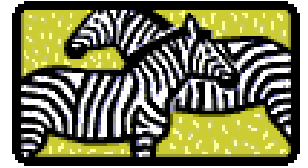


# 种群的相互竞争



- 一个自然环境中有两个种群生存，它们之间的关系：相互竞争；相互依存；弱肉强食。
- 当两个种群为争夺同一食物来源和生存空间相互竞争时，常见的结局是，竞争力弱的灭绝，竞争力强的达到环境容许的最大容量。
- 建立数学模型描述两个种群相互竞争的过程，分析产生这种结局的条件。

## 模型假设

- 有甲乙两个种群，它们独自生存时数量变化均服从Logistic规律：

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{N_1}\right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left(1 - \frac{x_2}{N_2}\right)$$

- 两种群在一起生存时，乙对甲增长的阻滞作用与乙的数量成正比；甲对乙有同样的作用。

## 模型

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left(1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2}\right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left(1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2}\right)$$

其中 $\sigma_1$ ， $\sigma_2$ 是非常关键的指标，反映一个种群对另一种群的竞争能力。

对于消耗甲的资源而言，乙(相对于 $N_2$ )是甲(相对于 $N_1$ )的 $\sigma_1$ 倍。

$$\sigma_1 > 1$$



对甲增长的阻滞作用，乙大于甲



乙的竞争力强

## 模型

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( 1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$

## 模型分析

$t \rightarrow \infty$  时  $x_1(t), x_2(t)$  的趋向 (平衡点及其稳定性)

(二阶)非线性  
(自治)方程  $\dot{x}_1(t) = f(x_1, x_2)$   
 $\dot{x}_2(t) = g(x_1, x_2)$

的平衡点及其稳定性

**平衡点**  $P_0(x_1^0, x_2^0) \sim$  代数方程  $f(x_1, x_2) = 0$   
 $g(x_1, x_2) = 0$  的根

若从  $P_0$  某邻域的任一初值出发, 都有  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = x_1^0$ ,

$\lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = x_2^0$ , 称  $P_0$  是微分方程的**稳定平衡点**

# 稳定性模型

- 对象是动态过程，建模目的是研究时间充分长以后过程的变化趋势——平衡状态是否稳定。
- 不求解微分方程，而是用微分方程稳定性理论研究平衡状态的稳定性。

# 常微分方程稳定性理论

## 一阶微分方程的平衡点及其稳定性

$$\dot{x} = F(x) \quad (1) \quad \text{一阶非线性（自治）方程}$$

$F(x)=0$ 的根 $x_0$ ~微分方程的平衡点

设 $x(t)$ 是方程的解，若从 $x_0$ 某邻域的任一初值出发，  
都有  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_0$ ，称 $x_0$ 是方程(1)的稳定平衡点，  
否则称为不稳定的。

通常判断平衡点稳定性有两种方法，直接求解法和定性分析法。

## 定性分析法

### 1、方程为线性

即  $f(x) = ax + b$ ，则  $a < 0$  稳定， $a > 0$  不稳定；

### 2、方程为非线性

考虑(1)的近似线性方程  $\dot{x} = F'(x_0)(x - x_0)$  (2)

$$F'(x_0) < 0 \Rightarrow x_0 \text{ 稳定 (对 (2), (1))}$$

$$F'(x_0) > 0 \Rightarrow x_0 \text{ 不稳定 (对 (2), (1))}$$

## 二阶微分方程的平衡点及其稳定性

$$\ddot{x}(t) = f(t, x, \dot{x}) \quad \longrightarrow \quad \begin{cases} \dot{x}(t) = y \\ \dot{y}(t) = f(t, x, y) \end{cases}$$

所以讨论二阶微分方程的稳定性往往就归结为对二维一阶方程组的讨论

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = f(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2(t) = g(x_1, x_2) \end{cases}$$

将二阶微分方程转化为 
$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = f(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2(t) = g(x_1, x_2) \end{cases}$$

求方程组的平衡点，即求解

$$\begin{cases} f(x_1, x_2) = 0 \\ g(x_1, x_2) = 0 \end{cases}$$

设解得实根为  $x_1 = x_1^0, x_2 = x_2^0$ , 记为  $P_0(x_1^0, x_2^0)$

若  $P_0$  稳定，则应有  $\lim_{t \rightarrow \infty} x_1(t) = x_1^0, \lim_{t \rightarrow \infty} x_2(t) = x_2^0$ .

下面给出  $P_0$  稳定的判断准则。



首先将方程组线性化：

$$\begin{cases} \dot{x}_1(t) = f'_{x_1}(P_0)(x_1 - x_1^0) + f'_{x_2}(P_0)(x_2 - x_2^0) \\ \dot{x}_2(t) = g'_{x_1}(P_0)(x_1 - x_1^0) + g'_{x_2}(P_0)(x_2 - x_2^0) \end{cases}$$

其系数矩阵为：

$$A = \begin{pmatrix} f'_{x_1} & f'_{x_2} \\ g'_{x_1} & g'_{x_2} \end{pmatrix}$$

$$A = \begin{pmatrix} f'_{x_1} & f'_{x_2} \\ g'_{x_1} & g'_{x_2} \end{pmatrix}$$

矩阵的特征方程:  $\lambda^2 + p\lambda + q = 0$

$$p = -(f'_{x_1} + g'_{x_2})|_{P_0} \quad q = |A|$$

二阶微分方程的稳定性由  $p$  和  $q$  的正负决定。

$p > 0$  且  $q > 0$  时平衡点  $P_0$  稳定;

$p < 0$  或  $q < 0$  时平衡点  $P_0$  不稳定.

# 判断 $P_0(x_1^0, x_2^0)$ 稳定性的方法——直接法

## (1)的近似线性方程

$$\begin{aligned}\dot{x}_1(t) &= f(x_1, x_2) \\ \dot{x}_2(t) &= g(x_1, x_2) \quad (1)\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\dot{x}_1(t) &= f_{x_1}(x_1^0, x_2^0)(x_1 - x_1^0) + f_{x_2}(x_1^0, x_2^0)(x_2 - x_2^0) \\ \dot{x}_2(t) &= g_{x_1}(x_1^0, x_2^0)(x_1 - x_1^0) + g_{x_2}(x_1^0, x_2^0)(x_2 - x_2^0) \quad (2)\end{aligned}$$

$$A = \begin{bmatrix} f_{x_1} & f_{x_2} \\ g_{x_1} & g_{x_2} \end{bmatrix} \Big|_{P_0}$$

$$p > 0 \text{ 且 } q > 0$$

平衡点  $P_0$  稳定(对2,1)

$$\begin{cases} \lambda^2 + p\lambda + q = 0 \\ p = -(f_{x_1} + g_{x_2}) \Big|_{P_0} \\ q = \det A \end{cases}$$

$$p < 0 \text{ 或 } q < 0$$

平衡点  $P_0$  不稳定(对2,1)

## 模型

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right)$$

$$\dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( 1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$

$$\begin{cases} f(x_1, x_2) \equiv r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) = 0 \\ g(x_1, x_2) \equiv r_2 x_2 \left( 1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right) = 0 \end{cases}$$

平衡点：  $P_1(N_1, 0), P_2(0, N_2),$

$$P_3 \left( \frac{N_1(1-\sigma_1)}{1-\sigma_1\sigma_2}, \frac{N_2(1-\sigma_2)}{1-\sigma_1\sigma_2} \right), P_4(0, 0)$$

仅当  $\sigma_1, \sigma_2 < 1$  或  $\sigma_1, \sigma_2 > 1$  时，  $P_3$  才有意义

## 平衡点稳定性分析

$$\begin{cases} f(x_1, x_2) \equiv r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) \\ g(x_1, x_2) \equiv r_2 x_2 \left( 1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right) \end{cases}$$

$$A = \begin{bmatrix} f_{x1} & f_{x2} \\ g_{x1} & g_{x2} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} r_1 \left( 1 - \frac{2x_1}{N_1} - \frac{\sigma_1 x_2}{N_2} \right) & -\frac{r_1 \sigma_1 x_1}{N_2} \\ -\frac{r_2 \sigma_2 x_2}{N_1} & r_2 \left( 1 - \frac{\sigma_2 x_1}{N_1} - \frac{2x_2}{N_2} \right) \end{bmatrix}$$

$$p = -(f_{x1} + g_{x2}) \Big|_{p_i}, \quad q = \det A \Big|_{p_i}, \quad i = 1, 2, 3, 4$$

平衡点  $P_i$  稳定条件:  $p > 0$  且  $q > 0$

# 种群竞争模型的平衡点及稳定性

平衡点	$p$	$q$	稳定条件
$p_1(N_1, 0)$	$r_1 - r_2(1 - \sigma_2)$	$-r_1 r_2(1 - \sigma_2)$	$\sigma_2 > 1$
$p_2(0, N_2)$	$-r_1(1 - \sigma_1) + r_2$	$-r_1 r_2(1 - \sigma_1)$	$\sigma_1 > 1$
$p_3\left(\frac{N_1(1 - \sigma_1)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}, \frac{N_2(1 - \sigma_2)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}\right)$	$\frac{r_1(1 - \sigma_1) + r_2(1 - \sigma_2)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}$	$\frac{r_1 r_2(1 - \sigma_1)(1 - \sigma_2)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}$	$\sigma_1 < 1, \sigma_2 < 1$
$p_4(0, 0)$	$-(r_1 + r_2)$	$r_1 r_2$	不稳定

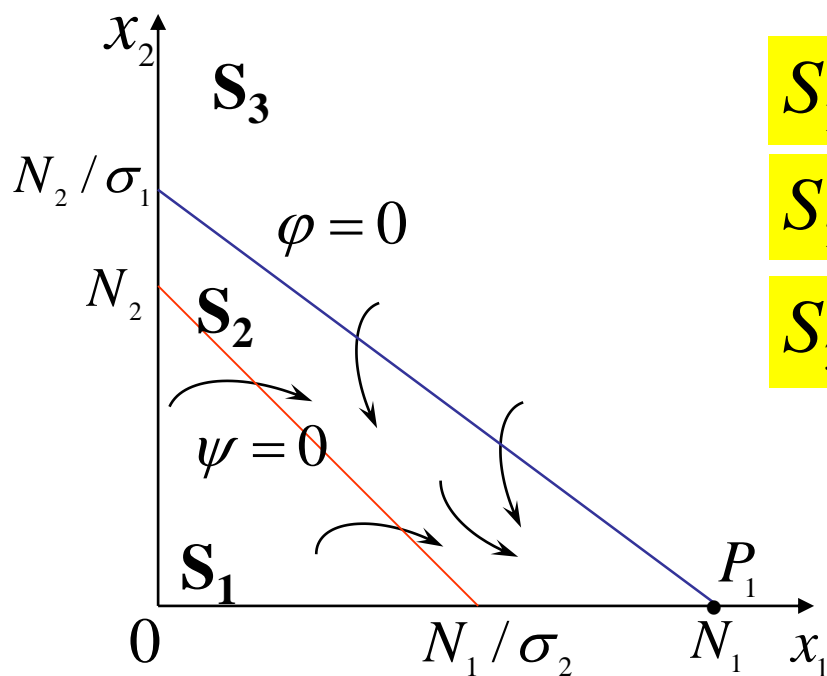
$P_1, P_2$  是一个种群存活而另一灭绝的平衡点

$P_3$  是两种群共存的平衡点

# 平衡点稳定性的相轨线分析

$$\begin{aligned}\dot{x}_1(t) &= r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) & \varphi(x_1, x_2) &= 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \\ \dot{x}_2(t) &= r_2 x_2 \left( 1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right) & \psi(x_1, x_2) &= 1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2}\end{aligned}$$

(1)  $\sigma_2 > 1, \sigma_1 < 1$



$$S_1 : \varphi > 0, \psi > 0$$

$$S_1 : \dot{x}_1 > 0, \dot{x}_2 > 0$$

$$t \uparrow \rightarrow x_1, x_2 \uparrow$$

$$S_2 : \dot{x}_1 > 0, \dot{x}_2 < 0$$

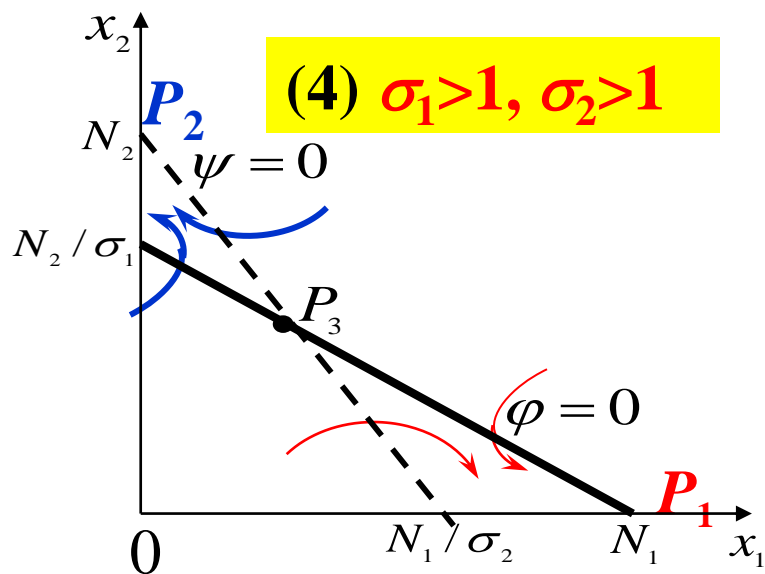
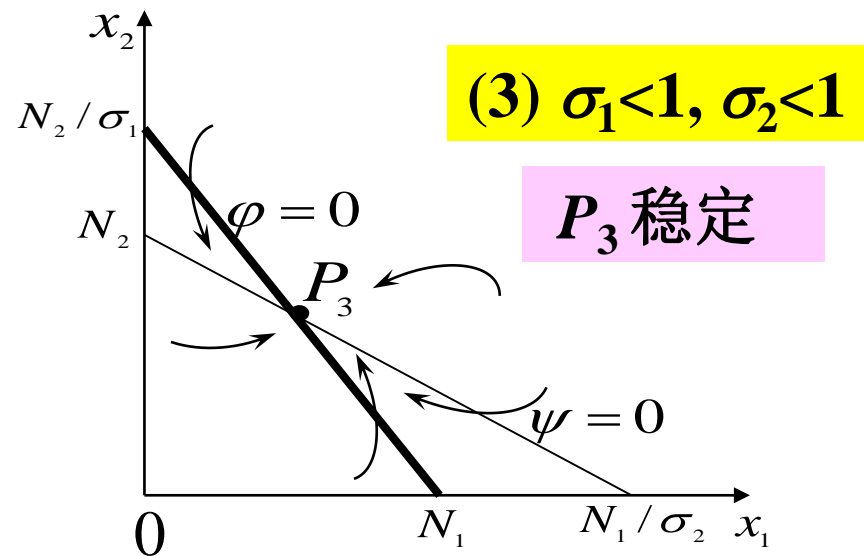
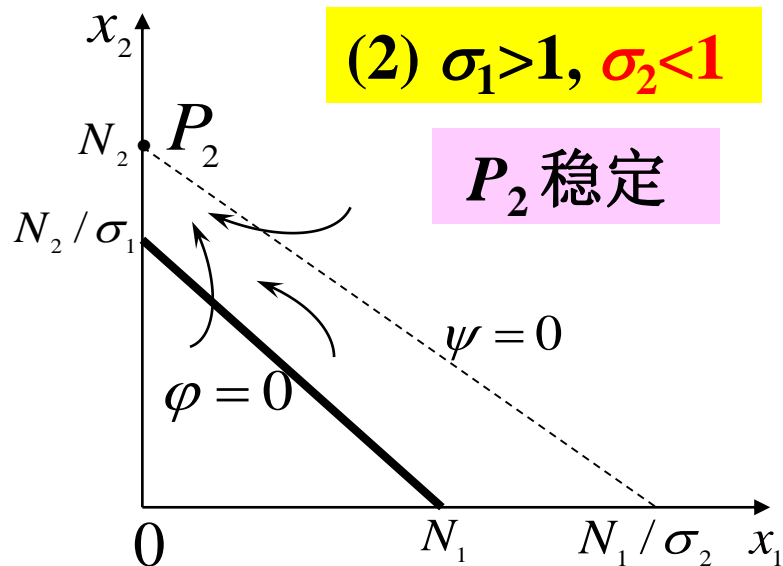
$$t \uparrow \rightarrow x_1 \uparrow, x_2 \downarrow$$

$$S_3 : \dot{x}_1 < 0, \dot{x}_2 < 0$$

$$t \uparrow \rightarrow x_1, x_2 \downarrow$$

从任意点出发( $t=0$ )的相轨线都趋向 $P_1(N_1, 0)$  ( $t \rightarrow \infty$ )

$P_1(N_1, 0)$ 是稳定平衡点



有相轨线趋向  $P_1$   
有相轨线趋向  $P_2$

$P_1, P_2$  都不(仅局部)稳定

$P_1$  稳定的条件: 直接法  $\sigma_2 > 1$

加上与(4)相区别的  $\sigma_1 < 1$



$P_1$  全局稳定



# 种群竞争模型的平衡点及稳定性

平衡点	$p$	$q$	稳定条件
$p_1(N_1, 0)$	$r_1 - r_2(1 - \sigma_2)$	$-r_1 r_2(1 - \sigma_2)$	$\sigma_2 > 1$ , $\sigma_1 < 1$
$p_2(0, N_2)$	$-r_1(1 - \sigma_1) + r_2$	$-r_1 r_2(1 - \sigma_1)$	$\sigma_1 > 1$ , $\sigma_2 < 1$
$p_3\left(\frac{N_1(1 - \sigma_1)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}, \frac{N_2(1 - \sigma_2)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}\right)$	$\frac{r_1(1 - \sigma_1) + r_2(1 - \sigma_2)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}$	$\frac{r_1 r_2(1 - \sigma_1)(1 - \sigma_2)}{1 - \sigma_1 \sigma_2}$	$\sigma_1 < 1$ , $\sigma_2 < 1$
$p_4(0, 0)$	$-(r_1 + r_2)$	$r_1 r_2$	不稳定

## 结果解释

•  $P_1$ 稳定的条件:  $\sigma_1 < 1, \sigma_2 > 1$

对于消耗甲的资源而言,  
乙(相对于 $N_2$ )是甲(相对于 $N_1$ )的 $\sigma_1$ 倍。

$$\sigma_1 < 1$$



对甲增长的阻滞  
作用, 乙小于甲  
 $\Rightarrow$ 乙的竞争力弱

$\sigma_2 > 1 \Rightarrow$ 甲的竞争力强

甲达到最大容量, 乙灭绝

•  $P_2$ 稳定的条件:  $\sigma_1 > 1, \sigma_2 < 1$

•  $P_3$ 稳定的条件:  $\sigma_1 < 1, \sigma_2 < 1$

通常 $\sigma_1 \approx 1/\sigma_2$ ,  $P_3$ 稳定条件不满足

# 种群的相互依存



## 甲乙两种群的相互依存有三种形式

相互依存：甲乙一起生存时相互提供食物、促进增长。

- 1) 甲可以独自生存，乙不能独自生存；
- 2) 甲乙均可以独自生存；
- 3) 甲乙均不能独自生存。

## 模型假设

- 甲可以独自生存，数量变化服从**Logistic**规律；甲乙一起生存时乙为甲提供食物、促进增长。
- 乙不能独自生存；甲乙一起生存时甲为乙提供食物、促进增长；乙的增长又受到本身的阻滞作用 (服从**Logistic**规律)。

## 模型

$$\dot{x}_1(t_1) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} + \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right)$$

乙为甲提供食物  
是甲消耗的 $\sigma_1$  倍

$$\dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( -1 + \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$

甲为乙提供食物  
是乙消耗的 $\sigma_2$  倍

## 种群依存模型的平衡点及稳定性

平衡点	$p$	$q$	稳定条件
$P_1(N_1, 0)$	$r_1 - r_2(\sigma_2 - 1)$	$-r_1 r_2(\sigma_2 - 1)$	$\sigma_2 < 1, \sigma_1 \sigma_2 < 1$
$P_2\left(\frac{N_1(1-\sigma_1)}{1-\sigma_1\sigma_2}, \frac{N_2(\sigma_2-1)}{1-\sigma_1\sigma_2}\right)$	$\frac{r_1(1-\sigma_1) + r_2(\sigma_2-1)}{1-\sigma_1\sigma_2}$	$\frac{r_1 r_2(1-\sigma_1)(\sigma_2-1)}{1-\sigma_1\sigma_2}$	$\sigma_1 < 1, \sigma_2 > 1,$ $\sigma_1 \sigma_2 < 1$
$P_3(0, 0)$	$-r_1 + r_2$	$-r_1 r_2$	不稳定

$P_2$ 是甲乙相互依存而共生的平衡点

## 平衡点 $P_2$ 稳定性的相轨线

$$P_2 \left( \frac{N_1(1-\sigma_1)}{1-\sigma_1\sigma_2}, \frac{N_2(\sigma_2-1)}{1-\sigma_1\sigma_2} \right)$$

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} + \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) = r_1 x_1 \varphi(x_1, x_2)$$

$$\dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( -1 + \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right) = r_2 x_2 \psi(x_1, x_2)$$

$$\sigma_1 < 1, \sigma_2 > 1, \sigma_1 \sigma_2 < 1$$

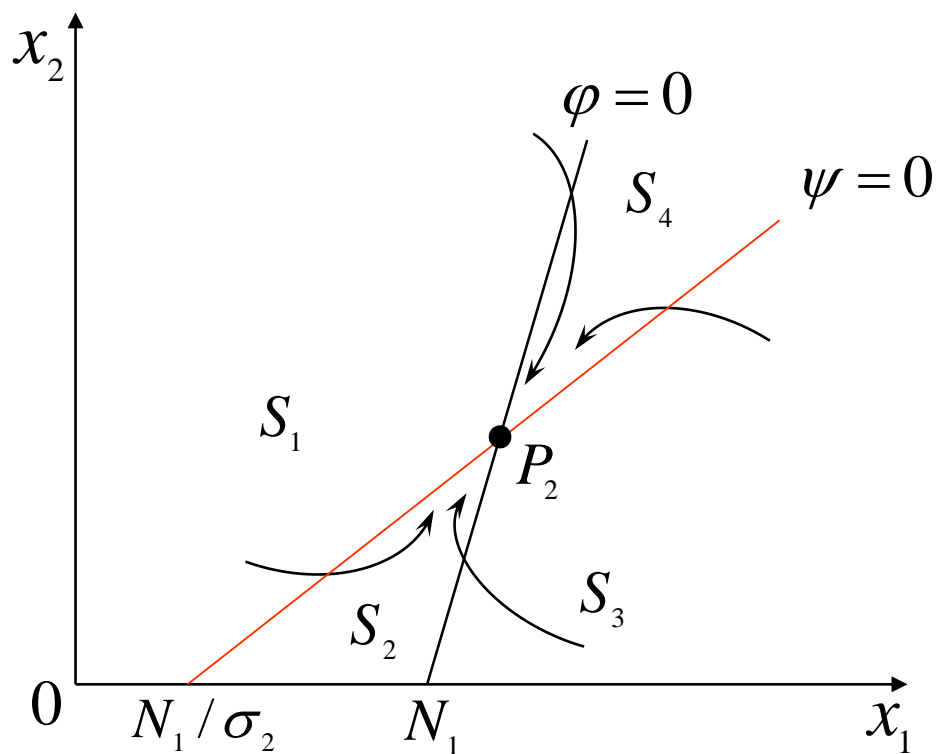
$$S_1 : \dot{x}_1 > 0, \dot{x}_2 < 0;$$

$$S_2 : \dot{x}_1 > 0, \dot{x}_2 > 0;$$

$$S_3 : \dot{x}_1 < 0, \dot{x}_2 > 0;$$

$$S_4 : \dot{x}_1 < 0, \dot{x}_2 < 0.$$

$P_2$  稳定



## 结果 解释

甲可以独自生存

$$\dot{x}_1(t_1) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} + \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right)$$

乙不能独立生存

$$\dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( -1 + \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$

$$P_2 \left( \frac{N_1(1-\sigma_1)}{1-\sigma_1\sigma_2}, \frac{N_2(\sigma_2-1)}{1-\sigma_1\sigma_2} \right)$$

$P_2$ 稳定条件:  
 $\sigma_1 < 1, \sigma_2 > 1, \sigma_1\sigma_2 < 1$

$\sigma_2 > 1$  ~ 甲必须为乙提供足够的食物——  
甲为乙提供的食物是乙消耗的  $\sigma_2$  倍

$\sigma_1\sigma_2 < 1$  ~  $\sigma_2 > 1$  前提下  $P_2$  存在的必要条件

$\sigma_1 < 1$  ~  $\sigma_2 > 1, \sigma_1\sigma_2 < 1$  的需要, 且  $\sigma_1$  必须足够小, 才能在  $\sigma_2 > 1$  条件下使  $\sigma_1\sigma_2 < 1$  成立

# 种群的弱肉强食(食 饵-捕食者模型)



- 种群甲靠丰富的天然资源生存，种群乙靠捕食甲为生，形成食饵-捕食者系统，如食用鱼和鲨鱼，美洲兔和山猫，害虫和益虫。
- **模型的历史背景**——一次世界大战期间地中海渔业的捕捞量下降(食用鱼和鲨鱼同时捕捞)，但是其中鲨鱼的比例却增加，为什么？



# 食饵-捕食者模型(Volterra)

食饵（甲）数量  $x(t)$ , 捕食者（乙）数量  $y(t)$

甲独立生存的增长率  $r$

$$\dot{x} = rx$$

乙使甲的增长率减小,  
减小量与  $y$  成正比

$$\dot{x}(t) = (r - ay)x = rx - axy \quad (1)$$

乙独立生存的死亡率  $d$

$$\dot{y} = -dy$$

甲使乙的死亡率减小,  
减小量与  $x$  成正比

$$\dot{y}(t) = -(d - bx)y = -dy + bxy \quad (2)$$

$a$  ~ 捕食者掠取食饵能力       $b$  ~ 食饵供养捕食者能力

方程(1),(2) 无解析解

# Volterra模型的平衡点及其稳定性

$$\dot{x}(t) = (r - ay)x = rx - axy$$

稳定性分析

$$\dot{y}(t) = -(d - bx)y = -dy + bxy$$

平衡点

$$P_1(d/b, r/a), P_2(0,0)$$

$$A = \begin{bmatrix} r - ax & -ax \\ by & -d + bx \end{bmatrix}$$

$$A|_{P_1} = \begin{bmatrix} 0 & -ad/b \\ br/a & 0 \end{bmatrix}$$

$p=0, q>0$   
 $P_1$ : 临界状态

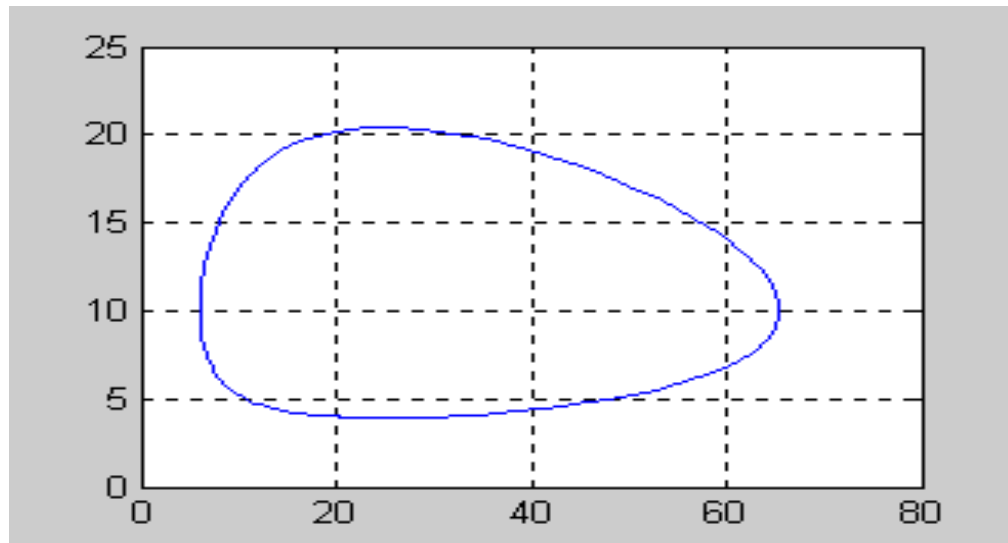
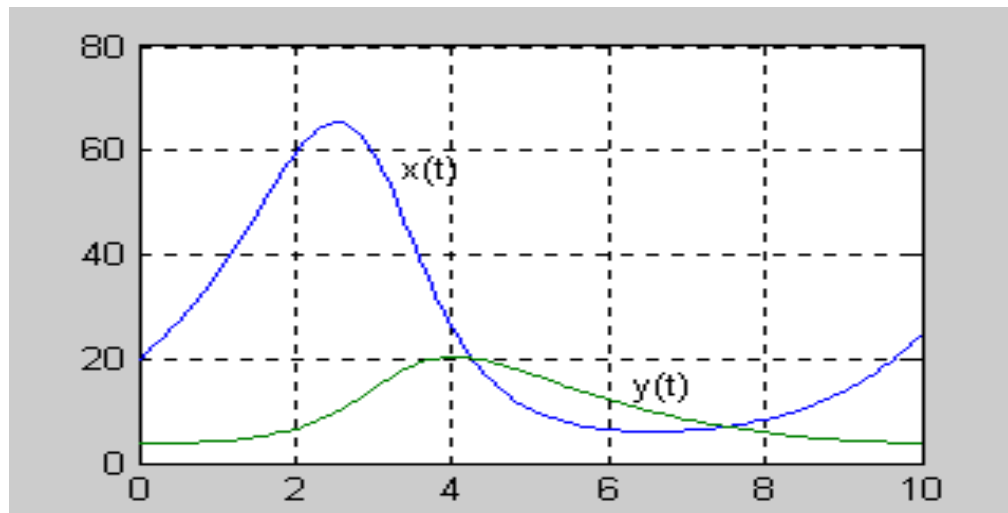
$$A|_{P_2} = \begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{bmatrix}$$

$q < 0$   
 $P_2$  不稳定

$P_1$ 点稳定性不能用近似线性方程分析

# 利用MATLAB求微分方程数值解

$t$	$x(t)$	$y(t)$
0	20.0000	4.0000
0.1000	21.2406	3.9651
0.2000	22.5649	3.9405
0.3000	23.9763	3.9269
...	...	...
5.1000	9.6162	16.7235
5.2000	9.0173	16.2064
...	...	...
9.5000	18.4750	4.0447
9.6000	19.6136	3.9968
9.7000	20.8311	3.9587

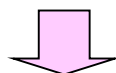


$x \sim y$  平面上的相轨线



$$\dot{x}(t) = (r - ay)x \quad \dot{y}(t) = -(d - bx)y$$

计算结果（数值，图形）



观察，猜测

$x(t), y(t)$  是周期函数，相图  $(x, y)$  是封闭曲线

$x(t), y(t)$  的周期约为 9.6

$$x_{\max} \approx 65.5, \quad x_{\min} \approx 6, \quad y_{\max} \approx 20.5, \quad y_{\min} \approx 3.9$$

用数值积分可算出  $x(t), y(t)$  一周期的平均值：

$x(t)$  的平均值约为 25， $y(t)$  的平均值约为 10。

## 用相轨线分析 $P(d/b, r/a)$ 点稳定性

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= (r - ay)x \\ \dot{y}(t) &= (-d + bx)y\end{aligned}\quad \begin{array}{c} \text{消去} dt \\ \Rightarrow \end{array} \quad \frac{dx}{dy} = \frac{x(r - ay)}{y(-d + bx)}$$

$$\Rightarrow \frac{-d + bx}{x} dx = \frac{r - ay}{y} dy$$

$$\Rightarrow -d \ln x + bx = r \ln y - ay + c_1$$

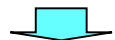
$$\Rightarrow (x^d e^{-bx})(y^r e^{-ay}) = c$$

取指数

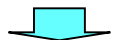
$c$  由初始条件确定

# 用相轨线分析 $P(d/b, r/a)$ 点稳定性

$$(x^d e^{-bx})(y^r e^{-ay}) = c$$



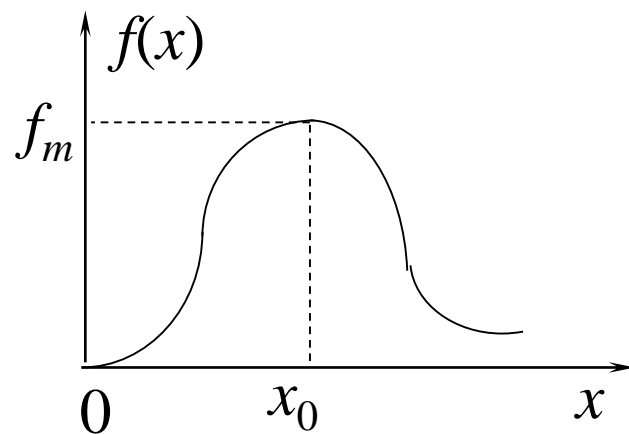
$$f(x)$$



$$g(y)$$

相轨线

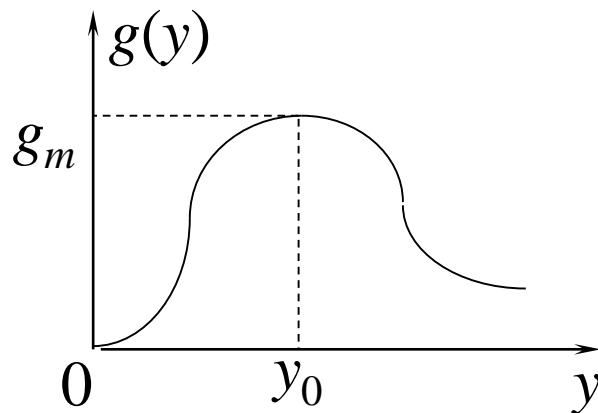
$$f(x)g(y) = c$$



在相平面上讨论相轨线的图形

$$f(0) = f(\infty) = 0, \quad f(x_0) = f_m, \quad x_0 = d/b$$

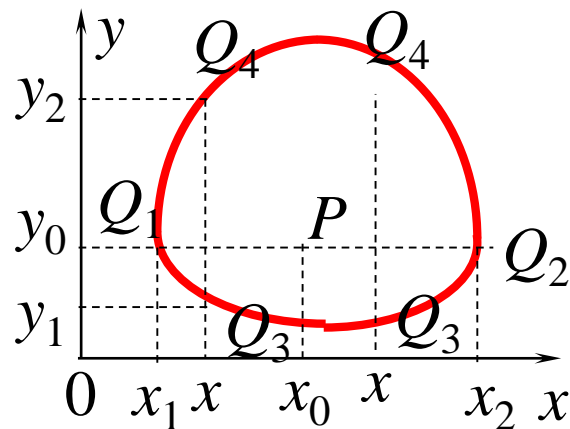
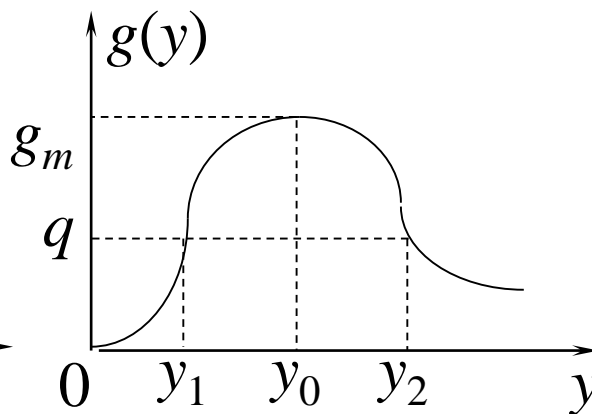
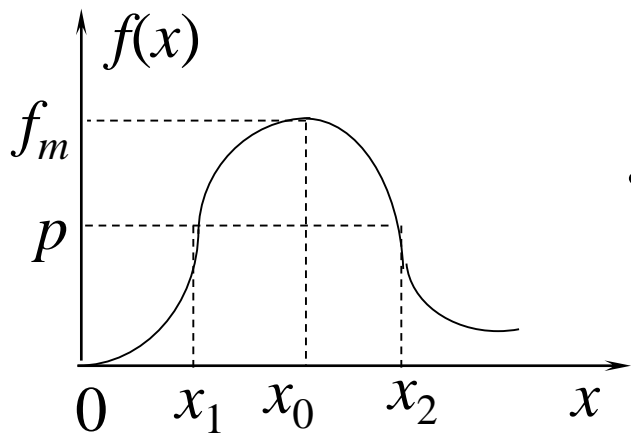
$$g(0) = g(\infty) = 0, \quad g(y_0) = g_m, \quad y_0 = r/a$$



$c > f_m g_m$  时无相轨线

以下设  $c \leq f_m g_m$

# 相轨线 $f(x)g(y) = c$



$$c = f_m g_m$$



$$x = x_0, y = y_0$$



相轨线退化为 $P$ 点  $P \sim$  中心

$$c < f_m g_m$$



$$\text{设 } c = p g_m \quad \text{令 } y = y_0 \Rightarrow g(y) = g_m \quad f(x) = p < f_m$$

$\Rightarrow$  存在  $x_1 < x_0 < x_2$ , 使  $f(x_1) = f(x_2) = p$



$$Q_1(x_1, y_0), Q_2(x_2, y_0)$$

考察  $x \in [x_1, x_2]$   $f(x)g(y) = p g_m$   $f(x) > p$   $g(y) = q < g_m$

$\Rightarrow$  存在  $y_1 < y_0 < y_2$ , 使  $g(y_1) = g(y_2) = q$



$$Q_3(x, y_1), Q_4(x, y_2)$$

$x$  是  $[x_1, x_2]$  内任意点



相轨线是封闭曲线族

# 用相轨线分析 $P(d/b, r/a)$ 点稳定性

**相轨线**是封闭曲线  $\Leftrightarrow x(t), y(t)$  是周期函数(周期记  $T$ )

求  $x(t), y(t)$  在一周期的平均值  $\bar{x}, \bar{y}$

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{b} \left( \frac{\dot{y}}{y} + d \right) dt$$

$$= \frac{1}{T} \left( \frac{\ln y(T) - \ln y(0)}{b} + \frac{dT}{b} \right)$$

$$\dot{y}(t) = (-d + bx)y$$

$$x(t) = \frac{1}{b} \left( \frac{\dot{y}}{y} + d \right)$$

$$\Rightarrow \bar{x} = d/b$$

$$\dot{x}(t) = (r - ay)x \quad \Rightarrow \dots$$

$$\Rightarrow \bar{y} = r/a$$

轨线中心  $P(x_0, y_0): x_0 = d/b, y_0 = r/a \Rightarrow \bar{x} = x_0, \bar{y} = y_0$



# 模型解释

$$\dot{x}(t) = (r - ay)x$$

$$\dot{y}(t) = -(d - bx)y$$

初值  $P_0(x'_0, y'_0)$

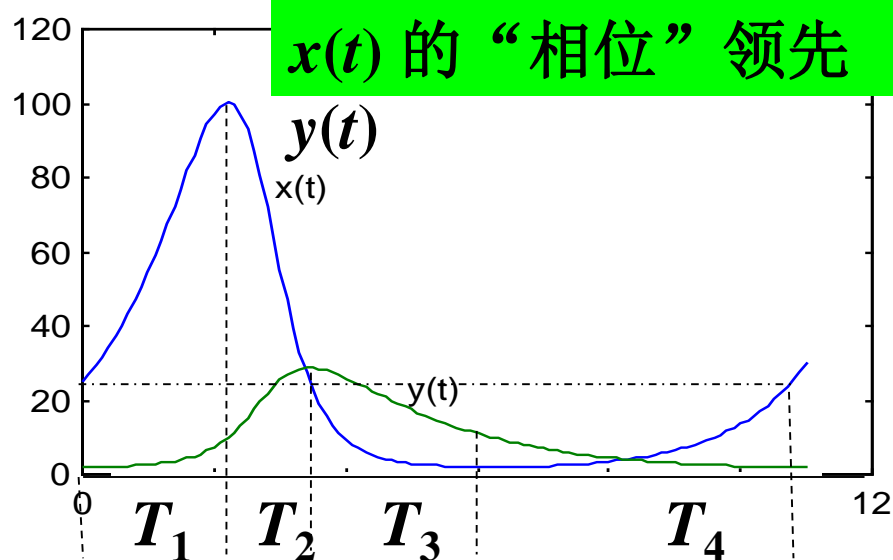
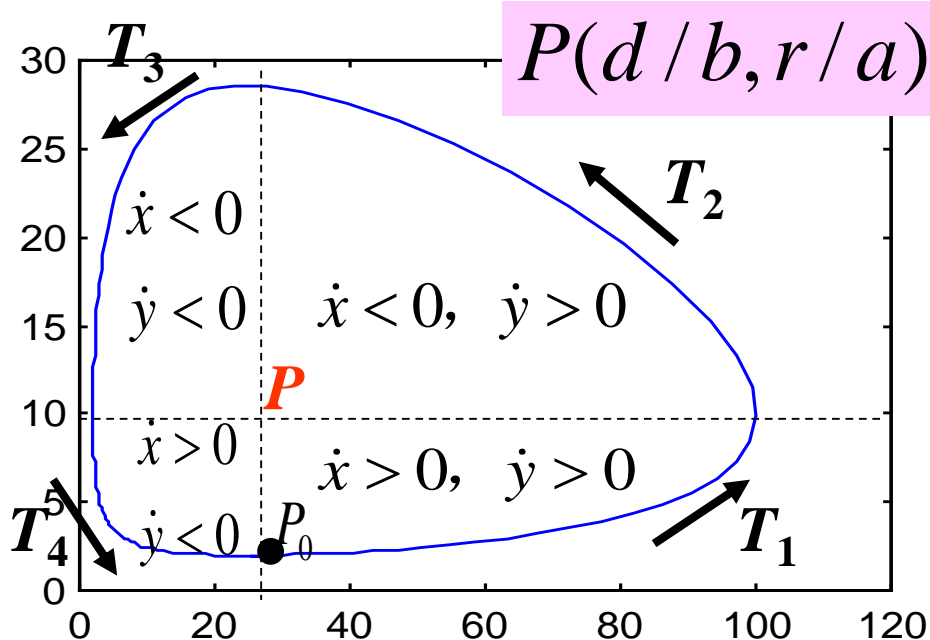
## 相轨线的方向

$T_1 : x(t) \uparrow y(t) \uparrow$

$T_2 : x(t) \downarrow y(t) \uparrow$

$T_3 : x(t) \downarrow y(t) \downarrow$

$T_4 : x(t) \uparrow y(t) \downarrow$



## 模型解释

捕食者  
数量  $\bar{y} = \frac{r}{a}$

$r \sim$  食饵增长率

$a \sim$  捕食者掠取食饵能力

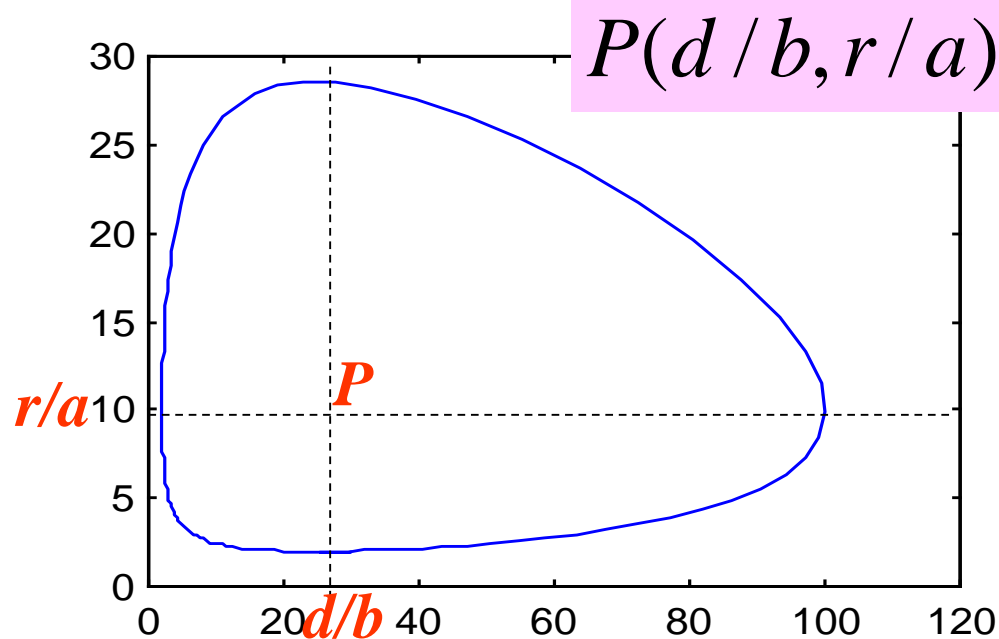
捕食者数量与 $r$ 成正比，与 $a$ 成反比

食饵  
数量  $\bar{x} = \frac{d}{b}$

$d \sim$  捕食者死亡率

$b \sim$  食饵供养捕食者能力

食饵数量与 $d$ 成正比，与 $b$ 成反比



# 模型解释

一次大战期间地中海渔业的捕捞量下降，但是其中鲨鱼的比例却在增加，为什么？



自然环境

$$P(\bar{x}, \bar{y}) \quad \bar{x} = d/b, \bar{y} = r/a$$

捕捞

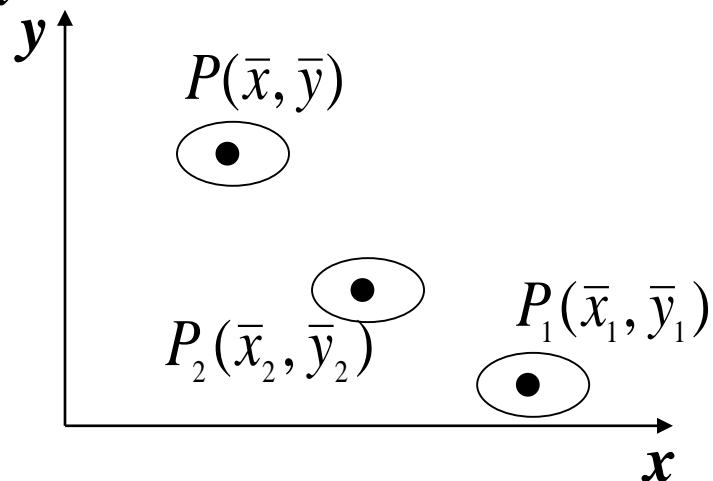
$$r \rightarrow r - \varepsilon_1, d \rightarrow d + \varepsilon_1$$

$$\Rightarrow \bar{x}_1 > \bar{x}, \bar{y}_1 < \bar{y} \quad P \rightarrow P_1$$

战时捕捞

$$r \rightarrow r - \varepsilon_2, d \rightarrow d + \varepsilon_2, \varepsilon_2 < \varepsilon_1$$

$$\Rightarrow \bar{x}_2 < \bar{x}_1, \bar{y}_2 > \bar{y}_1 \quad P \rightarrow P_2$$



食饵(鱼)减少，  
捕食者(鲨鱼)增加

$P \rightarrow P_1$  还表明：对害虫(食饵)—益虫(捕食者)系统，使用灭两种虫的杀虫剂，会使害虫增加，益虫减少。

# 食饵-捕食者模型(Volterra)的缺点与改进

多数食饵—捕食者系统观察不到周期震荡，  
而是趋向某个平衡状态，即存在稳定平衡点

**Volterra模型**  $\dot{x}(t) = (r - ay)x \quad \dot{y}(t) = -(d - bx)y$



改写

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( -1 + \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} \right)$$

加Logistic项



$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( -1 + \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$

有稳定平衡点

## 食饵-捕食者模型(Volterra)的缺点与改进

- 相轨线是封闭曲线，结构不稳定——一旦离开某一条闭轨线，就进入另一条闭轨线，不恢复原状。
- 自然界存在的周期性平衡生态系统是结构稳定的，即偏离周期轨道后，内部制约使系统恢复原状。

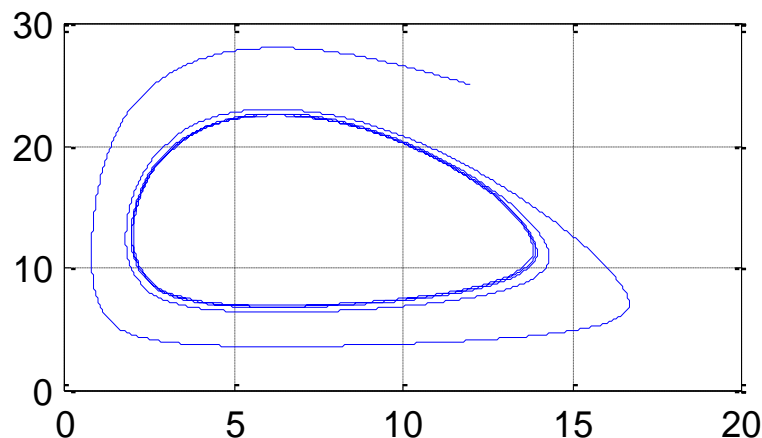
$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{1 + wx_1} \right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( -1 + \sigma_2 \frac{x_1}{1 + wx_1} \right)$$

$$r_1=1, N_1=20, \sigma_1=0.1, \\ w=0.2, r_2=0.5, \sigma_2=0.18$$

相轨线趋向极限环



结构稳定





## 两种群模型的几种形式

### 相互竞争

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( 1 - \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$

### 相互依存

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( \pm 1 - \frac{x_1}{N_1} + \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( \pm 1 + \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$

### 弱肉强食

$$\dot{x}_1(t) = r_1 x_1 \left( 1 - \frac{x_1}{N_1} - \sigma_1 \frac{x_2}{N_2} \right) \quad \dot{x}_2(t) = r_2 x_2 \left( -1 + \sigma_2 \frac{x_1}{N_1} - \frac{x_2}{N_2} \right)$$