



种群竞争模型的稳定性分析

毛凯 李日华

(海军航空工程学院基础部 烟台 264001)

摘要 运用微分方程稳定性理论, 对两种群的竞争生物数学模型平衡点的稳定性给出了定性分析, 并从生物学角度给出了相应的解释.

关键词 种群 竞争 平衡点 稳定性

对生物种群分布数量或密度的研究, 在生态学和生物学的研究中有着重要的意义. 然而由于生物种群之间受各种复杂的关系制约, 要想获得种群在特定时刻的准确分布数量或密度值, 往往相当困难, 甚至没有可能. 因此, 研究与其等效的稳定状态的数量或密度关系, 就有着重要的理论与应用价值. 为方便, 我们将讨论的范围仅限于两种群之间的竞争关系上.

1 两种群竞争生物数学模型

设系统内存在两种生物种群 x 和 y , 且都受到密度的制约, 两种群都竞争同一来源于本系统外部的资源作为食物. 以 $x(t)$, $y(t)$ 分别表示 t 时刻两种群的数量, 并假定 $x(t)$, $y(t)$ 都是 t 的连续可微函数. 则两种群竞争生物数学模型的一般形式为

$$\begin{cases} dx/dt = x(a_1 - b_1x - c_1y), \\ dy/dt = y(a_2 - b_2x - c_2y). \end{cases} \quad (1)$$

模型 (1) 中各参数均为正, 种群内部和种群之间的关系就完全取决于各参数前的符号. 如果 a_1 , a_2 前面取正号, 则表明两种群食物来源于系统外部; b_1 , c_2 前取负号表示两种群均受密度制约, xy 项系数 c_1 , b_2 前取负号表示两种群为竞争关系, 对方的存在必然对己方构成威胁^[1,2].

2 模型 (1) 平衡点的稳定性讨论

对模型 (1), 由于难以给出 $x(t)$, $y(t)$ 的准确的解析表达式, 下面讨论 $x(t)$ 与 $y(t)$ 之间的平衡点的稳定性.

定义 称与模型 (1) 相对应的自治系统

$$\begin{cases} x(a_1 - b_1x - c_1y) = 0, \\ y(a_2 - b_2x - c_2y) = 0 \end{cases} \quad (2)$$

收稿日期: 1998-04-23

的解 $P(x_0, y_0)$ 为 (1) 的平衡点.

为将非线性系统 (1) 线性化, 引入将非线性系统线性化且不改变平衡点稳定性状的条件

定理 1 对于非线性系统

$$\frac{dx}{dt} = Ax + R(x),$$

其中 $R(0) = 0$, 且 $\|R(x)\|/\|x\| \rightarrow 0$ (当 $\|x\| \rightarrow 0$ 时), A 为常数矩阵. 若特征方程 $\det(A - \lambda E) = 0$ 没有零根或零实部的根, 则非线性系统与其线性近似系统 $\frac{dx}{dt} = Ax$ 的平衡点的稳定性态一致.

对线性近似系统 $\frac{dx}{dt} = Ax$ 平衡点稳定性态的讨论, 用其特征方程 $\det(A - \lambda E) = 0$ 的根来判定, 在 A 的阶数较小的情形下是相当简便的, 特别对二维情形, 有如下结论:

定理 2 若 $\det(A - \lambda E) = 0$ 的两特征根 $\lambda_1 \neq \lambda_2$ 为实根, 且 $\lambda_1 \lambda_2 > 0$, 则 $\lambda_1 < 0$ 时, 平衡点渐近稳定, $\lambda_1 > 0$ 则不稳定; $\lambda_1 \lambda_2 < 0$ 时不稳定; 若有重根 λ , 则 $\lambda < 0$ 时, 平衡点渐近稳定, $\lambda > 0$ 时不稳定; 若有共轭复根, 则 $\operatorname{Re}\lambda < 0$ 时, 平衡点渐近稳定, $\operatorname{Re}\lambda > 0$ 时不稳定, $\operatorname{Re}\lambda = 0$ 时, 平衡点稳定, 但非渐近稳定.

定理 1 和定理 2 的证明见 [3].

因为定理 2 是讨论一类特殊平衡点 $(0, 0)$ 的稳定性, 若平衡点不是 $(0, 0)$ 时, 可作平移变换, 而平移变换是不改变稳定性态的.

显然系统 (1) 有四个平衡点 $P_1(0, 0)$, $P_2\left(0, \frac{a_2}{c_2}\right)$, $P_3\left(\frac{a_1}{b_1}, 0\right)$, $P_4\left(\frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}, \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}\right)$, ($b_1 c_2 \neq b_2 c_1$). 它们的稳定性态分别为

1) 对 $P_1(0, 0)$, 满足定理 1, 讨论线性近似系统

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = a_1 x, \\ \frac{dy}{dt} = a_2 y \end{cases}$$

的特征方程为

$$\begin{vmatrix} \lambda - a_1 & 0 \\ 0 & \lambda - a_2 \end{vmatrix} = 0,$$

得 $\lambda_1 = a_1$, $\lambda_2 = a_2$ 均大于 0, 故 $P_1(0, 0)$ 不稳定.

2) 对 $P_2(0, a_2/c_2)$, 作平移变换

$$\begin{cases} X = x, \\ Y = y - a_2/c_2, \end{cases}$$

代入 (1) 得

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = \left(a_1 - c_1 \frac{a_2}{c_2}\right) X - b_1 X^2 - c_1 X Y, \\ \frac{dY}{dt} = -\frac{a_2}{c_2} b_2 X - a_2 Y - b_2 X Y - c_2 Y^2. \end{cases}$$

由定理1, 取线性近似系统

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = \left(a_1 - c_1 \frac{a_2}{c_2} \right) X, \\ \frac{dY}{dt} = -\frac{a_2}{c_2} b_2 X - a_2 Y \end{cases}$$

的特征方程

$$\begin{vmatrix} \lambda - \left(a_1 - c_1 \frac{a_2}{c_2} \right) & 0 \\ \frac{a_2}{c_2} b_2 & \lambda + a_2 \end{vmatrix} = 0,$$

解得 $\lambda_1 = a_1 - \frac{a_2}{c_2} c_1$, $\lambda_2 = -a_2$. 显然, 当 $a_1/c_1 < a_2/c_2$ 时, $P_2(0, a_2/c_2)$ 渐近稳定, 否则不稳定.

3) 对 $P_3(a_1/b_1, 0)$ 作平移变换

$$\begin{cases} X = x - a_1/b_1, \\ Y = y, \end{cases}$$

代入(1)得

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -a_1 X - \frac{a_1}{b_1} c_1 Y - b_1 X^2 - c_1 X Y, \\ \frac{dY}{dt} = \left(a_2 - \frac{a_1}{b_1} b_2 \right) Y - b_2 X Y - c_2 Y^2, \end{cases}$$

据定理1, 取线性近似系统

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -a_1 X - \frac{a_1}{b_1} c_1 Y, \\ \frac{dY}{dt} = \left(a_2 - \frac{a_1}{b_1} b_2 \right) Y \end{cases}$$

的特征方程

$$\begin{vmatrix} \lambda + a_1 & \frac{a_1}{b_1} c_1 \\ 0 & \lambda - \left(a_2 - \frac{a_1}{b_1} b_2 \right) \end{vmatrix} = 0,$$

解得 $\lambda_1 = -a_1$, $\lambda_2 = a_2 - \frac{a_1}{b_1} b_2$. 当 $\frac{a_2}{b_2} < \frac{a_1}{b_1}$ 时, $P_3\left(\frac{a_1}{b_1}, 0\right)$ 渐近稳定; 当 $\frac{a_2}{b_2} > \frac{a_1}{b_1}$ 时, 不稳定.

4) 对 $P_4\left(\frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}, \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}\right)$, ($b_1 c_2 \neq b_2 c_1$) 作平移变换

$$\begin{cases} X = x - \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}, \\ Y = y - \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}, \end{cases}$$

代入(1)得

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -b_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} X - c_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} Y - b_1 X^2 - c_1 X Y, \\ \frac{dY}{dt} = -b_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} X - c_2 \frac{b_2 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} Y - b_2 X Y - c_2 Y^2. \end{cases}$$

由定理1, 取线性近似系统

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = -b_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} X - c_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} Y, \\ \frac{dY}{dt} = -b_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} X - c_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} Y \end{cases}$$

的特征方程

$$\left| \begin{array}{cc} \lambda + b_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} & c_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} \\ b_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} & \lambda + c_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} \end{array} \right| = 0,$$

或

$$\lambda^2 + \left(b_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} + c_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} \right) \lambda + \frac{(a_1 c_2 - a_2 c_1)(b_1 a_2 - b_2 a_1)}{b_1 c_2 - b_2 c_1} = 0.$$

由根与系数之间的关系, 得:

当 $\frac{(a_1 c_2 - a_2 c_1)(b_1 a_2 - b_2 a_1)}{b_1 c_2 - b_2 c_1} < 0$ 时, P_4 不稳定;

当 $\frac{(a_1 c_2 - a_2 c_1)(b_1 a_2 - b_2 a_1)}{b_1 c_2 - b_2 c_1} \geq 0$ 且 $b_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} + c_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} > 0$ 时, P_4 漐近稳定.

综上所述, 得两种群竞争模型稳定性的一般结论: 对模型(1), 当各参数满足

(i) $a_1/c_1 < a_2/c_2$ 时, $P(0, a_2/c_2)$ 漐近稳定, 即 $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$, $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = a_2/c_2$.

(ii) $a_2/b_2 < a_1/b_1$ 时, $P(a_1/b_1, 0)$ 漐近稳定, 即 $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = a_1/b_1$, $\lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = 0$.

(iii) $\frac{(a_1 c_2 - a_2 c_1)(b_1 a_2 - b_2 a_1)}{b_1 c_2 - b_2 c_1} \geq 0$, 且 $b_1 \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} + c_2 \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1} > 0$ 时, $P(\frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}, \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1})$ 漐近稳定, 即

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \frac{a_1 c_2 - a_2 c_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} y(t) = \frac{b_1 a_2 - b_2 a_1}{b_1 c_2 - b_2 c_1}.$$

3 生物学解释

考虑到种群数量或密度的 Logistic 模型, 将模型(1)变形为

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x \left(a_1 - \frac{a_1}{a_1/b_1} x - \frac{a_1(c_1/b_1)}{a_1/b_1} y \right), \\ \frac{dy}{dt} = y \left(a_2 - \frac{a_2(b_2/c_2)}{a_2/c_2} x - \frac{a_2}{a_2/c_2} y \right), \end{cases} \quad (3)$$

其中 a_1, a_2 为种群 x, y 的净自然增长率; $a_1/b_1, a_2/b_2$ 为种群 x, y 的环境容纳量(不存在种群间竞争条件下的某种群的最大数量或密度), 而 c_1/b_1 反应了当 y 与 x 共同竞争同一资源时, 对 x 的环境阻力, 即一个 y 的存在相当于 c_1/b_1 个 x 的存在; b_2/c_2 反应了当 x 与 y 共同竞争同一资源时, 对 y 的环境阻力, 即一个 x 的存在相当于 b_2/c_2 个 y 的存在. 常数 $c_1/b_1, b_2/c_2$ 表明两种群之间有竞争关系.

条件 $a_1/c_1 < a_2/b_2$, 即 $\frac{a_1/b_1}{c_1/b_1} < \frac{a_2}{c_2}$ 或 $\frac{a_1}{b_1} < \frac{c_1}{b_1} \frac{a_2}{c_2}$ 说明: 当种群之间由于竞争同一资源而对各自的生存产生生物环境阻力时, 如果种群 x 的环境容纳量低于种群 y 的环境容纳量而导致替代环境容纳量 $\frac{c_1}{b_1} \frac{a_2}{c_2}$ 时, 最终种群 x 趋于灭绝, 而种群 y 将最终稳定于其环境容纳量 $\frac{a_2}{c_2}$; 同理, 当 $\frac{a_2}{b_2} < \frac{a_1}{b_1}$ 时, 即 $\frac{a_2}{c_2} < \frac{b_2}{c_2} \frac{a_1}{b_1}$ 时, 种群 y 的环境容纳量小于种群 x 的环境容纳量而导致替代环境容纳量 $\frac{b_2}{c_2} \frac{a_1}{b_1}$ 时, 种群 y 将最终灭绝, 而种群 x 将最终稳定于其环境容纳量 $\frac{a_1}{b_1}$. 而结论 (iii) 则说明了当上述两个条件的反面同时成立时, 种群 x 的环境容纳量对 y 产生的替代环境容纳量不致于威胁到 y 的生存, 种群 y 的环境容纳量对 x 产生的替代环境容纳量也不致于威胁到 x 的生存. 并且两种群的替代率乘积不超过 1, 于是两种群都将保存下来而不会灭绝.

参 考 文 献

- 1 蔡常丰. 数学模型建模分析. 北京: 科学出版社, 1995.235-243
- 2 寿纪麟. 数学建模—方法与范例. 西安: 西安交通大学出版社, 1993.113-118
- 3 中山大学. 常微分方程. 北京: 高等教育出版社, 1978.256-263

Stability Analysis of the 2-Species Competitive Model

Mao Kai Li Rihua

(Naval Aeronautical Engineering Academy, Yantai 264001)

Abstract By using the stability theory of the ordinary differential Equations, the authors have made a qualitative analysis of the equilibrium points' stability of the 2-species competitive bio-mathematical model, and the biological explanation to the main conclusion has also been given.

Key words Species Competitive Equilibrium points Stability