

文章编号: 1000-0887(2003) 07-0739-08

种间作用的二维非线性动力系统 模型及其数值模拟试验研究*

李自珍¹, 徐彩琳², 王万雄²

(1. 兰州大学 数学系, 兰州 730000; 2. 兰州大学 干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000)

(陈山林推荐)

摘要: 系统探讨了种间制约作用的二维非线性动力系统的机理与过程, 从生物力学角度扩展了 Lotka-Volterra 模型, 建立了包含种间作用与反作用的二维非线性自治、非自治动力系统新模型, 分析了该动力系统平衡点的稳定性、周期解的存在性与稳定性, 并对其动力学过程进行了数值模拟试验研究。结果表明两生物种群间作用效率的大小、作用系数与反作用系数变化的同向与异向性和作用力时变等对动力系统稳定性都有一定影响, 种间作用效率变大或变小, 以及作用系数与反作用系数的异向变化都导致动力系统的不稳定, 致使两种生物难以生存, 而相互作用力时变则对系统的稳定起促进作用。

关键词: 二维非线性动力系统; 种间作用; 作用力; 数值模拟

中图分类号: Q141 **文献标识码:** A

引 言

在生物力学中, 种间相互作用可以归结为动力系统, 并用二维非线性动力系统的一些模型来描述两生物种群相互作用的机理与过程^[1,2,3]。种间作用不仅包含了一个种对另一个种的作用力, 而且包含环境外力因子的影响。该种动力系统从作用机理上可分为捕食系统、竞争系统与互惠共生系统等, 其中捕食者-猎物系统一直是生态学研究倍受重视的问题。对此, Lotka-Volterra 曾提出如下经典的数学模型^[1]。

$$\begin{cases} \dot{x} = rx - \alpha xy, \\ \dot{y} = -qy + f\alpha xy, \end{cases} \quad (1)$$

式中, x, y 分别表示猎物和捕食者的密度, r 和 f 分别为猎物内禀增长率和捕食者生殖率, α 为压力系数, 表示捕食者发现和进攻猎物的效率, q 为捕食者没有猎物时的瞬间死亡率。

该模型曾得到较广泛的应用^[4-5]。然而在以上模型的建模机理中, 忽略了捕食者-猎物动力系统中猎物对捕食者的反作用力, 即猎物的反捕食行为, 也没有考虑捕食者随猎物密度变化而产生的食谱转换, 以及生境异质性导致的环境外力作用的变化。而这些现象是生物界普遍

* 收稿日期: 2002_01_21; 修订日期: 2002_03_10

基金项目: 国家重点基础研究专项基金资助项目(2002CAC00300, G200018603); 国家自然科学基金资助项目(39970135, 30070139)

作者简介: 李自珍(1944—), 男, 河南许昌人, 教授, 博士生导师(E-mail: zizhenlee@lzu.edu.cn).
徐彩琳(1974—), 女, 内蒙古包头人, 博士。

存在的。为此,我们扩展 Lotka-Volterra 模型,从生物力学角度建立一些新模型,并通过定性分析及数值模拟,来揭示其种间作用机理与过程。

1 密度制约和猎物反捕食作用下的捕食者-猎物动力系统的改进模型及其定性分析

在环境因素外力作用相对稳定的情况下,种内竞争的存在必然产生密度制约作用。因此,在 Lotka-volterra 模型中引入猎物的种内竞争效应,可得如下模型:

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y) = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \alpha xy, \\ \dot{y} = Q(x, y) = -qy + f\alpha xy, \end{cases} \quad (2)$$

其中, a 为 x 与 y 相互抑制作用系数, $-rx^2/K$ 表示猎物密度的制约作用, K 为其环境容量,其余变量含义同模型(1),且所有参数皆大于零。

若令 $\begin{cases} \dot{x} = 0 \\ \dot{y} = 0 \end{cases}$, 则该系统有三个平衡点 $O(0, 0)$, $M(K, 0)$, $N(q/fa, r/a - rq/fKa^2)$ 。当 $a < q/fK$ 时,系统有两个平衡点 $O(0, 0)$ 和 $M(K, 0)$, 前者为不稳定的鞍点,后者为渐进稳定平衡点。当 $a > q/(fK)$ 时,系统(2)有三个平衡点

$$O(0, 0), M(K, 0), N(q/(fa), r/a - (rq)/(fKa^2)),$$

其中前两个是不稳定的鞍点,第三个是渐进稳定平衡点。

实际上,捕食者-猎物系统的进化是一种协同进化,即在生物进化过程中,为了捕获猎物,捕食者不断提高自身素质和捕食技能,与此同时,猎物也逐渐产生了许多行为以抵制捕食者的捕食作用。从生物动力学角度看,这是捕食者-猎物动力系统中的一对作用力与反作用力。因此,在具有密度制约的 Lotka-volterra 模型中引入捕食者对猎物的作用系数和猎物对捕食者的反作用系数,可得如下模型:

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y) = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) - \alpha xy(1 - \beta), \\ \dot{y} = Q(x, y) = -qy + f\alpha xy(1 - \beta), \end{cases} \quad (3)$$

其中, α 为 y 对 x 的作用系数, β 为 x 对 y 的反作用系数,其余变量同前。

该系统的平衡点及其稳定状态同前所述。于是有下述命题成立。

命题 (I) 当 $\alpha(1 - \beta) < q/fK$ 时,对 $\forall x(t_0), y(t_0), \exists t_1 > t_0$, 使得 $y(t) = 0 (t \geq t_1)$ 恒成立。若 $x(t_0) \neq 0$, 则 $\exists t_2 > t_0$, 使得当 $t \geq t_2$ 时成立 $x(t) \equiv K$; (II) 当 $\alpha(1 - \beta) > q/fK$ 时,对 $\forall x(t_0) \neq 0, y(t_0) \neq 0, \exists t_3 > t_0$, 使得 $t \geq t_3$ 时,有 $x(t) = x^*, y(t) = y^*$ 恒成立(x^*, y^* 是常数且 $x^* y^* \neq 0$)。

2 种间抑制作用的二维非线性非自治动力系统的 新模型及其周期解的存在性和稳定性分析

由于捕食者-猎物系统并非全象方程组(2)所描述的那样, x, y 以恒定作用效率产生抑制作用。在自然界长期生物进化过程中猎物(x)产生了许多反捕食行为(猎物的拟态、隐蔽性、视觉多态、散发异味儿),另外,生存环境的空间异质性变化,导致捕食者(y), 猎物(x) 在斑块

生境间产生迁移, 以及生存环境的时间异质性等诸多因素形成的外力作用, 使得 x 与 y 的作用效率随时间 t 而波动。这一生态学现象有助于维持系统的稳定。故在长期自然选择过程中形成, 并保留下来。为此, 提出下述种间相互抑制作用的非自治动力系统模型:

$$\begin{cases} \dot{x} = P(x, y) = rx \left[1 - \frac{x}{K} \right] - a \cdot |\sin t| \cdot xy, \\ \dot{y} = Q(x, y) = -qy + fa \cdot |\sin t| \cdot xy, \end{cases} \quad (4)$$

其中, a 为相互制约作用效率的最大值, $|\sin t|$ 表示其时间梯度上的波动性, 其余变量同模型 (2)。

2.1 周期性的存在性

定理 系统 (4) 至少存在一个周期解, 且该周期解的周期是 $n\pi$ 。

证明 经分析知, 在一定的参数取值范围内, 系统 (4) 满足周期激励耗散系统周期解的存在定理^[6] 中系统所必需满足的充分条件。故系统 (4) 至少存在一个周期为 $n\pi$ 的周期解, 记为 $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$ 。

2.2 周期解的稳定性

设系统 (4) 在 $t = t_0$ 时有通过点 $P^*(x^*, y^*)$ 的周期解 $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$, 其周期 $n\pi$ 。则

$$\bar{x}(t) = x(x^*, y^*, t), \bar{y}(t) = y(x^*, y^*, t)$$

记

$$\begin{aligned} a' &= \frac{\partial x(x^*, y^*, t_0 + n\pi)}{\partial x^*}, & b' &= \frac{\partial x(x^*, y^*, t_0 + n\pi)}{\partial y^*}, \\ c' &= \frac{\partial y(x^*, y^*, t_0 + n\pi)}{\partial x^*}, & d' &= \frac{\partial y(x^*, y^*, t_0 + n\pi)}{\partial y^*}, \end{aligned}$$

则可根据矩阵 $A = \begin{bmatrix} a' & b' \\ c' & d' \end{bmatrix}$ 的特征根 λ_1, λ_2 的情况来判断周期解 $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$ 的稳定性。有以下四种情况:

- 〈1〉当 $|\lambda_1| < 1, |\lambda_2| < 1$, 周期解 $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$ 是完全稳定的。
- 〈2〉当 $|\lambda_1| > 1, |\lambda_2| > 1$, 周期解 $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$ 是完全不稳定的。
- 〈3〉当 $\lambda_1 > 1 > \lambda_2 > 0$, 周期解 $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$ 为正不稳定的。
- 〈4〉当 $\lambda_1 < -1 < \lambda_2 < 0$, 周期解 $(\bar{x}(t), \bar{y}(t))$ 为逆不稳定的。

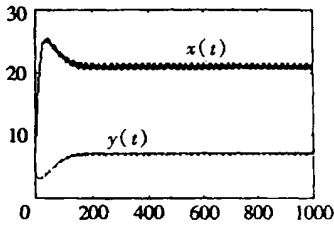
3 动力学过程的数值模拟试验分析^[7~11]

为了定量研究种间抑制作用动力系统模型所描述的作用机理与生态学过程, 可选取参数 $r = 0.15, q = 0.06, K = 30, f = 0.45$ 来分析非线性动力系统 (2)、(3)、(4) 的动态行为, 特别模拟分析了: (I) 系统 (2) 中相互作用系数 a , 以及系统 (4) 中作用力时变项 $a \cdot |\sin t|$ 分别对两系统稳定性所产生的影响; (II) 系统 (3) 中作用系数 α 和反作用系数 β 同向、异向变化分别对该系统稳定性的影响; (III) 系统 (4) 周期解的性态。

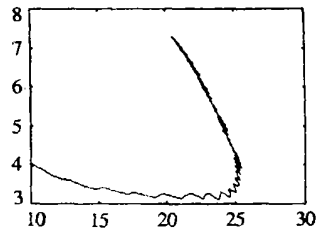
3.1 模拟分析相互作用系数 a 、作用力时变项 $a \cdot |\sin t|$ 分别对系统 (2)、(4) 稳定性的影响

在这一组试验中选取系统初值为 $x(0) = 10, y(0) = 4$, 时间 $t \in [0, 1000]$ 。对 $\alpha = 0.01, 0.05, 0.1$ 三种情况进行了模拟, 结果如图 1~4 所示。

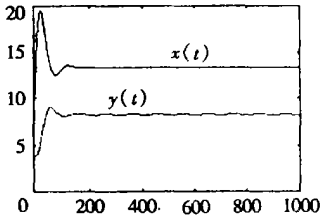
〈1〉当 $a = 0.01$ 时, 系统 (4) 的数值解 $x(t), y(t)$, 及其轨线 $y(t)$ 如图 1(a)、1(b) 所示; 相应地, 系统 (2) 的数值解 $x(t), y(t)$, 及其轨线 $y(t)$ 如图 1(c)、1(d) 所示。



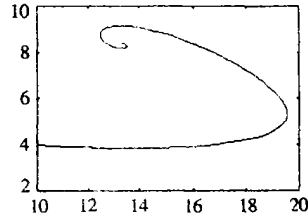
(a) 系统(4)的时程图



(b) 系统(4)的相轨迹图



(c) 系统(2)的时程图



(d) 系统(2)的相轨迹图

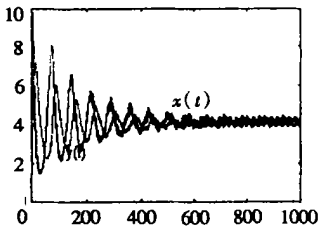
图1 $a = 0.01$ 时, 非线性系统(2)和(4)的动态行为

由图1可知, 系统(2)的解 $x(t)$, $y(t)$ 经过一定时间后稳定于一常态

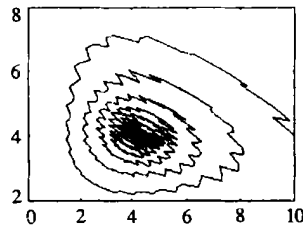
$$\begin{cases} x(t) \equiv x(t_T) \\ y(t) \equiv y(t_T) \quad (t \geq t_T > t_0) \end{cases}$$

且当 $t = t_T$ 时, 其轨线也稳定于一点; 而系统(4)所确定的数值解 $x(t)$, $y(t)$ 经一定时间后, 在某一固定值处以微小幅度上、下波动, 该微小振幅不随时间发生变化, $(x, y(x))$ 渐近并最终稳定于某一闭轨, 该闭轨所围区域的大小与幅振大小相对应, 即当 $t \rightarrow +\infty$ 时, 系统的运动趋于极限周期振动。

(2) 当 $a = 0.05$ 时, 系统(2)、(4)决定的动态行为分别如图2(c)、(d)和图2(a)、(b)所示。



(a) 系统(4)的时程图

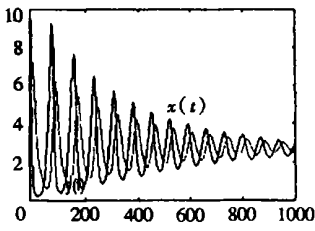


(b) 系统(4)的相轨迹图

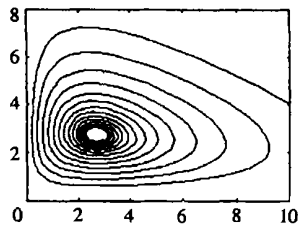
此时, 系统(2)的数值解 $x(t)$, $y(t)$ 随时间减幅振荡, 轨线 $(x, y(x))$ 渐近于平衡点 $N(q/(fa), r/a - rq/(fKa)^2)$; 系统(4)的数值解 $x(t)$, $y(t)$ 也随时间减幅振荡, 但减幅速率明显快于系统(2), 这是两种群间相互抑制作用时变产生的稳定效应, 其轨线以较快速度振动地渐近于某一闭轨。

(3) 当 $a = 0.1$ 时, 系统(2)、(4)的动态行为分别见图3(c)、(d)和图3(a)、(b)所示。

系统(2)的数值解 $x(t)$, $y(t)$ 增幅振荡, 其振荡频率较前面两种情况都快, 轨线多处与坐标轴相切, 即该生态系统不能长期生存; 而系统(4)的数值解 $x(t)$, $y(t)$ 虽仍为减幅振荡, 但是经久不衰, 轨线也非常缓慢的速度趋于闭轨(周期解), 这是由于较大的相互制约作用效率 a 所致。

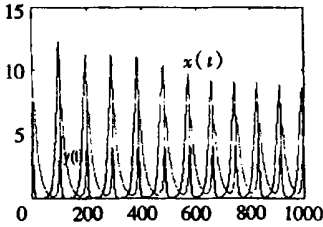


(c) 系统(2)的时程图

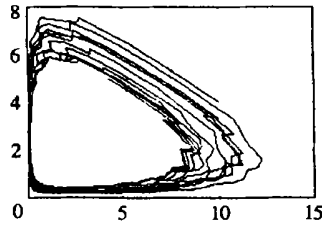


(d) 系统(2)的相轨迹图

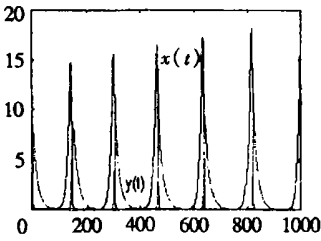
图2 $a = 0.05$ 时, 非线性系统(2)和(4)的动态行为



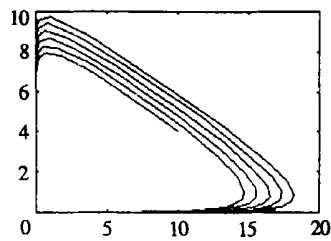
(a) 系统(4)的时程图



(b) 系统(4)的相轨迹图



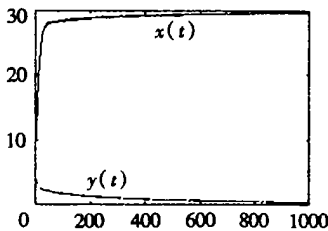
(c) 系统(2)的时程图



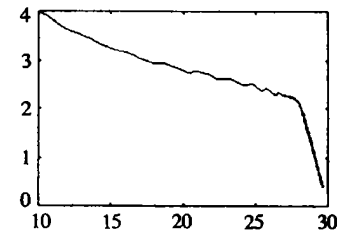
(d) 系统(2)的相轨迹图

图3 $a = 0.1$ 时, 非线性系统(2)和(4)的动态行为

综上, 若种间抑制作用太大, 则从 $t = t_0$ 开始可能有 $x(t) = 0$ 和 $y(t) = 0$ 随时间交替出现的情况, 其揭示的生态学机理是较大的作用力使一种群灭绝 (如猎物种), 从而引起另一种灭绝。若这种抑制作用是时变的, 则可缓减灭绝风险。反之, 当种间抑制作用太小, 较弱的作用力会导致一个种的大爆发, 和另一种的灭亡, 如图 4(a)、图 4(b) 所示。



(a) 时程图



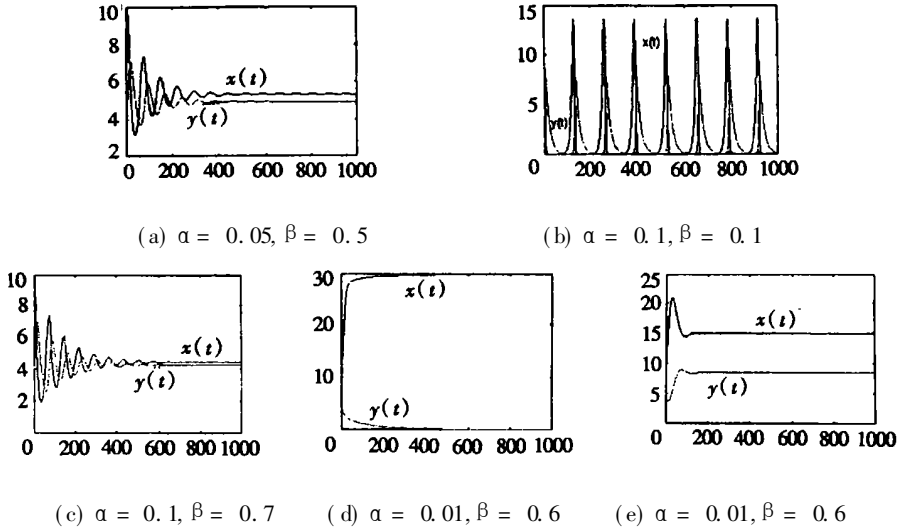
(b) 相轨迹图

图4 $a = 0.007$ 时, 系统(4)的时程图(a)和相轨迹图(b)

3.2 模拟分析作用系数 α 和反作用系数 β 同向、异向变化对系统(3)稳定性的影响

在该试验中仍然选取系统初值为 $x(0) = 10, y(0) = 4$, 时间 $t \in [0, 1000]$ 。以 $\alpha = 0.05, \beta = 0.5$ 作为对照基准, 分别模拟了当 α 增大到 0.1 时, β 从 0.5 增大到 0.7 和减小到 0.1 的情

况, 以及当 α 减小到 0.01 时, β 从 0.5 增大到 0.6 和减小到 0.1 的情况, 结果如图 5 所示。



(a) $\alpha = 0.05, \beta = 0.5$

(b) $\alpha = 0.1, \beta = 0.1$

(c) $\alpha = 0.1, \beta = 0.7$

(d) $\alpha = 0.01, \beta = 0.6$

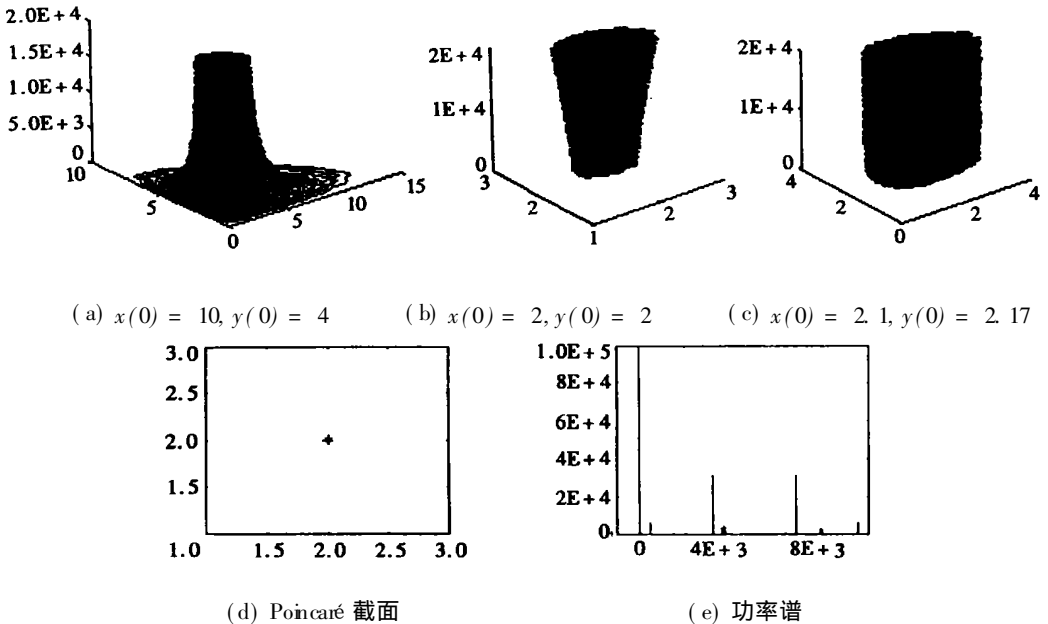
(e) $\alpha = 0.01, \beta = 0.6$

图 5 作用系数 α 的反作用系数 β 对系统 (3) 的动态行为的影响

从图 5 中可知, 当 α 增大或减小时, β 也适度地增大或减小有利于系统的稳定, 若 β 是从相反的方向变化, 则可能导致系统的不稳定。由此可知, 当其它参数固定时, 作用系数 α 和反作用系数 β 的大小关系对系统的稳定性起着决定性的作用。

3.3 模拟分析系统 (4) 周期解的性态

在这一组试验中选取若干初值来模拟该系统数值解的性态, 结果如图 6 所示。



(a) $x(0) = 10, y(0) = 4$

(b) $x(0) = 2, y(0) = 2$

(c) $x(0) = 2.1, y(0) = 2.17$

(d) Poincaré 截面

(e) 功率谱

$$x(0) = 2.1, y(0) = 2.17$$

图 6 系统 (4) 数值解的性态

从图 6(a)、6(b) 中可知, 系统的过定点 $P^*(10, 4, 0)$, $Q^*(2, 2, 0)$ 的运动当 $t \rightarrow +\infty$ 时, 都渐近趋于某种周期运动(过点 $R(2.1, 2.17)$) 而过定点 $R^*(2.1, 2.17, 0)$ 的运动。

当 $t \rightarrow +\infty$ 时几乎不发生任何变化, 如图 6(c) 所示。图 6(d)、(e) 分别是初值为 $\begin{cases} x(0) = 2.1 \\ y(0) = 2.17 \end{cases}$ 的系统的 Poincaré 截面 ($t = 0$) 以及过该初值点的数值解的功率谱。功率谱由许多离散的谱线构成, Poincaré 截面上仅有一点(在一定的计算精度下), 这表明该数值解是周期解, 且其周期为 π , 因此, 在 $t = 0$ 时过定点 $R(2.1, 2.17)$ 的数值解是系统的一个近似周期解。通过大量的数值模拟知, 该周期解附近的其它解当 $t \rightarrow +\infty$ 时, 都有如图 6(a)、6(b) 所示的性态, 所以该周期解是完全稳定的。

4 结 语

本文由经典的 Lotka-Volterra 模型出发, 通过对种间生态学作用机理与过程的分析, 从生物力学角度建立了三个二维非线性动力系统的新模型, 并进行了定性分析和数值模拟试验分析, 分析结果如下:

- (1) 两生物种群间作用效率变大或变小都导致动力系统不稳定。
- (2) 捕食者对猎物的作用系数和猎物对捕食者的反作用系数同向变化有利于动力系统的稳定。
- (3) 两生物种群间作用力时变对系统的稳定起促进作用。
- (4) 文中通过数值模拟找到了非线性自治系统的近似周期解, 它是过定点 $R(2.1, 2.17)$ 的数值解, 且该近似周期解是完全稳定的。

[参 考 文 献]

- [1] 张大勇. 理论生态学研究[M]. 北京: 高等教育出版社, 施普林格出版社, 2000.
- [2] 陈兰荪, 陈健. 非线性生物动力系统[M]. 北京: 科学出版社, 1993.
- [3] 原存德, 裴永珍. 具有不同扩散率的两种群 Ayala 竞争模型的持续生存[J]. 应用数学和力学, 1999, 20(4): 443—440.
- [4] 张银萍, 孙继涛. 三种群 Lotka-Volterra 非周期食饵-捕食系统的持久性[J]. 应用数学和力学, 2000, 21(8): 792—796.
- [5] 郭瑞海, 袁晓凤. 一类微生物种群生态数学模型的 Hopf 分支[J]. 应用数学和力学, 2000, 21(7): 693—700.
- [6] 李骊. 强非线性振动系统的定性理论与定量方法[M]. 北京: 科学出版社, 1997.
- [7] 凌复华. 非线性动力系统的数值研究[M]. 上海: 上海交通大学出版社, 1989.
- [8] Myerscough M R, Darwen M J, Hogarth W L. Stability, persistence and structural stability in a classical predator-prey model[J]. Ecological Modelling, 1996, 89: 31—42.
- [9] 林建忠, 林江, 朱丽兵. 气固两相圆射流场涡结构影响因粒扩散的研究[J]. 应用数学和力学, 1999, 20(5): 470—476.
- [10] 王银邦. 非轴对称载荷作用的外部圆形裂纹问题[J]. 应用数学和力学, 2001, 22(1): 9—15.
- [11] 黄先开, 董勤喜. 具有时滞的高维周期系统的周期解[J]. 应用数学和力学, 1999, 20(8): 847—850.

Two Dimensional Nonlinear Dynamic System Model of Interspecific Interaction and Numerical Simulation Research on It

LI Zi_zhen¹, XU Cai_lin², WANG Wan_xiong²

(1. Department of Mathematics, Lanzhou University, Lanzhou 730000, P. R. China ;

2. State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, P. R. China)

Abstract: The mechanism and the course of two dimensional nonlinear dynamic system of interspecific interaction were dealt with systematically. By extending the Lotka-Volterra model from the viewpoint of biomechanics, it developed new models of two dimensional nonlinear autonomous and nonautonomous dynamic systems, with its equilibrium point's stability and the existence and stability of its periodical solutions analyzed, and did numerical simulation experiments on its dynamics course. The results show that efficiency of interaction between two populations, time_varying effort, and change direction of action coefficient and reaction coefficient have important influences on the stability of dynamic system, that too large or too small interspecific interaction efficiency and contrary change direction of action coefficient and reaction coefficient may result in the nonstability of the system, and thus it is difficult for two populations to coexist, and that time_varying active force contributes to system stability.

Key words: two dimensional nonlinear dynamic system; interspecific interaction; effort; numerical simulation