

捕猎对生态系统稳定性的影响*

王 辅 俊

(华东师范大学, 1984年7月31收到)

摘 要

本文研究捕猎对食饵-捕食者系统和放牧系统稳定性的影响, 分析所用的方法是稳定性理论和摄动方法.

引 言

近二十年来数学在生物学中的应用已极为经常地受到人们的注意, 在这方面已有大量文献, 各种生物系统的数学模型已建立起来, 稳定性理论已应用到生态系统的分析中 (参见 [1], [2], [3]). 有一些文章研究了不包含捕猎的生态系统的稳定性 (参见 [5], [8]), S. Levin 研究了含有收获的二维竞争系统 (参见 [7]).

本文研究食饵-捕食者系统和放牧系统, 分析捕猎对于这些系统的稳定性的影响. 这些分析所用的方法是稳定性理论和摄动方法, 全文安排如下: 第一节中考虑含有自身竞争的二维 Volterra 系统, 第二节中考虑放牧系统, 第三节中考虑三维 Volterra 系统.

一、二维 Volterra 系统

现考虑含自身竞争的食饵-捕食者系统, 系统的方程具有如下形式:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - bxy - ex^2 \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy - fy^2 \end{aligned} \right\} \quad (1.1)$$

$$0 \leq x < +\infty, \quad 0 \leq y < +\infty$$

- x 食饵总数 (或密度)
- y 捕食者总数 (或密度)
- a 食饵内禀增长率
- c 捕食者内禀死亡率
- e 食饵竞争系数

* 李家春推荐.

f 捕食者竞争系数

b 捕食系数

d 捕食系数

在[3]中已讨论了(1.1)的稳定性

(i) 设 $\frac{c}{d} > \frac{a}{e}$, $(\frac{a}{e}, 0)$ 是渐近稳定平衡点.

如初值条件为 $x(0) = x_0 > 0, y(0) = y_0 > 0$

那么解 $x(t) \rightarrow \frac{a}{e}, y(t) \rightarrow 0 \quad (t \rightarrow +\infty)$

在生态学意义下, 这说明捕食者将最终绝灭, 因而生态系统失去平衡, 这个稳定点称为生态不平衡稳定点.

(ii) 设 $\frac{c}{d} < \frac{a}{e}$, 平衡点是 (x^*, y^*) , 它是直线 l_1 和 l_2 的交点.

$$\left. \begin{aligned} l_1: a - by - ex &= 0 \\ l_2: -c + dx - fy &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (1.2)$$

因为 $\frac{c}{d} < \frac{a}{e}$, 由 l_1 和 l_2 的方向知 l_1 和 l_2 必相交于第一象限内(见图1).

现应用首次近似理论和相平面分析方法可得如下结论: (x^*, y^*) 是渐近稳定平衡点(证明略). 在生态学意义下, 这个系统趋向平衡状态, 因而这个稳定点称为生态平衡稳定点.

现讨论捕猎的影响. 假设捕猎项为 $H_1(x)$ 、 $H_2(y)$, $H_1(x)$ 表示对食饵捕猎的方式, $H_2(y)$ 表示对捕食者捕猎的方式. 食饵总数 $x(t)$ 和捕食者总数 $y(t)$ 满足如下微分方程组

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - bxy - ex^2 - H_1(x) \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy - fy^2 - H_2(y) \end{aligned} \right\} \quad (1.3)$$

下面将讨论两种情形:

(1) 按比例捕猎

$$H_1(x) = \varepsilon_1 x, \quad H_2(y) = \varepsilon_2 y$$

其中 $\varepsilon_1 > 0, \varepsilon_2 > 0$ 为捕猎系数. 假设 $\varepsilon_1 < a$, 则(1.3)可改写为如下形式:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= (a - \varepsilon_1)x - bxy - ex^2 \\ \frac{dy}{dt} &= -(c + \varepsilon_2)y + dxy - fy^2 \end{aligned} \right\} \quad (1.4)$$

(1.4) 仅仅系数与(1.1)不同, 因而可得如下结论:

定理 1 如果 $\frac{c + \varepsilon_2}{d} > \frac{a - \varepsilon_1}{e}$, 则 $(\frac{a - \varepsilon_1}{e}, 0)$ 是(1.4)的生态不平衡稳定点.

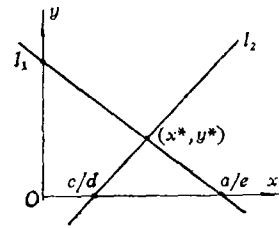


图 1

如果 $\frac{c+\varepsilon_2}{d} < \frac{a-\varepsilon_1}{e}$, 则 (\bar{x}, \bar{y}) 是(1.4)的生态平衡稳定点。其中 (\bar{x}, \bar{y}) 是 l_3 和 l_4 的交点 (见图2)。

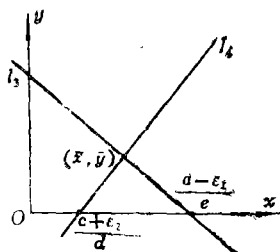


图 2

$$\left. \begin{aligned} l_3: a - \varepsilon_1 - by - ex &= 0 \\ l_4: -(c + \varepsilon_2) + dx - fy &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (1.5)$$

从定理 1 可得到如下生态学结论:

(i) 当捕猎量增加, ε_1 或 ε_2 增加, 那么 \bar{x}/\bar{y} 也增加, 这说明捕猎量的增加对食饵更有利; 相反, 捕猎量的减少对捕食者更有利。

(ii) 定理 1 的条件说明食饵的内禀增长率和捕食者的内禀死亡率对生态系统的平衡状态有影响: 例如, 如果

$$0 < \frac{a}{e} - \frac{c}{d} < \frac{\varepsilon_1}{e} + \frac{\varepsilon_2}{d}$$

这说明当不存在捕猎时, (1.1) 趋向平衡状态, 但捕猎可能使系统转化到不平衡状态。

现假设食饵有躲避场所, 可把捕食项改写为

$$b(x - kx)y, d(x - kx)y \quad (0 < k < 1)$$

kx 为具有躲避场所的食饵总数, 因而如果

$$\frac{c + \varepsilon_2}{d(1 - k)} < \frac{a - \varepsilon_1}{e}$$

那么生态系统趋向平衡状态, 如果 $k = \bar{k}$ 满足

$$\frac{c + \varepsilon_2}{d(1 - \bar{k})} = \frac{a - \varepsilon_1}{e}$$

那么当 $k > \bar{k}$,

$$\frac{c + \varepsilon_2}{d(1 - k)} > \frac{a - \varepsilon_1}{e}$$

生态系统趋向不平衡状态, $y(t) \rightarrow 0 \quad (t \rightarrow +\infty)$, 捕食者将最终绝灭。

(2) 捕猎量为常数

先假设 $e = f = 0$, 设 $H_1(x) = k_1 > 0$, $H_2(y) = k_2 > 0$, k_1, k_2 为常数, (1.3) 改写为

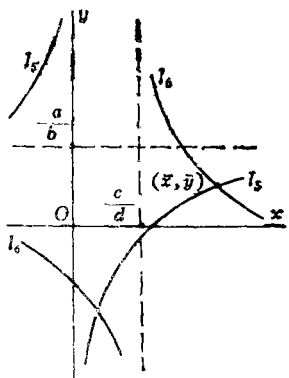


图 3

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - bxy - k_1 \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy - k_2 \end{aligned} \right\} \quad (1.6)$$

平衡点是曲线 l_5 和 l_6 的交点,

$$\left. \begin{aligned} l_5: ax - bxy - k_1 &= 0 \\ l_6: -cy + dxy - k_2 &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (1.7)$$

由 l_5 和 l_6 的方程和图 3 知, 第一象限内有有生态意义的平衡点 (\bar{x}, \bar{y}) 。

变换 $u = x - \bar{x}, v = y - \bar{y}$ 把 (1.6) 变换为

$$\left. \begin{aligned} \frac{du}{dt} &= a(u+\bar{x}) - b(u+\bar{x})(v+\bar{y}) - k_1 \\ \frac{dv}{dt} &= -c(v+\bar{y}) + d(u+\bar{x})(v+\bar{y}) - k_2 \end{aligned} \right\} \quad (1.8)$$

(0,0)是(1.8)的平衡点。(1.8)的首次近似组是

$$\left. \begin{aligned} \frac{du}{dt} &= au - b\bar{y}u - b\bar{x}v \\ \frac{dv}{dt} &= -cv + d\bar{x}v + d\bar{y}u \end{aligned} \right\} \quad (1.9)$$

因 $x=\bar{x}$, $y=\bar{y}$ 是(1.7)的解

$$a - b\bar{y} = \frac{k_1}{\bar{x}}, \quad d\bar{x} - c = -\frac{k_2}{\bar{y}}$$

(1.9)的特征方程是

$$\left(\lambda - \frac{k_1}{\bar{x}}\right)\left(\lambda - \frac{k_2}{\bar{y}}\right) + bd\bar{x}\bar{y} = 0 \quad (1.10)$$

特征根有正实部,所以(0,0)是(1.9)的不稳定平衡点,即 (\bar{x}, \bar{y}) 是(1.6)的不稳定平衡点.从这些结果可得到如下结论:

定理 2 (\bar{x}, \bar{y}) 是(1.6)的不稳定平衡点,生态系统没有生态平衡状态.

注 1 对 $e \neq 0$, $f \neq 0$ 情形有类似结果.

注 2 假设 $H_1(x) = k_1$, $H_2(y) = \varepsilon y$, ε 足够小,且在第一象限内存在平衡点,则也可证明平衡点是渐近稳定平衡点,即生态系统趋向于平衡状态.

二、放牧系统

放牧系统的模型由如下方程给出(见[2]).

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax\left(1 - \frac{x}{k}\right) - c_1y[1 - \exp(-d_1x)] \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + c_2y[1 - \exp(-d_2x)] \\ &0 < x < +\infty, \quad 0 < y < +\infty \end{aligned} \right\} \quad (2.1)$$

x 植物密度

y 食植动物总数

a 植物的内禀增长率

k 未放牧植物最大密度

c_1 每个食植动物的最大取食率

d_1 植物稀少时食植动物的放牧效率

c 食植动物的内禀死亡率

c_2 植物密度高的情况下,食植动物下降状况的改善率 ($c < c_2$).

d_2 食植动物的繁殖能力

当 $x=0$, 捕食项 $c_1y[1 - \exp(-d_1x)] = 0$, 捕食项的绝对值随着 x 的增大而增大,但不超

过 $c_1 y$. 在第一象限内有一个平衡点 (\bar{x}, \bar{y}) .

$$\bar{x} = \frac{1}{d_2} \ln \left(\frac{c_2}{c_2 - c} \right), \quad \bar{y} = \frac{a\bar{x} \left(1 - \frac{\bar{x}}{k} \right)}{c_1 [1 - \exp(-d_1 \bar{x})]}$$

如 $k < k^*$, (\bar{x}, \bar{y}) 是稳定平衡点.

如 $k > k^*$, (\bar{x}, \bar{y}) 是不稳定平衡点, 在相平面内有一个闭轨, 即 $x(t)$ 、 $y(t)$ 是周期解.

$$k^* = \frac{\bar{x} [2 \exp(d_1 \bar{x}) - 2 - d_1 \bar{x}]}{\exp(d_1 \bar{x}) - 1 - d_1 \bar{x}}$$

k^* 称为分岔值. 当 $k > k^*$, 食植动物的数量周期性地振动, 且振幅大, 可能绝灭.

现考虑对食植动物按比例捕猎, 系统的方程如下:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax \left(1 - \frac{x}{k} \right) - c_1 y [1 - \exp(-d_1 x)] \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + c_2 y [1 - \exp(-d_2 x)] - \varepsilon y \end{aligned} \right\} \quad (2.2)$$

假设 $c + \varepsilon < c_2$, 平衡点是 (\bar{x}, \bar{y}) .

$$\bar{x} = \frac{1}{d_2} \ln \left(\frac{c_2}{c_2 - c - \varepsilon} \right), \quad \bar{y} = \frac{a\bar{x} \left(1 - \frac{\bar{x}}{k} \right)}{c_1 [1 - \exp(-d_1 \bar{x})]}$$

$$\frac{\partial k^*}{\partial \bar{x}} = L_1 + L_2 \quad (2.3)$$

$$L_1 = \frac{\bar{x} d_1 [\exp(d_1 \bar{x}) - \bar{x} d_1 \exp(d_1 \bar{x}) - 1]}{[\exp(d_1 \bar{x}) - 1 - d_1 \bar{x}]^2}$$

$$L_2 = \frac{2 \exp(d_1 \bar{x}) - 2 - d_1 \bar{x}}{\exp(d_1 \bar{x}) - 1 - d_1 \bar{x}}$$

$$\therefore L_1 < 0, \text{ 且 } |L_1| < \frac{\bar{x}^2 d_1^2}{\exp(d_1 \bar{x})} < 1,$$

$$L_2 > 0, \text{ 且 } |L_2| > 2,$$

$$\therefore \frac{\partial k^*}{\partial \bar{x}} > 0.$$

定理 3 如(2.2)中 $c + \varepsilon < c_2$, 则 $\frac{\partial k^*}{\partial \bar{x}} > 0$.

由定理 3 得到如下结论:

当 $c + \varepsilon < c_2$, k^* 的值随着 ε 的增加而增加, 因此如果对系统(2.2) $k > k^*$, (\bar{x}, \bar{y}) 不稳定, 那么增加捕猎量可能把(2.2)转化到 $k < k^*$ 的状态, 使 (\bar{x}, \bar{y}) 成为稳定点, 闭轨被消除.

三、三维 Volterra 系统

设 $x(t)$ 是食饵总数, $y(t)$ 是第一种捕食者总数, $z(t)$ 是第二种捕食者总数. 假设第二种捕食者的内禀死亡率 d_2 大大超过第一种捕食者的内禀死亡率 c 和食饵内禀增长率 a .

即
$$\frac{d_2}{c} \gg 1, \quad \frac{d_2}{a} \gg 1$$

这个系统可以用如下方程组描述:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= ax - bxy - kxz - ex^2 - \varepsilon_1 x \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy - fy^2 - \varepsilon_2 y \\ \varepsilon \frac{dz}{dt} &= -z + ehxz - \varepsilon_3 z \end{aligned} \right\} \quad (3.1)$$

$\varepsilon = \frac{1}{d_2}$ 是正的小参数, 各参数的生态意义类似于(1.1)的参数, 其中 $\varepsilon_1 x$, $\varepsilon_2 y$, $-\frac{\varepsilon_3}{\varepsilon} z$ 是按比

例捕猎项. 这是一个典型的奇异摄动问题, 初值条件是

$$x(0) = \tilde{x} > 0, \quad y(0) = \tilde{y} > 0, \quad z(0) = \tilde{z} > 0$$

现考虑退化系统, 令(3.1)的第三个方程中 $\varepsilon = 0$, 得

$$-z - \varepsilon_3 z = 0, \quad \frac{\partial}{\partial z} (-z - \varepsilon_3 z) = -1 - \varepsilon_3 < 0$$

满足奇摄动的稳定性条件(见[4]). 渐近解的首项 $x_0(t)$ 、 $y_0(t)$ 、 $z_0(t)$ 满足如下退化方程组

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_0}{dt} &= ax_0 - bx_0 y_0 - kx_0 z_0 - ex_0^2 - \varepsilon_1 x_0 \\ \frac{dy_0}{dt} &= -cy_0 + dx_0 y_0 - fy_0^2 - \varepsilon_2 y_0 \\ -z_0 - \varepsilon_3 z_0 &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (3.2)$$

初值条件是

$$x_0(0) = \tilde{x}, \quad y_0(0) = \tilde{y}, \quad z_0(0) = 0$$

由此知 $z_0(t) \equiv 0$, (3.2) 化为

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx_0}{dt} &= ax_0 - bx_0 y_0 - ex_0^2 - \varepsilon_1 x_0 \\ \frac{dy_0}{dt} &= -cy_0 + dx_0 y_0 - fy_0^2 - \varepsilon_2 y_0 \end{aligned} \right\} \quad (3.3)$$

$$x_0(0) = \tilde{x}, \quad y_0(0) = \tilde{y}$$

因 $z_0(0) = 0 \neq \tilde{z}$, (3.1) 的解对 z 在 $t=0$ 附近存在初始边界层, 对 $t \in [0, \infty)$, $x_0(t)$, $y_0(t)$, $z_0(t)$ 不是(3.1)的近似解, 但是稳定性条件满足, 因此 $z(t)$ 在 $t \in [0, \delta]$, $\delta = o(\varepsilon)$ 内很快地减小, 因而 $|z(t) - z_0(t)| = o(\varepsilon)$, $t \in [\delta, \infty)$, 且

$$\left. \begin{aligned} x(t) &= x_0(t) + o(\varepsilon) \\ y(t) &= y_0(t) + o(\varepsilon) \\ z(t) &= z_0(t) + o(\varepsilon) \end{aligned} \right\} \quad (3.4)$$

$$t \in [\delta, \infty)$$

其中 $z_0(t) \equiv 0$, $x_0(t)$ 、 $y_0(t)$ 是(3.3)的解, 因此(3.1)的解的渐近状态决定于(3.3)的解.

定理 4 如 $\frac{c + \varepsilon_2}{d} < \frac{a - \varepsilon_1}{e}$, $\varepsilon_1 < a$

则对足够大的 t 成立

$$\left. \begin{aligned} x(t) &= \bar{x}_0 + o(\varepsilon) \\ y(t) &= \bar{y}_0 + o(\varepsilon) \\ z(t) &= o(\varepsilon) \end{aligned} \right\} \quad (3.5)$$

其中 (\bar{x}_0, \bar{y}_0) 是(3.3)的稳定点。从定理4可断定,当 t 足够大,(3.1)的轨线进入 $(\bar{x}_0, \bar{y}_0, 0)$ 的 ε 邻域中,生态系统趋向于平衡状态,生态系统的渐近状态决定于对 x 和 y 的捕猎量。

作者衷心感谢李家春先生在本文准备过程中提出的宝贵意见。

参 考 文 献

- [1] Smith, J., *Model in Ecology*, Cambridge Publication, Cambridge, England, (1977).
- [2] May, R., *Theoretical Ecology*, Blackwell Scientific Publication, Oxford, (1981).
- [3] Braun, M., *Differential Equation and Application*, Springer-Verlag, New York, (1976).
- [4] O'Malley, *Introduction to Singular Perturbation Theory*, Academic Press. Amer., (1974).
- [5] Goh, B. S. Global stability in two species interaction, *J. of Math. Biology*, V3 (1976), 313—318.
- [6] Hsa, S. B., The application of Poincaré transform to Lotka-Volterra model, *J. of Math. Biology*, V6, (1978), 67—73.
- [7] Liven, S., *Harvesting and Two Species Interaction*, Lecture Notes in Biomathematics (25), Springer-Verlag, New York, (1978), 156—163.
- [8] HofBaner, J., On the occurrence of limit cycles in the Lotka-Volterra equation, *Nonlinear Analysis*, V5, No9(1981), 1003—1006.

Effects of Hunting on the Stability of Ecosystems

Wang Fu-jun

(East China Normal University, Shanghai)

Abstract

In this present paper, we examine the effects of hunting on the stability of prey-predator systems and grazing systems. The theory of stability and singular perturbation method are applied for analysing.