

# 具有食饵群体抵御力作用影响的捕食系统

马苏奇

(中国农业大学 理学院,北京 100083)

**摘要** 对一类食饵种群具有群体抵御力的二维捕食食饵系统进行了定性研究。证明了解的有正有界性。在鞍结分岔条件下,得到了正平衡点附近的轨线结构和全局的轨线结构。结果表明捕食种群的生存或绝灭依赖于食饵种群的内部增长率:若内部增长率较小,捕食者最终绝灭;若内部增长率增加,捕食种群的持续生存区也增大;但若内部增长率较大时,食饵的群体防御能力使得捕食者很难捕食,捕食种群的持续生存区减小。

**关键词** 捕食系统;鞍结分岔;轨线结构

**中图分类号** O 175. 12

**文章编号** 1007-4333(2004)02-0089-04

**文献标识码** A

## A predator system affected by collectively defensive capability of the predator population

Ma Suqi

(College of Science, China Agricultural University, Beijing 100083, China)

**Abstract** A predator system of 2-dimension was qualitatively investigated, where the prey population having the collectively defensive capability. The positive boundness of the solutions was proved; and at the condition of the fold bifurcation, the portraits structure near the positive equilibrium and the global structure of the portraits were obtained. The results showed that whether the predator persist on or perish out depends on the intrinsic increasing rate of the prey population: If it is lower, the predator will perish out; Increasing it, the predator's persist region extends; But if it is higher, the collectively defensive capability of the prey population make the predator difficult, and the predators persist region contracts.

**Key words** predator system; saddle-node bifurcation; portraits structure

生态学中,非线性生态系统的动力学行为非常丰富,其中鞍结分岔是人们感兴趣的动力学问题之一。人们对捕食系统的研究中,利用传统的定性稳定性方法和抽象动力系统等方法,在讨论平衡点的鞍结分岔和扇形稳定,确定大范围解的性质等方面,已取得了一些成果<sup>[1]</sup>。对于食饵种群具有群体抵御力的捕食系统,文献[2]研究了系统的周期解和同宿轨的存在性。由于当平衡点发生鞍结分岔时,随着参数在不同的范围内变化,平衡点附近的轨线结构会发生丰富的变化,因而使得种群的生存区域和绝灭区域也相应地改变。在当今生态环境恶化的情况下,对该问题的讨论具有现实意义。

### 1 解的有界性

对于二维捕食-食饵系统

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= x(a - bx) - \frac{cxy}{1 + wx + mx^2} \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{ecxy}{1 + wx + mx^2} - dy \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

其中: $x$ 和 $y$ 分别代表食饵和捕食者种群的密度; $a, b, c, e, d$ 是大于0的常数; $w, m$ 为常数。功能性反应函数 $f(x) = \frac{cx}{1 + wx + mx^2}$ 是非单调的,解释如下:当食饵增加到一定数量时,其群体防御力增强,使得捕食者的捕食难度增加,捕食数量就会减

收稿日期:2003-09-04

基金项目:国家自然科学基金资助项目(10172011)

作者简介:马苏奇,博士研究生,讲师,主要从事种群生态学中的数学建模及其非线性动力学的研究。

少;但由于单位时间内,捕食者总要捕捉食饵,所以  
 $(x) > 0$  恒成立,即满足条件

$$w^2 < 4m \quad (2)$$

捕食-食饵系统的数学建模方法见文献[3]。

**引理 1**  $D^+ = \{(x, y) | x > 0, y > 0\}$  是方程(1)的正向不变集。

**证明:** 由于  $x = 0, y = 0$  是方程(1)的一个解,所以结论成立。

**引理 2** 方程(1)的一切在  $t_0$  时刻从正初值  $(x_0, y_0)$  出发的解是正向有界的。

**证明:** 记从正初值  $(x_0, y_0)$  出发的解  $(x(t, t_0, (x_0, y_0)), y(t, t_0, (x_0, y_0)))$  为  $(x(t), y(t))$ , 由引理 1,  $x(t) > 0, y(t) > 0$  成立。

选取  $M = \frac{a+1}{b}$ , 若  $x < M$ , 由方程(1)的第 1 个方程可得  $\frac{dx}{dt} > -x$ 。设  $x(t_0) = M$ , 对微分不等式两边积分得  $x(t) > Me^{-(t-t_0)}$ , 所以  $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$ , 于是方程的解  $(x(t), y(t))$ , 当  $t$  充分大时, 有  $x(t) < M$ 。方程(1)的第 1 个方程乘以  $e$ , 并与第 2 个方程相加, 得  $\frac{d}{dt}(ex + y) = ex(a - bx) - dy$ , 存在  $N > 0$ , 使得对充分大的  $t$ , 有  $ex(t) + y(t) < N$ , 其证明同  $x(t) < M$ 。而  $x(t) > 0$ , 所以  $y(t) < N$ 。结论得证。

## 2 鞍结分岔和轨线的全局结构

研究平面动力系统的轨线结构时,定性稳定性分析是常用方法。下面给出文献[4]确定轨线正向或负向进入奇点的方向的定义和定理。给定方程组

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= X_m(x, y) + (x, y) \\ \frac{dy}{dt} &= Y_n(x, y) + (x, y) \end{aligned} \right\} \quad (3)$$

其中  $X_m$  和  $Y_n$  分别为  $x, y$  的  $m, n$  次奇次多项式,  $m, n \geq 1$ , 当  $r \rightarrow 0$  时,  $X_m = o(r^m), Y_n = o(r^n)$ 。假设  $X_m$  与  $Y_n$  互质。设原点  $O(0, 0)$  是方程(3)的奇点。

**定义 1** 设  $L$  是方程(3)的轨线, 点  $A(r, \theta)$  是  $L$  上的动点。若当  $r \rightarrow 0$  时,  $\theta \rightarrow \theta_0$ , 则认为轨线  $L$  沿固定方向进入奇点  $O(0, 0)$ 。令

$$\begin{aligned} G(\theta) &= Y_n(\cos \theta, \sin \theta) \cos \theta & m > n \\ G(\theta) &= -X_m(\cos \theta, \sin \theta) \sin \theta & m < n \\ G(\theta) &= Y_n(\cos \theta, \sin \theta) \cos \theta - X_m(\cos \theta, \sin \theta) \sin \theta & m = n \end{aligned}$$

再令

$$\begin{aligned} H(\theta) &= Y_n(\cos \theta, \sin \theta) \sin \theta & m > n \\ H(\theta) &= X_m(\cos \theta, \sin \theta) \cos \theta & m < n \\ H(\theta) &= Y_n(\cos \theta, \sin \theta) \sin \theta + X_m(\cos \theta, \sin \theta) \cos \theta & m = n \end{aligned}$$

**定理 1** 若  $G(\theta) = 0$  有单根  $\theta_k$ , 且  $G'(\theta_k) \cdot H(\theta_k) < 0$ , 则沿  $\theta = \theta_k$  方向有惟一轨线进入奇点  $O(0, 0)$ 。

用定理 1 给出的方法定性研究方程(1)的鞍结分岔和全局的轨线结构。

作时间变换  $d = \frac{dt}{1 + wx + mx^2}$ , 由方程(2)可知, 方程(1)的解的稳定性是保持时间不变的。方程(1)变换为如下的等价形式

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{d} &= x(a - bx)(1 + wx + mx^2) - cxy \\ \frac{dy}{d} &= ecxy - d(1 + wx + mx^2)y \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

容易看出, 方程(4)有奇点  $A(0, 0), E\left(\frac{a}{b}, 0\right)$ , 且在条件

$$(ec - dw)^2 - 4d^2m = 0 \quad (*)$$

下, 容易计算得  $A(0, 0)$  是鞍点,  $E\left(\frac{a}{b}, 0\right)$  是稳定结点, 而且仅当  $\frac{ec - dw}{2dm} < \frac{a}{b}$  时, 存在惟一的正奇点  $P(x_0, y_0)$ , 其中

$$\begin{aligned} x_0 &= \frac{ec - dw}{2dm} \\ y_0 &= \frac{ec(ec - dw)(2adm - b(ec - dw))}{4cd^3m^2} \end{aligned}$$

若  $\frac{ec - dw}{2dm} > \frac{a}{b}$ , 则  $E\left(\frac{a}{b}, 0\right)$  是全局渐进稳定的。

容易计算特征方程在  $P(x_0, y_0)$  处有 1 个特征根是 0, 所以  $P(x_0, y_0)$  是鞍结点。

令  $\bar{x} = x - x_0, \bar{y} = y - y_0$ , 仍然分别用  $x, y$  表示  $\bar{x}, \bar{y}$ , 方程(4)经变换后化为

$$\left. \begin{aligned} \frac{dx}{d} &= \frac{ec(ec - dw)}{2d^3m^2} [adm - b(ec - dw)]x - \frac{c(ec - dw)}{2dm}y + [(aw - b) + 3(am - bw)x_0 - 6bm x_0^2]x^2 + [(am - bw) - 4bm x_0]x^3 - bm x^4 - cxy \\ \frac{dy}{d} &= -dmx^2(y + y_0) \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

由于方程(5)的右边是解析的,所以轨线若进入鞍结点  $O(0,0)$ ,只能沿固定方向进入。计算鞍结点处的特殊方向,由  $G(\theta), H(\theta)$  的定义(定义 1),得

$$G(\theta) = -\sin \left\{ \frac{ex(ec-dw)}{2d^3m^2} [adm - b(ec-dw)] \cos \theta - \frac{c(ec-dw)}{2dm} \sin \theta \right\}$$

$$H(\theta) = \cos \left\{ \frac{ec(ec-dw)}{2d^3m^2} [adm - b(ec-dw)] \cos \theta - \frac{c(ec-dw)}{2dm} \sin \theta \right\}$$

$G(\theta)$  有 4 个单根  $\theta_k$  和  $\theta_{k+\pi}, k=0,1$ , 其中

$$\theta_k = \arctan \frac{d^2m}{e[adm - b(ec-dw)]} + k\pi$$

因为

$$H(0) = H(\theta_k) = \frac{ec(ec-dw)}{2d^3m^2} [adm - b(ec-dw)]$$

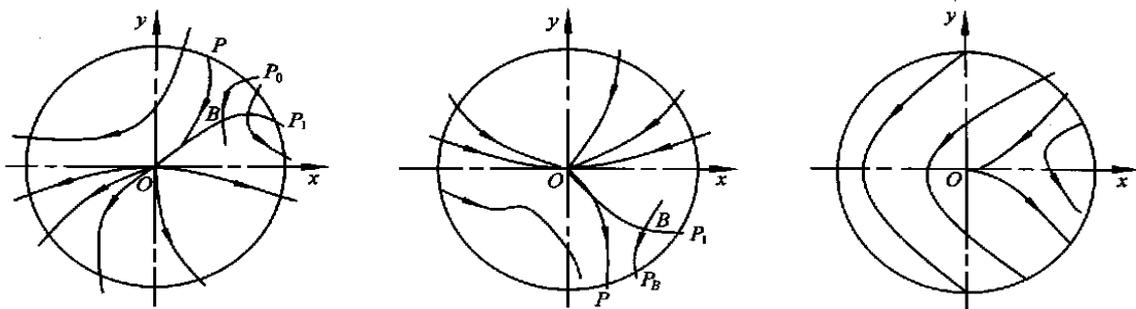
$$G(0) = G(\theta_k) = -\frac{ec(ec-dw)}{2d^3m^2} [adm - b(ec-dw)]$$

所以  $G(0)H(0) = G(\theta_k)H(\theta_k) < 0$ 。由定理 1 可

知,沿着  $\theta_k$ , 各有惟一的 1 条轨线进入原点(图 1)。

1)  $adm - b(ec-dw) > 0$  情形。

在此情形下,  $H(0) = H(\theta_k) > 0$ , 所以沿着  $\theta_k$ , 各有惟一的 1 条轨线负向进入原点。由于原点是鞍结点,必然有惟一的 1 条轨线沿着  $\theta_{k+\pi}$  的方向正向进入原点。选取充分小的正数  $\delta$ , 记  $S(O)$  为原点的  $\delta$ -邻域。在  $S(O)$  内,由方程(5)得,  $\frac{dy}{dx} < 0$ , 因此沿着轨线,  $y$  单调递减。轨线若正向进入原点,只能在上半平面  $y > 0$  内进入。  $x = \theta_k(y)$  是垂直等倾线,通过原点且与  $S(O)$  相交于点  $P_1$ 。在垂直等倾线  $x = \theta_k(y)$  上任取一点  $B$ , 点  $B$  属于弧  $OP_1$  且  $B \neq O$ , 沿着经过点  $B$  的轨线负向,当  $\delta$  减小时,  $x$  单调增大,故轨线负向必与  $\partial S(O)$  相交。设第 1 个交点为  $P_B$ , 当点  $B$  沿着弧  $OP_1$  向原点移动时,根据解的存在惟一性,点  $P_B$  一定向左移动且不与  $y$  轴相交,从而极限存在。令  $\lim_{B \rightarrow O(0,0)} P_B = P$ , 则  $P \in \partial S(O)$ , 且由点  $P$  出发的正向轨线  $L_P^+$  沿  $\theta_{k+\pi}$  方向进入原点  $O$ 。  $O(0,0)$  附近的轨线结构见图 1(a)。



(a)  $adm - b(ec - dw) > 0$       (b)  $adm - b(ec - dw) < 0$       (c)  $adm - b(ec - dw) = 0$

图 1 方程(5)原点附近的轨线结构

Fig. 1 The portraits structure near the trivial for Eqs. (5)

由于方程(5)是由方程(4)经过坐标轴的平移变换而得到的,所以沿着  $\theta_k$  方向各有惟一的 1 条轨线  $\theta_{k+2\pi}, \theta_{k+4\pi}$  负向进入方程(4)的鞍结点  $P(x_0, y_0)$ 。又由于  $A(0,0)$  是鞍点,  $E\left(\frac{a}{b}, 0\right)$  是稳定结点,所以  $\theta_{k+2\pi}, \theta_{k+4\pi}$  必正向进入  $E\left(\frac{a}{b}, 0\right)$ 。这样,在  $\theta_{k+2\pi}, \theta_{k+4\pi}$  围成的闭域内,根据解的存在惟一性,所有轨线负向进入  $P(x_0, y_0)$ , 正向进入  $E\left(\frac{a}{b}, 0\right)$ 。此外,由上面的讨论知,存在惟一的 1 条轨线  $\theta_k$  沿着  $\theta_k$  方向正向进入  $P(x_0, y_0)$ 。在定义域平面内,方程(4)的全局轨线结构见图 2(a)。

2)  $adm - b(ec-dw) < 0$  情形。

考虑方程(5),在此情形下,  $H(0) = H(\theta_k) < 0$ , 所以沿着  $\theta_k$  方向各有惟一的 1 条轨线正向进入原点。由于原点是鞍结点,必然有惟一的 1 条轨线沿着  $\theta_{k+\pi}$  的方向负向进入原点。在  $S(O)$  内,在垂直等倾线  $x = \theta_k(y)$  上任取 1 点  $B$ , 点  $B$  属于弧  $OP_1$  且  $B \neq O$ , 沿着经过点  $B$  的轨线的正向,当  $\delta$  增加时,轨线正向必与  $\partial S(O)$  相交。设第 1 个交点为  $P_B$ , 令  $\lim_{B \rightarrow O(0,0)} P_B = P$ , 则  $P \in \partial S(O)$ , 且由点  $P$  出发的负向轨线  $L_P^-$  沿着  $\theta_k$  方向进入原点  $O$ 。  $O(0,0)$  附近的轨线结构见图 1(b)。

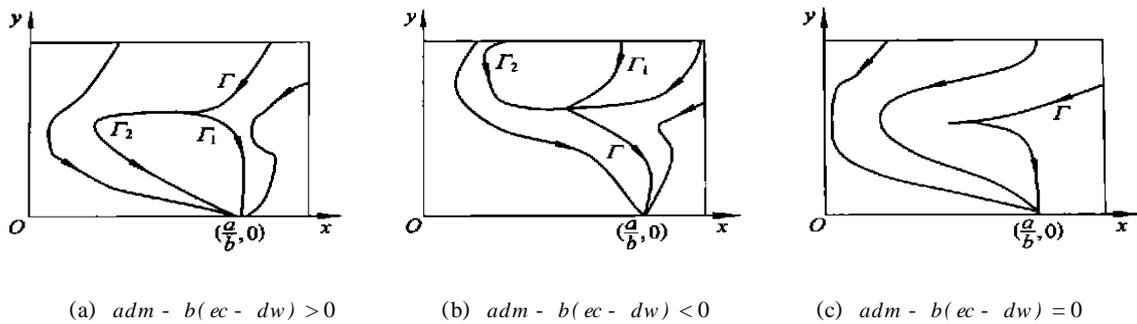


图2 方程(4)的全局轨线结构

Fig. 2 The global portraits structure for Eqs. (4)

考虑方程(4),沿着 $O$ 方向各有惟一的1条轨线 $\Gamma_1, \Gamma_2$ 正向进入方程(4)的鞍结点 $P(x_0, y_0)$ ,负向趋于无穷远处。这样 $\Gamma_1, \Gamma_2$ 在围成的闭域内,根据解的存在惟一性,所有轨线正向进入 $P(x_0, y_0)$ ,负向趋于无穷远处。在闭域外,所有轨线必然正向进入 $E\left[\frac{a}{b}, 0\right]$ 。此外,由上面的讨论知,存在惟一的1条轨线 $\Gamma$ 沿着 $O$ 方向负向进入 $P(x_0, y_0)$ 。因此,在定义域平面内,方程(4)的全局轨线结构见图2(b)。

3)  $adm - b(ec - dw) = 0$ 情形。

由方程(5)可知,此时特征方程在 $O(0, 0)$ 处有1对零根。所以 $O(0, 0)$ 或 $P(x_0, y_0)$ 分别是方程(5)或方程(4)的余维2的退化奇点。且

$$G(\theta) = \frac{c(ec - dw)}{2dm} \sin^2 \theta = 0$$

只有根 $0, \pi$ 。

在 $S(O)$ 内,考虑到 $O(0, 0)$ 是退化的奇点,所以有分别有惟一的轨线正向和负向进入 $O(0, 0)$ 。又 $y \frac{dx}{d} < 0$ ,因此,当 $y > 0$ 时,沿着轨线 $x$ 单调减;当 $y < 0$ 时,沿着轨线 $x$ 单调增。 $O(0, 0)$ 附近的轨线结构见图1(c)。

考虑方程(4),在 $y > y_0$ 平面内,有惟一的轨线正向进入 $P(x_0, y_0)$ ,负向趋于无穷远处。除了轨线 $\Gamma$ 外,其余轨线必然正向进入 $E\left[\frac{a}{b}, 0\right]$ 。此外,在 $y < y_0$ 平面内,有惟一的轨线负向进入 $P(x_0, y_0)$ ,正向进入 $E\left[\frac{a}{b}, 0\right]$ 。因此,在定义域平面内,方程(4)的全局轨线结构见图2(c)。

### 3 结论

功能性反应函数  $f(x) = \frac{cx}{1 + wx + mx^2}$  在  $x =$

$\frac{1}{\sqrt{m}}$ 处达到最大,所以单位捕食者的最大消化产出率为 $\frac{ec}{w + 2\sqrt{m}}$ 。条件 $(ec - dw)^2 - 4d^2m = 0$ 等价于 $\frac{ec}{w + 2\sqrt{m}} = d$ ,即捕食者的最大消化产出率等于死亡率。此时捕食种群的数量对食饵种群的数量具有依赖性。

1) 当 $\frac{ec - dw}{2dm} < \frac{a}{b}$ 时,由于食饵种群的内部增长率较小,捕食者终因缺乏足够的食物最终绝灭;

2) 当 $\frac{ec - dw}{2dm} < \frac{a}{b} < \frac{ec - dw}{dm}$ 时,食饵种群数量较充足,捕食者有较丰富的食物使它生存下去,种群的持续生存区较大;

3) 当 $\frac{a}{b} < \frac{ec - dw}{dm}$ 时,由于食饵种群的内部增长率较大,其群体防御能力增强,使得捕食者很难捕捉到食物,最终绝灭,种群的持续生存区较小。

选取固定参数 $e = 2, c = 5, m = 4, w = 1, d = 2, b = 2$ ,应用 Matlab 数学软件可以验证:当 $a < 1$ 时,捕食者最终绝灭;当 $a$ 增大到 $a > 1$ ,种群的持续生存区增大;但当继续增大到 $a > 2$ 时,种群的持续生存区减小。

### 参考文献

- [1] 陈兰荪. 数学生态学模型和研究方法[M]. 北京:科学出版社, 1988. 47 ~ 90
- [2] Ruan S, Xiao D. Global analysis in a predator-prey system with nonmonotonic functional response[J]. SIAM J Appl Math, 2001(61): 1445 ~ 1472
- [3] 马知恩. 种群生态学的数学建模和研究方法[M]. 北京:科学出版社, 1996. 41 ~ 107
- [4] 张芷芬, 丁同仁. 微分方程定性理论[M]. 北京:科学出版社, 1985. 102 ~ 119