

一类生态系统的稳定性

王寿松

(数学力学系)

摘 要

本文推广关于 Volterra 方程稳定性的研究,对一类比较广泛的生态系统,利用微分矩方法构造相应的李雅普诺夫函数,从而给出其正平衡点全局稳定性的一些充分条件,并讨论了几个比 Volterra 方程有更强非线性的生态系统模型的稳定性问题。

§1 模型和李雅普诺夫函数

在生态系统的稳定性研究中,大量的工作⁽¹⁻³⁾从事于 Volterra 模型:

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1.1)$$

这里 x_i 表示第 i 个物种的数量或密度,其增长率为 $r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$, 其中 r_i 为内禀增长率,当其他物种不存在时, $r_i > 0$ 或 < 0 分别表示物种 i 的增长或死亡速率; a_{ii} 表示由于各种原因(如环境局限和有限的食物资源等)对自身增长率的抑制($a_{ii} < 0$)或互助($a_{ii} > 0$)或无影响($a_{ii} = 0$); 而 $a_{ij} (i \neq j)$ 表示种群 i 和种群 j 的相互作用, $a_{ij} > 0$ 或 < 0 分别表示种群 j 有利或妨碍种群 i 的生长影响, $a_{ij} = 0$ 则表示种群 j 对种群 i 无影响。显然,我们的讨论只对 $x_i \geq 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ 才有意义,故本文所讨论的“全局”稳定性是指在区域 $x_i > 0$ 而言的。

如果方程(1.1)有正平衡点 $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$, $x_i^* > 0 (i = 1, 2, \dots, n)$, 即成立

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j^* = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1.2)$$

在讨论这个平衡点的全局稳定性时,最常用而且最恰当的李雅普诺夫函数是

$$V(x_1, \dots, x_n) = \sum_{i=1}^n p_i (x_i - x_i^* - x_i^* \ln x_i / x_i^*), \quad (1.3)$$

其中 $p_i > 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ 是常数,这个函数的产生及其对解决方程(1.1)稳定性的作用,可根据一般稳定性定理利用构造李雅普诺夫函数的微分矩方法⁽⁴⁾来进行分析。此时,可求出函数 V 关于方程(1.1)对 t 的全导数为

本文于1983年4月收到。

$$\dot{V}(x_1, \dots, x_n) = (\mathbf{x} - \mathbf{x}^*)^T B (\mathbf{x} - \mathbf{x}^*) \quad (1.4)$$

其中 $(\mathbf{x} - \mathbf{x}^*) = (x_1 - x_1^*, \dots, x_n - x_n^*)^T$ 为列向量, $B = \frac{1}{2} (PA + A^T P)$ 为 $n \times n$ 对称矩阵, 而 $P = \text{diag}(p_1, \dots, p_n)$ 为待定的对角矩阵, $A = (a_{ij})_{n \times n}$ 是已知的种群作用矩阵。因此只要找到一组正常数 $p_i (i = 1, 2, \dots, n)$, 使得矩阵 B 是定负的, 或者常负的且除 $\mathbf{x} = \mathbf{x}^*$ 之外沿着(1.1)的解 $\dot{V}(\mathbf{x})$ 不会恒为零, 则(1.1)的正平衡解 $\mathbf{x} = \mathbf{x}^*$ 是全局稳定的^[2,5]。

Hsu^[6]和Harrison^[6]分别提出一类比Volterra方程具有更强非线性的二维被食者——捕食者模型, 讨论其稳定性时采用了比(1.3)更一般的李雅普诺夫函数。这里我们推广^[6,6]的工作考虑高维的更广泛的一类生态系统模型:

$$\dot{x}_i = r_i(x_i) + g_i(x_i) \sum_{j=1}^n a_{ij} b_j(x_j), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1.5)$$

其中 $r_i(x_i)/x_i$ 表示物种 i 的内禀增长率, 在很多情况下, 由于有限的环境条件和食物资源等, 种群内部总会有些摩擦而影响增长率的(例如疾病传染造成死亡等), 因此 $r_i(x_i)$ 一般不是线性函数。常数 a_{ij} 同样可以描述种群 i 和种群 j 有无发生关系, 是对种群 i 的增长起促进还是妨碍作用的标志, 同时它们之间的相互作用反应不一定是对等成比例的, 因而 $g_i(x_i) b_j(x_j)$ 往往不是 $x_i x_j$ 的正比关系, 例如有 $b\sqrt{x_i x_j}$ 或 $(Kx_i x_j)/(a + x_i)$ 等。这说明模型(1.5)比Volterra模型(1.1)更有广泛性和灵活性, 而且有其实意义。

按照上述我们可以假设 $g_i(x_i) > 0$ 对一切 $x_i > 0$, 而 $b_i(x_i)$ 是 $x_i > 0$ 的递增函数。如果(1.5)有一个正平衡点 (x_1^*, \dots, x_n^*) , 即存在 $x_i^* > 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ 满足

$$r_i(x_i^*) + g_i(x_i^*) \sum_{j=1}^n a_{ij} b_j(x_j^*) = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1.6)$$

现在我们利用微分矩方法^[4]来构造所需要的李雅普诺夫函数, 建立广义微分矩方程:

$$[b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] \dot{x}_i = [b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] [r_i(x_i) + g_i(x_i) \sum_{j=1}^n a_{ij} b_j(x_j)] \\ i = 1, 2, \dots, n$$

注意(1.6)即有

$$[b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] \dot{x}_i = [b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] \left\{ \frac{r_i(x_i)}{g_i(x_i)} - \frac{r_i(x_i^*)}{g_i(x_i^*)} \right. \\ \left. + \sum_{j=1}^n a_{ij} [b_j(x_j) - b_j(x_j^*)] \right\} g_i(x_i), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1.7)$$

对(1.7)各式分别乘上 $p_i/g_i(x_i)$ (其中 $p_i > 0$ 是待定常数), 然后相加, 并注意到

$$\frac{d}{dt} \int_{x_i^*}^{x_i} \frac{b_i(\xi) - b_i(x_i^*)}{g_i(\xi)} d\xi = \frac{b_i(x_i) - b_i(x_i^*)}{g_i(x_i)} \dot{x}_i$$

便可得到

$$\frac{d}{dt} V(x_1, \dots, x_n) = \dot{V}(x_1, \dots, x_n)$$

其中 $V(x_1, \dots, x_n)$ 是所求得李雅普诺夫函数:

$$V(x_1, \dots, x_n) = \sum_{i=1}^n p_i \int_{x_i^*}^{x_i} \frac{b_i(\xi) - b_i(x_i^*)}{g_i(\xi)} d\xi \quad (1.8)$$

其沿着(1.5)的解对 t 的全导数为

$$\begin{aligned} \dot{V}(x_1, \dots, x_n) &= \sum_{i=1}^n p_i [b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] \left[\frac{r_i(x)}{g_i(x_i)} - \frac{r_i(x_i^*)}{g_i(x_i^*)} \right] \\ &+ \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i a_{ij} [b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] [b_j(x_j) - b_j(x_j^*)]. \end{aligned} \quad (1.9)$$

§2 基本定理

现在我们利用(1.8)和(1.9)立即可以提出判别方程(1.5)的正平衡解 $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)^T$ 为全局稳定的一些充分条件.

定理2.1 如果对方程(1.5)满足如下假设条件(其中 $i = 1, 2, \dots, n$):

- 1) 存在唯一的正平衡解 $x^* = (x_1^*, \dots, x_n^*)^T$;
- 2) $g_i(x_i) > 0$ 对一切 $x_i > 0$;
- 3) $b_i(x_i)$ 是 $x_i > 0$ 的递增函数;
- 4) $r_i(x_i)/g_i(x_i)$ 是 $x_i > 0$ 的不增函数;

$$5) \lim_{\substack{x_i \rightarrow +\infty \\ \text{或 } x_i \rightarrow 0^+}} \int_{x_i^*}^{x_i} \frac{b_i(\xi) - b_i(x_i^*)}{g_i(\xi)} d\xi = +\infty,$$

- 6) 存在一组常数 $p_i > 0$ 使得矩阵 $PA + A^T P$ 定负的, 其中 $P = \text{diag}(p_1, \dots, p_n)$,

$A = (a_{ij})_{n \times n}$.

则方程(1.5)是全局稳定的, 即平衡解 x^* 稳定且任意初值为 $x_i(0) > 0$ ($x_i(0) \neq x_i^*$)对应的解 $x(t) \rightarrow x^*(t \rightarrow +\infty)$.

证明 取(1.8)作为李雅普诺夫函数, 显然 $V(x_1^*, \dots, x_n^*) = 0$. 由条件3)有

$$[b_i(x_i) - b_i(x_i^*)](x_i - x_i^*) > 0, \text{ 对 } x_i \neq x_i^*, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.1)$$

令

$$V_i(x_i) = \int_{x_i^*}^{x_i} \frac{b_i(\xi) - b_i(x_i^*)}{g_i(\xi)} d\xi, \quad i = 1, 2, \dots, n$$

由条件2)及不等式(2.1)可知 $V_i(x_i) > 0$ 对 $x_i \neq x_i^*$ 且在 $x_i = x_i^*$ 有唯一的极小值, 这说明

$$V(x_1, \dots, x_n) > 0 \text{ 对一切 } x_i \neq x_i^* \quad (i = 1, 2, \dots, n)$$

即在整个区域 $\Omega \equiv \{ (x_1, \dots, x_n) \mid x_i > 0, i = 1, 2, \dots, n \}$ 内有 $V(x_1, \dots, x_n) \geq 0$ 且在 $x = x^*$ 有唯一的极小值, 由条件5) 知当 $x_i \rightarrow +\infty$ 或 $x_i \rightarrow 0_+$ (即任何一个 x_i) 都有 $V(x_1, \dots, x_n) \rightarrow +\infty$. 另一方面由条件4) 知

$$\left[\frac{r_i(x_i)}{g_i(x_i)} - \frac{r_i(x_i^*)}{g_i(x_i^*)} \right] (x_i - x_i^*) \leq 0, \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (2.2)$$

由此及(2.1)即得

$$\begin{aligned} \dot{V}(x_1, \dots, x_n) &\leq \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i a_{ij} [b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] [b_j(x_j) - b_j(x_j^*)] \\ &= \frac{1}{2} Y^T (PA + A^T P) Y \end{aligned} \quad (2.3)$$

其中 $Y = (b_1(x_1) - b_1(x_1^*), \dots, b_n(x_n) - b_n(x_n^*))^T$ 为函数列向量, 由条件6) 即知在整个区域 Ω 内 $\dot{V}(x_1, \dots, x_n) \leq 0$ 且仅在 $x = x^*$ 取得极大值 $\dot{V}(x_1^*, \dots, x_n^*) = 0$. 因此沿着方程(1.5) 对应于初值 $x_i(0) > 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ ($x_i(0) \neq x_i^*$) 的解 $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))^T, V(x_1(t), \dots, x_n(t))$ 单调下降且当 $t \rightarrow +\infty$ 时 $x(t) \rightarrow x^*$, 即证明平衡解 $x^* = (x_1^*, \dots, x_n^*)^T$ 在区域 Ω 内是全局稳定的. 证毕.

定理 2.2 如果方程(1.5) 满足定理2.1的假设条件1), 2), 3), 5), 且满足条件:

4') $\frac{r_i(x_i)}{g_i(x_i)}$ 是 $x_i > 0$ 的递减函数, $i = 1, 2, \dots, n$;

6') 存在一组常数 $p_i > 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ 使得矩阵 $PA + A^T P$ 是常负的.

则方程(1.5) 是全局稳定的.

证明 只要注意在定理2.1的证明中由于条件4'), 在不等式(2.2) 中去掉等号, 再由条件6') 得到

$$\begin{aligned} \dot{V}(x_1, \dots, x_n) &\leq \sum_{i=1}^n p_i [b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] \left[\frac{r_i(x_i)}{g_i(x_i)} - \frac{r_i(x_i^*)}{g_i(x_i^*)} \right] < 0 \\ &\quad (x_i \neq x_i^*), \quad i = 1, 2, \dots, n, \end{aligned} \quad (2.4)$$

而且 $\dot{V}(x_1^*, \dots, x_n^*) = 0$, 类似定理2.1的证明即得证定理2.2.

定理 2.3 如果方程(1.5) 满足定理2.1的假设条件1), 2), 3), 5), 且满足条件:

4'') $\frac{r_i(x_i)}{g_i(x_i)}$ 是 $x_i > 0$ 的不增函数 ($i = 1, 2, \dots, n$), 但至少有一个是递减的;

6'') 存在一组常数 $p_i > 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ 使得矩阵 $PA + A^T P = 0$.

则方程(1.5) 是全局稳定的.

证明 此时由条件6'') 得到

$$\dot{V}(x_1, \dots, x_n) = \sum_{i=1}^n p_i [b_i(x_i) - b_i(x_i^*)] \left[\frac{r_i(x_i)}{g_i(x_i)} - \frac{r_i(x_i^*)}{g_i(x_i^*)} \right] \leq 0 \quad (2.5)$$

由条件4")说明集合 $M \equiv \{ (x_1, \dots, x_n) | \dot{V}(x_1, \dots, x_n) = 0 \}$ 只能在某个直线 $x_i > 0, x_j = x_j^* (j \neq i)$ 上面, 即如果对某个 $i (1 \leq i \leq n), \frac{V_i(x_i)}{g_i(x_i)}$ 是不增函数, 其余是递减的, 则

$$M = \{ (x_1, \dots, x_n) | x_i > 0, x_j = x_j^*, j = 1, 2, \dots, n, j \neq i \}$$

由定理假设条件可知 M 不包含除正平衡点 (x_1^*, \dots, x_n^*) 之外的系统(1.5)的任何轨线, 即 M 的最大不变集只有点 (x_1^*, \dots, x_n^*) , 根据LaSalle不变集原理^[11]即得定理2.3的结论.

推论 如果方程(1.5)中 $a_{ii} = 0, a_{ji} = -a_{ij} (i, j = 1, 2, \dots, n, j \neq i)$, 且满足定理2.3中的条件1), 2), 3), 4")和5), 则方程(1.5)是全局稳定的.

证明 此时取 $p_i = 1 (i = 1, 2, \dots, n)$ 即得 $PA + A^T P \equiv 0$. 定理2.3条件6")成立.

§3 应用

下面应用 § 1 所提出的构造李雅普诺夫函数的方法及 § 2 得到的基本定理讨论一些文献中所提出来的生态系统的稳定性问题.

1° 任意长度食物链的生态系统^[7]

$$\dot{x}_i = x_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right), \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3.1)$$

其中 $r_1 > 0, r_i < 0 (i = 2, 3, \dots, n), a_{11} < 0, a_{ii} = 0 (i = 2, 3, \dots, n),$

$a_{i,i+1} < 0 (i = 1, 2, \dots, n-1), a_{i,i-1} > 0 (i = 2, 3, \dots, n),$ 其余 $a_{ij} = 0.$

此时 x_1 表示食饵(被食者)种群, x_2, \dots, x_n 表示既是捕食者又是被食者种群, 且每种取它在食物链中下面的一种, 即各种群间形成一个食物链关系: $x_n \rightarrow x_{n-1} \rightarrow \dots \rightarrow x_2 \rightarrow x_1.$

为了记号方便, 且使所出现的常数均为正数. 令 $r'_i = -r_i, a_{i,i+1} = -a_{i,i+1}, (i = 2, 3, \dots, n), a'_{11} = -a_{11}.$ 并假设(3.1)存在唯一的正平衡点 $(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*),$ 则可计算得

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left[\sum_{i=1}^n p_i (x_i - x_i^* - x_i^* \ln x_i / x_i^*) \right] &= -p_1 a'_{11} (x_1 - x_1^*)^2 \\ &+ \sum_{i=2}^n \left(p_i a_{i,i-1} - p_{i-1} a'_{i,i-1} \right) (x_{i-1} - x_{i-1}^*) (x_i - x_i^*) \end{aligned} \quad (3.2)$$

显然使(3.2)右端二次交叉项的系数为零, 即可得所需要的李雅普诺夫函数(1.3), 其中 p_1 可取任意正常数, 而

$$p_2 = \frac{a'_{21}}{a_{21}} p_1, \quad p_3 = \frac{a'_{21} a'_{32}}{a_{21} a_{32}} p_1, \quad \dots, \quad p_n = \frac{a'_{21} a'_{32} a'_{43} \dots a'_{n,n-1}}{a_{21} a_{32} a_{43} \dots a_{n,n-1}} p_1.$$

此时 $\dot{V}(x_1, \dots, x_n) = -p_1 a'_{11} (x_1 - x_1^*)^2.$ 因而食物链系统(3.1)的唯一正平衡态 $(x_1^*, x_2^*,$

$\dots, x_n^*)$ 是全局稳定的. 在文[7]中取 $p_1 = 1,$ 这里我们具体给出了李雅普诺夫函数(1.3)中

待定常数 p_i 的作法。

2° 被食者——捕食者系统。

对 $n=2$ 的模型(1.5)取 $a_{11}=a_{22}=0, a_{21}=-1, a_{12}=1$, 即为Harrison⁽⁶⁾所讨论的模型, 且其结果即为本文定理2.3的推论。

现考虑邬祥光⁽⁸⁾所提到的害虫和天敌关系的一个模型

$$\begin{cases} \dot{x} = x[r - a(y)y] \\ \dot{y} = y[-r' + a'(y)x] \end{cases} \quad (3.3)$$

由定理2.3推论即推出[8]中结论: 只要 $a'(y) > 0 (y > 0)$ 是递减函数, 而 $a(y)y$ 是递增函数, 则由

$$\begin{cases} r - a(y^*)y^* = 0 \\ -r' + a'(y^*)x^* = 0 \end{cases}$$

所确定的正平衡点 (x^*, y^*) (如果它存在的话)在正象限 $x > 0, y > 0$ 内是全局稳定的。

3° Gilpin 和 Ayala 型竞争系统

Goh和Agnew⁽¹⁰⁾把Gilpin和Ayala 研究果蝇的种群竞争模型改进而提出如下模型^注

$$\dot{x}_i = r_i x_i \left[1 - \sum_{j=1}^n a_{ij} \left(\frac{x_j}{k_j} \right)^{\theta_j} \right], \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3.4)$$

其中常数 θ_i, k_i, r_i 是正的, $a_{ij} (i, j = 1, 2, \dots, n)$ 是非负的, 当 $\theta_i = 1$ 时即为Volterra型的竞争系统。显然(3.4)满足定理2.1的条件2)~5), 因而, 如果存在一组常数 $p_i > 0 (i = 1, 2, \dots, n)$ 使得 $PA + A^T P$ 定正的, 则系统(3.4)的唯一正平衡解是全局稳定的。

4° Nicholson 差分模型的同源微分方程

在文[9]中从Nicholson 研究雌寄生蜂与其寄主关系的差分模型推出其同源微分方程

$$\begin{cases} \dot{x} = x(Fe^{-ay} - 1) \\ \dot{y} = x(1 - e^{-ay}) - y \end{cases} \quad (3.5)$$

其中 x 表示寄主数量或密度, y 表示雌寄生蜂数量或密度, F 为寄主种群的繁殖率, a 为发现域, $F > 1$ 和 $a > 0$ 均为常数。(3.5)有正平衡解 $(x^*, y^*) = \left(\frac{F \ln F}{a(F-1)}, \frac{1}{a} \ln F \right)$ 。文[9]

利用对应于 (x^*, y^*) 的一次近似方程的特征值讨论了 (x^*, y^*) 的稳定性, 但所得结果只能是局部稳定性。这里我们应用§2的基本定理即可得到其全局稳定性。事实上, 把(3.5)改写为

$$\begin{cases} \dot{x} = x \left[(F-1) - F \left(\frac{1-e^{-ay}}{y} \right) y \right] \\ \dot{y} = y \left[-1 + \left(\frac{1-e^{-ay}}{y} \right) x \right] \end{cases} \quad (3.6)$$

即为(3.3)的特殊形式。

注: 文[10]中 $a_{ij} = 1$, 我们取消了 this 限制。

参 考 文 献

- [1] May, R.M., *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, New Jersey (1973).
- [2] Goh, B.S., *Amer. Natur.*, Vol. 111, No. 977(1977), 135—143.
- [3] Goh, B.S., *Theoretical Systems Ecology* (1979), Ch. 19, 467~487.
- [4] 王寿松, 徐远通, 中山大学学报(自然科学版), 1981, 4, 59—68; 1982, 1, 8—18.
- [5] Hsu, S.B., *Math. Biosci.*, 39 (1978), 1—10.
- [6] Harrison, G.W., *J. Math. Biology*, 8 (1979), 159—171.
- [7] 张炳根, 应用数学学报, 6(1983), 2, 236—239.
- [8] 郭祥光, 昆虫天敌, 3 (1981), 4, 42—51.
- [9] 马遵路, 刘来福, 徐汝梅, 生态学报, 1 (1981), 1, 54—65.
- [10] Goh, B.S., Agnew, T.T., *J. Math. Biology*, 4 (1977), 275—279.
- [11] LaSalle, J.P., *IRE Transactions on Circuit Theory*, Vol. CT--7(1960) 4, 520~527.

Stability for a Class of Ecosystem model

Wang Shousong

Abstract

In this paper we extend the research on the stability of Volterra's system, and give some sufficient conditions for global stability of a positive equilibrium for a wide class of ecosystem by means of constructing the corresponding Liapunov's functions by differential moment.

As applications, we discuss the stability of some ecosystem models with stronger nonlinearity than Volterra's model.