学校编码：10384　　　　　　　　分类号 ______ 密级 ______
学号：17020051301627　　　　　　UDC ____________________

厦门大学

硕 士 学 位 论 文

具有阶段结构的捕食 - 食饵系统的全局分析

Global analysis of a stage-structured predator-prey model with Beddington-DeAngelis functional response

张 建 华

指导教师姓名： 白 正 简 副教授
　　　　　　　 刘 胜 强 教授
专 业 名 称： 应 用 数 学

论文提交日期： 2008 年 5 月
论文答辩日期： 2008 年 5 月
学位授予日期： 2008 年 　 月

答辩委员会主席：__________
评 阅 人：__________

2008 年 5 月

厦门大学学位论文原创性声明

兹呈交的学位论文，是本人在导师指导下独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考的其它个人或集体的研究成果，均在文中以明确方式标明。本人依法享有和承担由此论文而产生的权利和责任。

责任人（签名）:

年　月　日

厦门大学学位论文著作权使用声明

本人完全了解厦门大学有关保留、使用学位论文的规定。厦门大学有权保留并向国家主管部门或其指定机构送交论文的纸质版和电子版，有权将学位论文用于非赢利目的的少量复制并允许论文进入学校图书馆被查阅，有权将学位论文的内容编入有关数据库进行检索，有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

本学位论文属于

1、保密（ ），在 年解密后适用本授权书。

2、不保密（ ）.

（请在以上相应括号内打"√"）

作者签名： 日期： 年 月 日

导师签名： 日期： 年 月 日

目　录

Contents

摘　　要

本文讨论一个具有阶段结构的捕食 - 食饵模型, 该模型采用 **Beddington-DeAngelis** 功能反应函数, 并以食饵从出生到成熟这段时间为时滞来描述系统的生态特征。通过使用定性分析的方法, 我们获得了个平衡点的局部性质, 对于在某种条件下能够达到局部稳定的平衡点, 我们采用各种方法给出了其各自的全局稳定的条件。

本文分为四章, 第一章介绍关于具有阶段结构的竞争种群生物模型的背景知识、研究进展, 并且提出我们所要研究的种群竞争模型; 第二章列出几个在本文中经常用到的、比较重要的引理; 第三章, 求出模型的各个平衡点并研究各个平衡点的局部性质, 讨论正平衡点的永久持续生存; 最后一章, 通过对局部稳定点的全局吸引性探讨, 得出我们所关注的平衡点的全局稳定性, 并对研究成果的意义进行讨论。

关键词: 时滞; 捕食者; 阶段结构; **Beddington-DeAngeli;**

Abstract

This paper considers a stage structured predator-prey model of Beddington-DeAngelis type functional response. The time delay is the time taken from birth to maturity about the prey. By using the means of qualitative analysis, local behavior of the equilibria is gotten. Then global attractiveness of the equilibria is proved provided they are locally stable under their respective conditions. Moreover, global stability is established for each locally stable equilibrium.

This paper is organized as follow. In section 1, we introduce some backgroud knowledge about biological model. Next section, we present some important lemmas. Then we get local stability of the equilibria and permanence of the positive equilibrium for (1.7) in section 3. This is followed by a section on the global attractiveness of the equilibria, then global asymptotically stability is gotten.

Key word: Delay; Predator; Stage structure;Beddington-DeAngelis.

第一章 引言

§ 1.1 背景知识

物种的增长,常常有一个成长发育的过程,即从幼年种群到成年种群,从不成熟到成熟, 从成年到老年等等, 而且在其成长的每一个阶段都会表现不同的特征, 如: 幼年种群没有生育能力、捕食能力; 生存能力和与其他种群竞争生存区域内有限资源能力比较弱; 容易死亡, 难以做大区域的迁徙等等。而成年种群则不仅有生育能力、捕食能力, 而且生存能力强, 有能力与别的种群竞争生存区域内有限的资源。也就是说, 物种在其各个生命阶段的生理机能 (出生率、死亡率、竞争率、捕食能力) 的差别比较显著。另外, 成年物种和幼年物种之间还有个相互作用的关系问题。这些都在不同程度上影响着生物种群的持续生存和灭绝。因此, 考虑具有阶段结构的种群模型, 即区分不同阶段结构的种群模型更具有实际意义。

本文研究一种带有 **Beddington-DeAngelis** 功能反应的阶段结构的捕食 - 食饵模型。对于生态学家来说, 弄清捕食者与食饵之间的各种依存关系是做研究的中心目标。在各种关系中, 捕食者的功能反应, 也就是被捕食者平均个体消耗的食饵量, 是一个非常重要的组成部分。目前已经有几种著名的功能反应类型, 如: **Holling I-III** 型 [12], [13]; **Hassell-Varley** 型 [11]; 由 **Beddington**[2] 、 **DeAngelis** 、 **Goldstein,** 和 **Neill**[7] 各自独立提出的 **Beddington-DeAngelis** 型; **Crowley-Martin** 型 [6]; 近来著名的, 由 **Arditi** 和 **Ginzburg**[1] 提出并被 **Kuang and Beretta**[17] 研究的比率依赖型。但是在文献 [24] 中, **Skalski** 和 **Gilliam** 通过把 **3** 种捕食者依赖型 [18] 功能反应函数在 **19** 个捕食 - 食饵系统发挥的作用与统计数据相比较, 指出捕食者依赖型功能反应能对捕食 - 食饵系统超饱和时捕食者的给食做出更好的描述, 而且在某些情况下, **Beddington-DeAngelis** 功能反应函数 (以下简称 **BD** 模型) 做的更好。虽然上述捕食者依赖型模型能够比较合理的解释一些具体数据, 但是并没有一种能够解释各种数据的最好的功能反应函数。 **Beddington-DeAngelis** 功能反应函数能够在很

多自然机制 ([2],[5],[13]) 中应用, 因为它包含生态学上合理的动力学解释 [3] ，因此我们进一步地去研究 BD 模型是非常有意义的。

在原始 BD 模型中每头捕食者的给食率为

$$f(x,y)=\frac{bx}{1+k_1x+k_2y}, \tag{1.1}$$

且该 BD 模型为以下形式

$$\begin{cases} x'(t)=rx(t)(1-\dfrac{x(t)}{K})-\dfrac{bx(t)y(t)}{1+k_1x(t)+k_2y(t)}, \\ y'(t)=\dfrac{nbx(t)y(t)}{1+k_1x(t)+k_2y(t)}-dy(t), \end{cases} \tag{1.2}$$

这里 x 和 y 分别代表食饵和捕食者的密度； b(单位： 1/ 时间) 和 k_1(单位： 1/ 食饵) 是分别描述在捕猎期捕食者捕获率和捕猎时间的正常数; n 是捕食者的出生率； $k_2\geq 0$(单位： 1/ 捕食者) 是描述捕食者之间互相干涉程度的量 [7] 。 BD 模型与著名的 Holling II 功能反应很相似, 只是在分母上多了一项 k_2 来描述捕食者之间的相互干涉。因而 (1.1) 这种功能反应函数受捕食者和食饵两者共同影响, 也就是 Arditi 和 Ginzburg[1] 所谓的捕食者依赖性。 Holling II 模型的动力学性质已经在文献 [14] 、 [16] 中被研究过, 然而互相干涉项怎样影响整个系统的动力学性质成了一个有趣的问题。

很多近来的工作如文献 [3], [4], [8], [15], [21], [22], [26] ，都对研究模型 (1.2) 做出了贡献。 Cantrell 和 Cosner [3] 研究模型 (1.2) 并且得出了持续存在准则、灭绝状态、初等平衡点的全局稳定性、周期解的存在。这些结论的证明过程展示了 k_2 能够影响模型 (1.2) 的平衡点的位置和稳定性:

(1) 足够大的 k_2 能使整平衡点从不稳定变为稳定;

(2) 令 $k_2>0$ 能够使系统通过限制轨线的范围从而变得稳定。

因而， k_2 在系统 (1.2) 中的作用是在捕食者方程中引入了一个自收敛项。

Hwang[15] 证明了系统 (1.2) 的初等平衡点在局部渐近稳定的条件下也是全局稳定的。在文献 [26] 中， Hwang 得出了系统 (1.2) 极限环唯一的充分条件。

Liu 和 **Yuan[21]** 在捕食者方程中对功能反应函数引入了时滞，证明了随着 τ 穿越不同的关键值时初等平衡点可能出现 **Hopf** 分支。受文献 **[9]** 中的模型分析方法的启发， **Liu** 和 **Beretta[18]** 提出了以下模型：

$$\begin{cases} x'(t) = rx(t)(1 - \dfrac{x(t)}{K}) - \dfrac{bx(t)y(t)}{1 + k_1x(t) + k_2y(t)}, \\ y'(t) = \dfrac{nbe^{-d_j\tau}x(t-\tau)y(t-\tau)}{1 + k_1x(t-\tau) + k_2y(t-\tau)} - dy(t), \\ y_j'(t) = \dfrac{nbx(t)y(t)}{1 + k_1x(t) + k_2y(t)} - \dfrac{nbe^{-d_j\tau}x(t-\tau)y(t-\tau)}{1 + k_1x(t-\tau) + k_2y(t-\tau)} - d_jy_j(t), \end{cases} \tag{1.3}$$

系统 **(1.3)** 考虑了捕食者生命史的多样性，这体现在第三个方程中。在文献 **[18]** 中， **Liu** 和 **Beretta** 证明了初等平衡点的持续存在性、灭绝状态、全局吸引性，并且用理论分析和数值模拟两种方法展示了初等平衡点的稳定性会随着时滞的增加发生变化。

§ 1.2 模型提出

虽然对于 **BD** 模型的研究已经取得了很大进展，但是还有很多地方没有很好的研究过，例如：上述所有研究结果都忽视了食饵生命史的多样性，由于以下原因是这种研究方法变得不太现实：

1. 幼年食饵从出生到成熟要经历相当长的时间;
2. 幼年食饵需要它们的父母喂养或者从它们所在的蛋壳里获取养料，因而它们不易暴露而不易被捕获，且它们也不具备生育能力;
3. 幼年食饵要长到成年需要在成长期中存活下来，如果幼年食饵的死亡率非零的话，并不是所有的幼年都能挺过成长期。

因而，我们构造阶段结构的捕食 - 食饵模型并且研究它的各种性质是现实的且有趣的。受文献 **[18]** 的启发，我们这样构造 **BD** 模型：

$$\begin{cases} x_i'(t) = bx_m(t) - d_ix_i(t) - be^{-d_i\tau}x_m(t-\tau), \\ x_m'(t) = be^{-d_i\tau}x_m(t-\tau) - ax_m^2(t) - \dfrac{fx_m(t)y(t)}{1 + k_1x_m(t) + k_2y(t)}, \\ y'(t) = \dfrac{fgx_m(t)y(t)}{1 + k_1x_m(t) + k_2y(t)} - dy(t), \\ x_m(\theta) > 0 \text{ 在 } -\tau \le \theta \le 0 \text{ 上连续且 } x_i(0), x_m(0), y(0) > 0, \end{cases} \tag{1.4}$$

这里 x_m 和 y 分别代表食饵和捕食者的密度， x_i 表示幼年食饵的密度；常数 b 是成年食饵的生育率；我们假定幼年食饵在成长期中的死亡率为 d_i 并且成长期为 τ ；因而 $e^{-d_i\tau}$ 就是每个幼年食饵能够成熟的存活率。捕食者消耗的成年食饵量用 $fx_my/(1+k_1x_m+k_2y)$ 表示，贡献给本身的增长量为 $fgx_my/(1+k_1x_m+k_2y)$ ，常数 d 为捕食者的死亡率。很明显，根据其代表的生物学意义，所有的常数都是整数。

本文中，为了保证系统 **(1.4)** 的解的连续性，我们需要令

$$x_i(0)=b\int_{-\tau}^{0}e^{d_is}x_m(s)\mathbf{d}s. \tag{1.5}$$

对于系统 **(1.4)** 的第一个方程, 由初始条件 **(1.5)** 经过和文献 [**20**，**P.672**] 的引理 **3.1** 相似的讨论，我们得到

$$x_i(t)=b\int_{-\tau}^{0}e^{d_is}x_m(t+s)\mathbf{d}s, \tag{1.6}$$

也就是， $x_i(t)$ 完全被 $x_m(t)$ 决定，因而我们能从系统 **(1.4)** 中分离出以下系统

$$\begin{cases} x'(t)=be^{-d_i\tau}x(t-\tau)-\dfrac{be^{-d_i\tau}x^2(t)}{K}-\dfrac{fx(t)y(t)}{1+k_1x(t)+k_2y(t)}, \\ y'(t)=\dfrac{fgx(t)y(t)}{1+k_1x(t)+k_2y(t)}-dy(t), \\ x(\theta)>0 \text{ 在 } -\tau\le\theta\le 0 \text{ 上连续且 } x(0),y(0)>0, \end{cases} \tag{1.7}$$

这里 $x\to x_m$，$K\to\dfrac{be^{-d_i\tau}}{a}$ 。

注释 1.1: 由于 $x_i(t)$ 完全由 $x_m(t)$ 决定，通过 **(1.6)** 我们能得到系统 **(1.4)** 的平衡点的所有性质，因而以下章节我们只讨论系统 **(1.7)** 。

第二章　一些重要引理

引理 2.1: 在初始条件 $x(t) > 0(-\tau \le t \le 0)$ 下，系统 **(1.7)** 对所有 $t > 0$ 有严格正解。

证明: 通过和文献 [**19**] 引理 **1** 相似的讨论，我们得到对于所有 $t > 0$ 有 $x(t) > 0$ 。

我们再证明对于所有的 $t > 0$ 有 $y(t) > 0$ 。对系统 **(1.7)** 的第二个方程， $y(t) \equiv 0$ 是它的一个平凡解。由解的唯一性知，该方程在初始条件 $y(0) > 0$ 下所有的解都不会与 $y(t) \equiv 0$ 相交。因而，我们得到对于所有的 $t > 0$ 有 $y(t) > 0$ 。 □

引理 2.2:(见文献 [**19**] ，引理 **2**) 对于方程

$$x'(t) = bx(t-\tau) - a_1x(t) - a_2x^2(t)$$

这里 $a_1 \ge 0,\ a_2, b, \tau > 0,\ x(0) > 0$ 且对于所有的 $-\tau \le t \le 0$ 有 $x(t) > 0$ ，则我们有

1. 若 $b > a_1$ ，则 $\lim\limits_{t\to+\infty} x(t) = \frac{b-a_1}{a_2}$;

2. 若 $b < a_1$ ，则 $\lim\limits_{t\to+\infty} x(t) = 0$ 。

引理 2.3: 对于方程

$$y'(t) = (\frac{fgM}{1+k_1M+k_2y(t)} - d)y(t)$$

这里，所有系数都为正数且 $y(0) > 0$ ，则

1. 若 $(fg - dk_1)M - d > 0,$ ，则 $\lim\limits_{t\to\infty} y(t) = \frac{(fg-dk_1)M-d}{k_2d} \equiv N;$

2. 若 $(fg - dk_1)M - d \le 0,$ ，则 $\lim\limits_{t\to\infty} y(t) = 0$ 。

证明: 该方程有两个平凡解， $y(t) = 0$ 和 $y(t) = \frac{(fg-dk_1)M-d}{k_2d}$ 。

(1) 若 $y(0) = N$ ，则引理成立。如果 $y(0) > N$ ，则对于所有的 $t > 0$ 有 $y'(t) \le 0$ 且由解的唯一性知方程的解不会与 $y(t) = N$ 相交。因而

$\lim\limits_{t\to\infty} y(t) = N$ 。若 $0 < y(0) < N$ ，则对于所有的 $t > 0$ 有 $y'(t) \geq 0$ 且由解的唯一性知方程的解不会与 $y(t) = N$ 相交。因而 $\lim\limits_{t\to\infty} y(t) = N$ 。

(2) 因为 $y(0) > 0$ ，所以对于所有的 $t > 0$ 有 $y'(t) \leq 0$ 且由解的唯一性知方程的解不会与 $y(t) = 0$ 相交，因而 $\lim\limits_{t\to\infty} y(t) = 0$ 。 □

引理 2.4: 系统 **(1.7)** 的解是最终有界的。

证明: 由引理 **2.1** , 系统 **(1.7)** 的解对于所有的 $t \geq 0$ 有 $x(t), y(t) > 0$ 。由系统 **(1.7)** 的第一个方程知

$$x'(t) < be^{-d_i\tau}x(t-\tau) - \frac{be^{-d_i\tau}x^2(t)}{K}$$

令 $u(t)$ 为方程

$$u'(t) = be^{-d_i\tau}u(t-\tau) - \frac{be^{-d_i\tau}u^2(t)}{K}$$

的解，这里 $u(t) = x(t)$ 当 $-\tau \leq t \leq 0$ ，则 $u(t) > x(t) > 0$ $(t \geq 0)$ 。由文献 [**19**] 定理 **2** ， $u(t)$ 是最终有界的，意味着 $x(t)$ 也是最终有界的。不失一般性，我们假设存在 $T_1 > 0$ 和 $M > K$ 使得对所有的 $t > T_1$ 有 $x(t) < M$ 。把 $x(t) < M$ 代入系统 **(1.7)** 的第二个方程，我们得到

$$y'(t) < (\frac{fgM}{1 + k_1M + k_2y(t)} - d)y(t).$$

由引理 **2.3** 和比较定理，我们记 $N = \frac{(fg-dk_1)M-d}{k_2d} > 0$ ，则对任意充分小的 ε 存在 $T_2 > T_1 > 0$ 使得对于所有的 $t > T_2$ 有 $y(t) < N + \varepsilon$ 。因而， $y(t)$ 是最终有界的。 □

第三章 平衡点的局部性质

§ 3.1 系统的各个平衡点

从注释 **1.1** 可知，我们只需考虑系统 **(1.7)** 的平衡点 (x, y) ，它是方程

$$\begin{cases} be^{-d_i\tau}x(1-\dfrac{x}{K})-\dfrac{fxy}{1+k_1x+k_2y}=0, \\ \dfrac{fgxy}{1+k_1x+k_2y}-dy=0, \end{cases} \tag{3.1}$$

的解。显然，对于任意参数值，系统 **(1.7)** 都有平衡点 $E_0=(0,0)$ 和 $E_1=(K,0)$ 。由 **(3.1)** ，系统 **(1.7)** 有正平衡点 $E=(x^*,y^*)$ 当且仅当

$$\frac{fgK}{1+k_1K}>d \tag{3.2}$$

这里

$$x^*=\frac{1}{2}(-B+\sqrt{B^2+4C}),\quad y^*=\frac{x^*(fge^{-d_i\tau}-dk_1)-d}{dk_2} \tag{3.3}$$

其中

$$B=\frac{K}{be^{-d_i\tau}}(\frac{fg-dk_1}{gk_2}-be^{-d_i\tau}),\quad C=\frac{be^{-d_i\tau}d}{Kgk_2}$$

因为 $K=\frac{be^{-d_i\tau}}{a}$ ，对于食饵成长期 τ 在 $I=[0,\tau^*)$ 范围内的所有情况，正平衡点 E 都存在。这里

$$\tau^*=\frac{1}{d_i}\ln\frac{b(fg-k_1d)}{ad} \tag{3.4}$$

当 τ 增加时， y^* 会随着变小；当 τ 增加到一个有限值 τ^* 时，平衡点 E 将与 E_1 重合，此时若 τ 再增加将不再出现正平衡点。从另一个方面看，因为 k_2 不被包含在 **(3.2)** 中，所以 k_2 的变化不会影响正平衡点的存在性。然而， **(3.3)** 表明： k_2 的增加将导致 y^* 变小直到 k_2 增到一个充分大的有限值时， E 变得与 E_1 重合。

§3.2 系统的永久持续生存

定理 3.1: 系统 (1.7) 是永久持续生存的当且仅当满足条件 (3.2) 。

从数学角度看，定理 **3.1** 表明系统 **(1.7)** 的永久持续生存等价于正平衡点的存在性; 从生物学角度看, 捕食者与食饵永久持续生存当且仅当食饵充足时捕食者的出生率大于它的死亡率。为了证明定理 **3.1** ，我们引入由 **Hale** 和 **Waltmann[10]** 提出的无限维系统的持续存在定理，并且参考 **Thieme** 的论文 **[25]** 。现在我们来介绍一下持续存在定理。考虑一个度量为 d 的度量空间 X ， T 是 X 上的一个连续半流，也就是一个连续映射 $T:[0,\infty)\times X\to X$ ，

$$T_t\circ T_s=T_{t+s},\ t,s\geq 0;\ T_0(x)=x,\ x\in X.$$

这里 T_t 表示从 X 到 X 的映射 $T_t(x)=T(t,x)$ 。集合 X 中的点 x 到集合 X 的子集 Y 距离被记为 $d(x,y)$:

$$d(x,Y)=\inf_{y\in Y}d(x,y)$$

过 x 的正半轨线 $\gamma^+(x)$ 被记为 $\gamma^+(x)=\underset{t\geq 0}{\cup}T(t)x$ ， ω- 极限集为 $\omega(x)=\underset{\tau\geq 0}{\cap}CL\underset{t\geq\tau}{\cup}\{T(t)x\}$ ，这里 CL 表示闭集。 A 为紧的不变集，记 $W^s(A)$ 为 A 的稳定集

$$W^s(A)=\{x\mid\ x\in X,\ \omega(x)\neq\emptyset,\ \omega(x)\subset A\};$$

将 $\widetilde{A_\partial}$ 定义为

$$\widetilde{A_\partial}=\underset{x\in A_\partial}{\cup}\omega(x).$$

(H$_1$) 假设 X 是开集 X° 的闭包; ∂X° 非空，为 X° 的边界。进而 X 上的 C^0- 半群 $T(t)$ 满足

$$T(t):\ X^\circ\to X^\circ,\ T(t):\ \partial X^\circ\to\partial X^\circ.$$

定义 3.1: 若 $T(t)$ 的 ω- 极限集 $\omega(T)$ 具有紧的闭包，则称 $T(t)$ 是耗散的。

定义 3.2: 设 M 是一个非空的闭的不变集，在 M 的一个邻域内 M 是最大的不变集，则称 M 是孤立的不变集。

定义 3.3: 设 M_1，M_2 是孤立的不变集。若存在 x，$x \notin M_1 \cup M_2$ 使得

$$x \in W^s(M_1) \cup W^s(M_2)$$

则称 M_1 被连接到 M_2 ，记 $M_1 \to M_2$ 。若

$$M_1 \to M_2 \to M_3 \cdots M_k,\ M_k = M_1$$

则称它是一个环。

定义 3.4: 设

$$\tilde{A}_b = \cup_{x \in A_b} \omega(x)$$

又设 M_i 均为紧集，两两不连通， M_1，$M_2, \cdots M_k$ 对 $T(t)$ 是孤立的不变集，对 $T_b(t)$ 也是孤立的，则称 $\tilde{A}_b$ 是孤立的且 $\{M_1,\ M_2, \cdots M_k\}$ 是 $\tilde{A}_b$ 的一个孤立覆盖。

定义 3.5: 设 $\{M_1,\ M_2, \cdots M_k\}$ 是 $\tilde{A}_b$ 的一个孤立的覆盖，它的任何一个子集不能形成一个环，则称这种覆盖是非环的。

引理 3.1:(见文献 **[10]**，定理 **4.1**， **P.392)** 假设 $T(t)$ 满足条件 (H_1) 和

1. 存在 $t_0 \geq 0$ 使得对于任意 $t > t_0$ ， $T(t)$ 是紧的;
2. $T(t)$ 在 X 上是耗散的;
3. $\widetilde{A_\partial}$ 是孤立的且有一个非环覆盖 M 。

则 $T(t)$ 是一致持续的当且仅当对每一个 $M_i \in M$ 都有 $W^s(M_i) \cap X^\circ = \emptyset$ 。

定理 3.1 的证明：我们先证明条件 **(3.2)** 成立使得系统 **(1.7)** 永久持续生存。

我们先要证明平面区域 $R_+^2 = \{(x,y)|\ x \geq 0,\ y \geq 0\}$ 的边界一致排斥系统 **(1.7)** 的正解。令 $C^+([-\tau,0],\ R_+^2)$ 记为 $[-\tau,0]$ 到 R_+^2 上连续函数构成的空间。我们构造

$$C_1 = \{(\varphi_0,\varphi_1) \in C^+([-\tau,0],\ R_+^2)|\ \varphi_0(\theta) \equiv 0,\ \varphi_1(\theta) \geq 0,\ \theta \in [-\tau,0]\},$$