任意步长下 Lotka–Volterra 和 Ricker 型捕食者–猎物系统的稳定性切换

Shamika Kekulthotuwage Don[1],Kevin Burrage[1,2],Kate Hemlstedt[1,2],Pamela Burrage[1,2]

[1] 昆士兰科技大学数学科学学院，澳大利亚布里斯班[2] 昆士兰科技大学数据科学中心，澳大利亚布里斯班

2023年3月3日

arXiv:2303.00967v1 [math.DS] 2 Mar 2023

摘要

数值近似得到的离散系统，其动力学性质可能与相应连续时间系统的性质不一致。本文对离散和连续情形下的双物种 Lotka–Volterra 系统和 Ricker 型捕食者–猎物系统的动力学性质进行了定性分析。通过采用任意时间离散化，我们得到了能够保留连续时间模型及其数值近似系统特征的稳定性条件。本文表明，除非选择恰当的时间离散化，使系统呈现出与相应连续时间系统相似的动力学行为，否则模型参数的微小变化也可能改变系统动力学。我们还发现，在某些条件下，Ricker 型捕食者–猎物系统具有相似的动力学性质。研究结果表明，有必要进行初步分析，以确定近似离散化系统的哪些动力学性质与相应连续时间系统一致，哪些不一致。

关键词： 生态模型、雅可比矩阵、稳定性条件、时间离散化、步长

1 引言

生态系统中相互作用物种的种群密度变化可建模为离散时间系统。差分方程以离散形式处理时间（例如 Ricker 模型[21]），常用于生态建模，根据前一离散时间步求得的值预测新值。我们的研究受到具有任意步长的离散系统动力学性质的启发。我们首先介绍一个以离散形式表示、时间步长为单位步长的简单 Ricker 型捕食者–猎物系统，其表达式为

$$\begin{aligned} N(t+1) &= N(t)e^{r(1-\frac{N(t)}{K})-\alpha P(t)} \\ P(t+1) &= P(t)e^{\alpha\gamma N(t)-c}, \end{aligned} \tag{1}$$

其中， $N(t)$ 和 $P(t)$ 分别表示时间 t 时的猎物种群和捕食者种群， r 是猎物种群的增长率， K 是猎物环境容纳量， α 是捕食者攻击率， γ 是猎物被捕食后转化为捕食者食物的转化率， c 是在没有猎物 [3, 22]时捕食者的饥饿率。参数 r， K， α， γ 和 c 均为正实数常数。系统 (1) 已用于计算步长为一年时每年后的种群密度 [3]。为支持我们的研究，我们将 Ricker 型模型扩展至任意步长，模型如下

$$\begin{aligned} N(t+h) &= N(t)\left(1+h\left(e^{X(t)}-1\right)\right) \\ P(t+h) &= P(t)\left(1+h\left(e^{Y(t)}-1\right)\right), \end{aligned} \tag{2}$$

其中

$$\begin{aligned} X(t) &= r(1-\frac{N(t)}{K}) - \alpha P(t) \\ Y(t) &= \alpha\gamma N(t) - c \end{aligned} \tag{3}$$

且 h 为恒定步长。系统 (2) 是系统 (1) 的广义版本，它将单位增量视为一个参数，因此当 $h=1$ 时，系统 (2) 与系统 (1) 相同。

本文还研究了另一种广受欢迎的种群模型，即 Lotka–Volterra– 模型。离散 Lotka–Volterra 模型的广义版本如下:

$$\begin{aligned} N(t+h) &= N(t)\left(1+hX(t)\right) \\ P(t+h) &= P(t)\left(1+hY(t)\right), \end{aligned} \tag{4}$$

其中 h 为离散步长。在这两种广义离散系统形式中，步长 h发挥着关键作用，使用户能够为每个模型选择合适的时间离散化。我们发现，这些采用任意固定步长的广义离散系统是相应连续时间系统的前向欧拉近似。

除了步长的选择之外，模型参数的稳健性也至关重要；然而，对于基于真实数据的模型而言，它往往是不确定性的来源。模型参数的微小变化可能改变平衡点，并直接影响系统 [8, 11, 24]的稳定性以及系统解的稳健性。如果参数是根据数据估算的，那么生态系统中信息不足且无法收集足够真实世界数据，可能导致模型参数集 [9]不精确。因此，在构建种群模型时，尤其是在逼近连续时间系统时，研究一组合适的参数以匹配稳定或不稳定动力学的选择至关重要。

此外，在满足某些条件时，基于基本原理推导出的离散系统与连续时间系统的离散化近似具有共同性质。离散时间模型与连续时间模型之间的对应关系就是离散映射，其中步长被视为参数。这为联系离散系统与连续系统搭建了平台，以便进一步分析步长 h 与影响模型性能和稳定性的模型参数之间的相互作用。

遵循将步长参数化的思路， [14] 推导了具有缩放后模型参数的连续时间 Lotka–Volterra 型捕食者–猎物系统的稳定性性质，并展示了在步长选择满足推导条件时种群动力学的不稳定与稳定状态（关于 Lotka–Volterra 型捕食者–猎物模型的类似研究，见 [6, 12] ）。据我们所知，尚无研究探讨步长任意时 Ricker 型常微分方程（ODE）捕食者–猎物模型 [4], 的动力学不一致性，该模型由下式给出

$$\begin{aligned} N'(t) &= N(t)\left(e^{X(t)}-1\right) \\ P'(t) &= P(t)\left(e^{Y(t)}-1\right). \end{aligned} \tag{5}$$

因此，我们研究常微分方程系统 (5) 及其采用广义步长的离散化系统 (2) 中种群动力学稳定与不稳定所需的条件。由此，研究结果揭示了近似离散系统相较于相应连续时间模型所具有的相似或不同的动力学性质。

我们对一种常用的连续时间种群模型——逻辑斯蒂增长 Lotka–Volterra 型捕食者–猎物系统——的稳定性性质进行定性分析，并开展了类似研究 [27]

$$\begin{aligned} N'(t) &= N(t)X(t) \\ P'(t) &= P(t)Y(t). \end{aligned} \tag{6}$$

在此，猎物种群受到猎物自然增长、由猎物环境容纳量决定的猎物受限增长，以及由捕食者攻击导致的猎物死亡的影响。捕食者丰度分别由捕食导致的种群增长和自然死亡所决定。我们指出，广义 Lotka–Volterra 模型（4）是连续时间常微分方程模型（6）的离散近似系统。

文献中已广泛研究连续时间模型的捕食者–猎物系统的动力学性质（参见 [25, 1, 17] 中的示例），但对于连续时间系统的离散近似而言，可能扰动动力学性质的因素（例如使系统稳定或失稳）尚未得到充分分析。我们将填补这一空白，识别在参数空间下、任意步长条件下，使两个连续时间模型及其离散近似系统具有相似或不同动力学性质的约束条件。更具体地说，我们推导出与相应连续时间模型相关联的离散系统的稳定性性质，使得这两个系统的互联系统是完全可观测的。对近似（离散）系统和实际（连续）系统进行比较，可以揭示时间离散化必须满足的条件。我们的研究还凸显了（某些）模型参数变化的重要性，这些变化会引导系统产生稳定或不稳定的种群动力学。因此，我们的工作有助于为特定的离散时间系统选择最合适的步长，并帮助理解参数空间下连续系统和离散近似系统中的稳定化与失稳因素。

本文的组织结构如下。在第 2 节中，我们通过先对离散系统、再对连续系统进行雅可比分析，开展定性研究，以建立稳定性约束条件。在第 3 节中，我们推导与连续时间系统相连的离散系统的动力学性质，并通过选择合适的模型参数集，研究使系统解趋于稳定的条件，同时确定时间离散化中步长的影响。随后，我们在第 4 节中通过数值模拟展示种群动力学，以验证理论结果。

2 平衡稳定性与动力学

为了理解任意步长下通用离散化系统与连续时间系统之间动力学性质的互联系统，我们研究本文提及的所有 Ricker 型和 Lotka–Volterra系统的平衡点及可能的稳定状态。首先，我们考察广义离散系统 (2) 和 (4) 在不动点处的系统动力学。

为了推导离散系统的稳定性条件，首先考虑非线性映射的不动点迭代形式：

$$\chi(t+h) = F(\chi(t)), \tag{7}$$

其中 $\chi(t) \in \mathbb{R}^m$ 和 F 满足 Lipschitz条件。若点 η 满足$\eta = F(\eta)$，则称其为不动点，其中 F 是一个映射，满足 $F\colon\ I \to I$，而 I 是 $\mathbb{R}^m$中的一个区域。已证明，如果存在一个范数使得，则不动点 η 是渐近稳定的

$$||J_F|| < 1, \tag{8}$$

其中 J_F 是离散系统在 η [2]处的雅可比矩阵。由于我们考虑的是二维系统，因此可以根据迭代映射的雅可比矩阵的两个特征值λ_1 和 λ_2，对 η 进行如下刻画：

(i) $|\lambda_i| < 1,\ \ i = 1,\ 2$；汇点，局部渐近稳定 (ii) $|\lambda_i| > 1,$
$i = 1,\ 2$；源点 (iii) $|\lambda_i| > 1$ 中的一个且另一个 $|\lambda_i| < 1,$
$i = 1,\ 2$；鞍点 (iv) $|\lambda_i| = 1$ 中的一个且另一个 $|\lambda_i| \neq 1,$
$i = 1,\ 2$；非双曲。

请注意，我们的研究基于这种特征值分类。此外，当我们穿越不同稳定性区域的边界时，还可以观察到翻转分岔、鞍结与霍普夫分岔。

Ricker 型和 Lotka–Volterra 离散模型的平衡点可通过求解以下方程得到

$$\begin{aligned} N(t+h) &= N(t) \\ P(t+h) &= P(t) \end{aligned} \tag{9}$$

以求得 N和 P。对于广义 Ricker 型离散模型，由（9）可得 $X(t) = Y(t) = 0$；离散 Lotka–Volterra 模型（4）也满足这一关系。广义 Ricker 型离散模型和离散 Lotka–Volterra 模型的离散形式（分别为（2）和（4））的不动点相同，即 $E_1 \equiv (0, 0)$、$E_2 \equiv (K, 0)$ 和 $E_3 \equiv \left(\frac{c}{\alpha\gamma}, \frac{r}{\alpha}\left(1 - \frac{c}{K\alpha\gamma}\right)\right)$。此外，由于满足相同的条件 $X(t) = Y(t) = 0$，这些点也与连续时间模型的平衡点相同，因此我们使用相同的$\widehat{\quad}$ $\widehat{\quad}$符号。我们分别用 J_R 和 J_{LV}表示（2）和（4）中的离散映射的雅可比矩阵。于是，经过一些分析并省略对 t的依赖后，可得

$$\widehat{J_R} = \begin{bmatrix} 1 + h\left(e^X - 1 - \frac{r}{K}Ne^X\right) & -\alpha Nhe^X \\ \alpha\gamma Phe^Y & 1 + h\left(e^Y - 1\right) \end{bmatrix}$$

and

$$\widehat{J_{LV}} = \begin{bmatrix} 1 + h\left(X - \frac{r}{K}N\right) & -\alpha hN \\ \alpha\gamma hP & 1 + hY \end{bmatrix}.$$

通过使用雅可比矩阵，我们将在下一节推导离散系统的稳定性性质与各自常微分方程系统之间的联系。

随后，我们根据稳定性对连续时间模型 (5)（Ricker 型）和 (6)（Lotka–Volterra）的平衡点进行分类，因为不稳定平衡点和稳定平衡点在种群动力学中的表现不同。系统 (5) 和 (6) 都有不动点，即 $E_1 \equiv (0, 0)$、$E_2 \equiv (K, 0)$ 和 $E_3 \equiv \left(\frac{c}{\alpha\gamma}, \frac{r}{\alpha}\left(1 - \frac{c}{K\alpha\gamma}\right)\right)$。然后，模型 (5) 的雅可比矩阵为

$$J_R = \begin{bmatrix} e^X - 1 - \frac{r}{K}Ne^X & -\alpha Ne^X \\ \alpha\gamma Pe^Y & e^Y - 1 \end{bmatrix}$$

而模型 (6) 的雅可比矩阵为

$$J_{LV} = \begin{bmatrix} X - \frac{r}{K}N & -\alpha N \\ \alpha\gamma P & Y \end{bmatrix}.$$

尽管雅可比矩阵不同，我们观察到两个常微分方程模型具有相似的稳定性性质。在 $E_1 = (0, 0)$ 处求得的雅可比矩阵为

$$J_R\,|_{E_1} = \begin{bmatrix} e^r - 1 & 0 \\ 0 & e^{-c} - 1 \end{bmatrix} \text{ and } J_{LV}\,|_{E_1} = \begin{bmatrix} r & 0 \\ 0 & -c \end{bmatrix}.$$

因此，E_1 处的特征值为

$$\begin{aligned} \lambda_R\,|_{E_1} &= \left\{e^r - 1, e^{-c} - 1\right\} \\ \lambda_{LV}\,|_{E_1} &= \{r, -c\} \end{aligned} \tag{10}$$

其中，λ_R 和 λ_{LV} 分别是系统 (5) 和 (6) 的特征值。无论参数值如何选择，E_1 对于这两个模型都是不稳定的，因为它是一个鞍点，其一个特征值为正，另一个为负。这意味着，种群变化发生微小偏离后，种群永远不会回到E_1 。

在 $E_2 = (K, 0)$处求得的雅可比矩阵为

$$J_R\,|_{E_2} = \begin{bmatrix} -r & -K\alpha \\ 0 & e^{\alpha\gamma K - c} - 1 \end{bmatrix} \text{ and } J_{LV}\,|_{E_2} = \begin{bmatrix} -r & -K\alpha \\ 0 & \alpha\gamma K - c \end{bmatrix}$$

因此

$$\begin{aligned} \lambda_R\,|_{E_2} &= \left\{-r, e^{\theta} - 1\right\} \\ \lambda_{LV}\,|_{E_2} &= \{-r, \theta\} \end{aligned} \tag{11}$$

其中 $\theta = \alpha\gamma K - c$。$\theta$ 值表示用于确定特征值性质的条件。因此，在适当情况下，稳定性性质的研究以 θ 的形式呈现。随后，如果参数满足 $\theta < 0$（即 $\alpha\gamma K < c$），则对于两个模型而言，E_2 都是渐近稳定的

因为此时两个特征值均为实数且为负值。这意味着，如果种群密度从 E_2发生微小偏离，猎物和捕食者都能分别回到猎物–承载能力（$N = K$）和无捕食者的状态。这表明，即使少量捕食者返回，或猎物遭受高死亡率，猎物种群仍可通过达到最大承载能力，在生态系统中维持生存而不受捕食者影响。此外，这种情况表明，在捕食者种群数量较低时，捕食者–猎物的共存取决于$K < \frac{c}{\alpha\gamma}$所决定的、捕食者通过食物可获得性维持生存的能力。另一方面，对于两个模型，当 $\theta > 0$时，E_2 是不稳定鞍点；而当 $\theta = 0$ E_2 时，$\theta = 0$ E_2 是一个非双曲点，此时系统动力学取决于模型方程的非线性项，因为无法通过雅可比矩阵的特征值分析对其进行预测。

在 $E_3 = \left(\frac{c}{\alpha\gamma}, \frac{r}{\alpha}\left(1 \frac{c}{K\alpha\gamma}\right)\right)$ 处计算得到的雅可比矩阵为

$$J_R\,|_{E_3} = J_{LV}\,|_{E_3} = \begin{bmatrix} -\frac{rc}{\alpha\gamma K} & -\frac{c}{\gamma} \\ r\gamma\left(1 - \frac{c}{\alpha\gamma K}\right) & 0 \end{bmatrix},$$

由于这两个常微分方程模型的雅可比矩阵相同，因此稳定性分析的结果也相同。计算得到的 E_3 特征值满足特征多项式

$$\lambda^2 + T\lambda + D = 0 \tag{12}$$

其中 $T = \frac{rc}{\alpha\gamma K}$且 $D = c(r - T) = \theta T$。因此，

$$\lambda_R\,|_{E_3} = \lambda_{LV}\,|_{E_3} = \{\lambda_1, \lambda_2\} \tag{13}$$

其中 $\lambda_j = \frac{-T \pm \sqrt{T^2 - 4D}}{2} = \frac{-T \pm \sqrt{T(T-4\theta)}}{2}$，$j = \{1, 2\}$。注意，如果 $T \in (0,\ 4\theta)$，连续时间模型的虚部为 $\frac{\sqrt{T(T-4\theta)}}{2} i$，虚部越大，动力学振荡越明显（注意，最大虚部出现在$T = 2\theta$时）。通过查看特定平衡点处特征值的符号以及它们是实数还是复数，可以判断系统的稳定状态。我们可以得出，E_3 渐近稳定，当

$$\theta > 0, \tag{14}$$

当 $T \in (0, 4\theta)$ 时，具有振荡动力学；当 $\theta < 0$ 时，E_3 是不稳定鞍点。E_3 是唯一一个猎物和捕食者种群数量均为正的非平凡平衡点。注意，当 $\theta = 0$ 时，我们可能会遇到非双曲性质。

3 离散与连续系统中动力学性质之间联系的推导

在任意步长下推导离散系统与常微分方程系统之间的联系。必要时，利用相应常微分方程系统的推导，简化离散时间系统的稳定性分析。通过雅可比分析考察这些稳定性约束，并通过改变模型参数以及定义特定的步长范围，分析可能影响系统动力学的因素。

我们观察到

$$\widehat{J_R} = I + hJ_R$$

and

$$\widehat{J_{LV}} = I + hJ_{LV}.$$

因此，当 $\lambda(J_R) = 1 + h\lambda(J_R)$ 且 $\lambda(J_{LV}) = 1 + h\lambda(J_{LV})$ 时，其中 J_R和 J_{LV}的特征值见式（10）、（11）和（13）。因此，根据特征值分析，当 $|1 + h\lambda(J_R)| < 1$ 时，离散映射局部渐近稳定；对于 $\lambda(J_{LV})$，情况也类似。若$\lambda(J_R)$ $\lambda(J_{LV})$ < 0，则会导致 $-h\lambda(J_R) < 2$ 且 $-h\lambda(J_{LV}) < 2$。因此，取决于步长和连续时间系统的特征值，离散化系统中存在新的种群动力学稳定条件。

根据特征值分类，对于 Ricker 型和 Lotka–Volterra 离散映射，若 $h(1-e^{-c}) < 2$ 或 $0 < hc < 2$，则 E_1 并非渐近稳定，而是存在鞍点。对于 $\theta < 0$，若 $h < \left\{ \frac{2}{r}, \frac{2}{1-e^{\theta}} \right\}$，则 E_2 对 Ricker 型离散模型渐近稳定；若 $h < \left\{ \frac{2}{r}, \frac{-2}{\theta} \right\}$，则对离散 Lotka–Volterra 模型渐近稳定。此外，若 $\theta = 0$ 且 $h \neq \frac{2}{r}$，则 E_2 对两种模型均为非双曲。对于 $\theta < 0$，若满足以下任一条件，则 E_2 是 Ricker 型离散模型的鞍点

(i) $\theta < -r$ 和 $\frac{2}{r} < h < \frac{2}{1-e^{\theta}}$

(ii) $\theta > -r$ 和 $\frac{2}{r} > h > \frac{2}{1-e^{\theta}}$

对于 $\theta < 0$，若满足以下任一条件，则 E_2 是 Lotka–Volterra 离散模型的鞍点

(i) $\theta < ln(1-r)$ 和 $\frac{2}{r} < h < \frac{-2}{\theta}$

(ii) $\theta > ln(1-r)$ 和 $\frac{2}{r} > h > \frac{-2}{\theta}$.

对于不动点 E_3，若 J_R 和 J_{LV} 的特征值分别为 λ_1 和 λ_2，我们可以根据这两种情况对其稳定性进行分类。由 (12) 可知，特征值满足$\lambda^2 + T\lambda + D = 0$，其中 $T = \frac{rc}{\alpha\gamma K}$ 和 $D = c(r - T) = \theta T$。对于 $\theta > 0$,

(i) 若 λ_1 和 λ_2 为实数且为负数，其中 $\lambda_1 = \lambda_2$，则 E_3 渐近稳定，当

$$h < \frac{T}{4}.$$

只有当 $T = 4\theta$ 时才会发生这种情况。

(ii) 如果 λ_1 和 λ_2 均为实数且为负数，其中 $\lambda_1 \neq \lambda_2$，那么当步长满足以下条件时，E_3 渐近稳定

$$h < \left\{ -\frac{2}{\lambda_1}, -\frac{2}{\lambda_2} \right\}.$$

当 $T - 4\theta > 0$ 时会发生这种情况。

(iii) 如果 λ_1 和 λ_2 均为共轭复特征值，设为 $a \pm ib$，那么根据上述内容，$a^2 + b^2 = D = \theta T$ 和 $T = -2a$。当 $T - 4\theta < 0$ 时会出现这种情况。对于这些复特征值，种群动力学会随时间产生振荡。因此，步长的上界为

$$h < \left\{ \frac{-2a}{a^2 + b^2} \right\} = \frac{T}{D} = \frac{1}{\theta}. \tag{15}$$

这只有在 $0 < 1 + hT\ (h\theta - 1)$ 时才会发生。注意，若 $h = \frac{1}{\theta}$，则两个特征值的模均为 1。

对于 $\theta < 0$，即 $\lambda_1 > 0$ 和 $\lambda_2 < 0$，当 $h = -\frac{2}{\lambda_2}$ 时，E_3 是非双曲的。对于 $\theta = 0$，当 $h \neq \frac{2}{T}$ 时，E_3 是非双曲的。

表 1：离散与连续 Ricker 型（RK）和 Lotka–Volterra（LV）模型的稳定状态，其中 $E_1 \equiv (0,\ 0)$、$E_2 \equiv (K,\ 0)$ $E_3 \equiv \left(\frac{c}{\alpha\gamma}, \frac{r}{\alpha}\left(1 - \frac{c}{K\alpha\gamma}\right)\right)$ 和 λ_1，λ_2 是根据（13）计算得到的 E_3 的特征值。

稳定性	模型	E_1		E_2	
		离散	连续	离散	连续
渐近稳定	RK	-	-	如果 $\theta < 0$ 且 $h < \{\frac{2}{r}, \frac{2}{1-e^{\theta}}\}$	如果 $\theta < 0$
	LV	-	-	如果 $\theta < 0$ 且 $h < \{\frac{2}{r}, -\frac{2}{\theta}\}$	如上
Non–双曲的	RK	如果 $h = \frac{2}{1-e^{-c}}$	-	如果 $\theta = 0,\ h \neq \frac{2}{r}$ 如果 $\theta < 0,\ h = \frac{2}{1-e^{\theta}}, h \neq \frac{2}{r}$ 如果 $h = \frac{2}{r}, \theta \neq 0, \theta \neq ln(1-r)$	如果 $\theta = 0$
	LV	如果 $h = \frac{2}{c}$	-	如果 $\theta = 0,\ h \neq \frac{2}{r}$ 如果 $\theta < 0,\ h = -\frac{2}{\theta},\ \theta \neq 0,\ \theta \neq -r$ 如果 $h = \frac{2}{r}\theta \neq 0, \theta \neq -r$	如上
鞍点	RK	如果 $h < \frac{2}{1-e^{-c}}$	始终是一个鞍点	如果 $\theta < 0, \theta < -r, \frac{2}{r} < h < \frac{2}{1-e^{\theta}}$ 如果 $\theta < 0, \theta > -r, \frac{2}{r} > h > \frac{2}{1-e^{\theta}}$ 如果 $\theta > 0,\ h < \{\frac{2}{r}, \frac{2}{1-e^{\theta}}\}$	如果 $\theta > 0$
	LV	如果 $h < \frac{2}{c}$	始终鞍点	如果 $\theta < 0, \theta < ln(1-r) - \frac{2}{r} < h < -\frac{2}{\theta}$ 如果 $\theta < 0,\ \theta > ln(1-r) - \frac{2}{r} > h > -\frac{2}{\theta}$	如上所述

稳定性	模型	E_3	
		离散	连续
渐近稳定	RK	如果 $\theta > 0, T = 4\theta, 0 < h < \frac{T}{4}$ 如果 $\theta > 0, T - 4\theta > 0, h < \{-\frac{2}{\lambda_1}, -\frac{2}{\lambda_2}\}$ 若 $\theta > 0,\ T - 4\theta < 0,\ h < \frac{1}{\theta},\ 0 < 1 + hT(h\theta - 1)$	若 $\theta > 0$
	LV	如上	如上
Non–双曲的	RK	若 $\theta > 0, T - 4\theta > 0, h = -\frac{2}{\lambda_i}, h \neq -\frac{2}{\lambda_j}, i \neq j, i, j = \{1, 2\}$ 如果 $\theta < 0,\ h = -\frac{2}{\lambda_2},\ \lambda_2 < 0,\ \lambda_1 > 0$ 如果 $\theta = 0,\ h \neq \frac{2}{T}$	如果 $\theta = 0$
	LV	如上	如上
鞍点	RK	如果 $\theta > 0, T - 4\theta > 0, -\frac{2}{\lambda_i} < h < -\frac{2}{\lambda_j}\ i \neq j、\ i、\ j = \{1, 2\}$	若 $\theta < 0$
	LV	同上	同上

总体而言，连续时间模型及其对应的离散系统具有不同的稳定性约束。表 1 总结了 Ricker 型和 Lotka–Volterra 离散与连续时间模型中所有特征值的稳定性分析。在平衡点 E_3 处评估的稳定性判据对于 Lotka–Volterra 模型和 Ricker 型模型都相似。在平衡点 E_2处，仅在连续时间情形下，两个模型的稳定性条件相似，而在其他情况下则不同。由于情形 (iii) 下 $\theta > 0$，且该情形对应一个稳定螺旋点，此时种群会返回稳态 E_3，因此我们在后续模拟中考虑该情形。因此，与连续时间系统（即 $\theta > 0$）相比，近似离散系统中的稳定种群动力学需要额外的约束条件。由此，近似离散系统的模型动力学取决于所选步长和（某些）模型参数。下一节中，我们将使用 (15) 观察不同步长和模型参数范围下的稳定性。

4 数值结果

我们对 Lotka–Volterra 和 Ricker 型离散系统进行了数值模拟研究，以展示第 3 节中讨论的理论结果。在某些参数范围和步长下，展示了稳定性条件 (15)，即离散系统在 E_3 时变为稳定。随后通过几个示例，考察模型参数变化对系统的影响，以及这些变化如何改变模型动力学。这项数值研究清晰地展示了种群随时间推移在长期尺度上的变化。

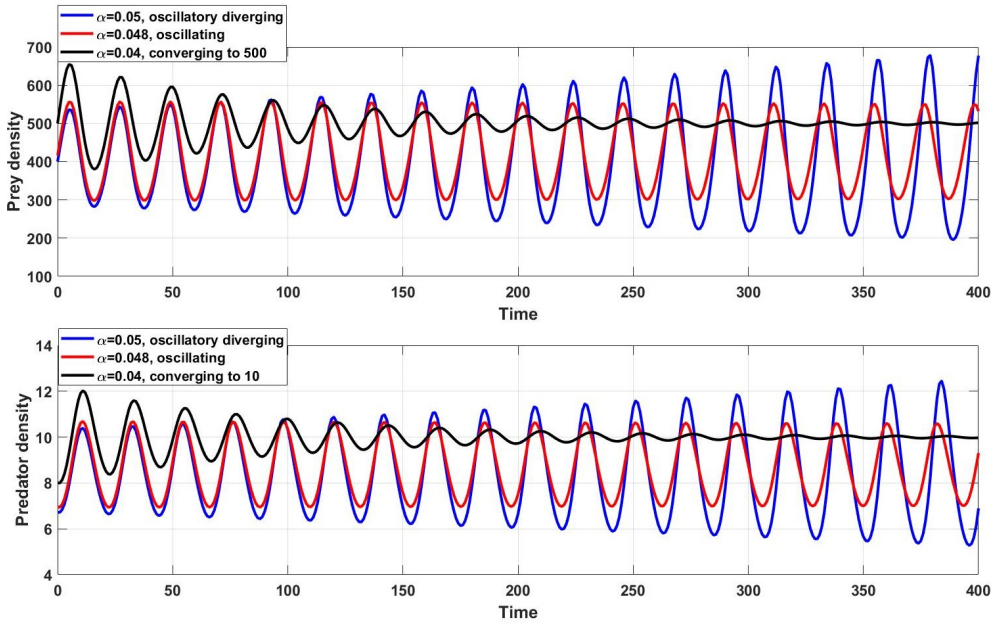


图 1：具有略微变化的 α where $K = 2500$， $\gamma = 0.01$， $c = 0.2$ and $r = 0.5$ 的离散 Ricker 型系统 (1) 的三种不同动力学。对于不同的 $\alpha = \{0.05, 0.048, 0.04\}$值，捕食者–猎物种群分别发散、似乎趋于收敛以及收敛。这里，系统 (1) 是针对单位步长推导的；当 $h = 1$ 时，它与系统 (2) 类似。

我们观察到，在时间离散化固定时，某些参数会影响系统动力学，并能使种群稳定或失稳。在我们的离散时间模型中，根据推导式（15），当步长 h 固定时，模型稳定性由参数 α， γ， K， c和 r决定。我们首先考察单位步长 $h = 1$下离散系统的稳定性条件（15），并赋予 [3], 中所述的参数值，其中$\alpha = 0.05$， $\gamma = 0.01$， $K = 2500$， $c = 0.2$， $r = 0.5$，然后，$\theta = \alpha\gamma K - c = \frac{21}{20}$， $T = \frac{rc}{\alpha\gamma K} = \frac{2}{25}$。接着，（15）给出了步长为

$$h < \frac{20}{21},$$

其中 $\theta > 0$， $T - 4\theta < 0$且 $1 + hT(h\theta - 1) > 0$. 在这种情况下，由于特征值为复数，在平衡点 E_3 处计算得到的特征值的虚部大小为 $\frac{\sqrt{206}}{50}$。对于步长为 $h = 1$的这组参数，系统并非渐近稳定E_3 ，因为年度离散化不满足 $h < \frac{20}{21}$ 。因此，系统动力学在平衡点 E_3 周围振荡并发散（图 1 中的蓝色曲线）。如果现在， $\alpha = 0.048$其他参数保持不变，且步长为一年 $h = 1$，那么系统可能不会渐近稳定，因为 $\theta = 1$， $T - 4\theta < 0$且 $1 + hT(h\theta - 1) > 0$。在这种情况下，方程（15）中的稳定性条件不成立， $h = \frac{1}{\theta} = 1$。种群似乎正趋于 E_3，但在 E_3周围振荡（图 1 中的红色曲线）。如果 $\alpha = 0.04$ 且 $h = 1$ 其他参数保持不变，那么 $\theta = \alpha\gamma K - c = \frac{1}{20} > 0$， $T - 4\theta < 0$且 $1 + hT(h\theta - 1) > 0$，因此， $h < \frac{1}{\theta}$，并且在这种情况下条件（15）成立。因此，种群趋于 $E_3 = (500, 10)$，见图 1 中的黑色曲线。由此可见，参数的选择对结果有显著影响，因此，控制模型动力学的步长也会受到显著影响。

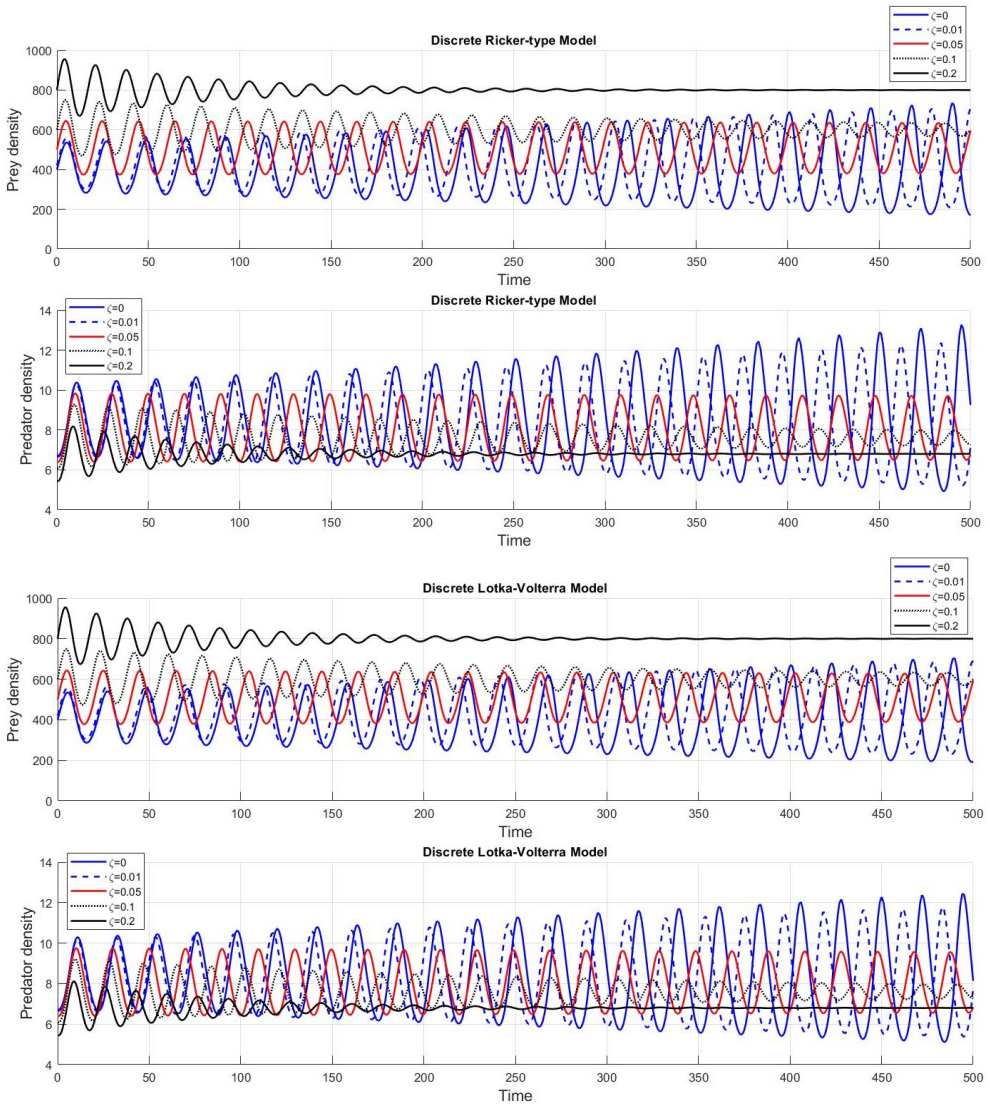


图 2：当参数 c as $c+\zeta$ by $\zeta=\{0,0.01,0.05,0.1,0.2\}$ 略有变化时，离散 Ricker 型和 Lotka–Volterra 模型呈现的不同捕食者–猎物动力学，其中 $h=1, K=2500, \gamma=0.01, \alpha=0.05,$ $c=0.2$ 和 $r=0.5$。

此外，如果我们选择 $c=0.25+\epsilon$，而不是像之前那样选择 $c=0.2$，其中 ϵ 是一个较小的正值，且其他参数与 [3] 中的相同，那么

$$\theta=\alpha\gamma K-c=\frac{25}{20}-\frac{5}{20}-\epsilon=1-\epsilon$$

因此，式 (15) 给出

$$h<\frac{1}{1-\epsilon}.$$

于是，对于步长 $h=1$，条件 (15) 成立，因此系统产生的种群会收敛到不动点（$\epsilon=0$ 除外）。因此，如果步长固定，模型参数或决定模型稳定性的特定参数稍有偏差，就可能导致种群动力学发生巨大变化。

回到 $c=0.2$ 的情形，我们对步长为 $h=1$ 时的 c 进行了 $c+\zeta$ 的变化，其中 ζ 是一个很小的正值常数。图 2 中随时间变化的种群密度数值结果，证实了针对离散模型推导出的稳定性条件（如方程 (15) 所示）。当 ζ 取接近零的小值时，种群呈振荡发散，见图 2 中的蓝色曲线。对于 $\zeta=0.05$，观察到一种特殊的动力学行为（图 2 中的红色曲线）；此时 $c=0.25$，对应于先前研究的 $\zeta=0$ 情形。对于满足式 (15) 中稳定性条件的 $\zeta=\{0.1,0.2\}$，可以观察到不动点收敛，见图 2 中的黑色曲线。参数 c 的微小变化所引起的种群动力学变化，表明参数的

敏感性有多么重要。这也适用于其他会影响离散模型稳定性的参数，在我们的情形中，这些参数为 α， γ， K， c 和 r。此外，离散模型的数值模拟支持了针对离散系统推导出的解析结果。

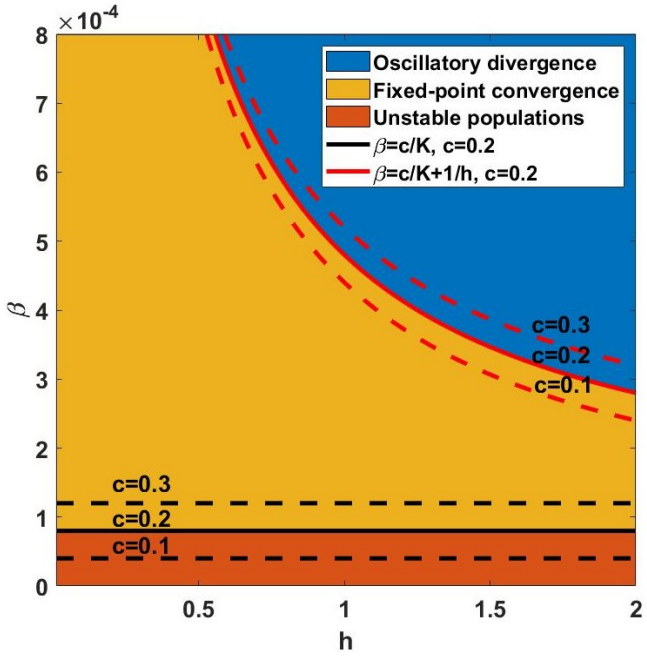


图3：离散 Ricker 型模型和离散 Lotka–Volterra 模型的稳定区域，其中 h 是步长，$\beta = \alpha\gamma$、 $K = 2500$ 和 $r = 0.5$。不动点收敛区域由 $\beta = \frac{c}{K} + \frac{1}{h}$ 和 $\beta = \frac{c}{K}$ 界定；不同 $c = \{0.1, 0.2, 0.3\}$对应的边界变化以红线和黑线标示。这里， h 是自变量，β 据此计算得出。如果已知 β ，则可以选择步长以达到所需的稳定状态。请注意，稳定区域以$c = 0.2$着色，如实线所示；边界移动则以$c = 0.1$ 和 $c = 0.3$ 表示，如虚线所示。

图3展示了 $\beta \in [0, 8 \times 10^{-4}]$ 的固定点收敛区域（黄色），其中 $\beta = \alpha\gamma$。因此，参数 c对于收敛种群和保持捕食者种群为正值分别具有不同的边界，如图3中的红色曲线和黑色曲线所示。

当 $\alpha = 0.048$ （即处于不动点收敛区域上界的参数）时，系统（1）会呈现特殊动力学性质（图 1 中的红色曲线）。图 1 中的黑色曲线表示当从图 3 的黄色区域选择 α 时，捕食者和猎物密度向其不动点收敛。当从振荡发散区域选择 α 时，捕食者—猎物密度会持续振荡，且振幅不断增大，见图 1 中的蓝色曲线。

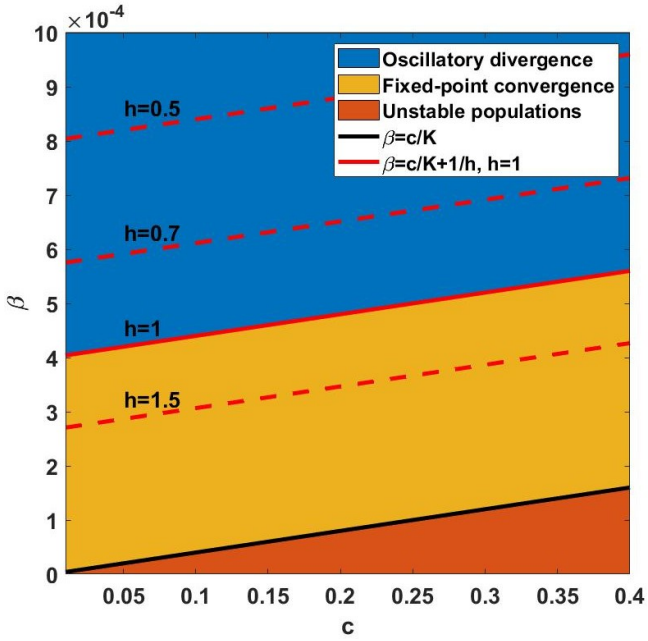


图4：对于离散 Ricker 型模型和离散 Lotka–Volterra 模型，随着步长减小（h），不动点收敛区域扩大，其中 $\beta = \alpha\gamma, K = 2500$和 $r = 0.5$。不动点收敛区域由 $\beta = \frac{c}{K} + \frac{1}{h}$ 和 $\beta = \frac{c}{K}$，$\forall h > 0$界定。这里，c是自变量，β据此计算。对于$h = 1$，稳定区域以颜色标示，并绘出了 $\beta = \frac{c}{K} + 1$ 和 $\beta = \frac{c}{K}$时不动点区域的上、下边界，分别以红色和黑色实线表示。随着步长减小，不动点区域的上边界向上移动，$h = 1.5$，$h = 0.7$ 和 $h = 0.5$，这些上边界的移动以红色虚线标出。请注意，不动点收敛区域的下边界对任意 h均成立。

另一方面，根据理论分析，我们观察到，在模型参数固定的情况下，近似离散系统的动力学性质取决于合适的时间离散化。为指导选择具有所需稳定性的合适步长 h，随后研究了可变步长的影响。因此，对于不动点收敛区域，h存在不同的上界（见图4）。步长较小时，不动点收敛区域会变大。图4表明，步长越大，越容易出现振荡发散。当步长较小时，种群会变得更加稳定，并收敛到平衡点。这会产生一种时间离散化方式（将时间划分为较小的时间区间），使离散系统的行为更接近连续系统。当然，为了在数值模拟中保持这些特征，这一观点支持在欧拉格式中采用小步长的建议，因为欧拉格式是一阶方法 [7]。这些结果表明，在将离散系统近似为相应的连续系统时，应选择合适的步长值，以保持所需的稳定状态。另一方面，如果步长过小，那么对于规模较大的系统，模拟可能需要很长时间才能运行完毕，尤其是在时间区间较大的情况下。

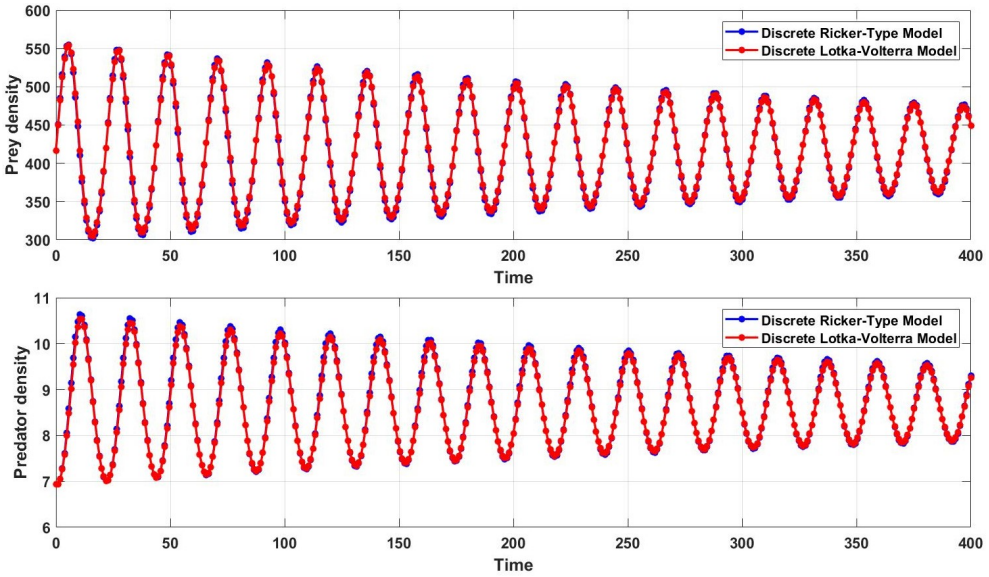


图5：当 $h = \frac{1}{\theta} = \frac{20}{21}$ 时，Ricker 型和 Lotka–Volterra 离散模型中捕食者–猎物种群的特殊行为，其中 $K = 2500$，$\gamma = 0.01$，$\overline{\alpha} = 0.05$，c =0。2 且 $r = 0.5$。捕食者–猎物种群似乎一开始会收敛到一个不动点，然而经过较长时间后，种群会围绕该不动点振荡。请注意，这种特殊情况只会出现在不动点收敛区域的上界处。

尽管离散 Ricker 型模型与 Lotka–Volterra 模型的模型结构不同，但在某些情况下，推导出的这些模型的稳定性条件相似。我们考察了两个模型在不同步长下种群动力学的频率图。图5中的红色和蓝色曲线表明，当$\theta = \alpha\gamma K - c = 21/20$ （$h = \frac{1}{\theta}$）时会出现特殊行为。这些曲线具有相似的模式，经过一段时间后会收敛到一个不动点。这些曲线持续收敛的模式在初始阶段呈现出与不动点收敛相似的特征；但从长期观察来看，种群始终不会趋近不动点。因此，这是一种特殊情况，其表现为不动点收敛区域的上界。

总而言之，连续时间模型的稳定性判据仅取决于 θ 所定义的模型参数；然而，当连续时间模型通过数值近似进行离散化时，稳定性判据除了取决于（某些）模型参数外，还取决于步长。因此，除非定义了合适的步长，否则原始常微分方程系统的动力学性质与具有相同参数值的相应离散化系统不同。为了更好地理解模型动力学，应在特征值分析下对离散化系统进行全面研究，以确定与模型参数相匹配的合适步长。在真实捕食者–猎物系统中，事先了解系统行为有助于理解随时间推移使种群趋于稳定或失稳的因素。如果参数是根据数据集估计得到的，这类理论研究可对如何选择合适的数值模拟方法提供详细分析，该方法通过采用步长对时间分量进行离散化。

5 讨论

我们研究了 Ricker 型和 Lotka–Volterra 离散时间与连续时间种群模型的种群动力学稳定性。通过雅可比分析，我们得出了用于确定离散系统稳定区域的重要约束条件。广义离散系统可视为连续时间模型近似解的欧拉数值格式。离散化解可能与原连续时间模型所呈现的性质相同，也可能不同。因此，在建模时，对原连续时间模型及其相应离散系统中的模型动力学进行定性分析

对于为生态决策提供依据至关重要。我们表明，根据表 1 中的约束条件，这两个模型使系统稳定的条件相似。这项新颖的研究增进了我们对非线性情境下两个结构不同的捕食者–猎物模型相似行为的理解。

在每个平衡点处，针对连续时间解和近似离散时间解推导出的稳定性性质各不相同。因此，选择合适的时间离散化方式取决于由动力学性质决定的稳定性判据。我们假设真实生态系统中的种群共存于或趋向于一种具有 E_3 渐近稳定性的稳定状态。因此，在给定模型参数的情况下，选择合适的时间离散化方式对于近似相应的连续时间系统至关重要。

我们强调了理解影响系统稳定性的模型参数选择的重要性。由于某些参数会对系统动力学产生显著影响，因此需要对其进行仔细验证，例如由 θ确定的参数。当时间离散化的步长固定不变（例如一年）时，这些参数的微小变化会导致种群数量出现较大偏差。预先分析选择与特定参数集相关的合适时间离散化方式的影响，对于提高模型的性能至关重要。我们还通过数值方法表明，参数值和步长的微小变化会使系统稳定或失稳，并形成种群密度的不同动力学。

正如我们所观察到的，参数值会改变模型的稳定性条件，并导致构建良好的生态系统出现突变动力学行为。导致系统变得不稳定的因素，有助于为不稳定种群制定种群管理计划。对于根据数据集评估得出的模型参数，开展定性研究以确定系统动力学性质是稳定还是不稳定，对于理解种群动力学至关重要。由于某些系统需要在较长时间内考察种群密度变化，以了解其对种群的长期影响，因此有必要进行长期稳定性分析。对参数进行单独选择或选取合适的参数组以保持系统稳定，其效果必须与离散化系统中适当的时间离散化相一致。

我们建议对所需数值近似（离散化系统）的动力学进行定性分析，以识别实际系统（连续时间模型）与近似系统之间的冲突。除了在固定参数空间内比较近似系统与实际系统的动力学性质外，选择合适的步长还取决于所需数值近似工具的精度，例如数值格式的精度阶 [10]。在某些情况下，已有的非标准数值近似（例如[19]）适用于解决近似系统中的动力学不一致问题。通过非标准离散化方法生成的一些离散近似，其行为与原常微分方程系统一致，并且动力学一致性不受所选步长的影响 [13, 23]。

我们关于 Ricker 型离散模型的结果与 [22] 中发现的稳定化现象一致。然而，揭示参数空间中动力学性质重要性的离散模型稳定性分析，超越了以往对 [5, 18] 中定义的稳定化和去稳定化因素的研究。此外，我们的结果加深了对以下问题的理解：在离散设置下，如何根据给定的模型参数选择合适的步长，以及如何通过数值模拟实现连续时间模型。

我们将模拟范围限定为研究影响种群模型系统稳定性的条件。我们对所研究的离散时间模型和连续时间模型的稳定性条件进行了分类的理论研究。数值结果仅用于展示 E_3 处的性质。我们只关注欧拉数值格式，用它从连续时间模型生成离散化系统；不过，也可以考虑其他时间离散化方法。我们证明，在模型参数固定时，离散化模型的稳定性取决于所选步长。对于非线性常微分方程，存在非标准离散化方法，无论步长 [23, 19] 如何选择，都能保持动力学一致性。我们指出，这并不是对离散映射动力学的全面研究。例如，根据式（7），我们注意到 $\chi(t+2h) = F(\chi(t+h)) = F(F(\chi(t)))$。因此，我们可以研究 $F \circ F$ 的不动点，其后续动力学将根据映射 F 的性质呈现周期二动力学。这两个模型在这方面会有不同的动力学特征。关于极限环和分岔分析的理论 [20, 26, 16] 未予考虑，

不过，通过我们的数值模拟可以观察到这一点。当然，这可以推广到任意整数阶的周期动力学，并可能导致混沌动力学（逻辑斯蒂映射的迭代）。

所展示的稳定性分析可应用于其他形式的双物种连续时间和离散时间种群模型，从而构建更复杂的动力系统，例如包含控制物种、功能反应、时滞和阿利效应的系统。我们的工作还可扩展至研究三个或更多物种系统 [15] 的动力学，并在获得模型结果之前了解促稳和致不稳定因素。

最后，本研究对不确定性量化也有重要意义。在这种情况下，基于这些模型构建具有相同结构但参数集不同的模型种群，使其满足一组共同的输出。如果动力学对参数具有敏感性（本研究正是如此），那么不确定性量化过程也可能对参数敏感。

作者贡献

所有作者的贡献均相同。

资金支持

K.J.H. ac 感谢澳大利亚研究理事会奖学金 DE200101791 的支持 .

缩略语

本文使用了以下缩略语:

ODE 常微分方程

参考文献

[1]A. S. Ackleh 和 P. L. Salceanu. n 种生物的 Ricker 模型中的竞争排斥与共存。《生物动力学杂志》，9(sup1):321–331，2015年。doi: 10.1080/17513758.2015.1020576.[2] K. T. Alligood、T. D. Sauer 和 J. A. Yorke. 二维映射。《混沌：动力系统导论》，第 43–104 页，1996 年。doi: 10.1007/0-387-22492-0 2.[3] P. W. J. Baxter、J. L. Sabo、C. Wilcox、M. A. McCarthy 和 H. P. Possingham. 对入侵性捕食者进行经济高效的抑制与根除。《保护生物学》，22(1): 89–98，2008 年。doi: 10.1111/j.1523-1739.2007.00850.x.[4] F. Brauer、C. Castillo-Chavez 和 C. Castillo-Chavez. 种群生物学与流行病学中的数学模型，第 2 卷。施普林格，2012 年。[5] Q. Din. 离散洛特卡-沃尔泰拉模型的动力学。《差分方程进展》，2013(1):95，2013 年。doi: 10.1186/1687-1847-2013-95.[6] Q. Din. 捕食者-猎物系统的稳定性、分岔分析与混沌控制。《振动与控制杂志》，25(3):612–626，2019年。doi: 10.1177/1077546318790871.[7] D. Efimov、A. Polyakov 和 A. Aleksandrov. 使用带状态相关步长的欧拉方法对齐次系统进行离散化。《自动化》，109:108546，2019年。doi: 10.1016/j.automatica.2019.108546.

· 期刊 差分方程与应用期刊，18(7):1163–1181，2012。doi: 10.1080/10236198.2011.555405.[9] K. E. Hines、T. R. Middendorf 和 R. W. Aldrich。非线性生物物理模型中参数可识别性的判定：贝叶斯方法。《普通生理学杂志》，143(3):401–416，2014。doi: 10.1085/jgp.201311116.[10] M. A. Islam 等。采用欧拉法和龙格-库塔法求解常微分方程（ODE）初值问题（IVP）数值解的比较研究。《美国计算数学杂志》，5(03):393，2015。doi: 10.4236/ajcm. 2015.53034.[11] D. Jana。具有猎物避难所的离散捕食者–猎物系统的混沌动力学。《应用数学与计算》，224:848–865，2013。doi: 10.1016/j.amc.2013.09.001.[12] H. Krivine、A. Lesn´e 和 J. Treiner。离散时间与连续时间建模：一些衔接与差异。《计算机科学中的数学结构》，17(2):261–276，2007。doi: 10.1017/S0960129507005981.[13] P. Leslie。用数值方法研究某些生物系统性质的随机模型。《生物计量学》，45(1-2):16–31，1958.[14] X. Liu 和 D. Xiao。离散时间捕食者–猎物系统的复杂动力学行为。《混沌、孤子与分形》，32(1):80–94，2007。doi: 10.1016/j.chaos.2005.10.081.[15] R. Lu´ıs 和 E. Rodrigues。三维离散动力系统的局部稳定性：在里克竞争模型中的应用。《自然与社会中的离散动力学》，2017，2017。doi: 10.1155/2017/6186354.[16] R. Luis、S. Elaydi 和 H. Oliveira。里克型竞争模型的稳定性与竞争排斥原理。《生物动力学杂志》，5(6):636–660，2011。doi: 10.1080/17513758.2011.581764.[17] H. Merdan。涉及阿利效应的Lotka–Volterra型捕食者–猎物系统的稳定性分析。《*ANZIAM* 杂志》，52(2):139–145，2010。doi: 10.1017/S1446181111000630.[18] H. Merdan 和 O. Duman。涉及捕食和阿利效应的一般离散时间种群模型的稳定性分析。《混沌、孤子与分形》，40(3):1169–1175，2009。doi: 10.1016/j.chaos.2007.08.081.[19] R. E. Mickens。动力学一致性：构造微分方程非标准有限差分格式的一项基本原则。《差分方程与应用期刊》，11(7):645–653，2005。doi: 10.1080/10236190412331334527.[20] S. S. Rana。具有伊夫列夫功能反应的离散时间捕食者–猎物系统的混沌动力学与控制。《网络生物学》，10(2):45–61，2020.[21] W. E. Ricker。鱼类种群生物统计学计算手册。加拿大渔业研究委员会第*119*号公报，渥太华，119:300，1958.[22] J. L. Sabo。随机性、捕食者–猎物动力学与对外来捕食者的触发式捕捞。《生态学》，86(9):2329–2343，2005。doi: 10.1890/04-1152.[23] H. Seno。保持结构不稳定Lotka–Volterra模型动力学的离散猎物–捕食者模型。《差分方程与应用期刊》，13(12):1155–1170，2007。doi: 10.1080/10236190701464996.[24] X. Wang、J. Cheng 和 L. Wang。基于强化学习的捕食者–猎物模型。《生态复杂性》，42:100815，2020。doi: 10.1016/j.ecocom.2020.100815。

[25] W. Windarto 和 E. Eridani。关于Lotka–Volterra竞争模型的修正与应用。载于*AIP*会议论文集，第2268卷，页050007。AIP出版有限责任公司，2020。doi: 10.1063/5.0017242.[26] A. Yousef。具有延迟密度依赖出生率调节的Moran–Ricker模型的稳定性及进一步的解析分岔行为。《计算与应用数学杂志》，355:143–161，2019。doi: 10.1016/j.cam.2019.01.012.
[27] J. Zhao。离散时间Lotka–Volterra捕食者–猎物系统的复杂性与混沌控制。《差分方程与应用期刊》，26(9-10):1303–1320，2020。doi: 10.1080/10236198.2020.1825702。