溪流网络中的最优捕捞：最大化生物量和产量

Tung D. Nguyen 数学系，加利福尼亚大学洛杉矶分校，美国加利福尼亚州洛杉矶 90024；Zhisheng Shuai 数学系，中佛罗里达大学，美国佛罗里达州奥兰多 32816；Tingting Tang 数学与统计系，圣迭戈州立大学，美国加利福尼亚州圣迭戈 92182；Amy Veprauskas 数学系，路易斯安那大学拉法叶分校，美国路易斯安那州拉法叶 70501；Yixiang Wu 数学科学系，田纳西州中部州立大学

y

美国田纳西州默弗里斯伯勒 37132

Ying Zhou 数学科学系，拉法叶学院，美国宾夕法尼亚州伊斯顿 18042

arXiv:2602.05071v1 [math.DS] 4 Feb 2026

摘要

在本研究中，我们构建了一个元种群模型框架，用于确定溪流网络中种群的最优捕捞策略。在总捕捞力度固定的约束下，我们考虑两种不同的优化目标：最大化总生物量和最大化总产量。我们详细考察了双斑块网络这一特殊情形，并全面刻画了针对每个目标的最优策略。我们表明，当种群增长率超过某一临界阈值时，同一种捕捞策略可以同时使两个目标达到最大值。对于各斑块增长率均质的通用 n-斑块网络，我们重点研究大增长率情形，并证明最优捕捞策略会根据种内竞争率以及由网络连通性参数决定的有效净流量指标来选择斑块。

1 引言

捕捞策略是管理鱼类资源等可再生资源的重要组成部分。捕捞能够带来食物和经济生计等关键利益，但管理不善的捕捞可能导致过度开发和资源枯竭 [27, 40]。因此，确定能够平衡捕捞与物种保护的可持续捕捞策略至关重要。数学模型为应对这一挑战提供了有用的框架。经典生物经济模型 [12, 25, 45]中的最大可持续产量等概念，在探索如何优化产量而不耗竭资源方面发挥了奠基性作用。数学和生态学领域对可再生资源管理中最优捕捞策略的刻画与分析给予了广泛关注，相关研究包括均质环境 [7, 5, 6, 17, 18, 48, 52], 、周期环境 [16, 20, 21, 35, 54, 55],、脉冲捕捞模型 [1, 4, 9, 11, 46, 50, 57, 58], ， 以及通过偏微分方程 [3, 8, 13, 15, 26, 31, 30, 32, 33, 37, 41] 或常微分方程元种群系统 [2, 19, 23, 24, 39, 42, 43, 47, 49, 51, 53, 56]构建的空间异质情形。

尽管许多捕捞模型假设种群充分混合，但在确定最优捕捞策略时，考虑空间因素和扩散的影响是有益的 [15, 24, 26, 31, 47, 49, 51]。在 [26], 中，作者指出，忽略空间动态可能会导致次优结果。在[49], 中，作者证明，空间显式捕捞模型的最大可持续产量可能低于非空间模型，因此忽视空间异质性可能引发过度捕捞问题。在设计海洋保护区 [22, 24, 31, 36, 37, 36] 或考察空间异质性对种群的影响 [31]时，空间显式模型尤为重要。空间显式模型还使我们能够探究捕捞力度的空间分布，而非捕捞力度总和，如何影响种群或捕捞产量。

除了优化总产量之外，增加或维持鱼类种群的总生物量，也可能是渔业管理所期望的结果 [29] ，因为渔业始终担忧种群数量下降或崩溃 [34]。从某种意义上说，捕捞与保护未必是相互冲突的目标：在 [44], 中，作者指出，建立禁捕海洋保护区能够同时提高鱼类种群的可持续产量和可持续总生物量。我们能否在优化问题中找到这样的双赢情景？如果无法同时优化产量和生物量，那么当优先考虑其中一项时，我们应如何配置捕捞力度?

本文为生活在由相连栖息地斑块组成的溪流网络中的种群建立了一个元种群模型。我们的目标是找出在各斑块间分配捕捞力度的最优方式，从而使斑块间的总生物量或总产量达到最大。对于均质双斑块模型，我们发现，资源丰富时，仅在下游斑块捕捞可使总生物量最大；否则，仅在上游斑块捕捞可使生物量最大（定理 3.5；另见定理 3.4）。当增长率较高且相对于总捕捞量而言平流足够强时，仅在下游斑块捕捞也能使产量最大（定理 3.11）。然而，不满足这些参数条件时，使产量最大化的最优策略可能有所不同（图 2）。对于具有异质种内竞争率的 n 斑块网络，两个优化目标会导向相反的策略：最大化生物量时，倾向于将捕捞集中在竞争率较大的斑块上（推论 4.3）；最大化产量时，则倾向于将捕捞集中在竞争率较小的斑块上（推论 4.10）。对于这些斑块，我们发现，无论以生物量还是产量为优化目标，捕捞力度的最优分配都取决于有效净流量指标（定义 4.4）。

本文其余部分安排如下。第 2 节介绍包含捕捞的溪流网络模型，并定义生物量和产量优化问题。第 3 节考察网络仅由两个斑块构成的特殊情形。针对这一情形，我们探讨异质斑块和均质斑块下的最优捕捞策略。第4节将结果推广至 n 斑块网络。最后，我们在第 5 节讨论研究发现及未来工作方向。

2 模型构建与优化问题

经典 Logistic 模型的形式为

$$u' = ru\Big(1 - \frac{u}{K}\Big), \tag{2.1}$$

其中， $u = u(t)$表示时间 t的种群数量（或密度）， r 为内禀增长率，$K > 0$ 为环境容纳量。该模型假定内禀增长率非负（$r \geq 0$），因此当 $r < 0$ 时便不再适用，因为此时可能导致种群数量为负。

为兼顾内禀增长率为正和为负的情况，我们采用以下 Logistic 型修正模型：

$$u' = u(r - cu), \tag{2.2}$$

其中， $r \in \mathbb{R}$ 可以为正，也可以为负； $c > 0$ 表示种内竞争的强度。模型（2.2）可能存在两个平衡点：平凡平衡点 $u = 0$，以及在$r > 0$时的正平衡点$u^* = \frac{r}{c}$。其稳定性显而易见：若 $r \leq 0$，则平凡平衡点 $u = 0$ 在 $[0, +\infty$中全局渐近稳定；若 $r > 0$，则平凡平衡点变得不稳定，而正平衡点 u^* 在 (0， $+\infty$) 中全局渐近稳定。从生物学角度看，当 $r > 0$时，比值 r/c 可解释为环境容纳量，类似于模型（2.1）中的 K 。

基于修正逻辑斯蒂模型（2.2），我们在包含 n 个斑块的景观中，引入以下具有显式种群控制的元种群框架：

$$u_i' = u_i(r_i - c_i u_i) - h_i u_i + \sum_{j=1}^{n} (a_{ij} u_j - a_{ji} u_i), \quad i = 1, 2, \ldots, n, \tag{2.3}$$

其中， $u_i = u_i(t)$表示斑块 i 在时间 t的种群密度， r_i 为内禀增长率，$c_i > 0$ 反映种内竞争的强度，h_i 表示施加于斑块 i的捕捞或放养力度， $a_{ij} \geq 0$ 表示从斑块 j 到斑块 i的扩散率。假设 $n \times n$ 迁移矩阵 $A = [a_{ij}]$ 不可约，使得个体能够直接或间接地在任意两个有序斑块之间移动。与基础模型（2.2）一样，元种群模型（2.3）的动力学由平凡平衡点$E_0 =$(0、0、.....、0)和平衡点 $E^* =$ (u_1^*、 u_2^*、.....、 u_n^*)的稳定性决定：如果 $s(J) < 0$，则平凡平衡点 E_0 是全局渐近稳定的；如果 $s(J) > 0$，则平衡点 E^* 是全局渐近稳定的。

尽管近几十年来取得了显著进展，但在确定最优收获策略方面仍存在重大挑战，这主要是由于优化问题本身的复杂性以及建模框架固有的异质性。这里以无约束捕捞为例，说明这些困难。当 $n = 1$ 时，最大可持续产量（MSY）为

$$\mathcal{Y} = \frac{r^2}{4c},$$

该产量在收获率 $h = \frac{r}{2}$ 时达到，对应的平衡种群为 $u^* = \frac{r}{2c}$。若$h > r$，平凡平衡点 $u = 0$ 全局渐近稳定，种群将走向灭绝。

对于一般的 n，正平衡点 $u^* = (u_1^*, \ldots, u_n^*)$ 满足

$$u_i^*[(r_i - h_i) - c_i u_i^*] + \sum_j (a_{ij} u_j^* - a_{ji} u_i^*) = 0, \qquad i = 1, \ldots, n. \tag{2.4}$$

对 i 求和并利用恒等式

$$\sum_{i,j} (a_{ij} u_j^* - a_{ji} u_i^*) = 0,$$

我们得到

$$\sum_i u_i^*[(r_i - h_i) - c_i u_i^*] = 0.$$

重新整理可得总产量的显式表达式：

$$\mathcal{Y} = \sum_i h_i u_i^* = \sum_i r_i u_i^* - \sum_i c_i (u_i^*)^2. \tag{2.5}$$

当 $u_i^* = \frac{r_i}{2c_i}$, $i = 1, \ldots, n$ 时，右端达到最大值。将这些值代入平衡方程 (2.4)，可知实现最大产量的收获率满足

$$h_i = \frac{r_i}{2} + \sum_j \left(a_{ij} \frac{r_j / c_j}{r_i / c_i} - a_{ji} \right), \qquad i = 1, \ldots, n. \tag{2.6}$$

这些最优捕捞策略可以为正（捕捞）或负（放养），体现了局部斑块属性（r_i 和 c_i）与斑块间整体网络连通性的共同作用，这种连通性由扩散率 a_{ij} 表示。由此得到的元种群层面的最大可持续产量（MSY）为

$$\mathcal{Y} = \sum_i \frac{r_i^2}{4c_i}\,. \tag{2.7}$$

在特殊情形下，当 $r_i = r$ 对所有 i 都成立时，捕捞努力分配仅取决于总和 $\sum_j \left(a_{ij} \frac{c_i}{c_j} - a_{ji} \right)$，可以将其视为流入节点 i 的“加权”净流量。我们将在第4节中展示，类似的量（定义 4.4）对于在约束收获问题中最大化总生物量和产量也至关重要。

在附加约束 $h_i \geq 0$ 下（即不允许放养），最大可持续产量问题会变得复杂得多。在本文余下部分中，我们旨在系统地分类在这种情况下应控制哪些栖息地斑块，以及控制到何种程度，以实现最优管理目标。具体而言，我们考虑以下两个优化问题

1. **最大化总生物量：**

$$\max_{h_i \geq 0} \liminf_{t \to \infty} \sum_{i=1}^n u_i(t),$$

2. **最大化可持续收获产量：**

$$\max_{h_i \geq 0} \liminf_{t \to \infty} \sum_{i=1}^n h_i u_i(t),$$

受捕捞约束 $\sum_{i=1}^{n} h_i = H$ 限制。

为聚焦分析，我们考虑两种情况：异质性仅源于原本均质的斑块之间的连接网络，以及斑块本身也存在异质性。这些情况使我们能够分离并严格考察连通性和斑块异质性在塑造内禀动力学及控制策略效果方面的作用。我们的结果不仅突显了结构异质性对种群结果的关键影响，也揭示了其对碎片化或相互连接的生态系统中设计最优干预的意义。

3 具有偏向性移动的双斑块系统中的约束收获

本节考虑具有偏向性移动的双斑块系统中的约束收获问题。我们作出以下假设:

(H1) 我们将斑块 1 称为上游斑块，将斑块 2 称为下游斑块，并假设从上游斑块到下游斑块的移动速率为 $d+q$，从下游斑块到上游斑块的移动速率为 d，其中 $d,\ q > 0$。

(H2) 捕捞力度总量固定且不进行放养，即 $h_1 + h_2 = H > 0$ 和 $h_1,\ h_2 \geq 0$。

为了指定捕捞力度的分布，我们引入一个新参数 $\theta \in [0,1]$，使得 :

$$h_1 = \theta H \quad \text{and} \quad h_2 = (1-\theta)H. \tag{3.1}$$

结合 假设 (H1)、(H2) 和方程 (3.1)，我们考虑的常微分方程组为

$$\begin{aligned} u_1' &= u_1(r_1 - \theta H - c_1 u_1) - (d+q)u_1 + du_2 \\ u_2' &= u_2(r_2 - (1-\theta)H - c_2 u_2) + (d+q)u_1 - du_2. \end{aligned} \tag{3.2}$$

首先，我们给出物种在两个斑块中都能持续存在的一个充分条件。

引理3.1。 假设内禀增长率 r_1 和 r_2 满足

$$\frac{d}{2d+q} r_1 + \frac{d+q}{2d+q} r_2 > H \frac{d+q}{2d+q} =: r_{crit}.$$

因此，存在唯一的正平衡点 $\boldsymbol{u}^*$，且该点渐近稳定 $e.$

证明。 由 [10], 可得系统（3.2）在平凡平衡态处线性化所得雅可比矩阵的谱界下界

$$\rho \geq (r_1 - \theta H)\phi_1 + (r_2 - (1-\theta)H)\phi_2,$$

其中 (ϕ_1, ϕ_2) 是对应于特征值 0 的 L 规范化特征向量。容易验证,

$$(\phi_1, \phi_2) = \left(\frac{d}{2d+q}, \frac{d+q}{2d+q} \right).$$

因此我们有

$$\begin{aligned}\rho &\geq (r_1-\theta H)\frac{d}{2d+q}+(r_2-(1-\theta)H)\frac{d+q}{2d+q}\\ &=\frac{d}{2d+q}r_1+\frac{d+q}{2d+q}r_2-H\left(\theta\frac{d}{2d+q}+(1-\theta)\frac{d+q}{2d+q}\right)\\ &\geq \frac{d}{2d+q}r_1+\frac{d+q}{2d+q}r_2-r_{\text{crit}}\end{aligned}$$

因为 $\theta\in[0,1]$。因此，持续存在的一个充分条件是

$$\frac{d}{2d+q}r_1+\frac{d+q}{2d+q}r_2>H\frac{d+q}{2d+q}=:r_{\text{crit}}.$$

□

假设该物种持续存在，令 $\boldsymbol{u}^*(\theta)=(u_1^*(\theta)\ u_2^*(\theta))$ 为系统（3.2）的唯一正平衡点。为方便记号，我们省略函数自变量和星号，仅将正平衡点记为 $(u_1,\ u_2)$。因此，$(u_1,\ u_2)$ 是下列系统的解

$$u_1(r_1-\theta H-c_1u_1)-(d+q)u_1+du_2=0 \tag{3.3a}$$
$$u_2(r_2-(1-\theta)H-c_2u_2)+(d+q)u_1-du_2=0. \tag{3.3b}$$

3.1 斑块异质时总生物量的最大化 s

我们首先考虑以最大化（剩余）总生物量 $\mathcal{M}=u_1+u_2$ 为目标时的最优收获策略。先给出一个引理，用以表示 $\mathcal{M}'(\theta)$。

引理 3.2. 等式成立

$$\mathcal{M}'(\theta)=-\frac{H(u_1+u_2)((d+q)u_1^2-du_2^2)+Hu_1^2u_2^2(c_2-c_1)}{\det(A)}, \tag{3.4}$$

其中

$$A=\begin{bmatrix}-(c_1u_1^2+du_2) & du_1\\ (d+q)u_2 & -(c_2u_2^2+(d+q)u_1)\end{bmatrix}. \tag{3.5}$$

证明。 对方程 (3.3a) 和 (3.3b) 关于 θ 求导，得到另一对方程

$$u_1'(r_1-\theta H-c_1u_1)-u_1(H+c_1u_1')-(d+q)u_1'+du_2'=0 \tag{3.6a}$$
$$u_2'(r_2-(1-\theta)H-c_2u_2)-u_2(-H+c_2u_2')+(d+q)u_1'-du_2'=0. \tag{3.6b}$$

通过取 $u_1\times$(3.6a) $-\ u_1'\times$(3.3a)与 $u_2\times$ (3.6b) $-\ u_2'\times$ (3.3b)，我们得到

$$\begin{aligned}&-u_1^2(H+c_1u_1')+du_2'u_1-du_1'u_2=0\\ &-u_2^2(-H+c_2u_2')+(d+q)u_1'u_2-(d+q)u_2'u_1=0.\end{aligned}$$

重新整理各项可得

$$A\begin{pmatrix}u_1'\\ u_2'\end{pmatrix}=\begin{pmatrix}Hu_1^2\\ -Hu_2^2\end{pmatrix},$$

其中矩阵 A 由方程（3.5）给出。容易验证，$\det(A) > 0$。求解该系统可得

$$\begin{aligned}\begin{pmatrix} u_1' \\ u_2' \end{pmatrix} &= \frac{-1}{\det(A)} \begin{bmatrix} c_2u_2^2 + (d+q)u_1 & du_1 \\ (d+q)u_2 & c_1u_1^2 + du_2 \end{bmatrix} \begin{pmatrix} Hu_1^2 \\ -Hu_2^2 \end{pmatrix} \\ &= \frac{-1}{\det(A)} \begin{pmatrix} Hu_1^2(c_2u_2^2 + (d+q)u_1) - Hdu_2^2u_1 \\ H(d+q)u_1^2u_2 - Hu_2^2(c_1u_1^2 + du_2) \end{pmatrix}.\end{aligned}$$

将 u_1' 和 u_2' 相加并化简，得到方程 (3.4)。 □

根据引理 3.2，影响 $\mathcal{M}'$ 符号（因此也影响使 $\mathcal{M}$最大化的策略）的因素有两个。

- 第一个因素是差值 $(d+q)u_1^2 - du_2^2$。我们将在后文证明，这一差值取决于单个斑块和迁移网络的参数。
- 第二个因素是差值 $c_2 - c_1$，它仅取决于单个斑块的种内竞争率。

注 3.3。尽管通常很难确定 $\mathcal{M}'$ 的符号，但在某些情况下，一个因素会占主导地位，因此无论 $\theta \in [0,1]$ 为何，$\mathcal{M}'(\theta)$的符号都能确定。

首先，当 u_1 和 u_2 都很大且数量级相同时，$\mathcal{M}'(\theta)$的符号由 $c_2 - c_1$决定。因此，使 $\mathcal{M}$ 最大化的策略取决于单个斑块参数，而非移动率。特别是，如果 $c_2 > c_1$，那么当$\theta = 0$ 时，$\mathcal{M}$ 达到最大；如果 $c_1 > c_2$，那么当 $\theta = 1$时，$\mathcal{M}$ 达到最大。换言之，要使总生物量最大化，我们会将捕捞力度集中在种内竞争率较高的斑块上。第4节将这一观察推广到 n斑块系统。

另一方面，如果 $c_1 = c_2 = c$，那么 $\mathcal{M}'(\theta)$ 的符号由 $(d+q)u_1^2 - du_2^2$ 的符号决定。我们将在下一个定理中证明，这个符号取决于内禀增长率 r_1 和 r_2之间的“加权差”。

定理 3.4. 考虑系统 (3.2)，并假设引理*3.1*中的持续条件成立。进一步假设 $c_1 = c_2 = c$。

(a) 假设增长率 r_1 和 r_2 满足

$$\frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q} - \sqrt{d}} > 2d + q + \frac{\sqrt{d+q}}{\sqrt{d+q} - \sqrt{d}}H =: r_M.$$

那么，对于任意 $\theta \in [0,1]$，$\mathcal{M}'(\theta) < 0$。因此，$\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 0$ 处取得最大值，即捕捞力度集中在下游斑块时。

(b) 假设增长率 r_1 和 r_2 满足

$$\frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q} - \sqrt{d}} < 2d + q - \frac{\sqrt{d}}{\sqrt{d+q} - \sqrt{d}}H =: r_m.$$

因此，对于任意 $\theta \in [0,1]$，$\mathcal{M}'(\theta) > 0$。于是，$\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 1$ 处达到最大值，即捕捞力度集中于上游斑块时。

(*c*) 假设

$$r_m \le \frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} \le r_M$$

那么，存在唯一的 $\theta^* \in [0,1]$，使得 $\mathcal{M}'(\theta^*) = 0$。此外，$\theta^*$ 是区间 $[0,1]$ 内 $\mathcal{M}(\theta)$ 的最小值，而 $\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 0$ 或 $\theta = 1$处达到最大值，也就是说，捕捞力度全部集中在其中一个斑块上时。

证明。令 $t := \frac{u_1}{u_2}$。分别将方程 (3.3a) 和 (3.3b) 除以 u_1 和 u_2，得到

$$r_1 - \theta H - (d+q) + \frac{d}{t} = cu_1 \tag{3.8a}$$

$$r_2 - (1-\theta)H - d + (d+q)t = cu_2. \tag{3.8b}$$

将 (3.8a)÷(3.8b) 相结合，得到

$$\frac{r_1 - \theta H - (d+q) + \frac{d}{t}}{r_2 - (1-\theta)H - d + (d+q)t} = t.$$

因此，t满足

$$f(t,\theta) := t(r_2 - (1-\theta)H - d + (d+q)t) - (r_1 - \theta H - (d+q) + \frac{d}{t}) = 0.$$

固定 θ 的值。注意，由于 (3.8b)，$r_2 - (1-\theta)H - d + (d+q)t > 0$，因此 $f(t,\theta)$ 是关于 t 的增函数。

根据引理 3.2 以及 $c_1 = c_2 = c$ 这一假设，$\mathcal{M}'(\theta)$ 的符号与 $(d+q)u_1^2 - du_2^2 = (d+q)u_2^2($ $t^2 - \frac{d}{d+q}$) 的符号相反。因此，我们希望考察 $t > \sqrt{\frac{d}{d+q}}$ 和 $t < \sqrt{\frac{d}{d+q}}$ 的条件。为此，我们进行直接计算并求得

$$f\left(\sqrt{\frac{d}{d+q}}, \theta\right) = \frac{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}}\left(g(\theta) - \frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}}\right), \tag{3.9}$$

其中 $g(\theta) := 2d + q + \frac{\theta\sqrt{d+q}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}}\left(\frac{1-\theta}{\theta}\sqrt{d}H\right)$。容易看出，$g(\theta)$ 随 θ 增大。此外，$g(0) = r_m$，且 $g(1) = r_M$，其中 r_m 和 r_M 在定理 3.4 中定义。现在我们考虑三种情形。

情形 (a)： 假设 $\frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} \ge r_M$

由于 $g(\theta)$ 随 θ 增大而增大，因此我们有 $\frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} > r_M = g(1) \ge g(\theta)$。因此，$f\left(\sqrt{\frac{d}{d+q}},\ \theta\right) < 0$，这意味着 $t > \sqrt{\frac{d}{d+q}}$ 根据引理 3.2 以及 $c_1 = c_2 = c$ 这一假设，我们得出 $\mathcal{M}'(\theta) < 0$，并且 $\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 0$ 处达到最大值。

情形 (b)： 假设 $\frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} \le r_m$

由于 $g(\theta)$ 随 θ 增大而增大，因此我们有 $\frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} < r_m = g(0) \le g(\theta)$。因此，$f\left(\sqrt{\frac{d}{d+q}},\ \theta\right) > 0$，这意味着 $t < \sqrt{\frac{d}{d+q}}$。根据引理 3.2 以及 $c_1 = c_2 = c$ 这一假设，我们得出 $\mathcal{M}'(\theta) > 0$，并且 $\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 1$ 处达到最大值。

情形 (c)： 假设 $r_m \le \frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} \le r_M$

在这种情况下，存在唯一的 $\theta^* \in [0,1]$ 使得 $\frac{r_1\sqrt{d+q}-r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} = g(\theta^*)$。因此 $f\left(\sqrt{\frac{d}{d+q}},\ \theta^*\right) = 0$，这意味着当 $\theta = \theta^*$ 时 $t = \sqrt{\frac{d}{d+q}}$。由引理 3.2 以及假设 $c_1 = c_2 = c$，我们必有 $\mathcal{M}'(\theta^*) = 0$。

此外，对于任意 $\theta \in [0, \theta^*]$，有 $\frac{r_1\sqrt{d+q}-r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q}-\sqrt{d}} \geq g(\theta)$，因此 $\mathcal{M}'(\theta) < 0$。同理，对于任意 $\theta \in [\theta^*, 1]$，也有 $\mathcal{M}'(\theta) > 0$。因此，在区间 $[0,1]$，内，总生物量 $\mathcal{M}(\theta)$ 只有一个局部极值 θ^*，且该极值为最小值。这也意味着，$\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 0$ 或 $\theta = 1$ 处达到最大值。

□

3.2 均质斑块条件下的总生物量最大化

本小节中，我们考虑两个斑块均质的情形，并说明无论参数如何取值，都可以确定一种生物量最大化策略。更具体地说，除假设 (H1) 和 (H2) 外，我们还作出以下假设：

（H3）两个斑块的内禀增长率和种内竞争率相同，即 $r_1 = r_2 = r$ 和 $c_1 = c_2 = c$。

在假设（H3）下，系统（3.2）变为

$$\begin{aligned} u_1' &= u_1(r - \theta H - cu_1) - (d+q)u_1 + du_2 \\ u_2' &= u_2(r - (1-\theta)H - cu_2) + (d+q)u_1 - du_2. \end{aligned} \tag{3.10}$$

该系统的主要结果如下定理所述。

定理 3.5. 考虑系统 (3.10)。

（*a*）若 $r > 2d + q + \frac{H}{2}$，则对任意 $\theta \in [0,1]$，$\mathcal{M}(\theta) \leq \mathcal{M}(0)$。换言之，当捕捞力度集中于下游斑块时，生物量最大。（*b*）若 $r_{crit} \leq r < 2d + q + \frac{H}{2}$，则对任意 $\theta \in [0,1]$，$\mathcal{M}(\theta) \leq \mathcal{M}(1)$。换言之，当捕捞力度集中于上游斑块时，生物量最大。（*c*）若 $r = 2d + q + \frac{H}{2}$，则对任意 $\theta \in [0,1]$，$\mathcal{M}(\theta) \leq \mathcal{M}(0) = \mathcal{M}(1)$。换言之，当捕捞力度完全集中于上游斑块或下游斑块中的任意一个时，生物量最大。

为了证明定理 3.5，我们需要一系列技术性引理。我们先给出定理 3.4 的一个推论。在假设（H3）下，定理 3.4 中的加权差变为

$$\frac{r_1\sqrt{d+q} - r_2\sqrt{d}}{\sqrt{d+q} - \sqrt{d}} = r.$$

因此，我们有如下推论。

推论 3.6。考虑系统 (3.10)。

(a)（大增长率）设增长率 r 满足 $r > r_M$。那么，对于任意$\theta \in [0,1]$，$\mathcal{M}'(\theta) < 0$。

（*b*）（低增长率）假设增长率 r 满足 $r < r_m$，则对于任意 $\theta \in [0,1]$，有 $\mathcal{M}'(\theta) > 0$。

（*c*）（中间增长率）假设 $r_m \le r \le r_M$，则存在唯一的 $\theta^* \in [0,1]$，使得 $\mathcal{M}'(\theta^*) = 0$。此外，$\theta^*$ 是区间 $[0,1]$ 中 $\mathcal{M}(\theta)$ 的最小值，而 $\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 0$ 或 $\theta = 1$ 处取得最大值。

聚焦于 $r_m \le r \le r_M$ 的情形，下一个引理将说明总生物量在 $\theta = 0$ 和 $\theta = 1$ 处相等的条件。

引理 3.7。若 $\mathcal{M}(0) = \mathcal{M}(1)$，则必有 $r = 2d + q + \frac{H}{2}$。 —

证明。设 (a_1, a_2) 为 $\theta = 0$ 时的正平衡点，即它是以下方程的解：

$$a_1(r - ca_1) - (d+q)a_1 + da_2 = 0 \tag{3.11a}$$
$$a_2(r - H - ca_2) + (d+q)a_1 - da_2 = 0. \tag{3.11b}$$

将方程 (3.11a) 和 (3.11b) 相加，得到

$$r(a_1 + a_2) - c(a_1^2 + a_2^2) = a_2 H. \tag{3.12}$$

设 (b_1, b_2) 为 $\theta = 1$ 时的正平衡点，即它是以下方程的解：

$$b_1(r - H - cb_1) - (d+q)b_1 + db_2 = 0 \tag{3.13a}$$
$$b_2(r - cb_2) + (d+q)b_1 - db_2 = 0. \tag{3.13b}$$

将方程 (3.13a) 和 (3.13b) 相加，得到

$$r(b_1 + b_2) - c(b_1^2 + b_2^2) = b_1 H. \tag{3.14}$$

由于 $\mathcal{M}(0) = \mathcal{M}(1)$，我们有 $a_1 + a_2 = b_1 + b_2$。将 (3.12) 从 (3.14) 中相减，得到

$$c(b_1^2 + b_2^2 - a_1^2 - a_2^2) = H(a_2 - b_1). \tag{3.15}$$

将 $a_2 - b_1 = b_2 - a_1$ 和 $a_1 - b_1 = b_2 - a_2$ 代入方程 (3.15)，得到

$$c(a_2 - b_1)(b_2 + a_1 - b_1 - a_2) = H(a_2 - b_1) \implies 2c(a_2 - b_1)(a_1 - b_1) = H(a_2 - b_1). \tag{3.16}$$

我们首先证明 $a_2 \neq b_1$。反设 $a_2 = b_1$。这进一步意味着 $a_1 = b_2$。将 (3.11a) 从 (3.13b) 中相减，得到

$$(d+q)a_2 - da_1 + (d+q)a_1 - da_2 = 0,$$

这导致 $a_1 + a_2 = 0$，与假设矛盾。因此，方程 (3.16) 必然意味着 $2c(a_1 - b_1) = H$。将 (3.13a) 从 (3.11a) 中相减，并利用 $a_2 - b_2 = b_1 - a_1$，得到

$$r(a_1 - b_1) - c(a_1 - b_1)(a_1 + b_1) - (2d+q)(a_1 - b_1) + Hb_1 = 0. \tag{3.17}$$

将 $c(a_1 - b_1) = H/2$ 代入方程 (3.17)，得到

$$(a_1 - b_1)\left(r - 2d - q - \frac{H}{2}\right) = 0.$$

很容易看出，根据方程 (3.17)，$a_1 \neq b_1$ 因此我们必须有 $r = 2d + q + \frac{H}{2}$。 — □

接下来，我们证明引理 3.7 的逆命题同样成立。

引理 3.8。 如果 $r = 2d + q + \frac{H}{2}$，则有 $\mathcal{M}(0) = \mathcal{M}(1)$。

证明。 与引理 3.7 类似，设 (a_1, a_2) 为 $\theta = 0$ 时的正平衡点，即它是以下方程的解：

$$a_1(2d + q + \frac{H}{2} - ca_1) - (d + q)a_1 + da_2 = 0 \tag{3.18a}$$

$$a_2(2d + q - \frac{H}{2} - ca_2) + (d + q)a_1 - da_2 = 0. \tag{3.18b}$$

将 (3.18b) 从 (3.18a) 中相减，得到

$$\frac{H}{2}(a_1 + a_2) - c(a_1 + a_2)(a_1 - a_2) - q(a_1 + a_2) = 0 \implies a_2 - a_1 = \frac{q - \frac{H}{2}}{c}.$$

将其代入 (3.18a) 并求解 a_1，得到

$$a_1 = \frac{2d + \frac{H}{2} + \sqrt{(2d + \frac{H}{2})^2 + 4d(q - \frac{H}{2})}}{2c},$$

由此可得

$$\mathcal{M}(0) = a_1 + a_2 = 2a_1 + \frac{q - \frac{H}{2}}{c} = \frac{2d + q + \sqrt{(2d + \frac{H}{2})^2 + 4d(q - \frac{H}{2})}}{2c}.$$

对 $\theta = 1$ 的情形进行类似的计算，得到

$$\mathcal{M}(1) = \frac{2d + q + \sqrt{(2d - \frac{H}{2})^2 + 4d(q + \frac{H}{2})}}{2c}.$$

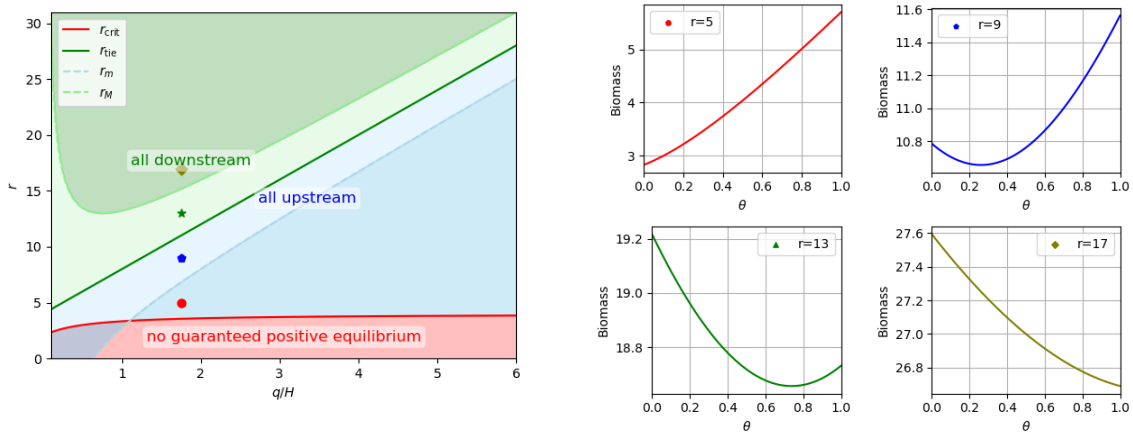
最后，容易验证 $\mathcal{M}(0) = \mathcal{M}(1)$。 □

引理 3.9。 当 $2d + q + \frac{H}{2} < r \leq r_M$ 时，总生物量 $\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 0$ 处达到最大值。当 $r_m \leq r < 2d + q + \frac{H}{2}$ 时，总生物量 $\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 1$ 处达到最大值。

证明。由引理 3.7 可得 $\{(d, q, r, c, H) : \mathcal{M}(0) = \mathcal{M}(1)\} = \{(d, q, r, c, H) : r = 2d + q + \frac{H}{2}\}$。由于 $\mathcal{M}(0) - \mathcal{M}(1)$ 关于参数 d, q, r, c, H 连续，因此它在每个区域 $R_1 = \{(d, q, r, c, H) : r < 2d + q + \frac{H}{2}\}$ 和 $R_2 = \{(d, q, r, c, H) : r > 2d + q + \frac{H}{2}\}$ 中必定具有相同的符号。

显然，$\{(d, q, r, c, H) : r < r_m\} \subset R_1$，因此推论 3.6 (b) 意味着在 R_1 中，$\mathcal{M}(0) < \mathcal{M}(1)$。类似地，由于 $\{(d, q, r, c, H) : r > r_M\} \subset R_2$，推论 3.6 (a) 意味着在 R_2 中，$\mathcal{M}(0) > \mathcal{M}(1)$。最后，利用推论 3.6 (c)，我们可以得出结论：$\mathcal{M}(\theta)$ 在 $\theta = 0$ when $2d + q + \frac{H}{2} < r \leq r_M$ 时达到最大值，并在 $\theta = 1$ when $r_m \leq r < 2d + q + \frac{H}{2}$ 时达到最大值。 □

定理 3.5 的证明现在可直接由推论 3.6、引理 3.8 和引理 3.9 得出。**图 1** 展示了定理 3.5。在面板 (a) 中，绿色曲线 $r_{\text{tie}} = 2d + q + \frac{H}{2}$ 将 $(q/H, r)$ 平面划分为不同的管理策略区间。在 r_{tie} 之上（绿色阴影区域），生物量最大化策略是在下游专门捕捞（$\theta = 0$）。从生物学角度看，平流将个体输送到下游斑块，此处密度最高，因此拥挤损失也最大；在这里移除生物量可以腾出承载能力，同时保留上游生产。在 r_{tie} 之下、但高于持续阈值 $r_{\text{crit}} = \frac{H}{(d+q)\ 2d+q}$（蓝色阴影区域）时，在上游专门捕捞（$\theta = 1$）是最优策略。此时内禀增长相对较低，保护上游“源头”斑块可在个体被冲刷至下游之前维持全系统生产。红色带



(a) 定理 3.5 中一个实例的示意图。

(b) 生物量与收获的关系

图 1：在这两幅图中，$r_{tie} = 2d + q + \frac{H}{2}$、$d = 1$ 和 $H = 4$，图 1a 中的四条临界曲线 $r_{crit} r_m$，r_M，r_{tie} 将该区域划分为不同区域，在这些区域中，使生物量最大化的策略各不相同。选取了四个特定点，其 $q/H = 1.75$ 相同，而 r 值不同。图 1b 展示了这四个点上总生物量随收获参数 θ 的变化，其中 $c = 1$ 和 $q = 7$。

下方的 r_{crit} 表示无法保证存在正平衡点的参数。$q/H = 1.75$ 处的四个标记（红色、蓝色、绿色、金色）对应面板 (b)，该面板绘出了总生物量随捕捞分配 θ 的变化（其中 $d = 1$、$H = 4$、$c = 1$、$q = 7$）。与推论 3.6 一致，当 r较小时（例如 $r = 5$，红色），随着捕捞力度转向上游，生物量增加——保护源头可提升整体存量。当 r 较大时（例如 $r = 17$，金色），随着捕捞力度转向上游，生物量减少——在拥挤最严重的地方进行下游捕捞可以移除过剩个体。当 r 处于中间值时（例如 $r = 13$，绿色），生物量会先随 θ增加而下降，随后回升，这反映了随着预算重新分配，各斑块间的停留时间和拥挤状况达到平衡的过程发生了转变。边界 r_m 和 r_M（面板 (a) 中的虚线）标示了推论 3.6 所预测的这些单调性区间。

3.3 斑块均质时的产量最大化

现在我们转而讨论以最大化产量 $\mathcal{Y}(\theta) = \theta H u_1 + (1-\theta) H u_2$ 为目标时的最优收获策略。这里，我们重点关注斑块均质的情况，以便获得解析结果。

U在假设（H3）下，我们在以下引理中推导出 $\mathcal{Y}'(\theta)$ 的表达式 a.

引理 3.10。 我们有等式

$$\frac{1}{H}\mathcal{Y}'(\theta) = \left[\frac{H(1-2\theta)-q}{c} + \frac{H(1-2\theta)cu_1^2u_2^2}{\det(A)}\right] - ((d+q)u_1^2 - du_2^2)\left[\frac{1}{cu_1u_2} + \frac{H(\theta u_1 + (1-\theta)u_2)}{\det(A)}\right],$$

其中

$$A = \begin{bmatrix} -(cu_1^2 + du_2) & du_1 \\ (d+q)u_2 & -(cu_2^2 + (d+q)u_1) \end{bmatrix}. \tag{3.19}$$

证明。 对方程 $\mathcal{Y}(\theta) = \theta H u_1 + (1-\theta) H u_2$ 求导，得到

$$\frac{1}{H}\mathcal{Y}'(\theta) = u_1 - u_2 + \theta u_1' + (1-\theta)u_2'.$$

将（3.8b）从（3.8a）中相减，并利用假设（H3），得到

$$c(u_1-u_2)=H(1-2\theta)-q+d\frac{u_2}{u_1}-(d+q)u_1 \implies u_1-u_2=\frac{(1-2\theta)H-q}{c}-\frac{(d+q)u_1^2-du_2^2}{cu_1u_2}. \quad (3.20)$$

利用引理 3.2 证明中 u_1' 和 u_2' 的表达式，可得

$$\theta u_1'+(1-\theta)u_2'=-\frac{H}{\det(A)}[(2\theta-1)cu_1^2u_2^2+(\theta u_1+(1-\theta)u_2)((d+q)u_1^2-du_2^2)]. \quad (3.21)$$

结合 方程（3.20）和（3.21），并重新整理各项，可得到所需结果。 □

引理 3.10 使我们能够建立一个充分条件，使得 $\mathcal{Y}'(\theta)<0$，因此，当捕捞完全在下游进行时，产量达到最大。

定理 3.11。 假设 $r>r_M$，其中 r_M 在引理 *3.4* 中定义，并且 $q\geq 2H$。那么，对于任意 $\theta\in[0,1]$，我们有 $\mathcal{Y}(\theta)\leq\mathcal{Y}(0)$。换言之，只有在下游斑块进行捕捞时，产量才达到最大。

证明。 由于 $r>r_M$，根据定理 3.4 (a) 的证明，我们有 $t=\frac{u_1}{u_2}>\sqrt{\frac{d}{d+q}}$。因此

$$((d+q)u_1^2-du_2^2)\left[\frac{1}{cu_1u_2}+\frac{H(\theta u_1+(1-\theta)u_2)}{\det(A)}\right]>0$$

因为 $\det(A)>0$。如果 $\theta\geq 1/2$，那么显然

$$\frac{H(1-2\theta)-q}{c}+\frac{H(1-2\theta)cu_1^2u_2^2}{\det(A)}<0.$$

另一方面，如果 $\theta<1/2$，我们首先注意到

$$\det(A)=(cu_1^2+du_2)(cu_2^2+(d+q)u_1)-d(d+q)u_1u_2>c^2u_1^2u_2^2.$$

因此，我们有

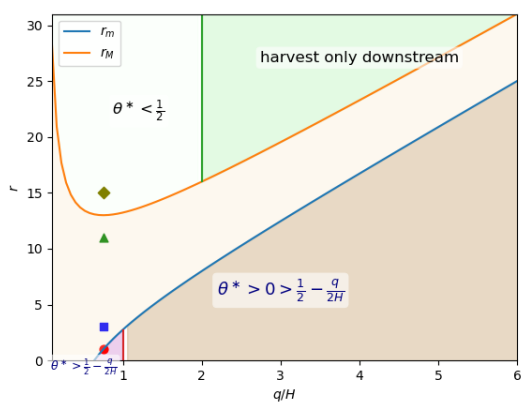
$$\frac{H(1-2\theta)-q}{c}+\frac{H(1-2\theta)cu_1^2u_2^2}{\det(A)}<\frac{2H(1-2\theta)-q}{c}\leq\frac{2H-q}{c}\leq 0.$$

因此，利用引理 3.10，我们可以得出，对于任意 $\theta\in[0,1]$，$\mathcal{Y}'(\theta)<0$。这进一步意味着，当 $\theta=0$ 时，$\mathcal{Y}(\theta)$ 达到最大值。 □

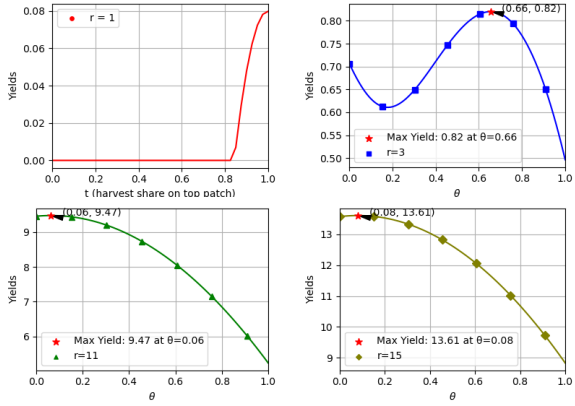
定理 3.11 的结论颇为直观。条件 $q\geq 2H$ （平流相对于捕捞力度较大）使得即使经过捕捞，下游斑块的生物量仍可能大于上游斑块的生物量。条件 $r>r_M$ （增长率较大）使得仅在下游捕捞时总生物量达到最大值。两者结合，自然意味着在下游捕捞时产量也达到最大值。

当定理 3.11 中的条件不成立时，我们仍可利用引理 3.10，获得一些关于使产量最大的捕捞力度分布的局部信息。下面的推论给出了两个这样的结果。该推论的证明可直接由引理 3.10 得出。

推论 3.12 . 我们有以下关于产量最大化捕捞力度分布的陈述 $n.$



(a) 定理 3.11 和推论 3.12 的一个实例示意图



(b) 产量与收获

图 2：在这两幅图中，$d = 1$ 和 $H = 4$，选取了四个特定点，其 $q/H = 0.75$和不同的 r 值各不相同。图 2b 展示了这四个点在 $c = 1$ 和 $q = 3$条件下，产量随收获参数 θ 的变化。

(a)（大增长率）假设 $r > r_M$。若 $\theta \geq 1/2$，则 $\mathcal{Y}'(\theta) < 0$。因此，产量在某个 $\theta^* < 1/2$ 处达到最大。换言之，在下游斑块进行更多捕捞时，产量最大。

(b)（低增长率）假设 $r < r_m$。若 $H(1-2\theta) \geq q$，或者等价地，若 $\theta \leq \frac{1}{2} - \frac{q}{2H}$，则 $\mathcal{Y}'(\theta) > 0$。因此，产量在某个 $\theta^* > \frac{1}{2} - \frac{q}{2H}$ 处达到最大。

正如推论 3.12 所暗示的，在定理 3.11 中的条件不满足时，产量可能呈现多种不同的变化模式。**图 2** 展示了说明这些现象的数值模拟。在图 2a 中，曲线 r_m （蓝色）和 r_M （橙色）将 $(q/H, r)$ 平面划分为不同区域，并界定产量最大化分配 θ^* （预算用于上游的比例）可能出现的位置。在绿色带状区域内，充分条件 $q \geq 2H$ 与较大的 r 共同保证，只在下游进行捕捞 ($\theta^* = 0$) 即可获得最大产量。在 r_m 和 $q < H$下方，最优收获策略不可能是推论 3.12 中情形 (*b*) 所述的全部在下游捕捞。在 r_m 和 $q > H$ 下方（较低的正切区域），推论 3.12 中的条件 $\theta > \frac{1}{2} - \frac{q}{2H}$ 可简化为 $\theta > 0$，因此该推论无法提供关于最佳收获策略的信息。图 2b 在 $q/H = 0.75$ 处（取值为 $d = 1$、$H = 4$、$c = 1$和 $q = 3$）验证了这些行为，涵盖 r 的四种取值：当 $r = 1$时，全部在上游捕捞 $\theta = 1$ 可使产量达到峰值；当 $r = 3$ 时，最大值出现在内部区域，约为 $\theta \approx 0.66$；当 $r = 11$和 $r = 15$时，最大值分别出现在接近 $\theta = 0.06$ 和 $\theta = 0.08$ 的位置。这也表明，随着 r 增大，产量最优收获策略可能会以非单调方式变化，进一步体现了溪流中产量优化问题的复杂性。

4 n–斑块系统中的约束收获

在本节中，我们将第 3 节中的一些结果推广到 n 斑块系统 (2.3)。具体而言，我们关注 u_i 的平衡值较大的情形。为方便起见，我们假设各斑块的内禀增长率相同，即 $r_1 = \cdots = r_n = r$，并着重研究种内竞争率和迁移网络对总生物量及产量的影响。

4.1 生物量总量最大化

4.1.1 专注 于种内竞争率最高的斑块 e

不失一般性地，也就是说，通过按需重新编号斑块，我们可以假设 $c_1 = \cdots = c_\ell = c > c_i$ 对于 $i = \ell + 1$，……，n，也就是说，前 ℓ 个斑块的种内竞争率最高。

我们首先证明，要使剩余生物量最大化，最好将捕捞力度集中在斑块 1、……、ℓ。为此，设每个斑块的捕捞力度如下：

$$h_i = \begin{cases} \beta_i(1-\theta)H & \text{for} \quad i = 1, \ldots, \ell \\ \alpha_i \theta H & \text{for} \quad i = \ell+1, \ldots, n \end{cases} \tag{4.1}$$

其中 $\sum_{i=1}^{\ell} \beta_i = 1$、$\sum_{i=\ell+1}^{n} \alpha_i = 1$ 和 $\theta \in [0,1]$。现在证明，对于任意选择的 $\boldsymbol{\alpha} \in \mathbb{R}^{n-\ell}$ 和 $\boldsymbol{\beta} \in \mathbb{R}^{\ell}$，必有 $\lim_{r\to\infty} \mathcal{M}' < 0$，其中微分是对 θ 进行的。

我们先进行一些必要的计算。对于 $i = \ell + 1$，……，n，有

$$u_i(r - \alpha_i\theta H - c_i u_i) + \sum_j (a_{ij}u_j - a_{ji}u_i) = 0. \tag{4.2a}$$

$$u_i'(r - \alpha_i\theta H - c_i u_i) - u_i(\alpha_i H + c_i u_i') + \sum_j (a_{ij}u_j' - a_{ji}u_i') = 0, \tag{4.2b}$$

其中微分是对 θ 进行的。对于 $i = 1$，……，ℓ，有

$$u_i(r - \beta_i(1-\theta)H - c_i u_i) + \sum_j (a_{ij}u_j - a_{ji}u_i) = 0. \tag{4.3a}$$

$$u_i'(r - \beta_i(1-\theta)H - c_i u_i) + u_i(\beta_i H - c_i u_i') + \sum_j (a_{ij}u_j' - a_{ji}u_i') = 0, \tag{4.3b}$$

将 $u_i \times$ (4.2b) 与 $-u_i' \times$(4.2a) 相加，得到

$$-u_i^2(\alpha_i H + c_i u_i') + \sum_j a_{ij}(u_j' u_i - u_j u_i') = 0 \quad \text{for} \quad i = \ell+1, \ldots, n. \tag{4.3c}$$

同样，有

$$-u_i^2(-\beta_i H + c_i u_i') + \sum_j a_{ij}(u_j' u_i - u_j u_i') = 0 \quad \text{for} \quad i = 1, \ldots, \ell. \tag{4.3d}$$

我们将在以下辅助结果中应用这些计算。

引理 4.1。我们有

$$\lim_{r\to\infty} \frac{u_i}{r} = \frac{1}{c_i}.$$

*Fu*此外，收敛关于 $\boldsymbol{\alpha} \in [0,1]^{n-\ell}$、$\boldsymbol{\beta} \in [0,1]^{\ell}$ 和 $\theta \in [0,1]$ 是一致的。

证明。令 $\kappa = 1/r$ 和 $y_i = u_i/r$ 适用于 $i = 1, .., n$。然后，将 (4.2a) 和 (4.3a) 两边除以 r^2，得到

$$\boldsymbol{f}(\kappa, \theta, \boldsymbol{\alpha}, \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{y}) = \boldsymbol{0},$$

其中 $\boldsymbol{f}=(f_1,\dots,f_n)$: $\mathbb{R}\times\mathbb{R}\times\mathbb{R}^{n-\ell}\times\mathbb{R}^{\ell}\times\mathbb{R}^n\to\mathbb{R}^n$ 由下式给出

$$f_i(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta},\boldsymbol{y})=y_i(1-\kappa\alpha_i\theta H-c_iy_i)+\kappa\sum_j(a_{ij}y_j-a_{ji}y_i)\quad\text{for}\quad i=\ell+1,\dots,n,$$

$$f_i(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta},\boldsymbol{y})=y_i(1-\kappa(1-\beta_i)\theta H-c_iy_i)+\kappa\sum_j(a_{ij}y_j-a_{ji}y_i)\quad\text{for}\quad i=1,\dots,\ell.$$

固定 $\theta_0\in[0,1]$, $\boldsymbol{\beta}_0=(\beta_{01},\dots,\beta_{0\ell})\in\mathbb{R}^{\ell}$, 以及 $\boldsymbol{\alpha}_0=(\alpha_{0(\ell+1)},\dots,\alpha_{0n})\in\mathbb{R}^{n-\ell}$。令 $\boldsymbol{y}_0=(y_{01},\dots,y_{0n})=(1/c_1,\dots,1/c_n)$。容易验证

$$\boldsymbol{f}(0,\theta_0,\boldsymbol{\alpha}_0,\boldsymbol{\beta}_0,\boldsymbol{y}_0)=\boldsymbol{0}.$$

于是，我们有

$$D_{\boldsymbol{y}}\boldsymbol{f}(0,\theta_0,\boldsymbol{\alpha}_0,\boldsymbol{\beta}_0,\boldsymbol{y}_0)=-\boldsymbol{I}.$$

根据隐函数定理，存在 $\delta>0$、开集 $U\subset\mathbb{R}$, $V\subset\mathbb{R}^{n-\ell}$ 和 $W\subset\mathbb{R}^{\ell}$，满足$\theta_0\in U$, $\boldsymbol{\alpha}_0\in V$, $\boldsymbol{\beta}_0\in W$，以及唯一的连续函数 $\boldsymbol{g}$: $[0,\delta]\times U\times V\times W\to\mathbb{R}^n$，使得$\boldsymbol{y}=\boldsymbol{g}(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta})$ 满足

$$\boldsymbol{f}(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta},\boldsymbol{g}(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta}))=\boldsymbol{0},\quad(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta})\in[0,\delta]\times U\times V\times W,$$

and

$$\boldsymbol{y}_0=\boldsymbol{g}(0,\theta_0,\boldsymbol{\alpha}_0,\boldsymbol{\beta}_0).$$

根据 $[0,1]$, $[0,1]^{n-\ell}$和 $[0,1]^{\ell}$的紧致性，存在 $\delta_m>0$，使得$\boldsymbol{f}(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta},\boldsymbol{y})=\boldsymbol{0}$在 $\kappa\in[0,\delta_m]$, $\theta\in[0,1]$, $\boldsymbol{\alpha}\in[0,1]^{n-\ell}$和 $\boldsymbol{\beta}\in[0,1]^{\ell}$下的所有解都满足 $\boldsymbol{y}=\boldsymbol{g}(\kappa,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta})$。此外，对于 $\theta\in[0,1]$, $\boldsymbol{\alpha}\in[0,1]^{n-\ell}$和 $\boldsymbol{\beta}\in[0,1]^{\ell}$，有 $\boldsymbol{y}_0=\boldsymbol{g}(0,\theta,\boldsymbol{\alpha},\boldsymbol{\beta})$。因此，我们可以选取足够小的 δ_m，使得 $\boldsymbol{g}$ 为正。

由于 g 在紧集 $[0,\delta_m]\times[0,1]\times\mathbb{R}^{n-\ell}\times\mathbb{R}^{\ell}$ 上连续，因此一致连续。这意味着当 $\theta\in[0,1]$、$\boldsymbol{\alpha}\in[0,1]^{n-\ell}$ 和 $\boldsymbol{\beta}\in[0,1]^{\ell}$ 时，$=\boldsymbol{g}(0,\ \theta,\ \boldsymbol{\alpha},\ \boldsymbol{\beta})$ 关于 $=\boldsymbol{y}_0$ 一致收敛于 $\lim_{\kappa\to0^+}\boldsymbol{g}(\kappa,\ \theta,\ \boldsymbol{\alpha},\ \boldsymbol{\beta})$。由此以及方程 (2.3) 的正解唯一性，可得所需结果。 □

命题4.2. 我们有

$$\lim_{r\to\infty}u_i'=\begin{cases}\frac{-\alpha_iH}{c_i} & for\quad i=\ell+1,\dots,n\\ \frac{\beta_iH}{c_i} & for\quad i=1,\dots,\ell.\end{cases}$$

此外，关于 $\boldsymbol{\alpha}\in[0,1]^{n-\ell}$、$\boldsymbol{\beta}\in[0,1]^{\ell}$ 和 $\theta\in[0,1]$ 的收敛是一致的。

证明。由 (4.3c)-(4.3d)，$\boldsymbol{u}'=(u_1',\ \dots,\ u_n')^T$ 满足 $B\boldsymbol{u}'=\boldsymbol{R}$，其中 $R=(R_1,\ \dots,\ R_n)^T$，$R_i=\alpha_iH$ 对于 $i=\ell+1,\ \dots,\ n$ 成立，而 $R_i=-\beta_iH$ 对于 $i=1,\ \dots,\ \ell$ 成立，并且

$$B_{ij}=\begin{cases}\frac{a_{ij}}{u_i}, & i\neq j,\\ -\sum_j a_{ij}\frac{u_j}{u_i^2}-c_i, & i=j.\end{cases}$$

由引理 4.1，我们知道，当 $\boldsymbol{\alpha}\in[0,1]^{n-\ell}$、$\boldsymbol{\beta}\in[0,1]^{\ell}$ 和 $\theta\in[0,1]$ 中的量一致变化时，$B\to-\mathrm{diag}(c_1,\dots,c_n)$ 为 $r\to\infty$。由此可得所需结果。 □

根据假设，对于所有 $i=\ell+1,\ \dots\dots,\ n,\ \ c_1=\cdots=c_{\ell}=c>c_i$，并利用$\sum_{i=1}^{\ell}\beta_i=1$ 和 $\sum_{i=\ell+1}^{n}\alpha_i=1$这一事实，我们得到以下推论。

推论 4.3. 我们有

$$\lim_{r\to\infty}\frac{1}{H}\mathcal{M}'=\frac{1}{c}-\sum_{i=\ell+1}^{n}\frac{\alpha_i}{c_i}<\frac{1}{c}-\frac{1}{\max_{j\in[\ell+1,n]}c_j}<0.$$

根据推论 4.3，当 r 较大时，总生物量 $\mathcal{M}$ 随 θ 增大而减少。这意味着，要使 $\mathcal{M}$ 最大化，最佳策略是将捕捞力度集中在斑块 1、.....、ℓ，即种内竞争率最高的斑块上。

4.1.2 种内竞争率最高的斑块间的捕捞力度分配

剩下的问题是确定在种内竞争率最高的斑块间如何分配捕捞力度，才能获得最大的生物量。我们证明，答案取决于迁移网络的结构。具体而言，我们为每个节点定义如下一个量。

定义 4.4。 对于每个节点 i，有效净流量 I_i 定义为

$$I_i=\sum_j\left(\frac{a_{ij}}{c_j}-\frac{a_{ji}}{c_i}\right).$$

我们证明，要使总生物量最大化，在斑块 $i=1$、.....、ℓ 中，应将全部捕捞力度集中在有效净流量最高的斑块上。不失一般性，假设对于所有 $i=2$、.....、ℓ， $I_1>I_i$。为此，令

$$h_1=(1-\delta)H,\quad h_i=\gamma_i\delta H\quad\text{for } i=2,\dots,\ell,\quad\text{and}\quad h_i=0\quad\text{for } i=\ell+1,\dots,n. \tag{4.4}$$

其中 $\sum_{i=2}^{\ell}\gamma_i=1$ 和 $\delta\in[0,1]$。

以下结果，即引理 4.5 和命题 4.6，与引理 4.1 和命题4.2 类似，因此省略其证明。

引理 4.5. 我们有

$$\lim_{r\to\infty}\frac{u_i}{r}=\frac{1}{c_i}.$$

此外，关于 $\boldsymbol{\gamma}\in[0,1]^{\ell-1}$ 和 $\delta\in[0,1]$ 的收敛是一致的。

命题 4.6. 我们有

$$\lim_{r\to\infty}u_i'=\begin{cases}\frac{H}{c_i}=\frac{H}{c} & for\quad i=1\\ \frac{-\gamma_iH}{c_i}=\frac{-\gamma_iH}{c} & for\quad i=2,\dots,\ell\\ 0 & for\quad i=\ell+1,\dots,n.\end{cases}$$

此外，关于 $\boldsymbol{\gamma}\in[0,1]^{\ell-1}$ 和 $\delta\in[0,1]$ 的收敛是一致的。

根据命题 4.6 和假设 $c_1=\cdots=c_\ell$，我们有 $\lim_{r\to\infty}\mathcal{M}'=0$。为了确定较大 r 时 $\mathcal{M}'$ 的符号，我们转而计算 $r\mathcal{M}'$ 的极限。

命题 4.7。我们有

$$\lim_{r\to\infty} r\mathcal{M}' = H(-I_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i I_i).$$

此外，收　　敛在 $\boldsymbol{\gamma} \in [0,1]^{\ell-1}$ 和 $\delta \in [0,1]$ 上是一致的。因此，我们有

$$\lim_{r\to\infty} \frac{r}{H}\mathcal{M}' = -I_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i I_i < -I_1 + \max_{i\in[2,\ell]} I_i < 0.$$

证明。 使用推导出 (4.3c) 和 (4.3d) 的相同计算，我们可以得到以下方程

$$\begin{aligned}
&-u_i^2(-H + c_i u_i') + \sum_j a_{ij}(u_j' u_i - u_j u_i') = 0 \quad \text{for} \quad i = 1\\
&-u_i^2(\gamma_i H + c_i u_i') + \sum_j a_{ij}(u_j' u_i - u_j u_i') = 0 \quad \text{for} \quad i = 2,\dots,\ell\\
&-u_i^2 c_i u_i' + \sum_j a_{ij}(u_j' u_i - u_j u_i') = 0 \quad \text{for} \quad i = \ell+1,\dots,n.
\end{aligned}$$

将每个方程乘以 $\frac{r}{c_i u_i^2}$ 并重新排列各项，得到

$$\begin{aligned}
&ru_i' - \frac{Hr}{c_i} = \frac{r}{c_i u_i}\sum_j a_{ij}(u_j' - \frac{u_j}{u_i}u_i') \quad \text{for} \quad i = 1\\
&ru_i' + \frac{\gamma_i H r}{c_i} = \frac{r}{c_i u_i}\sum_j a_{ij}(u_j' - \frac{u_j}{u_i}u_i') \quad \text{for} \quad i = 2,\dots,\ell\\
&ru_i' = \frac{r}{c_i u_i}\sum_j a_{ij}(u_j' - \frac{u_j}{u_i}u_i') \quad \text{for} \quad i = \ell+1,\dots,n.
\end{aligned}$$

将上述所有方程相 加，并利用 $c_1 = \cdots = c_\ell = c$ 和 $\sum_{i=2}^{\ell}\gamma_i = 1$ 产量的假设　　s

$$r\mathcal{M}' = \sum_i \frac{r}{c_i u_i}u_i' \sum_j \left(a_{ji} - a_{ij}\frac{u_j}{u_i}\right).$$

最后，取极限 $r \to \infty$并利用引理 4.5 和命题 4.6，即可得到所需结果。

□

由命题 4.7 可知，当 r 较大时，在$\delta = 0$的情况下，总生物量达到最大；也就是说，在 c_i最高的斑块中，我们将全部捕捞力度集中于有效净流量最高的斑块。

例 4.8。 考虑一个由 n 个斑块组成的直线溪流网络，各斑块均质（即，对于所有 $i = 1$、.....、 n, $r_i = r$ 和 $c_i = c$）。进一步假设漂移和扩散也均质，即从上游斑块到下游斑块的移动速率为 $d+q$, 从下游斑块到上游斑块的移动速率为 d。不难验证，最下游斑块具有最大的有效净流量。因此，当 r 较大时，只捕捞最下游斑块即可使（剩余）总生物量最大化。

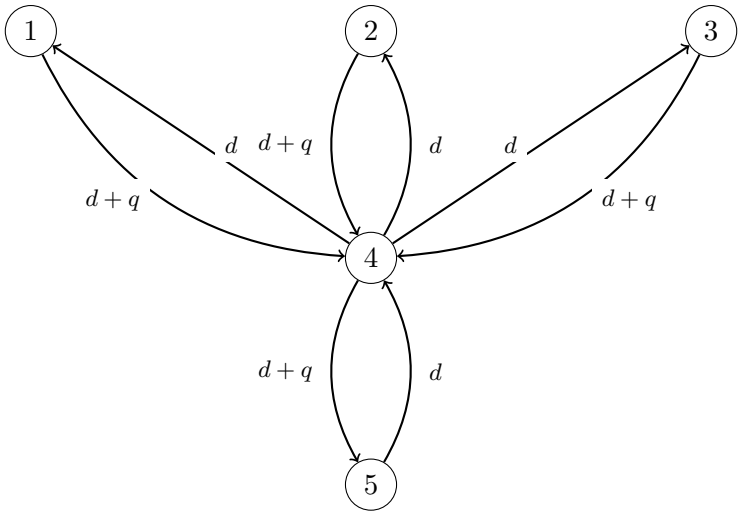


图 3：一个结构为 3–1–1 的溪流网络（顶部有三个斑块，中间有一个斑块，下方有一个斑块）。

例 4.9。 即使假设斑块均质，且漂移和扩散也均质，最下游斑块也不一定是有效净流量最大的斑块。本例考察图 3 所示的由 5 个斑块组成的溪流网络。不难验证，斑块 4 的有效净流量最大。我们用数值方式说明这一结果。在图 4 中，我们绘制了 $\Delta\mathcal{M}^* = \mathcal{M}_4^* - \mathcal{M}_{\text{strategy}}^*$，其中 $\mathcal{M}_4^*$ 表示仅捕捞斑块 4 时得到的生物量。因此，大于 0 的值表示只捕捞中间斑块（斑块 4）比另一种策略产出更多生物量；小于 0 的值则表示另一种策略留下的生物量更多。实线绿色曲线表示在三个上方（外围）斑块上均匀捕捞 $[\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3}, 0, 0]$；橙色虚线表示只捕捞上游左侧斑块 $[1, 0, 0, 0, 0]$；紫色点线表示只捕捞底部斑块 $[0, 0, 0, 0, 1]$；红色点划线表示在全部五个斑块上均匀收获 $[\frac{1}{5}, \frac{1}{5}, \frac{1}{5}, \frac{1}{5}, \frac{1}{5}]$；黑色位于 0 处的点划线为参考线。当 r 较小时，只捕捞斑块 1 和只捕捞斑块 5 的策略（橙色、紫色）所得生物量略多 于只捕捞斑块 4（ $\Delta\mathcal{M}^*$ 为负）_，_但随着 r 增大，这两条曲线会在 $r \approx 25$ 附近穿过参考线，此后留下的生物量少于只捕捞斑块 4。

4.2 最大化产量

4.2.1 集中于种内竞争率最低的斑块

不失一般性，我们可以假设 $c_1 = \cdots = c_\ell = c < c_i$ 对于 $i = \ell + 1$，……，n，即前 ℓ 个斑块具有最低的种内竞争率。

我们首先说明，为了最大化产量，最好将捕捞力度集中在斑块 1，……，ℓ中。为此，设每个斑块中的捕捞力度如下：

$$h_i = \begin{cases} \beta_i(1-\theta)H & \text{for} \quad i = 1, \ldots, \ell \\ \alpha_i \theta H & \text{for} \quad i = \ell+1, \ldots, n \end{cases} \tag{4.5}$$

其中 $\sum_{i=1}^{\ell} \beta_i = 1$、 $\sum_{i=\ell+1}^{n} \alpha_i = 1$ 和 $\theta \in [0, 1]$。现在我们证明，对于任意选取的 $\boldsymbol{\alpha} \in \mathbb{R}^{n-\ell}$ 和 $\boldsymbol{\beta} \in \mathbb{R}^{\ell}$，都有 $\lim_{r\to\infty} \mathcal{Y}' < 0$，其中求导是对 θ 进行的。利用引理 4.1 和命题4.2，我们得到以下推论。

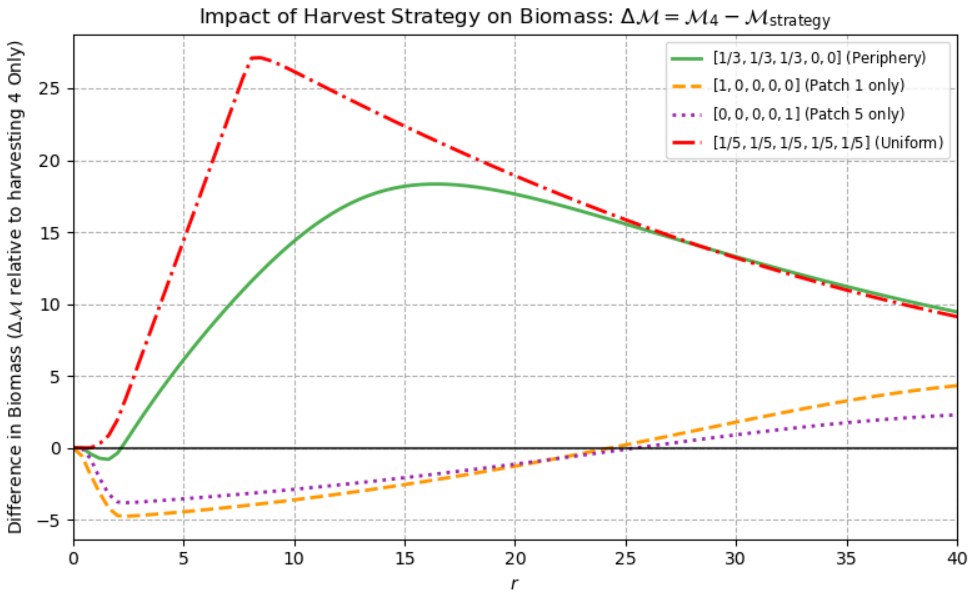


图 4：对于结构为 3–1–1（上方有三个斑块，中间有一个，下方有一个）的溪流网络，该图比较了随着内禀增长率 r 增加，五种捕捞策略下稳定后的总生物量。

推论 4.10。我们有

$$\lim_{r\to\infty}\frac{\mathcal{Y}'}{rH} = -\frac{1}{c} + \sum_{i=\ell+1}^{n}\frac{\alpha_i}{c_i} < -\frac{1}{c} + \frac{1}{\min_{j\in[\ell+1,n]} c_j} < 0.$$

此外，收敛关于 $\boldsymbol{\alpha} \in [0,1]^{n-\ell}$、$\boldsymbol{\beta} \in [0,1]^{\ell}$ 和 $\theta \in [0,1]$ 是一致的。

证明。我们有

$$\mathcal{Y} = \sum_{i=1}^{\ell}\beta_i(1-\theta)Hu_i + \sum_{i=\ell+1}^{n}\alpha_i\theta Hu_i.$$

Thus

$$\frac{\mathcal{Y}'}{rH} = \frac{1}{r}\sum_{i=1}^{\ell}(u_i'\beta_i(1-\theta) - u_i\beta_i) + \sum_{i=\ell+1}^{n}(u_i'\alpha_i\theta + u_i\alpha_i).$$

根据引理 4.1、命题4.2 以及假设 $c_1 = \cdots = c_\ell = c < c_i$ 对于 $i = \ell+1, \ldots, n$，我们有

$$\lim_{r\to\infty}\frac{\mathcal{Y}'}{rH} = -\sum_{i=1}^{\ell}\frac{\beta_i}{c_i} + \sum_{i=\ell+1}^{n}\frac{\alpha_i}{c_i} = -\frac{1}{c} + \sum_{i=\ell+1}^{n}\frac{\alpha_i}{c_i} < -\frac{1}{c} + \frac{1}{\min_{j\in[\ell+1,n]} c_j} < 0.$$

□

根据推论 4.10，当 r 较大时，产量 $\mathcal{Y}$ 随 θ 增加而下降。这意味着，要使 $\mathcal{Y}$最大化，最佳策略是将捕捞力度集中在斑块 1、.....、 ℓ上，即种内竞争率最低的斑块。

4.2.2 种内竞争率最小的斑块之间的捕捞力度分配

现在，我们要确定在种内竞争率最低的斑块中，如何分配捕捞力度才能获得最大产量。我们将证明，答案取决于迁移网络的结构。具体而言，我们将证明，在满足某些技术条件时，将捕捞力度集中在有效净流量最高的斑块上即可使产量最大化。不失一般性，假设对所有 $i = 2$、.....、 ℓ，$I_1 > I_i$。为此，令

$$h_1 = (1-\delta)H, \quad h_i = \gamma_i \delta H \quad \text{for } i = 2, \ldots, \ell, \quad \text{and} \quad h_i = 0 \quad \text{for } i = \ell+1, \ldots, n, \tag{4.6}$$

其中 $\sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i = 1$ 和 $\delta \in [0,1]$。

不难验证，引理 4.5 和命题 4.6 仍然成立。

命题 4.11。我们有

$$\mathcal{Y}' = \frac{2H}{c}(1 - \delta - \delta \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i^2) - I_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i I_i.$$

证明。我们有

$$\mathcal{Y} = (1-\delta)Hu_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i \delta H u_i.$$

Thus

$$\frac{\mathcal{Y}'}{H} = (1-\delta)u_1' + \delta \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i u_i' - u_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i u_i = (1-\delta)u_1' + \delta \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i u_i' + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i (u_i - u_1). \tag{4.7}$$

将平衡态下的每个方程分别除以相应的 u_i，我们得到 n

$$r - (1-\delta)H - cu_1 + \frac{1}{u_1}\sum_j (a_{1j}u_j - a_{j1}u_1) = 0 \tag{4.8}$$

$$r - \gamma_i \delta H - cu_i + \frac{1}{u_i}\sum_j (a_{ij}u_j - a_{ji}u_i) = 0, \ i = 2, \ldots, \ell. \tag{4.9}$$

将（4.8）与 $-$（4.9）相减，得到

$$c(u_i - u_1) = (1 - \delta - \gamma_i\delta)H + \frac{1}{u_i}\sum_j (a_{ij}u_j - a_{ji}u_i) - \frac{1}{u_1}\sum_j (a_{1j}u_j - a_{j1}u_1), \tag{4.10}$$

对于 $i = 2$，.....， ℓ。取极限 $r \to \infty$ 并利用引理 4.5，得到

$$\lim_{r\to\infty}(u_i - u_1) = \frac{(1-\delta-\gamma_i\delta)H}{c} + I_i - I_1. \tag{4.11}$$

结合方程 (4.7)、(4.11) 以及命题 4.6 中的结果，我们得到

$$\lim_{r\to\infty}\frac{\mathcal{Y}'}{H} = \frac{2H}{c}(1 - \delta - \delta \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i^2) - I_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i I_i.$$

□

注 4.12. 命题 4.11 使我们能够将第 3.3 节中的结果推广。首先，如果移动率相对于总捕捞力度 H 足够大，那么我们可以将捕捞力度集中在有效净流量最大的斑块上，从而使产量最大化（在种内竞争率最低的斑块中）。

下面的推论可直接由命题 4.11 得出。

推论 4.13. 假设 $I_1 - \max_{i\in[2,\ell]} I_i > \frac{2H}{c}$，则 —

$$\lim_{r\to\infty} \frac{\mathcal{Y}'}{H} < \frac{2H}{c} - (I_1 - \max_{i\in[2,\ell]} I_i) < 0.$$

因此，当 $\delta = 0$ 时，$\mathcal{Y}(\delta)$ 达到最大值；也就是说，所有捕捞力度都集中在斑块 *1* 上，而该斑块具有最高的有效净流量。

例 4.14. 对于具有均质斑块和均质流动的 n 斑块直线溪流网络，斑块 1 的有效净流量为 $-q/c$，斑块 n 的有效净流量为 q/c，其余斑块的有效净流量均为 0。因此，推论 4.13 中的条件变为 $q > 2H$，这与定理 3.11 中的条件相似。

即使不满足推论 4.13 中的条件，我们仍可得到一些与推论 3.12 类似的部分结果。容易看出，当 $n = 2$ 时，推论 3.12 是推论 4.15 的一个特例。

推论 4.15. 假设 $\delta > \frac{n-1}{n}$，则 $\lim_{r\to\infty} \frac{\mathcal{Y}'}{H} < 0$。因此，产量 $\mathcal{Y}$ 在某个 $\delta^* < \frac{n-1}{n}$ 处达到最大。换言之，要使产量最大化，斑块 *1*（有效净流量最高的斑块）的捕捞力度必须超过 H/n。

证明. 我们有不等式

$$\sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i^2 \geq \frac{(\sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i)^2}{n-1} = \frac{1}{n-1}.$$

因此，根据命题 4.11，若 $\delta > (n-1)/n$，则有

$$\begin{aligned} \lim_{r\to\infty} \frac{\mathcal{Y}'}{H} &= \frac{2H}{c}(1 - \delta - \delta\sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i^2) - I_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i I_i \\ &< \frac{2H}{c}(1 - \delta\frac{n}{n-1}) - I_1 + \sum_{i=2}^{\ell} \gamma_i I_i < \frac{2H}{c}(1 - \delta\frac{n}{n-1}) < 0. \end{aligned}$$

□

5 讨论

我们研究了如何在溪流网络的各个斑块间分配固定的捕捞预算，以优化两个目标：最大化总生物量，以及在存在偏向性移动的情况下最大化可持续产量。总体而言，研究结果表明，对于具有空间异质性的溪流网络，最优策略由斑块参数决定；而对于均质溪流网络，最优策略则由网络结构决定。

对于均质双斑块模型，我们对如何最大化生物量进行了解析分类。研究结果表明，当资源丰富时，仅在下游斑块捕捞可获得最大的总生物量；这一结果与 [38]一致，即将资源集中在上游斑块可获得最大的生物量。另一方面，当资源较为有限时，仅在上游捕捞可使生物量达到最大。鉴于 [38]表明，将资源集中在下游有助于提高增长率（即偏向下游，这与此处仅在上游捕捞的情形类似），这可能说明在资源较为有限或稀缺时，提高增长率十分重要。

此外，我们的结果表明，对于双斑块溪流网络，最大化产量的策略与之类似，但复杂得多。我们推导出了相应的参数条件，保证仅在下游进行收获即可实现产量最大化；尤其是在高增长状态下，当相对于收获预算而言平流足够强时，这一结论成立。在该状态之外，产量最大化策略可能位于上游、下游，或采取内部拆分形式，这与数值算例一致，也凸显了产量对平衡密度空间分布的敏感性更强。

对于 n 斑块网络，我们的分析聚焦于 r 较大的情形，这使得我们能够将问题划分为两个易于处理的部分：(a) 哪些斑块应接受收获；(b) 如何在这些斑块之间分配收获量。在异质种内竞争率下，我们发现，相反的策略取决于目标：最大化生物量有利于将收获集中于竞争率较大的斑块，而最大化产量则有利于将收获集中于竞争率较小的斑块。然而，对于均质溪流网络，其结构通过有效净流量指标体现，该指标能够确定集中收获最有效的位置；特别是，当连通性造成强烈的输运不对称性时，起决定作用的斑块未必是最下游的节点，而且最大化生物量和产量可能采用相同的策略。

虽然本文聚焦于捕捞约束下最大化总生物量和产量这两个优化问题，但在异质种群控制或保护，以及传染病管理（例如，参见 [14]）和肿瘤/癌症控制（例如，参见 [28]）的背景下，自然还会产生其他优化问题。我们计划在未来工作中研究其中一些问题：

- **灭绝所需的最小总控制力度**。 求使元种群灭绝所需的所有斑块上的最小总控制力度。也就是说，

$$\min_{h_i \geq 0} \sum_{i=1}^{n} h_i$$

  满足 $u_i(t) \to 0$ 当 $t \to \infty, i = 1, 2, \ldots\ldots, n$。

- **最优斑块选择**。 在实现灭绝的同时，最大限度减少接受主动控制的斑块数量：

$$\min \#\{i : h > 0\}$$

  满足 $u_i(t) \to 0$ 当 $t \to \infty, i = 1, 2, \ldots\ldots, n$。

- **预算约束下的定向控制**。 将固定的控制预算 $H > 0$分配到各个斑块，以最小化长期总种群数量：

$$\min_{h_i \geq 0} \limsup_{t \to \infty} \sum_{i=1}^{n} u_i(t)$$

  受限于 $\sum_{i=1}^{n} h_i \leq H$。

致谢

作者感谢美国数学研究所（AIM）主办并慷慨支持 AIM SQuaRE 项目。该项目聚焦于河流网络中的种群持续性，本研究正是在此期间启动并逐步完成的。本研究部分得到了美国国家科学基金会（NSF）的资助，资助项目为 DMS 2527228（ZS）和 DMS 2532769（YW）；此外还获得了西蒙斯基金会的资助（YW；ZS）。

参考文献

[1] J Angelova 和 A Dishliev. 种群动力学中单脉冲模型的优化问题。非线性分析，39(4):483–498，2000。[2] Pierre Auger、Bob Kooi 和 Ali Moussaoui. 快速迁移条件下双斑块渔业最大可持续产量的提升。生态建模，467:109898，2022。[3] Ling Bai 和 Ke Wang. 具有空间扩散的 Gilpin–Ayala 模型及其最优捕捞策略。应用数学与计算，171(1):531–546，2005。[4] Leonid Berezansky 和 Elena Braverman. 关于脉冲 Beverton-Holt 差分方程及其应用。差分方程与应用杂志，10(9):851–868，2004。[5] Fred Brauer. 由 Volterra 积分方程描述的种群恒定速率捕捞。数学分析与应用杂志，56(1):18–27，1976。[6] Fred Brauer. 种群系统的捕捞策略。落基山数学杂志，第19–26页，1979。[7] Fred Brauer 和 David A Sanchez. 种群恒定速率捕捞：平衡态与稳定性。理论种群生物学，8(1):12–30，1975。[8] Elena Braverman 和 Leonid Braverman. 非均匀环境中扩散模型的最优捕捞。非线性分析：理论、方法与应用，71(12):e2173– e2181，2009。[9] Elena Braverman 和 Reneeta Mamdani. 恒定与可变环境下种群模型的连续捕捞与脉冲捕捞。数学生物学杂志，57(3):413–434，2008。[10] Shanshan Chen、Junping Shi、Zhisheng Shuai 和 Yixiang Wu. 扰动本质非负矩阵谱单调性的两种新证明及其在种群动力学中的应用。*SIAM Journal on Applied Mathematics*，82(2):654–676，2022。[11] Begona Cid、Frank M Hilker 和 Eduardo Liz. 离散单物种模型中的捕捞时机及其种群动力学后果。数学生物科学，248:78–87，2014。[12] Colin W Clark. 数学生物经济学：保护数学。约翰·威立父子公司，2010。[13] Renhao Cui、Haomiao Li、Linfeng Mei 和 Junping Shi. 渔业管理中反应扩散模型的捕捞配额与保护区效应。离散与连续动力系统 *B* 辑，22(3)，2017。

[14] Erika MC D'Agata、Mary Ann Horn、Shigui Ruan、Glenn F Webb 和 Joanna R Wares. 感染控制干预在医院环境中减少多重耐药菌传播方面的效果。*PLoS One*，7(2):e30170，2012。[15] Wandi Ding 和 Suzanne Lenhart. 空间显式渔业模型的最优捕捞。*Natural Resource Modeling*，22(2):173–211，2009。[16] Lingzhen Dong、Lansun Chen 和 Lihua Sun. 周期 Gompertz 系统的最优捕捞策略。*Nonlinear Analysis: Real World Applications*，8(2):572–578，2007。[17] Gregory M Dunkel. 最大可持续产量。*SIAM Journal on Applied Mathematics*，19(2):367–378，1970。[18] Gregory M Dunkel. 将最大可持续产量视为积分方程中的控制问题。载于马里兰大学 *1969* 年微分方程与动力系统研讨会 *II*：研讨会讲座，第64–69页。Springer，2006。[19] Bilel Elbetch 和 Ali Moussaoui. 多斑块 Logistic 模型中的非线性扩散。数学生物学杂志，87(1):1，2023。[20] Meng Fan 和 Ke Wang. 周期系数单一种群的最优捕捞策略。数学生物科学，152(2):165–178，1998。[21] Xiaomei Feng、Yunfeng Liu、Shigui Ruan 和 Jianshe Yu. 具有季节性 Michaelis-Menten型收获的单物种模型的周期动力学。*Journal of Differential Equations*，354:237–263，2023。[22] Steven D Gaines、Crow White、Mark H Carr 和 Stephen R Palumbi. 兼顾保护与渔业管理的海洋保护区网络设计。美国国家科学院院刊，107(43):18286–18293，2010。[23] Daozhou Gao 和 Yuan Lou. 双斑块环境中单一种群的总生物量。理论种群生物学，146:1–14，2022。[24] Eduardo Gonz´alez-Olivares 和 Jaime Huincahue-Arcos. 考虑海洋保护区的渔业资源最优管理双斑块模型。*Nonlinear Analysis:Real World Applications*，12(5):2489–2499，2011。[25] H. S. Gordon. 公共财产资源的经济理论：渔业。政治经济学杂志，62:124–142，1954。[26] Guillermo E Herrera 和 Suzanne Lenhart. 可再生资源存量的空间最优控制。载于：空间生态学（编者：*S. Cantrell*、*C. Cosner*、*S. Ruan*），第343–357页，2010。[27] Ray Hilborn. 过度捕捞：人人都需要了解的知识。牛津大学出版社，2011。[28] Thomas Hillen 和 Kevin J Painter. 趋化性偏微分方程模型使用指南。数学生物学杂志，58(1):183–217，2009。[29] AL Jensen. 对种群生物量影响最小的鱼类种群最大收获量。*Fisheries Research*，57(1):89–91，2002。[30] Michael R Kelly Jr、Michael G Neubert 和 Suzanne Lenhart. 捕鱼破坏栖息地时的海洋保护区与最优动态收获。*Theoretical Ecology*，12(2):131–144，2019。

[31] Michael R Kelly Jr、Yulong Xing 和 Suzanne Lenhart。采用非线性抛物型偏微分方程对种群建模的最优鱼类捕捞。*Natural Resource Modeling*，29(1):36–70，2016。[32] L Korobenko 和 E Braverman。具有承载力驱动扩散的 Logistic 模型。《加拿大应用数学季刊》，17(1):85–104，2009。[33] L Korobenko、Md Kamrujjaman 和 E Braverman。具有承载力驱动扩散和捕捞的空间模型中的持续存在与灭绝。数学分析与应用杂志，399(1):352–368，2013。[34] Tim Lauck、Colin W Clark、Marc Mangel 和 Gordon R Munro。通过设立海洋保护区，在渔业管理中落实预防原则。《生态学应用》，8(sp1):S72–S78，1998。[35] Meng Liu。周期系数随机种群模型的最优捕捞。《非线性科学杂志》，32(2):23，2022。[36] Holly V Moeller 和 Michael G Neubert。简单双斑块模型中不存在空间异质性的经济最优海洋保护区。*Natural Resource Modeling*，28(3):244–255，2015。[37] Michael G Neubert。海洋保护区与最优捕捞。《生态学快报》，6(9):843–849，2003。[38] Tung D Nguyen、Yixiang Wu、Amy Veprauskas、Tingting Tang、Ying Zhou、Charlotte Beck-ford、Brian Chau、Xiaoyun Chen、Behzad Djafari Rouhani、Yuerong Wu、Yang Yang 和 Zhisheng Shuai。最大化河流网络中的集合种群增长率和生物量。*SIAM Journal on Applied Mathematics*，83(6):2145–2168，2023。[39] Doanh Nguyen-Ngoc、Tri Nguyen-Huu 和 Pierre Auger。两个捕捞地点之间的连通性可能引发与最大可持续产量相关的涌现现象。《理论生物学杂志》，595:111913，2024。[40] 联合国粮食及农业组织。渔业部。《世界渔业和水产养殖状况》。联合国粮食及农业组织，2018。[41] Shobha Oruganti、Junping Shi 和 Ratnasingham Shivaji。带恒定产量捕捞的扩散 Logistic 方程。I：稳态。《美国数学会汇刊》，354(9):3601–3619，2002。[42] Sergei S Pilyugin、Jan Medlock 和 Patrick De Leenheer。海洋保护区对移动能力各异的捕食者与猎物的有效性。理论种群生物学，110:63–77，2016。[43] Femke N Reurik、Juan Segura 和 Frank M Hilker。连通性、保护与渔获：理解开发斑块与受保护斑块之间扩散的影响。理论种群生物学，163:91–105，2025。[44] James N Sanchirico 和 James E Wilen。海洋保护区设立的生物经济模型。《环境经济学与管理杂志》，42(3):257–276，2001。[45] M.B. Schaefer。对海洋渔业管理至关重要的种群动态若干方面。*Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commisson*，1:25–56，1954。

[46] Zhisheng Shuai、Ling Bai 和 Ke Wang。一般简单种群脉冲捕捞的优化问题。数学分析与应用杂志，329(1):634–646，2007。[47] Asep K Supriatna 和 Hugh P Possingham。双斑块捕食者-猎物元种群的捕捞。*Natural Resource Modeling*，12(4):481–498，1999。[48] GW Swan。单一物种捕捞的若干策略。数学生物学通报，37:659–673，1975。[49] Nao Takashina 和 Akihiko Mougi。空间显式收获模型的最大可持续产量。《理论生物学杂志》，383:87–92，2015。[50]Sanyi Tang、Robert A Cheke 和 Yanni Xiao。非自治 Beverton–Holt 差分方程的最优脉冲捕捞。非线性分析：理论、方法与应用，65(12):2311–2341，2006。[51] Geoffrey N Tuck 和 Hugh P Possingham。空间结构化开发种群的海洋保护区。海洋生态学进展丛刊，192:89–101，2000。[52] Frederic YM Wan 和 Keith Anderson。按有序地点访问进行最优森林采伐。应用数学研究，68(3):189–226，1983。[53] Hong Wu、Yuanshi Wang、Yufeng Li 和 Donald L DeAngelis。具有源汇种群的双斑块系统中的扩散不对称性。理论种群生物学，131:54–65，2020。[54] Yanni Xiao、Daizhan Cheng 和 Huasu Qin。周期性生态系统中的最优脉冲控制。系统与控制快报，55(7):558–565，2006。[55] Cailin Xu、Mark S Boyce 和 Daryl J Daley。季节性环境中的捕捞。数学生物学杂志，50(6):663–682，2005。[56] Bo Zhang、Xin Liu、Donald L DeAngelis、Wei-Ming Ni 和 G Geoff Wang。扩散对斑块化异质系统总生物量的影响：分析与实验。数学生物科学，264:54–62，2015。[57] Xiaoying Zhang、Zhisheng Shuai 和 Ke Wang。单一种群的最优脉冲收获策略。*Nonlinear Analysis: Real World Applications*，4(4):639–651，2003。[58] Yujuan Zhang、Zhilong Xiu 和 Lansun Chen。根据 Gompertz 生长定律进行单一物种的最优脉冲收获。生物系统杂志，14(02):303–314，2006。