

生物数学引论

陈兰荪 主编

科学出版社

生物数学引论

陈兰荪 主编

科学出版社

1988

内 容 简 介

生物数学是利用数学方法来研究生物科学中数量关系的一门新兴的边缘性学科。本书介绍生物数学中几个主要分支的研究对象、内容、方法以及它们的实际应用。本书将使生物学工作者了解在生物学中,研究生物量数量关系的有关数学方法,也将使数学工作者了解,在近代生物学研究中所涉及的一些有意义的数学问题。书中包括了有关生态学、生物分类学、遗传学、微生物学、神经科学和医药学中的有关数学方法。可供生物学、数学、医药学以及农林科学的研究工作者和大专院校有关专业的师生参考。

生物数学引论

陈兰荪 主编

责任编辑 王爱琳

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1988年5月第一版 开本:787×1092 1/32

1988年5月第一次印刷 印张:9 1/8

印数:0001—4,100 字数:205,000

ISBN 7-03-000397-7 0.74

前 言

“21 世纪将是生命科学的世纪”，这种说法引起人们的关注。本世纪从 60 年代起，大批数学家、物理学家、力学家以及控制论专家，从航天学、核物理学等研究部门转向生物学领域，生物学的发展吸引了各行各业的科学家，历史的事实证实了，不同学科对生物科学的渗透，使得生物学得到很大的发展。例如分子生物学的开创性著作《生命是什么》，就是奥地利物理学家、量子力学创始人之一薛定谔 1944 年发表的；1948 年维纳的《控制论》把生物系统的研究和通讯控制系统的研究联系起来；又如 DNA 双螺旋结构立体模型、三联遗传密码、都是物理学家所提出，在神经科学中神经膜传导的 H-H 方程和侧抑制神经网络的 Hartline 方程都获得诺贝尔奖，这一切说明学科的相互渗透是目前科学发展的重要特征之一。

近代生物科学的发展可以说有两个特点：一是微观方向的发展，如“细胞生物学”、“分子生物学”、“量子生物学”的发展等等，显微镜的出现使得生物科学向微观方向发展得到了可能。显微镜下人们可以看到生物的细胞和细胞的结构，但是显微镜下无法使人们了解各种细胞群体之间的互相作用。作为一个系统，它的发展过程以及发展趋势，就必须用数学的方法来研究。人们可以通过显微镜观察和实验去了解生物细胞的各种特性，但是显微镜和实验都不能得到综合的结论，而这种结论也必需用数学的方法来进行，因此也可以说生命科学的微观方向发展必不可少的要引用数学方法。生物科学另一发展特点是宏观方向，从研究生物体的器官、整体到研究种

群、群落、生态圈。生物体、生物器官、细胞分子的研究，我们都可以通过观察和实验来进行，但是对于生态学的研究则不完全是这样，数学的推理显示了特别的重要性，可以说生态学是一个以推理为主体的科学，所以有人说“生态学就是数学”。

人们深信数学也将象显微镜一样帮助人们去揭示生命的奥秘。生物数学的研究就是通过数学模型来实现的，只要模型的建立符合生物发展规律，然后通过对模型的数学推理，进而发现新的生命现象。就如人们周知的事实一样，在天体力学的发展史中曾有利用万有引力的假设，依靠数学模型和严格的数学推算，准确的预测尚未被人们发现的天体的具体位置和大小，人们也深信数学在生命科学中的地位。数学模型不但可以帮助人们去研究生物体、了解生物体，而且可以帮助人们去把生物现象与工程联系起来，为生物工程的理论工作展现出美好的前景。

生物数学研究工作本身也推动了数学的发展。人们发现，不但以前许多数学中的古典方法在生物科学中得到了很好的利用，而且对生物科学问题的研究，也给数学工作者提出了许多新的课题。例如近些年来人们很有兴趣的关于混沌现象的研究等等，这种新的课题的出现并非偶然，因为数学从研究非生命体到研究有生命体是从简单到复杂的一个飞跃。

生物数学是一门独立的学科，是一门边缘性的新兴的学科，它的内容是十分广泛十分丰富的，在 1984 年第一届全国生物数学会期间，许多同志提出希望出一本小册子，向我国读者全面地介绍一下生物数学的基本内容，但就目前情况我们还很难做到“全面”，只是在第一届全国生物数学会议学术讨论内容的基础上，确定了这本书的主要内容，这绝非生物数学的全部，还有很多重要内容由于时间和人力关系，我们还没有收辑到书中，例如酶动力学、生物数量经济学等等，我们将用

别的办法来加以补充。本书重点在于介绍生物数学各个分支的基本内容,而对于所用到的数学方法则只能作简单介绍。

由于生物数学是一个新兴的学科,发展又很快,我国学者从事这个学科的研究工作时间也不长,书中难免会有疏漏或错误,望读者不吝指教为感。

陈兰荪

1986年5月

目 录

前言

第一章	种群生态学模型·····	陈兰荪(1)
第二章	统计生态学·····	李典谟(41)
第三章	关于神经网络的某些数学理论·····	汪云九(68)
第四章	数量植物生理学·····	王天铎 张建新(100)
第五章	生物系统分析·····	欧阳楷(119)
第六章	药物动力学·····	周怀梧(155)
第七章	数量分类学·····	徐克学(185)
第八章	统计微生物学·····	刘垂玕(205)
第九章	数学遗传学·····	杨义群 吕慧能(242)

• • •

第一章 种群生态学模型

陈 兰 荪

(中国科学院数学研究所)

一、 引 言

在生物科学的研究中,人们往往从两个角度去考察问题。一是考察生物体的微观性态,例如一个生物体的各种器官、细胞、分子等的性质。而另一个研究的方向则是宏观的研究,不但研究生物体本身,而且研究生物体的生存与周围环境的关系,这就是生态学。生态学中的主要概念不是器官、细胞、分子,而是种群、群落和生物圈,并且常常不是以某个生物体为主要研究对象,而是研究某个生物种(即种群)。既然是研究生物体(种群)的生存与环境的“关系”,这里的环境当然不仅包括自然环境,例如气象条件与地理环境等,而且包含别的生物体(种群)的存在。例如研究大熊猫的生态学问题,不仅要研究大熊猫所处的地理环境、气象条件,而且要研究它的主要食物——竹子的生存情况以及天敌(黑熊等凶猛动物)的存在和对大熊猫的伤害情况。因而这个研究生物体与环境“关系”的科学,可以换一句话来说是研究某种生态“系统”的科学。既然是研究“系统”,则显然不能只用实验与观察的方法来达到研究的目的,还要加之于“分析”,这样无疑数学的工具是必不可少的,所以有人甚至于说“生态学就是数学”,这话也是有一定道理的。

这种各种群与自然环境之间的“关系”，或者说这种在一定自然环境下的“系统”，往往可以通过一个数学的模型来描述。这样的模型就称为种群生态学模型。在种群生态学中，我们的目的是要想办法去建立能够比较准确地描述这个生态系统的数学模型，然后通过数学的计算和数学理论分析去解释，去了解一些生态现象，以达到人类对某些生态现象的控制。

二、单种群模型

在自然界中，真正的单一的种群是没有的。每一个种群在自然界中都属于某一个层次，常常存在它的“高一层次”的种群（即它的捕食者），也存在它的“同一层次”的种群（资源的竞争者）和它的“低一层次”的种群（它食物供应者）。即使是这样，为了更好地掌握一般原理，我们研究单种群模型也是必要的，而把其他各层次的种群的存在和自然环境因素都归结于模型的参数，概括为其“内禀增长率”、“容纳量”等，这样使得问题简化，便于对基本原理的研究。

我们要研究某一种群数量随着时间的变化规律，这样就可能有两种情形。

(i) 对于寿命比较长、世代重叠的种群，而且数量很大时，其数量的变化常常可以近似地看成是一个连续过程。这种情况的数学模型通常可用微分方程来描述。

(ii) 寿命比较短、世代不重叠的种群，或者虽然寿命比较长、世代重叠的种群，但数量比较少时，其数量的变化常用一差分方程来描述。

因而种群数学模型中就有上述两大类。对于连续时间的模型，有时我们不是研究种群的总数量的变化规律，而是研究其密度的变化规律，这样又有两种情况：

(a) 如果所研究的种群在空间中的密度分布大致均匀,这时的数学模型将是一个常微分方程.

(b) 如果所研究的种群在空间中的密度分布是不均匀的,而且种群可以由高密度往低密度流动,这时的数学模型将是一个偏微分方程.

(一) 连续增长的单种群模型

我们假设所研究的种群密度分布是均匀的,只是时间 t 的函数,以 $N(t)$ 记种群在时刻 t 的密度,最为简单的数学模型就是

$$dN/dt = rN \quad (1-1)$$

易解出得

$$N(t) = N(0)\exp[rt] \quad (1-2)$$

这里 r 是种群的内在自然增长率(出生率减去死亡率),我们假定它为一常数.这种模型过分简单,对于一般的种群都不实用,例如很明显,如果 $r > 0$,由(1-2)可以看出当 $t \rightarrow \infty$ 时,则 $N(t) \rightarrow \infty$.在自然界中,种群的密度均非无限增加,而是由于自然环境的约束,种群密度有一个最大限度,记为 K .1938年 Verhulst-Pearl 提出修改模型(1-1)为

$$dN/dt = rN(K - N)/K \quad (1-3)$$

这个 K 称为负载容量(也称容纳量).当然模型(1-3)也是可以求解的,而且容易看出模型(1-3)有两个平衡点,其一是 $N = 0$,另一个则是 $N = K$ (当初值取到

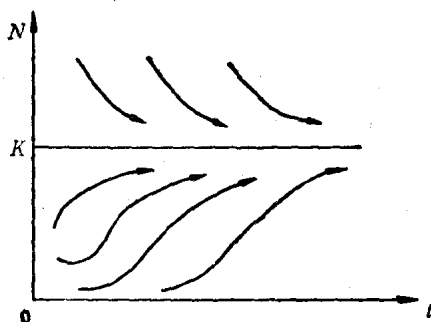


图 1.1

$N_0 = 0$ 或 $N_0 = K$ 时, 有 $dN/dt = 0$). 平衡点 $N = 0$ 是不稳定的(任何接近于 $N = 0$ 的初值出发的(1-3)的解当 t 增加时都远离 $N = 0$). 而平衡点 $N = K$ 是渐近稳定的[对于任意给定的 $\varepsilon > 0$, 必存在 $\delta > 0$, 使当初始值在 $(K - \delta, K + \delta)$ 内的任意解, $N(t)$ 都有 $|K - N(t)| < \varepsilon$, 且当 $t \rightarrow \infty$ 时, $N(t) \rightarrow K$]. 而且平衡点 $N = K$ 不仅是渐近稳定的, 而且是全局渐近稳定的(对于任何初始 $N(0) = N_0 > 0$ 出发的解 $N(t)$ 都有当 $t \rightarrow \infty$ 时 $N(t) \rightarrow K$). 这就说明由模型(1-3)所描述的生态现象必将达到生态平衡(种群不会绝灭, 也不会无限繁殖).

我们看到模型(1-3)比模型(1-1)仅是右端多了一个因子 $(K - N)/K$, 这个因素我们称为密度制约因素. 我们可以看出这个密度制约因素只和种群密度 N 起线性的关系, 因此我们称模型(1-3)为具有线性密度制约机理的单种群连续时间模型. 实验证明, 这种模型也只能适应于低等生物, 例如细菌、酵母或浮游藻类等, 用于一般动物种群偏差还是很大. 人们认为引起这种情况的原因之一是密度制约因素的线性化, 因而提出以非线性密度制约因子(记为 $F(N)$)来代替(1-3)中的线性密度制约因子 $(K - N)/K$, 就得到一个一般性的单种群模型

$$dN/dt = NF(N) \quad (1-4)$$

我们要研究种群密度 $N(t)$ 随着时间 t 的变化而变化的规律, 首先人们关心的是种群是否可以长期地生存下去? 在什么情况下才可能使种群长期生存下去? 如果模型(1-4)可以用来描述种群的增长规律, 则上述两个问题就化为数学问题: 即方程是否存在稳定正平衡位置? 这个正平衡位置是否是大范围稳定的? 或者说这个正平衡位置的吸引区域有多大? 这里所谓方程(1-4)的正平衡位置就是使 $F(N^*) = 0$ 的点, 且 $N^* > 0$. 对于方程(1-4), 以上几个问题在数学上是很容易

得到答案的：如果 $N = N^*$ 是正平衡点，且函数 $F(N)$ 具有性质 (i) 当 $N > N^*$ 时， $F(N) < 0$ ；(ii) 当 $N < N^*$ 时， $F(N) > 0$ ，则正平衡位置 $N = N^*$ 是大范围（全局）稳定的。

模型(1-4)我们没有考虑到人的控制因素，如果把人的控制因素考虑在内，模型(1-4)则变成

$$dN/dt = NF(N) - u(t) \quad (1-5)$$

或

$$dN/dt = NF(N) - u(t)N \quad (1-6)$$

这里的 $u(t)$ 便是人的控制量，例如以 (1-4) 表示鱼的增长模型，则模型(1-5)中的 $u(t)$ 可以看成是在时刻 t 人捕捞鱼的数量。所以人们常利用模型(1-5)来研究如何捕鱼（即如何选择控制函数 $u(t)$ ），使得我们养鱼的总收获量最大，而且又不会破坏水中鱼的生态平衡。又例如以 (1-4) 表示农田中害虫的增长模型，则模型(1-6)中的 $u(t)$ 可以看成是在时刻 t 人们向农田喷洒农药的数量，因而人们常可利用模型(1-6)来研究如何安排喷洒农药的数量（即如何选择控制函数 $u(t)$ ），使得我们能控制住农田中害虫的增加使之不影响农作物的生长而且所使用的农药量为最少。这些问题我们都可以用标准的控制论方法得到解决。

对于单种群连续时间的模型，例如最为简单的模型(1-3)，也只是一种近似情况，实际上还需要考虑以下的情况。

(i) 我们在(1-3)中假定 r 和 K 都是常数，但实际上，每一种群的内禀增长率 r 是与时间有关的，例如在一年中春、夏、秋、冬的增长率不一样，所以 r 可能是 t 的函数 $r(t)$ ，特别是周期函数，而容纳量 K 也同样可能与时间有关变成 $K(t)$ ，这样模型(1-3)则变成：

$$dN/dt = r(t)N \left(1 - \frac{N}{K(t)}\right) \quad (1-7)$$

(ii) 我们在(1-3)中没有考虑到时滞因素的影响,在实际中密度制约因子会有某种内在的时滞,例如有一个有限的特征数量记为 T ,这样模型(1-3)则变成:

$$dN/dt = rN \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right] \quad (1-8)$$

关于模型(1-7)和(1-8),在生态学中主要希望了解的问题仍是:种群是否绝灭或是长期生存,但研究这种模型的困难程度大大地增加了,特别是(1-8)相当于一个无限维的微分方程.如果再考虑密度制约是非线性时,这种模型解的性质就十分复杂,例如 Glass-Mackey 血液细胞模型

$$dx/dt = f[x(t-\tau)] - bx(t)$$

其中 $f(x) = \frac{ax}{1+x^n}$, n 为整数.通过计算可以知道这种模型存在混沌现象^[2].

(二) 离散时间的单种群模型

我们已知道,对于寿命短、世代不重叠的种群,例如某些昆虫类,要用离散时间的模型来描述,这时相应于(1-1)即有 $N(t+1) = \lambda N(t)$ (或 $N(t+1) - N(t) = rN(t)$) (1-9) $\lambda > 0$, 这里 $N(t)$ 是代表第 t 代种群的密度(或个数).这个模型也与(1-1)一样没有考虑到环境对于种群的密度制约, $\lambda > 1$ 时 $N(t)$ 随 t 无限增长.相应于模型(1-3),则有线性密度制约模型

$$N(t+1) = N(t) \left[1 + r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right] \quad (1-10)$$

(1-10)是模型(1-3)从数学形式上的直接演变而来,但(1-10)用于种群模型是有缺陷的.容易看出来,当 $N(t) > K \left(1 + \frac{1}{r} \right)$ 时 $N(t+1) < 0$, 这是不适用的,因为种群的

密度(个数)不可能是负数,因而在实际中常用的离散时间线性密度制约模型为

$$N(t+1) = N(t) \exp \left[r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right] \quad (1-11)$$

这样就避免了出现负密度的问题。如果考虑非线性密度制约,对应于模型(1-4),我们有:

$$N(t+1) = N(t)F[N(t)] \quad (\text{或写成 } N(t+1) = g[N(t)]) \quad (1-12)$$

关于离散时间的单种群模型(1-9)–(1-12),我们所要讨论的问题也和连续模型一样,要考虑平衡位置 $N = N^*$ ($F(N^*) = 1$) 的稳定性、全局稳定性以及周期解的问题。对于模型(1-12),如果有平衡位置 $N = N^*$,则容易知道 $N = N^*$ 是稳定的条件为

$$-2 < N^* \left(\frac{\partial F}{\partial N} \right)_{N=N^*} < 0 \quad (\text{或 } \left| \frac{d}{dN} g(N) \right|_{N=N^*} < 1) \quad (1-13)$$

如果(1-12)有唯一的正平衡位置 $N = N^*$,而且这平衡位置是稳定的,则 $N = N^*$ 为全局稳定的充要条件为:

$$\text{对于所有的 } N > 0 \text{ 有 } g[g(N)] > N \quad (1-14)$$

注意这里所谓全局稳定就是说,对于所有的初始值 $N(0) = N_0 > 0$ 出发的方程(1-12)的解 $N(t)$,当 $t \rightarrow \infty$ 时有 $N(t) \rightarrow N^*$.

以后我们可记 $g[g(N)] = g^2(N)$, $g[g^2(N)] = g^3(N) \dots$
 $g[g^{k-1}(N)] = g^k(N)$.

平衡位置的全局稳定性说明了模型所描述的种群终将获得生态平衡,其密度稳定于某一个数值。如果平衡态为不稳定,是否就说明种群在生态上不能达到平衡或则绝种或则无限增长呢?对于离散时间模型则不尽然,有时虽然模型仅有一个正平衡位置且为不稳定,模型还可以存在周期解,也就是

说,种群密度在某数值范围内周期性变化,既不绝灭也不无限增长,这在生态上说也是平衡的,我们可以暂且称之为动态平衡。这里所说周期解,也就是存在一个正整数 k ,使得差分方程有解 $N(t)$,满足 $N(t+k) = N(t)$,而当 $i < k$ 时, $N(t+i) \neq N(t)$ 。这个解 $N(t)$ 我们称为差分方程的周期为 k 的周期解。其上的每一点 $N(t+i)(i=0,1,\dots,k)$,我们都称为周期为 k 的周期点。

一个差分方程的模型的解具有比微分方程的解复杂得多的性质,我们可以从关于模型(1-11)的计算来说明这个复杂性。

对于模型(1-11)容易知道 $N=K$ 是唯一正平衡位置,这个平衡位置当 $0 < r < 2$ 时是稳定的,而且是全局稳定的;当 r 变为 $r > 2$ 时则平衡位置变成不稳定,但出现周期为 2 的周期解,称为两点环,这个两点环是稳定的,在此情况下种群密度平衡在这个两点环上。如果 r 继续增长下去,则两点环又变成不稳定的,出现稳定的四点环等等,由此得到表 1.1。

表 1.1

定性性质	r 值范围
全局稳定平衡点	$2 > r > 0$
稳定两点环	$2.526 > r > 2$
稳定四点环	$2.656 > r > 2.526$
稳定八点环,当 r 增加时周期变成 $2^1, 2^2, \dots, 2^n$	$2.692 > r > 2.656$
混沌现象(任意周期)	$r > 2.692$

表 1 中平衡点的稳定性,可以利用 (1-13) 和 (1-14) 来判定,对于周期点的判定也一样。如果 $N = \bar{N}$ 是周期

为 k 的周期点, 则 $N = \bar{N}$ 为渐近稳定的充分条件为

$$\left| \frac{d}{dN} g^k(N) \right|_{N=\bar{N}} < 1 \quad (1-15)$$

如果对于这个周期点 $N = \bar{N}$ 有

$$\left| \frac{d}{dN} g^k(N) \right|_{N=\bar{N}} = 0 \quad (1-16)$$

则这个周期点 $N = \bar{N}$ 称为超稳定周期点。

从表 1.1 中我们可以知道, 参数 r 有一系列特殊的数值, 使得模型 (1-11) 的性质在此发生突变。例如当 $r < 2$ 时 (1-11) 存在唯一稳定平衡点, 当 $r > 2$ 时这平衡点失去了稳定性, 变成不稳定, 但是在它的左右出现一对稳定的周期为 2 的周期点。随着 r 的增大, 这个稳定的周期为 2 的周期点越是稳定, 在 2 和 2.526 之间存在某个 $r = r_1$, 使 (1-11) 出现超稳的周期为 2 的周期点。当 r 继续增加时, 这个周期为 2 的周期点又失去稳定性, 变成不稳定并同时出现稳定的周期为 4 的周期点, 然后在某个 $r = r_2$ 处这个周期为 4 的周期轨道又成为超稳定的。如此继续下去, 这就是人们称之为“倍周期分岔现象”, 我们得到一个 r 值的序列

$$2 < r_1 < r_2 < \cdots < r_n < r_{n+1} < \cdots$$

对应的模型 (1-11) 有超稳定的 2^n 周期点, 而在每一个 r_{n-1} 和 r_n 之间则有分岔参数值 r_n^* , 使当 $r \in (r_{n-1}, r_n^*)$ 时, (1-11) 有稳定的 2^{n-1} 周期点, 而无周期为 2^n 的周期点, 当 $r \in (r_n^*, r_n)$ 时, (1-11) 的 2^{n-1} 周期的周期点失去稳定性变成不稳定, 并且开始出现稳定的 2^n 周期的周期点, 这样我们得到 r 的一个对应于倍周期分岔值的序列

$$r_1^* < r_2^* < \cdots < r_n^* < r_{n+1}^* < \cdots \quad (1-17)$$

而与这些分岔参数值 $r_i^* (i = 1, 2, \cdots, n \cdots)$ 对应的 (1-11) 具有周期点的周期则产生另一个数列 (顺序与 (1-17))

相反)

$3, 5, 7, 9, \dots, 3 \times 2, 5 \times 2, \dots, 3 \times 2^2, 5 \times 2^2, \dots, 2^3, 2^2, 2, 1.$

这就是著名的 Sarkovskii 序, 由这个序列我们可以看出:

如果模型(1-12)有周期为 3 的周期点, 则有以任何正整数为周期的周期点 (称为混沌现象)。这个结论 1975 年被 Li 和 Yrok 重新得到证明。

在计算中直接计算分岔参数值不如计算超稳定周期点出现时所对应的参数值容易。Feigenbaum 计算了这样一种对应于超稳周期的 r_n , 他发现当 $n \rightarrow \infty$ 时, r_n 趋于确定的极限 $r_\infty = 1.40115 \dots$ 并且

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{r_n - r_{n+1}}{r_{n+1} - r_{n+2}} = \delta = 4.6692016091029909$$

这一奇怪的现象也就是人们所谓 Feigenbaum 现象, 而且这个 δ 值不仅是 (1-11) 所独有的特征, 对于模型 (1-12) 中的 $g(N)$, 用其他许多函数来代替 (1-12) 的右端, 例如

$$F(N) = N \exp[r(1 - N)] \quad N > 0$$

等, 也都得到同一常数 δ (称为 Feigenbaum 常数) 的值。但至今人们对这个数 δ 还不十分认识, δ 是不是超越数尚待研究。

(三) 单种群反应扩散模型

以上两节中我们所研究的模型都是假设种群密度分布是均匀的。如果种群密度分布不是均匀的, 而且种群可以从高密度地区向低密度地区流动, 则对于连续时间模型来说, 即是一个偏微分方程, 因为除了上述的种群增长模型外还要加上扩散部分。当然我们研究某一种群的变化是在一个有界的地