

丛书主编：陈兰荪

唐三一 肖燕妮 著

1

生物数学
丛书

单种群 生物动力系统



科学出版社
www.sciencep.com

生物数学丛书 1

单种群生物动力系统

唐三一 肖燕妮 著

科学出版社

北京

内 容 简 介

生物数学必将成为 21 世纪最令人兴奋和最有进展的科学领域之一。本书为掌握生物数学的众多研究领域和研究方法提供了一个平台。本书基于数学、生物学、生命科学和医学等多学科的交融和最新的理论和研究方法,归纳整合种群动力学、流行病动力学、生物经济学、药物动力学、分子生物学和生物统计学等生物数学分支学科内容,系统深入地论述了这些学科包含的确定性(连续时间单种群、离散时间单种群和混合单种群)模型和随机(生灭过程、随机模拟、随机微分和差分)模型,结合自身的研究成果并以单种群模型为主线,阐明了各类单种群模型的发展历史、研究内容和最新研究动态及其广泛应用(模型分析和应用部分)。本书采用 Bayes 统计推断方法全面介绍了各类单种群模型的参数估计问题(模型确定部分)并附有相应的 Matlab 程序。全书系统清晰、结构合理、权威而前沿、注重理论与实际的紧密结合。

本书可供应用数学特别是生物数学、生物统计学、生态学、细胞和分子生物学、药物动力学、生物经济学、流行病动力学、数学建模等专业的教师、研究生以及有关科研人员参考。其中部分内容也可作为有关专业高年级本科生的选修教材。

图书在版编目(CIP)数据

单种群生物动力系统/唐三一,肖燕妮著. —北京:科学出版社,2008
(生物数学丛书;1)

ISBN 978-7-03-021707-3

I. 单… II. ①唐… ②肖… III. 生物数学-动力系统(数学) IV. Q-332

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 056131 号

责任编辑:陈玉琢 杨 然 / 责任校对:陈玉凤

责任印制:赵德静 / 封面设计:王 浩

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

天 时 彩 色 印 刷 有 限 公 司 印 刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008 年 6 月 第 一 版 开本: B5 (720 × 1000)

2008 年 6 月 第 一 次 印 刷 印张: 35 1/2

印数: 1—3 000 字数: 677 000

定 价: 88.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈长虹〉)

《生物数学丛书》序

传统的概念：数学、物理、化学、生物学，人们都认定是独立的学科，然而在 20 世纪后半叶开始，这些学科间的相互渗透、许多边缘性学科的产生，各学科之间的分界已渐渐变得模糊了，学科交叉更有利于各学科的发展，正是在这个时候数学与计算机科学逐渐地形成生物现象建模，模式识别，特别是在分析人类基因组项目这类拥有大量数据的研究中，数学与计算机科学成为必不可少的工具。到今天，生命科学领域中的每一项重要进展，几乎都离不开严密的数学方法和计算机的利用，数学对生命科学的渗透使生物系统的刻画越来越精细，生物系统的数学建模正在演变成生物实验中必不可少的组成部分。

生物数学是生命科学与数学之间的边缘学科，早在 1974 年就被联合国科教文组织的学科分类目录中作为与“生物化学”、“生物物理”等并列的一级学科。“生物数学”是应用数学理论与计算机技术研究生命科学中数量性质、空间结构形式，分析复杂的生物系统的内在特性，揭示在大量生物实验数据中所隐含的生物信息。在众多的生命科学领域，从“系统生态学”、“种群生物学”、“分子生物学”到“人类基因组与蛋白质组即系统生物学”的研究中，生物数学正在发挥巨大的作用，2004 年《science》杂志在线出了一期特辑，刊登了题为“科学下一个浪潮——生物数学”的特辑，其中英国皇家学会院士 Lan Stewart 教授预测，21 世纪最令人兴奋、最有进展的科学领域之一必将是“生物数学”。

回顾“生物数学”我们知道已有近百年的历史：从 1798 年 Malthus 人口增长模型，1908 年遗传学的 Hardy-Weinberg“平衡原理”；1925 年 Volterra 捕食模型，1927 年 Kermack-Mckendrick 传染病模型到今天令人瞩目的“生物信息论”，“生物数学”经历了百年迅速地发展，特别是 20 世纪后半叶，从那时期连续出版的杂志和书籍就足以反映出这个兴旺景象；1973 年左右，国际上许多著名的生物数学杂志相继创刊，其中包括 Math Biosci, J. Math Biol 和 Bull Math Biol；1974 年左右，由 Springer-Verlag 出版社开始出版两套生物数学丛书：Lecture Notes in Biomathematics (二十多年共出书 100 册) 和 Biomathematics (共出书 20 册)；新加坡世界科学出版社正在出版“Book Series in Mathematical Biology and Medicine”丛书。

“丛书”的出版，既反映了当时“生物数学”发展的兴旺，又促进了“生物数学”的发展，加强了同行间的交流，加强了数学家与生物学家的交流，加强了生物数学学科内部不同分支间的交流，方便了对年轻工作者的培养。

从 20 世纪 80 年代初开始，国内对“生物数学”发生兴趣的人越来越多，他（她）

们有来自数学、生物学、医学、农学等多方面的科研工作者和高校教师,并且从这时开始,关于“生物数学”的硕士生、博士生不断培养出来,从事这方面研究、学习的人数之多已居世界之首. 为了加强交流,为了提高我国生物数学的研究水平,我们十分需要有计划、有目的地出版一套“生物数学丛书”,其内容应该包括专著、教材、科普以及译丛,例如:① 生物数学、生物统计教材;② 数学在生物学中的应用方法;③ 生物建模;④ 生物数学的研究生教材;⑤ 生态学中数学模型的研究与使用等.

中国数学会生物数学学会与科学出版社经过很长时间的商讨,促成了“生物数学丛书”的问世,同时也希望得到各界的支持,出好这套丛书,为发展“生物数学”研究,为培养人才作出贡献.

陈兰荪

2008年2月

前 言

生物数学是生物学与数学之间的一门新兴边缘学科,从 20 世纪 20~30 年代的第一次辉煌到 20 世纪中叶生物学与其他学科的交融,特别是数学和计算机技术的进一步发展、在人体和细胞等复杂系统研究方面取得了突破性的进展,使生物数学的研究获得了一次新的飞跃.随着生物数学新的分支“生物信息学”的产生,生命科学成为当今世界科学研究最为引人注目的领域之一.

经过一个世纪的发展,生物数学产生了许多重要的分支学科.比如,研究生态学中种群之间相互作用以及种群与环境之间相互作用的种群动力学;研究传染病发展过程和传播规律的流行病动力学;研究细胞相互作用和细胞生长规律的细胞动力学;研究分子间化学反应的化学反应动力学.另外,微生物培养技术、种群遗传基因频率的变化、病毒入侵、生物进化论规律、人类神经网络、基因调控网络、血药浓度等均可用动力学方法来描述.然而,不管多么复杂的模型都是建立在单种群模型基础之上的.单种群模型是发展和研究多物种相互作用、复杂网络模型以及生命科学领域各类复杂系统的基石.很多单种群模型能够精确地刻画生物现象及其变化发展规律,同时对许多实验和观测数据的完美拟合使其对那些需要应用数学模型来解决问题的科研工作者具有强大的吸引力.由于模型参数生物意义明确、理论背景丰富以及应用的广泛性,单种群模型基本形成了系统的理论框架,而且单种群模型已经广泛应用在人口增长、动植物增长、生物资源管理、害虫综合治理等众多传统领域及其交叉的学科.今天,我们发现单种群模型同样在生物医疗、基因调节、药物设计等许多新兴的生物数学分支领域具有同样广泛的应用.

近年来,国内已经有很多专门的著作介绍生物数学的一些分支,主要集中在种群生态学和流行病动力学两大传统的分支领域,但缺乏具有很强生物背景和综合生物数学众多分支领域的生物数学专门书籍.本书结合著者的研究成果,既反映经典的生物学又体现生物数学最新的研究方法、研究动态和发展趋势以及在各分支学科的应用研究,而且这些基本理论框架大多建立在大学高等数学的基础之上,因此只需具备本科数学基本知识和相关生物学背景就能掌握绝大多数单种群模型的建模思路、研究方法,进而系统掌握生物数学在现代生命科学各分支领域中的广泛应用.相信读者既能快速进入上述生物数学分支学科的理论及其应用研究又能体验生物数学的精髓.

基于以上因素和我们多年来的研究经历,全书以单种群生物动力学模型为主旨,全面、系统地介绍各类单种群模型的建立原理、分析方法、应用领域及其参数

估计和模型确定等(图 0.1), 其中也融进著者在生物数学各领域的最新研究成果, 并提出可能的发展方向.

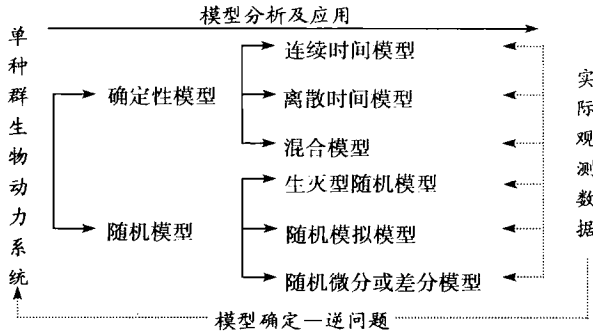


图 0.1 单种群生物模型的基本分类和研究的主要方向

全书内容共分十章三大部分(图 0.2). 第一章首先介绍单种群模型的发展历史、应用领域和在生物数学中的地位; 然后系统介绍建立单种群模型的三个一般性原理(指数增长、种内合作和种间竞争), 列出几类主要的单种群模型, 并根据建立 Logistic 增长模型的基本假设提出了单种群模型发展的八个原理; 最后给出了后面章节常用到的主要定义、定理和记号.

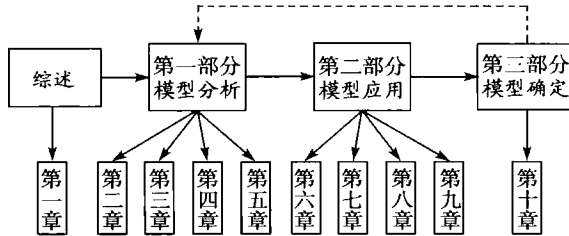


图 0.2 书中各章之间的相互关系

第一部分(模型分析)共有四章, 全面、系统地介绍单种群确定性连续模型、离散模型、脉冲模型以及这三类模型相应的随机模型, 重点介绍模型的建立、发展和研究的主要方法. 对每一类模型, 都从熟知的 Malthus 人口模型和 Logistic 增长方程出发, 根据模型发展的基本原理, 逐步介绍自治模型、非自治模型、时滞模型、年龄结构和阶段结构模型及其他研究方向, 理论上主要研究这些模型的解析求解公式、平衡态的局部和全局稳定性、周期系统周期解的存在性和稳定性、系统的持续生存性、分支分析等.

第二部分(模型应用)共有四章, 系统介绍单种群模型在众多生物数学分支领域的广泛应用, 这其中既有传统的领域(如渔业资源最优管理、害虫综合治理、药

物设计、流行病预防控制), 也有当今最为热门的研究领域 (如细胞增长调节、基因调控网络模型等), 对每一类应用问题我们首先讨论相关的生物背景、模型的引入, 从而把一个生物问题转化为一个数学问题, 再通过用数学模型的分析获得的理论知识来回答具体的生物问题, 在每一类应用中都融入了我们最新的研究成果, 便于读者体验由生物学、数学和计算机科学等多学科交叉形成的生物数学的惊人进展和更为广阔的研究空间。

第三部分 (模型确定), 介绍了 Bayes 统计推断的基本原理以及 Bayes 线性回归模型中参数估计的基本方法, 重点介绍 MCMC 方法中两种重要的随机取样方法 (Gibbs 取样和 Metropolis-Hastings 算法) 在估计各类单种群模型参数中的广泛应用, 结合实际观测数据和详细的 Matlab 程序, 系统介绍如何确定离散、连续单种群模型中的各种参数, 并介绍了这些方法在基因表达数据分析中的应用。

本书旨在向读者介绍生物数学模型发展的一般性原理、理论研究方法和在众多分支领域的应用研究, 为大家迅速了解生物数学的本质提供素材, 为致力于生物数学研究的读者提供一个掌握研究方法的平台, 从单种群模型为切入点, 既能使初学者快速进入生物数学的各研究领域, 又能使本学科科研工作者接触更多、更新的前沿课题, 你将读到的这本《单种群生物动力系统》就是因这种独特的目地而构思成书的, 整个主题的选择是深思熟虑的但又不能包罗万象, 对于那些希望了解更多生物数学的分支领域或更深入地研究而在本书中又没有包含的读者, 我们深表歉意, 同时也希望读者在读完本书后得到启发, 从而走上生物数学研究的征途。

对中国科学院数学与系统科学研究院研究员、中国生物数学学会主任委员、两位作者共同的博士导师陈兰荪先生表示感谢, 谨以此书献给陈老师 70 华诞并表示衷心祝愿, 同时也借此机会感谢两位作者共同的硕士导师陕西师范大学的陈菊芳教授, 正是两位陈老师引导我们进入了生物数学的殿堂。

感谢那些在本书完成过程中提供有益意见的同事和同学: 刘志军、梁菊花、杨江丽、赵婷婷、高伟和唐光耀, 感谢英国 Warwick 大学系统生物中心的 David A. Rand 教授为我们提供了最后一章的基因表达数据, 谭远顺博士仔细地阅读了初稿的大部分内容, 并提出了很多有用的建议, 在此谨表示由衷的感谢, 作者衷心感谢科学出版社的陈玉琢编辑为本书出版付出了辛勤劳动。

由于作者水平有限, 书中难免有错误和不妥之处, 所引用的结果和文献也会有所遗漏, 希望广大读者批评指正。

唐三一 肖燕妮

2008 年于西安

目 录

《生物数学丛书》序

前言

第一章 单种群模型综述	1
§1.1 单种群模型——生物数学的基石	2
§1.2 单种群模型建立的一般性原理	6
§1.3 单种群生物模型及其分类	12
§1.4 单种群模型发展的基本原理	16
§1.5 单种群模型研究的主要问题	24
§1.6 数学背景知识	26

第一部分 模型分析

第二章 连续时间单种群模型	33
§2.1 Malthus 人口模型	33
§2.2 Logistic 增长模型	34
§2.3 非自治单种群模型	43
§2.4 单种群时滞模型	57
§2.5 单种群年龄结构和阶段结构模型	69
§2.6 单种群模型的其他研究方向	83
§2.7 结论	85
第三章 离散时间单种群模型	86
§3.1 离散 Malthus 和 Beverton-Holt 模型	86
§3.2 局部稳定性分析——解析方法和图解法	91
§3.3 离散系统的多点环或周期点环	94
§3.4 分叉、混沌和 Lyapunov 指数	97
§3.5 一般系统的全局稳定性	101
§3.6 非自治单种群模型	108
§3.7 单种群时滞模型	120
§3.8 单种群年龄结构和阶段结构模型	131
§3.9 单种群模型其他研究方向	137

§3.10 结论	140
第四章 单种群脉冲微分和差分模型	142
§4.1 脉冲微分和差分方程概要	144
§4.2 具有脉冲效应的连续单种群模型	146
§4.3 具有脉冲式生育的单种群阶段结构模型	167
§4.4 具有脉冲的单种群离散模型	191
§4.5 具有脉冲的单种群时滞模型	204
§4.6 结论	213
第五章 单种群随机模型	215
§5.1 确定性与随机模型	215
§5.2 Poisson 过程和 Markov 链	216
§5.3 单种群增长的线性生灭过程	219
§5.4 具有 Logistic 增长的生灭过程	235
§5.5 生灭过程的随机模拟方法	242
§5.6 单种群随机微分和差分方程模型	244
§5.7 结论	257

第二部分 模型应用

第六章 生物资源管理和综合害虫控制	261
§6.1 产量模型与最优收获策略	261
§6.2 非自治连续、离散、脉冲单种群最优收获策略	269
§6.3 季节性收获对阶段结构渔业模型的影响	288
§6.4 渔业资源管理的生物经济学模型	300
§6.5 渔业资源管理中的离散生物经济学模型	307
§6.6 综合害虫治理和生物经济学模型	310
§6.7 结论	322
第七章 药物动力学——单室模型	324
§7.1 药物动力学基本概念	324
§7.2 药物动力学的速率过程	326
§7.3 单房室模型的解析解	330
§7.4 具有治疗窗口的单室模型	345
§7.5 药效学与病原体动力学	351
§7.6 结论	354

第八章 传染病动力学——SIR 模型	356
§8.1 传染病动力学综述	356
§8.2 连续 SIR 传染病模型	358
§8.3 离散 SIR 传染病模型	367
§8.4 脉冲 SIR 传染病模型	369
§8.5 随机 SIR 传染病模型	394
§8.6 网络 SIR 传染病模型	398
§8.7 结论	411
第九章 基因调控网络模型	412
§9.1 分子生物学的中心法则	412
§9.2 基因调控网络的基序和模块	414
§9.3 Boolean 网络模型	416
§9.4 微分方程模型	420
§9.5 混合模型	436
§9.6 随机模型	442
§9.7 空间模型	446
§9.8 结论	451
第三部分 模型确定	
第十章 Bayes 统计推断和单种群模型确定	455
§10.1 Bayes 统计推断综述	455
§10.2 Gibbs 取样	468
§10.3 Metropolis-Hastings 算法 (MH 算法)	479
§10.4 基于 Hessian 矩阵的 MH 算法	495
§10.5 Bayes 因子与模型选择	498
§10.6 随机离散单种群模型参数估计	500
§10.7 随机桥与稀疏数据处理	501
§10.8 随机连续单种群模型参数估计	509
§10.9 基因调控网络拓扑结构重构	522
§10.10 结论	528
参考文献	529

第一章 单种群模型综述

生物数学是生物学与数学之间的一门新兴边缘学科,它不仅用数学方法研究和解决生物学问题,也对与生物学有关的数学方法进行深入的理论研究.数学模型能定量地描述生物现象,一个复杂的生物学问题借助数学模型能转变成一个数学问题,通过对数学模型的逻辑推理、求解和运算,通过获得的理论知识来对生命或非生命现象进行研究.比如,描述生物种群增长的连续 Logistic 方程和离散 Beverton-Holt 模型,就能够比较精确地刻画一些群增长变化的规律;单种群模型对渔业资源的评估,特别是渔业资源的分布、存储水平、开发和利用提供了理论指导和参考价值;通过研究描述两个种群捕食与被捕食关系的 Lotka-Volterra 方程,从理论上说明农药的滥用,在毒杀害虫的同时也杀死了害虫的天敌,从而常常导致害虫更猖獗地发生;连续时滞 Logistic 模型、Nicholson 时滞模型以及离散时滞模型都能较为准确地预测和拟合 Nicholson 关于大苍蝇的实验数据等^[335, 336]. 这些事实说明了生物数学在其经典研究领域(种群动力学、农业和生态学等)的广泛应用.

近年来,生物学与其他的学科如数学、物理和化学等的交融使其重新焕发了青春.生物学家们吸收各个学科的研究成果及技术,特别是统计学和计算机科学的最新研究成果,开始了分子层面的研究.利用数学模型研究癌细胞和细菌的增长、血药浓度、基因调控等细胞和分子生物学、医学特别是生命科学中萌发的数学问题,使生物数学获得一次新的飞跃.研究对象不再是宏观的有机物或群体,而是微观意义即分子水平下的细胞群体.随之生物数学新的分支“生物信息学”应运而生,并成为当今生物数学最炙手可热的研究领域之一.数学在生物学中的应用研究不仅深入到种群动力系统、流行病动力系统、数量遗传学等生物数学最为经典的领域,也深入到细胞和分子生物学等生命科学的各个研究领域,因此系统介绍生物数学的各个研究领域及其研究方法是十分必要的.

建立模型的本质是反映种群随时间的发展变化规律,因此模型的变量可以是种群的密度、数量或其他因子如收获率等.种群(population)是在一定空间范围内同时生活着的同种个体的集群.例如,同一鱼塘内的草鱼或同一树林内的杨树.当用 population 一词专指种群的数量或密度时,则视具体物种的不同而有人口、兽口和虫口等名称,相应的模型分别称为人口模型、兽口模型和虫口模型等.生物学中的种群是指一切可能交配并繁殖的同种个体的集群.该定义主要源于对昆虫、鱼、鸟和兽等有性生殖动物的研究,该定义不适用于无性生殖的生物,如植物、细菌等,然而本书的主要目的是利用数学模型研究各种生物个体增长变化规律.因此,本书

中种群的概念是广义的,它既可以是宏观的生物体如人口、兽口、昆虫等,也可以是微观的生物体如细菌、细胞和基因等。

本书旨在向读者详细阐述单种群生物动力系统的模型建立及其理论研究、模型的广泛应用、模型确定(逆问题或参数估计)和模型选择,并系统讨论单种群模型在种群增长、生物资源管理、细胞和分子生物学、生物医学、药物动力学、药效学和生物统计学等学科中的广泛应用。为了深入探讨和研究单种群生物动力系统的基本理论及其广泛应用,首先需要解决的核心问题包括:是否存在建立单种群模型的一般性原理?改进单种群模型的基本原则是什么?根据实际数据,如何建立、发展并选择适当的单种群模型?如果对这些问题的基本了解,有助于我们深刻理解和领会单种群模型发展的思路(建立模型—模型求解—模型细化),以及这一思路在解决实际问题中的重要应用价值,从而达到全面、系统地了解生物数学本质的目的,并使读者能够真正掌握生物数学的核心思想。

§1.1 单种群模型——生物数学的基石

自然中任何种群都不是孤立的,而是与生物群落中其他种群密切相关的。因此严格地说,单种群(single population)只在实验室才有可能存在。也就是说,任何一个复杂的生态系统都是由多个种群相互作用而形成的复杂网络。比如,种内种间竞争、种内种间合作、种间捕食与被捕食、种内自相残食等。但由于单种群是组成整个生态系统的基本单元,单种群模型的建立和理论分析能够帮助我们了解复杂模型的整体结构,为分析复杂模型动态行为一般规律提供可能。具体来说,本书集中讨论单种群模型主要是基于以下几个方面的考虑。

1. 单种群模型预测的动态行为与大量的实验和观测数据吻合

长期的实验证明,大多数单种群模型由于其形式简单、参数容易确定、对大量实际数据都能完美地拟合,因而受到了实验生物学家的青睐。图 1.1.1 中给出了四组不同的实验数据和相应的模型模拟值。图 1.1.1 中, (a) 美国从 1800 年到 1860 年每 10 年一次的人口统计数据,利用连续的 Malthus 人口模型 $\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$ 拟合该数据发现二者重合得非常完美,其中参数 $r = 0.297$; (b) 瑞典渔业部门从 1983 年到 2003 年鳗鱼年产量的统计数据^[232],利用随机 Beverton-Holt 模型

$$N_{t+1} = \frac{aN_t}{1 + (bN_t)^4} \exp(\epsilon_t)$$

拟合统计数据,其中参数 $a = 1.96789$, $b = 0.0048$, $\epsilon_t \sim N(0, 0.1^2)$, $N(0, 0.1^2)$ 是均值为零方差为 0.1 的正态分布,图 1.1.1(b) 给出了一次随机取样的模拟数值; (c)、(d)

Gause 关于 *Paramecium caudatum* 和 *Paramecium aurelia* 的实验数据^[154], 利用连续 Logistic 模型

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$$

模拟数据, 其中参数: (c) $r = 0.661952, K = 202.5$; (d) $r = 0.791554, K = 542.9336$.

从图 1.1.1 中不难看出, 单种群模型的确对许多实验统计数据拟合得非常好. 但值得注意的是, 若单种群模型不能完美地拟合实验数据, 则应考虑环境的随机波动、种内种间的相互作用等因素的影响 [图 1.1.1(c) 和 (d)].

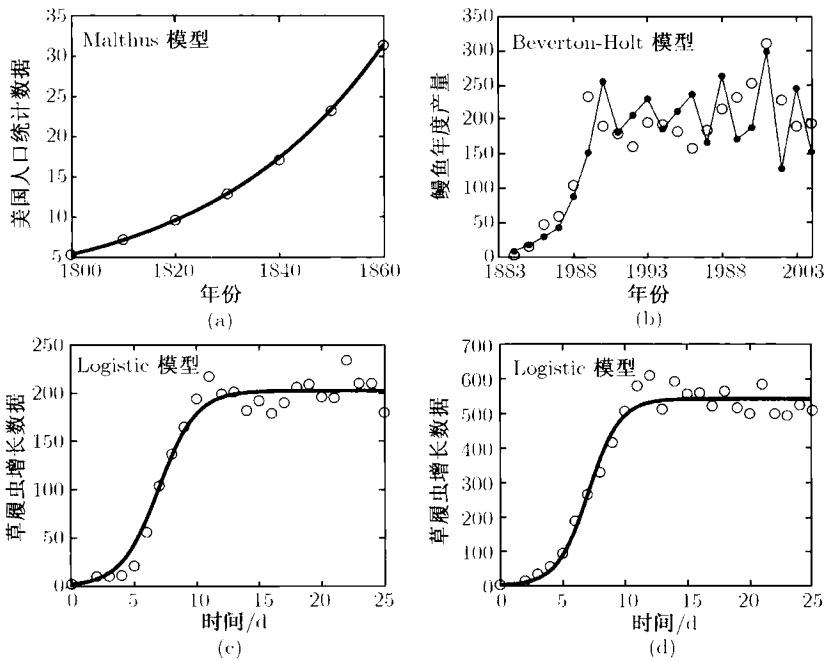


图 1.1.1 四组统计数据及其模型模拟结果

(a) 美国从 1800 年到 1860 年人口统计数据 and Malthus 人口模型模拟数据, 其中连续曲线为模型模拟的数值解, \circ 为实际统计数据; (b) 从 1883 年到 2003 年瑞典渔业部门鲑鱼年产量的统计数据和离散随机 Beverton-Holt 模型模拟数据, \circ 为实际统计数据, \bullet 为模拟数据; (c)~(d) Gause 实验数据和连续 Logistic 模型模拟数据, 其中连续曲线为模型模拟的数值解, \circ 为实际统计数据

Logistic 方程最早于 1838 年由比利时学者 Verhulst 提出, 但直到 1920 年 Pearl 的工作后才引起生态学家的广泛重视^[354], 并相继在草履虫、酵母菌、果蝇等许多具有简单生活史的生物在实验培养中证实 S 形增长 [图 1.1.1(c)~(d)]; 在海岛或新栖息地也具有 Logistic 增长的例证, 如环颈雉 (*Phasianus colchicus*) 和驯鹿 (*Bangifer*

farandus); 一些增长迅速的小型动物在适宜的季节同样有 Logistic 增长的记录. 因此, 一些学者甚至将 Logistic 增长视为生物种群增长的普遍形式. 这一点将在后面章节的介绍和研究中得到体现.

May 在 1976 年利用简单的 Logistic 时滞模型模拟 Nicholson 关于大苍蝇的实验数据, 发现当时滞 τ 和种群的内禀增长率 r 满足 $r\tau = 2$ 时数值结果与实验数据拟合最好^[316]. Readshaw 和 Cuff 在 1980 年利用了一个非常简单的时滞差分方程来模拟著名的 Nicholson 实验关于大苍蝇的三组不同的数据^[335, 336, 337], 并给出了数值模拟曲线和相应实验数据之间的关系, 结论显示: 如果不考虑随机因素对种群数量波动的影响, 简单的时滞差分模型也很好拟合了实验数据.

单种群模型对许多经典数据 (如 Gause 和 Nicholson 的实验数据) 的完美拟合, 使得生物数学从一开始就受到生物学家和数学家的广泛关注. 可以说, 单种群模型之所以受到重视与它能准确刻画和描述各种实验观测数据密不可分. 因此, 了解生物数学的本质和掌握生物的精髓就不得不全面了解单种群模型及其理论研究在生物学和其他学科中的应用研究.

2. 单种群模型是生物数学模型的基石

对任意生物现象的模拟过程都是在一定的假设基础上先得到各个研究对象自身的生长规律, 然后再考虑环境因素和其他对象对其的影响作用, 进而建立相应的生物动力系统. 因此, 任何的数学模型都是建立在单种群模型的基础之上的. 自从 Verhulst 在 1838 年提出 Logistic 模型后, 经过 1920 年 Pearl 的工作后, 如今 Logistic 模型已经在众多的领域中得到非常广泛的理论和应用研究. 特别是由于其形式简单、模型参数生物意义明确、动态行为清晰明了等特性, 使其在生态学、生物资源管理、细胞和分子生物学、生命科学、医学、生物统计学等众多领域具有非常重要的应用.

从理论研究涉及的数学领域来划分, 生物数学模型包括基于微分方程的连续模型、基于差分方程的离散模型、基于脉冲微分方程的脉冲或混合模型、基于随机过程的生灭模型、基于随机微分方程的随机模型以及基于随机模拟的随机模拟模型等. 理论知识涉及各类方程 (微分方程、差分方程、泛函微分方程、偏微分方程、脉冲微分方程) 的稳定性和定性理论、随机过程和 Markov 链的基本理论、随机微分方程以及随机模拟的基本理论等. 各类单种群模型因形式简单, 得到了系统深入地研究.

下面以 May 在 1976 年对离散 Ricker 模型详细的动力学分析为例说明单种群模型理论研究的系统性^[314] (在第三章将给出相应模型的动力学行为分析). 离散 Ricker 模型与连续 Logistic 模型一样具有两个参数即 r 和 K , 其动力学行为由参数 r 确定, 主要结果参考表 1.1.1. 为了分析离散 Ricker 模型并得到表 1.1.1 中的参数

范围,我们将系统介绍离散差分方程正平衡态的局部稳定性分析方法,其中包括线性稳定性分析和图解法(蛛网模型)、分析正平衡态全局稳定性的 Lyapunov 函数法和定性方法、多点环存在和稳定性分析到倍周期分叉、刻画混沌解存在的重要指标 Lyapunov 指数、相应时滞模型平衡态局部和全局稳定性分析等.由此可以看出,对单种群模型的理论研究已经形成了完整而系统的理论框架.因此通过对各类与单种群模型有关的理论分析方法的系统介绍,能够使读者快速而深入地了解数学各分支学科在生物数学中的广泛应用,为进一步深入研究生物数学奠定基础.

表 1.1.1 种群模型参数取值范围与种群波动的关系

定性行为	参数 r 的取值范围
全局稳定平衡态	$0 < r < 2$
稳定两点环	$2 < r < 2.526$
稳定四点环	$2.526 < r < 2.656$
稳定八点环和倍周期分叉	$2.656 < r < 2.692$
混沌解出现	$r > 2.692$

尽管如此,关于单种群模型自身也仍然还有许多未被解决的公开问题,需要我们做进一步深入研究.比如,关于时滞 Logistic 模型全局稳定著名的 Wright 猜想^[262];一般时滞单种群模型的全局稳定性研究和复杂动力学行为的讨论仍是现如今十分活跃的研究方向之一;自治或状态依赖脉冲单种群模型的定性理论研究同样存在很多问题需要进一步探讨;各类单种群模型关于生物资源最优管理的比较研究有待深入研究;单种群模型确定、模型选择和参数估计是当今炙手可热的研究领域,本书最后一章将深入讨论这个问题.

3. 能让读者快速进入生物数学的研究领域和体验生物数学的精髓

生物数学模型或生物动力系统能够表现和刻画真实的生物现象并能定量地描述生命物质运动过程的一门学科.数学模型建立了数学与生物学之间的联系,把一个生物问题转化为一个数学问题,这样便于充分利用现有的数学理论知识对模型进行分析,通过分析结果反过来解释和认识各种生物现象.经过一个世纪的发展,生物数学产生了许多分支学科.比如,研究细胞相互作用和细胞生长规律的细胞动力学、研究分子间的化学反应的化学反应动力学、研究生态学中种群与环境相互作用以及种群之间相互作用的种群动力学.另外,微生物培养技术、种群遗传基因频率的变化、传染病的传染规律、生物进化论规律、人类神经网络、基因调控网络、血药浓度等均可用动力学方法来描述.具体的分支学科如此众多,各学科相应的研究方法更是灵活多样.在短时间深入生物数学领域、掌握其基本的研究方法并非易事,然而,不管多么复杂的模型都是建立在单种群模型基础之上的,因此系统学习单种群模型、掌握其在不同领域的应用研究方法可使读者更快地深入到生物数学

理论及其应用研究中去。

单种群模型的建模思想简洁明了,一般仅仅考虑研究对象本身的增长规律,忽略其他种群对其生长的影响,因此建立的数学模型相对简单(维数较低),这就使深入而细致的理论研究成为可能。一般而言,经典的稳定性和定性理论即可对模型进行全局分析,并得到较为丰富完整的理论结果。而且单种群模型所涉及的参数较少,拟合实验观测数据便可得到模型的参数,并且模型参数生物意义明确,理论背景丰富以及应用广泛,使其基本形成了系统的理论框架。更重要的是这些基本理论框架大多建立在大学高等数学的基础之上,几乎只需具备本科数学基本知识和相关生物学背景就能掌握绝大多数单种群模型的建模思路、研究方法。进而系统掌握生物学在现代生命科学各分支中的广泛应用。所以,掌握单种群模型的建模方法、分析技巧能让读者快速进入生物数学的研究领域和体验生物数学的精髓。

总之,生物数学在渔业、农业、林业、医学、环境科学、生命科学、细胞和分子生物学等方面的应用,已经成为人类从事生产实践和推动科学研究的工具和手段。一方面,数学的渗透使生物学的研究从定性的、描述性的水平提高到定量的、精确的、探索规律的高水平;另一方面,数学在生物学中的应用,也促使数学不断向前发展。在生物数学的探索与研究过程中提出了许多新的数学问题,正吸引着数学家将数学理论与生物应用联系得更加紧密。数学与生物学是相互促进、共同发展、相得益彰的关系。因此,全面、系统地了解生物数学,特别是掌握数学、生物学、计算机科学等学科的交叉研究是势在必行的,而生物数学中最基本的单种群模型因为形式简单、分析方法灵活多样、涉及的学科领域众多,得到的理论结果相对完善,这为我们系统地介绍生物数学的精髓提供了可能,也为全面学习和快速掌握生物数学研究方法提供了平台。

§1.2 单种群模型建立的一般性原理^[43]

衡量一个模型是否完美的标准是看该模型是否是最一般化、最真实、最实用和最简单。然而,在实际应用中,增加任何一个标准都会降低其他的标准。也就是说,这些标准是相互制约的。为了使一个模型是有用的,并且是成功的,我们认为一个好的单种群模型应该满足:① 准确地刻画自然现象并与实验数据相吻合;② 帮助理解未知的种群动态行为;③ 能够自然地得到推广和改进并能考虑更复杂的种内相互作用。本着以上三个基本标准,本节首先从生物学的角度介绍建立单种群模型的几个基本原理。

1. 原理一:指数增长

Malthus 人口模型是最早用来预测人口增长变化规律的,它所预测的种群通常成指数方式增长或递减。实际上,自然界中很多物种或个体都是以指数或几何级数