

数学生态学模型 与研究方法

陈 兰 荪 著

科学出版社

数 学 生 态 学 模 型 与 研 究 方 法

陈 兰 荪 著

科 学 出 版 社

1 9 8 8

内 容 简 介

数学生态学是用数学模型来描述生物的生存与环境关系的学科。本书着重阐述生态学模型的建立和各种模型的研究方法。书中介绍了最近几年国内外的主要研究成果和需要进一步探讨的课题。本书所用到的常微分方程的基本方法已列入书末的附录之中，附录中对常微分方程基本理论的介绍采用了比较通俗的方法，便于生态学工作者理解本书的内容。

读者对象为大学数学系、生物系和农、林、医有关科系的学生、研究生、教师和有关的科技工作者。

数学生态学模型与研究方法

陈 兰 荪 著

责任编辑 吕 虹 张鸿林

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 9 月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1988 年 9 月第一次印刷 印张：12 7/8

印数：0001—2,750 字数：294,000

ISBN 7-03-000497-3/O · 133

定 价： 4.90 元

前 言

近几十年来生命科学得到很大的发展，与生命科学相联系的一系列边缘学科相继产生，象生物化学、生物物理和生物经济学，等等。生物数学是其中最为年轻的边缘学科之一。1974年，联合国教科文组织已把生物数学作为独立学科编入目录中，而且近十几年来生物数学的发展更为迅速。

数学生态学是生物数学中最为基础的分支，它发展得比较早，也比较成熟。本书将以数学生态学为主题，向读者详细地介绍生物数学的这一侧面。

所谓生态学，众所周知，是“研究生物生存与环境的关系的科学”。所谓数学生态学，即用数学模型来描述生物的生存与环境的关系，并利用数学的方法（理论或计算）来进行研究，以使一些生态现象得到解释和控制。

本书共四章。为了使读者对生态学模型的建立和要研究的问题有个系统的了解，我们在第一章先集中介绍各种生态学模型的推导和问题，以后三章分别介绍各种模型的研究方法和基本理论，最后我们把书中所用到的基本的常微分方程方法列入附录之中。为了使生态学工作者能了解本书的主要内容，在附录中对常微分方程基本理论的介绍，我们采用了比较通俗的方法，而没有采用数学上严格化和抽象化的方法。

由于我们所研究的对象是种群的密度或个数的变化规律，因而全书所涉及的常微分方程的解都是指正的解，所谓的全局稳定性都是指在整个正的象限内的稳定性，这点书中不再一一说明。

本书已被一些高等学校作为生物数学专业或常微分方程专业研究生的选修课教材。本书在作为教材时，带有*的章节可以省去，甚至可以省去得更多。而作为生物系研究生教材时，除第一章外，其他各章均只要选用前面两节的内容就够了。

广西师范大学江佑霖同志为本书整理了大部分的稿件，并作了有益的修改，作者十分感谢。

因为生物数学是一新兴的学科，近年来发展十分迅速，所以这方面的论文十分可观，无法做到全面地介绍，因此本书只能介绍其基本的、主要的部分，并以介绍生态学中的数学模型和主要研究方法为主，而不把所有结论一一罗列，仅以参考文献作为补充。另一方面，由于时间和能力所限，本书可能会出现错误和重要的遗漏，请读者不吝指教为感。

目 录

第一章 生态学数学模型的导入和问题	1
§ 1 单种群模型(种内竞争理论)	1
§ 2 两种群模型	11
§ 3 三个种群或多个种群所组成的群落生态系统的数学模型	34
第二章 单种群模型的研究	58
§ 1 连续时间单种群模型的研究	58
§ 2 具有时滞的单种群模型的稳定性	72
§ 3 离散时间单种群模型的稳定性、周期现象与浑沌现象	78
§ 4* 单种群反应扩散模型平衡解的稳定性	121
第三章 两种群互相作用的模型的研究	129
§ 1 Lotka-Volterra 模型的全局稳定性	129
§ 2 具功能性反应的两种群的捕食与被捕食模型的全局稳定性和极限环	139
§ 3 Kolmogorov 定理及其推广	174
§ 4 具常数收获率的捕食与被捕食模型的定性分析	199
§ 5* 具有时滞的两种群互相作用模型的稳定性	232
§ 6* 两种群的离散时间模型的研究	259
§ 7* 具时滞的差分方程的全局稳定性	265
第四章 复杂生态系统的研究	274
§ 1 复杂生态系统的稳定性	274
§ 2 复杂生态系统的扇形稳定性	284
§ 3 复杂生态系统的持久性与绝灭性	297
§ 4 三种群模型的稳定性, 空间周期解的存在性与浑沌现象	310

§ 5 具时滞的复杂生态系统的稳定性与极限环	353
附录.....	376
参考文献.....	401

第一章 生态学数学模型的导人和问题

§1 单种群模型(种内竞争理论)

1.1 序

在用数学模型研究生态系统时,为了更好地掌握一般原理,我们从一个单种群模型开始研究是很有必要的。这种单种群模型只有在实验室里才能作出逼真的模拟,而在自然界中,真正单一的种群即使有,也是很少的。生态学中把生物分成:个体—种群—群落—生物圈(或生态圈)的层次,一般来说每一种群在生物圈中必属于某一层,例如人们常说的“大鱼吃小鱼,小鱼吃虾米”,这里的大鱼,小鱼,虾米分别属于某一层。每一个种群都有:(1)低一层次(营养层次)的种群,即它们的食物供应者,例如上例中的虾米,就是小鱼种群的低一层次的种群;(2)同一层次的种群,即利用资源的竞争者,例如上例中各种类的小鱼种群;(3)高一层次的种群,即它们的捕食者,例如上例中的大鱼种群,即为小鱼种群的捕食者。当然,每个种群的发展还要受自然环境中各种因素的影响。

在研究自然界的单一种群时,则可以把各层次种群的影响以及物理环境的影响,都归结到单种群模型的参数中,即把它们概括为某种“内禀增长率”,“容纳量”等等,使得问题简化,在生态模型中,常有两种情况:

(1) 生命长,世代重叠并且数量很大的种群,常常可近似地用连续过程来描述,通常表为微分方程。

(2) 生命短, 世代不重叠的种群, 或者虽然是生命长, 世代重叠的种群, 但在其数量比较少时, 均常用不连续过程来描述, 通常表为差分方程。

1.2 Logistic 方程

非密度制约 (density independent) 方程。

1945 年 Crombic 作了一个人工饲养小谷虫的实验, 在 10 克麦粒中养一对甲虫 (小谷虫), 每星期将麦粒过筛一次, 又将新鲜麦粒补足到 10 克, 这一程序可使食物资源大致不变, 每两星期数一次活的成虫的个数, 则得到一条曲线如图 1.1 所示。

如果种群的增长可以被认为是一个连续过程, 就能够用简单的微分方程引出种群变化的数学模型。设 $N(t)$ 为时刻 t 时种群 (甲虫) 的数量, 那么种群的瞬时增长率 $dN(t)/dt$ 可以由下式得出

$$dN(t)/dt = r_m N(t), \quad (1.1)$$

这里 r_m 为种群的内在自然增长率 (intrinsic rate of natural increase), 其值等于出生率减去死亡率。如果在时间 $t = 0$ 时种群的数目为 N_0 , 则 (1.1) 的解为

$$N(t) = N_0 \exp(r_m t). \quad (1.2)$$

小谷虫的 Crombic 实验与此是相符合的, 方程 (1.1) 即为非密度制约的 Logistic 方程, 这里假定增长率 r_m 始终是一个常数。由 (1.2) 可以看出, 当 $t \rightarrow \infty$ 时有 $N(t) \rightarrow \infty$, 这显然是与实际情况不相符的, 也就是说 (1.2) 可以在短时间内与实验吻合, 而为了使 (1.2) 在长时间的情况下与实验相一致, 则方程 (1.1) 必须进行修正。

(2) 密度制约 (density dependence) 方程。

1938 年 Verhulst-Pearl 认为实际增长率不是内在增长

率,而是在一定的环境中,种群的增长总存在一个上限 K ,当种群的数量(或密度) $N(t)$ 逐渐向着它的上限 K 值上升时,实际增长率就要逐渐地减少,因而提出被人们称为 Verhulst-Pearl 方程

$$dN/dt = r_m N(K - N)/K, \quad (1.3)$$

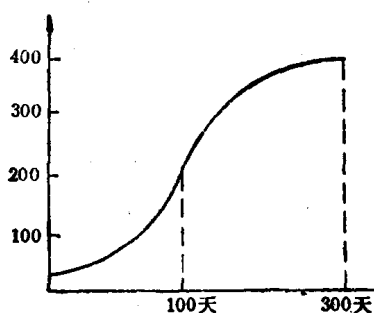


图 1.1

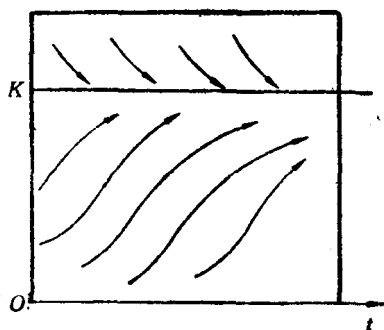


图 1.2

其中 K 称为负载容量 (carrying capacity), 也称为容纳量. 这时实际增长率为 $r = r_m(K - N)/K$, 当种群数值达到 K 值时, $r \rightarrow 0$ (出生率=死亡率). 这说明增长率 r 与种群密度之间为反比的关系, 当密度增大时增长率则下降, 生态学家称之为对增长率的密度制约效应. 如果设当 $t = 0$ 时种群密度为 N_0 即 $N(0) = N_0$, 则 (1.3) 的解为

$$N(t) = K / \left[1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1 \right) \exp(-r_m t) \right]. \quad (1.4)$$

(1.3) 积分曲线如图 1.2 所示, 有一个全局稳定的平衡位置 $N = K$. 实验证明方程 (1.3) 比 (1.1) 更接近于实际, 但是方程 (1.3) 仍有缺点, 即没有考虑到种群的年龄分布, 对于寿命长的, 世代重叠多的种群, 用此方程描述仍会产生很大的偏差. 只有低级的动物, 例如细菌, 酵母或浮游藻类才与之比较吻合, 用于人口问题偏差就很大. 从方程来说, 人们认为偏差

的产生是由于对密度制约效应的线性化假设所致, 我们把方程 (1.3) 写为

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

这里的 r 即前面的 r_m . 上式右端是 $N(t)$ 的线性函数, 若更为接近实际情况, 则应该用非线性密度制约函数, 即方程应写为

$$\frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = r - f(N),$$

或者

$$\frac{dN}{dt} = NF(N). \quad (1.5)$$

这就是单种群的一般模型(人们也称(1.3)为 Logistic 模型). 对于单种群模型, 我们要研究的问题有两个:

首先是平衡位置和稳定性问题, 对于 Logistic 模型 (1.3), 从图 1.2 可以看出有唯一的全局稳定的平衡位置 $N=K$, 也就是说种群的数值在受到干扰后, 经过一定的时间 T_R 还将恢复到平衡状态, 一般说来, 干扰的大小会影响 T_R 的大小, 但从数量级来说大致是不变的, 这个时间称为特征返回时间. 对应于不同的方程 (1.5), 其特征返回时间 T_R 是什么? 这是我们所要研究的另一个问题, 关于方程 (1.3), May 等^[1] 得到 $T_R \sim \frac{1}{r_m}$.

1.3 开发了的单种群模型 (exploited single-species models)

模型 (1.3), (1.5) 是描述种群在自然环境下增长的规律的模型, 这些种群没有受到人类的开发. 例如在渔业中, 方程 (1.5) 只描述鱼在自然环境下生长的情况, 没有考虑到人类的捕捞, 如果把人类的捕捞因素考虑进去, 则模型就要作相应的修改 (以下记 $\dot{\cdot} \equiv \frac{d}{dt}$):

(1) 具常数收获率的单种群模型

$$\dot{N} = NF(N) - h, \quad (1.6)$$

其中 h 为常数, 是收获率. 例如养鱼, 在一个自然区域中养鱼, 而每年 (单位时间内) 规定捕捞 h 条鱼, 则可用型如 (1.6) 的模型来描述鱼类的生长情况. 如果 h 不是常数, 而是与 N 成比例的数量, 则有模型

$$\dot{N} = NF(N) - hN. \quad (1.7)$$

这种模型也常常用来描述用农药来灭害虫的效果, 其中 N 表示害虫的密度, 而 h 表示喷洒农药的药量, 显然单位时间中杀死害虫的数量与害虫的密度成正比. 如果收获率与时间有关, 则有

(2) 具时变收获率的单种群模型

$$\dot{N} = NF(N) - u(t), \quad (1.8)$$

或

$$\dot{N} = NF(N) - u(t)N. \quad (1.9)$$

对于方程 (1.6) — (1.9) 除了要研究它们的平衡位置及其大范围稳定性和特征返回时间外, 还有一些具体的问题需要研究. 例如使用农药来除害虫, 我们用 (1.9) 来描述害虫的密度的变化, 这里使用的农药量是随时间而变化的. 在农业上常常要求在规定的时间内, 使害虫的密度下降到不损坏农作物生长的数量, 而且要求使用的农药尽量少, 写成数学问题即

状态方程: $\dot{N} = NF(N) - u(t)N,$

初值: $N(t_0) = N_0,$

条件: $0 \leq u(t) \leq b,$

终点: $N(T) = 1,$

目标: $\min \int_0^T [CN(t) + u(t)] dt. \quad (1.10)$

也就是说在允许控制中找出最优控制, 使得目标函数值达到

最小, 这里 C 是常数, $u(t)$ 是喷洒农药量, $N(t)$ 是害虫密度.

在渔业生产中也提出类似的有趣的问题. 我们知道, 并不是在一年中把鱼都捕捞干净, 鱼的产量最高, 而是要考虑怎样控制每年的捕鱼量, 才能有利于鱼的繁殖, 使得在一定的时间内, 例如 10 年, 20 年, 鱼的产量为最高. 若我们用方程 (1.8) 来描述, 则渔业生产中这个问题的数学提法为

$$\begin{aligned} \text{状态方程:} \quad & \dot{N} = NF(N) - u(t), \\ \text{初值:} \quad & N(0) = N_0, \\ \text{终点:} \quad & T = \text{const}, N(T) \geq a, \\ \text{条件:} \quad & 0 \leq u(t) \leq u_{\max}, \\ \text{目标:} \quad & \max \int_0^T u(t) dt, \end{aligned} \quad (1.11)$$

这里 T 就是上面所说的 10 年, 20 年, 要求也是不破坏鱼的正常繁殖, 即要求 $N(T) \geq a$, 也即要求鱼的数量仍保持一定. 这里我们是以总捕获量最大为目标的. 如果考虑的是经济效益指标, 则目标函数可以改为赚得的经济收入总数

$$J = \int_0^T e^{-\delta t} \left[\nu - \frac{C}{N(t)} \right] u(t) dt, \quad (1.12)$$

这里 ν 是单位重量鱼的价钱, δ 为当时的兑现率 (因为会有损耗), C/N 为捕捞单位重量鱼的平均费用 (成本费).

以上所说的捕鱼业是属于严格计划经济情况的, 但有时并不是这样, 而是属于公共的水域, 各条渔船均可任意捕捞. 捕鱼量的多少, 只受价值规律来控制. 捕鱼赚钱多, 捕鱼者自然增加, 捕鱼量也就随之增多; 可是鱼多了, 价钱就要下降, 这样一来, 捕鱼又没有什么钱好赚. 因此鱼的密度和捕鱼能力之间是一个自反馈控制, 因而不加管理的捕鱼模型为

$$\begin{cases} \dot{N} = NF(N) - EN, \\ \dot{E} = kE(pN - c), \end{cases} \quad (1.13)$$

这里 $N(t)$ 是鱼种群的密度, $NF(N)$ 是鱼种群的自然增长率, $E(t)$ 是当时的捕鱼能力, p 是捕单位重量鱼所得到的报酬, c 是单位能力所付出的代价(成本费), c, k 均为正常数。

如果考虑的是公海捕鱼, 这个水域被几个国家所开发, 而每一个国家都有自己的价格和费用, 这时渔业动力学的模型为

$$\begin{cases} \dot{N} = NF(N) - (E_1 + E_2 + \cdots + E_m)N, \\ \dot{E}_i = k_i E_i (p_i N - c_i), \quad i = 1, 2, \cdots, m, \end{cases} \quad (1.14)$$

这里 k_i, p_i 和 c_i 是正常数, 意义如前。

1.4 具有时迟的单种群模型

上节中所述的 Logistic 模型 (1.3) 考虑的调节因子为 $1 - \frac{N}{K}$, 它是与瞬时密度有关的调节机理, 但大多数实际情况中, 这种调节效应会有某种时迟, 即有迟后时间 T (一般是一代种群的平均年龄的大小), 这样 Logistic 方程变为

$$\dot{N}(t) = rN(t) \left[1 - \frac{N(t-T)}{K} \right]. \quad (1.15)$$

也就是说时刻 t 种群的增长率不仅与时刻 t 时的种群的密度有关, 而且与在此以前的时间 T 的种群密度有关 ($T \geq 0$ 是一个常数)。但在有的情况下, 这个密度增长率与过去所有时间的种群密度都有关系, 这种情况下, 具有时迟的 Logistic 方程变成

$$\frac{\dot{N}(t)}{N(t)} = b - aN(t) - d \int_{-\infty}^t N(s)K(t-s)ds, \quad (1.16)$$

这里 $K(t)$ 称为核函数。在实际中常用的两种简单的核函数为: $K(t) = \exp\left(-\frac{t}{T}\right)$, 称为弱时迟核函数, 这时, Logistic 方程为

$$\dot{N}(t) = N(t) \left[r - cN(t) - w \int_{-\infty}^t \exp[-a(t-s)] N(s) ds \right]; \quad (1.17)$$

另一种是 $K(t) = t \exp\left(-\frac{t}{T}\right)$, 称之为 **强时迟核函数**, 这时, Logistic 方程为

$$\dot{N}(t) = N(t) \left[r - cN(t) - w \int_{-\infty}^t (t-s) \exp[-a(t-s)] N(s) ds \right]. \quad (1.18)$$

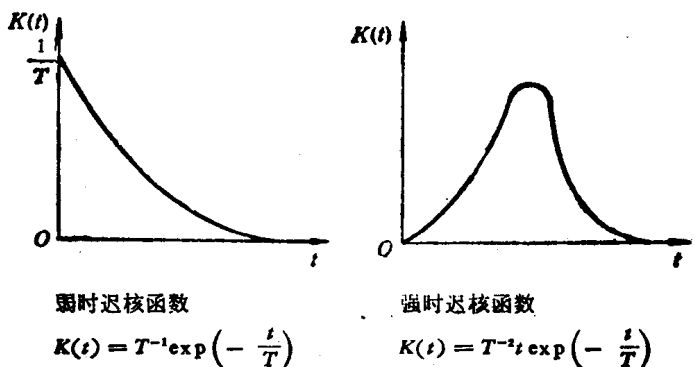


图 1.3

关于一般的非 Logistic 模型有

$$\dot{N}(t) = -dN(t) + F[N(t-T)], \quad (1.19)$$

以及

$$\dot{N}(t) = \left[k + \int_{-T}^t \phi(N(t-a)) ds(a) \right] N(t). \quad (1.20)$$

1.5 离散时间的单种群模型

世代之间没有重叠, 所以种群增长分步进行, 例如温带节足动物, 描述它们的生长过程是一个不连续的模型, 一般是一

个差分方程. 与连续方程类似, 对应于非密度制约的 Logistic 方程有

$$\dot{N}(t+1) = \lambda N(t), \quad (1.21)$$

这里 $N(t+1)$ 与 $N(t)$ 分别表示第 $t+1$ 与 t 代种群密度, λ 为有限增加率. 易见当 $\lambda > 1$ 时 N 指数地增长, 趋于无限; 当 $\lambda < 1$ 时 N 指数地减少, 趋于零. 因此与 (1.1) 一样是不准确的, 所以必须考虑具有密度制约的模型, 对应于 (1.5) 有

$$N(t+1) = N(t) F(N(t)), \quad (1.22)$$

这里 $F(N(t))$ 就是一个非线性密度调节机理, 对应于不同的 F 就有不同的模型. 例如:

Ricker (1954) 模型

$$N(t+1) = N(t) \exp \left[r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right], \quad (1.23)$$

$$N(t+1) = SN(t) + N(t) \exp \left[r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right], \quad (1.24)$$

Hassell (1975) 模型

$$N(t+1) = \frac{\lambda N(t)}{(1 + aN(t))^b}, \quad (1.25)$$

这里 λ, a, b 都是正常数.

Clark (1976) 模型

$$N(t+1) = SN(t) + G(N(t-2)), \quad (1.26)$$

这里 S 是常数.

特殊地, 考虑模型

$$N(t+1) = SN(t) + N(t-2) \exp \left[r \left(1 - \frac{N(t-2)}{K} \right) \right], \quad (1.27)$$

这个模型与上面几个均有差别, 前面各模型中第 $t+1$ 代的密度只取决于第 t 代的密度, 而这里不仅如此, 它还取决于第

$t-2$ 代的密度。在研究(1.27)时我们可以把它变成等价方程组

$$\begin{cases} N_1(t+1) = N_2(t), \\ N_2(t+1) = N_3(t), \\ N_3(t+1) = SN_3(t) + N_1(t) \\ \quad \cdot \exp\left[r\left(1 - \frac{N_1(t)}{K}\right)\right]. \end{cases} \quad (1.28)$$

对应于模型(1.3)的,显然是模型

$$N(t+1) = N(t) \left[1 + r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right]. \quad (1.29)$$

1.6 具时变环境的单种群模型

在模型(1.3)中,我们考虑在环境中容纳量 $K = \text{const}$,但是有时环境是变化的。例如容纳量周期性变化

$$K(t) = K_0 + K_1 \cos\left(\frac{2\pi}{\tau} t\right),$$

则方程(1.3)变为

$$\dot{N} = rN \left(1 - \frac{N}{K(t)} \right), \quad (1.30)$$

解(1.4)得到

$$N(t) = \left\{ r \int_0^t \frac{1}{K(s)} \exp[r(s-t)] ds \right\}^{-1},$$

而特征返回时间仍为 $T_R = \frac{1}{r}^{[2]}$ 。

进一步考虑,环境变化是随机的,即 $K(t)$ 是随机变量^[3]。

1.7 反应扩散方程

我们可以把方程(1.3)写成

$$\frac{dU}{dt} = SU(1-U), \quad (1.31)$$