

内 容 提 要

本书是生态数学方面的教材。全书共六章，分别叙述了单个种群的确定性模型、二个种群的捕食与被捕食模型、竞争模型和共生模型、多个种群的生态模型。讨论了生态系统的稳定性、持久性、周期解与极限环境等重要问题，分析了延迟作用和随机环境对生态的系统的影响。本书着重介绍研究生态的数学模型中涉及的各种数学方法，只要求读者具有微积分的基本知识。这是一本生态数学入门书。

本书可供应用数学及系统工程等专业的大学生作教材，也可供生态学、农林、环境保护等专业的师生及研究工作者参考。

生态数学模型

张炳根 编著

*

青岛海洋大学出版社出版

(青岛市鱼山路5号)

新华书店发行

山东新华印刷厂德州厂印刷

*

1990年10月第1版

1990年10月第1次印刷

32开(850×1168毫米)

8.5印张

213千字

印数1-6000

ISBN 7-81026-023-5/O·2

定价: 2.40元

序 言

生态的数学模型,如果说起始于 Lotka-volterra 年代的话,算来已过半个世纪了。但以近 20 年的发展最为迅速,各门学科的数学化表现是当代科学的特点之一。国外已有不少专门的生物数学,生态数学的杂志,召开国际会议发表其论文集,文献之多数不胜数。由于文革等原因,我国在这一领域起步晚了些,直到 1978 年在常微分方程会议上李炳熙教授作了生态学的数学模型的综述报告后才为各界所注意,1980 年在马思骏教授的倡导下召开了第一次全国数学生态学术讨论会,同时国内陆续翻译出版了一些国际上有名的专著,诸如 May 的“理论生态学”,Smith 的“生态学模型”等等,近几年举办了多次生态数学讲习班及学术会议,这标志着我国在这一领域也开始有了一些发展。目前对这一领域感兴趣的有二方面的人员,第一是广大应用数学工作者。因为生态系统的数学模型给我们提出了许多值得研究的数学问题,它涉及的数学领域很广,给广大应用数学工作者以用武之地,诸如常微分方程定性及稳定性理论、分支理论、动力系统、泛函微分方程、差分方程、随机微分方程、控制理论及偏微分方程等。因此,在应用数学专业开设生态的数学模型课程是很必要的。本书就是为此而写的一本教材,并曾对青岛海洋大学应用数学系四年级学生讲授过,反映良好。由于作者是应用数学工作者,取材

限于描述种群动力学和种种可能的数学模型及分析这些模型的一些基本数学方法。对模型的生态意义的解释及某些实验研究及观察结果未能作充分介绍，建议读者参考上述 May 和 Smith 的书。

对生态的数学模型日益感兴趣的第二部分人员是广大的自然科学工作者，诸如生态、生物、农业、渔业、林业、牧业、环境保护等各个领域的科学工作者，他们在为祖国的四化建设的工作中遇到许多问题，诸如草原的老鼠为何这么多？怎样才能使它们的数量减少？为什么有些昆虫非常多而另一些颇少见？哪些因素决定了这种差异？病虫害的农药防治与生物防治的优缺点怎样？又如何选择害虫的天敌？某海区捕捞量多少才能保证鱼类的增殖？等等。他们可以从生态的数学模型中吸取许多有用的建议或启发。生态的数学模型往往能提供某种预见，从事实际工作的科学家可以把调查和实验得到的许多数据与从数学模型中得出的理论结果加以比较，这一方面能对个别生态系观察到的现实有更深刻地了解，便于从特例的观察中归纳出较普遍的结论。另一方面也可以纠正某些理论模型的错误假设，修改并完善已有的模型，使之更符合实际。目前很多上述领域的科学工作者认识到把观察与实验分析与理论模型结合起来的好处。这也促使广大的与生态有关的科学工作者学一点数学工具的兴趣，理论生态学与实验的生态学结合起来，一定会对科研工作带来新的推动，能对祖国的四个现代化作出更多更好的贡献。本书也为这部分读者提供一个参考读物。本书的写作只假定读者熟悉微积分（第二章还要求初等概率论知识），其实有些定理只要明白其结论就可以了，为了这部分读者本书在各章后面都有一些附录以供某些数学基础不足的读者查考。本书的内容力求自封，不必查看别的参考书也能基本读懂本书，加有星号的部分数学上较难，对非应用数学专业的读者可以不必读其细节。所以本书对广大非数学的自然科学工作者及研究生是一本有益的参考书，也是生态数学模型的一本入门

书。

第一、二两章是单个种群的动力学模型，这是本书的重点。这里提出了种群动力学各个方面，诸如环境容纳量、时滞的影响、环境的随机性影响、世代重迭及世代不重迭的生态系建立模型的方法等等。许多生态问题都应当考虑到时滞的影响，但这涉及泛函微分方程的周期解及稳定性等内容，充分解释这些内容将需要很多篇幅，第一章指出了一些基本点，例如时滞对模型解的稳定性及振动性的影响，进一步的知识要参考泛函微分方程的专门著作与文献，本书参考文献中提到了这样的一些著作与文献。另一方面生态系统特别是野外的生态系统本质上都具有随机性，所以研究随机的生态模型显然是很重要的，但这涉及到随机过程及随机微分方程的许多专门知识，限于篇幅本书也不可能将目前已有的成果全部讲清楚，所以也仅在第二章中就单个种群的随机模型作了一些介绍，提出了问题。在以后各章中都未提及随机模型。不过作者还是愿意强调随机生态数学模型的研究是很有前途很重要的。目前人们似乎爱用确定性的生态数学模型，其原因是因为数学上的困难。对于二种种群相互作用的模型，我们着重在第三章捕食与被捕食模型。在这一章中我们介绍了研究生态数学模型的若干微分方程，诸如微分方程定性及稳定性理论，分支理论等等。我们介绍一些已有的理论成果，是分析本书中提到的成果时要用到的，我们常采用叙而不证的办法，或者给出一些不甚严格的定性分析来帮助读者理解这些理论，有兴趣的读者可以在本书指出的参考书中查到这些内容的有关证明。第四与第五章分别处理二个种群的竞争模型与共生模型。有关竞争模型的进一步讨论放在第六章多个种群的生态模型中，在第三章后都未提及时变模型，事实上已有不少工作。对于几个种群的生态模型文献更是大量的，但其中很多已完全数学化，即其生态背景已不很清楚，本书也只选择一些有代表性的工作作了一些介绍。

本书列出的参考文献是非常有限的，仅是书中涉及的一些有

关文献，在 H.I.Freedman 的 *Deterministic Mathematical Models in population Ecology*, N.Y.M.Dekker 书中有一个文献索引，它包含的生态数学模型相当完整，数目超过千篇，1980年以前的文献在那里都可以找得到。

我的研究生管征源仔细阅读了本书的书稿，提了一些有益的建议，特此表示感谢！

本书出版得到山东省自然科学基金和青岛海洋大学的赞助。

作 者

1990.2

目 录

序 言

第一章 单个种群的确定性模型	1
1.1 引 言	1
1.2 Malthusian 模型	3
1.3 Logistic 模型	4
1.4 一般自治模型	7
1.5 有恒定捕获率的情况	10
1.6 时变模型	14
1.7 具有延迟的模型	20
1.8 离散模型	32
1.9 二阶模型	38
1.10 注 释	39
参考文献	39
附 录	42
第二章 单个种群的随机模型	46
2.1 引言	46
2.2 随机的纯生过程与死亡过程	47
2.3 随机微分方程模型	56
2.4 一类随机种群模型的周期解	71
2.5 注 释	76
参考文献	76
附 录	76
第三章 捕食与被捕食模型	84
3.1 引言	84
3.2 相平面	85
3.3 Lotka-Volterra 模型	97
3.4 极限环	99

3.5	捕食-被捕食模型	104
3.6	一类传染病模型	107
3.7	李雅普诺夫第二方法	109
3.8	捕食与被捕食模型 (续)	114
3.9	Freedman and Waltman 模型	117
3.10	广义 Gause 模型	127
3.11	有源的情况	139
3.12	捕食者功能反应函数	141
3.13	Kolmogonov 模型	143
3.14	Hopf 分支及其应用	146
3.15	害虫的控制问题	150
3.16	离散模型	155
3.17	具有延迟的捕食与被捕食模型	161
3.18	注 释	166
	参考文献	166
	附 录	168
第四章	竞争模型	175
4.1	引 言	175
4.2	最简单的二维竞争模型	175
4.3	一个种群有容纳量的情况	178
4.4	二个种群都有容纳量的情况	180
4.5	竞争排斥原理	184
4.6	Kolmogorov 模型	185
4.7	生 境	188
4.8	注 释	188
	参考文献	188
第五章	共生模型	190
5.1	lotka-Volterra 型共生模型	190
5.2	May 的共生模型	194

5.3	Kolmogorov 型模型	196
5.4	注 释	198
	附 录	199
第六章	多个种群的生态模型	200
6.1	引 言	200
6.2	食物链生态系统	200
6.3	一种捕食者及二食饵种的模型	217
6.4	二捕食者种群与一食饵种的模型	220
6.5	三个互相竞争的种群模型	223
6.6	竞争排斥原理	229
6.7	具有非线性依赖的竞争模型	231
6.8	竞争排斥原理的一个反例	233
6.9	n 维 Volterra 系统的全局稳定性	233
6.10	传染病模型	239
6.11	有连续时滞的生态系统的稳定性	245
6.12	具有连续时间及离散年龄组合的种群模型	250
6.13	注 释	255
	参考文献	255
	附 录	256

第一章 单个种群的确定性模型

§ 1.1 引言

利用数学模型来描述种群的动态，首先遇到一个如何选择变量的问题，较普遍的做法是选择生物种的个体数量作为变量，但这不是唯一可能的方法。我们首先从单个种群的数学模型开始，目的在于说明单个种群的个体数目或种的密度 $x(t)$ 的变化规律，即种群随时间的动态规律。若被研究的种群，其世代之间有完全的重叠，如人类种群，则种群的动态可以用一个微分方程来描述，即建立种群密度的变化率 $dx(t)/dt$ 与种群密度 $x(t)$ 之间的关系式，这个关系式通常就是一个微分方程。生态学家通过实验室或野外的实际观察来获得有关种群增长率的信息，从而建立起描述种群动态的数学模型。最直接的想法是种群的变化率正比于现在时刻的种群密度，这就是所谓 Malthusian 模型：

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) \quad a: \text{常数} \quad (1.1.1)$$

§ 1.2 中讨论这个模型。比较一般的考虑，认为种群的增长率依赖于现在时刻的种群密度，若这种依赖关系与时间无明显的关系，则种群增长被描述为一阶自治微分方程

$$x'(t) = x(t)g(x(t)) \quad (1.1.2)$$

其中 $x'(t) = \frac{dx(t)}{dt}$. (1.1.1) 对应于 $g(x) \equiv a$, § 1.3 中讨论 $g(x)$ 是线性函数的情形, § 1.4 中讨论一般的 $g(x)$ 的情况, 在 § 1.5 中我们分析捕获对单个种群动态的影响.

更一般地, 应当认为种群的增长率, 不仅依赖于现时的种群密度 $x(t)$, 而且明显地依赖于时刻 t , 这样, 种群的动态应被描述为满足一个一阶非自治微分方程.

$$x'(t) = x(t)h(x(t), t)$$

或一般的写法

$$x' = xh(x, t) \quad (1.1.3)$$

在 § 1.6 中讨论(1.1.3)的某些特殊情况, 特别是具有周期系数的 Logistic 模型.

现实的生态系统中, 由于种群本身的年龄结构或离散的繁殖季节, 考虑具有时间延迟的微分方程模型是必要的, 这就是 § 1.7 的内容. 在这一节中我们将揭示一个事实, 即延迟往往引起振动性, 也可能破坏稳定性.

对于世代不重叠的种群, 必须采用差分模型来描述它的动态, § 1.8 中叙述了一类自治差分模型. 在 § 1.9 中也提到了某些文献中出现的所谓二阶模型.

附录中包括一些数学的背景材料, 是为数学基础较薄弱的读者准备的, 这样使本书的材料比较自封. 附录中也有一些可以参考的材料.

§ 1.2 Malthusian 模型

设 $x(t)$ 表示一个种群在时刻 t 的个体数或密度（生态种的密度通常指抽样单位体积内的个体数），它在时间 t 的绝对增长率为 $\frac{dx(t)}{dt}$ 相对增长率为 $(dx/dt)/x(t)$ 。在一个较短的时间间隔内，某些环境下种群的相对增长率几乎保持不随时间变化的特征，这时种群动态为一阶线性常微分方程

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) \quad (1.2.1)$$

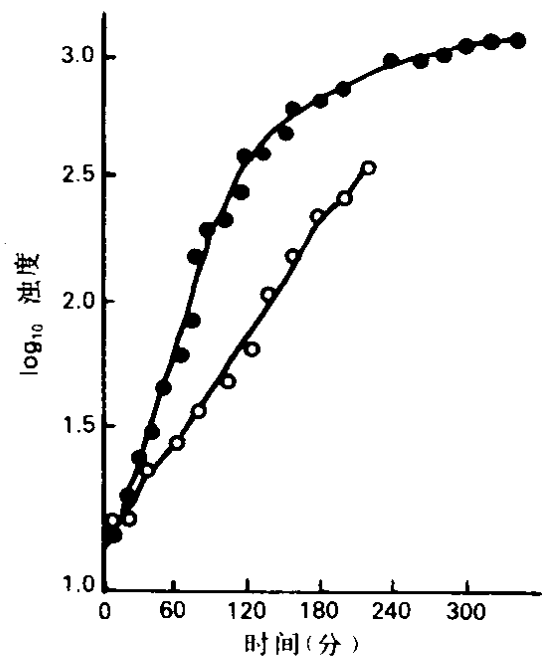
所描述， a 是常数。在(1.2.1)中分离变量后再积分，容易得到它的解是

$$x(t) = x(0)e^{at} \quad (1.2.2)$$

模型(1.2.1)对一个短时间内，分裂繁殖的种群，在食物及空间相当充裕的环境下的增长是一个合适的模型。例如，在春天，营养丰富的湖泊中的藻类繁殖就是如此。某些实验也证实(1.2.1)对于细菌群落在培养基耗完以前的增长是相当吻合的。见图 1.2.1。

模型(1.2.1)的特征是指数的无限增长，这显然不符合事实。考虑到资源是有限的，在经过一段时间后种群个体之间将为争夺资源而竞争，这时模型(1.2.1)必须进行修正。一种重要的反映资源有限性的模型就是 Logistic 模型。

图 1.2.1 大肠杆菌两种培养基的生长，实点，在营养肉汤中；圈点，在合成培养基中。浊度与每单位面积的细胞数正比例；浊度 100 单位 ($\log_{10}$ 浊度 = 2) 约相当于细菌密度 10^8 细胞/毫升。在营养肉汤中约 60 分钟后指数增长停止。引自 Stent (1963)



§ 1.3 Logistic 模型

称下列模型为 Logistic 模型

$$x' = rx(1 - x / K) \tag{1.3.1}$$

模型(1.3.1)的特点是：对于小的 x ，种群动态如 Malthusian 增长模型那样；对于大的 x ，种群个体之间为有限资源而竞争， x 愈来愈接近一个稳定值 $x^* = K$ 。通常 r 叫内禀增长率，不受环境制约。 K 叫做容纳量，它反映在没有捕食作用下一食饵种所能达到的平衡密度，它反映环境对种群的限制。

为了求解方程(1.3.1)，首先分离变量把它写成

$$\left(\frac{1}{x} + \frac{1}{K - x} \right) dx = r dt \tag{1.3.2}$$

从 0 到 t 积分此方程，记 $x(0) = x_0$ 得

$$\ln\left(\frac{x}{K-x} \cdot \frac{K-x_0}{x_0}\right) = rt$$

或两边取指数后成为

$$\frac{x}{K-x} \cdot \frac{K-x_0}{x_0} = e^{rt} \quad (1.3.3)$$

解出 x , 得

$$x = \frac{Kx_0e^{rt}}{K-x_0+x_0e^{rt}} \quad (1.3.4)$$

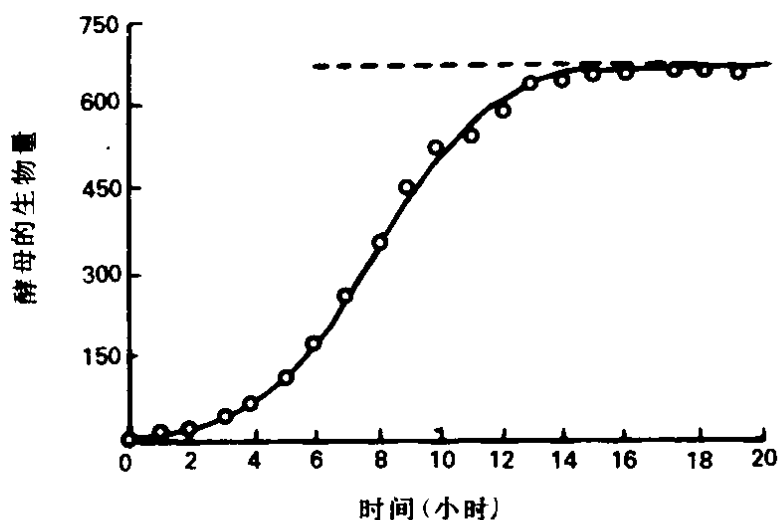


图 1.3.1

种群的 Logistic 增长如图 1.3.1 所示。若初始种群 $x(0) = x_0 < K$, 种群单调增长而趋于 K , 且当 $x_0 < \frac{K}{2}$ 时, 单调曲线在 $x = \frac{K}{2}$ 处有一个拐点。若 $x_0 = K$, 则 $x(t) \equiv K$ 。若 $x_0 > K$,

则种群单调下降地趋于 K 。所以在这个模型中，容纳量 K 是一个对种群增长的限制因子， K 本身依赖于环境诸如资源，空间，日光等等。

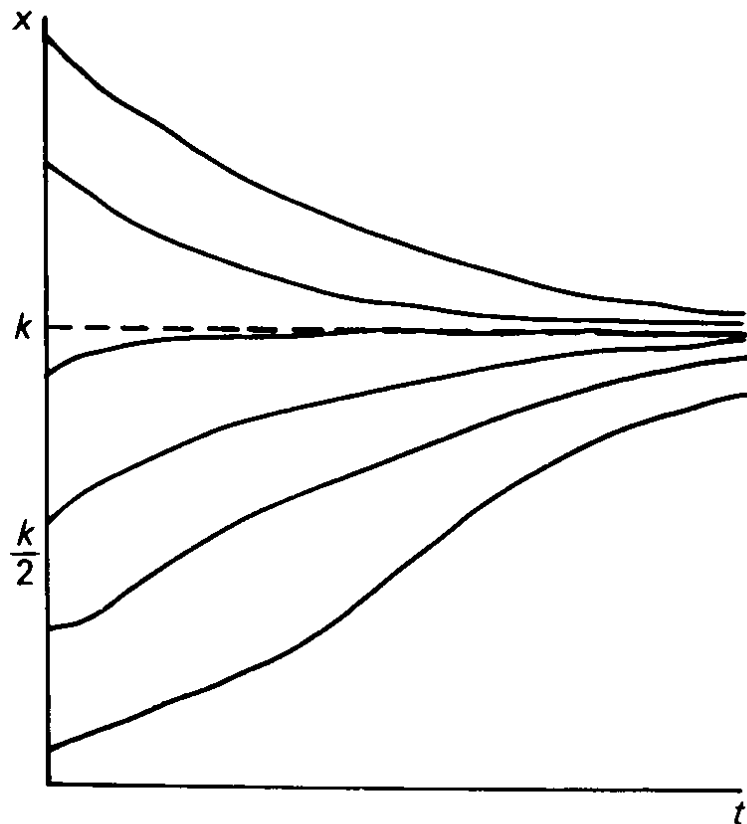


图 1.3.2 Logistic 增

长，在 $x = \frac{K}{2}$ 处有一个拐点

变化率 $\frac{dx}{dt}$ 为零的点叫平衡点，对于 Logistic 方程(1.3.1)，令其右端 $rx(1-x/K)=0$ ，解得二个平衡点 $x=0$ 和 $x=K$ 。

我们称一个平衡点（或平衡位置）是稳定的，若初始值对平衡点有一个足够微小的偏离，以后 $x(t)$ 值始终与平衡点保持微小的偏离。进一步称平衡点是渐近稳定的，若初始值在平衡点的小领域中， $x(t)$ 最终将趋于平衡位置，这类渐近稳定也叫领域的渐近稳定。更强的是所谓全局渐近稳定，即无论那样的初始值，它对应的解 $x(t)$ 都将趋于平衡位置。一个平衡位置不是稳定的就叫不稳定。从图 1.3.2 可知平衡点 $x=0$ 对(1.3.1)来说是不稳定的，因为不论 x_0 是怎样小的正数， $x(t)$ 将趋于 K ，与零有一个有限的偏离而不是任意限定的小的偏离。平衡点 $x=K$ 对(1.3.1)来说是全局渐近稳定的，因为无论初始种群 x_0 取什么值（自然， $x_0 > 0$ ，否则没有生态意义了），对应的(1.3.1)的解 $x(t)$ 都将

趋于 K . 生态学家关心的是正平衡点 $x = K$.

§ 1.4 一般自治模型

Logistic 模型(1.3.1)是下列一般自治模型的一个特例:

$$\frac{dx}{dt} = xg(x) \quad (1.4.1)$$

生态学家对(1.4.1)作如下假设

(i) 在 $[0, \infty)$ 上 $g(x)$ 是连续的并有分段连续的一阶导数, 且 $g(0) > 0$;

(ii) $\frac{dg}{dx} \leq 0$ 对 $x \in [0, \infty)$, 反映种群 x 愈大时, 种群增长率将变小 (自身的抑制作用). 在 $\frac{dg}{dx}$ 的不连续点, 定义 $\frac{dg}{dx}$ 为左, 右导数的平均值.

对(1.4.1)分离变量后再从 0 到 t 积分, 我们得到一个积分

$$\int_{x_0}^x \frac{du}{ug(u)} = t \quad (1.4.2)$$

在假设(i)和(ii)之下, $g(x)$ 可能属于下列两种类型:

1. 对于 $x > 0$ $g(x) > 0$, 例如 Malthusian 模型;
2. 存在一个常数 $K > 0$ 使 $g(K) = 0$, 例如 Logistic 模型,

先考虑情况 1, 这时, 因为 $g(u) > 0$, 若 $x > x_0$ 则 $\int_{x_0}^x \frac{du}{ug(u)}$ 是单调增加函数, 且 $\lim_{x \rightarrow \infty} \int_{x_0}^x \frac{du}{ug(u)} = +\infty$. 令 $F(x) = \int_{x_0}^x \frac{du}{ug(u)}$, 则

$$F^{-1}(t)$$

$F(x)=t$ 有反函数 $x=F^{-1}(t)$. 于是对 $t>0$ (1.4.2)有一个解 $x=x(t)$, 满足 $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = +\infty$, 即情况 1 给出一个种群无限增长的模型.

现考虑情况 2, 不失一般性的, 我们可以假设

$$K = \text{Sup}\{x | g(x) > 0\} \quad (1.4.3)$$

根据假设(i), 在 $x=K$, $g(x)$ 的左导数存在, 所以在 $x=K$ 的左邻域中, $g(x)$ 可写为

$$g(x) = (x - K)^\alpha \tilde{g}(x) \quad (1.4.4)$$

其中 $\alpha \geq 1$ 且 $\lim_{x \rightarrow K-} \tilde{g}(x) < \infty$. 现考虑 $x_0 < K$ 的情况, 根据假设

(i), $g(0) > 0$, 所以 $x(t) > x_0$ 当 $t > 0$, 即我们有 $x_0 \leq x < K$, 如上面提到的, 这时候(1.4.2)右边的积分是单调增加的, 再由于表达式(1.4.4), 下列广义积分是发散的:

$$\lim_{x \rightarrow K-} \int_{x_0}^x \frac{du}{u g(u)} = \infty \quad (1.4.5)$$

从(1.4.2)右边积分的单调性及(1.4.5)知, 对于 $t \geq 0$, (1.4.2)终有一个解, 而且这个解 $x(t)$ 有上界 K . 现考虑 $x_0 > K$ 的情况, 且 $g(x_0) \neq 0$, 于是根据(1.4.3), 应该有 $g(x_0) < 0$. 设

$$K_1 = \inf\{x | g(x) < 0\} \quad (1.4.6)$$

与 $x_0 < K$ 的情况类似的讨论可以得知对 $t \geq 0$ (1.4.2)终有一个解, 此解是单调减少而有下界 $x=K_1$. 若 $x_0 \geq K$ 且 $g(x_0) = 0$, 则 $x \equiv x_0$ 就是(1.4.1)的一个解. 图 1.4.1 和 1.4.2 给出了种群的动态.