

种群生态学的 数学建模与研究

马知恩 著

ZHONGQUN SHENGTAI-
XUE DE SHUXUE
JIANMO YU
YANJIU



安 徽 教 育 出 版 社

种群生态学的 数学建模 与研究

ZHONGQUN SHENGTAIXUE DE
SHUXUE JIANMO YU YANJIU

马知恩 著

安徽教育出版社

种群生态学的数学建模与研究

马知恩 著

安徽教育出版社出版发行

(合肥市金寨路 381 号)

新华书店经销 合肥杏花印刷厂印刷

开本:850×1168 1/32 印张:12.875 字数:300,000

1996 年 6 月第 1 版 1996 年 6 月第 1 次印刷

印数:1000

ISBN 7-5336-1631-6/G·2072

定价:18.00 元

发现印装质量问题,影响阅读,请与本厂联系调换

前 言

种群生态学是生态学的一个重要分支，也是迄今数学在生态学中应用最为广泛深入、发展最为系统成熟的分支。本书主要介绍研究种群生态学的动力学方法。作者力图通过种群生态学中典型数学模型的介绍，来显示建立数学模型的思想方法以及由粗糙模型逐步向较精密模型发展的过程；讲解种群生态学所感兴趣的一些有关动力学的问题和常用的数学方法；比较系统地介绍国内外学者们近年来一些有关的研究成果。其中第3、4两章，主要介绍作者及其合作者的研究工作。

在内容的选取和写法上，作者试图兼顾教材与科学研究两者的需要，照顾到生物数学工作者与具有一定数学基础的生态工作者两方面的要求，基本内容力求写得由浅入深、通俗易懂。同时也为生物数学工作者的阅读和进一步研究提供了一些比较深入的内容。在系统讲解内容的同时，注意阐述其生态意义，揭示证明的思

想方法. 所选内容的基础知识主要限于分析、线性代数、微分方程以及时滞微分方程等领域. 对于用得较多的常微分方程定性与稳定性的有关知识, 书后列有附录, 可供读者查阅. 少量的其它基础知识, 或者书中作了浅显介绍; 或者仅仅提及而不作深入讨论. 书后所附参考文献希望能对深入学习和从事研究的读者有所帮助.

本书的部分内容曾于1987年写成讲义, 并在我校数学系的选修课和研究生中使用过多遍, 这次作了大量的修改和补充. 其中有些较难的内容用仿宋体排印, 便于读者选用. 本书可供有关方向的研究生学习. 若删去用仿宋体排印的内容, 也可作为有关专业高年级本科生的专业课教材.

作者要特别感谢李小让同志, 他为本书的部分章节收集整理了文献, 为写作提供了许多方便. 还要感谢秦军林同志, 他为第6章的1987年讲义撰写了部分初稿. 此外, 陈兰荪、戴国仁、王稳地、宋保军等同志对本书的写作给予了鼓励和支持. 还有不少同行们向作者提供了他们的论文, 对本书的写作给予了热情的帮助. 李小让、雒志学、赖菲、张娟、郭三刚、卢松坚等同志协助本书稿的校对, 付出了不少劳动. 作者在此表示深切的感谢.

限于作者水平, 书中难免有错误和不当之处, 所引用的结果与文献也会有不少重要遗漏, 恳望得到广大读者的批评指正.

马知恩

1994年6月于西安交通大学

目 录

引言.....	1
第 1 章 单种群模型.....	5
§ 1.1 数学模型及其分类	5
§ 1.2 种群动力学模型建立的基本原理	8
§ 1.3 种群动力学所研究的主要问题	9
§ 1.4 Logistic 连续模型	11
§ 1.5 Logistic 离散模型与混沌现象	18
§ 1.6 具有时间滞后的单种群模型.....	25
§ 1.7 具有生理阶段结构的单种群模型.....	27
§ 1.8 具有年龄结构的单种群模型.....	34
第 2 章 种群间相互作用的模型	41
§ 2.1 D'Ancona-Volterra 的实例	41
§ 2.2 Lotka-Volterra 模型	46
§ 2.3 Lotka-Volterra 系统平衡点的稳定性	51
§ 2.4 Holling 功能性反应系统及其定性分析	56
§ 2.5 捕食种群具有密度制约及功能性反应系统的 定性分析.....	74
§ 2.6 Kolmogorov 捕食模型	80

§ 2.7	一些其它二维种群动力系统定性分析综述·····	92
§ 2.8	三种群相互作用的模型·····	96
第 3 章	具有时滞的种群模型·····	107
§ 3.1	时滞微分方程的初值问题 ·····	108
§ 3.2	具时滞的单种群系统平衡位置局部稳定性的 研究方法 ·····	111
§ 3.3	具时滞的单种群系统平衡位置全局稳定性的 研究方法 ·····	118
§ 3.4	具时滞的两种群相互作用模型 ·····	121
§ 3.5	具确定时滞的两种群模型平衡位置局部稳定 性研究的区域划分法 ·····	123
§ 3.6	具确定时滞的两种群模型平衡位置局部稳定 性研究的主项分析法 ·····	133
§ 3.7	稳定性的开关现象及其判别法 ·····	138
§ 3.8	一类含间隙分布时滞的种群模型平衡位置的 稳定性 ·····	147
§ 3.9	时滞对种群持续生存的影响 ·····	157
第 4 章	环境污染对生物种群的影响·····	168
§ 4.1	基本模型的建立 ·····	169
§ 4.2	在污染环境中单种群的持续生存与绝灭 ·····	175
§ 4.3	污染环境中两相互作用种群的持续生存与 绝灭 ·····	189
§ 4.4	污染环境中三种群的持续生存与绝灭 ·····	200
§ 4.5	污染环境中食物链的持续生存与绝灭 ·····	211
§ 4.6	毒素侵蚀种内和种间作用系数时种群的持续 生存 ·····	225

§ 4.7 在容量较小的污染环境种群持续生存与绝灭	254
§ 4.8 在给定时间内毒素对种群生存与绝灭的影响 ...	268
§ 4.9 研究种群持续生存的另一种积分均值法	276
§ 4.10 污染环境种群模型的其它形式	287
§ 4.11 污染环境中两种群的永久生存	292
第 5 章 年龄连续分布的种群模型	302
§ 5.1 无密度制约的单种群模型	302
§ 5.2 Sharpe-Lotka 定理	307
§ 5.3 有密度制约的单种群模型	314
§ 5.4 具年龄结构单种群模型的改进	321
§ 5.5 具年龄结构的群落模型简介	324
第 6 章 生物资源的开发与管理	330
§ 6.1 被开发的单种群模型	330
§ 6.2 容纳量的变化对种群的影响	334
§ 6.3 被开发的两种群捕食模型	337
§ 6.4 具常数收获率的两种群模型的定性分析	342
§ 6.5 种群的生产模型和生物经济模型	361
§ 6.6 生物经济的动力学模型与最优控制	364
§ 6.7 生物经济动力学模型最优控制的 Pontrjagin 方法	369
附录	377
参考文献	393

引 言

种群生态学是生态学中的一个重要的分支,也是迄今数学在生态学中应用得最为广泛和深入、发展得最为系统和成熟的分支.本书将通过种群生态学中的一系列数学模型,介绍数学的建模思想和常用的研究方法.为此,应该先对生态学作一点简单的说明.

生态学研究的对象 什么是生态学?自从1864年以来有着多种不同的定义.它们在一定程度上反映了不同生态学家们的研究范畴和不同观点.通俗地讲,生态学是研究生物体与它们周围环境之间关系的一门科学.再说得稍微具体一点,它是研究生物的生存条件,生物种群与环境之间相互作用的过程及其规律的科学.

所谓“**环境**”是一个很广泛的概念.对于任何一个生物体来说,它周围的一切自然因素都是它的环境,包括非生物的水、土壤、温度、阳光等因素以及一些生物因素,如细菌与其它生物.生物和其环境的关系非常密切,它们是相互依存的统一体.在这个统一体中,生物及其环境之间进行着物质和能量的交换,在一定的条件下保持着相对的自然平衡.

生态系统 一种特定的生物称为一**物种**.例如小麦、野兔、人都是不同的物种.

在一特定时间内,占据一定空间的同一物种的个体的集合称为一**种群**.例如,某次收割时一块田中小麦的全体构成一种群;1993年元旦这一天北京市的人口构成另一种群.

生活在一定空间里相互有直接或间接关系的有关种群的总体称为一**生物体群落**.例如,在一座山里全体生物的总体构成一群落;若仅考虑山中的山猫和野兔,这两个种群也可看作是一群落.

生物群落与其无机环境之间由于不断进行物质循环和能量交换而形成的统一整体称为一生态系统。

地球上所有的生物及其生活领域的总和称为生物圈。它的组成部分是各种各样的生态系统。从深达近 10 千米的海底到地上 10 多千米高的大气层,这个存在生命体的宽阔领域都属于生物圈。所以,也可以说生物圈是一个最大的生态系统。

种群生态学 本书所指的种群生态学包括对给定种群本身的动力学特性和结构的研究,以及给定种群与相关种群相互作用下演变规律的研究。后者,有的生态学家也称其为群落生态学。对于种群本身动力学特性与结构的研究主要涉及:种群在年龄、大小以及基因型(本书不涉及)等方面是怎样结构的;此结构在时间和空间上的改变规律;种群内部和外部的什么因素调整这一结构。此外,生命史、行为生态学、资源管理等领域也都属于种群生态学的范畴。在研究相互作用的多种群演变规律时,我们往往略去那些与研究目标关系不大的种群,以突出主要相关者之间的影响。例如,考虑山猫和野兔相互作用下的演变规律时,我们忽略了野兔与草的作用,当然更不必去考虑山猫粪对苍蝇种群的影响。

种群生态学是生态学中数学应用最多的分支。线性代数、微分方程、积分方程、差分方程、泛函微分方程、动力系统、随机过程、统计方法乃至算子半群理论等都是些重要而常用的理论和工具。应用这些理论和方法去研究由种群生态学乃至更普遍的生态学中所提出的数学模型,就是数学生态学的主要内容。其中的建模思想和数学的许多研究方法,对生物数学的其它领域也是很有用处的。

数学生态学的历史与发展 早在 16 世纪,中国明朝的著名科学家徐光启(1562—1633)就曾用数学的方法估算过人口的增长。他说:“头三十年为一世”,即人口大致每 30 年增加一倍^[1]。这是把数学用于种群生态的最早史例。1662 年, J. Graunt 研究了伦敦人口的出生率和死亡率,通过计算后认为:如果略去移民,伦敦的人

口每 64 年将增加一倍^[2]. 更为著名的是英国神父 Malthus 的工作, 他在 1798 年出版的著作中提出了人口按几何级数增长的理论^[3]. Malthus 的这一人口理论, 虽然曾受到不少人的责难, 也的确存在着重要的缺陷和观点上的错误. 但是, 不少人口统计的数字表明, Malthus 的人口计算公式在一定范围内是正确的. 例如 1780 年到 1980 年, 瑞典在 200 年中人口普查的数据与 Malthus 的结论相当吻合. 瑞典的统计数字还表明: 人口每 25 年增加一倍. 与徐光启的结论对比, 两者是何等的相似.

尽管数学生态学在 16 世纪已经开始萌芽, 但是工作比较零碎. 1900 年, 意大利著名数学家 V. Volterra 在罗马大学的一次题为“应用数学于生物和社会科学的尝试”的演讲^[4], 标志了生物数学发展的一个里程碑. 在这个时期内, K. Pearson 在遗传学方面应用数学的研究成果^[5], T. Brownlee 在流行病方面应用数学的研究成果, 相继出现. 一直到 1926 年 Volterra 发表了解释 Finme 港鱼群变化规律的著名论文^[6], 使数学生态学的发展一度达到高潮. 不久, 由于战争等因素, 使刚刚兴起的数学生态学以及更广泛的生物数学又寂静了下来. 一直到 20 世纪 50 年代, 由于电子计算机的出现, 重新激励了生物数学. 然而生物数学的蓬勃发展是近 20 多年的事. 这 20 多年来, 生物数学各个领域科研成果大批地涌现; 有关生物数学的杂志增加了十倍左右; 联合国教科文组织于 20 世纪 70 年代正式把生物数学列入学科目录; 世界各地生物数学的学术会议层出不穷. 生物数学呈现一派欣欣向荣的局面. 数学生态学是生物数学各领域目前发展得最为完整、最为系统的一个重要分支. 它所建立的模型和方法, 不仅直接推动着生态学的发展, 对生物数学的其它领域, 也产生着重要的影响.

1980 年以前, 我国生物数学的研究大多集中于生物统计. 其它方面虽也时有所现, 但结果比较零碎, 队伍也嫌单薄. 20 世纪 80 年代以来, 生物数学的研究队伍日益扩大, 研究成果也不断向纵深

发展.特别是在种群动力学领域,出现了众多系统且颇具影响的研究成果.标志着我国生物数学的研究队伍已比较成熟、渐趋稳定.某些研究领域已进入世界先进行列.从活动组织来看,1984年底在广州召开了首届全国生物数学学术暨工作会议,成立了中国生物数学学会筹备组,创刊了生物数学学报,加速了生物数学在我国的发展.继后,1988年6月在西安召开了生物数学国际会议,1990年5月在武汉召开了第二届全国生物数学学术暨工作会议,1992年5月在南京召开了生物数学学会筹备委员会和《生物数学》杂志编委会的扩大会议,第三届全国生物数学学术暨工作会议将于1994年在上海召开.这一系列活动把我国生物数学的研究不断推向新高潮.目前,中国数学学会、生态学会、生物物理学会、农林学会以及中华医学会下均分别设立了生物数学专业委员会.不少省市也相继成立了生物数学分会或专业委员会.各种关于生物数学的讲习班、研讨会和学术交流会层出不穷.一代新人在茁壮成长,数学与生命科学各领域相结合的研究成果不断涌现.生物数学学科的发展在我国呈现出一派欣欣向荣的大好局面.回顾过去,无比喜悦;展望未来,信心满怀.生物数学这一新兴的边缘学科必将在即将到来的生物世纪中大展宏图.

第1章

单种群模型

在现实世界里,任何生物种群都处在某一群落中而与别的种群发生着一定的联系,真正的单种群只有在生物学家的实验室里才存在.这里我们讲述单种群的目的,是利用它的简单性来说明某些基本概念,阐述建立数学模型的基本方法,显示最初的简单、粗糙模型是怎样向更为真实的模型逐步发展的.

§ 1.1 数学模型及其分类

运用数学的方法来研究种群的变化规律,首先应该建立数学模型.这通常是根据大量的实验或统计资料,作出某些假设,选取有关变量,确定有关参数,建立数学方程(代数方程、微分方程、积分方程、差分方程等),然后借助于数学的理论和方法,去揭示种群的变化规律,预测它的未来,再通过实践去检验和不断修正、深化原有的模型,以求得对现实更为真实的反映.

模型构造的两种学派 在模型构造的指导思想上有两种不同的学派:一派主张尽可能地反映各种可能的影响因素,建立比较复杂的数学模型,以求得对现实情况更为精细的模拟,然后用计算机去做出结果;另一派主张择其主要因素,建立比较简单的数学模型,以便更容易地通过数学推理和分析去揭示其本质的特性,而不致被一些次要因素所困惑.对于复杂模型可参阅文献[7].我们将以第二种学派为主来介绍本书的内容,并在理论研究允许的前提

下,力求更真实地反映现实.

确定性模型与随机模型 从是否考虑随机因素,可将模型分为两大类:

(1) **确定性模型** 它是假定种群与环境的变化均服从某些确定的规律,在引言中所提到的 Malthus 模型就是确定性模型的一个最简单的例子.

为了建立人口增长模型, Malthus 假定:在任何时刻 t , 人口的增长率 $\frac{dx(t)}{dt}$ 始终与该时刻的人口数 $x(t)$ 成正比,记比例常数为 r ($r > 0$). 于是得所谓 Malthus 人口模型

$$\frac{dx}{dt} = rx(t) \quad (1-1)$$

这是一个最简单的常微分方程. 假定其初始条件为 $x(0) = x_0$.

分离变量可求得解为

$$x(t) = x_0 e^{rt} \quad (1-2)$$

若 t 以年为单位取自自然数 n 变化, (1-2) 式可改写成

$$\frac{x_n}{x_0} = (e^r)^n \quad (1-3)$$

(1-3) 式表明:人口按几何级数增长.

Malthus 模型 (1-1) 是种群生态学中最早建立的一个经典的数学模型, 它的缺陷和改进我们将在 § 1.4 中介绍.

(2) **随机模型** 如果考虑到环境的随机波动对种群的影响, 其模型常为随机方程. 例如, 如果考虑环境的随机变动对种群出生率和死亡率的影响, 相应于 (1-1) 的随机微分方程是

$$\frac{dx}{dt} = [r + a(t)]x(t)$$

其中 $a(t)$ 是一个随机过程, 它反映了环境的随机性.

一般说来, 随机模型要比确定性模型更接近于现实. 可是, 由于随机模型的研究远比确定性模型复杂, 而且对于某些重要现象

(例如平衡态的稳定性等)的研究,倘若随机因素所引起的波动不大,种群的性态或者不会发生本质的改变,或者与确定性模型的相应性态存在着一定的关系.所以,确定性模型在一定程度上也能较好地反映现实.本书仅讨论确定性模型.文[8]第二章对单种群随机模型作了简洁讲述.

离散模型与连续模型 由于物种特点的不同,无论是确定性模型还是随机模型,又可划分为两大类:

(1) **离散模型** 它是用来描述那些世代不重叠的物种的繁殖增长过程.例如蚕就是世代不重叠的,在第二代出生以前第一代全部死亡.它的繁殖一年一次.种群成员数量的变化对时间来说是离散的.假设 x_n 表示某一蚕群中第 n 代蚕的总数, f 为雌蚕所占的比例, b 为每个雌蚕在一生中所产有效卵的平均数(即所产的卵且能孵化成活到下一代的平均数).这里假定 f 与 b 均是不随年代而变化的常数,它们分别是各代相应统计数据中的平均数.于是,蚕种群的增长模型为

$$x_{n+1} = fbx_n, n=0,1,2,\dots \quad (1-4)$$

假设其中 x_0 已知.方程(1-4)在数学上称为**差分方程**,它是一类常见的离散模型.

(2) **连续模型** 它是用来描述那些世代重叠且个体数量很大的种群的繁殖增长过程.虽然种群中个体的出生和死亡对时间来说总是离散的,但是,如果种群中个体的数量很大(例如一个国家的人口),世代又重叠,那末,出生和死亡每时每刻都可能发生,难以有分明的界限.从而可以把这类种群中个体的总数 x 看成是随时间 t 而连续变化的.这样所建立的方程将是一连续性的方程,例如微分方程、积分方程等. Malthus 方程(1-1)就是一个最简单的连续模型.

§ 1.2 种群动力学模型建立的基本原理

用动力学的方法对种群生态学研究称为**种群动力学**。它主要研究种群个体数量和结构的变化规律。为此,首先应建立种群的**动力学模型**。这种模型通常是一离散的或连续性的方程。种群个体总数的变化无非是由以下四种因素造成的:出生,死亡,迁入,迁出。如果用 B 、 D 、 I 、 E 分别表示给定范围内种群的出生率(即单位时间内种群的各个体繁殖下一代数量的总和)、死亡率、迁入率、迁出率; $x(t)$ 表示 t 时刻种群个体的总数,称为**种群规模**,那末在 Δt 时间内种群规模的改变量为

$$\Delta x = x(t + \Delta t) - x(t) = (B - D + I - E)\Delta t \quad (1-5)$$

各种各样的种群,由于影响因素的选择和模拟方法的不同, B 、 D 、 I 、 E 可能有各种不同的形式,但是,它们都符合(1-5)这一基本原理。

例如,离散模型(1-4)可以改写为

$$\Delta x = x_{n+1} - x_n = \left(\frac{fb}{\Delta t} x_n - \frac{x_n}{\Delta t} \right) \Delta t \quad (1-6)$$

对蚕种群来说,应有 $\Delta t \equiv 1$ 。对比方程(1-6)和(1-5),容易看出; $B = \frac{fb}{\Delta t} \cdot x_n$ 是单位时间(一年)中第 n 代蚕群 x_n 所繁殖的下一代($n+1$ 代)蚕的总数; $D = \frac{1}{\Delta t} x_n$ 是单位时间中第 n 代蚕群死亡的总数,它反映了世代不重叠; $I = E = 0$ 。

对于世代重叠而且数量很大的种群来说,我们应该考察在微小时间段 Δt 内种群规模的改变量。一般说来,种群在 t 时刻的出生率和死亡率应该是该时刻种群规模 $x(t)$ 的函数。因此,当不考虑迁入和迁出时,我们有

$$\Delta x = x(t + \Delta t) - x(t) = \{B[x(t)] - D[x(t)]\} \cdot \Delta t$$

两端除以 Δt , 并令 $\Delta t \rightarrow 0$, 取极限得

$$\frac{dx}{dt} = B[x(t)] - D[x(t)]$$

这个微分方程就是一种比较一般的连续性动力学模型。

§ 1.3 种群动力学所研究的主要问题

人们在研究种群时所关心的问题有两个方面: (一) 种群(或群落)随时间的演变规律; (二) 如何实施人工干预对种群(或群落)进行保护、开发和利用. 第(二)个问题我们将在第 6 章中阐述; 对于第(一)个问题主要讨论:

(1) 随着时间的推移, 种群(或群落, 下同)是持续生存还是走向绝灭? 若种群的动力学模型是一常微分方程(可为向量常微分方程), 种群走向绝灭意味着此方程的解当时间无限增大时, 极限为零; 持续生存意味着至少解的上极限大于零.

(2) 种群的规模是否具有一个或多个平衡状态? 这种平衡态是静平衡还是动平衡? 从数学的观点来看, 静平衡就是此微分方程的奇点(见附录 4-1); 动平衡就是周期解或极限环(见附录 5-1).

(3) 这种平衡态是否稳定? 也就是说, 由于环境或外界的影响, 使种群的初始规模发生变化, 随着时间的推移, 能否再恢复到原有的平衡态? 在数学上, 这就是关于解的渐近稳定性的研究(见附录 2-1).

(4) 如果平衡态是稳定的, 那末能够恢复到平衡态的种群初始规模变化的最大区域称为此平衡态的吸引域. 对于一给定的具有稳定平衡态的种群, 怎样去求平衡态的吸引域?

(5) 由于环境的变坏(例如污染)或外来物的侵入, 将对种群发生怎样的影响?

以上这些问题将在本书中逐步显示. 这里, 我们先通过简单方