

丛书主编：陈兰荪

陈兰荪 著

19

生物数学
丛书

数学生态学模型与 研究方法

(第二版)



科学出版社

生物数学丛书 19

数学生态学模型与研究方法

(第二版)

陈兰荪 著

科学出版社

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一门学科。本书着重阐述生态学模型的建立和各种模型的研究方法,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、生物系和农学、林业、医学有关专业的学生、研究生、教师和有关的科技工作者。

图书在版编目(CIP)数据

数学生态学模型与研究方法/陈兰荪著.—2版.—北京:科学出版社,2017.10
(生物数学丛书;19)

ISBN 978-7-03-054718-7

I. ①数… II. ①陈… III. ①生态学—数学模型—研究方法 IV. ①Q141

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2017) 第 244314 号

责任编辑:陈玉琢/责任校对:邹慧卿

责任印制:张伟/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>

北京京华虎彩印刷有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

1988年1月第 一 版 开本:720×1000 B5

2017年9月第 二 版 印张:26 3/4

2017年9月第一次印刷 字数:530 000

定价:158.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《生物数学丛书》编委会

主 编：陈兰荪

编 委：（以姓氏笔画为序）

李镇清 张忠占 陆征一

周义仓 徐 瑞 唐守正

靳 楨 滕志东

执行编辑：陈玉琢

《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，学科的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等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 年就被联合国教科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”经历了百年迅速的发展，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 部) 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

第二版前言

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,例如,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40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、预测和控制.

在前四章中,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1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,由于近年来人们对濒临灭绝的生物保护、对于人类生存环境的治理、对有害物种管理十分关注,近十年来我们在这些方面做了一些工作,做了个小结,写成第5章“物种保护与资源管理的数学方法”,把这些工作介绍给读者.

本书1988年出版第一版,1991年第二次印刷,出版以来已被一些高等院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,另一方面,近年来我国生物数学的研究得到了很大的发展,许多高校都招收生物数学方向的硕士研究生和博士生,都要求再次出版这样的基础理论教材,也有些生物学方面的老师、研究者和学生也希望本书再次出版,由于时间关系,这次再版除了增加第5章外,前面四章保持原书的内容,因为这些是基础、在此基础上,为了补充本书的内容,我们增加了许多近年的论文供读者参考.

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.

本书再版要感谢中国科学院数学与系统科学研究院数学研究所的支持和资助,

同时感谢国家自然科学基金 (No.11371306) 的资助, 也感谢张蒙博士协助全书的校稿.

陈兰荪

2017年6月15日于北京

第一版前言

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，像生物化学、生物物理和生物经济学等。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1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1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，无法做到全面的介绍，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，而不把所有的结论一一罗列，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。

孙兰荪

1988年1月于北京

目 录

《生物数学丛书》序

第二版前言

第一版前言

第 1 章 生态学数学模型的导入和问题	1
1.1 单种群模型 (种内竞争理论)	1
1.1.1 序	1
1.1.2 Logistic 方程	1
1.1.3 开发了的单种群模型	3
1.1.4 具有时迟的单种群模型	5
1.1.5 离散时间的单种群模型	7
1.1.6 具时变环境的单种群模型	8
1.1.7 反应扩散方程	8
1.2 两种种群模型	9
1.2.1 两种种群相互作用的模型	9
1.2.2 被开发的两种种群互相作用的模型	19
1.2.3 具不变资源的系统	22
1.2.4 具有时迟的两个种群相互作用的模型	23
1.2.5 离散时间的两种种群互相作用模型	26
1.2.6 反应扩散方程	26
1.3 三个种群或多个种群所组成的群落生态系统的数学模型	27
1.3.1 三个种群作用的数学模型	27
1.3.2 Volterra 型模型	28
1.3.3 功能性反应系统	32
1.3.4 食饵具有避难所的三个种群模型	41
1.3.5 离散时间的三种群互相作用的模型	44
1.3.6 多个种群的群落的数学模型	47
第 2 章 单种群模型的研究	50
2.1 连续时间单种群模型的研究	50
2.2 具有时滞的单种群模型的稳定性	61
2.3 离散时间单种群模型的稳定性、周期现象与混沌现象	65
2.3.1 差分方程的基本性质	65

2.3.2	单种群模型的平衡点的局部稳定性	71
2.3.3	单种群模型的有限和全局稳定性	73
2.3.4	离散时间单种群模型的周期轨道和混沌现象	89
2.4	单种群反应扩散模型平衡解的稳定性	99
第 3 章	两种群互相作用的模型的研究	105
3.1	Lotka-Volterra 模型的全局稳定性	105
3.2	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	112
3.2.1	非密度制约的情况	113
3.2.2	密度制约的情况	115
3.2.3	一般功能性反应系统	125
3.2.4	捕食者种群自身有互相干扰的捕食与被捕食模型	133
3.3	Kolmogorov 定理及其推广	139
3.3.1	Kolmogorov 模型的全局稳定性	139
3.3.2	Kolmogorov 定理及其推广	143
3.4	具常数收获率的捕食与被捕食模型的定性分析	156
3.4.1	具常数收获率的 Kolmogorov 模型	161
3.4.2	食饵或捕食者种群具有存放的模型的研究	169
3.5	具有时滞的两种群互相作用模型的稳定性	180
3.5.1	具常数时滞模型的稳定性	180
3.5.2	具连续时滞的两种群相互作用的模型	189
3.6	两种群的离散时间模型的研究	202
3.6.1	两种群离散时间模型的局部稳定性	202
3.6.2	两种群离散时间模型的大范围性质	205
3.7	具时滞的差分方程的全局稳定性	207
第 4 章	复杂生态系统的研究	214
4.1	复杂生态系统的稳定性	214
4.2	复杂生态系统的扇形稳定性	222
4.3	复杂生态系统的持久性与绝灭性	231
4.4	三种群模型的稳定性, 空间周期解的存在性与混沌现象	240
4.4.1	三种群 Volterra 模型	240
4.4.2	具功能性反应的三种群模型	262
4.5	具时滞的复杂生态系统的稳定性与极限环	273
第 5 章	物种保护与资源管理的数学方法	291
5.1	种群资源开发与资源管理数学模型	291

5.1.1	引言	291
5.1.2	连续系统模型	291
5.1.3	周期脉冲系统模型	294
5.1.4	状态脉冲反馈控制数学模型	296
5.2	半连续动力系统基础理论	297
5.2.1	半连续动力系统的定义	297
5.2.2	半连续动力系统的性质	300
5.2.3	半连续动力系统的周期解	300
5.2.4	半连续动力系统的基础理论	303
5.2.5	半连续动力系统的旋转向量场	309
5.2.6	半连续动力系统的阶 1 奇异环 (同宿轨)	311
5.2.7	半连续动力系统的环面动力系统	313
5.2.8	半连续动力系统的周期解稳定性	314
5.3	理论研究的典型实例	315
5.3.1	喷洒农药防治害虫的数学模型	315
5.3.2	同宿轨与同宿分支	321
5.3.3	异宿轨与异宿分支	325
5.3.4	切换系统逼近	332
5.4	应用研究的典型实例	344
5.4.1	微生物培养恒浊器装置工艺的状态反馈控制原理及数学模型微生物培养涉及的内容很多	344
5.4.2	释放病毒和病虫防治病虫害	347
5.4.3	计算机蠕虫病毒传播与防治的状态反馈脉冲动力系统	350
5.5	高维半连续动力系统	354
5.5.1	n 维空间中半连续动力系统的定义	354
5.5.2	n 维空间中半连续动力系统的极限性质	358
5.5.3	n 维空间中半连续动力系统的稳定性	362
5.5.4	三维空间中半连续动力系统	364
	参考文献	369
	附录	395
	《生物数学丛书》已出版书目	414

第 1 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)

1.1.1 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次,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次.每一个种群都有:①低层次(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,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.

1.1.2 Logistic 方程

(1) 非密度制约 (density independent) 方程.

1945 年 Crombie 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

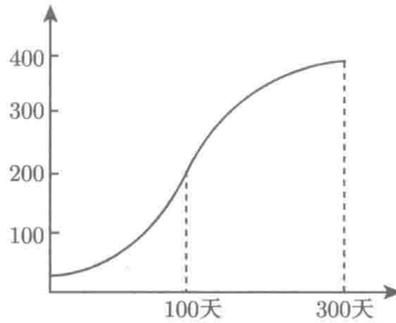


图 1.1

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

这里 r_m 为种群的内禀自然增长率 (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禀增长率, 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

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

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 $N = K$. 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

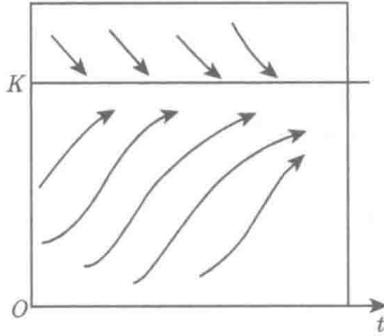


图 1.2

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

这里的 r 即前面的 r_m . 上式右端是 $N(t)$ 的线性函数, 若为更接近实际情况, 则应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 (1974) 得到 $T_R \sim \frac{1}{r_m}$.

1.1.3 开发了的单种群模型

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, 则有以下结论.

(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: $\dot{N} = NF(N) - u(t)F,$

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

$$\text{状态方程: } \dot{N} = NF(N) - u(t),$$

$$\text{初值: } N(0) = N_0,$$

$$\text{终点: } T = \text{const}, N(T) \geq a,$$

$$\text{条件: } 0 \leq u(t) \leq u_{\max},$$

$$\text{目标: } \max \int_0^T u(t) dt, \quad (1.11)$$

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

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

这里 v 为单位重量鱼的价钱, 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 $N(t)$ 为鱼种群的密度, $NF(N)$ 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 均是正常数.

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.

1.1.1.4 具有时迟的单种群模型

1.1.2 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