

Nicholson模型及其同源微分方程的稳定性分析

马遵路 刘来福 徐汝梅

(北京师范大学数学系) (北京师范大学生物系)

在描述捕食者—猎物或寄主—寄生物系统的理论模型中, 最常见的是Lotka-Volterra方程:

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= (a_1 - b_1 P) H \\ \frac{dP}{dt} &= (-a_2 + b_2 H) P\end{aligned}\quad (1)$$

此方程的基本假设之一是认为两个相互作用的物种是完全世代重叠、连续增长的。但是, 在自然界, 尤其对那些生活周期较短而且受季节气候因子影响较大的昆虫及其天敌, 通常世代是离散的。基于后一种情况, Nicholson(1933), Nicholson and Bailey(1935)提出了下面的差分模型:

$$\begin{aligned}\log H_{n+1} &= \log H_n - \frac{aP_n}{2.3} + \log F \\ P_{n+1} &= H_n - H_n e^{-aP_n}\end{aligned}\quad (2)$$

其中:

H_{n+1} , H_n 分别代表第 $n+1$ 代和第 n 代的寄主数量或密度;

P_{n+1} , P_n 分别代表第 $n+1$ 代和第 n 代的雌寄生蜂数量或密度;

a : 发现域 (Area of discovery)

F : 寄主种群的繁殖率。

此系统虽然过于简单, 其生物学假设和数学假设也有许多与生物学实际不甚符合之处, 但模型参数的生物学意义十分明确, 并可以实验获得。对模型进行修改和检验的途径和前景似更加明确。故尚有更多探讨的余地。

一、同源微分方程的建立

假设寄主和寄生蜂的世代长度无限缩小, 或者世代由离散变为完全重叠, 则由

$$\begin{aligned}H_{n+1} - H_n &= FH_n e^{-aP_n} - H_n \\ P_{n+1} - P_n &= H_n (1 - e^{-aP_n}) - P_n\end{aligned}$$

可得

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= (Fe^{-aP} - 1) H \\ \frac{dP}{dt} &= H(1 - e^{-aP}) - P\end{aligned}\quad (3)$$

其生物学意义如下:

$$\textcircled{1} \quad \frac{dH}{dt} \cdot \frac{1}{H} = F \cdot \frac{S}{N} - 1$$

即, 寄主种群的平均个体增殖率等于种群增殖率乘以成活率再减 1;

$$\textcircled{2} \quad \frac{dP}{dt} \cdot \frac{1}{P} = \frac{N-S}{P} - 1$$

即, 雌寄生蜂种群的平均个体增殖率 = 两代之比减 1。

二、Nicholson 差分模型的稳定性分析

对此模型的稳定性判据 k , Maynard Smith 已有明确的结论:

$$k = \ln F \cdot \frac{F}{F-1} \quad (4)$$

$k > 1$ 时, 发散 (系统不稳定)

$k = 1$ 时, 平衡稳定系统;

$k < 1$ 时, 收敛 (系统稳定)

这一判据是由雅可比行列式求出的。由 (4) 可知 (应用洛必达法则), $F = 1, k = 1$; $F > 1, k > 1$; $F < 1, k < 1$, 故系统的行为由寄主种群的繁殖率所唯一决定。当种群繁殖率低于 1 时, 系统收敛于 $(0, 0)$; 当 $F = 1$ 时, 系统达到平衡稳定; 当 $F > 1$ 时, 系统不稳定。

有的文献中提到, 平衡种群为 $N_E = \frac{\ln F}{\alpha(F-1)}$, 我们认为, 其假设, $N_E F - P_E = N_E$ 不符合生物学实际。昆虫的世代, 从卵开始到成虫结束。寄生蜂在寄主幼虫中寄生, 只有未被寄生者才能羽化变为成虫, 成虫再繁殖, 故更合理的假设为

$$(N_E - P_E)F = N_E \quad (5)$$

还有的文献用下列方程:

$$\begin{aligned} Y_{n+1} &= FX_n(1 - e^{-aY_n}) \\ X_{n+1} &= FX_n e^{-aY_n} \end{aligned} \quad (6)$$

(6) 的第一式中多了一个 F , 第 n 代寄生蜂在第 n 代寄主幼虫中产卵, 于第 n 代寄主后期幼虫中羽化出第 $n+1$ 代的寄生蜂成虫。故不应再乘以寄主繁殖率。

但按方程 (6) 进行稳定性分析时, 其结果与方程 (2) 完全相同。

两个种群的相互作用, 关系可由下图表达。

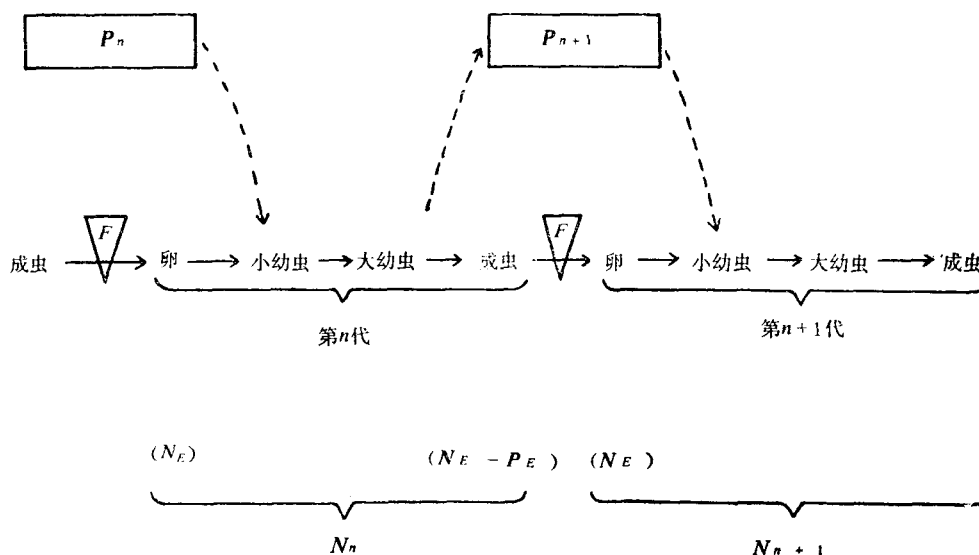


图1 寄主与寄生蜂种群的相互作用和世代关系

三、Nicholson差分模型的计算机模拟

将方程(2)编成BASIC语言程序, 分别输入 F , a , H 及 P 的初始值及所要求计算的代数 n , 计算时 H 及 P 不取整, 一旦 H 或 P 的值小于 0.5 时, 按种群灭绝处理。

以Burnett 关于粉虱——丽蚜小蜂的试验为依据, 试验了不同参数对系统动态的影响。

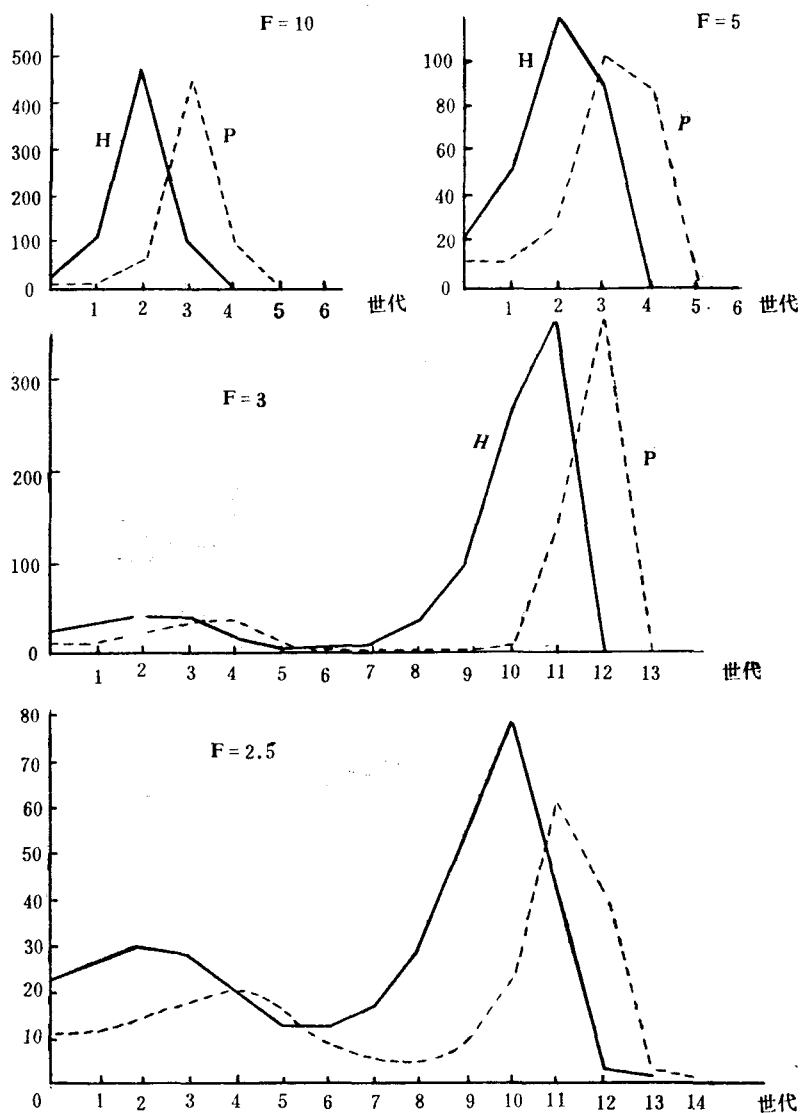
(一) 改变寄主繁殖率 F ($F = 10; 5; 3; 2.5; 2; 1.5; 1; 0.5$)

固定发现域 $a = 0.068$;

寄主初始种群 $H(0) = 22$;

寄生虫初始种群 $P(0) = 11$ 。

从图 2 可以看出计算结果与方程组的稳定性分析相一致: $F > 1$, 系统发散; $F = 1$, 系统平衡; $F < 1$, 系统收敛。



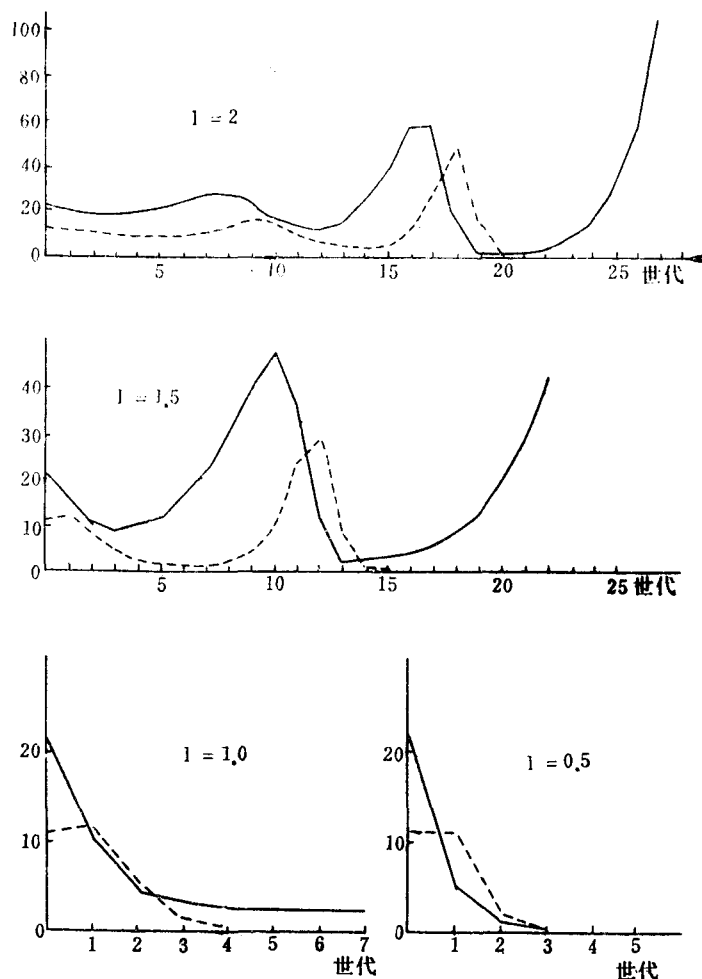


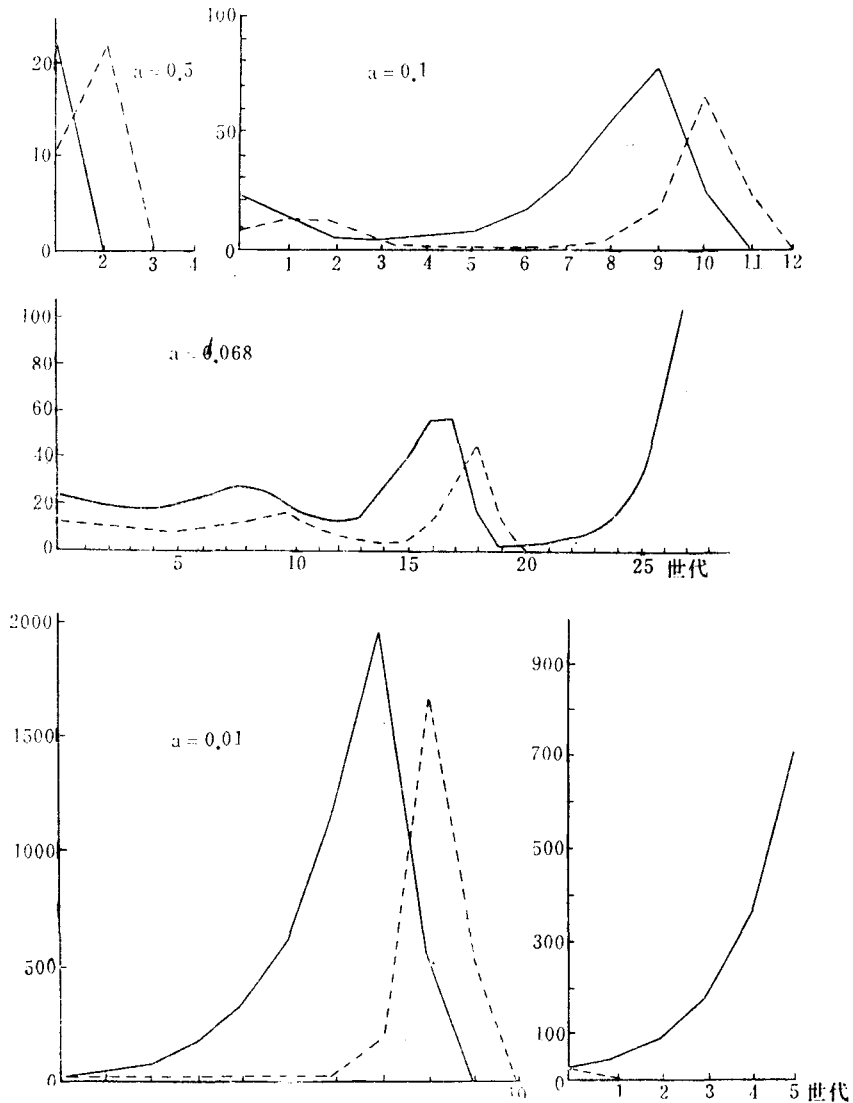
图 2 改变F值时对系统稳定性的影响

从图 2 还可以看出, F' 越大振荡越剧烈, 使种群更快消亡。 $F' > 5$ 时, 只有一次振荡, 寄主种群到第四代时即消亡。 $F' = 3$ 时, 寄主经 12 个世代, 两次振荡。 $F' = 2.5$ 时, 寄主经 13 个世代, 两次振荡。 $F' = 1.5$ 时, 经两次振荡以后呈指数增长。

(二)、改变发现域 a ($a = 0.5; 0.1; 0.068; 0.01; 0.001$) 其他参数为常数; ($F' = 2; H(0) = 22; P(0) = 11$)

从图 3 可以看出, 当发现域 a 较大时 ($a = 0.5$), 寄生虫的搜索, 寄生效应强, 寄主种群立即消亡。 $a = 0.1$ 时, 寄生虫可以在寄主的第十一代时将它灭绝。 $a = 0.068$ 时, 二者斗争, 经过两次振荡, 最终寄生虫种群消亡, 寄主呈指数增长。发现域甚小时 (如 $a = 0.01$), 寄生虫控制不住寄主, 寄主急剧增长。这时按方程组 (2), 因为 P_{n+1} 与 H_n 的正相关关系, 经过一个世代的迟滞, 寄生虫种群也急剧增加。最后, 同样由 (2) 所决定, 寄主种群呈指数衰减以致灭绝。当发现域极小时, 寄生虫的寄生效应太差 (即找不到寄主), 以致寄主种群从一开始就按指数增长, 如图 3 中 $a = 0.001$ 时。

(三) 初始种群比例

图3 改变 α 值对系统稳定性的影响

当 $\alpha = 0.068$, F 稍大于 2 时, $H(0):P(0)$ 为 400:400; 或 100:400; 800:64, 寄主种群在第二代或第三代即绝灭。这也是因为方程组 (2) 本身结构上存在的问题所引起的。因为如前所述, 寄主种群与寄生物种群呈逆指数关系, 所以只要寄生虫数量较大, 寄主立即绝灭。

总之, 通过计算、比较, 可以清楚地看到方程组 (2) 的致命弱点是缺乏密度制约因子。寄生虫种群内无密度制约作用—— α 永远是一个常数。所以寄生虫一多, 寄主就呈指数衰减。此模型就无法计算实际的寄主——寄生虫系统的数量变动。寄主种群也无密度制约因子作用。这样, 经常地, 系统不是按指数剧增, 就是按指数衰减, 振荡剧烈。不是寄主的, 就是寄生虫的种群曲线撞在横轴上, 系统极不稳定。计算时也就出现了其它不合理的地方。如, 初始种群相同, α 相同, 寄主增殖率越高反而消亡越快; 再有, 初始种群之比为 20:11 是可

以算的, 200:110就出反常结果。

四、Nicholson同源微分方程的稳定性分析

前面已导出了同源微分方程:

$$\begin{aligned}\frac{dP}{dt} &= H(1-e^{-aP}) - P \\ \frac{dH}{dt} &= (Fe^{-aP} - 1)H\end{aligned}\quad (3)$$

易知方程组(3)的奇点为 $O(0, 0)$; $O'(\frac{F \ln F}{a(F-1)}, \frac{1}{a} \ln F)$, 从生物学观点可知, 研究 $O(0, 0)$ 无意义。为了讨论 O' , 令

$$\begin{aligned}x &= H - \frac{F \ln F}{a(F-1)} \\ y &= P - \frac{1}{a} \ln F\end{aligned}\quad (7)$$

将(7)代入(3)并展为级数得

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -\frac{F \ln F}{F-1}y + \left(-axy + \frac{aF \ln F}{2(F-1)}y^2\right) + \dots \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{F-1}{F}x + \frac{\ln F - F + 1}{F-1}y + a\left(-\frac{1}{F}xy - \frac{\ln F}{2(F-1)}y^2\right) + \dots\end{aligned}\quad (8)$$

其一次近似方程为:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= -\frac{F \ln F}{F-1}y \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{F-1}{F}x + \frac{\ln F - F + 1}{F-1}y\end{aligned}\quad (9)$$

特征方程是

$$\lambda^2 - \frac{\ln F - F + 1}{F-1}\lambda + \ln F = 0\quad (10)$$

由此有

(一)、当 $\ln F < 0$ 时,

原点为(9)的鞍点, 又因(8)的右端为解析函数, 故 $O(0, 0)$ 仍为(3)的鞍点。特征根为

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left[\frac{\ln F - F + 1}{F-1} \pm \sqrt{\left(\frac{\ln F - F + 1}{F-1}\right)^2 - 4 \ln F} \right]\quad (11)$$

经适当的变换得

$$\begin{aligned}\frac{d\xi}{dt} &= \lambda_1 \xi \\ \frac{d\eta}{dt} &= \lambda_2 \eta\end{aligned}\quad (12)$$

η 轴与 ξ 轴的方程分别是

$$-\frac{F'-1}{F'}x = \frac{1}{2} \left[\frac{\ln F' - F' + 1}{F' - 1} \pm \sqrt{\left(\frac{\ln F' - F' + 1}{F' - 1} \right)^2 - 4 \ln F'} \right] y,$$

取 $F' = 0.5, a = 0.068$, 得

$$\eta \text{ 轴: } y = 0.95x,$$

$$\xi \text{ 轴: } y = -1.52x$$

如图 4 所示:

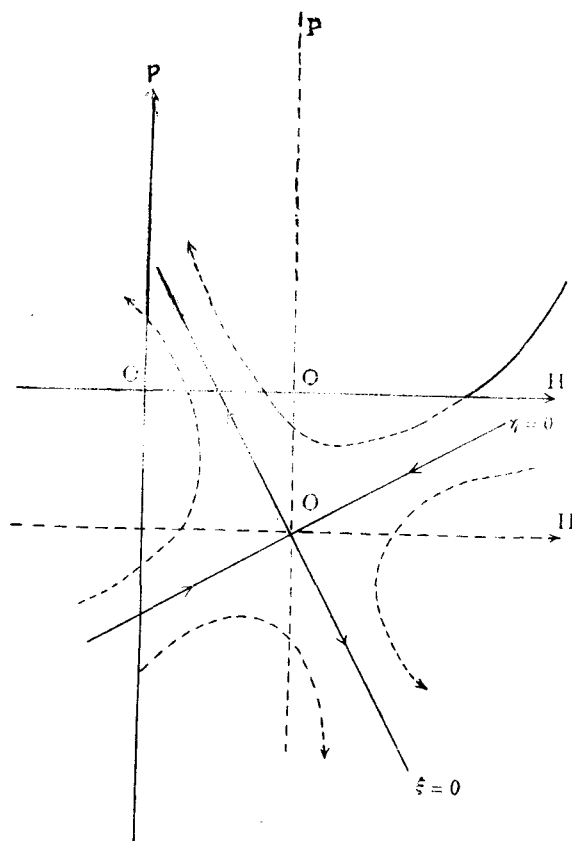


图 4 $\ln F' < 0$ 时轨线的拓扑结构

由于当 H 太小时, 在新坐标系左半平面讨论无意义; 又 P 必然 ≥ 0 , 即在原坐标系下半平面讨论无意义。故仅 $HO''P'$ 平面的第一象限的部分才有生物学意义。从轨线看, 系统只能衰减, 最后达到绝灭。在此情况下, 系统的稳定性与差分模型及计算机模拟结果一致。

(二)、 $\ln F' = 0$, 此时 $F' = 1$, 方程 (3) 化为

$$\begin{aligned} \frac{dH}{dt} &= (e^{-aP} - 1)H, \\ \frac{dP}{dt} &= H(1 - e^{-aP}) - P \end{aligned} \quad (13)$$

显然, $P=0$ 轴上点为奇点。现在讨论 $P=0$ 轴附近轨线的拓扑结构。

(1) 由(13)的第二式易知, 在第二象限中

$$\frac{dH}{dt} = (e^{-aP} - 1)H < 0$$

(2) 由(13)的第二式易知, 当 $P \geq H$ 时

$$H(1 - e^{-aP}) - P < 0$$

再由连续性知, 在第二象限内 H 不太大时, 总有 $\dot{P} < 0$

因此, 在第一象限内, 轨线衰减, 如图5所示。

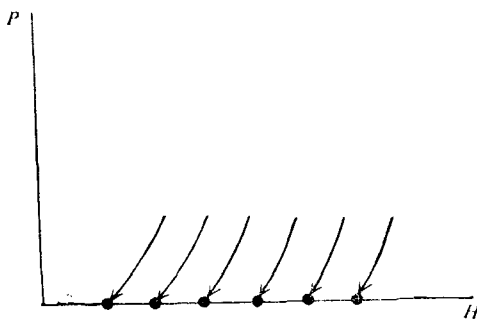


图5 $\ln F=0$ 时, 轨线的拓扑结构

从生物学角度看, 若 $P=0$, 或 $P>0$ 但 $P<0$, 寄生者种群必然绝灭, 寄主种群则由于 $F=1$, 而达到平衡种群, 维持种群稳定不变。

系统的稳定性与差分模型及计算机模拟结果一致。

(三)、 $\ln F > 0$

$$(1) \quad \frac{\ln F - F + 1}{F - 1} < 0$$

$$\textcircled{1} \quad \Delta = \left(\frac{\ln F - F + 1}{F - 1} \right)^2 - 4 \ln F < 0$$

此时, 平衡位置为稳定焦点, 化为极坐标可得

$$\begin{aligned} \frac{dr}{dt} &= \frac{1}{2} \frac{\ln F - F + 1}{F - 1} r \\ \frac{d\theta}{dt} &= -\frac{1}{2} \sqrt{4 \ln F - \left(\frac{\ln F - F + 1}{F - 1} \right)^2} \end{aligned}$$

由此知, 轨线呈顺时针方向运动。轨线的图形如图6所示:

此时, 系统的稳定性与差分方程和计算机模拟的结果相反。

② $\Delta > 0$, 此种情况不可能出现, 因

$$\Delta = \frac{1}{(F-1)^2} \left[(\ln F - F + 1)^2 - 4(F-1)^2 \ln F \right] = \frac{1}{(F-1)^2} \psi(F)$$

而当 $F > 1$ 时,

$$\psi(F) = (\ln F - F + 1)^2 - 4(F-1)^2 \ln F < 0$$

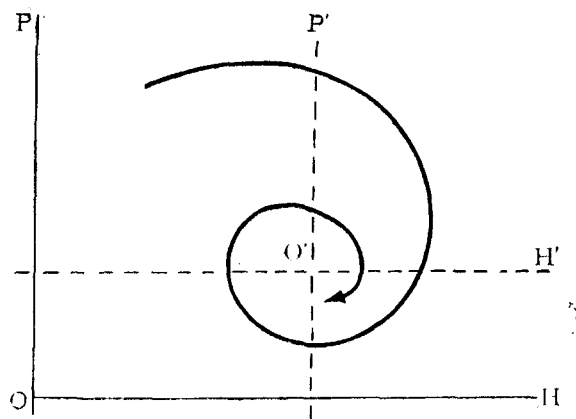


图 6 $\ln F' > 0, \frac{\ln F' - F' + 1}{F' - 1} < 0, \Delta < 0$ 时轨线的拓扑结构

事实上, $\psi(1) = 0$, 而

$$\psi'(F') = \frac{F' - 1}{F'} [6(1 - F') + 2\ln F'(1 - 8F')] < 0$$

从而 $\psi(F')$ 为递减函数, 故 $F' > 1$ 时, $\psi(F') < 0$

③ $\Delta = 0$, 同②可证, 此情况不可能出现。事实上, 当 $\Delta = 0$ 时有

$$\ln F' - F' + 1 = 2(F' - 1)\sqrt{\ln F'} \quad (> 0)$$

即

$$\ln F' > F' - 1$$

但大前提是, $\frac{\ln F' - F' + 1}{F' - 1} < 0$, 必有 $\ln F' < F' - 1$, 此二式显然矛盾。

(2) $\frac{\ln F' - F' + 1}{F' - 1} > 0$, 此时须 $\ln F' - F' + 1 > 0$, 此种情况亦不可能出现。在 (F', y) 平面

上, 设

$$I_1: y_1 = \ln F', \quad \text{则 } y_1' = \frac{1}{F'} < 1 (\because F' > 1)$$

$$I_2: y_2 = F' - 1, \quad \text{则 } y_2' = 1$$

即, I_2 的斜率比 I_1 的大, 而两曲线交于 $(1, 0)$, 当 $F' > 1$ 时处处有

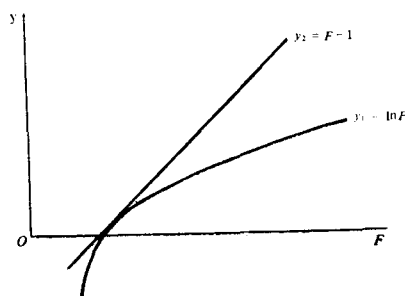
$$F' - 1 - \ln F' > 0$$

如图 7 所示。

(3) $\frac{\ln F' - F' + 1}{F' - 1} = 0$, 方程 $\ln F' - F' + 1 = 0$ 只有一解, 即 $F' = 1$, 与 $F' > 1$ 之大前提相

违。

通过以上对微分化的 Nicholson 模型的稳定性分析可知: $\ln F' < 0$ 时, 原点为 (9) 的鞍点, 当 $\ln F' = 0$ 轨线必与 H 轴相交, 当 $\ln F' > 0$, 只可能出现一种情况, 即稳定焦点。其他情况均不出现。

图 7 $F' - 1 - \ln F' > 0$ 的几何表示

五、Nicholson差分模型与其同源微分方程稳定性的比较

今将对二者的比较列成表 1, 由表看出, 系统的稳定性被寄主繁殖率所唯一决定。

表 1

	差 分 方 程		同 源 微 分 方 程	
	定 态 解	种 群 动 态	定 态 解	种 群 动 态
$\ln F' < 0$ ($F' < 1$)	收 敛 (系统稳定)	两种群均绝灭	鞍 点	两种群均绝灭
$\ln F' = 0$ ($F' = 1$)	平 衡	寄生蜂种群绝灭, 寄主种群保持平衡稳定	轨线与H轴相交	寄生蜂种群绝灭寄主种群保持平衡稳定
$\ln F' > 0$ ($F' > 1$)	发 散 (系统不稳定)	两种群均呈增幅振荡, 最后或者P种群绝灭而H种群呈指数增长, 或H种群先绝灭而后P种群绝灭	稳定焦点	两种群共存, 保持平衡、稳定

上述现象, 用生物学观点可作如下解释。当 $\ln F' < 0$ 时, 寄主种群的繁殖率小于 1, 一代比一代少, 只要时间足够充分, 必然绝灭。寄生者种群因之而绝灭。当 $\ln F' = 0$ 时, 寄主繁殖力等于 1。假设寄生者种群足够小〔因为在大多数情况下寄生者(指寄生蜂)总比寄主少的多, 没有理由认为寄生者远远多于寄主种群而后者仍能长期存在〕。当 P 充分小时, 其变化率小于零, 故寄生者种群衰减, 直至绝灭。寄主种群单独存在时, 因繁殖率为 1, 而保持恒定。

$\ln F' > 0$ 是生物种群中最普遍的现象。生物种群总是要遭到不同气候因子, 生物因子等的致死作用。只有 $F' \gg 1$ 时, 种群才能确保生存。尤其对那些进行 r 选择的类群, 如昆虫等更加如此。

Nicholson 差分模型与其同源微分方程之间的主要差别是一个时滞问题。在原差分方程中, 一切作用因子的影响体现在下一个世代, 故有一个世代间隔的时滞。而在同源微分方程中, 一切作用都是即时的, 没有时滞。

在寄主繁殖率较低时, ($F' \ll 1$) 影响系统稳定性的主导因子是 F' , 故两个模型的行为动态相同。

在寄主繁殖率较高 ($F > 1$) 时, 时滞的有无起决定作用。具有时滞的系统不稳定, 无时滞的系统是稳定的, 两者的行为正好相反。

这一结论与 Lotka-Volterra 方程的分析结果相吻合。May (1973) 将 Lotka-Volterra 方程差分化后得 (符号已改写)

$$H_{n+1} = H_n F(1 - \alpha P_n)$$

$$P_{n+1} = H_n F \alpha P_n$$

对它的稳定性进行分析, 与我们所得结果一致。

Nicholson 差分模型与 Lotka-Volterra 同源差分模型均符合通式:

$$H_{n+1} = H_n F f(P_n)$$

$$P_{n+1} = F H_n [1 - f(P_n)]$$

其中, 在 Nicholson 模型中 $f(P_n) = e^{-\alpha P_n}$, 在 Lotka-Volterra 模型中 $f(P_n) = 1 - \alpha P_n$ 。

众所周知, Lotka-Volterra 经典模型的定态解是中心解 (呈中性稳定)。加入时滞后, 变为不稳定 ($F > 1$ 时, $k > 1$), 可与本文中将 Nicholson 模型微分化后所得的结论互为逆证明。

参 考 文 献

- 秦元勋 1959 微分方程所定义的积分曲线(上)。科学出版社。
 Beddington, J. R. *et al* 1975 Dynamic complexity in Predator-Prey models framed in difference equations. *Nature (Lond.)* 255: 58—60
 Hassell, M. P. 1976 Some practical implications of recent theoretical studies of host-parasitoid interactions. *Pro. XV Inter. Cong. Entomol.* 608—21
 Lotka, A. J. 1956 Elements of mathematical biology (reprint of Elements of Physical Biology. 1925)
 May, R. M. 1973 On relationships among various types of population models. *Amer. Natur.* 107(953): 46—57
 Nicholson, A. J. 1954 An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.* 2(1): 9—65
 Smith, J. M. and M. Slatkin 1973 The stability of Predator-Prey systems. *Ecology* 54(2): 384—91
 Smith, J. M. 1974 Models in Ecology
 Varley, G. C. and G. R. Gradwell, M. P. Hassell 1974 Insect population Ecology

STABILITY ANALYSIS OF NICHOLSON MODEL AND ITS HOMOLOGOUS DIFFERENTIAL EQUATIONS

Ma Zunlu Liu Laifu

(Math. Dept. Beijing Normal University)

Xu Ru-mei

(Biol. Dept. Beijing Normal University)

First, the stability analysis of Nicholson difference equation and its computer simulations were presented in this paper. The effects of host fecundity (F), area of discovery (a) and initial population size on the stability of the system is discussed.

Second, the homologous differential equation is derived. The theoretical analysis of its steady-state stability and the topological graph of its phase trajectory is given.

Finally, the results of Nicholson difference equation, computer simulations and differential equation were compared. It shows that the fecundity of the host population F has an unique and deterministic effect on the stability of the system. The significant destabilizing effect of time-delays was also discussed and compared with that of the Lotka-Volterra equations and their homologous difference equations.