

非线性区，是目前研究中薄弱的一环。

当发现非平衡相变与平衡相变的类似性后，自然想到把研究平衡态相变与临界现象的概念方法运用于非平衡态，特别是重正化群理论，最近有人作了这方面的尝试<sup>[6]</sup>，此外，这个类似性是否有更深刻的物理原因？

以前研究大都限于定态，转向 Master 方程非定态解的研究，虽然较困难，然而这是进一步必然要进行的方向。

本文是 1978 年 10—12 月举行的理论生物物理讨论班的讨论稿，蒙讨论班同志提供宝贵意见，特此致谢。

## 参考文献

- [1] Haken, H: Cooperative effects (1974). Amsterdam North-Holland Pub. Co.
- [2] Schlogl, F.: Z. Physik, 253, 147, 1972.
- [3] Nicolis, G. & Prigogine, I: Self-Organization in Non-equilibrium System, John Wiley & Sons 1977.
- [4] McNeil, K. J. & Walls, D. F: J. Stat. Phys., 10, 439, 1974.
- [5] Nitzan, A. et al.: J. Chem. Phys., 61, 1056, 1974.
- [6] Dewel, G. et al.: Z. Physik, B, 28, 235, 1977.
- [7] Matheson, I. et al.: J. Stat. Phys., 12, 21, 1975.

[本文于 1979 年 4 月 9 日收到]

# 非线性常微分方程定性理论在生态学中的应用

张 锦 炎

(北京大学数学系)

三十年代时由于研究无线电的线路、器材的需要产生了数学中非线性常微分方程定性理论这样一个分支。经过几十年的发展，今天它能为很多的学科服务了，生物学就是其中的一门。下面通过几个例子看它在生态学中的应用。

## 1. 一个物种

先给几个定义：

**出生率：**单位时间里每一个成员中出生的成员数与一千之比。

**死亡率：**单位时间里每一个成员中死亡的成员数与一千之比。

**增长率：**单位时间里每一个成员中增长的成员数与一千之比。

显然以上三者有关系式：

$$\text{增长率} = \text{出生率} - \text{死亡率} \quad (1)$$

以上定义中“一千个”这个数量可以换成其他适用的或需要用的数量。

设  $t$  时刻某物种的成员数为  $y$ ， $y$  是  $t$  的函数； $y = y(t)$ ，考虑从  $t$  到  $t + \Delta t$  这一段

时间，这段时间里成员数从  $y = y(t)$  改变为  $y + \Delta y = y(t + \Delta t)$ ，于是

$$\frac{\Delta y}{\Delta t \cdot y(t)} \text{ 到 } t + \Delta t \text{ 这段时间中的平均增长率} =$$

当然，如果成员数是可以数的，那么  $y(t)$  是非负整数。为了应用数学工具，当知道了时刻  $t_1, t_2 \dots$  所对应的  $y(t)$  的值时，我们用插值法或其他方法把  $y(t)$  开拓到非负实数上去，得到一个实变数的实值函数，并设  $y(t)$  有连续的微商。于是

$$t \text{ 时刻的增长率} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta y}{\Delta t \cdot y(t)} = \frac{y'(t)}{y(t)} \quad (2)$$

以下分别对各种不同的增长率讨论物种成员数随时间变化的情况：

(1) 增长率是常数  $\alpha (\alpha > 0)$

此时根据 (2) 式物种成员数  $y(t)$  满足微分方程：

$$\frac{y'}{y} = \alpha$$

即

$$\frac{dy}{dt} = \alpha y \quad (3)$$

设  $t = 0$  时物种成员数  $y = y(0)$ 。则满足此初始条件的解为

$$y(t) = y(0)e^{\alpha t}$$

显然只要  $y(0) > 0$ , 就有

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = +\infty$$

也就是说, 物种的成员数会无限地增长。

(2) 增长率只依赖于主要食物的量  $\sigma$  ( $\sigma$  是非负常数)

设维持该物种生存的最少食物量是  $\sigma_0$ , 例如, 猫要捕食鼠首先要有机会遇到鼠, 因此要维持某一种猫的生存就要在它的流动范围内有一个最少的鼠的只数  $\sigma_0$ 。当  $\sigma > \sigma_0$  时增长率为正;  $\sigma = \sigma_0$  时增长率为 0;  $\sigma < \sigma_0$  时增长率为负。

取增长率为满足以上条件的最简单的形式:

$$\text{增长率} = a(\sigma - \sigma_0) \quad (a > 0)$$

于是由(2)式得到物种成员数的满足的微分方程:

$$\frac{dy}{dt} = a(\sigma - \sigma_0)y \quad (4)$$

其中常数  $a$ ,  $\sigma_0$  反映物种的特性, 而常数  $\sigma$  与环境有关。此方程满足  $t = 0$  时,  $y = y(0)$  的解为:

$$y(t) = y(0)e^{a(\sigma-\sigma_0)t}$$

显然

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = \begin{cases} 0 & \text{当 } \sigma < \sigma_0 \\ y(0) & \text{当 } \sigma = \sigma_0 \\ +\infty & \text{当 } \sigma > \sigma_0 \end{cases}$$

表明无论一开始有多少成员, 当  $\sigma > \sigma_0$  时, 物种成员将无限增长;  $\sigma = \sigma_0$  时, 物种成员数维持常量;  $\sigma < \sigma_0$  时, 此物种将死光。同一物种在不同的环境里将有不同的前景。

(3) 增长率与物种的成员数有关

例如成员增多就有居住拥挤, 疾病易于传染……社会摩擦; 当然也有利于集体捕食、抵御外物种的攻击……正的社会现象。

如果只考虑社会摩擦, 我们设有一个成员的极限值  $\eta$ , 当物种的成员总数超过  $\eta$  时, 增长率为负。设增长率  $\alpha = C(\eta - y)$  ( $C > 0$ ), 此时物种成员数满足极限增长方程:

$$\frac{dy}{dt} = C(\eta - y)y \quad (C > 0, \eta > 0) \quad (5)$$

方程右端出现非线性项  $-Cy^2$ , 它反映了社会摩擦。

显然,  $y = 0$ ,  $y = \eta$  都是方程(5)的解。而  $t = 0$  时  $y = y(0)$ , ( $y(0) \neq 0$ ,  $y(0) \neq \eta$ ) 的解是:

$$\ln \left| \frac{y}{\eta - y} \right| = \eta Ct + \ln \left| \frac{y(0)}{\eta - y(0)} \right|$$

当  $t \rightarrow +\infty$  时,  $y \rightarrow \eta$ 。

这就是说, 如果开始时物种成员数为 0 或  $\eta$ , 则分别维持这成员数; 而开始时不论成员数是多于  $\eta$  还是少于  $\eta$  总在一段时间之后达到  $\eta$ 。

## 2. 捕者与食

设捕者的成员数为  $y$ , 它的食物的成员数为  $x$ 。下面分别对忽略社会现象和考虑社会摩擦来进行讨论

(1) 忽略社会现象

设捕者  $y$  的食物的量是食的成员数  $x$ ; 而食  $x$  的食物是充分供给的。首先由 1.(2) 的讨论得到捕者  $y$  应满足的方程:

$$\frac{dy}{dt} = a(x - \sigma_0)y$$

其中  $a > 0$ ,  $\sigma_0 > 0$  是常数, 我们把它改写为:

$$\frac{dy}{dt} = (Cx - D)y \quad (C > 0, D > 0) \quad (6)$$

再来考虑食  $x$  应满足的方程。 $x$  有充分的食物所以有一个稳定的出生率  $A$ 。至于  $x$  的死亡率应该是单位时间中食的  $x$  成员中的死亡数与  $x$  之比。而单位时间中食的  $x$  成员中的死亡数与  $y$ , 与  $x$  都是成正比的, 是  $Bxy$ 。这是因为两倍的猫将吃掉两倍的鼠; 鼠有两倍就使猫有两倍的次数遇到鼠。由(1)式得

$$x \text{ 的增长率} = A - \frac{Bxy}{x} = A - By$$

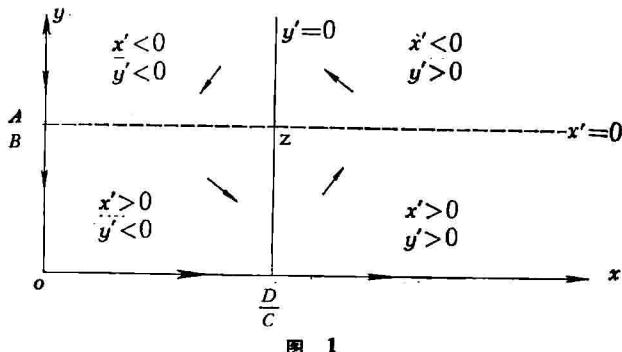


图 1

从而得到食  $x$  满足的微分方程

$$\frac{dx}{dt} = (A - By)x \quad (A > 0, B > 0) \quad (7)$$

联合 (6) 与 (7) 得到 Volterra-Votka 的捕食方程:

$$\begin{cases} x' = (A - By)x \\ y' = (Cx - D)y \end{cases} \quad (A, B, C, D \text{ 皆正}) \quad (8)$$

这个系统的平衡点是  $0 = (0, 0)$  与  $z = \left(\frac{D}{C}, \frac{A}{B}\right)$ , 讨论它的一级近似方程得出  $(0, 0)$  是鞍点, 不稳定。而  $\left(\frac{D}{C}, \frac{A}{B}\right)$  的特征值是纯虚数, 得不到关于稳定性信息。

为作 (1) 的相图, 令  $x' = 0$  得直线  $y = \frac{A}{B}$  与  $x = 0$ ; 令  $y' = 0$  得直线  $x = \frac{D}{C}$  与  $y = 0$ , 它们把右上平面  $R(x > 0, y > 0)$  分成四块, 在每块内  $x'$ ,  $y'$  不变号。正  $x$  轴与正  $y$  轴都是方程 (8) 的轨线。方向如图 1 所示。

可以证明, 当  $t$  增加时方程 (8) 的轨线  $(x(t), y(t))$  (除去平衡点与坐标轴外) 沿着反时针方向在四块区域中由一块进入另一块。应用 Poincaré-Bendixson 定理可知系统没有极限环。最后 Volterra Votka 定理告诉我们: 方程的每一轨线(除去平衡点与坐标轴外)都是闭轨线。于是 (1) 的相图如图 2。

由相图可见, 如果开始时只有捕者没有食, 那么捕者要死光; 如果从一开始时就没有捕者, 那么食会无限增长; 如果一开始捕者成员数为  $\frac{A}{B}$ , 食的成员数为  $\frac{D}{C}$ , 那么将永远维持这个

平衡状态, 如果开始时两物种的成员数  $(x(0), y(0))$  有  $x(0) > 0, y(0) > 0$ , 但不是  $(\frac{D}{C}, \frac{A}{B})$ , 则捕者与食的成员数循环振荡, 没有一种会死光, 也没有一种会无限增长。

## (2) 考虑社会摩擦

像在(3) 中一样, 由 (8) 式进而得到极限增长的捕食方程

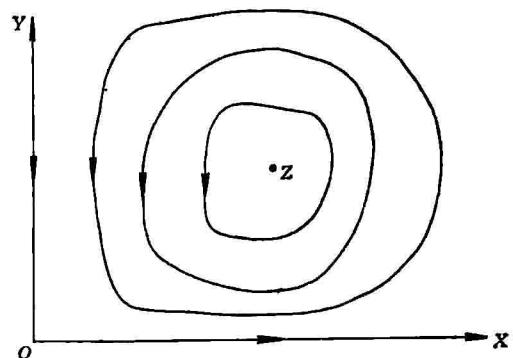


图 2

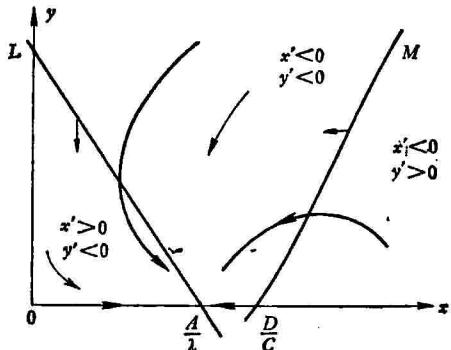


图 3

$$\begin{cases} x' = (A - By - \lambda x)x \\ = P(x, y) \\ y' = (Cx - D - \mu y)y \\ = Q(x, y) \end{cases} \quad (A, B, C, D, \lambda, \mu \text{ 皆正}) \quad (9)$$

右上平面  $R(x > 0, y > 0)$  被两条直线

$$L: A - By - \lambda x = 0$$

$$M: Cx - D - \mu y = 0$$

分成几块。每块内  $x'$ ,  $y'$  不变号。在  $L$  上  $x' =$

0；在  $M$  上  $y' = 0$ 。下面分别对两条直线在  $R$  内交或不交进行讨论：

A. 在  $R$  内不交，即  $\frac{A}{\lambda} < \frac{D}{C}$

此时平衡点有两个为  $(0, 0)$  与  $(\frac{A}{\lambda}, 0)$ 。

由计算一级近似方程得知  $(0, 0)$  是鞍点； $(\frac{A}{\lambda}, 0)$  是渐近稳定平衡点。

方向场如图 3 所示。初值在  $y$  轴上的轨线趋于原点；初值在  $R$  内或  $x$  轴上的轨线都趋于平衡点  $(\frac{A}{\lambda}, 0)$ 。

也就是说，不论起始捕者与食的成员数各是多少，将以捕者死光告终。如果起始时有食，则食将稳定于  $\frac{A}{\lambda}$ 。

B. 在  $R$  内相交，即  $\frac{D}{C} < \frac{A}{\lambda}$

此时平衡点有三个为： $(0, 0)$ ,  $(\frac{A}{\lambda}, 0)$

和  $z = (\bar{x}, \bar{y})$  这  $z$  是直线  $L$  与  $M$  之交点。计算一级近似方程可知  $(0, 0)$  是鞍点， $(\frac{A}{\lambda}, 0)$  也是鞍点，而  $z$  是一个渐近稳定平衡点。方向场如图 4 所示。

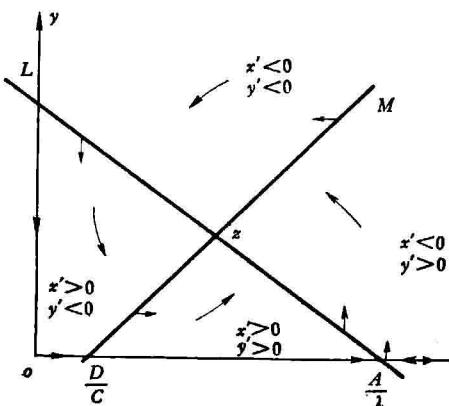


图 4

现在， $R$  的内部有一个平衡点  $z$ ，而围绕着平衡点可能有闭轨线，下面我们应用 Poincaré 判别条件来证明没有闭轨线。

如果围绕  $z$  有闭轨线，其方程为： $x = x(t)$ ,  $y = y(t)$ ,  $-\infty < t < +\infty$ ，则一定有  $\tau$  使  $x(\tau) = x(0)$ ,  $y(\tau) = y(0)$ ，把方程(9)变形为等式：

$$(A - By - \lambda x)dt = \frac{dx}{x}$$

$$(Cx - D - \mu y)dt = \frac{dy}{y}$$

在它们的两边沿闭轨线积分一圈，得：

$$\int_0^\tau (A - By - \lambda x)dt = \int_{x(0)}^{x(\tau)} \frac{dx}{x} = \ln|x| \Big|_{x(0)}^{x(\tau)} = 0$$

$$\int_0^\tau (Cx - D - \mu y)dt = \int_{y(0)}^{y(\tau)} \frac{dy}{y} = \ln|y| \Big|_{y(0)}^{y(\tau)} = 0$$

即得方程组：

$$\lambda \int_0^\tau x dt + B \int_0^\tau y dt = A\tau$$

$$C \int_0^\tau x dt - \mu \int_0^\tau y dt = D\tau$$

由此解出  $\frac{1}{\tau} \int_0^\tau x dt$  与  $\frac{1}{\tau} \int_0^\tau y dt$  得

$$\begin{cases} \frac{1}{\tau} \int_0^\tau x dt = \frac{\begin{vmatrix} A & B \\ D & -\mu \end{vmatrix}}{\begin{vmatrix} \lambda & B \\ C & -\mu \end{vmatrix}} = \bar{x} \\ \frac{1}{\tau} \int_0^\tau y dt = \frac{\begin{vmatrix} \lambda & A \\ C & D \end{vmatrix}}{\begin{vmatrix} \lambda & B \\ C & -\mu \end{vmatrix}} = \bar{y} \end{cases} \quad (10)$$

注意这  $(\bar{x}, \bar{y})$  正是  $z$  的两个坐标。

现在来沿闭轨线计算积分

$$h = \frac{1}{\tau} \int_0^\tau (P_x + Q_y)dt \quad (11)$$

因为  $P_x = A - By - 2\lambda x$ ,  $Q_y = Cx - D - 2\mu y$  所以

$$h = \frac{1}{\tau} \int_0^\tau (A - By - 2\lambda x + Cx - D - 2\mu y)dt$$

应用(10)式得

$$h = -\lambda \bar{x} - \mu \bar{y} = -\lambda \frac{-A\mu - BD}{-\lambda\mu - BC}$$

$$-\mu \frac{\lambda D - AC}{-\lambda\mu - BC}$$

$$= \frac{-A\lambda\mu - BD\lambda + D\lambda\mu - AC\mu}{\lambda\mu + BC}$$

因为  $\frac{D}{C} < \frac{A}{\lambda}$ , 所以  $D\lambda\mu - AC\mu = (D\lambda - AC)\mu < 0$ , 于是  $h < 0$ 。根据 Poincaré 判别条件, 闭轨线应是稳定的, 而这与  $z$  是一个渐近稳定平衡点矛盾, 所以没有闭轨线。

于是在  $R$  内任何一点出发的解都趋于平衡点  $z$ , 也就是说, 只要起始时捕者与食都有, 那么它们的成员数最终稳定于一个常态, 共存下去。

为什么  $\frac{A}{\lambda}$  与  $\frac{D}{C}$  的相对大小会导致如此不同的下场呢? 回顾这些常数的实际意义, 我们看到  $\frac{D}{C} = \sigma_0$  是捕者维持生存所需的最少食物量。而  $A$  是食的出生率;  $\lambda$  是食的社会摩擦系数。所以  $\frac{A}{\lambda}$  的大小反映了食的繁殖能力。 $\frac{A}{\lambda} < \frac{D}{C}$  表示捕者维持生存所需的最少食物量相对于食的繁殖能力来说过大, 当然它只好死光。反之, 它们会共存下去。

### 3. 竞争物种

物种  $x, y$  竞争共同的食物, 它们的增长方程可以写成以下的较为一般的形式,

$$\begin{cases} x' = M(x, y)x \\ y' = N(x, y)y \end{cases} \quad (12)$$

其中增长率  $M, N$  分别是非负变数  $x, y$  的函数。设它们对变量  $x, y$  有连续一阶微商。满足以下条件:

(a) 一物种的成员数增加时另一物种的增长率下降, 所以

$$\frac{\partial M}{\partial y} < 0, \quad \frac{\partial N}{\partial x} < 0;$$

(b) 任一物种的成员数过多, 两物种都不能增长。所以存在常数  $K > 0$ , 使得

当  $x \geq K$  或  $y \geq K$  时  $M(x, y) \leq 0$  并且  $N(x, y) \leq 0$ ;

(c) 只有一个物种时, 按极限增长。所以存在常数  $a > 0, b > 0$  使得

当  $x < a$  时  $M(x, 0) > 0$ ;

当  $x > a$  时  $M(x, 0) < 0$ 。

当  $y < b$  时  $N(0, y) > 0$ ;

当  $y > b$  时  $N(0, y) < 0$ 。

由以上条件可知, 当  $x_0$  满足条件  $0 \leq x_0 \leq a$  时, 直线  $x = x_0$  上恰有一点与  $M(x, y) = 0$  相交。由 (a) 与隐函数定理, 从  $M(x, y) = 0$  确定一个非负的有连续一阶导数的函数  $y = f(x) (0 \leq x \leq a)$ 。我们把这段曲线记作  $\mu$ 。 $\mu$  把  $R$  分为上下两个部分。在  $\mu$  的下边  $M > 0$ ; 在  $\mu$  的上边  $M < 0$  (图 5)。

类似地, 从  $N(x, y) = 0$  确定出一个非负的有连续一阶导数的函数  $x = g(y) (0 \leq y \leq b)$ 。我们把这段曲线记作  $\nu$ 。 $\nu$  把  $R$  分为左右两个部分, 在  $\nu$  的左边  $N > 0$ ; 在  $\nu$  的右边  $N < 0$  (图 6)。

以下分别情况进行讨论。

(1) 设  $\mu$  与  $\nu$  不交

这时平衡点有三个, 是  $(0, 0), (a, 0)$  与

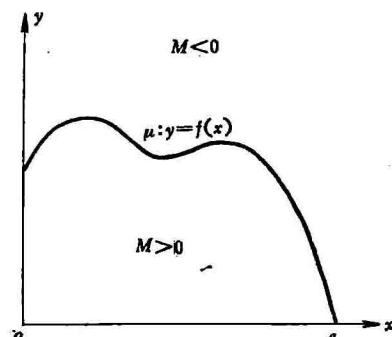


图 5

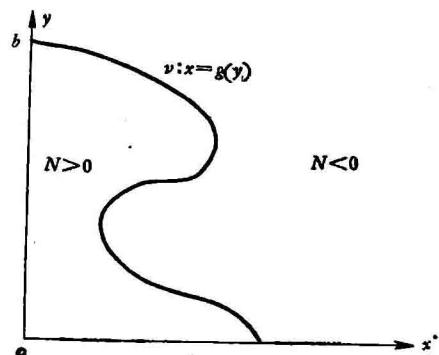


图 6

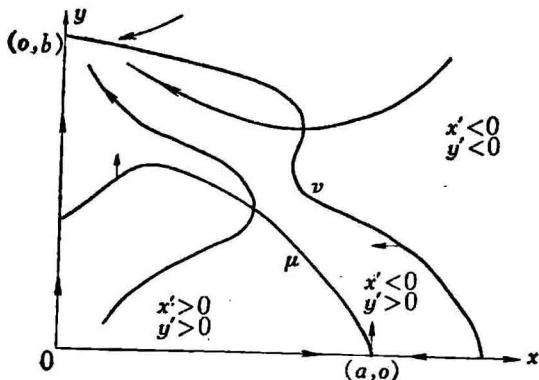


图 7

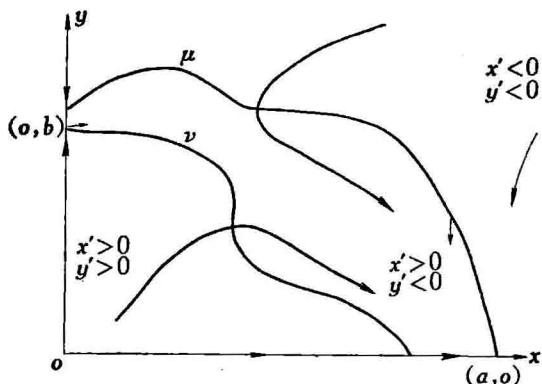


图 8

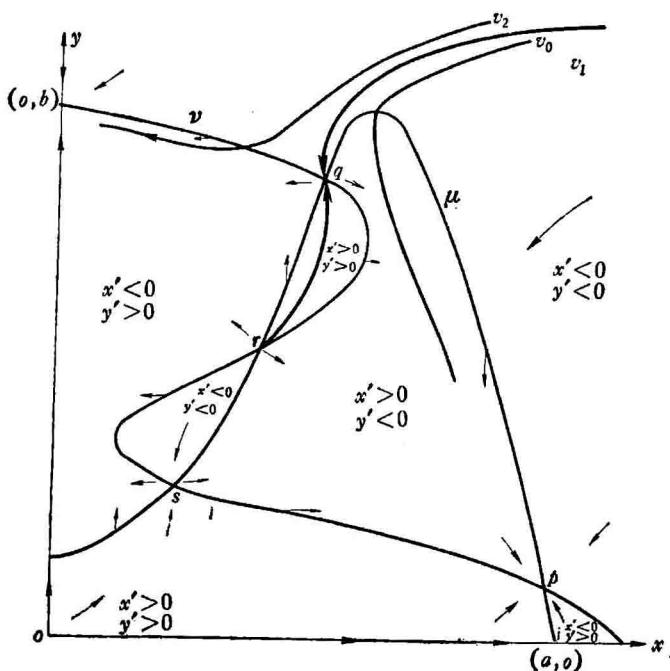


图 9

$(0, b)$ 。

如果  $\mu$  在  $\nu$  的左边，则平衡点  $(0, 0)$  是个源， $(a, 0)$  是个鞍点，所有轨线趋于平衡点  $(0, b)$ ，如图 7。

如果  $\nu$  在  $\mu$  的下边，则平衡点  $(0, 0)$  是源， $(0, b)$  是鞍点，所有的轨线趋于平衡点  $(a, 0)$ ，如图 8。

两物种竞争共同的食物，所以两物种成员都很少时，食物充分，两者都增加；任一物种成员太多时，两者都减少。 $\mu$  在  $\nu$  的左边，意味着其它的情况都是  $x$  物种减少而  $y$  物种增加。这样最后以  $x$  死光而告终。 $\nu$  在  $\mu$  的下边，意味着其它的情况都是  $y$  物种减少而  $x$  物种增加。最后  $y$  死光。

## (2) 设 $\mu$ 与 $\nu$ 相交

我们结合图 9 进行讨论。

这时平衡点除  $(0, 0)$ ,  $(a, 0)$  与  $(0, b)$  之外还有  $p, q, r, s$  四个点。其中  $(0, 0)$  与  $r$  是源， $(a, 0), s, q$  是鞍点， $(0, b)$  与  $p$  是渐近稳定平衡点。

$R$  内虽然有平衡点，但是没有闭轨线。这是因为对于每一个被曲线  $\mu$  与  $\nu$  所分割开的基本区域，可以证明，轨道在区域的边界上或全是指向内、或全是指向外。

所以轨道不会围绕着平衡点转圈子。

既然没有闭轨线，所以每一轨线都要趋于某一个平衡点。现在的问题是从很接近的初始状态出发的轨线是否总趋于同一个平衡点呢？ $q$  点是一个鞍点，有且只有两条轨线趋于它，例如是图 9 中的粗黑线。 $v_0$  与  $v_1$  是两个邻近的状态，在粗黑线的同侧，于是从它们出发的轨线都趋于平衡点  $p$ ， $v_2$  也是与  $v_0$  很接近的一个状态，但是在粗黑线的另一侧，于是从它出发的轨线就不是趋于平衡点  $p$ ，而是趋于平衡点  $(0, b)$  了，见图 9。

这说明：有时，生态的改变不

影响两物种最后的平衡状态。但也有时，由于某一意外事件，例如，某物种突然增加一批新成员，一场森林火灾，或一种疫病流行，……改变了原来的生态，从  $v_0$  跳到  $v_2$ ，这样一来后果大不相同，原来是可以共存下去的（趋于  $p$ ），而现在将以一个物种的死光而告终（趋于  $(0, b)$ ）。

以上一切数学中的结论都是可以严格证明的；证明可参考以下文献。

## 参 考 文 献

- [1] Hirsch, M. W. and Smale, S.: Differential Equations, Dynamical Systems, and Linear Algebra. New York, Academic Press, 1974.
- [2] Rescigno, A.: The Struggle for Life: I. Two Species, Bulletin of Math. Cal. Biophysics, 29, 1967.
- [3] 古屋茂、南雲仁一：《非线性振动論》，上海科学技术出版社，1962。

[本文于 1979 年 4 月 9 日收到]

# 试 论 生 物 数 学 方 法

徐 克 学

（山西省晋东南地区药品检验所）

数学与生物学，这二门过去较少往来的科学，从 20 世纪开始互相渗透，生物数学发展很

快。请看下面对 4,500 篇生物数学论文的统计表<sup>[1]</sup>：

年：	1870	1880	1890	1900	1910	1920	1930	1940	1950	1960
----	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------

占百分比：	0.4	0.7	3.7	6.3	4.4	11.4	29.6	12.5	31.0
-------	-----	-----	-----	-----	-----	------	------	------	------

40 年代电子计算机技术应用以后，生物数学发展得更快。请看统计表\*：

年：	1950	1960	1970	1977
----	------	------	------	------

出版生物数学杂志种数：	5	11	23	42(1976 年)
-------------	---	----	----	------------

平均每年召开有关生物数学学术会议次数：	0.2	1.7	5.1
---------------------	-----	-----	-----

“生物学（Biology）这个名词来源于希腊字（*Ophelos* 即生命），这门科学由于应用了数学，获得第二次生命”<sup>[2]</sup>。数学促进了生物学的发展；另一方面，生物学也促进了数学的发展。数学，当它与生命科学相结合，产生了许多新的数学理论与方法，如数学模型、系统分析，……。生物数学的方法层出不穷，呈现出一个非常活跃的领域。近些年来，又有分类分析方法跨进生物数学的领域，它的理论日臻完善，它的应用，几乎遍及整个生物学及其边缘学科。分类分析方法的出现意义很大，这是生物数学中新的动态。

本文试对当前生物数学方法的主要方面进行论述，着重介绍分类分析方法，以促进人们对这方面的了解。

## 生物数学的困难

对生物学的研究，让我们从更一般的情况开始。如果把被考虑的某一事物称作系统；事物表现出变化着的情况称为特性，以符号  $x$  表示；与此系统有关的一切特性（不妨设有  $n$  个）组成集合，记作  $\{x_1, x_2, \dots, x_n\}$ 。对系统的研究，就归结为对特性之间关系的研究。

不妨举个例子，物理学中简单无阻尼弹性小振动（图 1）。这个系统有时间  $t$  和距离  $x$  两个特性，系统被写成  $\{x, t\}$ 。列出运动方程：

$$m \frac{d^2x}{dt^2} + cx = 0 \quad (c > 0, \text{ 常数})$$

解方程，得数学表达式：

$$x = A \sin \left( \sqrt{\frac{c}{m}} t + B \right) \quad (A, B \text{ 由初始条件决定})$$

整个问题得到解决。

此例是物理学中经常使用的所谓数学物理

\* 根据中国科学技术资料情报研究所和中国科学院图书馆的资料进行统计。