

# Richards 模型的推广研究\*

郑立飞, 赵惠燕, 刘光祖

(1 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100)

[摘 要] 在单种群生长模型的基础上提出了多种群下的 Richards 模型, 并对相关的参数给出了明确的生物学意义, 认为该模型有效地包括了种群的竞争关系, 偏利与偏害关系, 共生与互惠关系等。同时, 对两种群下的情况进行了稳定性分析, 结果表明, 两种群下的相互作用方程是该模型的一个特例, 表明多种群下的 Richards 模型在一定程度上拓展了 Richards 模型的应用空间。最后对模型进行了一部分定性的讨论。

[关键词] Richards 模型; 多种群; 种群关系

[中图分类号] O 175 13; Q 96

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2004)08-0107-04

Richards 模型是对生物生长过程描述最准确、适用性最强的方程<sup>[1]</sup>。其单种群下的解析表达式为

$$x(t) = k\{1 + c \exp(-r(t - t_0))\}^{-1/c}, \quad (1)$$

式中,  $c$  为生长曲线形状参数,  $c \neq 0$ 。相应的微分方程为

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{(x/k)^c}{c}\right), \quad c \neq 0. \quad (2)$$

当  $c = 0$  时, 方程为

$$\frac{dx}{dt} = rx \ln \frac{k}{x}. \quad (3)$$

Richards 模型包含了众多的 S 型生长方程: 当  $c = -1$  时, 表示单分子生物生长方程(修正指数曲线模型); 当  $c = 1/3$  时, 表示 von Bertalanffy 生长方程; 当  $c = 0$  时, 表示 Gompertz 曲线方程; 当  $c = 1$  时, 表示经典的 Logistic 生长方程。但是在自然界中, 大多数种群不是单独存在的, 而是存在各种依赖关系, 这就要求在理论上要有表示多种群下的生长方程。为此, 本研究提出  $n$  种群下的昆虫 Richards 模型, 以期对种群的相互作用进行更好的分析。

## 1 $n$ 种群的 Richards 模型

### 1.1 定义

式(4)为  $n$  种群下的 Richards 模型:

$$\frac{dx_i}{dt} = \begin{cases} \frac{b_i}{1 - \delta} f(x_i, a) \left( \left( \frac{1}{K_i} \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} x_j \right)^{\delta-1} - 1 \right), & \delta \neq 1 \\ b_i f(x_i, a) \left( \ln \sum_{j=1}^n \frac{K_j}{x_j} \right), & \delta = 1 \end{cases} \quad (4)$$

$i = 1, 2, \dots, n_0$

式中,  $x_i(t)$  为  $t$  时刻种群  $i$  的密度;  $K_i$  为种群  $i$  的环境最大容纳量;  $b_i$ ,  $\delta$  及  $f(x_i(t), a)$  决定了种群的绝对增长率(absolute growth rate of the population);  $\sigma_{ij}$  表示种群  $j$  对种群  $i$  相互作用因素, 称为种间作用系数, 当  $\sigma_{ii} = 1$  时, 称为种内作用系数。而种群的初始增长率为  $b_i a / (\delta - 1)$ 。 $\delta$  的大小决定了生长曲线的形状。如果  $\delta > 0$ , 则生长曲线为 S 型, 拐点处的斜率减少  $\delta$ 。若令  $\delta - 1 = c$ , 则 Richards 模型为

$$\frac{dx_i}{dt} = \begin{cases} \frac{b_i}{c} f(x_i, a) \left( 1 - \left( \frac{1}{K_i} \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} x_j \right)^c \right), & c \neq 0 \\ b_i f(x_i, a) \left( \ln \sum_{j=1}^n \frac{K_j}{x_j} \right), & c = 0 \end{cases} \quad (5)$$

$i = 1, 2, \dots, n_0$

### 1.2 生物学意义

饱和项  $\left[ \left( \frac{1}{K_i} \sum_{j=1}^n \sigma_{ij} x_j(t) \right)^c - 1 \right]$  或  $\ln \sum_{j=1}^n \frac{K_j}{x_j(t)}$

(此时  $c = 0$ ) 反映了种群增长量由于个体体型大小及  $n$  种群的相互作用效应而导致的减少量, 其对各种种群的作用是不同的。该项由于种群数量的增多而

减少, 当  $\sum_{j=1}^n \sigma_{ij} x_j = K_i$ , 该项为零, 种群数量将不再增加。若参数  $\sigma_{ij} > 0$ ,  $\sigma_{ji} > 0$ , 表示种群  $i$  与种群  $j$  之间为竞争关系; 若  $\sigma_{ij} < 0$ ,  $\sigma_{ji} < 0$ , 表示种群  $i$  与种群  $j$  之间为共生关系或者互惠协作关系(共生为两者分开不可以生活, 而互惠协作为两者分开可以生活, 这是有区别的); 若  $\sigma_{ij} > 0$ ,  $\sigma_{ji} = 0$ , 表明种群  $i$  与种群  $j$

\* [收稿日期] 2004-01-08

[基金项目] 国家自然科学基金项目(39970112); 陕西省重点项目(2001SM 01)

[作者简介] 郑立飞(1973-), 男, 陕西临潼人, 讲师, 在读硕士, 主要从事生态学中的数学方法研究。

之间为偏害关系(种群  $j$  对种群  $i$  起抑制作用, 而种群  $i$  对种群  $j$  自身却毫无影响); 若  $\sigma_{ij} < 0, \sigma_{ji} = 0$ , 表明种群  $i$  与种群  $j$  之间为偏利关系(种群  $j$  对种群  $i$  起促进作用, 而种群  $i$  对种群  $j$  自身却毫无影响, 反之亦然); 若  $\sigma_{ij} > 0, \sigma_{ji} < 0$ , 则种群  $j$  对种群  $i$  起抑制作用, 而种群  $i$  对种群  $j$  为促进作用, 种群  $i$  与种群  $j$  之间可理解为类似于捕食与被捕食或寄生与被寄生的关系, 可将这类关系称为类捕食关系或类寄生与被寄生关系(这类关系显然与竞争关系不同, 竞争关系是种群之间相互干扰或抑制<sup>[2,3]</sup>, 而类捕食关系或类寄生与被寄生关系是某一种群干扰或抑制另一种群)。

个体种群的增长率与其个体大小有关系<sup>[4,5]</sup>。种群增长率与个体大小的关系可以用参数  $a$  来描述。在多种群的情况下,  $a$  反映了竞争时个体大小与增长率的非对称程度, 尽管这个非对称程度被定义为大型个体与小型个体在争夺资源方面的不相称的接近, 但是它可以通过增长率的变化观察到。Damgaard<sup>[4]</sup>用整个时间间隔绝对增长率——个体大小的关系曲线的测量来估计竞争时个体大小所产生的非对称程度。种群增长率与个体大小的关系可以用如下的函数来描述:

$$f(x_i(t), a) = \begin{cases} 1, & a = 0 \\ x_i(t)^a, & a > 0 \\ 1(\text{大型种群}) \text{ 或 } 0(\text{小型种群}), & a = \infty \end{cases}$$

如果  $a = 0$ , 则所有种群都有相同的增长率, 与其个体大小无关, 即完全对称; 如果  $0 < a < 1$ , 则种群增长率会少于种群个体大小的增长比例, 即偏向于个体大小的对称; 如果  $a = 1$ , 则种群增长率与种群的个体大小呈正比, 即种群密度增加的快慢与个体大小增长快慢相同(完全与个体大小对称)(图 1); 如果  $a > 1$ , 则种群增长率会超过种群个体大小增长的比例( $a = 2$  时见图 1); 如果  $a = \infty$ , 则只有大型种群才能增长(完全与个体大小不对称)。实际上,  $a$  刻画了在整个生长曲线过程中, 种群个体大小与其数量增长率之间关系曲线的弯曲程度。

在式(5)中, 当  $n = 2, c = -1, b_1 = r_1, b_2 = r_2$ ,  $f(x_i, a) = x_i(t)$ , 则微分方程模型(5)简化为

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = r_1 x_1 \left[ 1 - \left( \frac{x_1 + \sigma_{12} x_2}{K_1} \right)^c \right], \\ \frac{dx_2}{dt} = r_2 x_2 \left[ 1 - \left( \frac{x_2 + \sigma_{21} x_1}{K_2} \right)^c \right]. \end{cases} \quad (6)$$

若  $\sigma_{12}, \sigma_{21} > 0$ , 此方程组即表示两种群下的竞争关系<sup>[2,3,6~8]</sup>; 若  $\sigma_{12}, \sigma_{21} < 0$ , 此方程组即表示两种群下

的共生关系或互惠协作关系<sup>[2]</sup>; 若  $\sigma_{12} > 0, \sigma_{21} < 0$ , 此方程组表示两种群下的类捕食关系或类寄生与被寄生关系; 若  $\sigma_{12} > 0, \sigma_{21} = 0$ , 此方程组表示两种群下的偏害关系; 若  $\sigma_{12} < 0, \sigma_{21} = 0$ , 此方程组表示两种群下的偏利关系。

在式(5)中, 当  $n = 1, b_1 = r_1, b_2 = r_2, f(x_i(t), a) = x_i(t)$ , 则微分方程模型(5)退化为方程(1)。

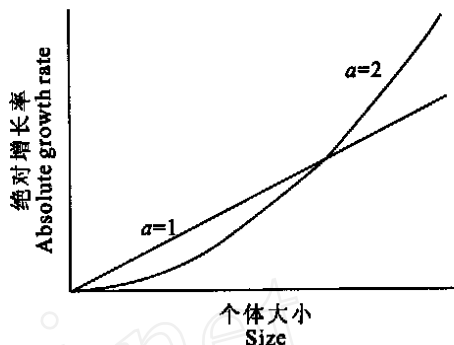


图 1 由参数  $a$  表示的种群绝对增长率与个体大小的关系

Fig 1 The relationship between size and subsequent growth for two values of the parameter ( $a$ )

## 2 稳定性分析

当  $n = 2, c \neq 0, f(x_i(t), a) = x_i(t)^a$  时, 微分方程模型(5)简化为:

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = \frac{b_1}{c} x_1(t)^a \left( 1 - \left( \frac{x_1 + \sigma_{12} x_2}{K_1} \right)^c \right), \\ \frac{dx_2}{dt} = \frac{b_2}{c} x_2(t)^a \left( 1 - \left( \frac{x_2 + \sigma_{21} x_1}{K_2} \right)^c \right). \end{cases} \quad (7)$$

### 2.1 平衡点的讨论

令

$$\begin{cases} f_1(x_1, x_2) \equiv x_1^a \left( 1 - \left( \frac{x_1 + \sigma_{12} x_2}{K_1} \right)^c \right) = 0, \\ f_2(x_1, x_2) \equiv x_2^a \left( 1 - \left( \frac{x_2 + \sigma_{21} x_1}{K_2} \right)^c \right) = 0. \end{cases} \quad (8)$$

则可分以下几种情况来讨论平衡点:

(1) 若  $\sigma_{12}\sigma_{21} \neq 1, a \neq 0$ , 方程组(8)有 4 个平衡点

$$P_1(0, 0), P_2(K_1, 0), P_3(0, K_2), P_4\left(\frac{K_1 - K_2\sigma_{12}}{1 - \sigma_{12}\sigma_{21}}, \frac{K_2 - K_1\sigma_{21}}{1 - \sigma_{12}\sigma_{21}}\right).$$

(2) 若  $\sigma_{12}\sigma_{21} \neq 1, a = 0$ , 除极端情况( $a = \infty$ ), 方程组(8)只有 1 个平衡点, 即上述的  $P_4$ 。

(3) 若  $\sigma_{12}\sigma_{21} = 1$ , 这时平衡点只有  $P_1, P_2, P_3$ 。在这种特殊的情况下, 或者  $\sigma_{12} > 0, \sigma_{21} > 0$ , 或者  $\sigma_{12} < 0, \sigma_{21} < 0$ , 因此两种群必为竞争关系、共生或者互惠协作关系。若

$$\begin{cases} \frac{\sigma_{12}x_2 + x_1}{K_1} = 1, \\ \frac{\sigma_{21}x_1 + x_2}{K_2} = 1. \end{cases} \quad (9)$$

成立,即在两种群相互平衡的情况下,必有  $\sigma_{12}, \sigma_{21} > 0$ , 且

$$K_1 = K_2 \sigma_{12}, K_2 = K_1 \sigma_{21}.$$

这表明,两种群(简称甲、乙种群)要达到一种除  $P_1, P_2, P_3$  平衡点以外的平衡,则甲乙两种群的环境容纳量与种间相互作用系数有密切的关系:若一个乙消耗的食物是一个甲的  $\sigma_{12}$  倍,则一个甲消耗的食物是一个乙的  $\sigma_{21} = \frac{1}{\sigma_{12}}$  倍。同时,甲的环境容纳量为乙的  $\sigma_{12}$  倍,而乙的环境容纳量为甲的  $\sigma_{21}$  倍,这时两个种群在消耗资源中对甲增长的阻滞作用与对乙增长的阻滞作用相同<sup>[9]</sup>。

## 2.2 稳定性的判定

下面仅就  $\sigma_{12}\sigma_{21} \neq 1$  的情况进行讨论。为了便于对平衡点稳定性进行分析,令

$$\begin{aligned} \psi(x_1, x_2) &= 1 - \left( \frac{x_1 + \sigma_{12}x_2}{K_1} \right)^c, \\ \varphi(x_1, x_2) &= 1 - \left( \frac{x_2 + \sigma_{21}x_1}{K_2} \right)^c. \end{aligned} \quad (10)$$

则当  $\psi = 0, \varphi = 0$ , 式(9)必然成立。结合参数  $\sigma_{12}$  和  $\sigma_{21}$  的生物学意义及式(9)可分两种情况来讨论。

2.2.1  $\sigma_{12}\sigma_{21} > 1$  这时由方程组(9)必有

$$\sigma_{12} > \frac{K_1}{K_2}, \sigma_{21} > \frac{K_2}{K_1}.$$

(1) 若  $K_2 > K_1$ , 则  $\sigma_{21} > 1$ 。在  $\frac{K_1}{K_2} < \sigma_{12} < 1$  时,甲对资源的竞争力(由  $\sigma_{12}$  表征)要强于乙(由  $\sigma_{21}$  表征),因而种群甲将趋于环境容纳量,种群乙将灭亡,故稳定平衡点为  $P_2(K_1, 0)$ ; 若  $\frac{K_1}{K_2} < 1 < \sigma_{12}$ , 由常微分方程稳定性分析理论容易知,所有平衡点均不稳定。直观上看,甲对资源的竞争力与乙对资源的竞争力不相上下,由相轨线的初始位置来确定。

(2) 若  $K_2 < K_1$ , 类似的讨论与结论同上。

2.2.2  $\sigma_{12}\sigma_{21} < 1$  这时由方程组(9)必有

$$\sigma_{12} < \frac{K_1}{K_2}, \sigma_{21} < \frac{K_2}{K_1}.$$

(1)  $K_2 > K_1$ 。a  $1 < \sigma_{21} < \frac{K_1}{K_2}$ 。此时,若  $0 < \sigma_{12} < \frac{K_1}{K_2}$  ( $< 1$ ), 则稳定点为  $P_2(K_1, 0)$ , 即甲趋向于其环境容纳量,乙终将灭亡。若  $-1 < \sigma_{12} < 0$ , 则平衡点仍为  $P_2(K_1, 0)$ 。此时,乙为甲提供食物,乙最终灭亡,

二者的关系为类捕食关系或类寄生与被寄生关系。

b  $0 < \sigma_{21} < 1 < \frac{K_2}{K_1}$ 。此时,若  $0 < \sigma_{12} < \frac{K_1}{K_2}$  ( $< 1$ ), 则不难由  $\psi = 0, \varphi = 0$  的相平面图的分析<sup>[7,9]</sup>可知,稳定点为

$$P_3\left(\frac{K_1 - K_2\sigma_{12}}{1 - \sigma_{12}\sigma_{21}}, \frac{K_2 - K_1\sigma_{21}}{1 - \sigma_{12}\sigma_{21}}\right).$$

若  $\sigma_{12} < 0$ , 则稳定平衡点为  $P_2(K_1, 0)$ 。

c  $\sigma_{12} < 0$ 。此时,若  $0 < \sigma_{21} < \frac{K_1}{K_2}$  ( $< 1$ ), 则甲给乙提供食物,而乙来消耗甲提供的食物,二者的关系为类捕食关系或类寄生与被寄生关系,甲将为此而灭绝,乙将趋于其环境最大容纳量,故平衡点为  $P_3(0, K_2)$ 。若  $-1 < \sigma_{12} < 0$ , 则甲种群为乙种群提供食物,同时乙也为甲提供食物,二者为共生或者互惠协作关系,两种群必会存在一个稳定平衡点:

$$P_3\left(\frac{K_1 - K_2\sigma_{12}}{1 - \sigma_{12}\sigma_{21}}, \frac{K_2 - K_1\sigma_{21}}{1 - \sigma_{12}\sigma_{21}}\right).$$

(2) 若  $K_2 < K_1$ , 类似的讨论与结论同上。

## 3 结论与讨论

推广的 Richards 模型是一个多参数的非线性微分方程组,该模型中的参数有良好的生物学意义,虽然求模型的解析解有一定的困难,但求其数值解是可以用数学软件(Mathematica, Wolfram 1999)<sup>[12]</sup>中的数值程序(ND Solve)来实现的,而其中的非对称参数  $a$  及形参  $\delta$  也可用数学软件中的 FindMinimum 函数来实现<sup>[4, 10~12]</sup>。

与单种群下 Richards 模型比较,推广的 Richards 模型更能客观地反映种群之间的相互作用与动态规律,且该模型的建立提供了许多可资研究的问题。

例如,当  $\delta \neq 1$  时,令  $\frac{dx_i}{dt} = 0$ , 则  $\sum_{j=1}^n \sigma_{ij}x_j = K_i$ , ( $i = 1, 2, 3, \dots, n$ ), 从而得

$$\begin{bmatrix} \sigma_{11} & \sigma_{12} & \cdots & \sigma_{1n} \\ \sigma_{21} & \sigma_{22} & \cdots & \sigma_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{n1} & \sigma_{n2} & \cdots & \sigma_{nn} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} K_1 \\ K_2 \\ \vdots \\ K_n \end{bmatrix}.$$

或者

$$\sigma X = K,$$

式中,  $\sigma$  为作用系数矩阵;  $X$  为种群密度向量;  $K$  为环境容纳量向量。显然,种群的环境最大容纳量存在,当估算得种群间作用系数及种内作用系数的矩阵  $\sigma$  及种群密度向量  $X$ , 由上式即可得种群的环境最大容纳量向量  $K$ 。同理,由  $\sigma, K$  也可得到种群的

密度向量  $X$ 。

当  $\delta = 1$  时, 令  $\frac{dx_i}{dt} = 0$ , ( $i = 1, 2, 3, \dots, n$ ), 则

$$\frac{K_1}{x_1} + \frac{K_2}{x_2} + \dots + \frac{K_n}{x_n} = 1_0$$

此时, 各种群的密度都超过了它的最大环境容纳量。

若根据实际问题估算的  $\delta$  接近于 1, 则当  $\frac{dx_i}{dt} = 0$  时,

各种群的密度都可能超过了它的环境最大容纳量。

种群的相互作用是一个复杂的系统, 本研究对

模型所作的讨论仅是局部的、初步的。推广的 Richards 模型也只是众多种群关系的一种。以竞争为例, 竞争的类型包括资源竞争与似然竞争<sup>[13]</sup>, Richards 模型可以用来描述一部分的资源竞争规律, 也可以用来描述一部分似然竞争规律, 但对于所有的资源竞争规律及似然竞争规律或许并不能给予很好的描述<sup>[13]</sup>。另外, 模型的合理性也仅是理论上的, 与实际问题的融洽性还有待于全方位、深入的研究。

### [参考文献]

- [1] 刑黎峰, 孙明高, 王元军. 生物生长的 Richards 模型[J]. 生物学报, 1998, 13(3): 348- 353
- [2] 丁岩钦. 昆虫数学生态学[M]. 北京: 科学出版社, 1994
- [3] 马知恩. 种群生态学的数学建模与研究[M]. 合肥: 安徽教育出版社, 1996
- [4] Damgaard Christian. Modelling individual growth and competition in plant populations: growth curves of *Chenopodium album* at two densities[J]. Journal of Ecology, 2002, 90: 666- 671.
- [5] 赵惠燕, 汪世泽. 温度对萝卜蚜种群参数影响的研究[J]. 生态学报, 1990, 10(3): 208- 211.
- [6] 陈兰荪. 数学生态学模型与研究方法[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [7] Mannel C M J. Ecology: Concepts and Applications[M]. New Mexico: McGraw-Hill Companies, Inc, 1999
- [8] 张孝羲. 昆虫生态及预测预报[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [9] 姜启源. 数学模型[M]. 第 2 版. 北京: 高等教育出版社, 1993
- [10] 张芷芬. 微分方程定性理论[M]. 北京: 科学出版社, 1985
- [11] 马知恩, 周义仓. 常微分方程定性方法与稳定性方法[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [12] Stephen Wolfram. The Mathematica Book[M]. 5th ed. Illinois: Wolfram Media and Cambridge University Press, 2003
- [13] 张大勇. 理论生态学研究[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000

## Study on the extending for Richards model

ZHENG Li-fei, ZHAO Hui-yan, LIU Guang-zu

(College of Life Sciences, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Firstly, this paper put forward new Richards model of multiple populations based on growth model of single population, then gave the biological meaning of related parameters and thought that this model included all relationships effectively among populations (competition, partial-advantage, partial-deleteriousness, mutualism, community, etc). Also, stability of two populations was analyzed. Analysis showed that interaction equation was a special case of this model, which explained multiple population Richards model having extended single population Richards model on certain level. Finally, this paper made some qualitative analysis to new Richards model.

**Key words:** Richards model; multiple populations; relationship of population