

数学建模微分方程

1 Beverton–Holt Model

该模型写作：

$$N_{t+1} = \frac{N_t R_I}{1 + \frac{N_t(R_I - 1)}{K}} \quad (1)$$

其中 R_I 是 density independent growth parameter。由于 $N_{t+1} = N_t R_A$ ，所以：

$$R_A = R_I \left[1 + \left(\frac{N_t R_I - N_t}{K} \right) \right]^{-1}$$

其中 R_A 是 density dependent growth parameter 或称 “actual” growth parameter.

上述推导基于图中的两点 $(0, 1/R)$ 和 $(K, 1)$ ，并假设它们之间为直线连接，即 “exactly compensating” density dependence。这种假设并不现实。因此，Hassell 提出放宽这一假设，通过将公式的指数修正为 $-b^*$ ，得到：

$$R_A = R_I \left[1 + \left(\frac{N_t R_I - N_t}{K} \right) \right]^{-b^*} \quad (2)$$

其中当 $b^* = 1$ 时，为 exact compensation(linear density dependence)。当 $b^* > 1$ 时，为 overcompensation，例如植物产量随密度增加而比预期更快下降。当 $b^* < 1$ 时，为 undercompensation。这意味着随着密度增加，种群规模的下降速度比预期的（与完全补偿相比）更慢。

2 Lotka–Volterra competition equations

假设有一草地，其共同的“捕食者”是 1 和 2 两个种群，且二者在假定的草地生态系统中存在竞争关系。则有：

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} \right) \end{cases}$$

其中 r_1 和 r_2 是两个种群分别的内禀增长率。为了将两个方程联系起来，引入变量 M 以表示食草动物的食草量，有：

$$M_1 = \alpha M_2$$

因此可得到两个相对竞争系数，分别是 1 对 2 的 α_{12} 和 2 对 1 的 α_{21} ，以及两个种内的密度制约系数 α_{11} 、 α_{22} 。

根据 Lotka 和 Volterra 的假设，每个物种的增长率会随着其竞争对手种群规模的增加而下降。竞争系数 α_{ij} 量化了物种 i 的个体对物种 j 的影响，其中：

- 无竞争 ($\alpha_{ij} = 0$)：若两个物种之间没有竞争，则无需对它们的相互作用建模。
- 互利关系 ($\alpha_{ij} < 0$)：若竞争系数为负，则表明物种二实际上促进了物种一的增长，这意味着两者之间是互利关系，而非竞争关系。
- 竞争影响 ($\alpha_{ij} > 0$)：物种一和物种二的个体数量都会降低环境承载力。物种一的个体数量 N_1 （直接来自逻辑斯蒂方程）表示种内竞争，而物种二的个体数量 N_2 被竞争系数修正后表示种间竞争。通常，种内竞争系数被设为 1，种间竞争对种群增长率的影响通常小于种内竞争，因此种间竞争系数的值通常介于 0 和 1 之间。

则有：

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \left(1 - \alpha_{11} \frac{N_1}{K_1} - \alpha_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \left(1 - \alpha_{22} \frac{N_2}{K_2} - \alpha_{21} \frac{N_1}{K_2} \right) \end{cases}$$

由此可推得在一个含 n 个物种的生境内（物种丰度为 n ），第 i 个物种种群大小变化的函数关系为：

$$\boxed{\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} \frac{N_j}{K_i} \right)} \quad (3)$$

3 resource-based competition theory & Michaelis-Menten enzyme kinetics equation

David Tilman 等人指出，Lotka-Volterra competition equations 是“现象性的”，而非“机制性的”。也就是说，竞争系数并非独立推导出的值，无法用来预测共存或竞争排除的结果，或者在后者情况下，哪一个物种会胜出。此外，竞争系数并未揭示竞争的机制，也未提供关于物种可能竞争资源的信息。

首先考虑一个可再生资源。如果资源供给速率不受潜在消费者种群的影响，那么资源 i 的供给速率（例如，通过本地河流流入小湖的磷）可被视为常量：

$$\frac{dR_i}{dt} = k_{R_i}$$

其中， R_i 是资源 i 的数量， k_{R_i} 是资源的供给速率。

如果某一资源决定了种群的增长上限（如 Liebig 的 law of the minimum 所述），则增长率依赖于资源水平和种群密度 N 。假设每个个体以速率 q 消耗资源来维持自身，我们忽略资源存储的可能性。种群中 N 个体将以速率 qN 消耗资源。因此，可用于繁殖的资源供给速率为 $k_{R_i} - qN$ 。假设每个个体以效率 b 将资源转化为新个体，种群增长可以表示为：

$$\frac{dN}{dt} = bN(k_{R_i} - qN)$$

这可以重写为：

$$\boxed{\frac{dN}{dt} = bk_{R_i}N \left(1 - \frac{qN}{k_{R_i}}\right)} \quad (4)$$

这是 logistic 方程的一种形式，其中 $r = bk_{R_i}$ ，环境承载力为 $K = \frac{k_{R_i}}{q}$ 。这将资源供给与种群增长率耦合起来：

1. 增长率依赖于关键资源的供给：种群的增长率与关键资源的供给速率成正比。
2. 环境承载力由资源供给决定：环境承载力等于资源供给除以每个个体维持所需的资源量。

假设资源不仅仅转化为出生率，而是需要一个最低资源水平来维持种群。于是，我们引入资源临界值 R^* 的概念。

- 当资源供给水平为 R^* 时， $\frac{dN}{dt} = 0$ ，此时增长率正好平衡死亡率，种群得以维持。
- 当资源水平低于 R^* 时，增长率小于死亡率，种群减少。
- 当资源水平高于 R^* 时，增长率大于零，种群增长。

可以通过 Michaelis-Menten enzyme kinetics equation 来独立推导 R^* 来预测种群动态以及竞争相互作用。

在 Michaelis-Menten 方程中，底物或资源 R 上的增长率 μ 被设置为等于最大增长率 μ_{\max} 的修正值，该修正值取决于资源的浓度以及一个称为 K_μ 的参数。 K_μ 是资源的 half-saturation constant，表示使种群增长率达到最大增长率一半时的资源浓度。

如果 μ_{\max} 是种群的最大增长率， R 是资源或底物，根据 Michaelis-Menten 方程，resultant growth rate μ 可表示为：

$$\mu = \mu_{\max} \frac{R}{R + K_\mu}$$

在 Monod 的版本中，将 μ 替换为 $\frac{dN}{dt}$ ，将 μ_{\max} 替换为 b ，并将半饱和常数定义为 K_i 。结果为：

$$\frac{dN}{dt} = bN \frac{R}{K_i + R}$$

人均增长率则为：

$$\frac{dN}{Ndt} = b \frac{R}{K_i + R}$$

这表明在资源水平极高时即 $\frac{R}{K_i + R}$ 接近 1 时，人均增长率接近最大增长率 b 。

将死亡率 m 加入 Monod 方程后，人均增长率可写为：

$$\frac{dN}{Ndt} = b \frac{R}{K_i + R} - m$$

将人均增长率 $\frac{dN}{Ndt}$ 设为零并解出 R^* （即增长停止时的资源水平）：

$$R^* = \frac{mK_i}{b - m} \quad (5)$$

这一结果表明，只要知道**半饱和常数** K_i ，**最大增长率** b 和**死亡率** m 便可预测 R^* 。这相比 Lotka-Volterra 方程的优点在于能够明确识别资源。

则竞争物种的增长率定义如下：

$$\frac{dN_i}{dt} = b_i N_i \frac{R}{K_i + R} - m N_i \quad (6)$$

其中 b_i 即第 i 个种群的数量最大增长速率， R 为单一限制性资源的供给， K_i 为限制性资源的半饱和常数， m 为死亡率， N_i 为种群数量。

R^* 必须小于 R_0 ，否则由于资源不足所有物种都会灭绝。如果所有物种的 R^* 值均小于 R_0 ，根据“ R^* -rule”理论，具有最低 R^* 的物种将胜出。

4 Spatial competition and the competition-colonization trade-off

多个物种能够在一个群落中共存而不被更优竞争者取代的观点可以追溯到 competition-colonization trade-off 的理论，该理论指出在 metapopulation 中，如果一个物种是 superior competitor，而另一个物种是 better colonizer，则两者可以共存。

在元种群中，物种 p 所占据的栖息地比例的增长由 colonization rate 即 c 乘以已经占据的栖息地的比例 p 再乘以可用栖息地比例 $(1 - p)$ 减去局部灭绝或死亡率 ε 决定：

$$\frac{dp}{dt} = cp(1 - p) - \varepsilon p \quad (7)$$

当方程等于零并解出 \hat{p} 时，可以得到栖息地比例在平衡时的值：

$$\hat{p} = 1 - \frac{\varepsilon}{c} \quad (8)$$

此时达到平衡所需的 colonization rate 为：

$$c = \frac{\varepsilon}{1 - \hat{p}} \quad (9)$$

我们可以为两个物种建立相应的方程：一个描述更优竞争者 p_1 （方程 10），另一个描述更强扩散者 p_2 （方程 11）。

$$\frac{dp_1}{dt} = c_1 p_1 (1 - p_1) - \varepsilon_1 p_1 \quad (10)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = c_2 p_2 (1 - p_1 - p_2) - \varepsilon_2 p_2 - c_1 p_1 p_2 \quad (11)$$

其中， c_1 ， c_2 ， ε_1 ， ε_2 分别表示两个物种的扩散率和死亡率。方程 (10) 表示如果物种一单独存在时的情形，假设其不受较弱竞争者的影响。相比之下，较弱竞争者二只能扩散到未被任何物种占据的栖息地 $1 - p_1 - p_2$ 。因此，其扩散到新栖息地的成功率为 $c_2 p_2 (1 - p_1 - p_2)$ 。该成功率因局部灭绝率 $\varepsilon_2 p_2$ 和与物种一的竞争排挤率 $c_1 p_1 p_2$ 而降低。

根据方程 (9)，为了达到平衡状态，更优竞争者的 colonization rate 需满足：

$$c_1 \geq \frac{\varepsilon_1}{1 - \hat{p}_1}$$

对于物种二的相应条件，将方程 (11) 设为零，并将所有项除以 p_2 ，得到：

$$0 = c_2 - c_2 p_1 - c_2 p_2 - \varepsilon_2 - c_1 p_1$$

推导易得：

$$\hat{p}_2 = 1 - \frac{c_2 p_1 + \varepsilon_2 + c_1 p_1}{c_2}$$

为了保证物种二存活，需满足 $\hat{p}_2 > 0$ 。将上述方程的右侧设为大于零，并令 $p_1 = \hat{p}_1$ ，可以得到：

$$1 > \frac{c_2 \hat{p}_1 + \varepsilon_2 + c_1 \hat{p}_1}{c_2}$$

也即：

$$c_2 > \frac{c_1 \hat{p}_1}{1 - \hat{p}_1} + \frac{\mu_2}{1 - \hat{p}_1}$$

根据 (9) 式将 $1 - \hat{p}_1$ 替换为 $\frac{\varepsilon_1}{c_1}$ ，得到：

$$c_2 > c_1 \left(\frac{\hat{p}_1}{1 - \hat{p}_1} + \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1} \right) \quad (12)$$

方程 (9) 给出保证物种一的平衡丰度稳定的必要条件为：

$$\boxed{c_1 > \varepsilon_1} \quad (13)$$

(使得 $\hat{p}_1 > 0$)，同样地，如果将方程 (12) 中的 \hat{p}_1 替换为 $1 - \mu_1/c_1$ ，则可以得到：

$$\boxed{c_2 > \frac{c_1(c_1 + \varepsilon_2 - \varepsilon_1)}{\varepsilon_1}} \quad (14)$$

这些条件是分隔栖息地中优势竞争者与劣势竞争者稳定共存的“必要且充分条件”。

这些基本方程已被 Tilman 和其他研究者推广到多物种情形。这一理论被称为“spatial competition hypothesis”，提出在多样化的群落中劣势竞争者的稳定共存是可能的。通过空间竞争实现的共存假设了竞争能力、扩散能力和寿命之间的二元甚至三元权衡。关于关于寿命与竞争能力之间权衡的证据较少，主要的权衡被认为存在于竞争能力与扩散能力之间。

Yu 和 Wilson 指出，Tilman 提出的“空间竞争假说”与 *displacement competition model* 是一致的，后者假设优势竞争者的繁殖体会取代劣势竞争者的成体。此外，替代过程发生得足够快，以至于劣势竞争者无法繁殖。然而，Yu 和 Wilson 强调，在许多生态系统中，这两个假设都不成立。相反，幼体之间会相互竞争，并等待成体的死亡。例如，在森林中，幼苗对成年树木的死亡率几乎没有影响。当林冠层出现空隙时，这些幼苗会相互竞争光隙。Yu 和 Wilson 将这种替代竞争称为 *lottery competition*，并认为竞争-扩散权衡不足以解释劣势与优势竞争者的共存。

被称为 *opportunists* 和 *insinulators* 的蚂蚁物种，能够通过先找到食物来源或隐秘觅食的方式，与被称为 *extirpators* 的攻击性优势竞争者共存。

ecological release：当没有密切相关的竞争者时，一个物种会占据更广的生态位或地理区域。

5 Lotka–Volterra Equations II

Lotka–Volterra 模型和大多数捕食者-猎物模型一样，由两个部分组成：猎物种群方程和捕食者种群方程。

猎物种群的增长遵循简单的指数或逻辑斯蒂模型。在此基础上，减去由于捕食导致的损失。这些损失由总捕食率决定，总捕食率由两部分组成：

- 捕食者的数量响应 (numerical response)：捕食者通过繁殖率增加、迁入率增加或两者共同作用来响应猎物密度的变化。
- 功能响应 (functional response)：每个捕食者个体的猎物摄取速率。

即猎物种群的增长速率因捕食率下降，而捕食率由捕食者的数量响应和功能响应共同决定。

捕食者种群的增长由总捕食率决定，与猎物方程中的负增长部分相似。捕食者的增长速率随后因死亡率减少，死亡率可以是密度无关的，也可以是密度相关的。

Lotka–Volterra 模型基于以下假设：

1. 在没有捕食者的情况下，猎物种群呈指数或逻辑斯蒂增长。
2. 捕食者种群的增长仅受猎物可用性的限制。
3. 捕食者和猎物种群持续繁殖，无年龄结构，所有个体完全相同。
4. 捕食率与捕食者和猎物之间的相遇率成正比。相遇率是种群密度的随机函数，即捕食者和猎物个体随机移动。
5. 捕食者的死亡率是密度无关的，并保持常数。

如果没有捕食者，猎物种群的指数增长方程为：

$$\frac{dN}{dt} = r_n N$$

其中 r_n 是猎物的内禀增长率， N 是猎物种群数量。

如果猎物种群遵循逻辑斯蒂增长：

$$\frac{dN}{dt} = r_n N \frac{K_n - N}{K_n}$$

其中， K_n 是猎物种群的环境承载力。

在没有猎物的情况下，捕食者种群 P 按照瞬时密度无关的死亡率 m_p 衰退：

$$\frac{dP}{dt} = -m_p P$$

捕食者与猎物相遇的概率为：

$$ENP \tag{15}$$

其中， E 是小于 1 的常数，表示捕食者的搜索（及捕获）效率。该方程假设捕食量与猎物丰度线性相关。

捕食者种群的增长由相遇项乘以常数 χ_p 表示， χ_p 表示捕食者将猎物转化为新个体的效率。捕食者的增长项为：

$$\chi_p ENP$$

根据上述公式，猎物和捕食者的完整动态方程为：

$$\frac{dN}{dt} = r_n N - ENP \tag{16}$$

$$\frac{dP}{dt} = \chi_p ENP - m_p P \tag{17}$$

通过令 $\frac{dN}{dt} = 0$ 和 $\frac{dP}{dt} = 0$ ，可以求解系统的平衡点：

捕食者种群的平衡值：

$$P^* = \frac{r_n}{E}$$

猎物种群的平衡值：

$$N^* = \frac{m_p}{\chi_p E}$$

方程表示捕食者的平衡值取决于猎物的增长率和捕食者的搜索效率。而方程描述了猎物的平衡值，取决于捕食者的死亡率、搜索效率和同化效率。这些方程似乎表明平衡值与另一种群的数量无关。然而，我们也可以看到，当捕食者种群超过某个固定数量时，猎物的单位个体增长率变为零或负值。同样，当猎物种群密度低于某个特定值时，捕食者的单位个体增长率变为零或负值。

此外，捕食者的功能响应在高猎物密度下是不现实的，因为它假设捕食者的食量是无限的。

正如 May 指出的，Lotka–Volterra 模型存在一种奇特的“中性稳定性”，可与无摩擦摆的运动相比较。根据初始条件，种群被预测会永远振荡，没有任何机制会增加或减少振荡的幅度。此外，捕食者的功能响应和数量响应均为固定值。这在预测性或描述性模型中都是一个显著的缺陷。

早在 1931 年，Volterra 就认识到，向猎物方程中添加一个密度相关的部分可以增加模型的现实性。因此，猎物方程 (16) 被修正为 (18)：

$$\frac{dN}{dt} = r_n N \frac{K_n - N}{K_n} - ENP \quad (18)$$