

复合种群动态模型的混沌分析*

覃 林, 余世孝

(中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘 要: 通过对 Levins 复合种群动态模型的参数域、倍周期分岔和混沌的分析, 结果表明该模型的参数域为 $c \geq e \geq c - 2\sqrt{c}$ 且 $c > 4$; 当 $c \geq e > c - 1$ 时, 模型的不动点为 0; $c - 1 > e > c - 3$ 时, 不动点是 $\frac{c-e-1}{c}$; 2-周期解的稳定域为 $c - 3 > e > c - 1 - \sqrt{6}$ 。模型在参数域的局部范围会出现混沌行为。

关键词: 复合种群, 动态模型, 混沌

中图分类号: Q141; O241.84 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2004) 01-0012-04

复合种群 (metapopulation) 一词最初由 Levins 提出并加以明确定义, 即“由经常局部性绝灭, 但又重新定居而再生的种群所组成的种群”^[1]。换言之, 复合种群是指由空间上彼此隔离, 而在功能上又相互联系的两个或两个以上的亚种群 (subpopulation) 或局部种群 (local population) 组成的种群缀块系统。复合种群的研究对于种群生态学、景观生态学和保育生物学均具有重要的意义^[2]。而数学模型作为生态学研究极为重要的工具^[3], 其在复合种群动态的研究中也一直起着主导作用。Levins 最早提出了复合种群动态模型, 其数学形式为:

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - e'p \quad (1)$$

式中, p 表示被某一物种个体占据的缀块比例, $p \in [0, 1]$; t 为时间; c 是与所研究物种的定居能力有关的常数, $c > 0$; e' 是与所研究物种的灭绝速率有关的常数, $e' > 0$ 。

混沌 (chaos) 为 Li 等^[4]所提出用于特指一类非线性现象, 作为当今非线性科学的一个重要领域, 其覆盖面已涉及到自然科学和社会科学的几乎每一个分支, 开阔和加深了人们对许多自然和社会现象的认识。目前, 严格统一的混沌定义还未形成, 郝柏林^[5]认为“混沌现象是指不含外加随机因素的完全确定性的系统所表现出的内秉随机行为”。在分析微分方程的混沌特性时, 差分叠代是一种传统的方法, 却又在某种程度上暗合了人们认为在微观上生命过程是非连续的看法^[6]。因此, 若取时间步长为 1, 并令 $e = e' - 1$, 对 (1) 式进行离散化

则可得:

$$p_{t+1} = cp_t(1-p_t) - ep_t \quad (2)$$

本文将通过对 (2) 式的混沌分析, 以期对 Levins 复合种群动态模型的长期行为有比较清晰的了解, 从而为该模型在生态学诸领域中的应用提供理论指导。

1 模型的参数域和不动点的稳定域

设

$$f(p) = cp(1-p) - ep$$

则

$$f'(p) = -2cp + c - e$$

令 $f'(p) = 0$, 可得 $p = \frac{c-e}{2c}$

由模型 (2) 的生物学意义可知, $1 \geq p = \frac{c-e}{2c} \geq 0$
故有:

$$c \geq e \geq -c$$

结合条件 $e > 0, c > 0$, 可以推出 $c \geq e > 0$ 。

参数域根据模型对应的映射应是 p_t 取值范围到其自身的连续映射来确定, 因而有:

$$1 \geq c \times \frac{c-e}{2c} \times \left(1 - \frac{c-e}{2c}\right) - e \times \frac{c-e}{2c} \geq 0$$

即:

$$1 \geq \frac{(c-e)^2}{4c} \geq 0$$

考虑到 $c \geq e > 0$, 可推知上式成立的条件为:

$$c \geq e \geq c - 2\sqrt{c}$$

* 收稿日期: 2003-03-25

基金项目: 广东省千百十工程优秀人才基金

作者简介: 覃 林 (1967 年生), 男, 讲师/博士生; 通讯联系人: 余世孝; E-mail: lssysx@zsu.edu.cn

由于 $e > 0$, 即有 $c - 2\sqrt{c} > 0$, 从而可得 $c > 4$ 。故模型 (2) 的参数域为:

$$c \geq e \geq c - 2\sqrt{c}, c > 4$$

直观示意图 1。

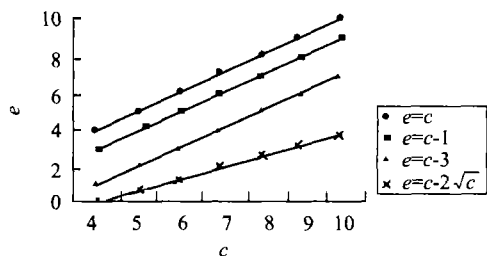


图1 模型 (2) 的参数域及 $\bar{p}^*$ 和 p^* 的稳定域

Fig.1 The range of parameter and the regions of stability of $\bar{p}^*$ and p^* in equation (2)

由不动点的定义有:

$$\bar{p}^* = c\bar{p}^*(1 - \bar{p}^*) - e\bar{p}^*$$

可得两个不动点:

$$\bar{p}^* = 0; \quad p^* = \frac{c - e - 1}{c}$$

对于 $\bar{p}^*$, 根据不动点稳定性条件 $|f'(\bar{p}^*)| < 1$ 可解得:

$$c + 1 > e > c - 1$$

结合考虑参数域取值范围, 可得不动点 $\bar{p}^*$ 的稳定域为:

$$c \geq e > c - 1$$

同理, 可得不动点 p^* 的稳定域为:

$$c - 1 > e > c - 3$$

$\bar{p}^*$ 和 p^* 的稳定域直观示意图 1。

2 倍周期分岔现象

倍周期分岔可以理解随着模型参数取值区间的变化, 不动点由一分为二, 二分为四, 四为八... 的周期加倍的分岔现象。对于模型 (2) 在其参数区域内, 当 $c \geq e > c - 3$ 时解的渐近性态已经明确, 那么, 当 $e < c - 3$ 时, 不动点 p^* 将失去稳定性, 是否会出现倍周期分岔现象呢?

对于不动点 p^* 在 $e = c - 3$ 处, 根据倍周期分岔定理^[5], 则有:

$$\textcircled{1} \text{ 不动点处稳定性条件 } \frac{\partial f(c, e, p)}{\partial p} = -1$$

$$\textcircled{2} \text{ 不动点处混合三阶导数}$$

$$\frac{\partial^3}{\partial c \partial e \partial p} f(c, e, p) = -\frac{8}{c} - 2c \neq 0$$

$$\textcircled{3} \text{ 不动点处函数的施瓦茨 (Schwarz) 导数}$$

$$S(f, p) = \frac{f'''}{f'} - \frac{3}{2} \left(\frac{f''}{f'} \right)^2 = -6c^2 < 0$$

可见, 不动点 p^* 在 $e = c - 3$ 处, 满足倍周期分岔定理条件, 说明不动点 p^* 在 $e < c - 3$ 时会出现倍周期分岔现象, 产生 2- 周期解。

若记 2- 周期解分别为 p_1 和 p_2 , 则有:

$$p_2 = cp_1(1 - p_1) - ep_1$$

$$p_1 = cp_2(1 - p_2) - ep_2$$

为了求解 p_1 和 p_2 , 可令 $p_1 = a - b$, $p_2 = a + b$, 其中 a 和 b 均为正数, 且 $a > b$ 。经计算可得:

$$a = \frac{c + 1 - e}{2c}$$

$$b^2 = \frac{(c - e - 3)(c + 1 - e)}{4c^2}$$

故只要 $c - e - 3 > 0$, 即 $e < c - 3$, 这恰好是模型 (2) 出现 2- 周期解所要求的参数区域, 则可获得:

$$p_1 = \frac{c + 1 - e}{2c} - \frac{\sqrt{(c - e - 3)(c + 1 - e)}}{2c}$$

$$p_2 = \frac{c + 1 - e}{2c} + \frac{\sqrt{(c - e - 3)(c + 1 - e)}}{2c}$$

由稳定性条件 $|f'(p_1)f'(p_2)| < 1$, 可计算出 2- 周期解 p_1 和 p_2 的稳定区域为:

$$c - 3 > e > c - 1 - \sqrt{6}$$

对于更高阶的倍周期分岔, 一般采用数值方法进行研究。

3 混沌行为

根据 Li-Yorke 定理^[4], 对一维映射, 若存在一条 3- 周期轨道, 则有周期为任何正整数的周期轨道, 即出现混沌行为。参考邓小炎^[7]的方法分析模型 (2) 的 3- 周期解的存在性。

假设模型 (2) 存在 3- 周期解 $\{k, l, m\}$, 则必有:

$$l = f(c, e, k), m = f(c, e, l), k = f(c, e, m)$$

即

$$l = ck(1 - k) - ek$$

$$m = cl(1 - l) - el$$

$$k = cm(1 - m) - em$$

令 $k = k_1 + \frac{c - e}{2c}$, $l = l_1 + \frac{c - e}{2c}$, $m = m_1 + \frac{c - e}{2c}$, 则有

$$\begin{cases} ck_1^2 + l_1 = A \\ cl_1^2 + m_1 = A \\ cm_1^2 + k_1 = A \end{cases} \quad (3)$$

其中, $A = \frac{(c - e)^2}{4c} - \frac{c - e}{2c}$

记 $R = k_1 + l_1 + m_1$, 利用 (3) 式可推得

$$k_1^2 + l_1^2 + m_1^2 = \frac{3}{c}A - \frac{1}{c}R \equiv P_2(R) \quad (4)$$

$$k_1 l_1 + l_1 m_1 + k_1 m_1 = \frac{1}{2} R^2 - \frac{3}{2c} A + \frac{1}{2c} R \quad (5)$$

$$k_1^3 + l_1^3 + m_1^3 = -\frac{1}{2c} R^2 + \left(\frac{1}{c} A - \frac{1}{2c^2}\right) R + \frac{3}{2c^2} A \equiv P_3(R) \quad (6)$$

$$k_1^4 + l_1^4 + m_1^4 = \frac{3}{c^2} A^2 + \frac{3}{c^3} A - \left(\frac{1}{c^3} + \frac{2}{c^2} A\right) R \equiv P_4(R) \quad (7)$$

$$6k_1 l_1 m_1 = R^3 - \frac{7}{c} RA - \frac{1}{c^2} R + \frac{2}{c} R^2 + \frac{3}{c^2} A \quad (8)$$

$$\text{令 } k_1 + l_1 + m_1 = R$$

则(4)、(6)、(7)式用矩阵形式表示为:

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & R \\ k_1 & l_1 & m_1 & P_2(R) \\ k_1^2 & l_1^2 & m_1^2 & P_3(R) \\ k_1^3 & l_1^3 & m_1^3 & P_4(R) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} k_1 \\ l_1 \\ m_1 \\ -1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (9)$$

由线性代数知识, (9) 式中4阶矩阵的行列式必须为0, 即:

$$R \begin{vmatrix} k_1 & l_1 & m_1 \\ k_1^2 & l_1^2 & m_1^2 \\ k_1^3 & l_1^3 & m_1^3 \end{vmatrix} - P_2(R) \begin{vmatrix} 1 & 1 & 1 \\ k_1^2 & l_1^2 & m_1^2 \\ k_1^3 & l_1^3 & m_1^3 \end{vmatrix} + P_3(R) \begin{vmatrix} 1 & 1 & 1 \\ k_1 & l_1 & m_1 \\ k_1^3 & l_1^3 & m_1^3 \end{vmatrix} - P_4(R) \begin{vmatrix} 1 & 1 & 1 \\ k_1 & l_1 & m_1 \\ k_1^2 & l_1^2 & m_1^2 \end{vmatrix} = 0 \quad (10)$$

$$\text{记 } \Delta = \begin{vmatrix} 1 & 1 & 1 \\ k_1 & l_1 & m_1 \\ k_1^2 & l_1^2 & m_1^2 \end{vmatrix} = (l_1 - k_1)(m_1 - k_1)(m_1 - l_1)$$

则(10)式可化为:

$$k_1 l_1 m_1 R \Delta - (k_1 l_1 + l_1 m_1 + m_1 k_1) P_2(R) \Delta + (k_1 + l_1 + m_1) P_3(R) \Delta - P_4(R) \Delta = 0$$

若 $\Delta = 0$, 则直接对(3)求解可知, $\Delta = 0$ 对应的各种情形都是模型(2)的不动点(平庸的3-周期解), 因此要有非平庸的3-周期解, 则 $\Delta \neq 0$, 那么上式可化为:

$$c^2 R^4 + 2cR^3 - (10cA + 1)R^2 + 6\left(A + \frac{1}{c}\right)R + 9A^2 - \frac{18}{c}A = 0$$

因式分解可得:

$$(cR^2 + 3R - 9A) \left[cR^2 - R - \left(A - \frac{2}{c}\right) \right] = 0$$

当 $k_1 = l_1 = m_1 = \frac{R}{3}$ 时, 代入(3)式即有:

$$cR^2 + 3R - 9A = 0$$

也即

$$cR^2 + 3R - 9A = 0$$

对应着平庸3-周期解。考虑另一个因式为0的情况, 即

$$cR^2 - R - \left(A - \frac{2}{c}\right) = 0 \quad (11)$$

解得

$$R = \frac{1 \pm \sqrt{(c-e)^2 - 2(c-e) - 7}}{2c}$$

因此, 只要 $(c-e)^2 - 2(c-e) - 7 \geq 0$, 那么 R 就有实根, 结合(3)式就可以求出 k_1, l_1 和 m_1 的值, 既然, k_1, l_1 和 m_1 的值满足(11)式, 因此, k_1, l_1 和 m_1 就不可能是平庸3-周期解, 根据 Li-Yorke 定理, 模型(2)出现混沌行为。

结合模型(2)的参数域对

$$(c-e)^2 - 2(c-e) - 7 \geq 0$$

求解得

$$e \leq c - 1 - 2\sqrt{2}$$

这表明, 在模型(2)参数域内的 $e \leq c - 1 - 2\sqrt{2}$ 情况下,

$$(c-e)^2 - 2(c-e) - 7 \geq 0$$

成立, 故在参数域内 R 存在实根, 模型(2)的3-周期解存在。

4 结论

Levins 复合种群动态模型的参数域为

$$c > 4, c \geq e \geq c - 2\sqrt{2}$$

当 $c \geq e > c - 1$ 时, 模型最终到达 $\bar{p}^*$; 而当 $c - 1 > e > c - 3$ 时, 模型最终是 p^* ; 当 $c - 3 > e > c - 1 - \sqrt{6}$ 时, 最终会出现 p_1 和 p_2 的2-周期。这一结论无疑对了解该模型的长期动态行为具有指导意义。

由于 Levins 复合种群动态模型会出现混沌行为, 因此, 在用该模型的数学形式作为生态学系统中某一研究对象的拟合模型时, 不宜对该研究对象的长期行为进行预测。

本文得出的 Levins 复合种群动态模型的参数域, 对采用非线性方法(如遗传算法, 人工神经网络等)拟合该模型参数具有参考价值。

参考文献:

- [1] LEVINS R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control[J]. Bulletin of the Entomological Society of America, 1969, 15: 237 - 240.
- [2] 李博, 杨持, 林鹏. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 316.

- [3] 余世孝. 数学生态学导论[M]. 北京: 科学技术文献出版社, 1995.
- [4] LI T Y, YORKE J A. Period three implies chaos[J]. Am Math Mon, 1973, 82: 985 - 992.
- [5] 郝柏林. 从抛物线谈起——混沌动力学引论[M]. 上海: 上海科技教育出版社, 1993: 53.
- [6] 祖元刚, 黄桦. 生命能量系统的混沌生态模型[C]//冯长根, 李后强, 祖元刚. 非线性科学的理论、方法和应用. 北京: 科学出版社, 1997: 184 - 193.
- [7] 邓小炎. 一类单种群差分模型的周期解和混沌现象[J]. 华中农业大学学报, 2000, 19(4): 403 - 407.

Chaos Analysis of Dynamic Model in Metapopulation

QIN Lin, YU Shi-xiao

(School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: The rang of parameters, period-doubling bifurcation and chaotic behavior of Levins' dynamic model in metapopulation are analyzed. The rang of parameters is $c \geq e \geq c - 2\sqrt{c}$ and $c > 4$. The point of equilibrium is 0 while $c \geq e > c - 1$ or $\frac{c - e - 1}{c}$ while $c - 1 > e > c - 3$. The region of stability about period-2 point is $c - 3 > e > c - 1 - \sqrt{6}$. Chaotic behavior appears in some regions in the range of parameters.

Key words: metapopulation; dynamic model; chaos

· 简 讯 ·

本刊再次入选中国百种杰出学术期刊

据中国科学技术信息研究所 2003 年 12 月公布的 2002 年度中国科技论文统计结果, 中山大学学报(自然科学版)再次入选“中国百种杰出学术期刊”, 是入选的 2 家综合类大学学报之一, 同时入选的还有 4 家理工大学、工业综合类大学学报。

中国百种杰出学术期刊是中国科技信息研究所根据其数据库统计的被引频次、影响因子等多项指标综合评价的结果。该研究结果从 2002 年开始公布, 此次是第二届。中国百种杰出学术期刊为动态统计评价, 据了解, 第二届“百杰”较第一届更替了 34 种期刊。

另据中国科技信息研究所公布的 2003 年版中国科技期刊引证报告, 中山大学学报(自然科学版)总被引频次为 468, 列综合类高校学报的第一位; 影响因子为 0.248, 列综合类高校学报的第六位。

近年来, 中山大学学报在校领导及有关部门的指导和广大教师的支持下, 与时俱进, 坚持创新的办刊理念, 办出自己的特色, 各项办刊指标不断提高。继 2002 年进入美国《工程索引》(EI Pageone)收录刊源、获第二届国家期刊奖百种重点期刊奖项后, 再接再厉, 2003 年又获新进展, 进入全国高校学报的前列。

(本刊通讯员)