第 16 卷第 2 期　　空 军 工 程 大 学 学 报(自然科学版)　　Vol.16 No.2
2015 年 4 月　　JOURNAL OF AIR FORCE ENGINEERING UNIVERSITY(NATURAL SCIENCE EDITION)　　Apr.2015

依赖个体分布的种间竞争模型的建立

刘　佳[1,2]，　李建全[1]，　刘光荣[1]
(1.空军工程大学理学院，西安，710051；2.空军工程大学装备管理与安全工程学院，西安，710051)

摘要　以一个栖息地的 2 个物种为研究对象，通过假设其个体的分布和个体对同一资源的竞争方式，以实地框架模型为基础，采用自底而上的方式，建立依赖个体分布的种间竞争模型，将个体分布划分为泊松分布、负三项分布和独立负二项分布 3 种形式，将个体对资源的竞争方式划分为争夺性竞争、竞赛性竞争和兼容性竞争 3 种类型。在一个物种的竞争方式为争夺性，而另一个为竞赛性或兼容性的情形下，对个体分布服从负三项分布的情况进行了建模，通过对模型的分析，得出争夺性竞争和竞赛性竞争都是兼容性竞争的特殊情况。当个体分布服从泊松分布和独立负二项分布时，可推导出相应的 2 个物种对同一资源竞争的种群动态模型。

关键词　种间竞争模型；实地框架；资源分配；个体分布
DOI　10.3969/j.issn.1009-3516.2015.02.020
中图分类号　TN911　　**文献标志码**　A　　**文章编号**　1009-3516(2015)02-0091-04

Interspecific Competition Models Dependent on Distribution of Individuals

LIU Jia[1,2], LI Jian-quan[2], LIU Guang-rong[2]
(1.Equipment Management and Security Engineering College, Air Force Engineering University, Xi′an 710051, China; 2. Science College, Air Force Engineering University, Xi′an 710043, China)

Abstract: Assuming that the distribution of individuals and the competition mode of individuals are for the same resource, interspecific competition models dependent on distribution of individuals are established in a bottom-up manner for two species in a habitat according to the site-based framework model. The assumed distribution of individuals has three types, i.e. Poisson distribution, the negative trinomial distribution and the independent negative binomial distribution. The assumed competition model of individuals in the same resource has three kinds, i.e. scramble competition, contest competition and intermediate competition. According to the combination of competition models of the two species and the distribution of individuals, various interspecific competition models can be derived. In this paper, two different interspecific competition models with the negative trinomial distribution are established, within which the competition modes are of scramble vs. contest and scramble vs. intermediate competition s respectively.

Key words: interspecific competition models; site-based framework; resource partitioning; distribution of individuals

收稿日期：2013-09-09
基金项目：国家自然科学基金资助项目(11371369)

作者简介：刘　佳 (1983－)，女，山东济宁人，博士生，主要从事控制理论与生物数学的研究.E-mail：Liujia840229@163.com

引用格式：*刘佳，李建全，刘光荣. 依赖个体分布的种间竞争模型的建立[J]. 空军工程大学学报：自然科学版，2015，16(2)：91-94. LIU Jia, LI Jianquan, LIU Guangrong. Interspecific Competition Models Dependent on Distribution of Individuals[J]. Journal of air force engineering university：natural science edition, 2015, 16(2)：91-94.*

具有季节性繁殖的物种间的种群动态反映为种间相互作用,常用离散时间方程来描述。大多数的方程采用自上而下的现象学模型,没有明确的机理基础。而个体行为导致的种群动态原则有助于理解个体行为以及个体间相互作用的变化导致的种群动态的差异[1-4]。目前常用的分析方法大体分为连续时间方法[5-6]和离散时间方法[7-10]2 大类。大部分离散时间方法都采用实地框架结构[8-10]。以实地框架为基础,根据第一原理,可以建立不同的种群模型,而大多数文献考虑的是一个物种的模型,很少涉及到物种间相互作用的模型。本文以同一栖息地的 2 个物种为研究对象,考虑到个体对资源的竞争以及个体的聚集性,依据 2 个物种的竞争类型和个体分布,采用自底而上的方式,以实地框架模型为基础,推导出描述两个种群动态的离散时间模型。本文主要以物种 1 和物种 2 的竞争方式分别是争夺性和竞赛性,争夺性和兼容性为例,个体分布服从负三项分布的情况,进行建模。

1 基本框架

1.1 实地框架模型

考虑一个栖息地分布着 2 个物种的个体。假设个体间存在资源竞争,且只有获得足够资源的个体才能繁殖。假设繁殖是无性繁殖,繁殖期过后,所有的父代都死亡,子代随机分布在栖息地中,形成下一代种群。栖息地的资源每年都会更新。

设 $x_t x_t$,y_t 分别表示 2 个物种第 t 代的种群密度,第 $t+1$ 代期望的种群密度可表示为:

$$x_{t+1}=\sum_{k,l=0}^{\infty} p_{k,l}\varphi_1(k,l) \tag{1}$$

$$y_{t+1}=\sum_{k,l=0}^{\infty} p_{k,l}\varphi_2(k,l) \tag{2}$$

式中 $p_{k,l}$ 为 x_t,y_t 的函数,表示在一个栖息地中恰好发现物种 1 的 k 个个体和物种 2 的 l 个个体的概率;$\varphi_1(k,l)$ 和 $\varphi_2(k,l)$ 分别表示 2 个物种产生子代的期望数量。$\varphi_1(k,l)$ 和 $\varphi_2(k,l)$ 的值与 3 个物种的个体繁殖有关,称为相互作用函数[10]。

1.2 个体分布

本文假设 2 个物种的个体在栖息地的分布服从 3 种分布类型[10]。

1)第 1 种情况:当 2 个物种的个体在栖息地的分布完全随机时,用 X 表示物种 1,用 Y 表示物种 2,2 个物种的种群密度 x_t,y_t 固定,假设 2 个物种的个体服从参数为 x_t,y_t 的泊松分布:$p(X=k,Y=l)=\dfrac{1}{k!\ l!}x_t^k\ y_t^l\ \mathrm{e}^{-(x_t+y_t)}$,即:

$$p_{k,l}=\frac{1}{k!\ l!}x_t^k\ y_t^l\ \mathrm{e}^{-(x_t+y_t)} \tag{3}$$

2)第 2 种情况:为了检验个体的空间聚集性对种群动态的影响,假设个体服从负三项分布:

$$p_{k,l}=\frac{\Gamma(k+l+\lambda)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}\left(\frac{x_t}{\lambda}\right)^k\left(\frac{y_t}{\lambda}\right)^l\left(1+\frac{x_t}{\lambda}+\frac{y_t}{\lambda}\right)^{-k-l-\lambda} \tag{4}$$

式中 λ 为正参数,$\dfrac{1}{\lambda}$ 表示聚集度。

3)第 3 种情况,个体的分布具有聚集模式,假设 2 个物种的个体服从独立负二项分布:

$$p_{k,l}=\frac{\Gamma(k+\lambda_1)}{\Gamma(\lambda_1)k!}\frac{\Gamma(l+\lambda_2)}{\Gamma(\lambda_2)l!}\cdot \left(\frac{x_t}{\lambda_1}\right)^k\left(1+\frac{x_t}{\lambda_1}\right)^{-k-\lambda_1}\cdot\left(\frac{y_t}{\lambda_2}\right)^l\left(1+\frac{y_t}{\lambda_2}\right)^{-l-\lambda_2} \tag{5}$$

该分布是由 2 个负二项分布构成,λ_1,λ_2 是正参数,$\dfrac{1}{\lambda_1}$ 和 $\dfrac{1}{\lambda_2}$ 分别表示物种 1 和物种 2 的聚集度。当式(4)中 $\lambda\to\infty$ 时,或式(5)中 λ_1,$\lambda_2\to\infty$ 时,分布式(4)和式(5)变为泊松分布。这表明泊松分布是聚集度为零 $\dfrac{1}{\lambda}\to 0$ 时的特殊情况。

1.3 主要假设

首先给出个体对资源竞争的基本假设:

假设 1:物种 $i(i=1,2)$ 的每个个体繁殖需要资源量为 s_i(设 $s_1<s_2$),即只有得到资源 s_i 的个体才能繁殖。假设个体一旦得到资源 s_i,就不能再得到额外的资源。物种的一个个体产生的后代期望数量用 a'_i 表示。

假设 2:在给定的一个栖息地中资源总量用 R 表示,假设 R 服从指数分布,其概率密度函数为:

$$q(R)=\frac{1}{\bar{R}}\mathrm{e}^{-\frac{R}{\bar{R}}} \tag{6}$$

式中 $\bar{R}$ 表示 R 的平均值。这符合资源总量完全随机地分布在栖息地中。

假设 3:针对种内竞争而言,主要有争夺性竞争和竞赛性竞争,其竞争类型的划分与种群的密度有关[10]。假设 2 个物种的竞争类型和资源分配由下面 3 种类型给出:

1)争夺性竞争:资源 R 在个体中均匀分配,个体得到的资源量相同。

2)竞赛性竞争:个体按竞争力的强弱依次获得资源 s_i,竞争力差的个体获得资源的可能性小。

3)兼容性竞争:争夺性竞争和竞赛性竞争兼容的一种竞争方式。在栖息地中,物种 i 的个体先均匀地消耗资源 $\bar{s}_i(\leqslant s_i)$,然后具有竞争力的个体再消耗资源 $s_i-\bar{s}_i$。当 $\bar{s}_i=s_i$ 时,竞争就是争夺性竞争;当 $\bar{s}_i=0$ 时,竞争就是竞赛性竞争。

1.4　求和公式

求和公式:对任意的正整数 k,l,任意的实数 λ,X,Y,Z,有:

$$\sum_{k,l=0}^{\infty}\frac{\Gamma(k+l+\lambda)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}X^kY^lZ^{-k-l-\lambda}=(Z-X-Y)^{-\lambda}\qquad(7)$$

$$\sum_{k,l=0}^{\infty}\frac{\Gamma(k+l+\lambda)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}kX^kY^lZ^{-k-l-\lambda}=\lambda X(Z-X-Y)^{-\lambda-1}\qquad(8)$$

证明:设 $f(x)=(1-x)^{-\lambda}$,则 $f(x)$ 的麦克劳林级数为 $f(x)=\sum\limits_{m=0}^{\infty}\frac{f^{(m)}(0)}{m!}x^m$。

由 Γ 函数的性质 $\Gamma(s+1)=s\Gamma(s)$ 知,$f^{(m)}(0)=\lambda(\lambda+1)\cdots(\lambda+m-1)=\frac{\Gamma(\lambda+m)}{\Gamma(\lambda)}$。

于是 $(1-x)^{-\lambda}=\sum\limits_{m=0}^{\infty}\frac{\Gamma(\lambda+m)}{\Gamma(\lambda)m!}x^m$。

将 x 置换成 $x+y$,得:

$$(1-x-y)^{-\lambda}=\sum_{m=0}^{\infty}\frac{\Gamma(\lambda+m)}{\Gamma(\lambda)m!}(x+y)^m=\sum_{m=0}^{\infty}\sum_{k=0}^{m}\frac{\Gamma(\lambda+m)}{\Gamma(\lambda)k!\ (m-k)!}x^ky^{m-k}$$

令 $l=m-k$,则有 $(1-x-y)^{-\lambda}=\sum\limits_{k,l=0}^{\infty}\frac{\Gamma(\lambda+k+l)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}x^ky^l$。

将 x、y 分别置换成 $\frac{X}{Z}$、$\frac{Y}{Z}$,整理得 $(Z-X-Y)^{-\lambda}=\sum\limits_{k,l=0}^{\infty}\frac{\Gamma(\lambda+k+l)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}X^kY^lZ^{-k-l-\lambda}$。两边对 X 求偏导后,再同乘以 X,整理得:

$$\lambda X(Z-X-Y)^{-\lambda-1}=\sum_{k,l=0}^{\infty}\frac{\Gamma(k+l+\lambda)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}kX^kY^lZ^{-k-l-\lambda}$$

2　竞争模型的推导

考虑一个栖息地包含了物种 1 的 k 个个体和物种 2 的 l 个个体,资源数量为 R。物种 1 和物种 2 的每一个个体繁殖所需要的资源量分别为 s_1,s_2。假设当物种 1 的一个个体消耗资源量为 s_1 时,物种 2 的一个个体消耗资源量为 $\tilde{s}_{21}(<s_2)$,见图 1。图中的 1、2 分别表示物种 1、物种 2,t 表示时间,s 表示资源量。根据 2.3 中的假设 3,下面就 2 个物种竞争方式分别是争夺性和竞赛性、争夺性和兼容性 2 种情形为例,假设个体分布服从负三项分布的情况,进行建模。

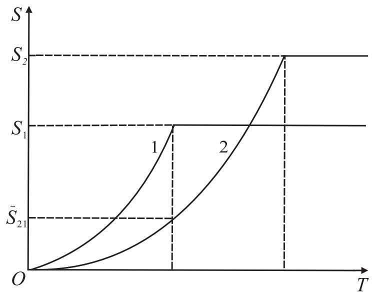

图 1　2 个物种消耗资源量

Fig.1　The amount of resources consumed by two apecies

2.1　物种 1 为争夺性竞争,物种 2 为竞赛性竞争

在一个栖息地中,物种 1 的个体以相同的速率消耗资源,物种 2 的个体在一定时间内按照竞争力的大小依次获得繁殖所需资源,得到所需资源的个体数量依赖于资源的剩余量。在资源允许的情况下,当物种 1 的每个个体消耗资源量为 s_1 时,物种 2 一个个体消耗资源量为 $\tilde{s}_{21}$,其满足 $\tilde{s}_{21}\leqslant R-s_1k$。如果资源足够多,使得物种 2 的 r 个个体得到资源量 s_2,则有 $s_2r\leqslant R-s_1k$。因此,根据上述资源的分配,得到下列相互作用函数

$\varphi_1(k,l)=a'_1kP[s_1k+\tilde{s}_{21}\leqslant R]$,$\varphi_2(k,l)=a'_2\sum\limits_{r=1}^{l}P[s_1k+s_2r\leqslant R]$

其中,a'_1,a'_2 分别表示物种 1 和物种 2 的一个个体所产生后代的期望数,是物种 1 的 k 个个体得到资源 s_1 的必要条件,$s_1k+s_2r\leqslant R$ 是物种 2 的第 r 个个体从剩余资源中得到资源 s_2 的必要条件。利用公式(6),可得 $\varphi_1(k,l)=a'_1k\mathrm{e}^{\frac{-(s1k+\tilde{s}21)}{R}}$,$\varphi_2(k,l)=a'_2\sum\limits_{r=1}^{l}\mathrm{e}^{\frac{-(s1k+s2r)}{R}}$

令 $c_1=\mathrm{e}^{-\frac{s1}{R}}$,$c_2=\mathrm{e}^{-\frac{s2}{R}}$,$\tilde{c}_{21}=\mathrm{e}^{-\frac{\tilde{s}21}{R}}$,$a_i=a'_ic_i$ 得:

$$\varphi_1(k,l)=a_1kc_1^{k-1}\tilde{c}_{21}\qquad(9)$$

$$\varphi_2(k,l)=a_2c_1^k\frac{1-c_2^l}{1-c_2}\qquad(10)$$

将上述式(9)、(10)分别代入式(1)、(2),利用负三项分布(4)式,得到:

$$x_{t+1}=\sum_{k,l=0}^{\infty}\frac{\Gamma(k+l+\lambda)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}\left(\frac{x_t}{\lambda}\right)^k\left(\frac{y_t}{\lambda}\right)^l\left(1+\frac{x_t}{\lambda}+\frac{y_t}{\lambda}\right)^{-k-l-\lambda}a_1kc_1^{k-1}\tilde{c}_{21}$$

$$y_{t+1}=\sum_{k,l=0}^{\infty}\frac{\Gamma(k+l+\lambda)}{\Gamma(\lambda)k!\ l!}\left(\frac{x_t}{\lambda}\right)^k\left(\frac{y_t}{\lambda}\right)^l\left(1+\frac{x_t}{\lambda}+\frac{y_t}{\lambda}\right)^{-k-l-\lambda}a_2c_1^k\frac{1-c_2^l}{1-c_2}$$

利用求和公式(7)(8),可得

$$\tilde{x}_{t+1}=a_1\tilde{c}_{21}\tilde{x}_t\left(1+\frac{\tilde{x}_t}{\lambda}\right)^{-\lambda-1}\qquad(11)$$

$$\tilde{y}_{t+1}=a_2\left[\left(1+\frac{\tilde{x}_t}{\lambda}\right)^{-\lambda}-\left(1+\frac{\tilde{x}_t}{\lambda}+\frac{\tilde{y}_t}{\lambda}\right)^{-\lambda}\right] \quad (12)$$

其中 $\tilde{x}_t=(1-c_1)x_t$,$\tilde{y}_t=(1-c_2)y_t$,$1-c_1$ 和 $1-c_2$ 分别表示物种1和物种2的种内竞争强度。(11)式表明在资源允许的情况下,物种1和物种2的竞争方式分别是争夺性和竞赛性时,物种2对物种1的种群动态没有影响。这与假设 $s_1<s_2$ 一致。

2.2　物种1为争夺性竞争,物种2为兼容性竞争

在一个栖息地中,物种1的个体以相同的速率消耗资源,物种2的个体先均匀的消耗资源 $\tilde{s}_2(<s_2)$,具有竞争力的个体再消耗资源 $s_2-\tilde{s}_2$。当物种1的个体均匀消耗资源 s_1 时,物种2的个体均匀消耗资源 $\tilde{s}_{21}(<\tilde{s}_2)$。若资源足够多,物种1所有的个体消耗资源 s_1 后,物种2的个体均匀消耗资源 $\tilde{s}_2-\tilde{s}_{21}$。在资源允许的情况下,物种2中具有竞争力的个体再消耗额外的资源 $s_2-\tilde{s}_2$。根据上述资源的分配,得到下列相互作用函数

$$\varphi_1(k,l)=a'_1kP[s_1k+\tilde{s}_{21}l\leqslant R],\varphi_2(k,l)=a'_2\sum_{r=1}^{l}P[s_1k+\tilde{s}_2l+(s_2-\tilde{s}_2)r\leqslant R]$$

式中,$s_1k+\tilde{s}_{21}l\leqslant R$ 是物种1的 k 个个体得到资源 s_1 的必要条件。$s_1k+\tilde{s}_2l+(s_2-\tilde{s}_2)r\leqslant R$ 是物种2的第 r 个个体根据竞争力得到资源 s_2 的必要条件。利用公式(6),可得 $\varphi_1(k,l)=a'_1k\mathrm{e}^{\frac{-(s1k+s21l)}{R}}$,$\varphi_2(k,l)=a'_2\sum_{r=1}^{l}\mathrm{e}^{\frac{-[s1k+s2l+(s2-s2)r]}{R}}$。

令 $c_1=\mathrm{e}^{-\frac{s1}{R}}$,$c_2=\mathrm{e}^{-\frac{s2}{R}}$,$\tilde{c}_{21}=\mathrm{e}^{-\frac{s21}{R}}$,$\tilde{c}_2=\mathrm{e}^{-\frac{s2}{R}}$,$a_i=a'_ic_i$ 得:

$$\varphi_1(k,l)=a_1kc_1^{k-1}\tilde{c}_{21}^{\,l} \quad (13)$$

$$\varphi_2(k,l)=a_2c_1^k\frac{\tilde{c}_2^{\,l}-c_2^l}{\tilde{c}_2-c_2} \quad (14)$$

同2.1节中类似,将式(13)～(14)分别代入式(1)～(2),利用负三项分布式(4)式及求和式(7)～(8),可得:

$$\tilde{x}_{t+1}=a_1\tilde{x}_t\left(1+\frac{\tilde{x}_t}{\lambda}+\alpha_{21}\frac{\tilde{y}_t}{\lambda}\right)^{-\lambda-1} \quad (15)$$

$$\tilde{y}_{t+1}=\frac{a_2}{1-\alpha_2}\left[\left(1+\frac{\tilde{x}_t}{\lambda}+\alpha_2\frac{\tilde{y}_t}{\lambda}\right)^{-\lambda}-\left(1+\frac{\tilde{x}_t}{\lambda}+\frac{\tilde{y}_t}{\lambda}\right)^{-\lambda}\right] \quad (16)$$

式中 $\tilde{x}_t=(1-c_1)x_t$,$\tilde{y}_t=(1-c_2)y_t$,$\alpha_{21}=\frac{1-\tilde{c}_{21}}{1-c_2}$,$\alpha_2=\frac{1-\tilde{c}_2}{1-c_2}$,$\alpha_{21}$ 表示物种2相对物种1的种间竞争强度,$\alpha_{21}<1$ 反映了物种2的个体繁殖所消耗的资源量比物种1的个体大,与假设相符。α_2 表示物种2的种群内部争夺性竞争的权数。当 $\alpha_2\to 0$ 时,$\tilde{y}_{t+1}$ 就是3.1中建立的模型,这表明竞赛性竞争只是兼容性竞争的一种特殊情况;当 $\alpha_2\to 1$ 时,$\tilde{y}_{t+1}$ 就是物种1和物种2的竞争方式是争夺性竞争和争夺性竞争时建立的模型,这表明争夺性竞争只是兼容性竞争的一种特殊情况。

3　结语

本文通过考虑个体对资源的竞争、个体的聚集度以及个体的分布,假设个体分布服从负三项分布,物种1和物种2的竞争方式分别是争夺性和竞赛性、争夺性和兼容性2种情形,建立了一个栖息地的2个物种对资源的2类竞争模型。由所得模型可知,争夺性竞争和竞赛性竞争都是兼容性竞争的特殊情况。进一步,当个体分布服从泊松分布和独立负二项分布时,借助此方法,可推导出相应的2个物种对同一资源竞争的种群动态模型。

参考文献(References):

[1] Hassell M P, May R M. From individual behaviour to population dynamics[M]. Oxford: Blackwell, 1985: 3-32.

[2] omnicki A. Population ecology of individuals[M]. Princeton: Princeton University Press, 1988.

[3] Sutherland, W. From individual behaviour to population ecology[M]. London: Oxford University Press, 1996.

[4] Grimm, V, & Railsback, S. F.. Individual-based modeling and ecology. Princeton: Princeton University Press, 2005.

[5] Eskola H T M, Geritz S A H. On the mechanistic derivation of various discrete-time popu-lation models[J]. Bull Math Biol, 2007(69): 329-346.

[6] Eskola H T M, Parvinen K. The Allee effect in mechanistic models based on interindividual interaction processes[J]. Bull Math Biol, 2010(72): 184-207.

[7] Anazawa, M. Bottom-up derivation of discrete-time population models with the Allee effect[J]. Theor Popul Biol, 2009 (75): 56-67.

[8] Anazawa, M. Bottom-up derivation of population models for competition involving multiple resources[J]. Theor. Popul. Biol., 2012 (81): 158-167.

[9] Gotzen, B, Liebscher, V, & Walcher, S.. On a class of deterministic population models with stochastic foundation[J]. Bull Math Biol, 2011(73): 1559-1582.

[10] Anazawa, M. Interspecific Competition Models Derived from Competition Among Individuals[J]. Bull Math Biol, 2012 (74): 1580-1605.

(编辑:徐敏)