

用逻辑斯蒂方程边值问题构造 生物学指标数量动态模型*

周立

(中国科学院西北高原生物研究所)

一、前言

在生物学中,许多生物学指标的数量变动呈“S”型曲线。长期以来,人们在如下的假设下:①所考察的生物学指标由于单一因素——饱和值(saturation value)或环境容纳量(carrying capacity)的限制下阻滞增长。②与该生物学指标有关的其他生态因子近似不变。采用逻辑斯蒂方程初值问题(initial value problem of Logistic equation)

$$\begin{cases} dy/dt = r \cdot y \cdot (1 - y/k) \\ y|_{t=t_0} = y_0 \end{cases} \quad (1)$$

这里

y:考察的生物学指标的数量

t:时间

r:内禀增长率(intrinsic growth rate)

k:y的饱和值或环境容纳量

t₀:考察开始时间

y₀:t₀时y的数量

构造了许多简单确定性的理论数学模型(May, 1975, 1976; 梁杰荣等, 1984)。用以模拟该生物学指标的数量动态,研究稳定性及数量预测。其中,最著名的这类模型,是在有限资源限制下的种群密度阻滞增长模型。当实际环境条件接近上述假设时,该类简单模型往往能反映在自然状态下所考察的生物学指标的性状。在逻辑斯蒂方程中,含有2个参数r和k,需要根据实验数据进行估计。采用常用方法(Плохинский, 1961; Andrewartha and Birch, 1954; 万昌秀等, 1983)估计k值,实验数据中需要有达到稳定平衡的观测值。因此,这类数学模型主要是针对观测数据在考察的时间区间内达到稳定平衡值的生物学指标建立的。在该时间区间的右端,初值问题(1)的积分曲线逼近饱和值或环境容

* 承蒙夏武平教授指导,王祖望教授审阅文稿并提出宝贵意见,特此致谢。

本文1985年10月10日收到。

纳量直线 $y = k$, 几何直观上近似成一水平线。当该时间区间的右端点是 ∞ 点时, 积分曲线渐近稳定, $y = k$ 是其稳定点。对于在考察的一段有限时间区间内, 观测值没有平衡稳定值, 只是按着“S”型曲线平衡稳的弯曲段数量变化的生物学指标, 例如, 由于种种原因我们只观测到“S”型数量变化的生物学指标的未达到平衡稳定的一段观测值, 或者生物学指标本身或生物学指标的某一阶段数量只是按着“S”曲线弯曲部分数量变化(如在一定时期内的动物体重、体长及其他器官的生长), 下面简称这样的生物学指标为“部分逻辑斯蒂曲线数量变化”; 用逻辑斯蒂方程初值问题(1)构造数学模型描述其动态, 按着常用方法估计参数 k 有一定困难。通常在确定 k 的估计值之后, 用最小 2 乘法拟合技术获得 r 值, r 值的准确性直接依赖于 k 的估计值的精确程度。本文引入逻辑斯蒂方程边值问题 (boundary value problem of Logistic equation), 构造在有限时间区间上“部分逻辑斯蒂曲线数量变化”的生物学指标的简单确定性数学模型, 在两边界点上模拟值与观测值重合, 只须根据观测数据估计两个参数 r 或 k 之一的值, 另一个参数由边值条件确定。根据数据估计参数 r , 从而获得数学模型及其解的方法简称为 r -方法; 而根据数据估计参数 k 获得数学模型及其解的方法简称为 k -方法。

二、逻辑斯蒂方程边值问题

设生物学指标 y 在时间区间 $[t_0, t_n]$ 上的采样点 t_0, t_1, \dots, t_n 上的采样值分别为 y_0, y_1, \dots, y_n 。在 t - y 直角坐标系中, 点 $(t_0, y_0), (t_1, y_1), \dots, (t_n, y_n)$ 近似地分布在一“S”型曲线的弯曲部分。用逻辑斯蒂方程描述生物学指标 y 在区间 $[t_0, t_n]$ 上的变化, 若指定逻辑斯蒂方程在边界点 t_0 和 t_n 上的 y 值, 则称为逻辑斯蒂方程边值问题; 而边界点上的约束条件, 称为边界条件。即用逻辑斯蒂方程边值问题

$$\begin{cases} dy/dt = r \cdot y \cdot (1 - y/k) \\ y|_{t=t_0} = y_0 \\ y|_{t=t_n} = y_n \end{cases} \quad (2)$$

其中

y : 生物学指标的数量

t : 时间

t_0 : 研究生物学指标 y 数量变化的起始时间

y_0 : t_0 时 y 的观测值

t_n : 研究生物学指标 y 数量变化的终止时间

y_n : t_n 时 y 的观测值

r : 生物学指标 y 的内禀增长率

k : 饱和值或环境容纳量

描述生物学指标 y 在时间区间 $[t_0, t_n]$ 上的数量动态变化。在逻辑斯蒂方程中, y/k 表示在饱和值或环境容纳量允许的条件下, 生物学指标 y 的数量按百分比计算实现的部分, $(1 - y/k)$ 表示尚未实现的部分。 y 在时刻 t 的增长率 dy/dt 与内禀增长率 r , y 在 t 时刻的数量及在 t 时刻未实现部分的百分比 $(1 - y/k)$ 成正比, 并且 y 对增长率的反馈是瞬时起作用的。方程的右端 $r \cdot y \cdot (1 - y/k)$ 是 y 的二次函数, 即 y 的增长率是

非线性变化。 $r, k > 0$, 根据二次函数的性质, y 的增长率在区间 $[t_0, t_n]$ 中的某一点达到最大值, 若该点是极值点(稳定点), 则 y 的增长率从 t_0 开始递增, 在极值点之后递减, y 的数量呈“S”型变化; 若该点不是极值点, 则 y 的数量只是沿着“S”型曲线的下弯段变化, 样子很象指数曲线。顺便指出, 一个函数 $f(y)$ 的极值点或稳定点, 是指使 $df(y)/dy = 0$ 的点。逻辑斯蒂方程的通解为

$$y = k/(1 + ce^{-rt}) \quad (3)$$

c 是积分常数, 该曲线族的上渐近值为 k (当 $t \rightarrow \infty$ 时)。由边值条件, 边值问题(2)的解 $y = y(t)$ 在区间 $[t_0, t_n]$ 的两端点与观测值 y_0, y_n 重合, 即积分曲线通过点 (t_0, y_0) 和 (t_n, y_n) 。

三、 r -方法

对于逻辑斯蒂方程

$$dy/dt = r \cdot y \cdot (1 - y/k) \quad (4)$$

当 y 的值与 k 相比较小时, $(1 - y/k) \approx 1$, 于是近似地有

$$dy/dt = r \cdot y \quad (5)$$

即在“S”型曲线的下弯段, y 近似指数增长。(5)的通解为

$$y = c_1 e^{rt} \quad (6)$$

其中 c_1 是积分常数。

设 1) 边值问题(2)的解曲线 $y = k/(1 + ce^{-rt})$ 与观测值曲线很近, 即有 $y_i \approx k/(1 + ce^{-rt_i})$ ($i = 1, 2, \dots, n-1$) ($i = 0$ 和 n 时, 由边值条件显然等号成立)。
2) 在区间 $[t_0, t_n]$ 上的一部分采样点 t_0, t_1, \dots, t_m ($m \leq n$) 上观测值 y_0, y_1, \dots, y_m 相对于 k 值较小, 那么边值问题(2)近似等价于初值问题(5)(当 $t_0 \leq t \leq t_m$ 时), 因此近似地有

$$y = c_1 e^{rt_i}; \quad i = 0, 1, 2, \dots, m$$

于是

$$\ln y_i = \ln c_1 + rt_i; \quad i = 0, 1, \dots, m$$

从而

$$r = (\ln y_{i+1} - \ln y_i) / (t_{i+1} - t_i); \quad i = 0, 1, \dots, m-1 \quad (7)$$

令 $\Delta t_i = t_{i+1} - t_i$, 考虑到观测误差和观测值的离散性, 取各相邻时间节点按(7)式计算的 r 的平均值

$$\begin{aligned} r &= (1/m) \sum_{i=0}^{m-1} (\ln y_{i+1} - \ln y_i) / \Delta t_i \\ &= (1/m) \sum_{i=0}^{m-1} \ln(y_{i+1}/y_i) / \Delta t_i \end{aligned} \quad (8)$$

作为逻辑斯蒂方程内禀增长率 r 的初步估计值。将方程(4)变形为

$$r = (dy/dt) / [y(1 - y/k)] \quad (9)$$

方程(5)变形为

$$r = (dy/dt)/y \quad (10)$$

为了区别起见,将逻辑斯蒂方程(4)中的 r 记为 r_L , 指数方程(5)中的 r 记为 r_e , (9) 式除以(10)式,因为

$$y_i \approx c_1 e^{r_i t_i} \approx k/(1 + ce^{-r_i t_i}) \quad (11)$$

$$i = 0, 1, \dots, m$$

于是有

$$r_L/r_e \approx 1/(1 - y/k) \quad (12)$$

因此

$$r_L \approx r_e/(1 - y/k) \quad (13)$$

从前面的推导过程可以看出,(8)式估计的内禀增长率 r , 实际上是指数方程(5)的内禀增长率 r_e , 所以应按(13)式修正 r_e , 求得逻辑斯蒂方程(4)的内禀增长率 r_L 。当 y 相对于 k 很小时,这种修正意义不大。但一般说来,观测值 y_0, y_1, \dots, y_m 相对于 k 在通常精度下可能不是很小, $1 - y/k$ 距 1 相差较大,由(8)式估计的 r ($\approx r_e$) 与逻辑斯蒂方程的 r_L 相差也较大,需要按(13)式修正 r , 否则以 r 作为 r_L 的估计值偏低。

利用(13)式必须估计参数 k 和选取满足(11)式的 y_0 。为此,将逻辑斯蒂方程(4)的通解表达式(3)变形为

$$y = k/(1 + ke^{-rt+c_0}) = k/(1 + ke^{c_0 e^{-rt}}) \quad (14)$$

式中 c_0 满足 $ke^{c_0} = c$, 代入边值问题(2)的边值条件

$$\begin{cases} y|_{t=t_0} = k/(1 + ke^{-rt_0+c_0}) = y_0 \\ y|_{t=t_n} = k/(1 + ke^{-rt_n+c_0}) = y_n \end{cases} \quad (15)$$

解(15)式得

$$\begin{cases} ke^{c_0} = (y_0 - y_n)/(y_n e^{-rt_n} - y_0 e^{-rt_0}) \\ k = y_0(1 + ke^{c_0} e^{-rt_0}) \end{cases} \quad (16)$$

若将时间轴平移,使得 $t_0 = 0$, 则(16)式可化简为

$$\begin{cases} ke = (y_0 - y_n)/(y_n e^{-rt_n} - y_0) \\ k = y_0(1 + ke^c) \end{cases} \quad (17)$$

将 r_L 的初步估计值——由(8)式计算的 r 代入(16)或(17)式,即得到满足(2)的边值条件的 k 的初步估计值。(13)式中的 y 值显然应从 y_0, y_1, \dots, y_m 中选取。一般说来,观测值 y_i ($i = 0, 1, \dots, m$) 随下标 i 递增,选取 y_i 大(下标大),由(13)式得到的 r_L 也大。实际使用中,应根据数据情况选取 m 和 i (即 y_i)。一般情况下, m 应选取较小的正整数,例如 $m = 2$; 取 $i = m - 1$ (即 $y = y_{m-1}$) 就可得到较好的拟合曲线。

将上面得到的 r, k 和 y 的估计值代入(13)式右端,得 r_L 的修正值,再将 r_L 的修正值代入(16)或(17)式,计算出修正的 k 值及 ke^{c_0} , 把修正的 r_L, k, ke^{c_0} 代入(14)式,就得到了边值问题(2)的解析解。为了便于应用,将 r -方法的计算步骤归纳如下:

- 1) 选取 m ,按(8)式计算 r_L 的初步估计值 r ($\approx r_e$)。
- 2) 按(16)或(17)式计算 k 的初步估计值。
- 3) 将 r_L, k 的初步估计值和选取的 y_i 代入(13)式右端,计算 r_L 的修正值。
- 4) 将 r_L 的修正值代入(16)或(17)式,计算 k 的修正值及积分常数 ke^{c_0} 。

5) 把 r_L 、 k 的修正值及 ke^{c_0} 代入(14)式,即得到模型(2)的解析解。
 3)、4)步骤实际上是逐步修正 r_L 和 k 的迭代方法,1)、2)是估计 r_L 和 k 的初值。由于 m 和 i (y_i) 选取的一定程度任意性,所得到的(2)的解拟合观测值可能不是最佳的。

四、K-方 法

逻辑斯蒂方程(4)的两端对 t 求导数

$$d^2y/dt^2 = r \cdot (1 - 2y/k) \quad (18)$$

令 $dy^2/dt^2 = 0$, 则

$$y = k/2 = y_F \quad (19)$$

是 $y = y(t)$ 的拐点 (inflection point)。当 $y < y_F$ 时, dy/dt 递增, $y = y_F$ 时, 当 y 的增长率 dy/dt 达到最大值, 当 $y > y_F$ 时, dy/dt 递减。

差商

$$\Delta y_i / \Delta t_i = (y_i - y_{i-1}) / (t_i - t_{i-1}); \quad i = 1, 2, \dots, n$$

以 dy/dt 为极限

$$\Delta y_i / \Delta t_i \rightarrow dy/dt \quad (\text{当 } t \rightarrow 0 \text{ 时})$$

在这个意义之下, 差商 $\Delta y_i / \Delta t_i \approx dy/dt$ 。当 $y_i \approx y_F$ 时, $\Delta y_i / \Delta t_i$ 也应取最大值。因此, 可以根据观测值搜索差商 $\Delta y_i / \Delta t_i$ ($i = 1, 2, \dots, n$) 的最大值, 设 $\Delta y_{i_0} / \Delta t_{i_0}$ 取最大值, 则 y_{i_0} 可作为 y_F 的近似值, 于是

$$y_F = k/2 \approx y_{i_0}$$

从而

$$k \approx 2y_{i_0} \quad (20)$$

将 k 的估计值及边值问题(2)的边值条件代入逻辑斯蒂方程的通解表达式(3), 得

$$\begin{cases} y|_{t=t_0} = k/(1 + ce^{-rt_0}) = y_0 \\ y|_{t=t_n} = k/(1 + ce^{-rt_n}) = y_n \end{cases} \quad (21)$$

解(21)得到

$$\begin{cases} r = \ln\{(k/y_n - 1)/(k/y_0 - 1)\} / (t_0 - t_n) \\ c = (k/y_0 - 1) / e^{-rt_0} \end{cases} \quad (22)$$

若平移坐标轴, 使得 $t_0 = 0$, 则化简为

$$\begin{cases} c = k/y_0 - 1 \\ r = \ln\{(k/y_n - 1)/c\} / (t_0 - t_n) \end{cases} \quad (23)$$

将(20)式得到的 k 的估计值及(22)或(23)式得到的 r 、 c 值代入(3)式, 就得到了边值问题(2)的解析解。

这种 k 值估计方法可能由于采样点稀疏, 使得采样值差商取最大值的 y_{i_0} 与 y_F 相差较大, (20)式给出的 k 的估计值也偏差较大。当观测值曲线变化较缓慢或采样点较密时 (Δt_i 较小), y_{i_0} 与 y_F 相差不大, k 的估计值亦偏差较小。由于误差的影响, 当有几处差商值与差商最大值相等或近似时, 应分别根据相应的 y_i 估计 k 值, 然后分别计算 (2) 的模拟值, 选择与观测值逼近误差 SE (定义于后)最小的 k 作为 k 的估计值。值得注意的是, 当观测数据只是按着逻辑斯蒂曲线的拐点以前的下弯段变化时 (样子很象指数曲

线),显然 dy/dt 在右边界 (t_n) 达到最大,一般说来,差商也在右边界点达到最大,但右边界点上的观测值 y_n 与 k 值并没有(20)式的关系。因此,当差商最大值在右边界点上达到时, k -方法有可能失败,此时可改用 r -方法求得模型(2)的解;换言之, k -方法只适用于包括拐点的“S”曲线。

五、误差度量

设函数 $y = y(t)$ 是逻辑斯蒂方程边值问题(2)的解, $y(t)$ 在采样点 t_0, t_1, \dots, t_n 上的值记为 $\hat{y}_0 = y(t_0), \hat{y}_1 = y(t_1), \dots, \hat{y}_n = y(t_n)$ 。为度量(2)的模拟值与采样点上的观测值 y_0, y_1, \dots, y_n 的近似程度,引入

$$Q = \sum_{i=0}^n (y_i - \hat{y}_i)^2 \quad (24)$$

称为偏差平方和。 Q 实际上是 $n+1$ 维欧氏空间中 2 点距离的平方。显然 Q 的值与采样点的个数 n 有关,为了消除 n 的影响,便于比较不同采样点数的模拟曲线的近似程度,用平均偏差

$$SE = \sqrt{Q/(n+1)} \quad (25)$$

度量在每一个采样点 t_i 上模拟值 \hat{y}_i 偏离观测值 $y_i (i = 0, 1, \dots, n)$ 的平均距离。定义 SE 为数学模型(2)或其积分曲线的标准偏离误差,统一度量数学模型的模拟曲线与观测曲线的近似程度。

六、优化 r -方法

设生物学指标 y 在采样点 $t_i (i = 0, 1, \dots, n)$ 上的采样值为 $y_i (i = 0, 1, \dots, n)$, 欲求 y 在区间 $[t_0, t_n]$ 上数量动态模型(2)。按着 r -方法,每取定一个式(8)中的 $m (m \leq n)$ 和式(13)中的 i (即 $y_i (i \leq m)$), 就得到一个模型(2)及其积分曲线,该模型的标准偏离误差 SE 刻划了在每个采样点 $t_i (i = 0, 1, \dots, n)$ 上模拟值与观测值的平均偏差;显然 SE 是 m 和 i 的函数。为了使模拟曲线拟合观测曲线最佳,自然选取 $SE(m, i)$ 作为目标函数,在 $m = 1, 2, \dots, n; i = 0, 1, \dots, m$ 的范围内搜索使 $SE(m, i)$ 达到最小的 m_0 和 i_0 。

$$SE(m_0, i_0) = \min_{\substack{1 \leq m \leq n \\ 0 \leq i \leq m}} [SE(m, i)]$$

那么对于该 m_0 和 y_{i_0} , 用 r -方法获得的模型(2)具有最小的标准偏离误差。这种改进的 r -方法,称为优化 r -方法。

优化 r -方法使计算量大大增加,但由于计算机尤其是微型机的普及,计算量的增加并不构成实质性困难。

七、例子

例1 根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 个体体重和体长在笼养条件 0—29 天生长数据

(梁杰荣, 1982)列于表 1。

表 1 根田鼠体重和体长的生长数据及模拟值

Table 1 The growth of body weight and body length of *Microtus oeconomus*

日龄 (天) Aga (day)	观测值 Data				模拟值 Simulated values			
	体重 (克) Body weight (g.)	增量 (克) Increase (g.)	体长 (毫米) Body length (mm)	增量 (毫米) Increase (mm)	体重 (克) Body weight (g.)		体长 (毫米) Body length (mm)	
					优化 r-方法 Optimum r-method	k-方法 k-method	优化 r-方法 Optimum r-method	k-方法 k-method
0	2.10	---	35.58	---	2.10	2.10	35.58	35.58
4	4.20	2.10	48.00	12.42	3.54	3.08	45.79	45.09
9	6.34	2.14	57.33	9.33	6.26	4.85	58.60	57.21
14	8.55	2.21	69.54	12.21	9.78	7.32	69.81	68.22
19	13.67	5.12	81.35	11.81	13.26	10.46	78.41	77.14
24	17.10	3.43	86.35	5.00	15.89	14.01	84.37	83.71
29	17.52	0.42	88.22	1.77	17.52	17.52	88.22	88.22
SE	---	---	---	---	0.716	1.883	1.653	2.236

1. 体重

(1) 优化 r-方法 经搜索, 当 $m = 3, i = 3$ 时, SE 取最小值。即用第 0、4、9、14 天的体重观测值 (y_0, y_1, y_2, y_3), 按(8)式计算 r_L 的初步估计值, $r_L = 0.105$ 。再用该 r_L 值代替(17)式中的 r , 得到 k 的初步估计值, $k = 27.602$ 。将第 14 天体重观测值 ($y_i = y_3 = 8.55$) 及 r_L 初步估计值 ($= r_c$)、 k 的初步估计值代入(13)式修正 r_L , 得 $r_L = 0.152$ 。取边值问题(2)中的 $r = r_L = 0.152$, 则体重生长模型(2)

$$\begin{cases} dy/dt = 0.152 \cdot y \cdot (1 - y/k) \\ y|_{t=0} = 2.1 \\ y|_{t=29} = 17.52 \end{cases}$$

$$0 \leq t \leq 29$$

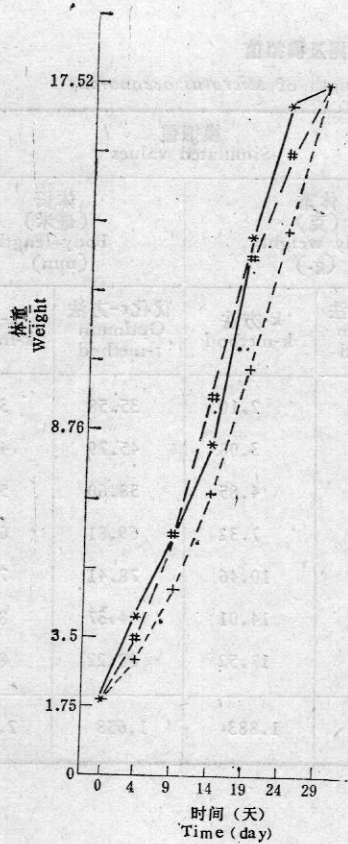
具有最小标准偏离误差 $SE = 0.716$ 。若将该 r_L 值代入(17)式, 得 k 的修正值 $k = 19.245$, 体重生长模型的解析解为

$$y = 19.245 / (1 + 8.146e^{-0.152t})$$

模拟值见表 1, 模拟曲线与观测曲线的比较见图 1。

(2) r-方法 取 $m = 2, i = m - 1 = 1$ (即(13)式中的 $y = y_i = y_1$), 经计算 r_L 的修正值 $r_L = 0.159$, 此时模型(2)的 $SE = 0.751$, 与优化 r-方法相差很小。

(3) k-方法 观察表 1, 第 19 天的体重 (y_4) 增量最大, 令(20)式中 $y_{i0} = y_4 =$ 第 19 天体重 = 13.67, 得 $k = 27.34$ 。将此 k 值代入边值问题(2), 得到的体重生长模型的 $SE = 1.883$, 逼近观测数据稍差(表 1, 图 1)。



*: 观测值 (observed values)

#: 优化 r-方法模拟值 (simulated values of optimum r-method)

+ k-方法模拟值 (simulated values of k-method)

图 1 根田鼠体重增长观测值和模拟值的比较

Fig. 1 The comparison between observed data and simulated values of growth of body weight of *Microtus oeconomus*.

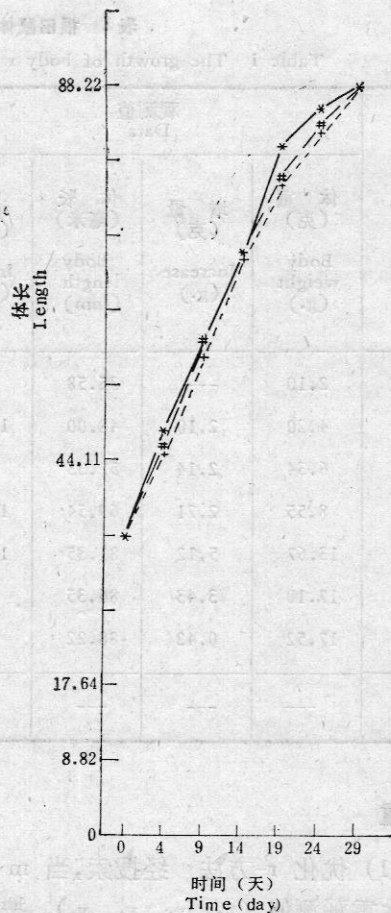


图 2 根田鼠体长增长观测值和模拟值的比较(图例与图 1 相同)

Fig. 2 The comparison between observed data and simulated values of growth of body length of *Microtus oeconomus* (the legend is same as Fig.1).

2. 体长

(1) 优化 r-方法 经计算当 $m = 1, i = 0$ 时, $r_L = 0.111$, 体长生长模型(2)

$$\begin{cases} dy/dt = 0.111y(1 - y/k) \\ y|_{t=0} = 35.58 \\ y|_{t=29} = 88.22 \end{cases}$$

$$0 \leq t \leq 29$$

具有最小的标准偏离误差 $SE = 1.653$, 解析解为 $y = 93.989 / (1 + 1.642e^{-0.111t})$, 模拟值与观测值的比较见表 1 和图 2。

(2) r-方法 取 $m = 2, i = m - 1 = 1$, 得 $r_L = 0.084$, 此时模型 (2) 的 $SE = 4.075$, 吻合观测值稍差。

(3) k-方法 第4天的体长 (y_4) 增量最大,由(20)式 $k = 96$, 此时模型(2)的 $SE = 2.236$, 较优化 r-方法稍差,较 r-方法好(图2,表1)。

例2 酵母菌 (yeast cells) 在培养液中的种群数量增长列于表2 (Carlson, 1913)。

表2 酵母菌种群的增长

Table 2 Growth of a population of yeast cells

时间 (小时) Time (hour)	观测值 Data		模拟值 Simulated values	
	数量 Number	增量 Increase	优化 r-方法 Optimum r-method	k-方法 k-method
0	9.60	---	9.60	9.60
1	18.30	7.70	16.32	14.14
2	29.00	10.70	27.54	20.77
3	47.20	18.20	45.94	30.37
4	71.10	23.90	75.18	44.12
5	119.10	48.00	119.43	63.50
6	174.60	45.50	181.70	90.23
7	257.30	82.70	260.89	125.99
8	350.70	93.40	349.60	171.93
9	441.00	90.30	435.89	227.98
10	513.30	72.30	509.05	292.23
11	559.70	46.40	564.18	360.78
12	594.80	35.10	602.15	428.57
13	629.40	34.60	626.71	490.74
14	640.80	11.40	641.95	543.95
15	651.10	10.30	651.17	586.86
16	655.90	4.80	656.66	619.83
17	659.60	3.70	659.90	644.23
18	661.80	2.20	661.80	661.80
SE	---	---	3.374	116.128

(1) 优化 r-方法 经过搜索,当 $m = 6$, $i = 4$ 时,按(8)式和(13)式计算出 $r_L = 0.541$; 此时,酵母菌种群数量阻滞增长模型(2)

$$\begin{cases} dy/dt = 0.541 \cdot y \cdot (1 - y/k) \\ y|_{t=0} = 9.60 \\ y|_{t=18} = 661.80 \end{cases}$$

有最小标准偏离误差 $SE = 3.374$ 。其积分曲线为

$$y = 664.468 / (1 + 68.215e^{-0.541t})$$

模拟值和模拟曲线与观测曲线的比较分别见表2和图3。

(2) r-方法 取 $m = 2$, $i = m - 1 = 1$,经计算 $r_L = 0.568$, 此时模型(2)的标准偏离误差 $SE = 18.52$, 较优化 r-方法差。

(3) k-方法 第8小时酵母菌的种群数量的增长量最大(表2),以第8小时的数量(350.70)利用(20)式得 $k = 701.40$, 由此得到的模型(2)的 $SE = 116.128$, 明显地较前二种方法差。

Pearl (1927) 对上述酵母菌种群数量增长用逻辑斯蒂曲线进行拟合, 先直观地估计 k 值, $k = 665$, 然后通过最小 2 乘法拟合, 得 $r = 0.5355$, 拟合曲线为

$$y = 665 / (1 + e^{4.1896 - 0.5355t})$$

理论值与实测值拟合的很好, 被当作种群密度阻滞生长和逻辑斯蒂曲线拟合的经典例子 (Krebs, 1978; 华东师范大学等, 1982)。该曲线只是一条拟合曲线, 并不是逻辑斯蒂方程初值问题

$$\begin{cases} dy/dt = r \cdot y \cdot (1 - y/665) \\ y|_{t=0} = 9.6 \end{cases}$$

的解。按本文的误差度量方法, 该拟合曲线的 $SE = 4.499$, 较优化 r -方法得到的动态模型的积分曲线的 $SE = 3.374$ 稍高, 拟合实测值不如优化 r -方法得到的动态模型 (2) 好, 并且该拟合曲线并不能象模型 (2) 的积分曲线那样, 在时间区间 $[0, 18]$ 的两端点与实测值重合。

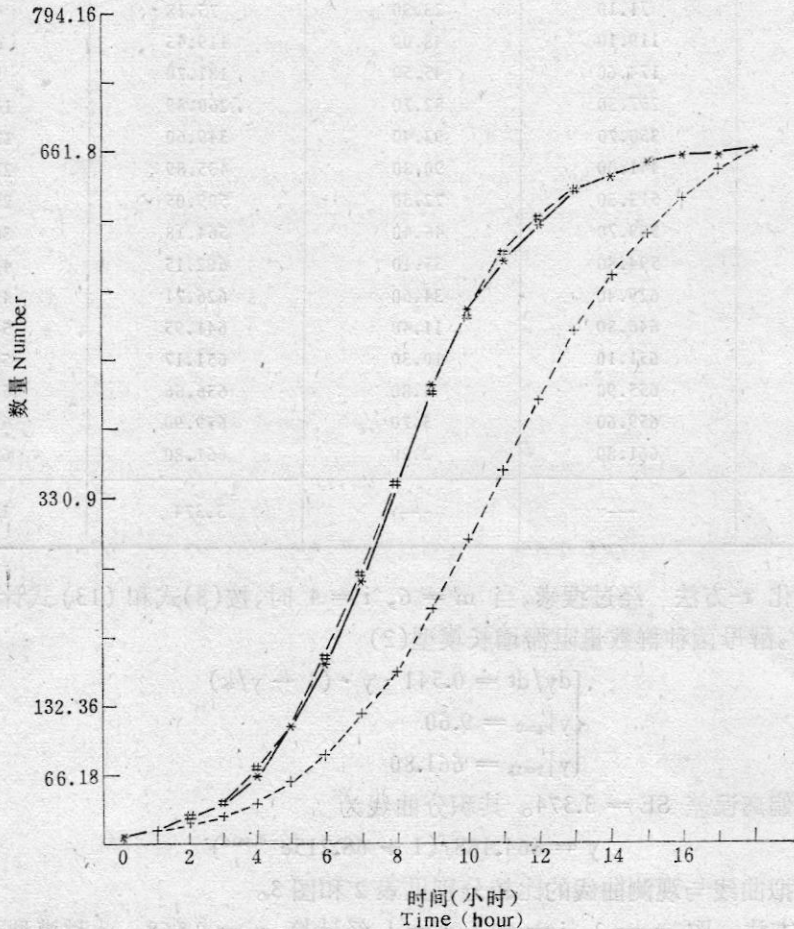


图 3 酵母菌种群增长观测值和模拟值的比较(图例与图 1 相同)

Fig. 3 The comparison between observed data and simulated values of growth of a population of yeast cells (the legend is same as Fig. 1).

由以上例子可以看出, 如果为了减少计算量(例如使用计算器计算), 采用 r -方法获

得模型(2),只需取较小的 m (例如 $m = 2$)和取 $i = m - 1 = 1$,一般说来就可得到比较接近观测数据的模型(2);但当数据不太规则时,建议采用优化 r -方法。限于篇幅,省略更多的例子和计算机程序。

在描述动物个体及其部分的生长曲线中,“S”型曲线,即 Logistic 曲线已成为必不可少的曲线(Laird & Howard, 1967)。而逻辑斯蒂方程边值问题(2)是构造其动态模型的新工具。

一个生物学指标,若其动态曲线是部分“S”型曲线,可直接用边值问题(2)构造其动态模型;若其为饱和型“S”曲线(达到稳定平衡值以后),则可采用初值问题构造其模型(先估计 k 值),亦可在该曲线刚刚进入平衡稳定值处分为 2 段,前一段用边值问题(2)作为其动态模型,而后一段用取 k 值的直线($y = k$)作为模型。

特别当生物学指标的数量变动按经典曲线可以分为若干段时,其中的一段或几段是部分“S”型曲线,当其余段用其他数量模型描述时,描述阶段性部分“S”曲线数量变化的模型(2),保证在该段的两端点模拟值和实测值重合,从而保证了生物学指标的模拟值从一段进入另一段时,在分界点上连续,为构造按阶段性混合数学模型提供了有效工具。

参 考 文 献

- 万昌秀、梁中宇, 1983, 逻辑斯蒂曲线的一种拟合方法, 生态学报 3(3): 288—296。
梁杰荣、周立、魏善武、王祖望、孙儒泳, 1984, 高寒草甸灭鼠后鼠兔和鼢鼠数量恢复的数学模型, 生态学报 4(1): 88—98。
华东师范大学、北京师范大学复旦大学、中山大学, 1982, 动物生态学, 人民教育出版社。
Andrewartha, H. G. and L. C. Birch, 1954, The distribution and abundance of animals. Chicago Illinois.
Carlson, T., 1913, Über geschwindigkeit und grösse der hefevermehrung in würze. *Biochem. Z.* (57): 313—334.
Krebs, C. J., 1978, Ecology the experimental analysis of distribution and abundance. New York, Harper & Row press.
Laird, A. K. and A. Howard, 1967, Growth curves in inbred mice. *Nature* 213(5078): 786—788.
May, R. M., 1975, Stability and complexity in model ecosystem. Princeton, Princeton university press.
May, R. M., 1976, Theoretical ecology. Oxford, Blackwell scientific publications.
Pearl, R., 1927, The growth of populations. *Quart. Rev. Biol.* (2): 532—548.
Плохиский, Н. А., 1961, Биометрия. Новосибирск.

USING THE BOUNDARY PROBLEM OF LOGISTIC EQUATION TO CONSTRUCT A DYNAMIC MODEL OF BIOLOGICAL INDEXES

Zhou Li

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

Quantity of a lot of biological indexes change along a part of the Logistic curve, e.g. growth of body or a part of animals and growth of population of animals in limited period of time. According to the common methods to fit the Logistic curve for the indexes, the estimate of parameter k is difficult. This paper provides a method to construct a dynamic model with the boundary problem of Logistic equation (2) for the indexes:

$$\begin{cases} dy/dt = ry(1 - y/k) \\ y|_{t=t_0} = y_0 \\ y|_{t=t_n} = y_n \end{cases} \quad (2)$$

where

- y = quantity of the index
- r = intrinsic growth rate
- k = saturation value or varying capacity
- t = time
- t_0 = the initial time
- y_0 = the observed value of the index at t_0
- t_n = the end time
- y_n = the observed value of the index at t_n

A parameter r or k is only estimated according to observed data, another is determined by the boundary conditions of the boundary problem (2). Simulated values coincide with observed values at the end of the periods $[t_0, t_n]$.

The parameter r is estimated for r-method (formulas (8), (13), (16) or (17), (14)). The parameter k is estimated for k-method (formulas (20), (22), or (23), (3)). There is an objective standard

$$SE = \sqrt{\left[\sum_{i=0}^n (y_i - \hat{y}_i)^2 / (n + 1) \right]}$$

where

- SE = standard deviation error
- y_i = observed value
- \hat{y}_i = simulated value
- n = a number of the point of observed value

for the optimum r-method. The procedure is that we utilize the r-method and the digital computer to search minimum objective standard SE for determination of the more exact value of parameter r within observed data. The examples show that the optimum r-method and the r-method are valid to construct a dynamic model(2) for biological indexes that change along a partial Logistic curve.

USING THE BOUNDARY PROBLEM OF LOGISTIC EQUATION TO CONSTRUCT A DYNAMIC MODEL OF BIOLOGICAL INDEXES

Xiao Li

(Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences)

Quantity of a lot of biological indexes change along a part of the logistic curve. Growth of body or a part of animals and growth of population of animals in limited period of time. According to the common methods to fit the logistic curve for the indexes, the estimate of parameter is difficult. This paper provides a method to construct a dynamic model with the boundary problem of logistic equation (2) for the indexes.