

# 生物入侵模型研究进展

王勤龙<sup>1,2</sup>, 李百炼<sup>1,2</sup>

1. 长江大学信息与数学学院, 湖北荆州 434023
2. 加利福尼亚大学河滨分校生态复杂性模型实验室, 美国加州河滨 92521-0124

**摘要** 生物入侵的机制与控制已经成为生态学关注的重点和研究的热点问题。建立数学模型是解释生物入侵机制的主要手段, 对外来生物包括疾病的入侵扩散过程进行模型分析不仅具有重要的理论意义, 还有助于风险评估, 特别是对入侵进行早期预测、控制、科学管理与防治。然而, 目前有关生物入侵的数理模型方法还远不能满足实际的需要, 本文系统地介绍和分析了生物入侵模型的研究现状。首先分析了对于生物入侵过程建模所要考虑的基本问题; 然后讨论了几类典型的入侵数学模型, 分析了各自的特点及条件, 同时给出了有代表性的实例和最近的研究成果; 其次比较列出了入侵模型分析的各类方法; 最后探讨了生物入侵建模与求解过程中尚待解决的问题, 并对未来研究进行了展望。

**关键词** 生物入侵; 数学模型; 扩散速度; 动力学复杂性; 行波精确解

**中图分类号** O17, O29, X17

**文献标识码** A

**doi** 10.3981/j.issn.1000-7857.2011.10.012

## Progress in Modeling Biological Invasion

WANG Qinlong<sup>1,2</sup>, LI B. Larry<sup>1,2</sup>

1. School of Information and Mathematics, Yangtze University, Jinzhou 434023, Hubei Province, China
2. Ecological Complexity and Modeling Laboratory, University of California, Riverside, CA 92521-0124, USA

**Abstract** Biological invasion is now one of the six hot research topics in modern ecology. Modeling the invasion processes, the diffusions and the spreading mechanisms of invasive species including diseases is important not only for theoretical purposes, but also for practical purposes, such as in ecological risk assessments, and optimal control and management of those invasive species. In this paper, the widely adopted models of biological invasion are systematically reviewed such as diffusion-reaction equations, integral-difference models, space-discrete models, and stochastic models. The fundamental issues of modeling biological invasions are discussed, and the characteristics and analytic conditions of various models are analyzed with typical examples and recent research results. Various modeling techniques are compared, and some commonly used methods in solving biological invasion models are outlined, including numerical computing and simulating, exact solutions, methods for functional differential equation and qualitative analysis of differential equations. Some key and unsolved problems in building mathematical models of biological invasion, and future research directions are also discussed.

**Keywords** biological invasion; mathematical model; spreading speed; dynamical complexity; exact solution

### 0 引言

生物入侵成为人类所面临最严重的问题之一, 这毫无疑问已经得到国际社会与科学家的高度重视。所谓生物入侵, 是指生物由原产地经过自然的或人为的途径侵入到另一个新环境, 从而对入侵地的生物多样性、农林牧渔业生产以及人类健康造成危害甚至灾难的过程。据世界自然资源保护联

盟(IUCN)的报告, 外来入侵物种给全球造成的经济损失每年超过 4000 亿美元。此外, 外来病原体所导致人类或动物的流行疾病的爆发也不容等闲视之, 例如 21 世纪初爆发的 SARS 病以及在牲畜中广为传播的疯牛病、口蹄疫等。

外来入侵生物往往具有极强的环境适应、繁殖、传播的能力, 随着全球化的进程加快, 防范生物入侵的难度也越来

收稿日期: 2010-12-06; 修回日期: 2011-03-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(10961011, 40971113); 湖北省教育厅科研基金项目(Q20091209)

作者简介: 王勤龙, 副教授, 研究方向为微分动力系统分支与混沌, 电子信箱: wangql@yangtzeu.edu.cn; 李百炼(通信作者), 教授, 研究方向为理论与数学生态学, 电子信箱: bai-lian.li@ucr.edu

越大。而外来物种入侵的机制是相当复杂的,因为它不是一个简单的生物学、抑或生态学特性就能解释的问题,而是属于不同层次上的多学科相互贯通交织、共同影响和作用的学科群理论<sup>[1-2]</sup>。如何从数学生物学的角度,利用数学模型这一重要工具进行定性与定量分析,将是摆在理论模型研究者面前的首要任务。因为这不仅有助于理解在该领域所观察到的一些复杂现象,而且也有助于发现入侵问题的机制;不仅对生态入侵过程中的预测与预防、根除与灭绝、控制与管理、生态控制与修复的实践能提供坚实的理论基础和依据,而且对流行病的有效预防和控制也是十分有价值的。

对于生物入侵的模型分析,自从 1953 年 Skellam<sup>[3]</sup>开始进行实质意义上的理论研究以来,特别是最近 20 多年内,无论是理论上还是方法手段上都已经取得了很大的进展。模型的多元化,分析方法的综合化,特别是随着计算机这一工具平台的飞速发展,各类计算软件,模拟程序为此项研究打开了方便之门。然而这些还远不能满足实际的需要,例如现有模型及分析所得结论与实际现象或实际需求不相匹配,而且复杂的入侵现象还在不断被发现,一时却难以找到相应的刻画手段,这都要求进一步改进已有的、并探索新的恰当的数理模型方法。鉴于此,本文将系统地介绍和分析生物入侵模型的研究现状。

## 1 模型建立的基本问题分析

外来生物的入侵一般分为传入、定居与种群建立、潜伏、扩散传播、成灾几个阶段。这是一个复杂而有序的过程,而且不同阶段特点互异,应各有侧重地进行分析。然而数学理论模型的建立与分析往往针对扩散传播的阶段,因为它是生物入侵成灾前的关键阶段,也是判断外来生物入侵的规模和速度的阶段。事实上,就机制而言,入侵生物与非入侵生物的扩散传播是相同的<sup>[4]</sup>;而且都存在局部的种内或种群间的互作关系。所以这样的生物入侵模型实际上是一个种群动力学模型,即同时考虑生物种群局部和全局变化的时空模型,没有考虑空间变量的模型,即为静态模型,有时称为局部动力学模型。下面讨论模型建立所需要面对的基本问题。

### 1.1 局部动力学问题

局部种群动力学理论上的一个通常的假设是:种群规模内部相对增长率是种群密度  $u$  的一个函数,记为  $f(u)$ ,则有

$$\frac{du}{dt} = uf(u) = F(u) \quad (1)$$

其中,  $f(u)$  反映影响种群数量变化的因素,如出生与死亡等。当  $f(u)$  取与种群密度无关的常数形式时,则得到种群数量呈指数增长的结论,但实际情况并非如此,往往当种群数量密度过大时,由于内部竞争而使相对增长率下降,甚至出现零或负增长。这里存在两类著名的增长模式:一是 Logistic 增长模式,其相对增长率是线性递减的,即

$$f(u) = \alpha(1 - u/K) \quad (2)$$

其中,  $\alpha$  为种群的内在增长率,  $K$  为生境对种群的最大承载

量;另一个是 Allee 效应增长模式,  $f(u)$  常以二次多项式表示:

$$f(u) = \beta(u - u_A)(K - u) \quad (3)$$

其中,系数  $\beta > 0$ ,  $u_A$  为某临界值,且当  $0 < u_A < K$  时,称为强 Allee 效应,其特点是当种群密度处于低水平状态亦即  $0 < u < u_A$  时,种群数量会出现负增长<sup>[5]</sup>。

如果考虑多种群之间的相互影响,那么需要更复杂的模型,例如二种群的一般方程形式:

$$\begin{cases} \frac{du_1}{dt} = F(u_1) + k_{12}R_1(u_1, u_2) \\ \frac{du_2}{dt} = G(u_2) + k_{21}R_2(u_1, u_2) \end{cases} \quad (4)$$

其中,  $u_1, u_2$  为两种群的种群密度,  $F(u_1), G(u_2)$  分别描述了两种群的出生死亡状况,  $R_1, R_2$  则描述了两者间的相互作用,系数  $k_{12}, k_{21}$  的取值反映两者的具体关系,诸如竞争、互惠共生等。较常见的,例如具有各类 Holling 功能反应的捕食模型、Lotka-Volterra 模型及其更为普通的 Kolmogorov 模型等<sup>[6]</sup>。

### 1.2 种群空间运动的基本模式

在真实世界里种群的运动转移受许多生物与非生物因素的影响,往往很复杂,有时甚至不明确,然而可以简化分离出一些单一的运动模式。现以一维空间或无维情形为例介绍基本的种群运动转移模式。首先设种群密度  $u$  为位置  $x$  和时间  $t$  的函数。

第 1 种情形,由于特定的环境因素影响,例如风对于生活在空气中的物种、潮流对于水生物,假定在理想状态下种群整体都以恒定的速度  $A_0$  移动,那么种群转移有如下描述:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + A_0 \frac{\partial u}{\partial x} = 0 \quad (5)$$

其中,  $x$  轴被选择与种群移动同方向,上面方程描述一个波速为  $A_0$  的行波扩展方向的解,即  $u(x, t) = \phi(x - A_0 t)$ ,其中波形  $\phi$  由初始条件确定。

第 2 种情形,如果视种群个体运动为自由随机的,且移入与移出的生境近似同质,则种群密度的差异是造成整体上由高密度区到低密度区运动迁移的主要原因,那么宏观上种群整体的动力学可以描述为扩散方程<sup>[3-4]</sup>:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[ D(u) \frac{\partial u}{\partial x} \right] \quad (6)$$

其中,  $D(u)$  为扩散系数,为种群密度的函数,理想情况下可为常数。

第 3 种情形,如果种群个体的自由运动不是等可能随机的,例如考虑生境异质,其发散服从某种概率分布,那么在全局区域  $\Omega$  内可以建立如下发散模型:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -D(x)u(x, t) + \int_{\Omega} D(y)k(x, y)u(y, t)dy \quad (7)$$

其中,  $D(x) \geq 0$  表示区域  $\Omega$  内在  $x$  处的种群个体离开本地的概率,积分核  $k(x, y)$  表示  $y$  处的个体迁移到  $x$  处的概率分布密度,且  $k(x, y) \geq 0$ ,  $\int_{\Omega} k(x, y)dx = 1$ , 积分表示从整个区域迁移到  $x$  处的个体数量的加权平均值。上述发散核函数  $k(x, y)$

可以包括不同的形式,例如高斯积分核<sup>[7]</sup>、尖峰状(leptokurtic)积分核<sup>[8]</sup>,分别描述了不同的发散机制。

对于物种转移机制,值得注意的是在很多情况下需要综合考虑各种因素的影响,例如种群的个体既受确定方向的风或潮流的作用,同时自身又在作随机扩散运动。此外,还有源于携带者的转移机制,例如植物的种子通过鸟儿扩散,外来病原体由携带者或宿主传染和传播的情形,它们的转移特征与携带者的移动密切相关,同样可以考虑上述几类运动转移模式。从建模的角度看,生物种的转移如果考虑人为的因素诸如贸易、旅行等,则问题更为复杂。

### 1.3 时空模型的建立

为了考虑在某特定区域  $\Omega$  内的种群数量规模的变化,设所考虑的种群个体密度  $u$  为空间位置  $\mathbf{r}=(x,y)$  和时间  $t$  的函数,那么在局部与全局因素的影响下种群个体总数随时间的改变率为

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{\Omega} u(\mathbf{r},t) d\mathbf{r} = - \int_{\Gamma} \mathbf{J} \mathbf{k} ds + \int_{\Omega} F(u(\mathbf{r},t)) d\mathbf{r} \quad (8)$$

其中,  $\mathbf{J}$  为通过区域边界  $\Gamma$  的种群个体密度流量,  $\mathbf{k}$  为指向区域边界  $\Gamma$  外的单位法向量,  $\mathbf{J} \mathbf{k}$  为标量积, 等式右边第 2 项为所有局部结果的和。通常设  $F(u)=uf(u)$ ,  $\int_{\Gamma} \mathbf{J} \mathbf{k} ds = \int_{\Omega} \nabla \mathbf{J} d\mathbf{r}$ , 种群动力学的一般模型为

$$\frac{\partial u(\mathbf{r},t)}{\partial t} = -\nabla \mathbf{J} + F(u) \quad (9)$$

其中,  $F(u)$  为种群的相对增长率,要依赖其局部动力学的作用,而种群个体的流量  $\mathbf{J}$  要依赖其空间运动转移模式。具体的数学背景和建模方式参见文献[9]。

当生境近似为同质,且个体也是均匀分布时,可以用忽略空间变量的静态种群模型代替时空的动态模型,然后运用常微分方程相对成熟的求解与分析方法,这无疑有助于全局的种群动力学研究。特别对于流行病的传播模型,在很多情形下都是采用较理想状态下的仓室模型,换句话说,就是不考虑种群各类成员在空间的扩散。事实上,许多传染病随着种群成员的流动,在空间的扩散是不应忽视的<sup>[10]</sup>。因此,在生境异质情况下,应该多采用静态与动态并存的模型,这样才能更真实地反映客观实际。

## 2 典型的入侵模型与实例

入侵种群随时空变化的规律是生物入侵模型分析的主要对象,其研究的焦点则是入侵空间传播的动力学性质问题,例如行波前沿的存在性,传播波速的特性,特别是内部或外部生境条件的改变对入侵扩散的影响等等。由于种群特性与具体的生境差异,描述生物入侵扩散过程的数学模型会有不同,特别是近 20 多年广泛而深入的研究产生了许多模型和方法,下面介绍典型的生物入侵模型及其最新成果。

### 2.1 连续型反应扩散方程

连续型反应扩散方程是描述种群动力学最常见的模型,

其前提假设是种群密度为时间和空间上的连续或光滑函数,这往往较适合于可以忽略局部的离散与跳越性的大尺度时空过程。它由最初的 Fisher 方程发展而来<sup>[1]</sup>,包含种群规模增长和空间扩散,成为标准的入侵模型。由 1.3 节的分析可知,当种群同时进行个体自由随机扩散与整体的定向运动时,即方程(9)中  $\mathbf{J}=-D\nabla u(\mathbf{r},t)+\mathbf{A}u(\mathbf{r},t)$ ,由此得到一般对流反应扩散方程

$$\frac{\partial u(\mathbf{r},t)}{\partial t} = -\nabla \mathbf{A} u + \nabla(D\nabla u) + f(u)u \quad (10)$$

注意到这里的发散系数  $D$  和对流速度  $\mathbf{A}$  可以为依赖时空及种群密度  $u$  的函数。方程(10)中内部相对增长函数  $f(u)$  的选取由特定的生物原因确定,可参见方程(2)和(3)。进一步拓展上述模型到多种群的情形则有

$$\frac{\partial u_i(\mathbf{r},t)}{\partial t} = -\nabla \mathbf{A}_i u_i + \nabla(D_i \nabla u_i) + f_i(u_1, \dots, u_n)u_i \quad (11)$$

其中,  $u_i$  为第  $i$  个种群的密度,  $i=1,2,\dots,n$ ; 非线性函数  $f_i$  描述了种内及种间互作的关系,例如内部增长模式、捕食关系、竞争关系等,参见方程(4)。上述模型已经被广泛应用于包括生物入侵问题的种群动力学领域<sup>[6,9,11]</sup>。运用此模型研究生物入侵扩散的前沿波解的存在性以及传播速度问题十分常见。最近关于可能影响扩散传播的因素,例如敏感的初始条件、强 Allee 效应、天敌的捕食、疾病的感染等,它们如何使生物入侵放慢、终止、反向衰退甚至灭绝等问题的研究,出现了一些富有成效的工作,例如文献[12]—[14]。关于一个确定系统的扩散传播方式,人们一直停留在连续型行波前沿的认识程度上,但是随着时空混沌在简单确定性的入侵反应扩散模型中的发现<sup>[15-19]</sup>,一系列研究<sup>[12-14]</sup>表明,一个空间完全同质的确定性系统能够产生缀块(patchy)入侵这一根本不同以往的模式。这一模式常常只是出现在景观破碎不均的情形<sup>[11,17]</sup>,或者出现在与生境、种群数量相关的随机性模型中<sup>[18-19]</sup>,而此时产生这一现象的关键因素却是系统内在机制所导致,例如强 Allee 效应的影响。下面以文献[14]为例进行说明。

例 1 这里仅给出文献[14]中的简化模型:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} + \gamma u(u-\beta)(1-u) - \frac{uv}{1+\alpha u} \\ \frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} + \frac{uv}{1+\alpha u} - \delta v \end{cases} \quad (12)$$

其中,  $u$  和  $v$  分别对应于对应被捕食者和捕食者的种群密度,且都为位置  $(x,y)$  与时刻  $t$  的函数,  $\gamma u(u-\beta)(1-u)$  对应受强 Allee 效应影响的猎物种群的增长部分,  $\delta v$  描述捕食者的死亡情况,  $uv/(1+\alpha u)$  则对应捕食的 Holling II 型功能反应部分,其中  $\alpha, \beta, \gamma, \delta$  均为不考虑维数的参数,并考虑初始条件:

(1) 当  $(x,y) \in \Omega_1$  时,  $u(x,y,0)=u_0$ ; 当  $(x,y) \notin \Omega_1$  时,  $u(x,y,0)=0$ ;

(2) 当  $(x,y) \in \Omega_2$  时,  $v(x,y,0)=v_0$ ; 当  $(x,y) \notin \Omega_2$  时,  $v(x,y,0)=0$ ;

其中,  $\Omega_1, \Omega_2$  均为可观测椭圆形区域。经过数值实验并数学分析得出结论:系统除了具有连续波前沿的扩散模式外,还存

在缀块入侵传播模式;而且在缀块入侵区域内,种群的平均密度要小于种群存活临界值。还特别发现,伴随参数的扰动,缀块入侵模式也会改变,或者恢复为连续传播的入侵模型,或者种群走向灭绝,说明它为介于两者间的临界模式。这些结论为入侵的管理控制提供了重要的参考。关于此类模型性质的研究,最近如对于多种群的捕食系统的反应扩散模型的类似分析<sup>[20]</sup>,还如在受传染病影响的确定性反应扩散模型中也发现了时空混沌这一复杂的动力学行为<sup>[21]</sup>。

关于受疾病传染影响的种群扩散问题,在一定程度上它是疾病的入侵扩散问题,此类连续型反应扩散模型需要同时考虑感染宿主和易感宿主密度随时空变化的状况。最近文献[22]拓展了描述 FIV(猫科免疫缺失综合症)在家猫中流行的 SI 常微分模型,建立了这类时空模型,并进行了分析。

**例 2** 文献[22]令位于空间位置  $x$  处和  $t$  时刻易感染者和感染者的密度分别为  $S(x,t) \geq 0$  与  $I(x,t) \geq 0$ ,那么对应猫群总量即为  $P(x,t) = S + I, x \in \Omega$ ,则有

$$\begin{cases} \frac{\partial S}{\partial t} = D_s \Delta S - \sigma \frac{SI}{P} + \beta(P)P - \mu(P)S \\ \frac{\partial I}{\partial t} = D_i \Delta I + \sigma \frac{SI}{P} - \mu(P)I - \alpha I \end{cases} \quad (13)$$

其中,  $D_s$  与  $D_i$  分别为易感染者和感染者的发散系数,  $\sigma$  为感染系数,  $\alpha$  为因疾病造成的死亡率。出生与死亡情况的描述函数分别为  $\beta(P) \geq 0$  与  $\mu(P) \geq 0$ ,且假定都是密度依赖性的,那么猫群内部相对增长率则为  $g(P) = \beta(P) - \mu(P)$ 。文献[22]分别对 Logistic 增长模式与强 Allee 效应的增长模式下的系统动力学性质进行了研究。通过数值模拟分析表明,当采用 Logistic 增长模式时,则有疾病感染的行波出现,且以常数速度传播,猫群最终转化为一个带有地方病的种群;当采用 Allee 效应模式时,系统也会出现感染传播波并扩散开来,但是当传染率进一步增长时,则会出现两种可能:一是被感染猫群逐渐趋于灭绝的反向衰退的波沿出现,二是病毒所致的猫群灭绝前短暂的流行疾病的大爆发出现。由此可以看出,描述病毒携带者入侵的反应扩散模型具有很强的实际意义。有关传染病传播的反应扩散模型研究还可参见文献[23]。

## 2.2 积分模型

常见的积分种群模型主要有积分差分方程和积分微分方程。模型中的积分常是因为种群的扩散服从某种概率分布,为表示加权意义上的种群改变量而采用的形式,方程(7)就是一个简单的积分微分模型。当然也存在描述其他问题的积分核,会使入侵模型带有积分的形式,下面将具体讨论。

关于积分差分模型,主要用于描述种群数量增长与位置转移之间存在时间差或时滞的情形。例如,一类植物种群的重分布(包括入侵和扩张)就属于这类情形,由于其种子的散播一般需要经过 1 年的时间,而在此间种群数量增长了而个体却没有移动。假设种群世代不相重叠,且种群的散布空间设为无限,以致于可以忽略边界的影响。以一维情形为例,令种群密度  $u$  为时间  $t$  和位置  $x$  的函数,那么种群的时空分布

要经过两个过程:一是种群的增长过程,设由函数  $F(u)$  描述;二是空间上的重新分布过程,归因于后代的扩散,而且这两个过程会交替持续下去。则有如下积分差分方程:

$$u(x, t+T) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x, y) F(u(y, t)) dy \quad (14)$$

其中,  $T$  为相邻两代的时间差;  $k(x, y)$  为发散核,表示由位置  $y$  处产生的后代能够散布到位置  $x$  处的概率分布密度,具体可参见模型(7)的说明。有关此类模型入侵扩散速度的研究表明,它与反应扩散方程所得结论本质上是一致的<sup>[8,24]</sup>,但积分差分方程的模型还能提供另外一些有价值的结论,例如当发散核为肥尾性(fat-tailed)时可导致种群的加速入侵扩散<sup>[7-8]</sup>等。

关于积分微分方程在生物入侵模型,特别是在非静态流行病传播的时空动力模型中的应用,早期经典的模型,例如, Kendall 模型、Diekmann 等的双重积分模型、De Mottoni 等的扩散积分模型等<sup>[25]</sup>。近期,如文献[26]介绍了两类关于疾病入侵传播的积分微分模型,分别描述了非局部接触和感染者扩散的两种传染方式,并比较分析了两者疾病传播行波与速度的特点。值得说明的是,上述模型都属于概率型发散积分核的时空模型,其原理和形式类似方程(7)。但是对于非种群发散积分核的积分微分方程,往往种群的入侵扩散则由其他模式描述,例如文献[25]推导了一类病毒由携带者传播的双重积分扩散模型,此模型相对复杂且综合性较强,下面以此为例进行说明。

**例 3** 文献[25]所得积分微分方程为

$$\frac{\partial u(t, x)}{\partial t} = d \Delta u(t, x) - au(t, x) + b \left[ 1 - u(t, x) \right] \cdot \int_{-\infty}^t \int_{\Omega} F(t, s, x, y) u(s, y) dy ds \quad (15)$$

其中,  $u(t, x)$  为  $t$  和  $x$  的函数,表示被感染宿主的种群密度,  $x \in \Omega \subset \mathbf{R}^n (n \leq 3)$ ;  $d$  为扩散系数;  $\Delta$  为拉普拉斯算子;  $a$  为感染者痊愈率;  $b$  为病毒携带者的接触率;卷积核  $F$  为关于  $t \in \mathbf{R}$ ,  $x \in \mathbf{R}^n$  的正连续函数,且是关于两个变量  $s, y$  的 Borel 可测函数,满足  $\int_{-\infty}^t \int_{\Omega} F(t, s, x, y) dy ds = 1$ ,即  $F$  是一个关于  $s, y$  的二元概率分布密度函数,描述了疾病从感染宿主通过携带者传染给未感染宿主的传播机制,具体含义是:  $t$  时刻  $x$  处的感染携带者可能来源于  $t$  时刻前的任一  $s$  时刻与区域内任一  $y$  处与感染宿主接触的携带者;重积分则表示在时空上对所有这些可能来源进行加权求和,亦即表示  $t$  时刻  $x$  处感染携带者的总数,具体的推导与行波前沿的存在性问题分析可见文献[25]。特别是,最近文献[27]进一步研究了包括上述模型的非局部时滞对流反应扩散方程,讨论了该模型的行波前沿解的存在性以及全局渐进稳定性问题。关于积分模型中所出现的非种群发散积分核情形,还例如,描述局部竞争和捕食关系的积分核模型<sup>[28]</sup>,以及为考虑种群成长周期的时滞效应,而描述捕食功能反应的积分模型<sup>[29]</sup>。更多有关积分微分方程模型的研究可见文献[30]—[31]。

### 2.3 空间离散模型

虽然生境条件的各向同质能够为生物入侵提供便利,但毗邻自然景观迥异、区域条件异质显著的现象十分常见<sup>[20]</sup>。由间断的或者部分连接的缀块所形成的镶嵌体(mosaic)生境结构使得一些种群的定居域呈现片断状不再连续有序,采用空间离散结构模型来描述这类情形是必要的,考虑入侵种群在此类时空可变的生境内缀块之间的扩散,研究其传播机制以及动力学性质,将更加符合实际需要。一个简单的一维空间离散模型为

$$\frac{dU_i}{dt} = J_{i,L} + J_{i,R} + F_i(U_i) \quad (i=1, 2, \dots, n) \quad (16)$$

其中,  $J_{i,L} = D_{i,L}(U_{i-1} - U_i)$ ,  $J_{i,R} = D_{i,R}(U_{i+1} - U_i)$  表示流量与相邻两区域的种群密度差成正例,  $D_{i,L}, D_{i,R}$  为相应的发散系数;  $n$  为离散区域或者缀块的总数; 函数  $F_i$  则描述了在每一缀块区内种群的增长情况以及最大承载量等静态问题。这样无论各离散区域是否同质, 都可以分析确定入侵传播的可行性条件。同空间连续模型一样, 我们可以研究离散域中的种群传播行波前沿的存在性问题, 以及讨论入侵行波受阻或者衰退的条件, 但是两者特性差别很大: 前者仅仅考虑诸如强 Allee 效应类似因素的影响, 后者还要考虑生境异质的阻碍作用。关于离散空间中种群扩散受阻的条件以及波速的计算<sup>[20]</sup>, 二维或三维空间变量模型同一维情形类似但要复杂得多<sup>[21]</sup>。

在离散空间种群的扩散也存在多种方式, 例如渗透方式<sup>[22]</sup>, 从中心向远距的辐射方式<sup>[23]</sup>等。对于生境异质的入侵模型的研究可参考文献[35]。例如, 文献[36]分别考虑了定居区呈周期性变化特征的入侵传播模型; 文献[37]研究在  $n$  块不同区域病毒传播的模型; 文献[38]也考虑了周期异质环境的一类非局部互动的扩散模型, 利用泛函理论讨论了在此条件下种群扩散传播速度的存在性及特征。特别是, 还有一系列空间离散的格点方程模型也很令人关注, 它们主要讨论种群的扩散速度与行波的存在性问题, 往往得出的结论具有一般性。举例如下。

**例 4** Weng 等<sup>[23]</sup>最早推导出了一类带有全局互动的时滞格点方程, 它描述了在一维或无维缀块生境域内的单种群扩散的情形, 建立模型为

$$\frac{dw_j(t)}{dt} = D[w_{j+1}(t) + w_{j-1}(t) - 2w_j(t)] - dw_j(t) + \sum_{k \in \mathbf{Z}} \beta(j-k)b(w_k(t-r)) \quad (j \in \mathbf{Z}) \quad (17)$$

其中,  $w_j(t)$  为缀块  $j$  处的所有成年个体数量;  $\beta(k) \geq 0$  且  $\sum_{k \in \mathbf{Z}} \beta(k) = 1$ ,  $b(w)$  为出生函数。方程右边第 1 部分来源于连续模型的发散项; 第 2 部分表示死亡量; 第 3 部分表示出生后个体迁入迁出的量, 由连续模型的迁移分布积分核推导得出, 其含义的理解也可见发散模式(7)的描述。在出生函数  $b(w)$  单调的条件下, 文献[39]证明了行波解的存在性, 并表明最小波速即为种群扩散的渐近速度。对此模型文献[40]还弱化了文献

[39]结论成立的条件; 文献[41]也进一步研究了该模型<sup>[27]</sup>, 利用 Schauder 不动点定理证明了在出生函数非单调的情形下行波解的存在性, 表明了最小波速与扩散速度的一致性。关于空间离散的格点方程, 最近文献[42]研究一类反应扩散的流行病 SIS 模型, 讨论了在多型种群中的流行病的传播速度问题。更多此类模型的研究还可见文献[30]—[31]。

### 2.4 随机模型

对于生态种群动力系统往往受诸多因素的影响, 有确定性的也有随机性的, 例如捕食者对猎物种群的密度变化是确定因素, 而天气则是其变化的随机因素。虽然部分随机现象可由确定性模型描述, 例如描述种群个体随机自由运动的反应扩散方程, 但此类情形要求种群密度较大, 若不然种群数量的微小波动会改变整体的扩散模式, 可见单纯的确定性模型不足以反映种群实际动态变化。以种群数量动态变化为研究对象的入侵模型, 必须考虑因环境波动或外部压力等随机因素对其作用的效果。一种简单有效的做法就是把这种随机作用视为噪声, 作一定的性质假设后, 直接吸收到模型中去<sup>[43]</sup>。例如, 假设种群的死亡率是因为繁殖受随机干扰所致, 那么一般的种群动力模型即可为

$$\frac{\partial u_i(\mathbf{r}, t)}{\partial t} = \nabla \cdot (D_i \nabla u_i) + f_i(u_1, \dots, u_n) - \mu_i u_i \xi_i(\mathbf{r}, t) \quad (18)$$

其中,  $\mu_i$  为第  $i$  个种群的平均死亡率,  $i=1, 2, \dots, n$ ;  $f_i$  为确定性的局部反应项,  $n$  为模型中的种群数。  $\xi_i(\mathbf{r}, t)$  为一高斯型时空白噪声, 亦即高斯随机场, 且其期望值为 0, 相关系数  $\delta$  如下:

$$\langle \xi_i(\mathbf{r}, t) \rangle = 0, \langle \xi_i(\mathbf{r}_1, t_1) \xi_i(\mathbf{r}_2, t_2) \rangle = \delta(\mathbf{r}_1 - \mathbf{r}_2) \delta(t_1 - t_2) \quad (i=1, 2, \dots, n) \quad (19)$$

这一类模型常用于研究种群动力学确定与随机因素相互作用的情形<sup>[44]</sup>, 且模型分析表明: 当扰动强度较弱时, 种群模型表现确定模型性质, 系统仍由确定机制控制; 另一方面若种群密度越低, 随机因素影响就越重要, 尤其对于种群密度最低的入侵扩散行波前沿具有特别的意义, 当传播速度由前沿条件确定时, 则它最易受到随机因素的干扰。

关于上述随机模型的应用, 最近如文献[21]、[44]研究了一类描述海洋浮游生物受噬菌体病毒影响的入侵模型, 其中浮游动物以浮游植物为食。两文献先后考虑了浮游植物受病毒感染两个不同阶段: 第一阶段为溶原性感染(lysogenic infection), 第二阶段为裂解感染(lytic infection), 后者会直接导致海生植物的死亡, 两个阶段都受环境随机因素的影响且后者尤为敏感且具有极大的偶然性。具体情况如下。

**例 5** 系统中浮生植物被分为两类: 易感染者  $X_1$  和已感染者  $X_2$ , 则浮游动物为  $X_3$ , 它们均为位置  $\mathbf{r}=(x, y)$  与时间  $t$  的函数, 食物获取模式为 Holling 功能 II 型, 建立模型为

$$\frac{\partial X_i(\mathbf{r}, t)}{\partial t} = f_i[X(\mathbf{r}, t)] + d \Delta X_i(\mathbf{r}, t) + \omega_i[X(\mathbf{r}, t)] \cdot \xi_i(\mathbf{r}, t) \quad (i=1, 2, 3) \quad (20)$$

其中,  $\mathbf{X}=(X_1, X_2, X_3)$ ,

$$\begin{cases} f_1 = r_1 X_1 (1 - X_1 - X_2) - \frac{a X_1}{1 + b (X_1 + X_2)} X_3 - \lambda \frac{X_1 X_2}{X_1 + X_2} \\ f_2 = r_2 X_2 (1 - X_1 - X_2) - \frac{a X_2}{1 + b (X_1 + X_2)} X_3 - \lambda \frac{X_1 X_2}{X_1 + X_2} - m_2 X_2 \\ f_3 = \frac{a (X_1 + X_2)}{1 + b (X_1 + X_2)} X_3 - m_3 X_3 \end{cases}$$

且  $r_1, r_2$  分别为  $X_1, X_2$  增长率;  $a/b, m_3$  分别为  $X_3$  的食物最大获取率和自然死亡率;  $m_2$  为由于感染原因的死亡率;  $\lambda$  为感染系数;  $\omega[\mathbf{X}(\mathbf{r}, t)]$  表示种群密度依赖的噪声强度;  $\xi_i(\mathbf{r}, t)$  表示随时间和位置变化的高斯型白噪声, 且期望值与相关系数满足形如(19)的关系式, 其中  $n=3$ 。文献[21]、[44]均采用了数值计算模拟的方法比较分析了确定系统和随机系统的动力学性质。前者认为, 环境的随机因素能够使在确定条件下濒临灭绝的物种存活并继续扩散入侵; 后者则发现随机系统相较确定系统感染者灭绝的风险性更高, 但浮生植物的存活与扩散入侵可能性却增大了。最新的随机反应扩散模型及研究还可参考文献[45]和[46]。此外也存在其他类型的随机模型, 例如随机的积分差分方程<sup>[47]</sup>。

还存在其他一些类型的生物入侵模型, 例如各类局部时滞的时空模型<sup>[31]</sup>, 种群在两邻近定居点间入侵扩散的时滞模型<sup>[48]</sup>, 还有空间与时间都离散的耦合映射格点结构模型 (coupled map lattice model)<sup>[49]</sup>等。生物入侵模型常常作为种群模型的一部分并融入其中, 还有许多实例这里不能一一列举。关于最近的评述可参考文献[4]、[23]、[31]。

### 3 模型分析方法

可以认为入侵模型多为非线性偏微分方程。这类时空动力学模型相较静态的常微分方程模型而言, 其分析求解难度大为增加, 这也是现代数学界投入更多研究的原因。下面列出针对入侵模型而采用的一些主要方法。

#### 3.1 数值计算与模拟方法

数值计算与模拟实验在工程技术和科学理论研究中都是十分常见的方法和手段, 不仅用来验证理论研究结果, 还可以探测预研那些难于直接进行理论分析的系统模型, 发现建模中的问题并可得出一定的结论。这对于生物入侵模型的分析是十分有帮助, 因为它具有实地考察观测所不具备的优势。具体的入侵模型分析一般采用有限差分法, 对于功能反应项可采用 4 阶 Runge-Kutta 格式<sup>[22]</sup>; 对于离散项, 可采用显式 Euler 格式或半隐式 Peaceman-Rachford 交替方向格式<sup>[30]</sup>; 随机延迟项部分则可采用显式的 Euler-Maruyama 格式<sup>[21,44]</sup>。利用数值计算软件如 Maple, Matlab, Xpp 等对微分动力系统数值仿真的功能, 能够把模型所描述种群的复杂动力学行为如各类分支、混沌及入侵扩散模式如行波前沿、缀块扩散等直观、鲜明地在图像中反映出来, 这样可以更好地分析入侵现象, 揭示在各类生物和非生物因素影响下的种群时空变化规律。早期具有代表性的文献如[13]、[44]、[51]等, 最近的例如文献[14]、[20]、[21]、[45]等。

显然数值分析的方法不能代替理论上对模型求解的严格推导证明, 因为大多数情况下模型参数范围取值是无限的, 而数值实验取值有限, 所以使用时谨防以偏概全的错误; 另外也要注意由于参数的敏感性而放大计算误差导致失真问题。

#### 3.2 泛函微分方程的方法

利用泛函的方法求解分析微分方程, 由于其严密的数学过程, 一直受到数学家的青睐。近 10 多年运用巴拿赫空间的非线性算子的半群理论分析较复杂的生物入侵模型, 诸如积分差分、积分微分方程以及带时滞的反应扩散方程的工作十分常见<sup>[25,27,31]</sup>, 这些工作重点讨论行波前沿解的存在唯一性、全局渐近稳定性、收敛性以及最小波速问题等。所得结论具有在一定初边值类与解函数类条件下的一般性。特别是文献[40]从抽象的角度看待行波解, 把波形函数视为实数群或整数群到有序巴拿赫空间的映射。由此发展了一套单调半流的渐近传播速度和抽象行波解的理论, 使得各种各样具有比较原理的演化系统的行波解问题在此理论框架下能够得到统一处理。对单稳定的情形, 在适当的连续性和紧性假设下, 给出了渐近传播速度和单调行波解的存在性结论, 证明了渐近传播速度和最小波速两者相等的关系, 并给出了渐近传播速度的估计。这一抽象行波解的理论结果使得很多类型的方程, 比如, 标准的反应扩散方程、积分方程、积分微分方程、偏泛函微分方程组、格点方程等问题可以被统一解决。此理论方法在入侵模型上的运用可参考文献[31]、[42]。

总体而言, 泛函分析的方法有利于讨论较复杂的入侵模型, 能够得到一些具有普遍性且很有价值的结论。不足之处在于其较抽象, 理论性太强, 要求研究人员有相当好的数学基础知识, 且考虑问题单一, 对个别的问题和具体的需求不够灵活, 例如入侵速度减慢、停滞、甚至退却的条件以及其他的动力学行为不能够很好地加以判断。

#### 3.3 求精确解的方法

求解非线性方程的有限行波解成为非线性科学的一个重要研究课题。目前非线性微分方程精确解的方法主要有行波法, 齐次平衡法, Hirota 双线性法, 双益正切法, Darboux 变换法, Jacobi 椭圆函数展开法, 拟设法等。然而对于生物入侵模型的精确求解并不多见, 值得一提的是, 文献[4]较系统地研究了可精确求解的生态入侵模型, 介绍了一些好的方法和独特的求解技巧, 不仅具体提供了一系列入侵问题的精确解, 还运用所得结果充分解释和讨论了几类经典而著名的生物入侵的案例。其方法和技巧体现在, 例如利用自相似变换法求得一类单种群的广义 Fisher 入侵模型的精确解, 不仅能够解释入侵行波传播前的早期状态, 还可用来分析种群竞争灭绝的充分条件问题, 这些结果可以在实际观测中得到证实。特别地还推广了经典的 Cole-Hopf 变换法, 分别运用到两类模型的求解, 一类是单种群受 Allee 效应影响的对流反应扩散模型, 得到描述种群行波前沿的传播的一些精确解, 表明因参数取值不同以及种群的迁移是否密度依赖, 种群的入

侵情形也会不同;或继续向前或衰退,具体可参见文献[52];另一类是两种群的反应扩散捕食模型,其中被捕食者受 Allee 效应影响,也通过此类变换得到精确解,并根据参数的取值说明行波前沿的种群生物学特性,解释了种群会因被天敌捕食而导致入侵停滞或衰退的现象,具体可参见文献[53]。

应该说可精确求解的偏微分模型十分有限,但是可以根据生态学的实际意义,例如生态入侵外来物种传播的客观条件,适当简化模型,尽量探索这类求解方法,对于理论分析与实际参考价值是不言而喻的。

### 3.4 静态系统分析的方法

虽然生物入侵模型多为时空全局的,但是模型的分析往往涉及到局部或者静态的种内与种间互作问题。事实上,种群局部的表现对种群大范围的动态结果会产生重要影响,例如强 Allee 效应及天敌的捕食对于生物入侵的作用<sup>[4]</sup>。很多时候先忽略发散项或含空间变量的项,预研模型的动力学性质,此时则可运用常微分方程定性理论讨论静态系统在平衡点附近的轨线分布与极限环的存在性、稳定性问题。通过这些问题的讨论可以判断种群规模的变化是否呈周期振荡或者长时间后是否趋于稳定等。平衡点稳定性分析最基本的方法仍然是考查特征方程根的变化,还可结合 LaSalle 不变原理和 Liapunov 函数等方法;而对于相平面上的孤立闭轨线——极限环的存在性与稳定性问题,常用到分支判断的理论方法,例如 Poincaré-Bendixson 环域定理、Abel 积分计算、Hopf 分支焦点量计算等。

另一方面,许多时空模型可以经过适当的变换例如行波变换,转化为高阶的常微分方程,这样就可以利用静态的平面动力系统分支理论来研究分析原系统的动力学性质,确定行波解的存在性,并且从参数空间上考虑方程解的全局相图,甚至帮助找到一些精确解<sup>[54-55]</sup>。

关于生物入侵模型这一交叉学科研究,模型分析方法十分丰富,不可能一一列出。例如针对混沌这类复杂动力学行为的研究,可利用时间历程、功率谱、Poincaré 截面、Lyapunov 指数、分数维等工具进行刻画<sup>[14,20]</sup>;对波速或波长的直接计算<sup>[8,14]</sup>等。往往需根据不同模型的特点选取适当的分析方法,例如对于复杂系统的一般性规律可采用泛函分析的方法,对于时空模型中的静态、局部问题可采用定性理论的方法,对于可解模型采用精确解法,数值计算的方法则可帮助解释理论上的结论等,而很多时候需综合运用各类方法,以达到解释说明入侵机制和动力学特性的目的。

## 4 问题与展望

从以上综述可以看出,生物入侵模型侧重于入侵的扩散机制以及入侵种群的动力学性质分析。毫无疑问,这类模型分析具有重要的生态学理论价值,能够为生物入侵问题提供假设预测结论并解释一些实际现象,同时为评估入侵的过程提供一定的思路和方法,然而对于生态维护、流行病防控的具体实践应用,应该看到入侵模型的建立与分析还存在着一

些亟待解决的问题:① 对很多入侵模型的研究还仅停留于一般现象的解释层面,模型分析结论依然粗放,例如关于积分模型仅仅讨论入侵行波前沿的存在性与最小波速问题,而没能充分考虑各类条件对它的影响,这样对入侵的预测、管理与控制实际操作意义则十分有限;② 对许多受复杂随机因素影响的入侵现象,至今还难以建立恰当的理论模型,如何整合来自不同领域理论方法工具进行建模分析仍是一个具有挑战性的课题;③ 如何为模型选取适当的参数或参函数,使之接近真实地反映种群的生物特性、动态机制、时间空间尺度等,例如描述种群随机扩散的积分核,总选取高斯分布这类概率函数,这过于简单化,也不符合自然世界中更多的属于幂律型扩散模式的事实<sup>[4]</sup>;④ 长期以来只是重点关注生物入侵的扩散阶段,忽视其他阶段的模型分析,这不利于生物入侵过程的整体研究,毕竟生物入侵的预防控制需要在入侵的早期阶段实施。

生物入侵模型的研究属于边缘学科,除了要不断探索解决相关数学难题的方法外,还需与潜在的生物、生态过程紧密关联,也就是必须要和生态学家、生物学家等其他领域专家合作,了解和掌握生物入侵的野外调查数据以及来自其他学科领域的研究报告,根据其内在规律通过理论解析方法建立模型,然后从预测、控制、管理的实际需要出发来求解和分析模型。所以此类研究应该是一个生物入侵统一理论发展的结果,怎样做到模型的建立与分析能够准确地反映客观自然,起到有效的指导作用,认为以下几个方面将是今后生物入侵模型的研究所要关注的方向。

(1) 提高建立模型的理论方法和手段,根据物种与环境的特性,建立更细致恰当的入侵模型,为生物控制以及阻断效果的评估提供更系统准确的参考。例如针对全球化状态下通过航空旅行传播疾病的现象,进一步深入研究处于网络结构中的复合种群 (metapopulation) 受随机因子影响的扩散传播模型是必要的。拓展模型参数或参函数空间,考虑更多可能的条件变量,发现生物入侵过程中的各类机制,例如更全面地确认能够导致缀块传播这一临界模式出现的情形,寻找使得不稳定平衡稳定化的条件,更全面地确定致使入侵过程中种群放慢扩散速度或衰退的条件及其联合作用效果如何等。进一步加强模型的分析研究,特别是对可精确求解模型研究,完整地把握相应过程中的复杂动力学性质,即使非常简单的一维反应扩散模型在强 Allee 效应的作用下,也能够产生时空的混沌,这说明对于模型的动力学性质仍有许多问题有待作更深入的理论研究。

(2) 获取更多背景资料 and 实际数据,然后采用统计模型等手段确定入侵理论模型的待定参数,使之与实际匹配。基于完备的理论模型,利用先进的计算机软件动态模拟演示生物入侵的各个过程,例如直观逼真的三维动画,这将有利于生物入侵预测、评估与控制,同时也会促进理论模型的修正和完善。特别是可利用遥感、地理信息系统、全球定位系统以及分子标记等现代技术手段获取更加有效的数据资源与背

景信息,为生物入侵的动态模拟提供支持。

(3) 一方面,继续深入研究已经爆发了的重大生物入侵问题,例如,已造成环境危害的物种如松材线虫病,水葫芦(*Eichhornia crassipes*)、薇甘菊(*Mikania micrantha*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)等;造成人类或牲畜大面积感染的疾病如 SARS、H1N1、口蹄疫、疯牛病等。进一步观测数据、修正模型及参数、总结经验,为人类面对生态环境灾害及突发公共卫生问题的管理提供更多理论依据。另一方面,要加强许多新兴领域的生物入侵现象的模型分析研究,例如:①对海洋食物链模型的研究,越来越多的证据表明病毒的感染传播对海洋的生态起了很大的控制作用<sup>[2]</sup>;②人工合成物种的入侵,当前合成生物学的研究成果已经在多个领域得到应用,如转基因组织体培养以及生物工程所创造的物种,但这些生物体一旦逃逸到自然界,可能会引发生态灾难,例如以往都单纯地认为改变作物基因可达到抵御害虫的目的,现在发现这可能将导致植物数量的大量减少,而且恐怖分子可能会利用合成生物学技术制造生物武器,所以人工合成的物种前景并不总是那么美好,这些都将需要进行理论模型化的研究;③对于抗药性细菌的产生也要进行风险评估,具有抗药性的超级细菌的出现就是一个令人十分担忧的例子;④对于寄生在人或者动物体内的无论是宏观的还是微观的病原体,它们也构成一个生态群落,其种群的动态变化是引起人或者动物发病的重要原因,外来病原体对人或者动物体内的入侵导致发病的机制也开始引起人们的关注;⑤对于影响生物入侵扩散的因素,不仅只关注种群外部的众多因素,而且对于内部自身的不确定性影响因素也要加大研究,如入侵潜能、遗传变异、生态适应等<sup>[6]</sup>。

总之,希望通过模型的研究为入侵管理控制提供理论的正确指导,以缓解生物入侵全球化快速发展造成的物种灭绝、生物多样性缺失的生态压力,同时避免巨大的社会经济损失,更好地预防和控制具有生物入侵性质的传染病传播,维护人类的健康和生命安全。

#### 参考文献 (References)

- [1] Davis M A. Invasion biology[M]. Oxford: Oxford University Press, 2009.
- [2] Wan F H, Guo J Y, Zhang F. Research on biological invasions in China [M]. Beijing: Science Press, 2009.
- [3] Skellam J G. Random dispersal in theoretical populations [J]. *Biometrika*, 1951, 38(1-2): 196-218.
- [4] Petrovskii S V, Li B L. Exactly solvable models of biological invasion[M]. London: Chapman and Hall/CRC Press, 2006.
- [5] Dennis B. Allee effects: Population growth, critical density, and the chance of extinction[J]. *Natural Resource Modeling*, 1989, 3(4): 481-538.
- [6] Kot M. Elements of mathematical ecology [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [7] Petrovskii S V, Morozov A Y, Li B L. On a possible origin of the fat-tailed dispersal in population dynamics [J]. *Ecological Complexity*, 2008, 5(2): 146-150.
- [8] Kot M, Lewis M A, van den Driessche P. Dispersal data and the spread

- of invading organisms[J]. *Ecology*, 1996, 77(7): 2027-2042.
- [9] Shigesada N, Kawasaki K. Biological invasions: Theory and practice[M]. Oxford: Oxford University Press, 1997.
- [10] 马知恩, 周义仓, 王稳地, 等. 传染病动力学的数学建模与研究[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- Ma Zhien, Zhou Yicang, Wang Wendi, *et al.* Mathematical modeling and research for the dynamics of infectious diseases [M]. Beijing: Science Publishing House, 2004.
- [11] Murray J D. Mathematical biology I: An introduction [M]. Berlin: Springer, 2002.
- [12] Petrovskii S V, Morozov A Y, Venturino E. Allee effect makes possible patchy invasion in a predator-prey system [J]. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 345-352.
- [13] Petrovskii S V, Morozov A Y, Li B L. Regimes of biological invasion in a predator-prey system with the Allee effect [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2005, 67(3): 637-661.
- [14] Morozov A Y, Petrovskii S V, Li B L. Spatiotemporal complexity of patchy invasion in a predator-prey system with the Allee effect [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, 238(1): 18-35.
- [15] Petrovskii S V, Malchow H. A minimal model of pattern formation in a prey-predator system [J]. *Mathematical and Computer Modelling*, 1999, 29(8): 49-63.
- [16] Petrovskii S V, Malchow H. Wave of chaos: New mechanism of pattern formation in spatio-temporal population dynamics [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, 59(1): 157-174.
- [17] With K A. The landscape ecology of invasive spread [J]. *Biological Conservation*, 2001, 16(5): 1192-1203.
- [18] Lewis M A. Spread rate for a nonlinear stochastic invasion[J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2000, 41(5): 430-454.
- [19] Lewis M A, Pacala S. Modeling and analysis of stochastic invasion processes[J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2000, 41(5): 387-429.
- [20] Morozov A Y, Ruan S, Li B L. Patterns of patchy spread in multi-species, reaction-diffusion models [J]. *Ecological Complexity*, 2008, 5(4): 313-328.
- [21] Hilker F M, Malchow H, Langlais M, *et al.* Oscillations and waves in a virally infected plankton system Part II: Transition from lysogeny to lysis[J]. *Ecological Complexity*, 2006, 1(3): 200-208.
- [22] Hilker F M, Langlais M, Petrovskii S V, *et al.* A diffusive SI model with Allee effect and application to FIV[J]. *Mathematical Biosciences*, 2007, 206(1): 61-80
- [23] Malchow H, Petrovskii S V, Venturino E. Spatiotemporal Patterns in Ecology and Epidemiology: Theory, models, and simulation [M]. New York: Chapman and Hall/CRC Press, 2008.
- [24] Wang M E, Kot M, Neubert M G. Integrodifference equations, Allee effects, and invasions [J]. *Journal of Mathematical Biology*, 2002, 44(2): 150-168.
- [25] Ruan S, Xiao D. Stability of steady states and existence of travelling waves in a vector-disease model[J]. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 2004, 134A: 991-1011.
- [26] Medlock J, Kot M. Spreading disease: Integro-differential equations old and new[J]. *Mathematical Biosciences*, 2003, 184(2): 201-222.
- [27] Wang W C, Li W T, Ruan S. Existence and stability of traveling wave fronts in reaction advection diffusion equations with nonlocal delay[J]. *Journal of Differential Equations*, 2007, 238(1): 153-200.
- [28] Gourley S A, Britton N F. A predator-prey reaction-diffusion system with nonlocal effects [J]. *Journal of Mathematical Biology*, 1996, 34(3):

- 297–333.
- [29] Medvinsky A B, Tikhonova I R, Li B L, *et al.* Time delay as a key factor of model plankton dynamics[J]. *Comptes Rendus Biologies*, 2004, 327(3): 277–282.
- [30] Gourley S A, Wu J. Delayed non-local diffusive systems in biological invasion and disease spread [C]//Brunner H, Zhao X, Zou X. *Nonlinear Dynamics and Evolution Equations*. Fields Institute Communications, Providence, RI: American Mathematical Society, 2006, 137–200.
- [31] Zhao X Q. Spatial dynamics of some evolution systems in biology[C]//Du Y, Ishii H, Lin W Y. *Recent Progress on Reaction-diffusion Systems and Viscosity Solutions*. Singapore: World Scientific, 2009: 332–363.
- [32] 李百炼, 伍业钢, 邬建国. 缀块性和缀块动态 II: 描述与分析[J]. *生态学杂志*, 1992(5): 30–39.  
Li Bailian, Wu Yegang, Wu Jianguo. *Chinese Journal of Ecology*, 1992 (5): 30–39.
- [33] Fath G. Propagation failure of traveling waves in a discrete bistable medium[J]. *Physica D*, 1998, 116(1–2): 176–190.
- [34] Sander L M, Warren C P, Sokolov I M, *et al.* Percolation on heterogeneous network as a model for epidemics [J]. *Mathematical Biosciences*, 2002, 180(1): 293–305.
- [35] Murray J D. *Mathematical biology II: Spatial models and biomedical applications*[M]. Berlin: Springer, 2003.
- [36] Kinezaki N, Kawasaki K, Takasu F, *et al.* Modeling biological invasions into periodically fragmented Environments [J]. *Theoretical Population Biology*, 2003, 64(3): 291–302.
- [37] Cosner C, Beier J C, Cantrell R S, *et al.* The effects of human movement on the persistence of vector-borne diseases [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2009, 258(4): 550–560.
- [38] Shen W, Zhang A. Spreading speeds for monostable equations with nonlocal dispersal in space periodic habitats [J]. *Journal of Differential Equations*, 2010, 249(4): 747–795.
- [39] Weng P, Huang H, Wu J. A asymptotic speed of propagation of wave fronts in a lattice delay differential equation with global interaction[J]. *IMA Journal of Applied Mathematics*, 2003, 68(4): 409–439.
- [40] Liang X, Zhao X Q. Asymptotic speeds of spread and traveling waves for monotone semiflows with applications [J]. *Communications on Pure and Applied Mathematics*, 2007, 60(1): 1–40.
- [41] Fang J, Wei J, Zhao X Q. Spreading speeds and traveling waves for non-monotone time-delayed lattice equations [J]. *Proceedings of the Royal Society*, 2010, 466(2119): 1919–1934.
- [42] Zhang K F, Zhao X Q. Spreading speed and travelling waves for a spatially discrete SIS epidemic model[J]. *Nonlinearity*, 2008, 21(1): 97–112.
- [43] Steele J H, Henderson E W. A simple model for plankton patchiness [J]. *Journal of Plankton Research*, 1992, 14(10): 1397–1403.
- [44] Hilker F M, Malchow H, Petrovskii S V, *et al.* Oscillations and waves in a virally infected plankton system: part I: The lysogenic stage [J]. *Ecological Complexity*, 2004, 1(3): 211–223.
- [45] Sun G Q, Jin Z, Liu Q X, *et al.* Rich dynamics in a predator-prey model with both noise and periodic force [J]. *BioSystems*, 2010, 100(1): 14–22.
- [46] Sun G Q, Li L, Jin Z, *et al.* Effect of noise on the pattern formation in an epidemic model [J]. *Numerical Methods for Partial Differential Equations*, 2010, 26(5): 1168–1179.
- [47] Neubert M G, Kot M, Lewis M A. Invasion speeds in fluctuating environments [J]. *Proceedings of the Royal Society*, 2000, 267(1453): 1603–1610.
- [48] Medvinsky A B, Gonik M M, Berezovskaya F S, *et al.* Rotifer population dynamics in two coupled habitats: Invasion of chaos [J]. *Biological Invasions*, 2005, 7(5): 877–883.
- [49] De-Camino-Beck T, Lewis M A. Invasion with stage-structured coupled map lattices: Application to the spread of scentless chamomile [J]. *Ecological Modelling*, 2009, 220(23): 3394–3403.
- [50] Thomas J W. *Numerical partial differential equations: Finite difference methods*[M]. New York: Springer-Verlag, 1995.
- [51] Medvinsky A B, Petrovskii S V, Tikhonova I A, *et al.* Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics [J]. *SIAM Review*, 2002, 44 (3): 311–370.
- [52] Petrovskii S V, Li B L. An exactly solvable model of population dynamics with density dependent migrations and the Allee effect [J]. *Mathematical Biosciences*, 2003, 186(1): 79–91.
- [53] Petrovskii S V, Malchow H, Li B L. An exact solution of a diffusive predator-prey system [J]. *Proceedings of the Royal Society*, 2005, 461 (2056): 1029–1053.
- [54] Li J, Zhang L. Bifurcations of traveling wave solutions in generalized Pochham-Mer-Chree equation [J]. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2002, 14 (4): 581–593.
- [55] 王勤龙, 邓习军. 一类广义 Burgers-Huxley 方程的解与其分支 [J]. *数学的实践与认识*, 2010(1): 240–245.  
Wang Qinlong, Deng Xijun. *Mathematics in Practice and Theory*, 2010 (1): 240–245.
- [56] Melbourne B A, Hastings A. Highly variable spread rates in replicated biological invasions: Fundamental limits to predictability [J]. *Science*, 2009, 325(5947): 1536–1538.

(责任编辑 吴晓丽)



## 《科技导报》“科技工作大家谈”栏目征稿

“科技工作大家谈”栏目专门刊登科技工作者近期提出的、与科学技术相关的工作意见、建议和看法。该栏目内容着眼于科技研究、发展、应用、政策等领域的实际问题,要求有明确、具体的内容,方法上尽量具有可操作性。文字应简洁明了,全文不超过 2200 字。欢迎国内外科技工作者及各级科协、学会投稿。栏目责任编辑:王芷,电子信箱:wangzhi@cast.org.cn;在线投稿:www.kjdb.org。