

沃尔泰拉食饵 - 捕食者模型的历史研究综述

杨欣童

清华大学科学史系, 北京

收稿日期: 2024年2月27日; 录用日期: 2024年3月21日; 发布日期: 2024年3月27日

摘要

1926年, 著名数学家沃尔泰拉基于鱼类种群数量变化提出了著名的食饵 - 捕食者模型, 如今它已作为经典非线性系统应用于众多领域。随着生物数学的迅速发展, 沃尔泰拉提出此模型的历史受到了广泛关注。通过文献研读和主题研究, 发现当前研究主要集中于: 模型由渔业建立的历史、沃尔泰拉基于鱼类种群数量提出模型的思路、与卡罗特提出模型思路的对比和从动物研究拓展的历史研究四个方面。虽已较为全面, 但存在史实不够准确、思想史研究不够充分与辉格史观过强等问题。未来相关研究应在加强史实考据和丰富史学观念的基础上, 进一步聚焦沃尔泰拉科学思想史和动物研究史等议题。

关键词

食饵 - 捕食者模型, 沃尔泰拉, 渔业, 生物数学, 建模

A Review of Historical Research on Volterra's Predator-Prey Model

Xintong Yang

Department of the History of Science, Tsinghua University, Beijing

Received: Feb. 27th, 2024; accepted: Mar. 21st, 2024; published: Mar. 27th, 2024

Abstract

In 1926, renowned mathematician Volterra proposed the famous predator-prey model based on changes in fish populations. Today, it has been applied as a classical nonlinear system in many fields. With the rapid development of biological mathematics, the history of Volterra's proposal of this model has received widespread attention. Through literature review and thematic research, it is found that current research mainly focuses on the history of models established by fisheries; Volterra proposed a model based on the number of fish populations; The comparison with Karot's proposed model approach and the expansion of historical research from animal studies are four

aspects. Although it is relatively comprehensive, there are problems such as inaccurate historical facts, insufficient research on intellectual history, and a strong view of Whig's history. On the basis of strengthening historical evidence and enriching historical concepts, future related research should further focus on the history of Volterra's scientific thinking and animal research history.

Keywords

Predator-Prey Model, Volterra, Fisheries, Biomathematics, Modeling

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

维多·沃尔泰拉(Vito Volterra, 1860~1940)是意大利著名数学家、物理学家和生物学家。作为都灵大学力学教授和罗马大学的数学物理学教授,他不仅在一战中为意大利军事科学做出了重大贡献,还开创了现代数学的一个重要分支——泛函分析[1] [2] [3]。在生物数学领域,他基于一战前后的不同种群的鱼类数量变化提出了著名的洛特卡-沃尔泰拉模型(Lotka-Volterra Model),或亦称为食饵-捕食者模型(Predator-Prey Model),模型中的微分方程组如下[4]:¹

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= (-\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1) N_2\end{aligned}\quad (1)$$

随后,此模型描述的对象从动物种群的变化扩展到了整个生物学领域,极大地促进了生物学的“数学化”和“模型化”,推进了生物学走向以数理分析为范式的分析生物学[5]。如今,此描述动物种群规律的数学模型已被公认为一种经典的非线性系统,被广泛应用于工程学、经济学、生态学、社会学等各学科领域。德国民主科学院数学教授曼弗雷德·佩舍尔(Manfred Peschel)和维尔纳·门德(Werner Mende)在其著作《食饵-捕食者模型:我们生活在沃尔泰拉的世界中吗?》(*The predator-prey model: do we live in a Volterra world?*)中阐述了沃尔泰拉模型在现代科学技术领域的八方面应用[6]。

在过去近一百年中,对于沃尔泰拉食饵-捕食者模型的历史叙事和研究已有很多,已取得较为丰富的成果。不过,迄今还没有比较完整和全面的关于这些研究的回顾和梳理。通过回顾和梳理这些研究,不仅可以提炼出有价值的研究成果,并且找到优秀的研究方法加以借鉴,还能找出其中的不足和空白,而对这些研究的回顾和整理,不仅可以对过去的研究进行总结,提炼出其中有价值的研究结果,找到其中比较优秀的可借鉴的研究方法,而且还可以找出其中的不足或空白,从而为后续相关研究奠定基础,促进对于食饵-捕食者模型的历史以及生物数学史的进一步研究。

2. 文献搜索

以“沃尔泰拉模型”“食饵-捕食者模型”“生物数学”等为关键词在 Web of Science、IsisCB Explore、JSTOR、中国知网和万方平台等进行搜索,共收集到包括研究文章、书籍、会议报告、网页文章等相关

¹方程中的 N_1, N_2 为这两个物种的个体数, $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ 分别表示其增加和减少的速率, γ_1, γ_2 是他们的耦合系数。

文献 800 余个。后经过分析，剔除掉与沃尔泰拉模型历史研究关联度不大的文献、数学研究文献和一般介绍性文献，最后剩余研究性文献 25 个。本文的研究主要基于对这些文献的分析。

3. 结果

3.1. 从一战后的渔业到数学模型

众多生物学家、科学史家和数学史家遵从传统科学史编史学叙事，从第一次世界大战引起的动物种群变化开始讲起，非常自然地过渡到沃尔泰拉提出此数学模型缘由和经过。

西北大学科技史专业博士生赵斌重点介绍了沃尔泰拉建立该模型的起因及过程：沃尔泰拉的女婿、意大利生物学家德安科纳(Umberto' Ancona, 1896~1964)曾致力于鱼类种群相互制约关系的研究，他从第一次世界大战期间，地中海各港口捕获的几种鱼类捕获量占总数百分比的数据中，无意中发现鲨鱼等的比例有明显增加，而供其捕食的食用鱼的百分比却明显下降。²由此，德安科纳产生了一个问题：由于战争原因，作为鱼饵的小鱼多起来，鲨鱼在鱼群中的总体比例应该不变的，什么原因使得鲨鱼的增长要比小鱼的增长更快呢？德安科纳尽一切生物学上的知识都无法解释这个现象，于是求助于其岳父沃尔泰拉。为了解决德安科纳的问题，沃尔泰拉首先分析了里耶卡港的数据，然后对捕食者和被捕食者的数量和他们的增长率进行符号化，结合一些生物学方面的分析列出了微分方程组(1)。并且作者还提及了随后 1930 年莫斯科大学教授皋泽(Georgii Frantsevitch, 1910~1986)利用原生动物和昆虫做实验尝试验证沃尔泰拉的动物模型³，但没有详细说明验证的结果是否符合沃尔泰拉模型[7]。还提及了从 1901 年沃尔泰拉就对将数学应用到生物学科学有雄心壮志，但是直到德安科纳他请教，沃尔泰拉才实现了这个想法，并发表了 30 部书籍和文章。不过 Judith R. Goodstein 指出的沃尔泰拉研究的问题和赵斌讲述的略有不同：第一次世界大战期间，当大多数商业捕鱼停止时，鲨鱼、鳐鱼的数量和其他预捕捞鱼的数量占比显著增加。那么，海洋中鱼的数量之间有什么关系呢[8]？

Giorgio Israel 和 Ana Millan Gasca 更加详细地说明了一战后的渔业背景。生物学家德安科纳为了研究战争对渔业的影响，收集了 1905 年至 1923 年在威尼斯、里雅斯特和菲乌姆地区详细渔业统计数据，发现在战争结束恢复捕鱼后，全球鱼市没有增长，只有一些物种相对增加，其他物种相对减少。他的统计结果涉及正在进行的关于渔业监管必要性的辩论。对于这一现象，他只能给出一些粗糙的解释，于是求助其岳父沃尔泰拉。沃尔泰拉通过统计数据推导出方程组(1)，并将这个常微分方程组的分析结果分为三个动物种群的定律来解释渔业现象[9]。

Angelo Guerraggio 和 Giovanni Paoloni 指明了关于战后渔业大家争论的问题是什么。随着技术的发展，20 世纪 20 年代机动渔船开始大规模捕鱼，这无疑提高了捕鱼效率，却催生了一个新问题：过度捕捞会破坏环境和海洋生物平衡吗？或者，是否有统计证据表明，渔获量的中断或减少也会导致鱼类种群的显著增加？为了回答这个问题，德安科纳分析 1905~1923 年期间的某些港口的鱼类种群数量，发现在战争年代和战后不久，具有较低经济价值的捕食性鱼类的数量增加，而具有高经济价值的鱼类数量减少。这让德安科纳有些惊讶，这可能意味着限制渔民活动的决定将被证明是消极的。那么如何解释这种奇怪的现象呢？于是他像沃尔泰拉寻求解释[10]。

Jean-Marc Ginoux、Giorgio Israel、Tarja Knuutila 和 Andrea Loettgers 非常细致地总结了沃尔泰拉基于两个鱼类物种建立方程组(1)的过程和建模思路。指明沃尔泰拉建立模型的动机是为了给德安科纳的鱼类变化——战争期间捕鱼业的减少使得鲨鱼数量增加、被捕食者数量减少——的设想提供数学证明。Jean-Marc Ginoux 并由此反驳了这个模型是缺乏限制猎物和捕食者的增长，没有考虑季节性的理想模型

²这里作者没有引用地给出了 1914~1923 年里耶卡港口鱼类数量变化的百分比表格。

³目前，生物学中一般称之为原生生物，不是原生动物，是与动物平行的五大界之一，此处应为作者笔误。

[11] [12] [13]。

Mira-Cristiana Anisiu 叙述了方程组(1)被提出之后 Gause 的实验验证和沃尔泰拉的改进方案。沃尔泰拉模型的周期性波动被 Gause 利用对肉履虫和酵母菌等生物实验证实了实际上是物种相互作用本身的结果，不是外部环境的结果，如季节或人类的干扰。之后，沃尔泰拉继续考虑鱼类获得营养的滞后效应以改进原模型，提出了更复杂的积分 - 微分模型。另外，他还提出了 n 个物种的数学模型[14]。

3.2. 关于食饵 - 捕食者模型的思想史

20 世纪 30 年代以来沃尔泰拉从基础数学和经济学研究转向了生物数学研究，同时将其数学建模的思想应用于当时备受关注的渔业问题。这个过程无疑受到了科学思想、社会文化、政治经济等的直接或间接影响。因此，对 20 世纪初思想背景以及沃尔泰拉建立食饵 - 捕食者模型的科学思想的研究也广受学者重视。

3.2.1. 沃尔泰拉基于鱼类种群数量的提出思路

Giorgio Israel 首先指出 20 世纪 20 年代科学界的特点是有两个重要的新事实。第一个是数学对生物学的一种入侵；数学不再仅仅是作为一种技术辅助，而是作为一种研究目的的概念工具；第二个是对本质的概念化。人们坚定地尝试将决定论的概念应用于生物学。沃尔泰拉受到这两个趋势的影响，而建立食饵 - 捕食者模型是一个代表标志事件[15]。

Giorgio Israel 还提到了沃尔泰拉的科学训练背景。沃尔泰拉受到两种学派的影响：第一个是 Ulisse Dini 的数学分析学派，其基本的目的是通过以一种精确的方式定义它们的有效性领域。第二个趋势是 Enrico Betti 的数学物理学教学。贝蒂认为数学研究应该与应用有密切的关系。这两个学派的观点均对沃尔泰拉产生了很大的影响。Giorgio Israel 认为沃尔泰拉的目的是巩固并在可能的情况下扩展对经典决定论的解释结构的干预领域。所以沃尔泰拉一直致力于将数学物理方法应用于经济学和生物学。食饵 - 捕食者模型正是沃尔泰拉利用力学的分析方法建立起来的[9] [12]。

Giorgio Israel 和 Ana Millán Gasca 简述了 19 世纪末 20 世纪初的生物数学和经济背景。讲述了高尔顿 (Francis Galton, 1822~1911)、皮尔逊等人开创了用统计和定量方法研究生物的传统，随后动物生态学的发展增强了学者对种群研究的兴趣。经济方面，人们旨在发展生物调控和控制程序，如在经济昆虫学和渔业管理方面。Giorgio Israel 和 Ana Millán Gasca 认为沃尔泰拉在生物数学研究中使用的数学方法与高尔顿等人的概率统计方法迥异，转向沃尔泰拉认为更可靠的无穷小分析方法，即建立微分或积分方程。这甚至还得到了皮尔逊的反对。在沃尔泰拉建构食饵 - 捕食者模型的过程中，他考虑动物遵循的马尔萨斯定律 (Malthusian law) 和两个物种互动的“相遇原则”。总的来说，他们认为沃尔泰拉建立数学模型的过程循环地遵循 Joseph Fourier 将经验合法化的过程：(1) 识别所研究的自然现象的基本特征性质；(2) 建立用数学术语得到的一般描述，得到一定数量的微分方程；(3) 解析发展，最终使用定性方法处理非线性方程；(4) 结果与经验事实的比较。前两个步骤中沃尔泰拉受到达尔文进化论中自然选择机制的影响[9]。

Judith R. Goodstein、Tarja Knuutila 和 Andrea Loettgers 分析了沃尔泰拉在 1901 年的就职演讲，指出沃尔泰拉关于生物学和社会科学的研究思路的重要来源是力学和数学类比，即将力学中的数学模型类比到生物学中[8] [13]。具体到食饵 - 捕食者模型的建立，Judith R. Goodstein 认为沃尔泰拉在寻找合适计算模板 (computational template) 面临两个困难：第一，与力学研究中大多数系统相比，生态系统复杂得多；第二，他没有适当的数学工具和分析机制来描述生态系统。对于第一个问题，沃尔泰拉将系统的各类影响因素分为外部因素和内部因素，忽略外部因素，利用三条中心假设推导出方程组(1) [8]。Giorgio Israel 更加具体地指出沃尔泰拉在力学类比过程中的思路，起初沃尔泰拉试图将力学中的摩擦和同一物种个体

之间的相互作用进行类比；然后，他忽略摩擦推导出“无摩擦”方程的最简单的形式。然后他引入了摩擦力，然后他构造了一个类似于能量的函数[15]。

Paul Humphreys 认为沃尔泰拉始于一个特殊的实际问题，使用关于猎物物种和捕食者物种的孤立种群增减率的简单假设，然后添加反映两个物种之间的相互作用项，推导出了现在常见的代表种群水平波动的方程。沃尔泰拉考虑了假设包括繁殖发生在所有季节等实际情况[16]。不仅如此，赵斌还认为沃尔泰拉在建立和修正数学模型的过程中都不能脱离实际问题[7]。

然而，Michael Weisberg 将沃尔泰拉建立食饵 - 捕食者模型作为数学建模的一个实例研究。韦斯伯格认为沃尔泰拉研究在亚得里亚海的鱼种群的特点后，通过想象包含捕食者和食饵的简单的生物逻辑系统，他认为只有一些属性，写下一些微分方程来描述他们的相互动态。韦斯伯格强调，沃尔泰拉并不是通过抽象出真实鱼类的特性来得出这些模型的，而是通过规定它们的某些特性来构建它们。这不同于门捷列夫为了“代表真实化学反应性的趋势，而不是模型系统中的趋势”而确定化学元素周期表[17] [18]。

Raphael Scholl 和 Tim Rüz 进一步考察了沃尔泰拉选择数学建模方法的深层动机。作者在简述沃尔泰拉提出数学模型的历史后，仔细分析了沃尔泰拉与德安科特的通信，发现他们认为实验室实验法、育种实验法、野外统计法均不合适解决此问题，于是选择数学建模的方法。因此，作者认为该模型无法确定完全适用于任何系统[19]。

Roger Buis 和 Tim Rüz 强调先验假设在沃尔泰拉提出数学模型过程中的重要地位。他认为沃尔泰拉的特点和方法是基于设定的先验假设和定义，并结合定量之间的潜在增长和几个物种的相互作用。因此，沃尔泰拉的模型是假设模型或理论模型，不同于统计生物计量学中的经验模型[5] [20]。Jean-Marc Ginoux 则详述了三个先验假设是如何推导出方程组(1)的过程[11]。

3.2.2. 与卡洛特提出思路的对比研究

卡洛特(Alfred J. Lotka, 1880~1949)是一位美国数学家、物理化学家和统计学家，以在种群动力学和动力学方面的工作而闻名。他于 1925 年独立于沃尔泰拉提出了形式相同的食饵 - 捕食者模型，故此模型被称为洛特卡 - 沃尔泰拉模型(Lotka-Volterra Model)。对沃尔泰拉和卡洛特对此模型提出方式的比较研究也是一个研究热点。通过比较两者一方面可以加深对沃尔泰拉建模思想的理解，一方面可以把握 20 世纪初更广泛的思想背景。

Tarja Knuutila 和 Andrea Loettgers 探讨了两种不同的建模风格：一种强调产生数据的机制，另一种从机制的特殊性中抽象出来，强调形式上的相似性。作者认为洛特卡和沃尔泰拉的建模过程分别具有这两种风格。沃尔泰拉试图从“海洋渔场”问题中分离出食饵 - 捕食者系统及其相互作用的基本或“充分”的组成部分，而洛特卡则从一个非常普遍的角度出发将他模型的模板应用于生物和化学系统的分析[13]。Paul Humphreys 和 Siegfried Roth 也赞同此观点。Siegfried Roth 更详细地阐述了卡洛特前置的化学研究工作——描述新系统耦合两个自催化反应的模型[16] [21]。

Giorgio Israel 和 Ana Millán Gasca 认为沃尔泰拉提出数学模型的方式是通过类比力学。洛特卡和沃尔泰拉一样，也以物理学作为参考，但不只考虑力学。他还考虑了动力学的能量方法——进化是动力学第二定律的表达[9]。

Alan A. Berryman 认为洛特卡提出食饵-捕食者模型来源于马尔萨斯 - 维赫斯特逻辑方程，但是没有扩展到两个物种。然而，沃尔泰拉采用了质量作用的化学原理，假设种群的响应将与它们的生物量密度的乘积成正比[22]。

Ludwig von Bertalanffy 在他的专著中经常一道提到沃尔泰拉和洛特卡的贡献的重要性[23]。Giorgio Israel 通过分析洛特卡的文化、科学背景以及他们之间的通信，拒绝了贝尔塔兰菲的观点。他认为沃尔泰

拉和洛特卡的方法与抽象建模方法截然不同。沃尔泰拉严格遵循力学类比的原则，但洛特卡表现出了热力学类比的倾向。更具体地说，在沃尔泰拉的经典力学方法中，时间是完全可逆的，用常微分方程表示生物过程反映了它们的不确定性。在洛特卡的方法中，生物过程是单向的和不可逆的，使用动力系统只是一种技术工具，不能反映所考虑的现象的任何真实性[12] [15]。

Tarja Knuutila 和 Andrea Loettgers 将建模作为间接表征的一种方式，比较洛特卡和沃尔泰拉对食饵 - 捕食者模型的建模方式。发现沃尔泰拉不符合韦斯伯格意义上建模者，他的目的是隔离海洋渔业中真正的捕食者 - 猎物系统的基本或充分组成部分。而卡洛特相反，他的目的是隔离海洋渔业中真正的捕食者 - 猎物系统的基本或充分组成部分，并应用到跨不同科学学科的复杂系统的研究[13]。Brandon Boesch 准确地总结到沃尔泰拉是从不同的简单案例得到的，而卡洛特开发了一个可以应用于建模各种系统的、高度抽象和通用的模型模板[24]。

3.3. 食饵 - 捕食者模型的动物研究拓展

沃尔泰拉的食饵 - 捕食者模型虽然从鱼类种群研究诞生，但是并没有局限于这一个特殊问题，而是迅速扩展到了包含动物、微生物和植物的生物学，甚至还被扩展到了社会学和经济学领域。关于模型拓展历史的研究也非常集中。

赵斌认为沃尔泰拉的食饵 - 捕食者模型通过《自然》(*Nature*)杂志广泛传播，引起了科学界对其论文的极大好奇与兴趣，这些生物学家中包括了生物学家弗雷德里希·博登海默，汤普森和美国昆虫学家查普曼。此后沃尔泰拉一直和他们保持着密切的通信，这使得沃尔泰拉的食饵 - 捕食者模型和其数学化方法得到了充分地讨论[7]。

Judith R. Goodstein 极力赞扬了沃尔泰拉对此模型的建立对当今科学的重要性。认为沃尔泰拉虽然当时受到了生物学家的批评⁴，但是这是建立物理科学的胜利过程。因为这个模型已经被视为深刻的生物动力学的模型，对未来经济生物学和理论至关重要[8]。

Tarja Knuutila 和 Andrea Loettgers 则重点强调了计算模板在科学知识转换之间的重要性。沃尔泰拉在建立方程组(1)时应用了建模方法，以及一些范式学科的一些技术和概念。所有这些都与数学表示一起从一个领域转移到另一个领域。在这个过程中，类比和隐喻有助于证明模型的合理性，允许将成功的计算模板和建模方法引入一个新的领域[13]。

Giorgio Israel 和 Ana Millán Gasca 以沃尔泰拉食饵 - 捕食者模型为例，研究了近代生物学和数学的张力以及数学建模何以被广泛应用。指出 20 世纪 30 年代众多生物学家对种群动力学的争论焦点在于生物学中应用数学概念和方法的合法性。生物学家们认为生物学作为一门关注生物的自然科学，不能盲目遵循物理学的数学定律，也不能服从数学推理的简化要求。当数学被应用到基础问题上，特别是进化论时，来自数学的威胁就越来越大了。纯数学成为一个完全公理化的知识体系，它独立于其他科学形成了许多主要的理论问题。虽然由于时代原因，数学不再是自然的语言，也不再致力于提供一个可以解释自然现象的全球概念。但它可以提供数学模型，或者形式结构，来揭示现象的部分方面。数学建模的力量在于能够应用于不同自然的现象之间的数学类比——物理或化学，或生物、经济、心理学、社会学。数学类比取代了古代的旨在精确描述现实世界的机械类比。数学模型只要被证明对理解或从真实的话语中收集有意义的信息是有用的即可，不需要被证明在经验验证的经典意义上是“真实的”[9]。

Paul Humphreys 分析了沃尔泰拉食饵-捕食者模型通过古德温转化为描述经济波动的模型的过程。作者认为此转换模式不完全符合 Thomas Samuel Kuhn 所提出的类比转换方式，不是简单地全面采用原模型，而是利用与沃尔泰拉模型相似的假设显式假设构建方程[16]。

⁴生物学家一直于批评沃尔泰拉简化的假设远离了自然的复杂性，参加[3]。

Alan A. Berryman 说明了洛特卡 - 沃尔泰拉方程被生物学家的接纳速度非常快。提出不久, Nicholson 和 Bailey (1935)提出了一个昆虫类寄生虫与其寄主之间相互作用的离散时间模型, 与沃尔泰拉的模型十分相似[22]。

Roger Buis 认为食饵 - 捕食者模型很容易超越理论生态学的框架。因为在此之后, 差异形式主义在生物学中占据了首要地位。动态系统的方法(微分方程或偏导数方程)因此成为研究各种过程的基本工具[5]。

Jean-Marc Ginoux 注意到沃尔泰拉受到的批评。指出 1926 年尽管沃尔泰关于食饵 - 捕食者模型的论文被缩略到仅 2 页, 发表在《自然》(*Nature*)上, 而原来几十页原文却被英语读者忽略了。因此, 很多人没有看到详细的解释就引用沃尔泰拉的研究做了很多批评[11]。

Giorgio Israel 对过去几十年在生物数学领域产生的工作进行粗略的检查, 发现沃尔泰拉的方法是(而且在一定程度上是)最有影响力的。因为它已经从数学模型的角度转变, 即“摆脱”对沃尔泰拉经典概念典型的经验验证的需要以及对力学类比范式的严格遵守。目前种群动力学和生态学数学建模生物领域的研究主题, 仍然很大程度上是由沃尔泰拉发起的[12] [15]。

R. Quentin Grafton 和 J. Silva-Echenique 指出了捕食者 - 猎物管理的后来应用于多个领域, 例如生态和野生动物管理, 食草捕食者猎物系统, 包含波动环境的食饵 - 捕食者模型。人们通过改变系统的估计参数以控制各物种的数量[25]。

4. 讨论与结论

通过上述分析, 得到当前对于沃尔泰拉对食饵 - 捕食者模型建立的历史研究主要集中于四个方面: 由一战后的渔业建立数学模型的历史研究、沃尔泰拉基于鱼类种群数量提出数学模型的思路、与卡洛特提出思路的对比, 和食饵 - 捕食者模型从动物研究拓展的历史研究。其中, 第二和第三部分属于思想史研究的范畴, 所包含的许多文献在很大程度上是哲学研究, 对科学表征、数学模型和科学知识的跨学科转移等话题贡献巨大。

从研究范式角度看, 多数研究遵从传统的历史学研究范式, 即按照时间讲述沃尔泰拉提出食饵 - 捕食者模型的历史过程, 例如 Judith R. Goodstein、赵斌和 Angelo Guerraggio 和 Giovanni Paoloni; 以及彻底的哲学研究范式, 即研究问题属于科学哲学, 而沃尔泰拉提出数学模型仅作为佐证其哲学观点的一个案例。故在研究中, 模型提出的历史不作为研究主体, 且完全顺从前人论述。然而, 其中也不乏个别学者兼顾历史事实与思想研究, 例如 Giorgio Israel 与 Jean-Marc Ginoux。前者在其专著《数的生物学——沃尔泰拉关于生物数学的通信》(*The Biology of Numbers: The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*)中不仅收录了沃尔泰拉与多位数学家、生物学家的通信, 而且还对其数学生物学贡献和思想做了较为全面的总结, 是研究沃尔泰拉生物数学的重要文献。后者通过分析沃尔泰拉提出食饵 - 捕食者模型的历史以及模型的数学含义指出了沃尔泰拉的模型具有非常强的现实指向。

由上可得, 当前的研究涉及的方面众多, 已比较全面了。然而, 仔细阅读这些文献就会发现很多问题。首先, 关于沃尔泰拉提出食饵 - 捕食者模型的渔业背景研究还不详细。学者仅仅指出沃尔泰拉研究的只有两种鱼类——鲨鱼和鳐鱼, 更多研究对它们的称呼为“捕食者”和“被捕食者”。然而一战后整个鱼市都受到了影响, 那么启发沃尔泰拉的渔业问题是否只有两种鱼类? 另外, 他们鲜有直接展示沃尔泰拉考察的鱼类数据, 仅赵斌、Giorgio Israel 和 Nicolas Bacaër 出现了数据, 但是数据均没有引用来源, 甚至同一类目的数值均不相同[7] [15] [26]。实际上, 在沃尔泰拉的原文中并无数据出现, 但在注释中提到参考了德安科纳的《1914-18 年期间捕捞停滞对上亚得里亚海鱼类种群的影响》(*Dell' influenza della stasi peschereccia del periodo 1914-18 sul patrimonio ittico dell' Alto Adriatico*)中的数据[27]。还有, 学者对

沃尔泰拉建立数学模型的直接目的有分歧, 有人认为沃尔泰拉要寻找两种互动鱼类之间的种群数量关系的规律, 有人则认为沃尔泰拉旨在证实德安科纳通过数据得出的结论。这些问题都说明当前的研究缺乏对基本事实的考证, 还需要进一步研究。

其次, 思想史研究方面仍遗留问题。渔业数据的作用在当前的研究中一直处于边缘。多数文献仅仅指明沃尔泰拉从数据中发现了两种鱼类数量随时间的变化趋势, 基于此提出了食饵-捕食者模型。然而, 数据展示的趋势是简单、显然和有限的, 那么沃尔泰拉是如何思考数据的? 是如何利用数据提出相对复杂的微分方程组的? 在后续沃尔泰拉对原模型的修正和拓展过程中, 他是否再次考虑渔业数据? 另外一个需要关注的是, 同时代的动物种群研究兴起了实验方法(摩根小组的果蝇实验等)以及统计方法(高尔顿、皮尔逊等)等等[28] [29]。在科学思想方面, 他们关注的问题和研究范式与沃尔泰拉不同。那么他们有哪些本质区别, 又是什么因素使得生物学研究发展出不同的范式? 对于这些范式的比较研究对于我们更好地了解生物学发展的脉络具有重要价值。

最后, 关于沃尔泰拉食饵-捕食者模型从动物研究转向其他领域的历史研究比较浅。目前研究只是指明了该模型的接受度广泛, 但没有详细研究模型被接受的历史。注意到, 当沃尔泰拉提出数学模型的四年后莫斯科大学教授皋泽就用其他动物对这个模型进行验证。那么何时此模型被应用到动物种群研究以外的? 何时被应用到生物学研究以外的? 这仍需要详细考察。另外, 研究该模型后续发展史的几乎都是数学家和生物学家, 他们从辉格史的角度简单叙述了模型传播的事实, 多持赞扬态度。然后, 这缺乏对科学思想和社会文化背景的考虑。鉴于研究沃尔泰拉食饵-捕食者模型的科学家众多, 可以考虑使用“颜面术”(protopography)方法来研究他们之间的科学知识网络, 然后进一步探究他们思想交织的背景。

综上所述, 对于沃尔泰拉食饵-捕食者模型历史的进一步研究需要特别考虑以下方面: 考察沃尔泰拉的作品、讲义、手稿、演讲和通信等原始文献, 缕清相关的历史细节, 特别是沃尔泰拉思考数学建模所用的数据。第二, 基于详实的史实对沃尔泰拉是如何结合数据提出食饵-捕食者模型的? 由此形成的范式与同时代的其他范式的异同何在? 第三, 更加深入地研究此模型后续的历史, 例如从动物研究领域走向其他领域的过程。

如今的生物学与医学、生理学、生态学等关系密切, 受到各界的广泛关注。观其历史, 从19世纪开始, 生物学一步步被数学化, 这意味着它逐渐成为一门合法的“科学”。而沃尔泰拉食饵-捕食者模型的诞生、发展和被接纳的历史正是这一洪流中的一支。探索这一历程以及其中的思想可以帮助人们了解这一过程, 了解我们是如何发展出研究生命本身的科学的。

参考文献

- [1] Paoloni, G. and Simili, R. (2008) Vito Volterra and the Making of Research Institutions in Italy and Abroad. *History, Science and Technology*, **1**, 1-10.
- [2] Linguerrì, S. (2015) Vito Volterra at the Front: From the Office of Inventions to the Italian National Research Council. *Lettera Matematica*, **3**, 53-61. <https://doi.org/10.1007/s40329-015-0081-5>
- [3] Dunham, W. (1990) A Historical Gem from Vito Volterra. *Mathematics Magazine*, **63**, 234-237. <https://doi.org/10.1080/0025570X.1990.11977525>
- [4] Volterra, V. (1928) Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species Living Together. *ICES Journal of Marine Science*, **3**, 3-51. <https://doi.org/10.1093/icesjms/3.1.3>
- [5] Buis, R. (2019) *Biology and Mathematics: History and Challenges*. John Wiley & Sons, Hoboken. <https://doi.org/10.1002/9781119663416>
- [6] Peschel, M. and Mende, W. (1986) *The Predator-Prey Model: Do We Live in a Volterra World?* De Gruyter, Berlin. <https://doi.org/10.1515/9783112621349>
- [7] 赵斌. 生物数学的起源与形成[D]: [博士学位论文]. 西安: 西北大学, 2011.
- [8] Goodstein, J.R. (2007) *The Volterra Chronicles: The Life and Times of an Extraordinary Mathematician, 1860-1940*

- (Vol. 31). American Mathematical Society, Providence.
- [9] Israel, G. and Gasca, A.M. (2013) *The Biology of Numbers: The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology* (Vol. 26). Birkhäuser, Basel.
- [10] Guerraggio, A. and Paoloni, G. (2010) *Vito Volterra* (Vol. 15). Springer-Verlag, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-0348-0081-5>
- [11] Ginoux, J.M. (2017) The Paradox of Vito Volterra's Predator-Prey Model. *Lettera Matematica*, **5**, 305-311. <https://doi.org/10.1007/s40329-017-0200-6>
- [12] Israel, G. (1993) The Emergence of Biomathematics and the Case of Population Dynamics a Revival of Mechanical Reductionism and Darwinism. *Science in Context*, **6**, 469-509. <https://doi.org/10.1017/S0269889700001484>
- [13] Knuuttila, T. and Loettgers, A. (2017) Modelling as Indirect Representation? The Lotka-Volterra Model Revisited. *The British Journal for the Philosophy of Science*, **68**, 1007-1036. <https://doi.org/10.1093/bjps/axv055>
- [14] Anisiu, M.C. (2014) Lotka, Volterra and Their Model. *Didáctica Matemática*, **32**, 9-17.
- [15] Israel, G. (1988) On the Contribution of Volterra and Lotka to the Development of Modern Biomathematics. *History and Philosophy of the Life Sciences*, **10**, 37-49.
- [16] Humphreys, P. (2019) Knowledge Transfer across Scientific Disciplines. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, **77**, 112-119. <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2017.11.001>
- [17] Weisberg, M. (2007) Who IS a Modeler? *The British Journal for the Philosophy of Science*, **58**, 207-233. <https://doi.org/10.1093/bjps/axm011>
- [18] Weisberg, M. (2012) *Simulation and Similarity: Using Models to Understand the World*. Oxford University Press, Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199933662.001.0001>
- [19] Scholl, R. and Rüz, T. (2013) Modeling Causal Structures: Volterra's Struggle and Darwin's Success. *European Journal for Philosophy of Science*, **3**, 115-132. <https://doi.org/10.1007/s13194-012-0060-z>
- [20] Rüz, T. (2017) The Volterra Principle Generalized. *Philosophy of Science*, **84**, 737-760. <https://doi.org/10.1086/693874>
- [21] Roth, S. (2011) Mathematics and Biology: A Kantian View on the History of Pattern Formation Theory. *Development Genes and Evolution*, **221**, 255-279. <https://doi.org/10.1007/s00427-011-0378-0>
- [22] Berryman, A.A. (1992) The Orgins and Evolution of Predator-Prey Theory. *Ecology*, **73**, 1530-1535. <https://doi.org/10.2307/1940005>
- [23] Bertalanffy, L.V. (1968) *General System Theory: Foundations, Development, Applications*. G. Braziller, New York.
- [24] Boesch, B. (2017) There Is a Special Problem of Scientific Representation. *Philosophy of Science*, **84**, 970-981. <https://doi.org/10.1086/693989>
- [25] Grafton, R.Q. and Silva-Echenique, J. (1997) How to Manage Nature? Strategies, Predator-Prey Models, and Chaos. *Marine Resource Economics*, **12**, 127-143. <https://doi.org/10.1086/mre.12.2.42629190>
- [26] Bacaër, N. (2011) *A Short History of Mathematical Population Dynamics* (Vol. 618). Springer, London. <https://doi.org/10.1007/978-0-85729-115-8>
- [27] D'Ancona, U. (1926) Dell'influenza della stasi peschereccia del periodo 1914-18 sul patrimonio ittico dell'Alto Adriatico. Tip. C. Ferrari.
- [28] Kohler, R.E. (1999) Moral Economy, Material Culture, and Community in Drosophila Genetics. In: Biagioli, M., Ed., *The Science Studies Reader*. Routledge, New York, 243-257.
- [29] Norton, B.J. (1978) Karl Pearson and Statistics: The Social Origins of Scientific Innovation. *Social Studies of Science*, **8**, 3-34. <https://doi.org/10.1177/030631277800800101>