

数学生态学

(第二版)

(加拿大) E. C. 皮洛 著



科学出版社

数 学 生 态 学

(第 二 版)

[加拿大] E. C. 皮洛 著

卢泽愚 译

阳含熙 洪加威 校

科 学 出 版 社

1 9 8 8

内 容 简 介

本书对数学生态学的几个问题：种群动态，一个种的空间格局，多个种的空间关系，以及多种群落的组成、多样性、分类和排序等内容，系统地介绍了现状及其发展进程。本书着重讨论能求出明确数学解的简单模型，最后，第四章也介绍了分析野外生态数据的统计方法。

由于生态学的迅速发展，作者对第一版修订的较多，扩充了近年来的新内容。第五、六两节重新编写，并在第六节加上了对生态学中数学模型构造方面的讨论。另外增加了十七节带状群落的格局等。

本书论述的内容非常清楚，对考虑生态问题引进数学工具很自然，数学推理很详细、严格，便于懂得微积分、线性代数、概率论等基础数学知识的人自学。论述中兼顾了动物和植物两个方面，这对了解数学生态学这一学科的发展进程、现状及进一步研究，都是一本有益的参考书。

本书可供生态学工作者、应用数学工作者以及大专院校有关专业师生参考。

E. C. Pielou

MATHEMATICAL ECOLOGY

Wiley-Interscience, 1985

数 学 生 态 学

(第二版)

[加拿大] E. C. 皮洛 著

卢泽愚 译

阳含熙 洪加威 校

责任编辑 于 拔

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1978 年 8 月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1988 年 4 月第 二 版 印张：13

1988 年 4 月第二次印刷 字数：296,000

印数：21,161—24,069

ISBN 7-03-000253-9/Q · 49

定 价：4.40 元

第一版前言

生态学本质上是一门数学,这一事实正日益得到公认.各地的生态学家们都在设法应用他们从大学课程里或者自学中得到的数学知识,用数学的推理去描述并解决他们的问题.本书的目的是为这些研究者提供一本教材,并指出范围广泛的一系列可以引起继续研究的生态学问题.

在写这样篇幅的一本书的时候(其实写多长都如此),作者总是面临这样的问题:是肤浅地包罗万象呢,还是深入地研究几个课题.我所采取的折衷方案,是从整个数学生态学的领域中挑选出一些课题,然后详细地讨论那些看来对进一步研究能提供良好开端的方面.目录中各章的标题就是挑选出来的课题.它们的选择及介绍的方面,当然是我个人主观的判断,怀有同一宗旨的别的生态学家就未必完全会选同样的课题.

这本书决不是一个总评,已省去了很多有趣味有价值的工作,初看这个书目的任何数学生态学家一定会对这种似乎没有道理的省略感到惊奇.决定舍去一篇有趣味的文章,通常是困难的,但是为了有足够的篇幅对涉及的问题作相当充分的说明,这种省略就是必要的了.我的目的是对所考虑的课题提供充分详细的发展情况,以便读者能够查阅现代文献,同时能够了解该课题的渊源,尽可能地不做缺乏证明的论断.我对每个课题都设法给出有关的基本理论.为使读者不致失去讨论的线索,所以,书中没有提供估计参数的方法和类似的实际细节.但这些方面的资料和数值上的例子都能在引证的

文献中找到。

为了适于自学，许多数学推导都详尽地写出来了。我尽量避免使用数学家的叫人生畏的字眼：“显然……”、“清楚地……”，因为它往往代替了一长串的数学推理，对不熟悉数学的人来说既不显然，也不清楚。书中凡是用到这些词的地方，最多只需要读者补充一两行代数的演算。

1968 年春天，我在罗利的北卡罗来纳州大学任实验统计系生物数学课程的访问教授时，讲了一学期的数学生态学，本书是根据该教材写的。我高兴地感谢课程负责人 H. L. 鲁卡斯博士的热心招待。

特别要感谢我的丈夫 D. P. 皮洛对我经常的鼓励和帮助。

E. C. 皮洛

1969 年 7 月于安大略康士顿

第二版前言

由于近年来生态学的迅猛发展,修订《数学生态学引论》就需要对原版做很大的变动。现在更加不可能包罗所有的课题,我仍限于与前版相同的题目,但对它们多数的论述都扩充了近年来的内容。

除了两处变动外,所有课题都分成与第一版一样的章节。第五、六两节的内容已重新编排,同时第六节的最后一段加上对生态学中数学模型构造方面的一个评论性的讨论。另外增加了第十七节。这一节描述新的工作,我认为提供了解决生态问题最可能得到满意结果的途径的例证:它揭示并解释关于直接观察实际生态系统所提出的生态过程的许多线索。在我的专著《生态多样性》(Pielou, 1975a)中详细讨论过的许多材料本书没有接触。我尽量使本书与那本专著少重复,并且仅限书中的十七、十八和十九节的某些部分。

我希望本书扩充了近代化的内容后,将在某些方面有利于弥合狭义数学生态学(纯假设系统模型的构造及研究)与广义的统计生态学(解释实际生态系统观察的方法之建立与研究)的差异。虽然任何研究人员对两方面都同样有兴趣是不大可能的,但是所有认真的理论生态学家都需要熟悉这两个方面。

承蒙许多人给我提出了有益的批评和建议,特别是 W. J. Ewens, N. Keyfitz, L. Tummala 和 K. L. Weldon 几位博士。

E. C. 皮洛

于新斯科舍哈利法克斯,1976年7月

目 录

绪论.....	1
第一章 种群动态.....	6
第一节 生死过程	6
第二节 密度相关的种群增长	19
第三节 生殖率和死亡率与年龄有关的种群增长	42
I. 离散时间模型	42
第四节 生殖率和死亡率与年龄有关的种群增长	61
II. 连续时间模型	61
第五节 竞争种的动态	77
I. 两种竞争	77
第六节 竞争种的动态	106
II. k 种竞争	106
第二章 单种种群的空间格局.....	119
第七节 空间格局及其用离散分布的表示	119
第八节 集聚的测度	131
第九节 连续带中个体的格局	142
第十节 用距离抽样研究格局	156
第十一节 由扩散引起的格局	175
第十二节 生态图的格局: 两相镶嵌	193
第三章 两个以上种的空间关系.....	214
第十三节 种对的联结	214
I. 离散生境单位中的个体	214
第十四节 种对的联结	230
II. 连续带中的个体	230
第十五节 两种间的分离	237

第十六节 多种间的分离： n 相镶嵌	255
第十七节 分带群落的格局	263
第四章 多种种群	284
第十八节 种-多度的关系	284
第十九节 生态多样性及其测度	308
第二十节 群落的分类	331
第二十一节 连续变化群落的排序	352
第二十二节 典范变量分析和多重判别分析	373
参考文献	387
内容索引	399

绪 论

几乎所有的生态群落都由大量的生物组成。例如，在一英亩*的森林中，存在着从树木到土壤微生物大量的物种。不仅种间互不相同，而且每个种内的个体也是独特的。每个个体都是不断变化着的复杂的有机体，它在任一瞬间的行为依赖于它的遗传组成，它的年龄，直至当时它的生命的起伏变化，以及当时当地占优势的条件。多得无法枚举的因素不断地影响它的生理过程。可以断言，群落中没有两个个体是一样的，而且每个个体在整个一生中都以自己特有的方式不断地变化着。除此之外，一个群落作为一个整体来说，总是要因生殖和死亡而增减，又因经常的迁进和迁出而使个体不断地周转。因此，在任何两个相继的瞬间，群落的成份决不是相同的。

但是，尽管有着这些无止境的变化，经验表明，在没有外界干扰的情况下，大多数的群落或者在长期内保持稳定状态，或者经过一个包括许多相继阶段的有秩序的进展而最终达到稳定状态。当然，稳定状态的概念是一种主观的概念。但是，如果群落总的性质在数倍于其中大多数物种的寿命的时间内保持不变，就说稳定状态存在，这似乎是合理的。这个小心的定义考虑了群落中寿命最长的物种可能不会达到种群的稳定性，并且如果表面的稳定出现了，也仅仅是由于人类观察者的寿命比较短促的缘故（参看 Frank, 1968）。经历着周期性变

* 英亩 (acre) [$=4.046856 \times 10^3 \text{m}^2$]。——译者注

化的群落也是处于稳定状态,当然必须假定周期是规则的,且无强加于它的某种倾向。

当我们考虑群落中不断进行着的内部变化时,如果稳定状态恰如我们所看到的那样稳定,演替是那样井然有序,在任何情况下都是值得注意的。如果说大多数的群落中几乎所有的物种都要世代保持下去,这实在是一种多余的说法。因为若不如此,就不存在被称为群落的那种可认识的实体了。虽然,一个生物的集合体到什么程度才可以认为是自主的和自包含的,也许没有两个生物学家会有相同的观点,但是我们并不强求具有这些性质的集合体才能称之为群落。任何一个人,只要他承认诸如森林、草原和沼泽这样一些明显的景观特色的存在,那他就会理解,这些事物的特殊性和持久性是应该得到解释的。

和上面强调的稳定性相反的,是偶然出现的惊人的种群暴发。一个种,它可能是群落中本来的一员或者是一个偶然的人侵者,在数量上急速地增长,以致对它周围的环境引起了深刻的,有时是不可挽回的变化。如果从人类的观点来看,这种变化是有害的,那末按照定义,这个暴发的物种就是一种害虫。害虫控制就在于防止任何种的种群上升到会造成可观的经济损失的水平,它是应用生态学的最重要的分支之一。如果受到损失的是一个自然群落(相反于耕作的庄稼,贮存的产物或者人工制造品),则害虫控制就在于保证群落保持在被认为是它的自然的稳定状态上。

于是,很一般地说,摆在生态学家面前的有两类问题:第一,在‘健康’的没有破坏的群落中,允许停留在稳定状态,或者逐渐的有秩序的状态演替,其过程如何?第二,突然背离了稳定状态,其原因和后果如何?

广义说来,解决问题有三种显著不同的途径: (1)

生态模型构造；(2) 种群和群落的统计研究；(3) 数量描述生态学。它们分别是一至六节，七至十八节及十九至二十二节的课题，其不同的特点分述如下。

1. 生态模型构造因目的不同而有多种形式。所谓“解释性”模型或者系统模型是一种情况，想用此模型的行为去重现，至少近似地重现被模拟种群的真实行为。这类模型常常是联立微分方程组，它们表现了群落中每个种(或种群)的增长率与所有彼此有关的其它种(或种群)的大小之间的关系。微分方程组的性质，特别是与不同稳定性形式有关的那些性质，在应用数学中是相当时兴的研究范围 (Sanchez, 1968)，并且数学家已借用生态学的题材作为说明材料。这样做对生态学家来说已做了有价值的服务，但其结果并不是生态学本身的部分。他们的结论无疑对生态学家是有意义有启发的，但也仅仅如此；例如像 Oster (1975) 已强调的，它们只涉及到简单的数学模型，并没有关系到复杂的生态系统。如果这些模型符合实际的观察就说“有用”，不大符合就说“没用”，这是不对的。这种看法误解了理论模型的目的。一个不好的拟合往往比好的拟合更为有益。一个好的拟合，可以仅仅意味着观察以及重现观察的模型对生态系统起作用的各种不同理论之间没有识别的能力。不好的拟合，通常容许拒绝一个站不住脚的理论，至少在这方面得到了知识上的收获，即使一点点收获总比没有强。

与仅仅设计来解释种群行为的模型相反的，是设计来预测种群未来行为的模型。这种模型在应用生态学的所有分支中的重要性是显见的。它们力图回答这样的问题：一个指定的生态系统如果任其自然它将如何继续发展？如果受到干扰其反应如何？纯预测的模型有两类：回归类模型和时间序列模型。回归类模型以联立方程组的形式概括了生态系统组

成部分间观察的相依关系,它们没有考虑时间的改变,只表现了进行观察时刻各成分间的相互关系。但是时间序列模型没有这种缺陷,它们是动态的而非静止的。这种模型在生态学中的应用只在近年才开始(例如参看 Poole, 1976a, 1976b),有可能使环境管理人员,可再生资源控制人员的预测能力带来巨大的进步。因为这些模型的作用全在应用生态学方面毫无涉及理论生态学,本书不讨论它们。

2. 理论生态学家力求了解其结构与功能的生态系统类型,在大小及复杂性方面都包括非常广泛的范围。一个极端是实验的小环境:这里几种小的、寿命短繁殖快的好动动物(如甲虫、果蝇、绿头蝇、金鱼虫、草履虫),许多代在一个容器的控制条件下生活并相互影响。另一方面是极其复杂的大自然系统:这里成千上万个种聚居在条件不断变化并且空间上异质的环境中。生态学家研究相当复杂的生态系统,用来帮助了解的简单的解释性“系统模型”用处不多,而“统计”方法较为有用。

值得考察这样的对比:“模型制造者”的推测是抽象的,他着眼于少数理想的种(或种群)之间可能的相互影响,并推演它们其后的行为;只有在这时才是与现实比较的智力结构。“统计学家”的推测是具体的可观察的事物,要考察最先只有一些非结构的纷乱印象的实际生态系统,他力求选出一些可观察现象来做为基本过程的线索。这是检测性的工作,在不可能考察所有事物的情况下,需要判别哪些事物切合于特定问题的解答,而问题本身往往是由观察提出的。

值得注意的是,需要用“统计”方法去了解的生态系统比那些适于“模型制造”方法的系统对生态学家更为有关。实验室的小环境通常被当做外部世界群落的“模型”来研究(实际与概念相反)。但是,在实验室里不可能再现这样的群落:它

的成员种在诸如大小、寿命、表型适应性、代的时间、增殖力、发病率、死亡率以及机动性等性质上有着非常大的变化范围。构成大多数生物界的那些群落，应该引起生态学家更多的注意。

3. 第三种数学加统计生态学的方法与第二种密切相关。它在于通过处理大量观察数据去揭示至今还未发现的有意义的规律。这些规律可能促使假设的建立，并且可以再借助另外的数据去检验这个假设。因此方法 2 和 3 都是统计的，它们都需要从考察和解释实际生态系统来证实。差别在于方法 2 是由原始数据而方法 3 是由处理后的数据去推导待检验的假设。有许多方式进行处理。处理多元统计数据的方法随着计算机日趋完善而不断地改进；一旦建立了新的方法就立即在生态方面得到检验。所有情况下，目的是简化并澄清大量不能使用的有干扰的数据，以便揭示出它们的基本结构，也许只有这样才能解释它。

第一章 种群动态

第一节 生死过程

一、引言

所有生物的种群其大小是变动的，不会保持常数。对种群的增长和下降的研究，在历史上是数学生态学的最古老的分支。已经发现，一种有效的处理方法是，给定一个说明种群变化的简单模型，然后用数学的推理去考察该假设的结果。因此，我们开始考虑所有系统中最简单的所谓纯生过程，然后讨论简单的生死过程。

但是，在讨论之前有必要说明这种方法是正当的。可以理解，从那些过份简单，以致明显地不合情理的假设出发而进行推理，野外生态学家往往是没有耐心的。但是，有更多的理由来为简单的抽象模型辩护。显然，在我们要把原先最简单的假设修改得复杂一点之前，必经研究简单模型的性态，它提供了进一步精确化的基础。而且，自然种群与这些简单模型之间在性态上差异的方式，可以提示我们过于简单的假设有什么不足，应该如何去修改它们。最后，尤其是要求模型达到特定的预测的目的，那末简单模型往往是能胜任的，即使我们并不能确信这个基础的模型给了所描述的自然种群以真实的解释。在我们考虑一个相当短的时期内发生的种群变化时，尤其是如此。此时自然种群与简单模型两者的近似程度可以非常密切。

二、纯生过程

对纯生过程做如下假设：生物是不死的，每个个体的生殖率相同并且不随时间变化，还假设个体之间互不影响。因为没有死亡，以这样的方式生长的种群只能增加或者保持不变，而不能减少。尽管这些假设是极其简单的，但至少可以近似地用到在一个短的时间区间内，靠分裂繁殖的单细胞生物的种群增长中去。也许春天在富营养湖中的藻类繁殖就以这种方式增加。

令 N_t —— 在时刻 t 时的种群大小， λ —— 每个个体的增加率，显然有

$$\frac{dN_t}{dt} = \lambda N_t,$$

所以 $\ln N_t = \lambda t + C$ ，其中 C 是积分常数。假设在 $t = 0$ 时，种群的初始大小为 i 。因为在 $t = 0$ 时， $\ln i = C$ ，就可算出 C ，因此

$$\ln \frac{N_t}{i} = \lambda t \quad \text{或} \quad N_t = i e^{\lambda t}.$$

这是种群增长的 Malthusian 方程，它表明在所假定的简单情况下，这种增长是指数的。

当然，刚才描述的过程是确定性的。它不是假设一个生物可能繁殖，而是假设在事实上它绝对准确地一定要繁殖。但是，种群增长显然是一个随机过程。例如，靠分裂增长的酵母细胞种群，我们只能说，某个细胞在给定的时间区间内将要分裂有一确定的概率。因此，必须研究随机形式的纯生过程。

假设在任一短的时间区间 Δt 内，一个细胞要分裂的概率是 $\lambda \Delta t + o(\Delta t)$ ，这里 $o(\Delta t)$ 表示比 Δt 低级的量。因此，在大小为 N 的种群中有一次生殖的概率等于 $\lambda N \Delta t$ 加上比 Δt

低级的项。所以，在时刻 $t + \Delta t$ 时，种群的大小为 N 的概率是

$$p_N(t + \Delta t) = p_{N-1}(t)\lambda(N-1)\Delta t + p_N(t)(1 - \lambda N\Delta t);$$

即，要末在时刻 t 时，种群大小为 $N-1$ ，（其概率为 $p_{N-1}(t)$ ），而在 Δt 内发生了一次分裂；要末在 t 时种群大小为 N ，在 Δt 内没有发生分裂。于是，

$$\frac{p_N(t + \Delta t) - p_N(t)}{\Delta t} = -\lambda N p_N(t) + \lambda(N-1)p_{N-1}(t).$$

让 Δt 趋于 0，并令

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{p_N(t + \Delta t) - p_N(t)}{\Delta t} = \frac{dp_N(t)}{dt},$$

得到

$$\frac{dp_N(t)}{dt} = -\lambda N p_N(t) + \lambda(N-1)p_{N-1}(t). \quad (1.1)$$

现在我们从这个微分差方程出发，希望求出用 N, λ, t 和在时刻 $t = 0$ 时的初始种群大小 i 来表达的 $p_N(t)$ 。有 $p_i(0) = 1, p_N(0) = 0 (N \neq i)$ 。显然，因为没有死亡，种群大小不会小于初始值，因此必有 $p_{i-1}(t) = 0$ 。由这些条件，从 (1.1) 就得出

$$\frac{dp_i(t)}{dt} = -\lambda i p_i(t). \quad (1.2)$$

我们现在从 (1.2) 中解出 $p_i(t)$ ，把结果代入 (1.1) 去解出 $p_{i+1}(t)$ ，以此类推就能对所有的 $N > i$ 求出 $p_N(t)$ 。由 (1.2) 可看到

$$\ln p_i(t) = -\lambda i t + \text{常数}.$$

因为在 $t = 0$ 时， $p_i(t) = 1, \ln p_i(t) = 0$ ，所以常数也为 0，因此

$$p_i(t) = e^{-\lambda i t}.$$

这是在时间 t 之内没有发生繁殖的概率。现在为求 $p_{i+1}(t)$ ，把 (1.1) 改写成

$$\frac{dp_{i+1}(t)}{dt} + \lambda(i+1)p_{i+1}(t) = \lambda ip_i(t) = \lambda ie^{-\lambda it}.$$

两端同乘以 $e^{\lambda(i+1)t}$ ，使左端可积，得

$$e^{\lambda(i+1)t} \left\{ \frac{dp_{i+1}(t)}{dt} + \lambda(i+1)p_{i+1}(t) \right\} = \lambda ie^{\lambda it}.$$

则

$$e^{\lambda(i+1)t} p_{i+1}(t) = ie^{\lambda it} + \text{常数}.$$

因为 $p_{i+1}(0) = 0$ ，常数等于 $-i$ ，所以

$$p_{i+1}(t) = ie^{-\lambda it}(1 - e^{-\lambda t}).$$

把这个结果代入 (1.1)，就有能够解出 $p_{i+2}(t)$ 的方程：

$$\begin{aligned} \frac{dp_{i+2}(t)}{dt} + \lambda(i+2)p_{i+2}(t) \\ = \lambda(i+1)ie^{-\lambda it}(1 - e^{-\lambda t}). \end{aligned}$$

两端同乘以 $e^{\lambda(i+2)t}$ 并积分得到

$$\begin{aligned} e^{\lambda(i+2)t} p_{i+2}(t) &= (i+1)i \int \lambda e^{\lambda it}(1 - e^{-\lambda t}) dt \\ &= (i+1)i \frac{(e^{\lambda t} - 1)^2}{2} + \text{常数}. \end{aligned}$$

因为 $p_{i+2}(0) = 0$ ，常数 = 0，所以

$$p_{i+2}(t) = \frac{(i+1)i}{2} e^{-\lambda it}(1 - e^{-\lambda t})^2.$$

显然，通解的形式是

$$p_N(t) = \binom{N-1}{i-1} e^{-\lambda it}(1 - e^{-\lambda t})^{N-i}, \quad (1.3)$$

可以用归纳法来证明它。假设 (1.3) 是正确的，解如下方程可求出 $p_{N+1}(t)$ ：

$$\frac{dp_{N+1}(t)}{dt} + \lambda(N+1)p_{N+1}(t)$$