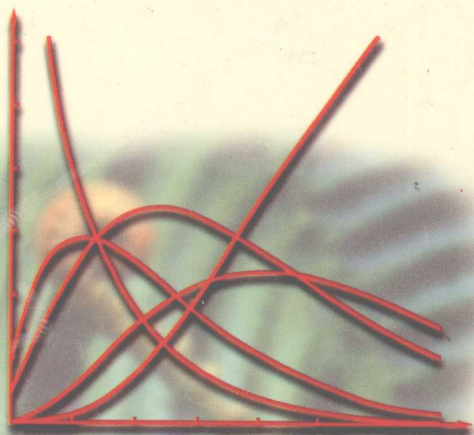


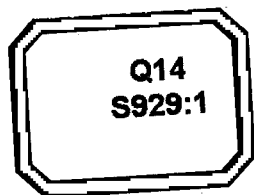
生物种群 动态模型

东北林业大学出版社基金资助出版

孙洪志 编 著



东 北 林 业 大 学 出 版 社



生物种群动态模型

孙洪志 编著

东北林业大学出版社

生物种群动态模型

Shengwu Zhongqun Dongtai Moxing

孙洪志 编著

东北林业大学出版社出版发行

(哈尔滨市和兴路 26 号)

黑龙江省教委印刷厂印刷

开本 850×1168 1/32 印张 6.125 字数 153 千字

1997 年 12 月第 1 版 1997 年 12 月第 1 次印刷

印数 1—1 000 册

ISBN 7-81008-757-6

Q·58 定价:10.00 元

内 容 提 要

本书探讨了在森林生态学、昆虫生态学及野生动物生态学中的种群动态分析的数学模型,并结合实际例子加以应用。其中一部分是作者在国内科研工作中总结的,另一部分是在美国进修时学习或合作采用过的。本书是数学与生物学相结合的产物。

全书共分为五章。主要内容有单种种群动态模型,多种种群相互作用动态系统模型,种群遗传模型,种群的分布格局和种群动态的调查及分析技术等。本书适合于生态学、林木遗传育种、森林保护学及野生动物等学科的研究生,林学专业的高年级本科生,以及有关科技工作者学习与参考。

序

近 20 多年来,数学在生物科学研究中的应用日趋广泛,并已渗透到了各个领域,形成了一个新兴学科,即生物数学。这一交叉学科的出现,既促进了生物科学研究水平的提高,又促进了数学在其他学科领域的应用,使得数学在生态学中,尤其在生态系统分析中具有越来越重要的地位。可以说,数量动态分析技术已成为生物种群研究中不可缺少的工具。

随着现代数学理论和计算机应用技术的不断发展,对生物种群系统进行动态模拟与仿真,已是当今世界上许多国家在生态学研究中所探索的重要课题之一。生物种群的研究方法正在从静态走向动态,从定性描述走向定量和模型化,并向多学科交叉和高度科学综合的方向发展。在生物种群内部动态机制、物种与物种之间的相生相克、物种与环境之间的相互作用等诸多生态过程中,可以说是存在着惊人的有机联系和协调。科学探秘需要有坚实的基础和专业理论,并进行长期的综合定位研究和观察对比,才能真正认识系统的内在联系和规律性。

《生物种群动态模型》这本书正是以这种错综复杂的生物种群为研究和学习对象,充分反映了当前在生物种群动态分析与建模及种群动态调查技术等方面的新概念、新方法和新理论,并与有关生物数学模型实例相结合,使得看似高深的理论,应用起来又简单易行。语言文字方面也是深入浅出,通俗易懂。本书既具有理论意义,又具有实用价值,可作为林学专业研究生、高年级本

科生及有关科技工作者的参考用书。期望今后我国在生物种群动态模型的研究方面取得更大进展和成就。

李 崇 文

1997 年 4 月

前 言

生命在于运动，这对生物种群来说是一个永恒的真理。每一个物种从过去到现在，每一种生物体从诞生到死亡，时刻都处于运动状态之中。这种运动状态初看起来杂乱无章，可又有其运动的规律所在。人类在生物科学研究中取得的进步，正是对这种生物动态的认识、总结和积累的过程，并不断地了解和掌握了这种动态的一些规律。目前，这方面的研究，正从定性的理论描述，不断地向定量化发展，从宏观的野外观测，到微观的分子结构，从单种种群的动态分析，到群落结构的探索，到处都伴随着许多定量问题的出现。而且，随着应用数学手段的提高和计算机技术的发展，使得许多的生物数学问题又变成了可求解、可简化的数学描述过程，从而出现了许多集数学、生物学于一体的数学模型，即生物种群动态模型。

建立生物种群动态模型的主要目的是了解种群的发展动态及其与周围环境之间的关系，从种群发展的过去和现在的状态去认识和预测未来的变化，附加人为因素去加速有益种群的发展，并抑制有害种群的爆发。虽然有时这种人为的作用对一个健康的种群的发展来说是微乎其微的，但不容忽视的是，人类在改造自然界、获取自然资源的同时，也影响了一些生物种群的生长动态。由于没有掌握植物种群的动态，盲目利用，使得一些植物种濒临灭绝。在野生动物方面，也是这样，盲目捕杀，造成了一些动物种的灾难性毁灭。而对一些有害种群，如某些虫害的爆发，又缺少一种先知和预测，缺少科学的指导去防患于未然。这就使建立一种科学的数学模型去预测某些生物种群的动态变化显得尤为重

要。

基于上述思路,这本书主要旨在揭开一些生物种群动态过程的奥秘,从宏观上运用生物数学的手段,去探讨生命运动的机理,以帮助人们更好地认识生物种群,认识我们周围的世界。

本书共分五章,主要包括单种种群动态模型,多种种群相互作用动态系统模型,种群遗传模型,种群的分布格局,种群动态调查及分析技术等内容。多数内容是在前人工作的基础上总结的,个别之处采用了一些例子加以补充说明,以便读者结合自己的实际工作,灵活地应用这些方法。

在编写本书的过程中,得到了我的导师李景文教授的热心指导和鼓励,还得到了东北林业大学杨传平教授、聂绍荃教授和常健斌教授的关怀和指导,同时得到了东北林业大学出版社的鼎力支持和帮助,在此谨致衷心感谢。我的爱人王丹和女儿孙世婧在本书的写作过程中给予我极大的鞭策和鼓励,没有她们的支持,很难在短时间内完成此书。但由于作者水平有限,加之时间仓促,一定存在不足之处,敬请读者指正。

作 者

1996年12月21日

目 录

1 单种种群动态模型	(1)
1.1 种群增长模型	(1)
1.2 种群的动态描述	(10)
1.3 再生理论模型与矩阵模型	(24)
1.4 单种种群动态模型的应用	(34)
2 多种种群相互作用动态系统模型	(38)
2.1 经典种间竞争模型	(40)
2.2 种间资源竞争模型	(46)
2.3 捕食者与被捕食者之间关系模型	(51)
2.4 植物种群竞争模型	(63)
2.5 物种多样性及其测定	(66)
3 种群遗传模型	(70)
3.1 等位基因与基因型频率	(70)
3.2 基因流动与漂移	(75)
3.3 种群的数量遗传性状	(82)
3.4 选择模型	(87)
3.5 选择的生态模型	(96)
4 种群的分布格局	(101)
4.1 影响种群分布的因素	(101)
4.2 种群的密度及扩散过程	(108)
4.3 种群格局分析	(114)
5 种群动态调查及分析技术	(128)

5.1 样方法及样本大小的估算	(128)
5.2 标识重捕法	(136)
5.3 分室模型法	(160)
5.4 马尔柯夫链法	(175)
参考文献	(187)

1 单种种群动态模型

种群是指生活在一定的空间内,由属于一个物种的生物体组成的集合。种群的动态是种群生态学研究的核心内容之一,主要包括种群的数量、时间和空间的特征。种群具有群体的特征,在自然界中,分为单种种群和多种种群。

单种种群动态模型的研究多为在实验条件下的理论研究,主要指在一定条件下的种群的增长模式。本书从种群增长的过程谈起。

1.1 种群增长模型

影响种群增长的因子有内部因子和外部因子之分。内部因子主要指生殖率和死亡率;外部因子包括生物因子和非生物因子,生物因子主要指竞争者或捕食者的作用,而非生物因子主要指物理环境方面的约束,如光、水或温度等。如果这些因子都是可知的,那么,在理论上讲,预测种群增长速率就会成为可能。

1.1.1 种群增长的过程

为了解释种群增长的过程,下面检验一个只受内部因子影响的种群增长模型。假设种群的数量因出生和迁入而增长,因死亡和迁出而减少。这些因子相互作用,从一个时刻到另一个时刻,种群在数量上的变化为

$$\Delta N = N_{t+1} - N_t = B + I - D - E \quad (1.1)$$

式中: B 、 I 、 D 和 E 分别为在时间 t 到 $t+1$ 内出生、迁入、死亡

和迁出的种群数量； N_t 为在时刻 t 时种群的数量。对一个单种群来说， I 和 E 可取值为 0，这时上式变为

$$N_{t+1} - N_t = B - D \quad (1.2)$$

种群中出生和死亡的总数均为种群个体数量的函数。因而有 $B=bN_t$ 和 $D=dN_t$ ，其中： b 和 d 分别为种群的生殖率和死亡率，也就是说， b 为每一个体能生产或繁殖的新个体数， d 为在给定时限内个体死亡的概率。将上式代换，则有

$$N_{t+1} - N_t = (b - d)N_t \quad (1.3)$$

显然，如果生殖率大于死亡率，则种群数量将增加；如果死亡率大于生殖率，则种群数量减少。

例如，如果 $b=0.1$ ， $d=0.05$ ，在时刻 t 时种群的大小 $N_t=1\,000$ ，则

$$N_{t+1} - N_t = (0.1 - 0.05) \times 1\,000 = 50$$

即在下一时刻，种群将增加 50。

1.1.2 几何增长模型

种群增长的最简单的模型，就是假设种群大小的变化为一常数，而与密度无关，把这样一个种群增长模型，称之为几何增长模型。在这样的种群中，每代只繁殖一次，而母体繁殖后便死亡。这些特征对一些种群如一年生植物或单世代昆虫来说是适合的，也就是说，对每年一代的有机种群是适用的。假设每一平均个体能产生 R_0 个子代，将 R_0 定义为每一代的净置换率，于是 R_0 为

$$R_0 = \frac{N_{t+1}}{N_t} \quad (1.4)$$

或

$$N_{t+1} = R_0 N_t$$

将该式递推，第 1 代的数量为 $N_1 = R_0 N_0$ ，第 2 代的数量为 $N_2 = R_0 N_1 = R_0^2 N_0 \cdots$ ，则第 t 代的种群数量为

$$N_t = R_0^t N_0 \quad (1.5)$$

如果 R_0 大于 1, 则种群数量将会随时间增加; 反之, 如果 R_0 小于 1, 则种群数量将会随时间减少; 而当 R_0 的值为 1 时, 种群的数量将保持不变。

许多有机体一年会繁殖多次, 而有些大型脊椎动物可能一年繁殖一次, 在这种情形下, 可指定这一期间的增长率。无论是一年、一个月或是一个时间区间, 定义其固定增长率为 λ 。于是, 在时刻 $t+1$ 的种群数量可为

$$N_{t+1} = \lambda N_t \quad (1.6)$$

式中: t 表示时间单位。

当种群世代是离散的时候, 这种表示变为

$$N_{t+1} = \lambda' N_0 \quad (1.7)$$

1.1.3 指数增长模型

在一些种群中, 有机个体几乎是连续繁殖, 没有特殊的繁殖区间。在这种情形下, 种群大小的变化可用微分方程来表示

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N \quad (1.8)$$

式中: $\frac{dN}{dt}$ 表示种群数量在很短的时间间隔的变化; b 和 d 为在相同时间内每一个体的生殖率和死亡率。生殖率与死亡率可合成一个值, 即 $r = b - d$, 将 r 称为种群的内禀增长率。通过代换得

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (1.9)$$

显然, 如果 r 大于 0, 则种群数量将增加; 如果 r 小于 0, 则种群数量减少; 如果 $r = 0$, 则种群数量维持不变。

方程 (1.9) 还可有几种应用方式。两端同除以 N , 则能计算出每一个体的增长率, 这时有

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r \quad (1.10)$$

也就是说,当种群增长为指数型时, r 为每一个体的增长率。通过求解方程 (1.10), 得在时刻 t 种群个体的数量为

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (1.11)$$

通过这种表示,可计算将来种群的大小。该表达式与方程 (1.7) 有相似之处,特殊之处为 λ 被 e^r 所代替,即 $\lambda = e^r$, 或

$$r = \ln \lambda \quad (1.12)$$

指数增长模型的曲线为 J 型曲线。

1.1.4 逻辑斯谛增长模型

在几何增长和指数增长模型中,如果 R_0 或 λ 大于 1, 或 r 为正值,则种群增长将一直保持着,直到无限值。一般来说,受环境中食物、空间或其他可供资源的限制,种群数量将趋一有限值。换言之,每一个体的生殖率、死亡率将受种群密度的影响。这种限制由在特定环境条件下的资源条件来确定,称之为载容量。一定的环境条件会支持一定数量的个体,在一些简单的实验条件下,载容量直接与食物的供给条件有关。一个自然种群的载容量大小,在很大的程度上,也由一定环境条件下的资源水平所确定。

载容量可在种群数量增加而生长速率下降的种群增长模型中应用。当种群大小与载容量相等时,种群增长停止,而种群数量保持不变。如果用 K 表示载容量,原来的指数方程可扩展为

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (1.13)$$

括号内的项称为逻辑斯谛项。当 N 大于 K 时,该项为负值;当 N 小于 K 时,该项为正值;而当 N 等于 K 时,该项为 0。在图形表示上,逻辑斯谛模型构成 S 型曲线,如图 1.1 所示。

分析逻辑斯谛模型,有两种途径。首先,每一个体的增长率为

$$\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} = r \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (1.14)$$

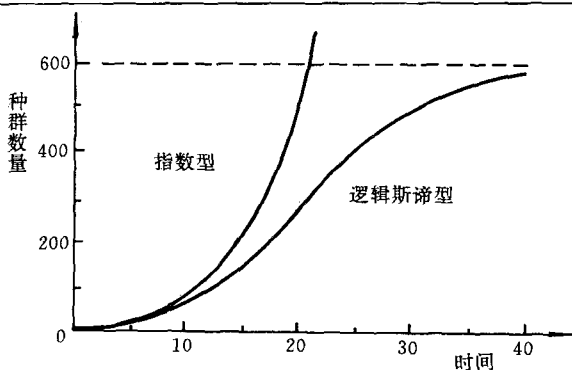


图 1.1 指数增长和逻辑斯谛增长曲线

$$N_0=10, r=0.2, K=600$$

当种群密度较低时, $\frac{1}{N} \cdot \frac{dN}{dt} \approx r$, 为指数增长型。但当种群数量 N 增加时, 个体增长率随 N 趋近于 K 而接近于 0; N 等于 K 时, 种群数量不发生变化。

其次, $\frac{dN}{dt}$ 在 $N=0$ 时最小, 在 $N=K$ 时达到最大。

对 $\frac{dN}{dt}$ 求导, 可得

$$\frac{d}{dN} \left(\frac{dN}{dt} \right) = \frac{d}{dN} \left[rN \left(\frac{K-N}{K} \right) \right]$$

令左端为 0, 得

$$0 = r - \frac{2rN}{K}$$

即

$$N = \frac{K}{2} \quad (1.15)$$

所以, 当 $N = \frac{K}{2}$ 时, 种群增长速率达到最大。

通过求解方程 (1.14), 可用逻辑斯谛方程来预测种群在不同密度条件下的增长速率。对于给定的时刻 t , 有

$$N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right)e^{-rt}} \quad (1.16)$$

式中： N_0 为初始种群大小。如设 $K=1\,000$, $N_0=100$, $r=0.1$, $t=5$, 则

$$N_t = \frac{1\,000}{1 + \left(\frac{1\,000}{100} - 1\right)e^{-0.1 \times 5}} = \frac{1\,000}{1 + 9e^{-0.5}} = 183.2$$

可以判断, 在 $t=5$ 时, 种群的增长速率还在增大。

1.1.5 种群增长模型的修改

在这些种群增长曲线的表达中, 还需加进一些假设。这些假设可以使模型更准确地反映现实的生物实体。例如, 逻辑斯谛模型的一个假设是每单位种群的增长速率随密度的增加而线性地下降。后来, 有人证明这种关系也可非线性的, 而当密度中等时, 增长速率比线性化模型预测的要低。

另一个假设就是密度对种群增长速率的作用是即时发生的, 而与过去的密度无关。然而, 在一些情形中, 在密度影响繁殖或死亡之前, 时间就已过去。例如, 当卵形成后, 孵化的数量在某程度上受食物情况的影响, 而食物在卵孵化时, 又不是一定能满足的。逻辑斯谛方程可进行适当修改, 以便在种群增长速率中允许非线性的变化, 或允许时滞的存在来考虑过去密度的影响。以下给出两种简单的修改方法, 表明这些模型能被扩展的途径。

1. 对固定种群增长率的修改

在上述讨论中, 假设确定增长速率的参数值, 如 R_0 、 λ 、 r 和 K 均为常数, 而不随时间改变。显然, 如果环境条件随时间变化, 则生殖率和死亡率将改变而引起这些参数值的变化。为弄清这些变化对种群增长的影响, 假设几何增长方程中 λ 不是常数。

假设 λ 随年度变化, 即 λ_0 和 λ_1 分别表示年度 0 和年度 1 时增

长的固定速率，从而有

$$N_1 = \lambda_0 N_0, N_2 = \lambda_1 N_1 = \lambda_0 \lambda_1 N_0$$

总的说来，在第 t 代种群的数量为

$$N_t = \lambda_0 \lambda_1 \lambda_2 \cdots \lambda_{t-1} N_0 = \prod_{i=0}^{t-1} \lambda_i N_0 \quad (1.17)$$

例如，设 $N_0=100$ ， $\lambda_0=1.2$ ， $\lambda_1=1.6$ ，那么

$$N_2 = \lambda_0 \lambda_1 N_0 = 1.2 \times 1.6 \times 100 = 192$$

或者说，两年后，将有 192 个个体。

λ 值随时间变化的种群增长也可与 λ 值保持常数一样对待，而使总的增长数量相同。例如，在上例中，将 λ 的乘积值开平方，每年的 λ 值为 $(1.2 \times 1.6)^{\frac{1}{2}} = 1.386$ 。

两年后，也能得到

$$N_2 = 1.386 \times 1.386 \times 100 = 192$$

事实上，这种方法也能扩展到通用情形，即

$$N_t = (\lambda')^t N_0 \quad (1.18)$$

式中： $\lambda' = (\prod_{i=0}^{t-1} \lambda_i)^{1/t}$ ，或 λ 值乘积的 t 次方根，与算术平均值相对应，我们称 λ' 是 t 个 λ 值的几何平均数。

2. 最小临界种群密度

在种群增长方程中，若假设在种群数量最小时，则每单位增长速率最大。事实上，在种群数量很低时，一些物种在数量上会下降而变为濒危物种。原因在于，一些有机体必须保持一个种群的最低数量限，才能有效地找到配偶或避免被捕食。这些因素，在具有社会结构的有机体中也许会更主要，以增加交配的成功率和生存率。

为了修改种群增长模型，考虑最小临界种群密度，在逻辑斯谛模型中加此一项，引入参数 M ，表示种群增长中的最小种群数量。于是方程变为