



现代自然科学普及丛书



种群的科学管理 与数学模型

——动物的盛衰兴亡

Q145
SRY

孙儒泳 编著

上海科学技术出版社

117326

现代自然科学普及丛书·

种群的科学管理与数学模型

——动物的盛衰兴亡

孙儒泳 编著

上海科学出版社

内 容 提 要

种群的动态规律是科学地利用生物资源和进行有害生物防治的理论基础。在近代种群动态理论研究和种群科学管理应用方面,数学模型已得到广泛应用。本书较系统而扼要地介绍了这方面的主要成就。首先是从人口爆炸、种群波动等种群动态的种种表现入手,进而简述分析种群动态的方法,然后详细地叙述在种群动态理论研究、资源种群管理和有害生物防治方面的主要数学模型,并对有关种群调节机制的各种学说作了深入讨论。

本书概念明确,联系实际,文字简练,通俗易懂,可供具有中等文化水平的广大农业、渔业、植保、林业、卫生防疫、自然保护等工作人员阅读,同时也是从事生态学、动物学、农业昆虫学、水产资源等教学和科研人员的有用参考书籍。

现代自然科学普及丛书

种群的科学管理与数学模型

——动物的盛衰兴亡

孙儒泳 编著

上海科学技术出版社出版

(上海瑞金二路450号)

本书在上海发行所发行 上海群众印刷厂印刷

开本 787×1092 1/32 印张 6.875 字数 150,000

1985年8月第1版 1985年8月第1次印刷

印数: 1—3,000

统一书号: 13119·1164

定价: 1.95元

目 录

引言	1
第一章 什么是种群生态学	7
一、人口爆炸	7
二、种群爆炸	13
三、种群的波动	23
四、种群生态学	34
第二章 怎样分析种群动态——种群统计学	36
一、动物种群数量的统计方法	36
二、出生率和死亡率	40
三、期望寿命	44
四、年龄和性别	50
第三章 研究种群动态的工具——数学模型	57
一、模型的价值	57
二、种群增长的潜力——J型增长	68
三、环境和拥挤效应——S型增长	79
四、更复杂的波动	94
第四章 资源种群的科学管理与数学模型	105
一、什么是最大持续产量	105
二、怎样确定最大持续产量(一):逻辑斯谛模型	110
三、怎样确定最大持续产量(二):补充群体模型	125
四、怎样确定最大持续产量(三):补充量与亲体量的关系	131
五、资源种群管理的其他模型	138
第五章 有害动物的防治与数学模型	153
一、消灭种群问题	153

二、控制数量问题	161
三、预测预报问题	168
第六章 种群的调节	175
一、早期的种群调节学说	175
二、生物学派	177
三、气候学派	181
四、食物因素	188
五、行为调节学说	194
六、内分泌调节学说	203
七、遗传调节学说	207



引 言

各种生物的数量时而盛发,时而衰落,有的兴隆,有的灭绝,有时还会大暴发(或叫种群爆炸)。有关生物种群爆炸的记载不少,无论是微生物、植物和动物都有报道。

十四世纪欧洲“黑死病”大流行,夺走二千五百万人的生命,约占当时欧洲人口的四分之一,其罪魁祸首是一种微小的、肉眼看不见的鼠疫细菌,而老鼠和跳蚤的大发生是鼠疫菌传播的条件。第一次世界大战后,从西线开始的、由病毒引起的流行性感胃波及全世界,估计夺走了一亿人的生命,连遥远的拉布拉多的爱斯基摩人也未曾得免。霸王树是原产南美的仙人掌,有数百种,其中 26 种引入澳洲作为公园绿化树。谁知由于繁殖迅速,有一种霸王树(*Opuntia stricta*)曾一度在澳洲造成严重危害。从 1880 年始,只有二十年时间就占去六千余万亩可耕地,到 1925 年发展到三亿六千余万亩。蔓延所及地区有时达一半面积完全为霸王树所覆盖,大部分生长茂密,高达 3~6 尺,连行人都难于通过。后来从南美阿根廷引进一种昆虫(*Cactoblastica cactorum*),才逐渐将霸王树的危害控制住。蝗虫的大发生,自古以来就有,早在《圣经》中也有记载。中国古书对蝗灾的描述是“遮天蔽日”、“赤地千里”、“寸草不留”、“饿殍载道”。英国生态学家埃尔顿概述过鼠灾史。欧亚和美洲大陆北部的冻原地带,旅鼠时而出现大暴发,鼠数量从上升到高峰,然后下降到低落,引成四步型式的周期性波动,每经 3~4 年就出现一次大发生。大发生时,遍地皆鼠,数

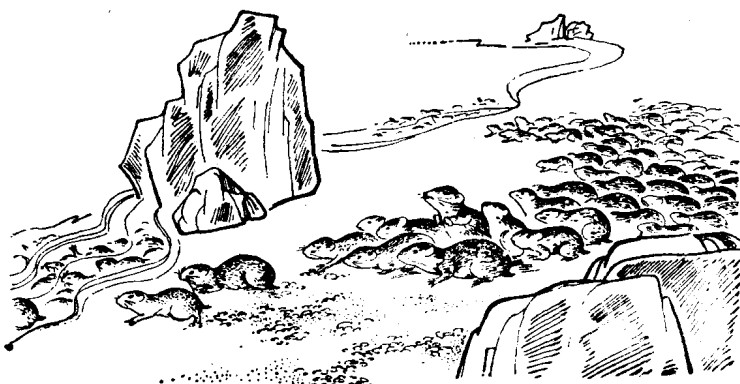


图 1 旅鼠大暴发,造成“集体投海自杀”

量大得惊人,甚至成群结队,过街穿村,狗猫不费吹灰之力就可捕杀许多,有时大批奔向大海“集体自杀”。

螟虫、粘虫、松毛虫……,许多农林害虫,与人类争夺粮食、棉花、水果、木材,其数量和危害时高时低,变化不断。苍蝇与细菌,蚊子与疟原虫,血吸虫与钉螺……许多危害人、畜健康的生物,同样时起时落,变化不停。有益生物的资源量同样有变化,近百年来,由于人类无计划滥用,不少有益生物面临灭绝边缘。

无论是动物或是植物,还有人类,其数量总是处于不断的变化之中。从十七世纪中叶以来,世界总人口象几何级数一样的增加。从1650年的五亿到目前的四十多亿,并且增加的绝对数一年比一年大。如果按此速率增加下去,估计到2000年将达到七十多亿,每隔三十到四十年就要翻一倍。中国人口从明万历年间(公元1573~1620年)以来,同样遇到几何级数一样的增加,从六千万到目前的十亿多。人们担心,世界未来的

人口能无限制地长期增加下去吗？如果不加控制，会出现人口爆炸吗？这是关系到每一个人的命运问题。生物种群时盛时衰、时兴时亡，这里多，那里少，甚至大发生、大爆炸的动态现象，概括地称为种群动态，而研究种群动态的学问，就叫做种群生态学，它是生态学的一个重要分支。

生态学是研究生物与环境之间相互关系的科学。自然界中的每一种生物都需要有一定的生活条件，环境条件合适，生物就能生存或繁盛起来，反之，环境条件不合适，生物就衰落甚至灭亡。环境是指生物（包括人类）周围的一切，它不仅包括光、温度、氧气、营养物质等非生物因素，也包括同种或异种生物的所谓生物因素。例如宿主就是寄生物的环境，被食者生物又是捕食者生物的环境。生态学 (ecology) 这个名词，最初是由德国的科学家赫格尔于 1869 年提出来的，从词的含义上讲，是有关生物栖息场所的科学。虽然生态学这个名词的产生已有百余年历史，但是从真正的近代生态学内容来看，只是在近五、六十年来才取得迅速发展。尤其是从六十年代以来，由于工业技术的飞速发展，农药化肥的大量使用，核武器试验和核能的广泛使用，带来严重的环境污染，破坏了环境的生态平衡；更由于世界人口的迅速增长，自然资源的破坏与枯竭，土地的无计划使用，迅速改变着人类本身生存的周围环境，造成对人类未来生活的威胁。因此，生态学就成为当前国际上发展最快、最富有生命力的学科之一。在不少发达国家中，生态学的基本概念和原理已普及到家喻户晓，“生态学观点”、“生态危机”、“生态平衡失调”、“生态战争”等已成为日常的生活用语。

现代的自然科学，向着微观和宏观两个方向发展，生物科学的研究对象，可以粗略地分为下列等级：

分子—细胞—器官系统—有机体—种群

—群落和生态系统

生态学主要研究有机体个体水平以上的等级。生态学包括个体生态学、种群生态学、群落与生态系统生态学三个水平。从生态学的发展趋势来讲,研究对象越来越大,从个体生态学发展到种群生态学,再到生态系统生态学,它基本上是宏观的生物学,其中又以种群生态学为三个研究水平的核心。

种群生态学是本世纪三十到五十年代动物生态学研究的核心问题。有些学者甚至将动物生态学定义为研究动物的数量与分布,即种群动态的科学。虽然六十年代以后,生态学的研究重心逐渐转到生态系统方面,但是因为种群生态学是生态系统研究的基础,所以目前大多数动物生态学工作者,还是以种群生态学研究为重点。

种群生态学的理论与人类的实践有非常紧密的联系。人类的生活离不开生物资源。生物资源属可更新资源,例如渔业、狩猎业,当人们利用种群的一部分以后,留下的能通过自我更新而恢复,从而可以反复持久地利用。但是生物资源也不是“取之不尽、用之不竭”的。人类历史上由于不科学地滥用生物资源,使其遭到严重破坏甚至毁灭,从而受到“自然惩罚”的教训是很多的。科学地利用生物资源,必需要根据自然界中资源贮存量——从种群生态学讲就是资源种群的大小或数量——的多少,它们的动态规律,以及人类利用对资源种群动态的影响的规律。从生态学来讲,这些规律就是种群的动态规律,就是种群生态学,举例说,资源的科学管理中一个重要目的就是使产量达到最大,同时又不受破坏而能持久利用,即所谓最大持续产量原理。如果考虑得更全面,如经济收益等方面,就要提出资源利用的最优方案,在这个方案下的产量

称为最适持续产量。确定最大持续产量和最适持续产量，就要以资源种群生态学理论为依据。

就人类利益而言，一方面要科学管理有益生物资源，另一方面还要科学地防治有害生物的危害。危害程度的大小，除了决定于危害的性质以外，首先应取决于这些动物的数量。因而在正确采取防治措施以前，必须要对有害动物数量作出可靠的预测预报。另外，在动物中还存在着不少人间流行病的隐患，如流行在欧亚大陆的草原和荒漠地带鼠类间的一种鼠疫，十四世纪曾波及欧洲居民，死亡二千五百万人。鼠间鼠疫的流行强度首先决定于鼠的密度。十公顷一只黄鼠（鼠疫的保存宿主）的流行病学意义可能不大，但一公顷十只黄鼠就成了严重问题。这又是一个种群生态学问题。

广义的说，人口的增减也是一个种群生态学问题。

种群生态学的理论，在生态学的发展中具有十分重要意义，几乎可称为动物生态学的中心问题。控制动物种群数量增减的动因究竟是什么？在这方面，生态学家分为两大派，一派认为是外因，一派认为是内因。两大派之中，又各有许多学说。外因学派中，有主张气候条件是决定种群数量变动的气候因子学派，有强调捕食性或寄生性天敌、疾病是调节种群数量的生物因子学派，还有主张食物条件是关键因素的。内因学派主张调节种群数量变动的机制在动物种群本身的内部。但他们所强调的重点也有不同，有的主张内分泌-生理调节，有的主张行为调节，有的主张遗传调节。各种学说意见纷纷，说明了这个学术领域的生命力和生气勃勃的局面。

近代科学有一个总的发展趋向就是各门科学的数学化。种群生态学的中心问题更是离不开“数”，所以整个生物学领域中，生态学在应用数学的理论和方法方面可以认为是领先

的，其中数学模型已成为研究生态学的最重要工具之一。世界各国的生态学家都在设法应用数学知识，去描述和解决自己所研究的生态学问题。甚至有的学者认为：生态学本质上是一门数学。打开近代生态学的著作和教科书，随处都遇到数学公式。但是许多生物学工作者，其中包括我们自己，对于生物学中大量应用数学的理论和方法感到生疏、不习惯和困难。本书的目的就是介绍种群生态学以及数学模型在种群生态学中的应用等方面的一些主要成就。我们相信，正因为自己是生物学工作者，而不是数学家，所以这本书中所介绍的有关种群生态学中数学模型的点滴知识，对于读者将会有所帮助。在编写本书的过程中，努力将每一个数学方程式，数学方程式中每一个参数和符号都说明它的生物学含义，对数学模型所描述的生物学现象和过程尽量详细地叙述清楚。由于自己的水平有限，对于数学模型在生态学中应用问题还在不断学习之中，书中的缺点和错误在所难免，希望读者批评指正。最后，感谢北京师范大学数学系汪培庄和刘来福同志为本书编写所提供的帮助。

第一章 什么是种群生态学

什么是种群？什么是种群生态学？研究种群生态学的理论和实践意义何在？这是本章要讨论的主要问题。在回答这些问题之前，先谈谈大家熟悉的人口问题。

一、人口爆炸

地球的表面积很大，可以容纳很多亿人口，但是有没有一定限度呢？现代科学家把地球比喻为环绕太阳运行的一个太空舱。真正的太空舱内的空间是有限的，只能容纳少数人，所带的食物有限，克服污染的能力也有限。从生态学观点看来，宇航用的太空舱，养鱼的池塘，种作物的农田，还有整个地球表面有生物栖息的生物圈等等，都不过是生物与非生物有机地结合的、不断地进行物质循环和能量流转的统一体，称为生态系统。任何生态系统，包括地球在内，它的生产力是有一定限度的。地球上的人口如果继续不停地增加，总有一天人类会膨胀到布满地球，超过地球所能容纳的最大限度。人类赖以生存的资源可能枯竭，粮食不够吃，空间不够用，污染使环境破坏，……。许多人为人口膨胀问题而担心，尤其是研究环境与人类关系的生态学者，更为防止“人口爆炸”而大声疾呼，以使世人有所警惕。

从人类的历史来说，世界人口较大的增长出现过三次。第一次是在人类祖先刚从灵长类进化为人的时代。由于直立，

后足行走,使用和制造工具,语言和思维的萌芽等,人类由单独或成小群栖居的灵长类祖先,进化为开阔平原上过集居生活的原始人类。岩洞或其他永久性的隐蔽所,使人类受猛兽侵害的机会大大减少,对不良气候条件的适应能力提高。火的使用标志着人类开始熟食,那些继续威胁其他兽类的疾病和寄生虫,对人类的感染机会减少了;人也可以用火将野兽赶到悬崖和沼泽地进行猎杀,效率大为提高。制造的工具和武器,虽然是很简单的,如投掷的棍棒,但也能帮助人在安全距离内射杀那时候的猛兽。人的生存能力提高,死亡率降低,于是形成第一次人口增长。

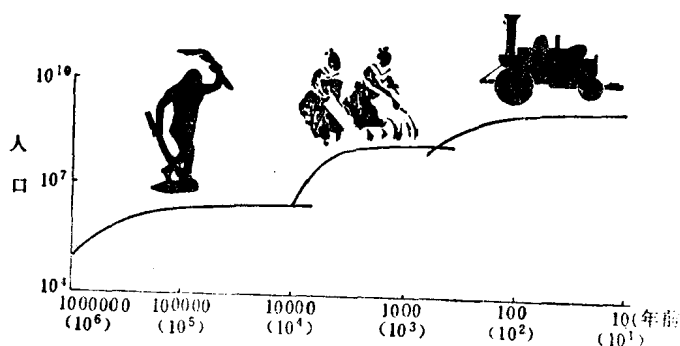


图 1-1 地球上人口的三次大增长

第二次人口增长大约在 8000 年前,发生在人类由渔猎和游牧生活为主的生活方式转变为定居的农业社会时期。人类开始种植和饲养家畜,生活水准提高,并使每人的劳动所得平均能养活更多的人。由于定居,就有可能贮存食物、预防干旱和食品欠缺,人的死亡率明显下降,出生率上升,所以农业革命引起第二次人口增长。这两次增长都是根据人类发展的历

史进行估计的。

第三次人口增长开始于 17 世纪中叶,一般认为在文艺复兴以后。由于科学和医学的进展,社会改革和工业发展,人口死亡率显著下降。这次增长的规模最大,至今还在继续之中。据估计,1492 年哥伦布发现美洲新大陆时,地球上约有 2.5 亿人口,经过 1.5 世纪以后,即 1650 年增加了一倍,约为 5 亿人口。从 1800 年以后有比较准确的人口数字,1800 年为 8.5 亿,1900 年约为 16 亿,这样,人口大约由 150 年增加一倍而成为 100 年增加一倍。以后人口的增长速率更快了,从 1930 年到 1975 年,只经过 45 年时间,由 20 亿增加到 40 亿。根据联合国人口统计局 1977 年的估计,世界人口大约是 43 亿。

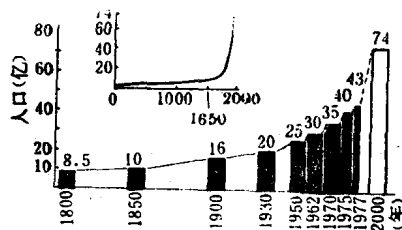


图 1-2 从公元 1~2000 年世界人口的增长情况,
其中 2000 年为预测人口数

人口增长速率是日益加快,例如从人口每增加 10 亿所化的年限来看:

从 10~20 亿——1850~1925 年,即 75 年

从 20~30 亿——1925~1962 年,即 37 年

从 30~40 亿——1962~1975 年,即 13 年

预计:从 40~50 亿——1975~1985 年,即 10 年

从 50~60 亿——1985~1993 年,即 8 年

从人口加倍的时间来说,期限日益缩短:

从 7.5 亿~16 亿——1750~1900 年,即 150 年

从 16 亿~33 亿——1900~1965 年,即 65 年

预计:从 33 亿~70 亿——1965~2000 年,即 35 年

人口的增长率通常以百分率或千分率来表示。现今全世界人口的平均增长率大约是 1.9%，世界人口如果按平均年增长率 2% 继续增加下去，那么只要 34.7 年，人口就要加倍。按 1977 年世界人口 43 亿计，到公元 2012 年就会达到 86 亿左右。这样的人口如果排成队，长约 400 万公里，可以绕赤道 100 圈，或等于从地球到月球来回四次的路程。这样迅速的增长会给人类带来多大的社会和经济负担呀！

我国的人口统计在很早就有了，根据《史记》的记载，在“禹平水土，还为九州”以后，就已经有了人口和土地数字的资料。《周礼》中“司寇刑官之职”所属的有“司民”的官职，这就是掌握民数之官，自此以后，历代都有设施。但是那时候掌握民数的目的，在于征收赋税和分配劳役，因此户口常常有隐匿的现象，登记的数字远较实际的为少。直到康熙五十二年(1713 年)以后，人口统计资料逐渐积累，可靠性也比较高了，计算的增长速率才有意义。据历史记载，公元 1~1600 年之间，人口大约变动在 4 千万~6 千万之间。1600 年以后，人口增长速度加快了，这与世界人口的第三次增长时期是一致的，

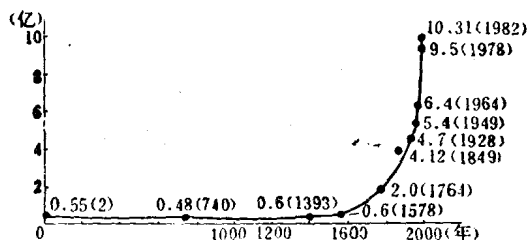


图 1-3 公元 2~1978 年来中国人口的增长

人口按指数增长的趋势与世界人口增长情况也是一致的。从增加的数值来说, 1578 年到 1764 年的 186 年间, 增加 1.6 亿; 1764 年到 1928 年的 164 年间增加 2.7 亿, 比上一时期多 60%; 而解放以来的 33 年(1949~1982)间增加 4.91 亿。如以解放后 28 年的增长为例, 平均年增长率为 1.96%。如果按此增长率继续增加, 人口加倍时间约为 35 年。这就是说, 如果我们不加任何控制, 那么到 2013 年, 我国人口将接近 20 亿。

世界和我国人口增长的情况, 都说明如果人口按这种指数增长继续增加下去, 那么总有一天地球会难以供养这么多大量人口的生活。地球上陆地总面积是 1.35 亿平方公里, 按 1975 年世界总人口 40 亿分配, 平均每平方公里约 30 人。如果世界人口按目前 2% 增长率继续增加, 那么 35 年后每平方公里就有 60 人, 再过 35 年, 每平方公里是 120 人。如此推算下去, 大约在 500 年以后, 地球表面每平方米就有一个人。地球的空间是有限的, 地球能提供的粮食、物资也不是永无止境的。人类决不可能肩靠肩地生活, 平均每人一平方米的地面, 是不足以供人吃、穿、住所需的, 更谈不上学习、文娱、游览等其他生活需要了。随着人口的增长, 粮食、商品、物资、能源、土地、学校、医院……整个国民经济都要按比例增加。大约在地球上人口还没有增加到每人一平方米以前, 自然资源已经枯竭, 废物堆积如山、环境严重污染, 更

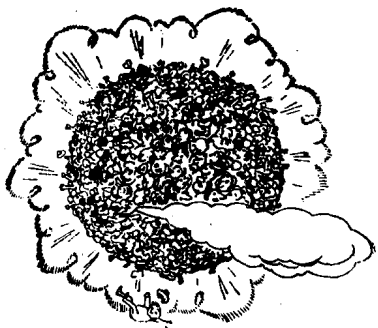


图 1-4 人口爆炸

不用说由此引起的社会动荡了。因此，人口爆炸问题与当前世界上许多重大问题，诸如粮食、能源、环境、自然资源等问题都有密切联系。

1972年出版的《增长的极限》一书，引起了国际上的大争论。这本书报道了美国麻省理工学院应用现代控制论和计算机模型研究“人类的境遇”问题的结果，这个结果（见图1-5）主要说明20世纪以来世界人口、工业产量和食物的增长是不可能长期持续的。计算机模型是以1960年~1970年世界的人口、食物、资源、污染和工业增长的变化数值为依据，认为如果统治世界的各种物理的、经济的和社会的关系没有重大改变，

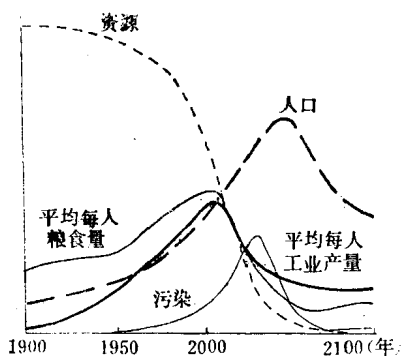


图 1-5 人口增长、自然资源与
环境污染的世界模型

那么最后必将导致人口因食物减少和医疗服务欠缺而受灾变性的下降。模型还表明，只控制其中一个或两个因素，对于阻止人口灾变性下降是无用的。除非控制所有因素，包括人口增长、污染、资源消耗和工业投资，否则就不能避免灾变。虽然这些结论并不是什么新东西，但由

于这个研究是由麻省理工学院通过计算机模型预测的，其发起人是由一些有影响的科学家、工业家和政治家所组成的罗马俱乐部，提出的结论非常直截了当，因此引起了国际舆论的普遍重视和争论。

广义的说，人也是生物的一个物种，生物的种群动态，也包括着人口的动态问题。下面我们谈一谈生物有没有类似的