

一个新的种群增长数学模型——对经典的 logistic 方程和指数方程的扩充*

崔启武** G. Lawson***

一、引言

最简单的种群数学模型是众所周知的指数方程:

$$\frac{dX}{dt} = \mu_e X \quad (1a)$$

为了今后讨论方便, 现写出其积分形式:

$$\ln \frac{X_2}{X_1} = \mu_e (t_2 - t_1) \quad (1b)$$

此处, t, t_1, t_2 为时间, X, X_1, X_2 分别为相应时间的种群密度; μ_e 为增殖速度参数, 单位为 (时间⁻¹)

但是指数增殖只能维持一个有限时段。随着群体增大, 资源要被消耗, 增殖受到限制。考虑到此, 另一个著名的 *logistic* 方程常被采用:

$$\frac{dX}{dt} = \mu_L \times \left(1 - \frac{X}{X_m}\right) \quad (2c)$$

这里, X_m 是环境所许可的种群最大密度; μ_L 为增殖速度参数 (时间⁻¹), 公式 (2a) 的积分形式为:

$$\ln \frac{X_2}{X_1} - \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1} = \mu_L (t_2 - t_1) \quad (2d)$$

虽然 *logistic* 方程已被广泛应用, 并成为很多较复杂的种群模型的基础, 但是它的假设过于简单, 如:

1. 方程 (2a) 并非出自生物个体再生或营养供应的某种知识, 它不过是对于资源限制进行的一种最简单的数学表述。在生态学中 (也在其他科学中), 非常注意区别模型的不同类型: 是原理机制的说明模型, 还是简单的观测关系的经验方程? (2a) 式大体上属于后一类型, 故常常受到批评 (Pielou, 1969; Smith, 1974), 一般说来, 限制只是在种群密度达到相当大时才发生, 而且随着种群密度的进一步增加, 限制影响可能急剧增加, 而这种关系是非线性的。

* 本文中的一部分内容发表于 *Journal of Theoretical Biology*. (基础模型部分)。

** 中国科学院林业土壤所。

*** Institute of Terrestrial Ecology, Grange-over-Sands, Cumbria, U. K. LA11 6JU.

2. 气候因素(如水分、热量等)对种群增殖的限制,是与营养条件对种群增殖的限制不一样的。在 logistic 方程中,企图将二者合并于一个参数 X_m (称容纳量)中,比较勉强〔该方程中第二个参数 μ_L 称为内禀增长率 (intrinsic rate),意即与环境无关〕。特别是种群增殖的季节变化,与种群的大小并无直接联系,而用关系式 $(1 - \frac{X}{X_m})$ 来描述这种季节影响,是很难令人满意的。作者认为,似乎是增殖速度参数 μ_L 比起容纳量 X_m 来,对气候因素的反应更敏感,因此应该在这个参数中考虑其他非营养供应的限制关系。此外,随着年龄的增加,一部分种群将衰老,增殖速度将有所下降。因此, μ_L 应该是种性、种群的年龄以及非营养限制等因素的一个复杂的函数,最好不应称其为内禀增长率。

我们希望引导出一个新的种群数学模型,它包含上述种种考虑,而且在特定条件下,它又可转化为与某些观测事实在一定程度上相吻合的、经典的指数方程和 logistic 方程;而在一般条件下,它能拟合与这两个经典方程不一致的各种资料。可以把这个新模型视为两个经典方程的一个扩充。

二、具有三个参数的种群模型

1. 基础模型的推导

先讨论种群增殖的一种最简单情形:生长在发酵罐中的微生物种群。作为类似,我们从化学动力学中的吸附理论开始。

考虑溶液中的物质 S (具有浓度 C) 吸附于另一种物质的表面。吸附物质单位面积上已有一部分(σ)为 S 物质所吸附, $(1 - \sigma)$ 为尚未吸附的面积。在自由和吸附的分子间存在一种动力平衡(称Langmuir isotherm), (Hinshelwood, 1947)

$$K' C(1 - \sigma) = K'' \sigma \quad (3a)$$

此处 K' 和 K'' 为常数。

此式左边表示 S 物质向表面的沉淀速度正比于未吸附的表面积 $(1 - \sigma)$ 和溶液中的物质浓度(C);右边表示 S 物质离开表面(相反的过程)的速度正比于表面上已吸附的物质密度 σ 。整理后得:

$$\sigma = \frac{qC}{1 + qC} = \frac{C}{K + C} \quad (3b)$$

此处 $K = \frac{1}{b} = \frac{K''}{K'}$ 为一常数,单位为浓度。

如果吸附的分子进行某种生化转化,其转化的“速率”与此表面上的分子密度成正比,则有:

$$\text{“速率”} = \frac{K_1 C}{K + C} \quad (3c)$$

此处 K_1 仍为常数。

(3c)式是Michaelis-Menten方程的一种形式。此方程已成功地应用于酶动力学和微生物菌体的工业发酵中。以后者为例,公式(3c)在通常的文献中写为:

$$\frac{1}{X} \frac{dX}{dt} = \frac{\mu_m C}{K + C} \quad (4)$$

此式中的比生长速度 $\left(\frac{1}{X} \frac{dX}{dt}\right)$ 即相当于(3c)式中的转化“速率”; C 为限制底物的浓度; μ_m 是营养供应充分时的最大比增殖速度相当于(3c)式中的 K_1 ; K 称之为 Michaelis-Menten 常数, 其值等于比增殖速度 $\left(\frac{1}{X} \frac{dX}{dt}\right)$ 为其最大值(μ_m)一半时的限制底物浓度, 这个常数反映了菌种对限制底物的“亲合”性质。

如以 S 表示单位罐体内已被微生物吸收了的营养物质, S' 表示单位罐体内尚未被吸收的营养物质[S' 即公式(4)中的 C ——发酵罐中营养物浓度]。单位罐体内营养物的总量 S_m 可以认为在转化过程中是不变的, 即 $S + S' = S_m = \text{常数}$ 。 S_m 包括已被菌体吸收和尚存留在溶液中的全部营养物质。

利用一个无量纲的转换系数(收率 α), 可以将营养物质 S 和 S_m 分别表示为相应的菌体浓度 X 及 X_m , 即:

$$X = S/\alpha, \quad X_m = S_m/\alpha$$

换句话说, S 克营养物质已经转化成 X 克菌体, S_m 克营养物质能够转化为 X_m 克菌体——即罐中营养条件所许可的最大菌体浓度, 相当于 logistic 方程中的容纳量。这样一来, 公式(4)将演变为:

$$\begin{aligned} \frac{1}{X} \frac{dX}{dt} &= \frac{\mu_m S'}{K + S'} = \frac{\mu_m (S_m - S)}{K + (S_m - S)} = \frac{\mu_m (X_m - X)}{\frac{K}{\alpha} + X_m X} \\ &= \frac{\mu_m (X_m - X)}{X_m' - X} = \frac{\mu_c (1 - X/X_m')}{1 - X/X_m'} \end{aligned} \quad (5a)$$

此处, $X_m' = K/\alpha + X_m = (K + S_m)/\alpha$, 其生物学意义将在第三节讨论; $\mu_c = \mu_m X_m/X_m'$

引进了第三个参数 X_m' 的方程(5a)能够合理的解释种群的比增殖速度 $\left(\frac{1}{X} \frac{dX}{dt}\right)$ 与营养物的效率(可用 $1 - \frac{X}{X_m}$ 表示之)之间的关系。这种关系是一种非线性的, 如表 1 和图 1 所示, 依 X_m/X_m' 的比值不同, 可在一个相当大的范围变动。

公式(5a)在两种极端情况下将是:

(1) 当 $X_m = X_m'$ 时, 公式(5a)化为:

$$\frac{1}{X} \frac{dX}{dt} = \mu_c,$$

此即著名的指数方程(1a) (当 $\mu_c = \mu_c$ 时);

(2) 当 $X_m' \gg X_m$ 时, 公式(5a)化为:

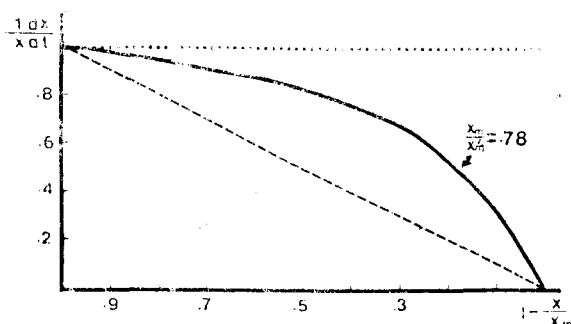
$$\frac{1}{X} \frac{dX}{dt} = \mu_c \left(1 - \frac{X}{X_m}\right)$$

此即著名的 logistic 方程(2a) (当 $\mu_c = \mu_L$ 时)。

因此公式(5a)是这两个著名方程的一种扩充。

表 1 种群增殖的比速度 $\left(\frac{1}{X} \frac{dX}{dt}\right)$ 对营养有效性 $\left(1 - \frac{X}{X_m}\right)$ 的依赖关系

$1 - X/X_m$	dX/Xdt (公式1a)	dX/Xdt (公式5a)											dX/Xdt (公式2a)
		$X_m/X_m'=1.0$	0.9	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4	0.3	0.2	0.1	0.0	
1.0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
0.9	1	1	.99	.98	.97	.96	.95	.94	.93	.92	.91	.90	.9
0.8	1	1	.98	.95	.93	.91	.89	.87	.85	.83	.82	.80	.8
0.7	1	1	.96	.92	.89	.85	.82	.80	.77	.74	.72	.70	.7
0.6	1	1	.94	.88	.83	.79	.75	.71	.68	.65	.63	.60	.6
0.5	1	1	.92	.83	.77	.71	.67	.63	.59	.56	.53	.50	.5
0.4	1	1	.88	.77	.69	.63	.57	.53	.49	.45	.43	.40	.4
0.3	1	1	.83	.68	.59	.52	.46	.42	.33	.35	.32	.30	.3
0.2	1	1	.73	.56	.45	.33	.33	.29	.26	.24	.22	.20	.2
0.1	1	1	.55	.36	.27	.22	.18	.16	.14	.12	.11	.10	.1
0.0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

图 1 种群增殖的比速度 $\left(\frac{1}{X} \frac{dX}{dt}\right)$ 对营养有效性 $\left(1 - \frac{X}{X_m}\right)$ 的依赖关系

.....指数方程 ----logistic方程 ——新模型

对公式 (5a), 求积分得

$$\ln \frac{X_2}{X_1} - \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1} + \frac{X_m}{X_m'} \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1} = \mu_c(t_2 - t_1) \quad (5b)$$

从这个积分公式, 更易看出三个公式的联系。(5b)式中左边第一项即为“指数型”, 第一第二项一起表示“logistic型”。其第三项包含一个新参数 X_m' , 这是新方程特殊的地方。

2. 一般条件下, 种群模型的扩展形式

公式 (5a)、(5b) 是以化学动力学中的吸附理论为基础, 将细胞表面上的“吸附过程”类比微生物菌体对罐中营养物质的“吸收过程”, 而推导出来的。它只适应于在工业发酵中微生物种群在罐中的生长。对于生长在自然环境中的其他种群, 如果是在一个封闭的系统内, 考虑没有营养物质的净输出, (5a)、(5b) 式或可仍然能够表示种群增殖与其环境中营养物质供应的关系。但显然, 在这时, 生长速度参数 μ_c 将是一个受其他非营养物质因素所制约的一个函数。此外, 还应该考虑到种群中个体的死亡, 因而一般地, 公式 (5a) 应扩展为下述形式:

$$\frac{1}{X} \frac{dX}{dt} = \mu_c(p) \frac{1 - X/X_m}{1 - X/X_m'} - D(t) \quad (6a)$$

此处, p 指除营养物以外的其他限制因素, 主要是气候因素; $D(t)$ 为死亡速度参数, 一般说来, 是时间的一个函数。

从公式 (6a), 我们很易于求出当考虑死亡速度参数 $D(t)$ 时, 种群所能达到的最大密度, 即当 $\frac{dX}{dt} = 0$ 时的 X 值,

$$X \Big|_{\frac{dX}{dt}=0} = X_m^* = X_m \frac{1 - D(t)/\mu_c(p)}{1 - D(t)X_m/\mu_c(p)X_m'} \quad (6b)$$

显然, 在一般情况下, X_m^* 将小于容纳量 X_m 。 X_m^* 与 X_m 的关系如图 2 所示。

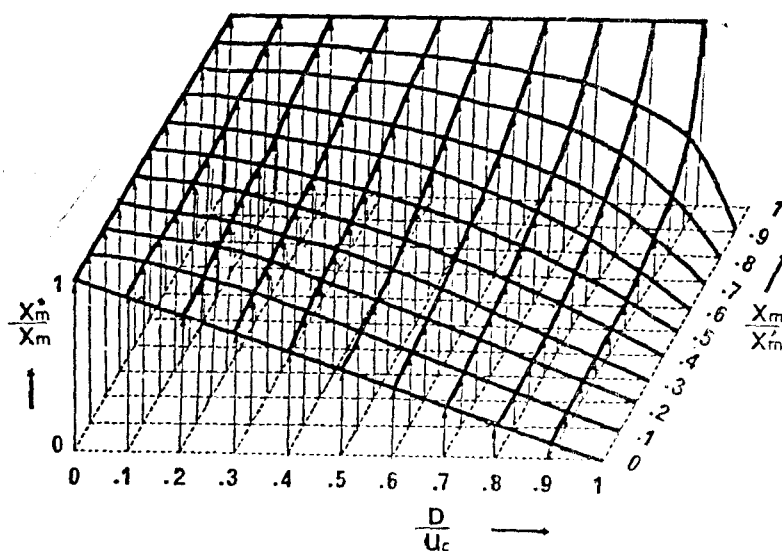


图 2 种群最大密度(X_m^*)与容纳量(X_m)的关系 (新模型)

这种关系可以找到旁证。如若干人工经营的森林群落 (其砍伐森林的速率, 相当于使公式 6b 式中的 $D(t)$ ——死亡速率参数加大) 其所能维持的最大蓄积量要低于自然森林群落的最大蓄积量 (自然群落中 $D(t)$ 小)。另外在微生物工业发酵中, 也发现能在连续培养中维持的平衡菌体浓度是依赖于所采用的稀释速率 (D) 的。公式 (6b) 还说明, 当 X_m/X_m' 愈接近 1 时, X_m^* 将愈接近 X_m , 故如果想得到较高的种群密度, 在人工经营的群落中, 应该选择其 X_m/X_m' 值较大的种, 这一点也许在应用种群生态学上具有潜在的意义。

利用公式 (6b), 我们可以求得种群模型的扩展形式为:

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= \frac{X_m'}{X_m} \mu_c(p) \times \left(\frac{X_m - X}{X_m' - X} - \frac{D(t) X_m}{\mu_c(p) X_m'} \right) \\ &= \frac{X_m'}{X_m} \mu_c(p) \times \frac{X_m(1 - D(t)/\mu_c(p)) - X(1 - D(t)X_m/\mu_c(p)X_m')}{X_m' - X} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{X_m'}{X_m^*} \mu_c(p) \times \frac{X_m^* - X}{X_m' - X} \left(1 - \frac{D(t) X_m}{\mu_c(p) X_m'} \right) \\
&= \frac{X_m'}{X_m^*} \mu_c(p) \times \left(1 - \frac{D(t)}{\mu_c(p)} \right) \frac{X_m^* - X}{X_m' - X} \\
&= \mu_c^*(p) \times \frac{1 - X/X_m^*}{1 - X/X_m'} \quad (7a)
\end{aligned}$$

此处 $\mu_c^*(p) = \mu_c(p) - D(t)$, 是一个新的增殖速度参数, 单位为 (时间⁻¹)。

十分有趣的是, (7a) 式在形式上完全与基础模型 (5a) 一致。二者只是在增殖速度参数 ($\mu_c(p)$ 改为 $\mu_c^*(p)$) 和最大种群密度 (X_m 改为 X_m^*) 的数值上呈现差异。因此, 在后文中, 我们将这两个公式一起进行考虑, 只是在用到扩展形式时, 改变这两个参数的数值。

三、新模型的行为及其参数的生物学意义

1. 基础模型的行为

为了讨论种群新模型与指数方程及 *logistic* 方程的异同点, 可先假设这三个模型所模拟的种群密度 N, X_1 (设为 $0.1X$) 增殖到 X_2 (设为 $0.9X_m$) (因在指数方程中无 X_m , 可设 $X_2/X_1 = 9$) 所需的时间相同, 均为 Δt_0 (即 $t_2 - t_1 = \Delta t_0$)。则由公式 (1b), (2b) 和 (5b) 可分别得到:

$$\ln 9 = \mu_e \Delta t_0$$

$$\ln 9 - \ln \frac{1}{9} = \mu_L \Delta t_0$$

$$\ln 9 - \ln \frac{1}{9} + \frac{X_m}{X_m'} \ln \frac{1}{9} = \mu_c \Delta t_0$$

或

$$\mu_e = 2.2 / \Delta t_0 \quad (8a)$$

$$\mu_L = 4.4 / \Delta t_0 \quad (8b)$$

$$\mu_c = 2.2 \left(2 - \frac{X_m}{X_m'} \right) / \Delta t_0 \quad (8c)$$

每个方程有不同的增殖速度参数, 但是新模型中的 μ_c 的数值介于 μ_e (用于指数方程) 和 μ_L (用于 *logistic* 方程) 之间, 且依 X_m/X_m' 比值之不同而变化于一个相当广泛的范围内 (表 2)。

表 2 在一个相等的时段 (Δt_0) 内种群密度从 $0.1X_m$ 增殖到 $0.9X_m$ 所需要的速度参数 (取 $\Delta t_0 = 2.2$)

μ_e	μ_c (新模型)												μ_L
(指数方程)	$X_m/X_m'=1.0$	0.9	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4	0.3	0.2	0.1	0.0	(logistic 方程)	
1	1	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	2.0	2	

将 μ_e, μ_L, μ_c 的数值代入到公式 (1b), (2a), (5a) 中, 分别得到:

$$\frac{dX}{dt} = 2.2X/t \quad (9a)$$

$$\frac{dX}{dt} = 4.4X \left(1 - \frac{X}{X_m}\right) / \Delta t_0 \quad (9b)$$

$$\frac{td}{Xd} = 2.2X \left(2 - \frac{X_m}{X_m'}\right) \left(1 - \frac{X}{X_m}\right) / 1 - \frac{X}{X_m'} \Delta t_0 \quad (9c)$$

以种群的增殖速度 $\left(\frac{dX}{dt}\right)$ 对种群密度(取相对值 X/X_m)作图,可说明三个方程的关系及 X_m/X_m' 比值对新模型行为的影响(图3)。

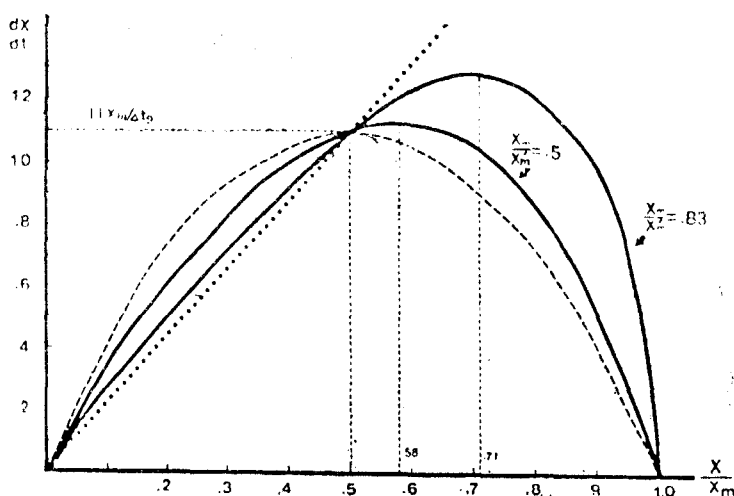


图3 三种模型所表示的种群增殖的速度分布规律(设 $X_m/\Delta t_0=1$)

·····指数方程 ----logistic方程 ——新模型

注意到,在 logistic 方程中,当种群密度为容纳量的一半时,增殖速度达最大,而且增殖速度分布曲线以此点为对称;而在新模型中,最大增殖速度不在 $X = 0.5X_m$ 处,增殖速度分布曲线也不对称。

新模型曲线顶点的位置可由对方程(5a)求微商并令其为0而得到:(即求 $\frac{dX}{dt}$ 的极大值)

$$\frac{X_n}{X_m} = \frac{X_m'}{X_m} - \sqrt{\left(\frac{X_m'}{X_m}\right)^2 - \frac{X_m'}{X_m}} \quad (10a)$$

或

$$\frac{X_n}{X_m'} = 1 - \sqrt{1 - \frac{X_m}{X_m'}} \quad (10b)$$

此处, X_n 为速度分布曲线的顶点或积分曲线的拐点坐标。

将 X_n 代回(9b)和(9c)中,对于不同的 X_m/X_m' 比值,可求出最大增殖速度 $\left(\frac{dX}{dt}\right)_m$ 的值及其发生时的相对种群密度 $\left(\frac{X_n}{X_m}\right)$ 。表3表示了这种关系(取 $X_m/\Delta t_0=1$)。

表 3 资源利用效率参数 (X_m/X_m') 对种群增殖的最大速度 ($\frac{dX}{dt}$)_m 及其所发生的位置 ($\frac{X_n}{X_m}$) 的影响 (取 $X_m/\Delta t_0=1$)

	新 模 型											logistic 方程
$\frac{X_m}{X_m'}$	1.0	0.9	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4	0.3	0.2	0.1	0	
$\frac{X_n}{X_m}$	1	.76	.69	.65	.61	.58	.56	.54	.53	.51	.50	.5
$(\frac{dX}{dt})$	2.2	1.40	1.26	1.19	1.16	1.13	1.12	1.11	1.10	1.10	1.10	1.1

从公式(9c)中,我们能发现,不管 X_m' 的值为多少,在 $X = 0.5X_m$ 处的 $\frac{dX}{dt}$ 值均等于 $1.1 X_m/\Delta t_0$ 。因此,这似乎是一个可用于表示种群增殖关系的特征点。如果我们在 $X = 0.5X_m$ 这一点,求得了比较准确的种群增殖速度 ($\frac{dX}{dt}$),则我们就可以比较准确地推断种群密度由 $0.1X_m$ 增殖到 $0.9X_m$ 所需的时间 Δt_0 。类似地,由公式(9a)和(9b),我们也发现在 $X = 0.5X_m$ 处的 $\frac{dX}{dt}$ 值也为 $1.1 X_m/\Delta t_0$ 。因此这一点,成为三个模型的增殖速度相同的一个特殊点,这从图 3 亦可看到。

上面的分析和图表,清楚地看出 X_m/X_m' 比值是一个十分重要的,影响新模型行为的参数。 X_m/X_m' 的数值介于 0 与 1 之间;当 X_m/X_m' 趋向于 1 时,新模型的行为趋向于指数方程的行为;当 $X_m' \gg X_m$ 趋向于 0 时,新模型的行为向 logistic 方程的行为靠拢。为什么 X_m/X_m' 比值能影响新模型的行为,这一点能否从生物学的意义上给与解释?

因为 $X_m/X_m' = \frac{S_m}{K+S_m} = \frac{1}{K/S_m+1}$,所以 K/S_m 本质上反映了 X_m/X_m' 的作用。 K 是

Michaelis-Menten 常数,它表示生物利用资源的能力。如果 K 小,即比增殖速度 ($\frac{1}{X} \frac{dX}{dt}$) 达到其最大值一半 ($0.5\mu_m$) 时所需要的营养物浓度低,意味着生物对资源的要求是不高的。在这种情况下,当然增殖较少的受资源限制,能很快的达到 $0.9X_m$ 。这时的 X_m/X_m' 比值是趋向于 1 的。相反的,如果 K 大,增殖会更多的受资源限制,而达到 $0.9X_m$ 所需的时间将会较长,这时的 X_m/X_m' 比值是趋向于 0 的。

S_m 是营养物质的最初浓度。它对新模型行为的影响正好与 K 的影响相反。 S_m 越大,说明养分充分,故增殖不易受限制,这时可较快的达到 $0.9X_m$ 。在这种情况下, X_m/X_m' 比值较大。相反的情况是,当 S_m 小时,增殖将因养分不足而受限制,速度减慢,将要更长的时间才能达到 $0.9X_m$ 。这时 X_m/X_m' 比值是小的。

图 4 中的曲线清楚的反映了上述这种影响。在图 4 中,假设 $\mu_c = \mu_L = \mu_e = 1$, 而种群密度从 $0.1X_m$ 增殖到 $0.9X_m$ 所需的时间 Δt_0 是不同的。新模型的 Δt_0 依赖于比值 X_m/X_m' 。

图 5 则假定不同模型所模拟的增殖关系中,种群密度从 $0.1X_m$ 增殖到 $0.9X_m$ 所需的时间

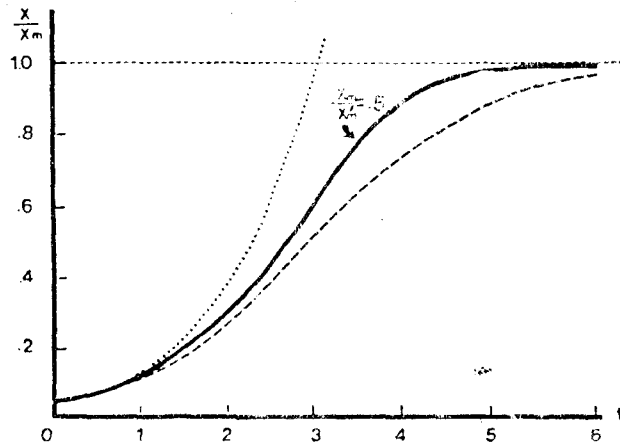


图 4 种群密度随时间的变化 (设 $\mu_e = \mu_l, \mu_c = 1$)

.....指数方程 ----logistic方程 ——新模型

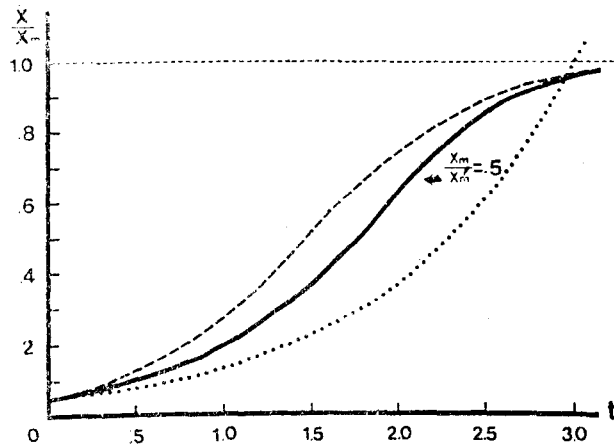


图 5 种群密度随时间的变化 (设 $\Delta t_0 = 2.2$)

.....指数方程 ----logistic方程 ——新模型

Δt_0 相同, 在这种情况下, 各模型所采用的增殖速度将是不同的 (具体数值可由表 2 得到)。但是, 同样地, 新模型的行为还是介于指数方程与 logistic 方程之间, 并依 X_m/X_m' 比值不同而变动在一个较大的范围内。

2. 新模型扩展形式的行为

新模型的扩展形式 (7a) 与基本模型 (5a) 在形式上是一致的, 只是参数的数值不同。两对参数之间的关系为:

$$\mu_c^*(p) = \mu_c(p) - D(t)$$

$$X_m^* = X_m \left(1 - \frac{D(t)}{\mu_c(p)} \right) / \left(1 - \frac{D(t) X_m}{\mu_c(p) X_m'} \right)$$

式中, $\mu_c(p)$ 相当于基本模型中的 μ_c 。

在新模型的扩展形式中, 增殖速度参数 $\mu_c^*(p)$ 可能是一复杂的函数, 我们现暂做如下假设:

$$\mu_c(p) = \mu_0 \sin^2 \frac{\pi}{12} t \quad (11a)$$

$t = 1, 2, \dots, 12$, 为月份号

$$D(t) = D_0 t^g, \quad g \text{ 为常数} \quad (11b)$$

此处, $\mu_c(g)$ 的关系式 (11a) 反映了增殖速度的的一种平均的季节变化, 6月为最大值 μ_0 , 12月为 0; $D(t)$ 的关系式 (11b) 反映了死亡率随时间而增加的趋势。这两个关系式都是十分简化的假设。利用 (11a)、(11b) 的关系式, 代入新模型的扩展形式 (7a) 或 (6a), 在 $X_m/X_m', D_0, g$ 取不同数值时, 大体可得到 24 种不同的形式。我们现择要举 10 种如下:

A. $\frac{dX}{dt} = \mu_c X \frac{1 - X/X_m}{1 - X/X_m'}$, 当 $\mu_c(p) = \mu_c, D_0 = 0$ 时, 这就是基础模型 (5a);

B. $\frac{dX}{dt} = \mu_L X \left(1 - \frac{X}{X_m}\right)$, 当 $\mu_c(p) = \mu_L, D_0 = 0, X_m' \gg X_m$ 时, 这是 logistic 方程 (2a);

C. $\frac{dX}{dt} = \mu_c X$, 当 $\mu_c(p) = \mu_c, D_0 = 0, X_m' = X_m$ 时, 这是指数方程 (1a);

D. $\frac{dX}{dt} = \mu_L X (1 - X/X_m) - D_0 X$, 当 $\mu_c(p) = \mu_L, g = 0, X_m' \gg X_m$ 时, 这是在文献中可

见到的考虑了死亡率的扩展的 logistic 方程; (Murdie, 1976)

E. $\frac{dX}{dt} = \mu_c X \frac{1 - X/X_m}{1 - X/X_m'} - D_0 X$, 当 $\mu_c(p) = \mu_c, g = 0$ 时,

$$= (\mu_c - D) \times \frac{1 - X/X_m^*}{1 - X/X_m'}$$

这是一条新的 S 形 (但不对称于拐点) 曲线;

F. $\frac{dX}{dt} = \mu_0 \left(\sin^2 \frac{\pi}{12} t - 0.5 \right) \times \frac{1 - X/X_m^*}{1 - X/X_m'}$, 当 $D_0 = 0.5\mu_0, g = 0$ 时, 这是一条等幅周

期振荡曲线, 可能适应于一年生植物的情况;

G. $\frac{dX}{dt} = \mu_0 \left(\sin^2 \frac{\pi}{12} t - 0.5t^g \right) \frac{X(1 - X/X_m^*)}{1 - X/X_m'}$, 当 $D_0 = 0.5\mu_0$ 时, 这是一条衰减的周

期振荡曲线;

H. $\frac{dX}{dt} = \mu_0 \sin^2 \frac{\pi}{12} t \frac{X(1 - X/X_m)}{1 - X/X_m'}$, 当 $D_0 = 0$ 时, 这是一条具有振荡波并以 X_m 为

渐近线的 S 形振荡曲线;

I. $\frac{dX}{dt} = \left(\mu_0 \sin^2 \frac{\pi}{12} t - D_0 \right) \times \frac{1 - X/X_m^*}{1 - X/X_m'}$, 当 $g = 0$ 时, 这是一条具有振荡波并以

X_m^* 为渐近线的 S 形振荡曲线;

J. $\frac{dX}{dt} = \left(\mu_0 \sin^2 \frac{\pi}{12} t - D_0 t^g \right) \times \frac{1 - X/X_m^*}{1 - X/X_m'}$

这是扩展形式的一般方程, 它的行为是:

(a) 种群密度增加的总趋势是一条 S 形曲线, 达到其顶点时, 由于衰老, 种群密度开始缓慢地下降;

(b) 生命的整个历程都伴随着季节性的振荡, 这种振荡的振幅逐渐衰减。

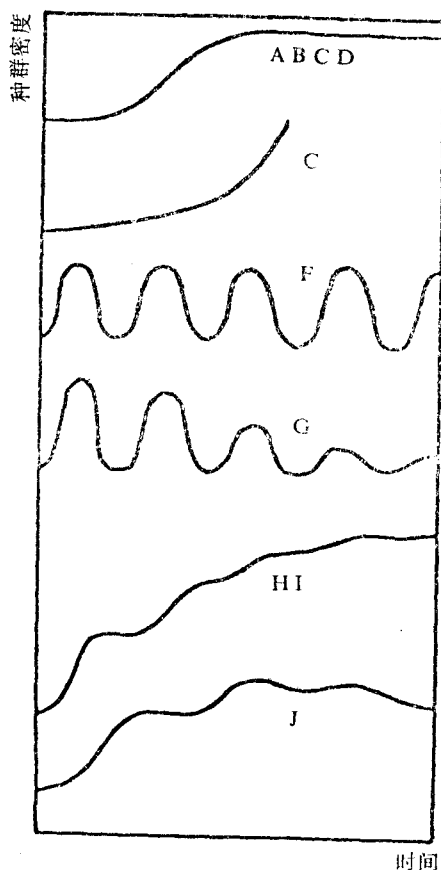


图 6 新模型在不同条件下的行为

讨论和结论

Verhulst-Pearl logistic 方程 (Verhulst, 1838; Pearl 等, 1920) 存在一百多年了。这个方程在生态科学特别是种群动力学中具有深远的影响, 并且还在继续使用着。它几乎在一切领域取代了马尔萨斯的指数方程, 成为描述种群行为的一个基本方程。人们做出了很多实验努力来模拟这个方程, 当然有不少成功的例子, 特别是在微生物和昆虫方面。但是, 与这种简单模型相偏离的资料几乎到处可见 (Feller, 1940; Sang, 1950)。大部分的种群行为表明, 在种群密度达到其最大值一半以后才出现最大的增殖速度。微生物、植物和动物方面都有这种例子 (Thompson, 1952)。特别是, 当增殖的最大速度期过后, 种群的衰老往往来

得比由 logistic 方程预期的快。其速度下降的趋势很烈 (Kitching, 1957)。很长时期以来, 很多科学工作者提出了另外的模型企图取代 logistic 方程 (Causton, 1977)。但由于这些方程只着重于形式上而不是从本质上否定 logistic 方程, 故没有从根本上动摇 logistic 方程在这种群生态学的地位。人们甚至还承认在这个方程中所阐明的种群增殖和资源限制关系是一种逻辑规律 (Lack, 1966)。

本文从化学动力学的角度出发, 认为种群的增长与资源限制从本质上来说不是线性关系, 而且引进第三个参数以表示种群中的种对营养物质的利用效率, 推导出了一个新模型。新模型在加进了对其增殖速度参数性质的分析后, 得到其扩展形式。这个新模型从本质上不同于 logistic 方程, 它为更多的实际资料所证实, 而且可适合于更广泛的范围。而原来的 logistic 方程不过是新模型在一种极端情况下的特例。新模型的另一个极端特例则为更早的马尔萨斯指数方程。新模型在不同情况下, 可演化为 24 种形式, 其中重要的十种形式几乎概括了自然界中从微生物、植物、动物到人群的各种增殖行为。但是应该指出, 新模型虽然较 logistic 方程较为进步, 但毕竟它还只考虑了单个种的行为, 还做了若干简化假设, 因之对于自然界中绚丽多彩的千万种群的行为来说, 它还是过于简单了。这点我们今后将阐明, 并将之作为基本方程之一用于较复杂的种群行为分析。

参 考 文 献

- Causton, D. R. A. 1977 *Biologist's Mathematics*. Edward Arnold.
- Feller, W. 1940 On the logistic law of growth and its empirical verifications in biology. *Acta biotheor.* A5, 51—66.
- Hinshelwood, C. N. 1947 *The chemical Kinetics of the bacterial cell*. Oxford at the Clarendon Press.
- Kitching, J. A. 1957 Some factors in the life of free-living protozoa. *Microbial Ecology*. p.263. Cambridge Univ. Press.
- Lack, D. 1966 *Population Studies of Birds*. Oxford Univ. Press. London and New York.
- Murdie, G. 1976 *Population models. Mathematical Modelling*. Butterworths & co (Publishers) Ltd. London.
- Pearl, R. and Reed, L. J. 1920 On the rate of growth of population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Natn. Acad. Sci. U. S. A.* 6:275—288.
- Pielou, E. C. 1969 *An Introduction to Mathematical Ecology*. Chapter 1. Wiley-Interscience.
- Sang, J. H. 1950 Population growth in *Drosophila* cultures. *Biol. Rev.* 25: 188—219.
- Smith, J. M. 1974 *Models in Ecology*. Cambridge Univ. Press.
- Thompson, D. W. 1952 *On Growth and Form*. Cambridge Univ. Press.
- Verhulst, P. E. 1838 Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correp. Math. Phys.* 10: 113.

A NEW MODEL OF SINGLE-SPECIES POPULATION—BY EXTENDING OF THE LOGISTIC AND EXPONENTIAL EQUATIONS WITH SEVERAL LIMITING CONDITIONS

Cui Qiwu* G. Lawson**

Using the adsorbition theory of chemical kinetics, the rate of growth of a single population is expressed as,

$$dX/dt = \mu_e X(1 - X/X_m) / (1 - X/X_m')$$

where X is population density, X_m is the maximum population density permitted by the supply of a limiting resource and X_m' is a parameter which expresses the efficiency of utilisation, or uptake, of the resource. If $X_m' = X_m$ or $X_m' \gg X_m$ the equation reduces to an exponential or logistic form.

μ_e is a parameter, in units of t^{-1} , concerning the velocity of population increment. Its value is intermediate between the value for exponential growth and that for logistic growth, and is set by the coefficient X_m'/X_m . If this coefficient is large, utilisation efficiency is low and population increment is restricted early by the limiting resource. Thus, unlike the logistic equation, the course of population incremental velocity in this new equation is not symmetrical with time, and it is demonstrated that this conforms better to the observed growth of microorganisms, and annual and perennial plants. The basic equation has been refined to account for senescence and the seasonality of growth as follows,

$$dX/dt = \mu_e^* X(1 - X/X_m^*) / (1 - X/X_m')$$

which is very similar to the previous equation but where,

$$\mu_e^* = \mu_e \sin^2(\pi t/12) - D_0 t^g$$

and

$$X_m^* = \frac{X_m \mu_e \sin^2(\pi t/12) - D_0 t^g}{(\mu_e \sin^2(\pi t/12) - X_m D_0 t^g / X_m')}$$

(this time in months μ_e and D_0 are parameters concerning initial growth and death velocity, and g is a species specific constant expressing life span)

* Permanent address: Institute of Forestry and pedology, Shenyang, China.

** Institute of Terrestrial Ecology, Grange-over-Sands, Cumbria, U. K. LA11 6JU