

对崔-Lawson氏种群增长模型的探讨

马钦彦

(北京林学院森林生态研究室)

摘 要

本文讨论了崔启武和Lawson在《模》文中所采用的研究方法以及所得结论中存在的错误。因为 $\mu_c = \mu_m X_m / X'_m$, 当 $X'_m \gg X_m$ 时, 模型 $\frac{dX}{Xdt} = \mu_c (1 - \frac{X}{X_m}) / (1 - \frac{X}{X'_m})$ 不是转化为logistic方程, 而是趋于 $\frac{dX}{Xdt} = 0$, 不能认为崔-Lawson氏模型是对指数方程和logistic方程的扩充。

崔启武和G. Lawson(1982)基于化学动力学提出新模型

$$\frac{dX}{dt} = \frac{\mu_c X (1 - X/X_m)}{1 - X/X'_m}$$

《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》(简称《模》)一文对该式的特性进行了详细研究, 认为 logistic 方程和指数方程仅是该式的两个特例, 新模型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, 可以作为基本方程之一用于较复杂的种群行为分析。

本文对《模》文的研究方法和结论提出不同看法。为了清晰地认识新模型的建立过程及其中参数的意义, 有必要简介其理论基础, 并列出logistic方程和指数方程。

一、新模型的理论基础

1. Langmuir等温式

假定气体中吸附剂表面的每一不饱和键力空位只可吸附一个分子, 达吸附平衡时, 总空位数中 θ 部分已被分子覆盖, 尚余 $1 - \theta$, 则

$$k_a(1 - \theta)P = k_d\theta, \quad 0 \leq \theta \leq 1$$

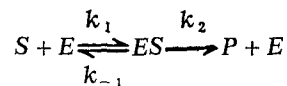
式中, k_a , k_d 为比例常数, P 为气体压力。用气体压力为 P 时的吸附量 a 与 $\theta = 1$ 时的吸附量 a_m 之比表示 θ , 并设 $K = \frac{k_a}{k_d}$, 有

$$a = \frac{a_m P}{K + P}$$

此即Langmuir等温式。 K 为平衡常数。

2. Michaelis-Menten方程

假设在酶E催化下, 由底物S形成产物P的过程为



因ES分解缓慢, 决定了总反应速度V, 且ES的浓度可由ES、S及E的平衡常数 k_m 确定:

$$V = \frac{dC_P}{dt} = k_2 C_{ES}$$

$$K_m = \frac{k_{-1}}{k_1} = \frac{(C_S - C_{ES})(C_E - C_{ES})}{C_{ES}}$$

式中, k_1 、 k_{-1} 和 k_2 为反应速度常数, C表示浓度。

在酶催化反应中, $C_S \gg C_E$, 因而 $C_S \gg C_{ES}$, 与 C_S 相比略去 C_{ES} , 则

$$K_m = \frac{C_S(C_E - C_{ES})}{C_{ES}}$$

当初始 C_E 一定时, V随 C_S 增大而增大, 直至S过剩, C_S 进一步增加不再使V增大, 即V达 V_{max} 。此时 C_{ES} 可用 C_E 表示,

$$V_{max} = k_2 C_{ES} = k_2 C_E$$

由以上各式有

$$V = \frac{V_{max} C_S}{K_m + C_S}$$

此即Michaelis-Menten方程。

3. 新模型的建立

用类似方法描述微生物种群在培养基中吸收养分并使之转化为新菌体的过程为

$$\mu = \frac{\mu_m C}{K + C}$$

此处, μ 为比增长率, μ_m 是养分充分满足下 μ 可达到的最大值; C是培养基中的养分浓度; K类似于米氏常数, 即 $\mu = \frac{1}{2}\mu_m$ 时的C值。

设单位体积培养基中, 养分总量 S_m 中已被菌体吸收S, 余 $S_m - S$ (相当于C), 用 a 表示转化系数, 即 $S = aX$, $S_m = aX_m$, X_m 则为该环境下可容纳的最大种群密度, 上式变为

$$\frac{dX}{Xdt} = \frac{\mu_m (X_m - X)}{(K + S_m)/a - X}$$

设 $X'_m = (K + S_m)/a$, $\mu_c = \mu_m X_m/X'_m$, 则

$$\frac{dX}{Xdt} = \frac{\mu_c (1 - X/X_m)}{1 - X/X'_m} \quad (1)$$

此即崔-Lawson氏模型。

4. 两个经典方程

$$\text{指数方程} \quad \frac{dX}{dt} = \mu_c X \quad (2)$$

$$\text{logistic方程} \quad \frac{dX}{dt} \mu_L X (1 - X/X_m) \quad (3)$$

式中, X 为种群密度, X_m 为环境容纳量, μ_c 和 μ_L 是内禀增长率 (intrinsic rate of natural increase) 通常用 r 表示, 当种群年龄分布稳定时, r 是恒定的、最大的 (Odum 1954, Pielou 1969)。

二、新模型的特性

1. 两个极端情况下的形式

«模»文认为, 在 K/S_m 很小时, $X'_m = X_m$, 方程 (1) 转化为

$$\frac{dX}{Xdt} = \mu_c$$

而在 K/S_m 很大时, $X'_m \gg X_m$, 方程 (1) 转化为

$$\frac{dX}{Xdt} = \mu_c (1 - X/X_m)$$

因此, 经典的 logistic 方程和指数方程只不过是新模型在两个极端情况下的特例。对于方程 (1) 的积分形式:

$$\ln \frac{X}{X_0} - \ln \frac{X_m - X}{X_m - X_0} + \frac{X_m}{X'_m} \ln \frac{X_m - X}{X_m - X_0} = \mu_c (t - t_0) \quad (4)$$

«模»文认为左边第一项即“指数型”, 前两项表示“logistic型”, 而第三项中包含一个新参数 X'_m 正是新模型的特殊之处。

应当指出, 等式右边 μ_c 中所包含的 X'_m 是不容忽略的。当 $X'_m = X_m$ 时, 方程 (1) 实际变为

$$\frac{dX}{Xdt} = \mu_m$$

尽管此时在数值上 $\mu_c = \mu_m$, 但两者意义不同。而当 $X'_m \gg X_m$ 时, 由于 $\mu_c = \mu_m X_m / X'_m$, 且 μ_m 有限, 方程 (1) 不是转化为 logistic 方程, 而是趋于

$$\frac{dx}{Xdt} = 0$$

图 1 清楚地表明了这一趋势。

2. 两种假设下模型的行为

基于假设 I: “ $\mu_c = \mu_L = \mu_m = 1$ ” 和假设 II: “种群密度从 $X_1 = X_m 10\%$ 增至 $X_2 = X_m 90\%$ 三个方程所用时间 Δt 相等”。«模»文认为: “新模型的行为依 X_m/X'_m 的不同而变动于 logistic 方程和指数方程之间 (表 1 右半部分,

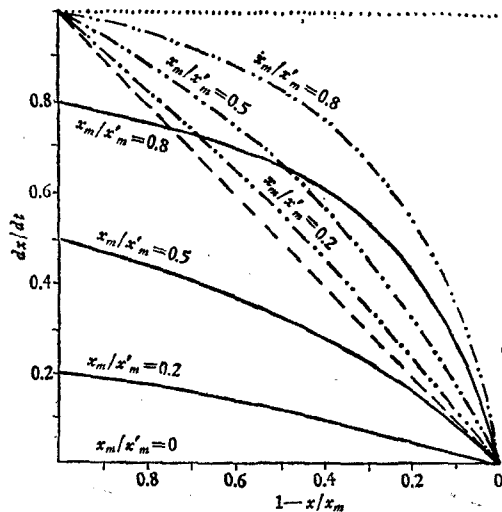


图 1 $\frac{dX}{Xdt}$ 对 $(1 - \frac{X}{X_m})$ 的依赖关系

Fig. 1 Dependence of (dX/Xdt) on $(1 - X/X_m)$.

- 指数方程 ($\mu_c = 1$)
- logistic 方程 ($\mu_L = 1$)
- 新方程 ($\mu_m = 1$)
- - - - - 新方程 ($\mu_c = 1$)

表 1 $\frac{dX}{Xdt}$ 对 $(1 - \frac{X}{X_m})$ 的依赖关系Table 1 Dependence of (dX/Xdt) on $(1 - X/X_m)$

$1 - X/X_m$	dX/Xdt								
	新方程 ($\mu_m = 1$) $X_m/X'_m =$				Logistic 方程 ($\mu_L = 1$)	新方程 ($\mu_c = 1$) $X_m/X'_m =$			
	0.8	0.5	0.2	0		0.8	0.5	0.2	0
1.0	0.80	0.50	0.20	0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
0.9	0.78	0.47	0.18	0	0.9	0.98	0.95	0.92	0.90
0.8	0.76	0.44	0.17	0	0.8	0.95	0.89	0.83	0.80
0.7	0.74	0.41	0.15	0	0.7	0.92	0.82	0.74	0.70
0.6	0.70	0.38	0.13	0	0.6	0.86	0.75	0.65	0.60
0.5	0.66	0.33	0.11	0	0.5	0.83	0.67	0.56	0.50
0.4	0.62	0.29	0.09	0	0.4	0.77	0.57	0.45	0.40
0.3	0.54	0.23	0.07	0	0.3	0.68	0.46	0.35	0.30
0.2	0.45	0.17	0.05	0	0.2	0.56	0.33	0.24	0.20
0.1	0.29	0.09	0.02	0	0.1	0.36	0.18	0.12	0.10
0.0	0	0	0	0	0.0	0	0	0	0

本表右半部分取自崔启武和Lawson(1982)

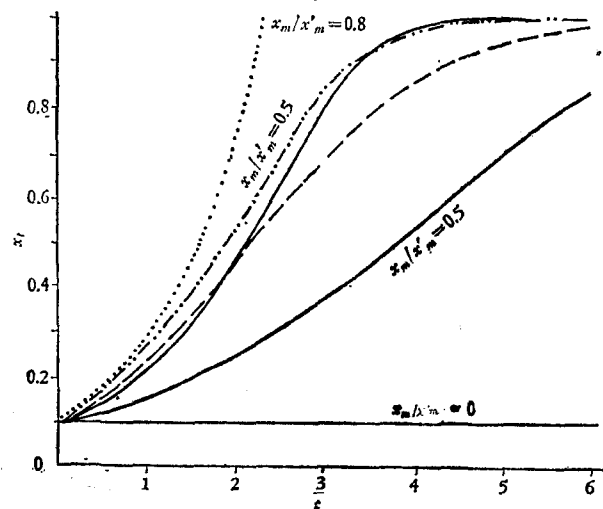
图 2 种群密度 X_t 随时间 t 的变化Fig.2 Variation of population density (X_t) with time (t).....指数方程 ($\mu_c = 1$)———logistic方程 ($\mu_L = 1$)———新方程 ($\mu_m = 1$)- · - · - 新方程 ($\mu_c = 1$)

图 1 和图 2 中用— · — · —表示的曲线), 三个方程各具有不同的增殖速度参数, 但 μ_c 介于 μ_c 和 μ_L 之间, 且随 X_m/X'_m 比值的不同变动于相当大的一个范围(表 2); 在 $X = 0.5X_m$ 处三个方程都有 $\frac{dX}{dt} = 1.1X_m/\Delta t_0$, 因此该点成为三个方程增殖速度的特殊点(图 3) ”。

表 2 在相等的时间段(Δt_0)内种群密度从 $0.1X_m$ 增殖到
 $0.9X_m$ 三个方程所需要的速度参数 (设 $\Delta t_0 = 2.2$)

Table 2 The Velocity parameters of three equations needed for population
 from $0.1X_m$ to $0.9X_m$ during the same period (taking $\Delta t_0 = 2.2$)

$\mu_c = 1$	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	$\mu_L = 2$
	μ_c	1	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	2	
	μ_m	1	1.2	1.5	1.9	2.3	3.0	4.0	5.7	9.0	19	∞	

取自崔启武和Lawson(1982), 表中最后一栏 μ_m 值是本文增加的。

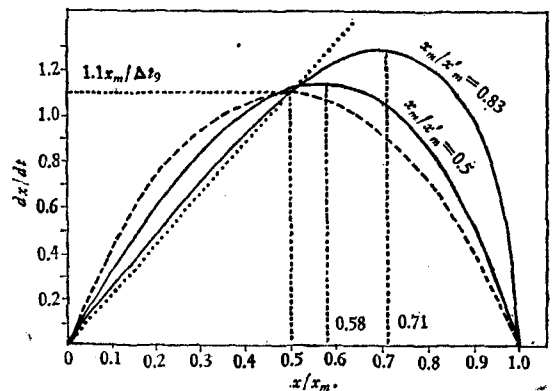


图 3 三个方程所表示的种群增殖的速度分布规律

FIG.3 Velocity distribution of three equations (taking $X_m/\Delta t_0 = 1$)

.....指数方程 ————logistic方程 ————新方程

实际上, 假设 I 似是而非。因为 μ_c 随 X_m/X'_m 的变动而变动, 在定义上它是一个与内禀增长率 μ_c , μ_L 不相同的参数, 假设 $\mu_c = \mu_L = \mu_c = 1$ 则等同相异概念, 且固定 μ_c , $\mu_c = 1$ 则 X_m/X'_m 也相应固定。《模》文企图在 X_m/X'_m 不变的条件下研究 X_m/X'_m 变动时新模型的行为, 思想方法上是自相矛盾的。这一矛盾最突出地表现在表 1 最后一列数据上。当 $\frac{X_m}{X'_m} = 0$, 必有 $\mu_c =$

$\mu_m \frac{X_m}{X'_m} = 0$, 此时假设 $\mu_c = 1$ 正相当于假设 $0 = 1$, 由此得出的结论也仅当 $0 = 1$ 时才有意义。

假设 I 只在 $X_m/X'_m = 1$ 下成立, 说明新模型中参数 μ_m 具有与 μ_c 和 μ_L 相同的生物学意义, 从Langmuir等式中 μ_m 和Michaelis-Menten方程中 V_{max} 的定义也可以判断 μ_m 即内禀增长率。假设 $\mu_c = \mu_L = \mu_m = 1$, 可得表 1 (左半部分)、表 3, 以及图 1 和图 2 中的相应曲线。图表

表 3 种群密度 X_t 随时间 t 的变化
Table 3 Variation of population density(X_t) with time(t)

t	X _t					
	新方程(X _m = 1				Logistic 方 程 μ _L = 1 X _m = 1	指数方程 μ _e = 1
	μ _m = 1			μ _e = 1 X _m /X _m = 0.5		
	X _m /X _m = 0.8	0.5	0			
0	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
1	0.22	0.16	0.1	0.25	0.23	0.27
2	0.45	0.25	0.1	0.53	0.45	0.74
3	0.81	0.37	0.1	0.84	0.59	2.01
4	0.99	0.53	0.1	0.97	0.86	
5	1.0	0.70	0.1	0.99	0.94	
6		0.84	0.1	1.0	0.98	

中 $X_m/X'_m = 0.5$ 时, $\frac{dX}{Xdt}$ 只达 $\frac{1}{2} \mu_m$, 这与 $X'_m = (K + S_m)/a$ 中米氏常数 K 的定义是一致的。

由这些图表可以看出新模型的行为并不介于logistic方程和指数方程之间。

环境阻滞下的种群增长肯定比在无限环境中缓慢, 且阻滞越大, 增长越慢。种群“等量增长”上的“等时”内涵阻滞相等。设种群密度从 X_1 增殖到 X_2 , logistic方程需时间 $(t_2 - t_1) = \Delta t_L$, 新模型需 $t_2 - t_1 = \Delta t_c$, 则有

$$\ln \frac{X_2}{X_1} - \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1} = \mu_L \Delta t_L$$

$$\ln \frac{X_2}{X_1} - \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1} + \frac{X_m}{X'_m} \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1} = \mu_m \frac{X_m}{X'_m} \Delta t_c$$

比较两式, 得

$$\mu_m \frac{X_m}{X'_m} \Delta t_c - \mu_L \Delta t_L = \frac{X_m}{X'_m} \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1}$$

设两方程的容纳量 X_m 相同, $\Delta t_c = \Delta t_L = \Delta t$, 因 $\mu_m = \mu_L = r$, 则

$$1 / \left(\frac{X_m}{X'_m} \right) = 1 - \ln \frac{X_m - X_2}{X_m - X_1} / (r \Delta t)$$

一旦确定了 X_1 和 X_2 , X_m/X'_m 也就确定了。

若设不同环境下的 X_m 不同, 由时 t_1 至 t_2 种群密度从 $X_1 = cX_m$ 增至 $X_2 = bX_m$, 且 X_m 对于logistic方程为 X_m^L , 对于新模型在 $\left(\frac{X_m}{X'_m}\right)_i$ 时为 X_{m_i} 在 $\left(\frac{X_m}{X'_m}\right)_j$ 时为 X_{m_j} , 同样可得

$$1 / \left(\frac{X_m}{X'_m} \right)_i = 1 / \left(\frac{X_m}{X'_m} \right)_j = 1 - \ln \frac{1-b}{1-a} / (r \Delta t)$$

因此, 无论是等量增长上的等时, 还是等比例增长上的等时假设都必使 X_m/X'_m 固定。

《模》文在假设 II 下讨论 X_m/X'_m 变动对新模型行为的影响必然使方程中的另一参数 (内禀增长率) 改变。表 2 表明, 为满足假设 II, μ_m 必须随 X_m/X'_m 减小而增大, 当 $X_m/X'_m \rightarrow 0$ $\mu_m \rightarrow \infty$ 。同样, logistic 方程需使 $\mu_L = 2\mu_s$ 。但基于定义内禀增长率不容增大。 μ_s 和 μ_L 原本是一个参数 r (Pielou 1969, Smith 1975), 所谓 μ_s 随 X_m/X'_m 比值的不同而相当广泛地变动于 μ_s 和 μ_L “之间”, 实属假设 II 的产物。基于假设 II 的其他结论也均无实际意义。

由方程 (1), (3) 可直接计算表 4, 得图 4, 其表明 $\frac{dX}{dt}$ 与 X/X_m 之间的关系。图 4 显示, 随 X_m/X'_m 减小曲线逐渐降低, 最后趋于 $dX/dt = 0$ 。至于指数方程, 既无 X_m 可言, 也就作不出一条相应的曲线。《模》文 (图 3) 中所显示的那个特殊交点实际上并不存在。

表 4 $\frac{dx}{dt}$ 与 $\frac{X}{X_m}$ 之间的关系

Table 4 The relationship between dX/dt and X/X_m

X/X_m	Logistic 方 程 $\mu_L = 1$	dX/dt			
		新方程 ($\mu_m = 1$) $X_m/X'_m =$			
		0.8	0.5	0.3	0
1.0	0	0	0	0	0
0.9	0.09	0.257	0.082	0.037	0
0.8	0.16	0.356	0.133	0.063	0
0.7	0.21	0.382	0.162	0.080	0
0.6	0.24	0.369	0.171	0.087	0
0.5	0.25	0.333	0.167	0.088	0
0.4	0.24	0.282	0.150	0.082	0
0.3	0.21	0.221	0.123	0.069	0
0.2	0.16	0.151	0.089	0.051	0
0.1	0.09	0.078	0.047	0.028	0
0.0	0	0	0	0	0

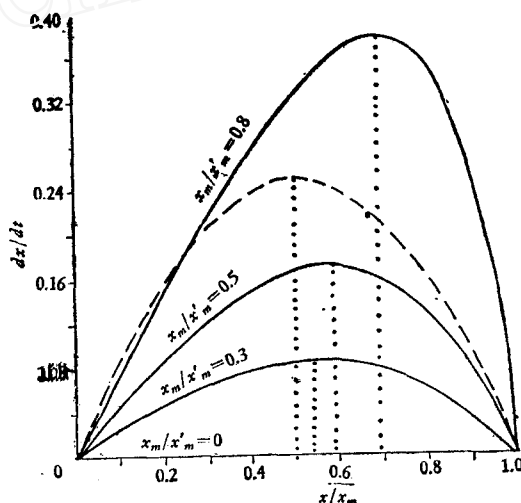


图 4 $\frac{dX}{dt}$ 与 $\frac{X}{X_m}$ 之间的关系

Fig 4 The relationship between (dX/dt) and (X/X_m)

—— Logistic 方程
- - - - 新方程 ($\mu_L = \mu_m = 1$)

分析新模型中 X_m/X'_m 对最大增殖速度 $(dX/dt)_m$ 及其发生位置 X_m/X'_m 的影响, 可将 $\frac{X_m}{X'_m} = 1 - \sqrt{1 - \frac{X_m}{X'_m}}$ (极值点) 代入方程 (1), 得表 5。

比较表 5、表 4 和图 4, 其 $(dX/dt)_m$ 值和所发生的位置是一致的。《模》文所计算的相应数据见表 5 最下一栏, 其意义难于理解, 特别是当 $X_m/X'_m = 0$ 时 $(dX/dt)_m = 1.1$ 。这与表 2 中 $X_m/X'_m = 0$ 时 $\mu_s = 2$, 以及表 1 中的最后一列数据一样, 充分显示了《模》文所作假设的不合理。

表 5 X_m/X'_m 对种群增殖的最大速度 $(dX/dt)_m$ 及其
所发生的位置 X_n/X_m 的影响
(设 $X_m = 1, \mu_m = \mu_L = 1$)

Table 5 Effect of resource utilization efficiency parameter (X_m/X'_m) on maximum
population incremental velocity $(dX/dt)_m$, and the stage at which
this maximum occurs (X_n/X_m) (taking $X_m = 1, \mu_m = \mu_L = 1$)

X_m/X'_m	新 方 程											Logistic
	1.0	0.9	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4	0.3	0.2	0.1	0	方程
X_n/X'_m	1	0.684	0.553	0.452	0.386	0.293	0.225	0.163	0.106	0.051	0	
X_n/X_m	1	0.760	0.691	0.646	0.643	0.586	0.563	0.543	0.530	0.513	0	0.5
$(dX/dt)_m$	1	0.519	0.382	0.292	0.224	0.172	0.127	0.089	0.056	0.026	0	0.25
$"(dx/dt)_m"$	2.2	1.40	1.25	1.19	1.16	1.13	1.12	1.11	1.10	1.10	1.1	1.1

本表最下一栏数据取自崔启武和Lawson(1982), 原设 $X_m/\Delta t_0 = 1$ 。

三、参数估计

崔启武和劳森用两种最小二乘法确定参数 X_m 、 X'_m 和 μ_c [请参阅Cui and Lawson(1982) 中的方程 9 和 10]。显然, 需要确定的参数不是 μ_c 而是 μ_m 。在计算 $\partial Q_1/\partial X'_m$ 和 $\partial Q_2/\partial X'_m$ 时, 崔和劳森把 μ_c 作为常数处理是难于接受的, 因为 μ_c 是 X'_m 的函数, 且

$$Q_1 = \sum_{i=1}^n \left(\left(\ln \frac{X}{X_0} - \ln \frac{X_m - X}{X'_m - X_0} + \frac{X_m}{X'_m} \ln \frac{X_m - X}{X'_m - X_0} \right) - \mu_c (t - t_0) \right)^2,$$

$$Q_2 = \sum_{i=1}^n \left(\left(\frac{dX}{dt} \right) \left(1 - \frac{X}{X'_m} \right) - \mu_c X \left(1 - \frac{X}{X'_m} \right) \right)^2.$$

最后应指出, 模型

$$\frac{dX}{Xdt} = r \left(\frac{1 - \frac{X}{X_m}}{1 - \frac{X}{X'_m}} \right), \quad r \text{ 为内禀增长率}$$

可以满足《模》文在假设 I (此处则为 $\mu_c = \mu_L = r = 1$) 下所作的分析。由于将 μ_c 改为 r , 上式与崔-劳森氏模型有本质的区别, 它不可能以 Michaelis-Menten 方程为基础推出, 其中的参数 X'_m 也需重新定义。

四、结 论

崔启武和G. Lawson 在《模》文中依据两个不合理的假设所得出的结论不能成立。因为 $\mu_c = \mu_m X_m/X'_m$, 崔-Lawson氏模型

$$\frac{dX}{Xdt} = \mu_c \left(1 - \frac{X}{X_m}\right)^{\frac{X}{X_m}} / \left(1 - \frac{X}{X'_m}\right)$$

在 $X'_m \gg X_m$ 时趋近于 $\frac{dX}{Xdt} = 0$ 。不能认为该模型是对经典的 logistic 方程和指数方程的扩充。

参 考 文 献

- 崔启武、G. Lawson 1982 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。生态学报 2 (4):403—414。
 Cui Qiwu and G. J. Lawson 1982 Study on Models of Single Populations: An Expansion of the Logistic and Exponential Equations. *J. theor. Biol.* 98:645—659.
 Odum, E. P. 1954 *Fundamentals of Ecology*, pp. 118—129 W. B. Saunders Company, Philadelphia.
 Pielou, E. C. 1969 *An Introduction to Mathematical Ecology*, pp. 1—32, John Wiley & Sons, Inc New York.
 Smith J. M. 1975 *Models in Ecology*, Cambridge University Press, London, New York.

A DISCUSSION ON CUI-LAWSON'S MODEL OF SINGLE POPULATIONS

Ma Qinyan

(The Research Laboratory of Forest Ecology, Beijing Forestry College)

The author discussed Cui and Lawson's mistakes from neglecting $\mu_c = \mu_m X_m / X'_m$ in their paper (Cui and Lawson, 1982), as a result of that, their method and conclusion are incorrect, and their model is not a generalization of the exponential and logistic equations.

Because $\mu_c = \mu_m X_m / X'_m$, if $X'_m \gg X_m$, Cui-Lawson's model $\frac{dX}{Xdt} = \mu_c \left(1 - \frac{X}{X_m}\right)^{\frac{X}{X_m}} / \left(1 - \frac{X}{X'_m}\right)$ will not reduce to logistic form, but to $\frac{dX}{Xdt} = 0$.