

答 疑

——关于崔-Lawson 单种群新模型*

崔启武

(中国科学院林业土壤研究所)

《生态学报》5卷3期发表了马钦彦君的《对崔-Lawson氏种群增长模型的探讨》。在学报上就学术问题进行争鸣,这是一个好现象。由于马君所探讨的问题,是针对我和一些合作者近几年发表在几个国际杂志和我国《生态学报》、《生态学杂志》(崔启武等,1982、1985; Cui Qiwu 等,1982、1984、1985)上的有关种群增长的一个基础新数学模型(以下简称新模型)的,因此我必须作答。

马君并没有对新模型赖以建立的理论基础和数学推演提出疑问,他的问题集中在新模型的行为可否概括Malthus方程,特别是Logistic方程,以及在分析模型行为时提出的方法及两条假设如何理解。这个答复将只限于此两方面,行文中所用符号如原文,如无必要,不另加注。

一、新模型化为两个经典模型的数学推演新模型

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

(a) 当 $X_m' = X_m$ 时, 即可得

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

(b) 当 $X_m' \gg X_m$ 时, 因为 $X < X_m$, 故有

$$X/X_m' \ll 1$$

将(1)式右边分母用幂级数展开

$$\begin{aligned} \frac{dX}{dt} &= \mu_c X \left(1 - \frac{X}{X_m}\right) \left[1 + \frac{X}{X_m'} + \left(\frac{X}{X_m'}\right)^2 - \left(\frac{X}{X_m'}\right)^3 + \dots\right] \\ &= \mu_c X_m \left(1 - \frac{X}{X_m}\right) \left[\frac{X}{X_m'} + \left(\frac{X}{X_m'}\right)^2 - \left(\frac{X}{X_m'}\right)^3 + \dots\right] \end{aligned} \quad (1b)$$

随着 $X_m/X_m' \rightarrow 0$ 的过程, 我们可以渐次地将右边方括号中的 (X/X_m') 的较高次项逐步省略; 当我们省略了 $(X/X_m')^2$ 以上各项而保留到 (X/X_m') 一级时, 就成为Logistic方程; 如果把 (X/X_m') 项也略去, 则右边为0, 这时新模型的增长率等于0。

*本文经北京林学院基础部刘家冈先生阅过, 并承蒙他作了补充, 特致谢意。

马君认为，当 $X_m' \gg X_m$ 时， $\mu_c \rightarrow 0$ ，故 (1b) 式为 0，不等于 Logistic 方程。但是马君可能弄混了 $\mu_c \rightarrow 0$ 和 $\mu_c = 0$ 这两个在分析数学中截然不同的概念。实际上，从上面的分析中可以清楚地看出，随着 $X_m/X_m' \rightarrow 0$ （同时 $\mu_c \rightarrow 0$ ），模型先趋向于 Logistic 的表达式 $\mu_c X (1 - X/X_m)$ ，然后趋向于 0。从生物学意义上也不难理解，当养分奇缺时，Logistic 方程所表示的增长率也是应该趋向于 0 的，这时其速率参数 μ_L 应趋向于 0，但这只表示种群增长极其缓慢，而不是等于 0。

为了深入一步理解上述数学推演，不妨回顾一下新模型的导源方程——Monod 方程（微生物发酵工业中公认的一个方程）：

$$\frac{dX}{Xdt} = \mu_m \frac{C}{K + C} \quad (2)$$

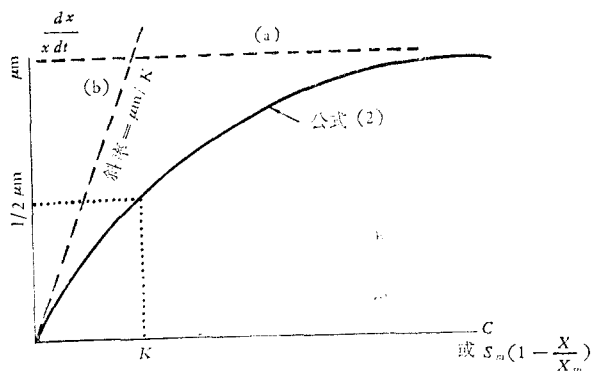
它有一条渐近线 (2a) 和一条切线，(2b) 分别是

$$\frac{dX}{Xdt} = \mu_m \frac{C}{K + C} = \mu_m \quad (\text{当 } C \rightarrow \infty) \quad (2a)$$

$$\frac{dX}{Xdt} = \frac{\mu_m}{K} C \quad (\text{当 } C \rightarrow 0) \quad (2b)$$

切线 (2b)，正是 Logistic 方程的另一种表达形式，这里 C 为营养物浓度，即

$$C = S_m - S = S_m \left(1 - \frac{S}{S_m}\right) = S_m \left(1 - \frac{X}{X_m}\right)$$



图中的曲线 (Monad 方程) 在两种极限情况下转变为两条直线，我觉得这没有什么难于理解的地方。

最后，我们来讨论一下 μ_c 的大小问题。 $\mu_c = \mu_m (X_m/X_m')$ ，在一定的条件下， X_m/X_m' 是确定的，它是无量纲量，其数值大小是绝对的，不依选取的单位而变。但 μ_m （和 μ_c ）的量纲是 $[T^{-1}]$ ，其数值大小随选取的单位而变，时间单位越大，其数值越大；反之，时间单位越小，其数值越小，因而是相对的。因此，不管 X_m/X_m' 多么小，只要它不等于 0，总可以找到一个合适的时间单位，使 μ_m 足够大，以保持 $\mu_c = \mu_m (X_m/X_m')$ 在一个合适的水平上。在实际工作中，人们早就是这样做的，只不过没有被一些人充分意识到而已。例如，人们在计算霍乱菌的增长率时，常用分钟来作为时间单位，而在谈论羊群增长率时，都采用以年为尺度的时间单位，这就是因为霍乱菌种群的增长率比起羊群来快得太悬殊，如用同一时间单位，则

μ_c 相差太大。我们可以设想, 如以分钟来论羊群, 则 μ_c 的数值几乎为 0。但这并不意味着羊群停止生长, 也不能把拟合羊群的 Logistic 方程变为 0; 反过来用年的尺度来衡量, 其增长率几乎可看做无穷大! 可见, 只要我们合理地选好时间单位, 就不必为 μ_c 和 μ_m 的数值大小发愁了。

二、两个极限条件与两个经典模型

也许我在原文中对两个极限条件阐述过于简单, 造成了误解, 对此, 补充如下。

原文中采用 X_m/X'_m 做为衡量系统中养分供求关系的指标, 这里有

$$X_m = S_m/\alpha$$

$$X'_m = X_m + K/\alpha = (S_m + K)/\alpha$$

故 $X_m/X'_m = S_m/(S_m + K) = 1/(1 + K/S_m)$

即 K/S_m 是 X_m/X'_m 的一种度量。

K 是米氏 (Michaelis-Menten) 常数, 是维持最大比速一半时所要求的养分底物浓度, 这是系统中生物养分“要求”的指标; S_m 是系统中全部营养物质 (包括已转化为生物体中的养分) 的浓度, 是系统中养分“供应”的指标; 所以 K/S_m 正好表示了系统中养分的“供”“求”关系。如果 $K/S_m \rightarrow 0$, 表明“供”远远大于“求”; 如果 $K/S_m \rightarrow \infty$, 则表明“供”远远低于“求”。与此相对应的是 $X_m/X'_m \rightarrow 1$ (养分极端充分) 和 $X_m/X'_m \rightarrow 0$ (养分极端缺乏), 新模型正是在这两种极端条件下转化为两个经典方程的: Malthus 方程, 俗称无界增长方程, 是指养分供应不成为限制条件 (!) 下的种群增长模型, 这也就是 $X_m/X'_m \rightarrow 1$ (或 $K/S_m \rightarrow 0$) 的情况; Logistic 方程, 俗称阻碍增长方程, 反映了养分的供应十分紧张, 密度制约成为线性 (!!) 的限制条件, 这也就是 $X_m/X'_m \rightarrow 0$ (或 $K/S_m \rightarrow \infty$) 的情形。这两个极限条件都可能出现, 但毕竟都是特殊情况, 而不能概括最一般的情形: 养分的供应是生物生长的一个限制条件。

三、Logistic 方程中的 μ_L 等于 μ_m 吗?

这个问题, 我已专门写了一篇小文, 登在《生态学杂志》上。但是马君坚持认为 μ_L 即为 μ_m 这就造成了马君对新模型的误解, 也无法理解, 为什么 μ_c 介于 μ_L 与 μ_m 之间。故在此再补充几句。

尽管有几位生态学家将 μ_L 与 μ_m 等同, 但并没有严格的证明和数据。根据定义, μ_L 是在某一具体条件下 (在这里是指养分供应条件) 种群密度极小时, 种群增长率 (dX/Xdt) 的一个极限值 (不受密度制约); 而 μ_m 是最优条件下 (在这里指养分供应充足) 种群的最大增长率。二者的条件不同, 数值为什么一定要相等?

万昌秀等 (1983) 曾总结出下表 (在此只例举有关部分)

数据 (Ⅲ)、(Ⅳ) 是在同一种群 *Paramecium caudatum* 在其他条件一样仅食物更新率 (即养分供应) 不同的情况下得到的。(Ⅲ) 所加食物物比 (Ⅳ) 每次多一倍。从表中可看出, 无论用哪一种拟合方法求得的两种情况下的 μ_L 值都相差甚远, 根本不是一个常数, 并不等于 μ_m 。

从表示 Monod 方程的本文中附图来看, 沿着曲线上的不同点, 我们可以做出不同的切线

数 据	结 果	计 算 者	目 测 法 Gause (1934)	平均值法 Andrewartha (1954)	目 测 法 May (1976)	枚举优选法 电子计算机 (1981)
(Ⅱ)	X_m		137	140	130	130
	μ_L		1.0772(或1.2444)	1.015	1.016	1.1427
(Ⅳ)	X_m		64	65	65	59
	μ_L		0.7944	0.855	0.855	0.8926

(图中只划了在 $C \rightarrow 0$ 和 $C \rightarrow \infty$ 的两条), 这些切线的斜率都与 μ_L 成正比, 所以不同点的 μ_L 值显然不同。Monod 方程是反映生长与营养供应关系的, 所以对于不同的营养条件, μ_L 应有不同的取值。

也许马君要提出, 只有 $\mu_L = \mu_m$ 的那个方程才能认为是 Logistic 方程, 所有的 $\mu_L \neq \mu_m$ 的具有与密度成线性制约关系的其他方程, 都不应该叫做 Logistic 方程。

这是不可能的。因为在实际工作中, 我们对 Logistic 方程的理解是种群增长率受种群密度的制约成线性关系, 然后根据这个线性关系公式用宏观资料去进行拟合, 以确定方程中的参数数值。正象万昌秀等同志所做的那样, 都应该承认是 Logistic 方程的拟合参数。

当然, 要求 $\mu_L \neq \mu_m$, 需要突破某些习惯的, 甚至是权威的观点, 对此需要我们共同的努力和探索。

四、关于讨论模型行为时所做的两条假设

我们在讨论模型行为时, 做了两条假设:

I: $\mu_c = \mu_L = \mu_c = 1$

II: 种群密度从 $X_1 = X_m 10\%$ 增至 $X_2 = X_m 90\%$ 时三个方程所用的时间 Δt 相等。

马君认为这两条假设与分析模型的基本理论时所做的说明相矛盾, 是不可理解的。

的确, 看起来这两条假设与分析模型的基本理论所做的说明相矛盾, 岂止如此, 两条假设本身也是互不相容的。但是, 实际上这两条假设是合理的, 可以这样做的, 因为在做这种假定时是与进行理论分析时完全不同, 我们是在处理根本不同性质的问题。

在分析模型的基本理论时, 我们是讨论一个生物种群, 让它处在不同的养分供应状态下, 看它的增长过程。我们在这时只有一个 μ_m , 对于不同的 K 和 S_m , 种群将沿不同的途径增长, 养分供应充分 (K/S_m 小), 接近 Malthus 方程所描述的途径, 养分供应不足 (K/S_m 大), 接近 Logistic 方程所描述的途径。对应于不同的途径, 在新模型中应配以不同的

的速度参数值 $\mu_c \left(= \frac{X_m}{X'_m} \mu_m = \frac{S_m}{K + S_m} \mu_m \right)$, 它的两个极端值就是 μ_m 和 $\mu_L \left(= \frac{S_m}{K} \mu_m \right)$ 。

在进行模型行为分析时, 出发点就完全不同了。这时我们考虑的是模型可以适用多大的范围, 能否在各种生物种群和环境中的应用, 这就是模型和资料数据的 (曲线) 拟合问题。不同的资料数据 (取自不同种群和不同环境), 当然有不同的 μ_m , K , S_m 参数与之对应。换句话说, 这时我们不要求 μ_m 为一定值。在这种情况下, 为什么不可以假设 X_m/X'_m 变动,

而 μ_c 不变呢? 至于马君提出 $\mu_c = \frac{X_m}{X_m'} \mu_m$, 如果 $\frac{X_m}{X_m'} = 0$, 岂不 $\mu_c = 0$, 而又假定 $\mu_c = 1$,

这就是假定 $0=1$ 。马君的这个道理在 μ_m “有界” 时才成立。正如本文第一部分所分析的, 从数学上看, μ_m 也可以是“无界”的, 因此上述假设仍成立, 不至于形成 $1=0$ 的局面。

当然, 我们进行的上述两条假设, 不是唯一的, 还可以进行其他的假设, 以考察在各种条件下模型的适用性, 或者说是考察这三个模型可以有多大灵便性地去拟合各类种群和环境条件下所获得的数据。马君在他的文章中做的那种假设也未尝不可以, 但只要不把 μ_L 永远等同于 μ_m , 也会得到类似的结果——新模型介于两个经典模型之间的结论。但是, 应该指出, 如果采用了马君的假设, Logistic 方程是一簇直线, 新模型是一簇曲线, 绘在一张图上, 比较复杂, 不如我们原文中所绘制的简单明了。当然, 这在原则上并非不可以这样做。

参 考 文 献

- 万昌秀、梁中宇 1983 逻辑斯蒂曲线的一种拟合方法. 生态学报 3(3):288—296.
 崔启武 1985 Logistic 方程中的速度参数 (μ_L) 等于种群的内在增长率 (μ_m) 吗? 生态学杂志 1985(1):56—58.
 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, G.J. Lawson *et al.* 1984 Study of models of single populations: Development of equations used in microorganism cultures. Biotechnology and Bioengineering. Vol XXV, pp. 682—686.
 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.
 Cui Qiwu and Lu Fengyong 1985 A mathematical model of predation based upon the theory of nutrition kinetics. *Ecological Modelling* 28:155—164.
 Monod, J. 1950 La Lechnique de culture continue theorie et applications. *Ann. Inst. Pasteur*. 79:390—401.

RESPONSE TO MA QINYAN'S PAPER

—CONCERNING

CUI-LAWSON'S MODEL OF SINGLE POPULATIONS

Cui Qiwu

(Institute of Forestry and Pedology, Academia Sinica)

This note answered several questions which were appeared in Ma's paper.

1. The mathematical proof concerning relationship between Cui-Lawson's model and two classical population models.
2. Two extreme conditions and two classical equations.
3. Is the velocity parameter (μ_L) in the Logistic equation equal to the intrinsic rate of increment in the Malthus equation?
4. Concerning “two assumptions” in the behaviour analysis of Cui-Lawson's model,