289—294 5693(11)

第16卷第3期 生 态 学 报 Vol. 16, No. 3
1996年6月 ACTA ECOLOGICA SINICA Jun., 1996

包容生态因子的广义 Logistic 模型*

于 强* 傅抱璞 姚克敏
（南京大学大气科学系，南京，210008） （南京气象学院应用气象系，南京，210044） Q141

A

摘要 以 Logistic 模型为代表的种群(x)生长模型，仅依赖于时间(t)，$X=f(t)$，它是表达某一环境下生物过程的数学模型，其增长率参数(μ)为常数。本文发展了一种包含生态因子的广义 Logistic 模型，$X=f(p,t)$，p 表示生态因子，认为增长率是与生态因子有关的参数：$\mu=\mu_0 f(p)$，该模型可以概括在不同环境下种群增长的重复试验，使用作物分期播种资料，建立了水稻干物质积累过程与生育阶段(时间)、播种期、太阳辐射、温度之间的关系，结果表明，该模型可以解释干物重变异的96.9%。

关键词：生态因子、Logistic 模型。数学生态学

AN AUGMENTED LOGISTIC MODEL TAKING ACCOUNT OF ECOLOGICAL FACTORS

Yu Qiang Fu Baopu
(*Department of Atmospheric Sciences, Nanjing University, Nanjing, China*, 210093)
Yao Kemin
(*Department of Applied Meteorology, Nanjing Institute of Meteorology, Nanjing, China*, 210044)

Abstract In the growth models, Logistic model is the mathematic model expressing bio-process in certain environment with a constant intrinsic growth rate(μ). The popularity(X) is a function of time (t) only, i. e. $X=f(t)$. In this paper, an augmented Logistic model taking account of ecological factors was developed, i. e. $X=f(p,t)$, in which p reprents ecological factors. It is considered that the growth rate is the parameter related to ecological factors. So the augmented model may generalize experiments carried out on crops grown under different environments. The relations between the process of dry matter accumulative of rice and development stage(time), sowing date, solar radiation and temperature were built using data from experimental with varying sowing data. The results show that the augmented model may account for 96.6% of deviation of dry matter data.

Key words: Logistic model, ecological factors.

* 现在地址：中国科学院上海植物生理研究所，上海，200032

收稿日期：1993 01 24，修改稿收到日期：1995 11 05。

经典的生物种群增长模型，如 Logistic、Gompertz、Richards、Chanter 模型等，仅以时间为自变量。Logistic 是一种典型的说理模型。

$$\frac{dx}{xdt} = \mu\left(1 - \frac{x}{x_m}\right) \quad (1)$$

其中：x 为种群密度，x_m 为环境所许可的种群密度极限，μ 为增长率，该模型基于假设种群相对增长率与营养有效性之间存在线性关系。它首先用于描述微生物生长，其后在生态学领域广泛应用。

一般情况下，营养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[2]。

$$\frac{dx}{xdt} = \mu\left(1 - \frac{x}{x_m}\right) / \left(1 - \frac{x}{x_{m'}}\right) \quad (2)$$

称为崔-Lowson 模型，并指出增长率 μ 是受气候因素影响的参数，它比容纳量 x_m 对气候因素更敏感，$x_{m'}$ 是决定相对增长率与营养有效性之间存在非线性关系的参数。

研究表明，种群增长模型及其扩充形式对种群增长过程的拟合有相当高的精度。但它们的一个弱点是只能描述一次过程，对于不同生态条件下的增长过程，其模型参数是变化的。例如温度对细菌繁殖的影响，在不同温度下，有不同的生长曲线。虽然都可以用种群生长模型拟合，但不能统一与一个方程。原因在于温度影响了繁殖速度，如果将温度因子引入方程，则可以建立一个既描述种群自身发展规律，又表达了环境因子制约作用的统一模型。

本文的目的就是考虑非营养供应对种群增长的限制关系，将生态因子引入种群模型这也可以看作是对生长模型在生态领域的扩展。

1 模型

不同环境下，种群变化的时间长短有异。统一模型必须首先同一时间尺度。这里使用 0-1 化方法，即以开始为 0，结束为 1. 设增长过程为 n_0(d)，某次观测距开始的天数为 n，则种群增长的 0-1 化时间尺度为

$$t = n/n_0 \quad (3)$$

王寿松(1990)综合前人研究，提出了广义 Logistic 模型[4]：

$$\frac{dx}{xdt} = \mu\frac{x_m - x}{x_m + vx} \qquad (\mu > 0, x_m > 0, v \geqslant -1, x \geqslant 0)$$

当 $v=-1$ 时，为指数方程；当 $v=0$ 时，为经典 Logistic 方程；当 $-1>v>0$ 时，为崔-Lawson 方程；当 $v>0$ 时，为 Simth 方程[3]。引入生态因子，令

$$\mu = \mu_r f(p) \quad (5)$$

p 表示生态因子，$f(p)$ 为生态因子影响函数。对于不同的研究对象，应有不同形式，它反映了生态因子对种群增长率的制约，令

$$0 \leqslant f(p) \leqslant 1 \quad (6)$$

当 $f(p)=1$ 时，生态因子适宜，当 $f(p)=0$ 时，表示受生态因子制约种群停止生长。例如作物受到的高温或低温抑制。因此 μ_0 为生态因子适宜时的种群增长率。

由于种群密度 X 表示从开始($t=0$)到某时刻的累积增长量，因此 μ 表示该时段内的累积效应，$f(p)$ 应该是生态因子参数对时间的积分，而不是时间平均值。又由(6)式的限制，

一般情况下，用生长过程中生态因子或其参数的比值较易满足这一条件。基于此原则，下面以水稻干物质积累为例，探讨 $f(p)$ 的形式。

使用全国杂交水稻气象条件研究课题的试验资料。地点为长沙。时间为 1980 年，品种是汕优 6 号，采用分期播种方法，统一种子来源，播种密度和肥水管理措施。

在本试验中，肥水是充分的，影响干物质生产的环境因素，主要是太阳辐射(Q)和温度(T)。其中太阳辐射又是主要限制因素。因此，

$$\mu = \mu_o f(Q,T) \tag{7}$$

为便于研究，采用分离变量法，写成阶乘形式：

$$\mu = \mu_o f(Q) f(T) \tag{8}$$

作物生长与光温有密切关系。在所研究的我国南方地区，在一定范围内，光照越强，生长速度越快。设以日为基本单位，Q 为太阳辐射日总量，T 为日平均气温，定义日光温指数为：

$$F(Q,T) = F(Q) \cdot F(T)$$

设

$$F(Q) = Q \tag{9}$$

作物生长存在 3 基点温度。在生长的最高、最低温度，生长停止。在最适温度条件下，生长速率最大。

$$F(T) = \mathrm{EXP}[-A(T-T_{op})^2/(T-T_{min})(T_{max}-T)] \tag{10}$$

$F(T)$ 为一钟形曲线，T_{op}、T_{min}、T_{max} 分别为生长最适、最低、最高温度。A 为参数，不同 A 值，表示不同峰耸度。

$$\begin{gathered} 0 \leqslant F(T) \leqslant 1 \\ \text{当 } T = T_{op} \text{ 时，} F(T) = 1 \\ \text{当 } T = T_{\infty} \text{ 或 } T = T_{max} \text{ 时，} F(T) = 0 \end{gathered} \tag{11}$$

可见，$F(T)$ 是作物光能利用的温度订正系数。

分两种情况讨论 $f(p)$ 的形式：

1. 某次种群生长过程的 μ 为常数：适于整个生长过程中，生态因子为恒定或少变的情况，如恒温下细菌的繁殖。

以水稻为例，令第 j 次播种期(或重复试验)的全生育期累积光温指数

$$\begin{aligned} K(j) &= \int_0^{t} F(Q)F(T)dt \\ &= \sum_{i=1}^{n_c(j)} F(Q_i)F(T_i) \end{aligned} \tag{12}$$

即为逐日光温指数之和。其中的最大值为：

$$K_{max} = \max\{K(j)\} \tag{13}$$

令

$$f(P_j) = K(j)/K_{max} \tag{14}$$

则第 j 次试验的增长率为

$$\mu(j) = \mu_o \cdot K(j)/K_{max} \tag{15}$$

此式满足(6)式的条件。

还可以考虑 $f(p)$ 的更复杂一些的函数形式，因为生长对光照满足 Michaelis-Menten 关系，可设

$$f(p)=\frac{m\cdot K(j)/K_{\max}}{1+q\cdot K(j)/K_{\max}} \tag{16}$$

其中 m、p 为模型参数

由(6)式，当 $K(j)=K_{\max}$ 时，$f(p)=1$，有

$$m=1+q$$

$$f(p)=\frac{(1+q)K(j)/K_{\max}}{1+q\cdot K(j)/K_{\max}} \tag{17}$$

可以看出，当 $q=0$ 时，此式为(14)式；当参数 $q\to\infty$ 时，$f(p)=1$，$\mu=\mu_o$，也就是说，生态因子未造成显著差异，多次生长过程可以统一与一个方程。

2. 某次种群生长过程中，μ 为变数：适于生态因子变化较大的情况，如季节变化。在此情况下，同一过程受光、温改变的影响，μ 是变化的。

作物生长量的观测一般规定在相同的生育期。与前面类似，以开始生长到某生长期的累积光温指数的比值确定 $f(p)$。

设第 j 次种群生长过程(或播种期、重复试验)的 m 生育期，累积光温指数为

$$K_j^m=\sum_{i=1}^{m(j)}F(Q_i)F(T_i) \tag{18}$$

且有

$$K_{\max}^m=\max\{K_j^m\} \tag{19}$$

类似(15)式，$\mu_j^m=\mu_o K_j^m/K_i^{max}$ (20)

也可写成(17)式。因此(20)式表明，某次(j)种群生长过程，某生长阶段(m)的增长率 μ_j^m 与其生长初始($i=0$)到该时刻($t=m$)的生态因子有关。

生长方程的拟合有多种方法[4~6]。冯国灿等(1992)提出了广义 Logistic 模型拟合方法[7]。本文采用此法。

对于(4)式，从 $x_0\sim x$，$t_0\sim t$ 积分

由(4)

$$\frac{x_m+vX}{x(x_m-x)}\mathrm{d}x=\mu\mathrm{d}t$$

$$\int_{x_0}^{x}\frac{x_m+vx}{x(x_m-x)}\mathrm{d}x=\int_{x_0}^{x}\left(\frac{1}{x}+\frac{1+v}{x_m-x}\right)\mathrm{d}x$$

$$=[\ln x-(1+v)\ln(x_m-x)]_{x_0}^{x}$$

$$=[\ln\frac{x}{x_0}-(1+v)\ln(x_m-x)]_{x_0}^{x}$$

$$=\ln\frac{x}{x_0}-(1+v)\ln\frac{x_m-x}{x_m-x_0}$$

$$=\ln\left[\frac{x}{x_0}\left(\frac{x_m-x}{x_m-x_0}\right)^{-(1+v)}\right]$$

则

$$\ln\left[\frac{x}{x_0}\left(\frac{x_m-x}{x_m-x_0}\right)^{-(1-v)}\right]=\mu(t-t_0)$$

$$\frac{x}{x_0}\left(\frac{x_m - x}{x_m - x_0}\right)^{-(1-v)} = \exp[\mu(t - t_0)]$$

令 $t_0=0$，$\alpha=v+1$，$a=\ln[(x_m-x_0)^{(v+1)}/x_0]$，则

$$(x_m - x)^{\alpha}/x = \exp(a - \mu t)$$

$$\mu t = a + \ln x - \alpha\ln(x_m - x)$$

将(5)式代入，

$$f(p)t = \frac{a}{\mu_0} + \frac{1}{\mu_0}\ln x - \frac{\alpha}{\mu_0}\ln(x_m - x)$$

此式可用多元回归方法，拟合 $f(p)t$ 与 $\ln x$ 和 $\ln(x_m-x)$ 的线性关系。给定 x_m 进行迭代，以得最佳拟合效果。

2　结果与讨论

作物干物质积累过程可用 Logistic 方程表达。但在生育后期，由于叶片衰老、脱落干物质达到极限后下降[8]。为方便起见，本文研究水稻大田生长期移栽至抽穗后 10 d 内的干物质积累模型。约每 10 d 一次干重测定。这一阶段基本上反映了干物质积累的 S 型曲线。

拟合时，式(10)、(17)、(20)中参数 A、q、T_{op}、T_{min}、T_{max}以及 x_m 均为待定参数。其中 3 基点温度还随生育期改变。一般 T_{op}为 25～27 ℃，T_{max}为 35～40℃[9]。给出上述参数值，使用逐步回归方程方法进行拟合，并对参数作适当调整，进行多次拟合试验，直至达到最佳精度。以下给出(4)式的拟合结果和式(10)、(17)、(20)中的参数值。

$A=1.1$，$q=0$，$T_{op}=27$℃，$T_{min}=11$℃，分蘖前和抽穗后 $T_{max}=36$℃，其它 $T_{max}=40$℃。

表 1　广义 Logistic 模型的拟合参数

Table 1　Parameters of augmented Logistic models

方　法 Method	容纳量(X_m) Content(kg/666.7 m²)	适宜生长率 Growth rate (μ_0)	V	复相关系数 Relative coeficient (R)
1. μ 为常数 μ is constant	1600	16.42	24.66	0.975***
2. μ 为变数 μ is variable	1600	16.17	25.63	0.980***
3. μ 为变数 μ is variable	1600	16.22	25.03	0.983***

$n=49$，*** 表示通过信度 0.01 的显著性检验。

由表 1 可知，$v>0$，生长方程为 Smith 模型。从复相关系数看，方法 1 设某次生长过程增长率 μ 为常数，拟合精度略差一些，但应用方便，不失为一种有效的方法。方法 2 设某生长过程中 μ 是变化的，但只考虑了太阳辐射一个生态因子对 μ 的影响。其精度也是较高的，略逊于方法 3。方法 3 考虑了太阳辐射和温度两个因子，精度最高，使用也最复杂。方法 3 中，复相关系数 $R^2=0.969$(表示回归平方和占总方差的比率)。说明该模型可以解释干物重变异的 96.9%。

综上研究，作者认为：

1. 作物干物质积累可视为单种群增长过程，干物质增长的 S 型曲线与环境营养(如光照、土壤养分)竞争和衰老有关。开放性的生态系统，无不受到生态因子的影响。

2. 崔启武和Lowson[2]指出容纳量(x_m)与增长率(μ)相比，后者对生态因子更敏感。作者进行的有关统计认为，X_m在一定范围内变化，对拟合精度没有太大影响。本文将生态因子的引入，也是基于这种观点。

3. 本文$f(p)=1$的情况，仅代表生态因子较适宜的情况。实际上是在多次重复试验中的最适宜情况。

4. 进一步的研究，应是对$f(p)$的简化，以及在其它种群增长过程中的应用。

参考文献

1 崔启武，Lawson G. 一个新的种群增长数学模型——对经典的Logistic方程和指数方程扩充. 生态学报，1982，**2**(4)：403～406

2 王寿松. 单种群生长的Logistic模型. 生物数学学报，1990，**5**(1)：21～25

3 Smith E F. Population dynamics in Daphnia magna. *Ecology*，1963，**44**(2)：651～663

4 万昌秀. 逻辑斯谛曲线的一种拟合方法. 生态学报，1983，**3**(3)：288～296

5 王莽莽. 用麦夸方法最优拟合逻辑斯谛曲线. 生态学报，1986，**6**(2)：142～147

6 王振中. 逻辑斯谛曲线K值的四点平均值估计法. 生态学报，1987，**7**(3)：193～197

7 冯国灿等. 广义Logistic模型的拟合. 生态科学，1992，(1)：52～56

8 王信理. 在作物干物质积累的动态模拟中如何合理运用Logistic方法. 农业气象，1986，**7**(1)：14～19

9 王信理. 作物生长与温度的关系及其动态变化. 中国农业气象，1989，**10**(3)：11～15