

## 一种自适应的种群增长模型及参数估计

李新运 赵善伦<sup>✓</sup> 尤作亮<sup>™</sup> 余锦

(山东师范大学人口、资源与环境学院, 济南, 250014)

Q141

A 摘要 通过对种群增长的非线性制约机制的数学形态分析, 提出了一种新的种群增长数学模型

$$\frac{dx}{dt} = rx[1 - (x/x_m)^s]$$

其解析解为:

$$x(t) = x_m / [1 + (\frac{x_0}{x_m} - 1)e^{-rt}]^{\frac{1}{s}}$$

该模型当非线性密度制约指数  $s < 1$ ,  $s = 1$ ,  $s > 1$  及  $s \rightarrow \infty$  时分别对应于 Smith, Logistic, 崔-Lawson 及指数增长模型, 具有自适应性。本文还提出了一种种群增长模型参数估计的搜索寻优方法, 只要给出参数的一组启动值, 通过逐步搜索可以任意精度逼近参数的真优值。利用本文模型和参数估计方法对 Gause 的草履虫实验数据和济南市灵岩山侧柏生长资料分别进行了拟合, 结果表明自适应模型的拟合精度明显优于 Logistic 模型, 也优于崔-Lawson 模型。

关键词: 非线性密度制约, 自适应, 种群增长模型, 参数估计。

数学生态学

## A SELF-ADAPTIVE MODEL OF POPULATION GROWTH AND ITS PARAMETER ESTIMATION

Li Xinyun Zhao Shanlun You Zuoliang Yu Jin

(College of Population, Resources and Environment, Shandong Normal University, Jinan, 250014, China)

**Abstract** This paper studies the nonlinear restrictive mechanism of population growth by analyzing the mathematical shape. Then a new mathematical model of population growth is put forward as follow:

$$\frac{dx}{dt} = rx[1 - (x/x_m)^s]$$

The model's analytic solution is

$$x(t) = x_m / [1 + (\frac{x_0}{x_m} - 1)e^{-rt}]^{\frac{1}{s}}$$

As the nonlinear density dependence index  $s < 1$ ,  $s = 1$ ,  $s > 1$  and  $s \rightarrow \infty$ , the model corresponds

- \* 收稿日期: 1995-06-04, 修改稿收到日期: 1996-06-01。
- \*\* 现为清华大学环境工程系博士生。

to the Smith's, the Logistic, the Cui-Lawson's, and the Exponential models of population growth, respectively. The paper also puts forward a method of parameter estimation of the model which is called directly seeking optimal parameters. When the seeking steps are reduced gradually, estimating results of parameters can approach the true optima with arbitrary accuracy. The applied results reveal that the new model is better than the Logistic model and the Cui-Lawson's model.

**Key words:** nonlinear density dependence, self-adaptive, population growth model, parameters estimation.

在生存空间和自然资源有限的环境中,任何生物种群的增长均是受密度制约的,定量描述这一动态过程的经典模型是 Verhulst 提出的 Logistic 方程,但该模型中对密度制约效应的线性化假设,往往使模拟结果产生偏差<sup>[1-3]</sup>。Smith 通过对实验种群个体增长率的直接观测,发现密度制约效应是一条下凹的曲线,他基于种群生存和增长两者对环境资源的需求变化,对 Logistic 模型进行了扩充,得到更符合实际的结果<sup>[4]</sup>。崔启武等根据营养动力学理论对 Logistic 方程进行了改进,导出了非线性制约效应的崔-Lawson 模型<sup>[5,6]</sup>,后来并把它推广到两种群相互作用的情况<sup>[7]</sup>。但实际应用表明,崔-Lawson 方程中增加的营养参数有时为负值,这是模型的推导过程所不能解释的<sup>[8]</sup>。事实上,崔-Lawson 模型描述的正是密度制约效应为上凸曲线的种群增长过程,其应用范围应排除制约效应为下凹曲线的种群增长情形。以上 3 个模型是目前为止理论严谨、应用广泛并被学术界认可的种群增长模型,但除 Logistic 模型外,Smith 模型和崔-Lawson 模型一般并不能给出种群变化的具体表达式<sup>[9]</sup>,这限制了模型的实用性。寻找一种新的统一的种群增长模型,通过特定参数取值的自适应调整,把指数增长模型、Logistic 模型、Smith 模型、崔-Lawson 模型分别作为该模型的特例,并具有种群变化的解析表达式,正是本文工作的企图。

### 1 种群增长模型的广延

令  $x(t)$ 、 $x_m$ 、 $r$  分别表示种群的大小、环境容纳量和潜在的比增长速度参数,则 Logistic 模型可表示为(2)式移此

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx(t)(1 - x(t)/x_m) \quad (1)$$

其解为:

$$x(t) = x_m / [1 + (\frac{x_m}{x_0} - 1)e^{-rt}] \quad (2)$$

式中的密度制约效应函数  $f_i(x) = 1 - x/x_m$  的图象为一右下方向的射线。事实上,由于种群的生物学特性和所处环境的复杂性,真正的线性制约效应极其少见,而不同程度的上凸或下凹曲线制约效应却是更一般的情况(图 1,图 2)。

对 Logistic 模型的广延可归结为对线性制约函数  $f_i(x) = 1 - x/x_m$  的非线性化,基本要求是当  $x \rightarrow x_m$  时,制约函数  $f(x) \rightarrow 0$ ,当  $x > x_m$  时,  $f(x) < 0$ 。从数学上来考虑,满足要求的非线性制约函数可有多,而 Smith 模型<sup>[4]</sup>和崔-Lawson 模型<sup>[5,6]</sup>选择的制约函数分别为:

$$f_s(x) = \frac{1 - x/x_m}{1 + (r/c)x/x_m}, \quad f_c(x) = \frac{1 - x/x_m}{1 - x/x_m}$$

式中的参数  $c$ 、 $x_m'$  均为正值,由于  $f_s(x)$  的分母大于 1,所以必有  $f_s(x) < f_i(x)$ ,可见 Smith 模型只能描述欠 Logistic 增长(下凹);而  $f_c(x)$  的分母小于 1,故必有  $f_c(x) > f_i(x)$ ,所以崔-Lawson 模型只能反映过 Logistic 增长(上凸)。这两个模型在一般情况下并不存在解析解,这也给模型的参数估计带来了困难。寻求一个能兼容各种密度制约机制且存在显式解的种群增长模型,无疑会给实际应用带来很大方便。

事实上,由于幂函数的图象在单位正方形内根据指数的大小可呈上凸或下凹的曲线,可以用幂函数

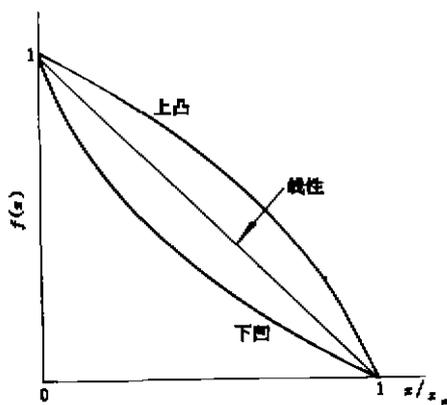


图1 非线性密度制约效应曲线

Fig.1 Effect curve of nonlinear density dependence

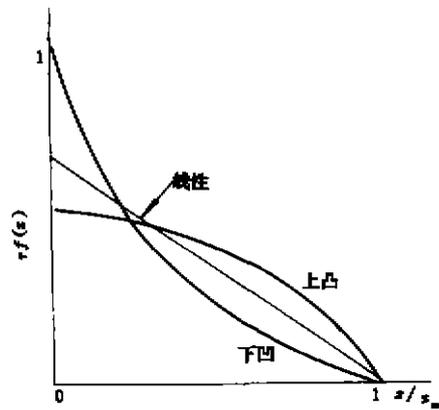


图2 非线性制约下的比增长速度曲线

Fig.2 Specific growth rate curve of nonlinear density dependence

的表达式来很好地刻划各种密度制约机制。于是更一般的非线性制约函数可表示为:

$$f(x) = 1 - (x/x_m)^s$$

种群增长模型可表示为:

$$\frac{dx}{dt} = rx[1 - (x/x_m)^s] \quad (3)$$

式中  $s$  为密度制约参数,其取值范围为  $0 < s < +\infty$ , 当  $s$  小于 1、等于 1、大于 1 时则可以分别模拟欠 Logistic 增长、Logistic 增长、过 Logistic 增长; 当  $s \rightarrow +\infty$  时, 模型趋向于指数增长, 当  $s \rightarrow 0$  时, 种群趋向于维持初始值不变, 可见广延的模型是具有自适应性的, 故可叫做自适应非线性制约种群增长数学模型。对模型(3)分离变量, 可化为:

$$\left(\frac{1}{x} - \frac{x^{s-1}}{x^s - x_m^s}\right) dx = r dt$$

两边积分并考虑到  $x_{(0)} = x_0$ , 可得到模型(3)的解为:

$$x(t) = x_m / [1 + \left(\frac{x_m}{x_0} - 1\right)e^{-rt}]^{\frac{1}{s}} \quad (4)$$

该式表示的仍为一种  $s$  形增长曲线, 当  $s=1$  时, (4)式即简化为(2)式。

## 2 自适应模型的参数估计

由于种群增长数学模型较为复杂, 对其参数的估计一般难以直接应用最小二乘法。目前人们已提出的参数估计方法有 3 类: 第一类方法是根据经验知识先确定出模型中的一个参数(如  $x_m$ ), 然后把模型变换为关于其余参数的线性形式再进行最小二乘法估计<sup>[5]</sup>, 不仅工作量大而且估计结果并非真优; 第二类方法是利用微分拟合技术直接对微分方程中的参数进行估计<sup>[11]</sup>, 一般来讲估计结果误差较大; 第三类方法是参数的直接搜索寻优<sup>[12]</sup>, 该方法只要给出一组参数的初始值, 即可通过逐步搜索任意逼近真优值。本文广延模型的参数估计采用直接搜索法最为适宜。

设种群增长的观测数据序列为  $x_{(1)}, x_{(2)}, \dots, x_{(n)}$ , 设计的对广延模型参数的直接搜索编程步骤为:

① 预置参数启动值为  $r^{(0)} = 1$ ,  $x_m^{(0)} = x_{(n)}$ ,  $x_0^{(0)} = x_{(1)}$ ,  $s^{(0)} = 1$ ; 第一轮搜索时令  $q=1$ , 搜索步长比例  $p=1/10$ , 搜索前进步数  $f=0$ 。

② 向减少和增大两个方向改变参数值, 如此每个参数有 3 个备选值, 如  $r$  有:

$$r_{-1}^{(f+1)} = r^{(f)} - pr^{(f)}, \quad r_0^{(f+1)} = r^{(f)}, \quad r_1^{(f+1)} = r^{(f)} + pr^{(f)}$$

对另外 3 个参数有形式类似的备择值表达式, 这样 4 个参数共有  $3^4 = 81$  个备择值组合, 记为  $(r_i^{f-1}, x_m^{f+1}, x_0^{f+1}, s_i^{f+1})$ , 下标  $i, j, k, l = -1, 0, 1$ , 按式(4)计算出的模型值为  $x_{ijk}^{f+1}(t), t = 1, 2, \dots, n$ .

③ 计算本步所有 81 个备择参数值组合的拟合残差平方和:

$$Q_{ijk}^{f+1} = \sum_{t=1}^n (x(t) - x_{ijk}^{f+1}(t))^2$$

④ 拟合残差平方和最小的参数值组合即为本步的搜索结果, 即若:

$$Q_{min}^{f-1} = Q_{jkl}^{f+1} = \text{Min}_{i,j,k,l} Q_{ijk}^{f+1}$$

则本步的搜索结果为  $(r_i^{f+1}, x_m^{f+1}, x_0^{f+1}, s_i^{f+1}) = (r_j^{f+1}, x_m^{f+1}, x_0^{f+1}, s_l^{f+1})$

⑤ 若  $Q_{min}^{f-1} < Q_{min}^f$ , 则返回步骤②继续下步搜索; 若  $Q_{min}^{f-1} = Q_{min}^f$ , 则本轮搜索结束, 对下一轮搜索令  $q = q + 1$ , 搜索步长比例  $p = 1/10^q$ , 4 个参数的启动值为本轮得到的搜索结果, 于是可从步骤②开始以更小的步长开始新一轮参数搜索寻优。

由以上计算步骤可见, 只要搜索时的步长足够小, 参数的估计结果就可任意地逼近其真优值。计算中采用的步长由大变小, 是为了提高搜索速度。

### 3 自适应模型应用实例

#### 3.1 草履虫实验拟合

Gause(1934)的草履虫实验是公认的最精巧的种群生长实验之一, 半个多世纪以来人们一直用对该实验数据的拟合检验改进模型的性能及参数估计的精度<sup>[8, 10, 12]</sup>。用本文的广延模型对草履虫实验数据拟合结果表明(表 1), 4 组实验数据的拟合残差平方和 Q 较采用 Logistic 模型或崔-Lawson 模型均有减小, 其中 *Paramecium aurelia* 增长制约为明显下凹形, 新模型的拟合精度有大幅度提高。*Paramecium caudatum* 增长的一环制约为上凸形, 新模型的拟合精度也有较大提高, 半环情形则趋同于 Logistic 增长, 说明种群增长确为线性密度制约。由此可见, 本文的广延模型确实能反映出种群增长的非线性制约效应及自适应性, 拟合精度也优于 Logistic 或崔-Lawson 模型。

表 1 草履虫实验数据 3 种模型拟合结果比较

Table 1 Result comparison from three models fitting to *Paramecium* growth data

模型名称	参数	<i>Paramecium aurelia</i>		<i>Paramecium caudatum</i>	
		一环	半环	一环	半环
Logistic 模型	$x_m$	448	244	131	60
	$r$	0.8060	1.2450	1.0572	0.8167
	$a$	3.8216	4.2693	3.7079	2.8103
	$Q$	8640	2366	2222	956
Cui-Lawson 模型	$x_m$	449	245	131	61
	$r$	0.7951	1.2597	1.0712	0.8135
	$a$	3.8029	4.2620	3.7119	2.8061
	$Q$	8503	2275	2191	919
本文模型	$x_m$	455.7191	247.1787	130.2263	59.90986
	$r$	16.73777	34.66717	0.6524754	0.7803971
	$x_0$	0.2569005	0.02069935	6.669564	3.662354
	$s$	0.03208156	0.02320821	2.476629	1.049538
	$Q$	6867.299	1918.461	2153.451	954.0775

#### 3.2 侧柏生长模型

采用种群增长模型来模拟树木生长的成功实例已有不少报道<sup>[9]</sup>, 这里采用本文的广延模型对济南市灵岩山侧柏生长过程资料(表 2)进行拟合, 并与 Logistic 模型的拟合情况进行比较(表 3)。由计算结果可

表 2 济南市灵岩山侧柏生长资料

Table 2 The growth data of *Platycladus orientalis* at Lingyanshan, Jinan

树龄(年)	胸径(cm)	树高(m)	材积(m <sup>3</sup> )	树龄(年)	胸径(cm)	树高(m)	材积(m <sup>3</sup> )
Age(a)	DBH	Height	Volume	Age(a)	DBH	Height	Volume
10	0.4	0.75	0.00004	140	22.8	10.75	0.19586
20	0.7	1.55	0.00025	150	24.4	11.30	0.24178
30	1.7	2.15	0.00102	160	25.5	11.55	0.26212
40	2.9	2.75	0.00183	170	26.6	12.15	0.29239
50	4.8	3.60	0.00526	180	27.5	12.60	0.32013
60	6.7	4.25	0.01194	190	28.3	13.00	0.34539
70	8.6	5.60	0.01845	200	29.2	13.85	0.38586
80	10.8	6.85	0.03243	210	30.3	14.20	0.42765
90	13.3	8.00	0.05442	220	31.8	14.65	0.47937
100	15.7	8.85	0.08402	230	33.0	14.95	0.51889
110	17.8	9.30	0.10906	240	34.4	15.20	0.56831
120	19.3	9.90	0.13621	250	35.6	15.70	0.63284
130	20.9	10.20	0.16201	260	37.0	15.80	0.65735

表 3 济南市灵岩山侧柏生长模型比较

Table 3 Comparison of model fitting to the growth data of *Platycladus orientalis*

生长量	模型名称	r	x <sub>m</sub>	x <sub>0</sub>	s	残差平方和 Q
Growth amount	Model					
胸径(cm)	Logistic 模型	0.248064	34.96368	1.851915		52.50876
DBH	本文模型	24.12111	37.89933	0.5477977	0.006243915	20.32885
树高 H	Logistic 模型	0.2247118	15.48668	1.5097100		9.441745
(m)	本文模型	10.32164	16.48569	0.8221592	0.0140273	4.435172
材积 C	Logistic 模型	0.2142601	0.8271976	0.01081717		0.009667852
(m <sup>3</sup> )	本文模型	3.642659	1.251044	0.001843502	0.02502607	0.004424948

见,广延模型对侧柏胸径(D)、树高(H)、材积(C)的拟合残差平方和明显小于相应的 Logistic 模型的拟合残差平方和,由式(3)和(4)可得到侧柏生长的广延模型为:

$$\frac{dD}{dt} = 24.12111D[1 - (D/37.89933)^{0.006243915}]$$

$$\frac{dH}{dt} = 10.32164H[1 - (H/16.48569)^{0.0140273}]$$

$$\frac{dC}{dt} = 3.642659C[1 - (C/1.251044)^{0.02502607}]$$

其解分别为:

$$D(t) = 37.89933/[1 + 0.02680713e^{-0.1506102t}]^{1/0.006243915}$$

$$H(t) = 16.48569/[1 + 0.04295523e^{-0.1447047t}]^{1/0.0140273}$$

$$C(t) = 1.251044/[1 + 0.1772387e^{-0.0912144t}]^{1/0.02502607}$$

#### 4 讨论

严格地讲,在有限资源与环境中,任何种群的增长均是非线性密度制约的。对于弱非线性制约的种群增长采用 Logistic 模型可以得到较好的拟合结果,但对于强非线性制约的种群增长则应采用非线性制约模型,若硬性采用 Logistic 模型则可能产生较大偏差。Smith 和崔-Lawson 模型可分别用于描述下凹和

上凸形非线性制约机制,而本文的广延模型则可以把指数增长(无制约)、线性制约、下凹和上凸形非线性制约机制概括为一个统一的自适应性的非线性制约模型。实际应用表明,自适应模型的拟合精度明显高于 Logistic 模型,也优于崔-Lawson 模型。

只要种群增长模型能求出解析解,本文提出的模型参数的直接搜索寻优方法就可顺利应用,而与解的表达式的复杂程度无关,这与传统的非线性表达式的线性化变换或微分拟合方法相比具有更广泛的实用性,且估计结果可任意地逼近真优值。在本文涉及的实例计算还表明,最后的估计结果与参数最初的启动值无关,但会影响搜索计算的时间。为验证估计结果的可靠性,可选择多组参数启动值进行搜索计算。

实际应用表明,自适应模型的初始值( $x_0$ )、环境容纳量( $x_m$ )的估计值与其他几个模型的相应参数的估计值是一致的,但对于下凹形非线性制约机制,潜在比增长速度( $r$ )的估计值会明显大于另外几个模型的相应估计值,这可解释为生物种群大小为 0 时诞生的冲激增长率,在种群大小非 0 时事实上并不可能达到如此大的比增长速度。这也说明了该模型的深刻性。

### 参 考 文 献

- 1 E C. 皮洛(卢泽恩译,阳含熙等校). 数学生态学. 北京:科学出版社,1988. 19~42
- 2 S E. 扬戈逊(陆健健等译). 生态模型法原理. 上海:上海翻译出版公司,1988. 166~173
- 3 陈兰荪. 数学生态学模型与研究方法. 北京:科学出版社,1988. 1~4
- 4 Smith F E. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth. *Ecology*, 1963, **44**: 651~663
- 5 崔启武等. 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*, 1982, **2**(4): 403~414
- 6 Cui Qiwu and Lawson G J. Study on models of single populations; An expansion of the Logistic and exponential equations. *J. Theory Biology*, 1982, **98**: 645~659
- 7 孙国炜,崔启武. 种间竞争的一种新的数学模型——对经典的 Lotka-Volterra 竞争方程的扩充. *应用生态学报*, 1990, **1**(1): 31~39
- 8 延晓冬,赵士洞,崔-Lawson 和 Logistic 方程参数的优化估计方法. *应用生态学报*, 1991, **2**(3): 275~279
- 9 王本楠. 崔-Lawson 种群模型的显示解及拟合实例. *生态学杂志*, 1987, **6**(2): 27~30
- 10 万昌秀,梁中字. 逻辑斯蒂曲线的一种拟合方法. *生态学报*, 1983, **3**(3): 288~296
- 11 李新运,姜文明. Logistic 和 Volterra 模型的灰色辨识方法及应用实例. *山东师范大学学报(自然科学版)*, 1994, **9**(4): 83~88
- 12 黄晋彪,张根海. Logistic、崔-Lawson 种群增长模型理论及实例拟合比较. *应用生态学报*, 1990, **1**(4): 301~305
- 13 尤作亮,周光裕等. 千佛山侧柏林种群和群落特征的研究. *植物学报*, 1992, **34**(1): 66~75