

对种群增长模型的改进*

洪伟 吴承祯** 闫淑君

(福建农林大学林学院 福建南平 353001)

摘要 提出有限空间种群增长的 Logistic 新模型即 $ds(dt)^{-1} = rs(1 - ds^\theta/k)$, 其中参数 d 描述环境对种群增长的影响, 参数 θ 为种内竞争特性参数. 该模型通过种群的竞争特性因子 θ 控制, 将指数增长、线性制约、下凹增长和上凸增长非线性制约概括为一个统一的自适应的非线性制约模型. 以格氏栲、红锥种群基面积增长为例, 运用遗传算法对不同种群增长模型进行最优拟合与比较分析, 表明新模型能较好地描述格氏栲、红锥种群增长规律, 为种群增长动态变化的一个理想的机理描述式. 表 4 参 14

关键词 种群增长; Logistic 新模型; 遗传算法

CLC S718.5

MODIFICATION OF POPULATION GROWTH MODEL*

HONG Wei, WU Chengzhen** & YAN Shujun

(Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Nanping, Fujian 353001, China)

Abstract Model (NLM) $ds(dt)^{-1} = rs(1 - ds^\theta/k)$, a new Logistic, self-adaptive, nonlinear restrictive and general mechanism model, was presented, in which d is a parameter for describing the effect of environment on population growth and θ a parameter of intraspecific competition. The model includes the exponential model, linear dependence model, nonlinear restrictive model of hollow and protruding growth by the control competitive index d and θ . Based on the investigated data of dominance degree from *Castanopsis kawakamii* and *Castanopsis hystrix* population, the main models of population growth were fitted by Genetic algorithms. The compared results showed that the new model could well describe the growth law of *C. kawakamii* and *C. hystrix* population, and that NLM was a good mechanism model for simulating the growth dynamics of population. Tab 4, Ref 14

Keywords growth dynamics; new Logistic model; genetic algorithms

CLC S718.5

种群生态学在理论上、方法上是生态学中最具发展、最为活跃的一个领域. 种群数量的时间动态及其调节机理是种群生态学的中心问题. 种群动态的数学模型发展, 几乎都是以动物为对象, 近 10 余年才有了植物种群模型研究的迅速发展. 就种群增长模型而言, Verhulst^[1] 首先提出了著名的 Logistic 方程:

$$ds(dt)^{-1} = rs(1 - s/k) \quad (1)$$

其中: s 为种群大小; t 为时间间隔; k 为环境容纳量; r 为内禀增长率.

Smith^[2] 通过对实验种群个体增长率的直接观测, 发现种群增长受密度制约且是一条下凹的曲线, 基于种群生存和增长两者对环境资料的需求变化, 提出对 Logistic 方程进行扩充:

$$ds(dt)^{-1} = rs\left(\frac{1 - s/k}{1 + (r/c) \cdot (s/k)}\right) \quad (2)$$

其中: c 为参数 (正值). 由于 (2) 的制约函数 $f_s = (1 - s/k)/(1 + (r/c)(s/k))$ 中分母大于 1, 必有 $f_s < (1 - s/k)$, 所以 (2) 式只能描述下凹增长曲线.

崔启武等^[3] 提出只能描述上凸 Logistic 增长曲线的非线性制约效应的种群增长模型:

$$ds(dt)^{-1} = rs\left(\frac{1 - s/k}{1 - s/k'}\right) \quad (3)$$

其中: k' 为营养参数, (2)、(3) 式在一般情况下并不存在解析解, 也给模型的参数估计带来了困难. 为此, 张大勇等^[4] 引入自适应调整的种群增长模型:

$$ds(dt)^{-1} = rs(1 - (s/k)^\theta) \quad (4)$$

式中 θ 为一个取值为 $(0, +\infty)$ 的常数, 具有能兼容各种密度制约机制, 且存在显式解.

刘金福等^[5] 在研究格氏栲种群优势度增长动态规律时提出更为通用同时又存在显式解的模型:

$$ds(dt)^{-1} = rs(1 - s^\theta/k^\varphi) \quad (5)$$

其中: θ, φ 为密度制约参数, 由于增加两个参数, 该模型不仅刻画了密度制约机制而且通过多个参数的互相调整使其模拟效果更好. 但是此模型存在参数生物学意义不明确的缺点, 且其积分形式与张大勇等^[4] 引入模型的积分形式是一样的.

其后, 刘金福等^[6] 又提出一个密度制约效应呈非线性的 Logistic 新模型:

$$ds(dt)^{-1} = rs(1 - s^\theta/k) \quad (6)$$

鉴于在一般情况下, 衡量种群增长模型优劣可依据如下几

收稿日期: 2003-01-13 修回日期: 2003-05-26

* 福建省科技厅重大资助项目 (2001F007、2001Z025), 福建省自然科学基金资助项目 (B0110026) Supported by the Key Project of the Fujian Science and Technology Committee and the Provincial Natural Science Foundation of Fujian, China

** 通讯作者 Corresponding author

个标准^[6]:1)模型简单,或者说参数较少;2)模型精度较高;3)模型通用性较好,可以包含多种模型;4)构建模型的参数具有生物学意义.本文提出一个较理想的种群增长模型.

1 新模型的构建及其参数估计

1.1 模型的构建

由于种群增长受资源的限制,因此其增长是有限的. Logistic 方程假设种群增长率降低的影响是最简单的,即将随密度上升而逐渐地、按比例地增加,反之亦然.如 k 为环境容纳量,当种群每增加一个个体时就对增长率降低产生了 $1/k$ 的影响,这样对密度制约机理的效应就成了线性的,也可以理解为若种群中有 s 个个体,就利用了 s/k 部分的空间,而可利用的只有 $(1-s/k)$ 部分.但是在许多种群的增长规律中都呈现出对密度制约效应的非线性趋势,如刘金福等^[5-6]在研究格氏栲种群优势度增长规律时发现对密度制约是非线性的,而且以往的种群增长模型均未考虑环境因子对种群增长的影响.因此本文提出一个密度制约效应呈非线性且考虑环境因子对种群增长影响的 Logistic 新模型:

$$ds(dt)^{-1} = rs(1 - ds^{\theta}/k) \quad (7)$$

Logistic 新模型结构比指数模型结构增加了修正项 $(1 - ds^{\theta}/k)$,它表示剩余空间或未利用增长机会既受到种内竞争特性对瞬时种群增长量的影响还受到环境对种群增长的影响.参数 d 表示环境对种群增长的影响,其值大小可以用来反映环境对种群的影响程度.当 $d > 1$,表示环境对种群增长起抑制作用;当 $d < 1$ 时表明环境对种群增长起促进作用.参数 θ 为种内竞争特性参数,其值在 $0 < \theta < +\infty$.当 $\theta < 1$ 时,模型(7)呈下凹增长趋势;当 $\theta > 1$ 时,模型(7)呈上凸增长趋势;当 $\theta \rightarrow \infty$ 时,种群呈负增长趋势;当 $\theta \rightarrow 0$ 时模型(7)趋向于固定密度效应的指数增长;当 $d=1, \theta=1$ 时,模型(7)即为 Logistic 模型(1);当 $d=1$ 时,模型(7)即为刘金福等^[6]提出的改进 Logistic 模型(6).其积分形式为:

$$s = \left(\frac{k}{d + ce^{-at}} \right)^{1/\theta} \quad (8)$$

其中: $c = (k - s_0^{\theta})/s_0^{\theta}$, $\alpha = r\theta$. 此时,最大增长率在 $k^{1/\theta}/(d + \theta)^{1/\theta}$ 处达到,其最大增长速度为 $r\theta \cdot k^{1/\theta}/(d + \theta)^{(1/\theta+1)}$,环境容纳量为 $k^{1/\theta}$.模型(7)参数生物学意义明显,是描述种群增长动态的理想模型.

1.2 模型的参数估计

由于本文提出的种群增长新模型为非线性函数,对其参数的估计一般难以直接用最小二乘法.为此,本文提出对模型的

参数估计采用遗传算法(GA).

1975年, Holland 受生物学中“生物进化”和“自然选择”学说的启发,提出了著名的遗传算法^[7].经过 20 多年的研究、应用,遗传算法已成为非线性优化和系统辨识的有效工具,被广泛地应用于机器人系统、神经网络学习过程、模式识别、图象处理、工业优化控制、自适应控制、遗传学、社会学等方面,以解决 NP 完全性、规划控制等问题,取得很好的效果^[8-9].

遗传算法是基于生物学进化原理的一种搜索算法.其求解问题的基本思想是将问题的求解表示成“染色体”,从而构成一群染色体,将这群染色体置于问题的“环境”中,根据适者生存、优胜劣汰的原则,从中选择出适应环境的染色体进行复制,通过交换、变异产生出新一代更适应环境的染色体群.这样,经过若干代的不断进化,最后收敛到一个适应环境的个体上,从而求得问题的最优解.复制是自然选择过程中的基本操作,它根据个体对环境的适应程度,决定个体被复制的多少,一般讲,适应值越大的个体其复制的后代越多.交换是按一定的概率随机地复制出的群体中选择两个个体配对,然后部分地交换配对个体的某些位,形成新的个体串,交换是最重要的遗传操作,对搜索过程起决定性作用.变异是以一定的概率改变某些个体串的某些位,其作用是充分搜索参数空间.这样经过遗传操作中的复制、交换、变异等,将最合适的保留下来.其算法的具体方法及步骤参阅文献^[7-9].

2 模型应用实例

根据所建立的种群增长新模型,从形式上说新模型是前人各种模型的通用模式,但其对实验数据的拟合、检验效果和新模型的性能和参数估计方法精度如何等均有待于实验来验证.本文以格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)种群优势度增长实验数据拟合各种种群增长模型,以拟合残差平方和 Q 评价各模型优劣,分析、比较新模型的适用性与科学性.

2.1 格氏栲种群基面积增长规律

于 1996 年 11 月,在福建省三明格氏栲自然保护区格氏栲天然纯林及混交林中选择不同生境的有典型代表性的地段设置样地 8 块,总面积为 14 100 m².三明格氏栲自然保护区概况详见文献^[5-6],对每一样地进行每木检尺,记录样地内所有植物个体的种类、胸径、树高、冠幅、枝下高(胸径 ≥ 4 cm)和胸径 4 cm 以下植物种类的幼苗的株数.按文献^[5-6]方法计算各基面积序列及对应的基面积实际值,各模型中变量 S 为 t 时刻的种群数量,即以格氏栲种群基面积作为种群优势度的数量指标(表 1),建立格氏栲种群增长的各种种群增长模型.

表 1 格氏栲种群基面积
Table 1 Series of basal area of *Castanopsis kawakamii* population

基面积序列 Series of basal area	实际值 S_i Actual value of basal area	基面积序列 Series of basal area	实际值 S_i Actual value of basal area	基面积序列 Series of basal area	实际值 S_i Actual value of basal area
7.5	2.6728E-04	127.5	7.8152	247.5	19.7340
22.5	3.7210E-02	142.5	9.7932	262.5	19.7340
37.5	0.2344	157.5	11.3927	277.5	21.1489
52.5	0.7634	172.5	13.4078	292.5	21.3489
67.5	1.4897	187.5	16.6415	307.5	21.3489
82.5	2.6597	202.2	16.7550	322.5	21.3489
97.5	4.4065	217.5	17.9175	337.5	21.9429
112.5	6.1296	232.5	19.7340	352.5	22.2963

考虑到模型(2)和模型(3)的隐式解结构上是一致的,分别用(1)、(3)、(4)、(5)、(6)及(7)式拟合格氏栲种群优势度增长规律.根据遗传算法原理编制格氏栲种群增长规律模型计算机最优拟合应用程序,遗传算法最优拟合格氏栲种群优势度增长模型是理想的(表2)(其中模拟崔-Lawson模型时,

采用 $\alpha=0.5$ 为模拟参数^[10]).本文提出的新模型拟合残差平方和 Q 较其它5种模型均小,拟合精度得到很大提高.由此可见,本文提出的新模型确实更能反映格氏栲种群优势度增长的非线性密度制约规律,该模型具有广泛的适应性和应用前景.

表2 格氏栲种群增长的6种模型拟合结果
Table 2 Comparison of six models for *C. kawakamii*

模型名称 Name of model	Logistic 模型 Logistic model	崔-Lawson 模型 Cui-Logistic model	张-Logistic 模型 Zhang-Logistic model	刘-Logistic 模型 Liu-Logistic model	改进模型 Modified model	新模型 New model
模型参数 Parameters of model	$c=352.19920$ $r=0.039127$ $k=20.84095$	$\alpha=0.5$ $b=-4.05260$ $r=0.041911$ $k=21.22721$	$c=351.69130$ $r=0.034074$ $k=21.34258$ $\theta=1.55992$	$c=27.91432$ $r=0.024803$ $k=56.28010$ $\theta=0.73292$ $\varphi=0.55996$	$c=6.35035$ $r=0.051865$ $k=3.30031$ $\theta=0.38459$	$c=6.46527$ $a=0.020528$ $k=3.11629$ $\theta=0.39369$ $d=0.91990$
残差平方和 Square sum of residues	$Q=28.1467$	$Q=11.8742$	$Q=9.6428$	$Q=4.8367$	$Q=3.6397$	$Q=3.5933$

2.2 红锥种群基面积增长规律

红锥(*C. hystrix*)也称红栲、刺栲,是壳斗科的常绿阔叶大乔木树种,也是福建省亚热带优良的乡土树种,福建省主要分布在华安县、南靖县、安溪县、龙岩市、漳平市等地.本研究调查区域位于福建省华安县,地理位置为 $\lambda(E)117^{\circ}17' \sim 117^{\circ}40'$ 、 $\varphi(N)24^{\circ}38' \sim 25^{\circ}11'$,属戴云山山脉南部,海拔100~600 m之间,土壤主要为黄红壤,土层深厚,腐殖质含量丰富.该区属于亚热带季风气候,年均气温22℃,极端最高气温为39℃,极端最低气温为-5℃,年均降雨量1770 mm,无霜期330 d,相对湿度77%~81%;全年温和湿润,雨量充足,有利于林木生长,植物生长期长.

在华安金山国有林场刀石山选择未受人为干扰的红锥天然群落为调查对象,群落内混生少量中华杜英(*Elaeocarpus chinensis*)、米槠(*Castanopsis carlesii*)、闽粤栲(*Castanopsis fissa*)等树种.样地面积为20 m×30 m,共设置了6块样地,面积共3600 m²,在样地内进行每木检尺,记录每一个体胸径、树高及生长状况,并在每一样地内挖一土壤剖面进行有关土壤取样与调查.

研究采用空间序列代替时间序列法^[11-13],将红锥种群林木依胸径大小分级,每级间隔为5 cm,以0~5 cm为第一径级,5~10 cm为第二径级,依此类推,把林木的径级从小到大看成时间顺序关系^[11].调查样地各径级林木基面积数值之和为各径级基面积的初值,再换算成单位面积(hm²)各径级基面积的初值(S_i),种群在第*i*径级的基面积记为 $\tilde{S}_i$,即 $\tilde{S}_i = \sum_{k=1}^i S_k$ (表3).

本文提出的描述种群增长新模型(7),其具体解析式(8)中共有5个参数 k 、 c 、 a 、 θ 、 d ,在参数的求解时,可先给定初值 $\theta=1$ 、 $d=1$,这样转化为种群增长的Logistic模型 $s=k/(1+ce^{-rt})$.依据表3中空间单位为径级的时序关系所对应的红锥种群的基面积数值,采用遗传算法建立红锥种群基面积增长的Logistic模型即(1)式:

$$s = 29.060640 / (1 + 321.86700e^{-0.7563844t}) \quad (9)$$

即环境容纳量为29.060640 m²/hm²,内禀增长率为0.7563844.因此利用模型(9)的参数解,可得方程(8)参数的初值: $k=29.060640$ 、 $c=321.867000$ 、 $a=0.7563844$ 、 $\theta=1$ 、 $d=1$.利用遗传算法进行参数优化,经390余次反复优化试验,得到最佳响应值为3.2039,模型各参数为 $k=8.513632$ 、 $c=$

29.04929、 $a=0.52445$ 、 $\theta=0.6269372$ 、 $d=1.010711$,即优化后模型为:

$$s = \left(\frac{8.513632}{1.010711 + 29.04929e^{-0.52445t}} \right)^{1/0.6269372} \quad (10)$$

此方程相关系数为0.9989,可见回归效果较理想;同时模型(10)克服了模型(9)所具有的曲线特性,即能描述实际最大增长速率在环境容纳量一半前后出现的现象.6个主要种群增长模型拟合红锥基面积增长规律表明,本文提出的新模型拟合效果最好(表4),进一步表明新模型是描述种群增长的一个理想模型,具有广泛的适用性.表3列出了红锥种群增长各径级基面积理论值及理论初值.

表3 红锥种群基面积表(m²/hm²)
Table 3 Series of basal area of *Castanopsis hystrix* population

基面积序列 Series of basal area	基面积初值 Initial and actual value of basal area	基面积 实际值 $\tilde{S}_i$ Actual value of basal area	$\tilde{S}_i$ 理论值 Theoretic value of basal area	S'_i 理论初值 Initial and theoretic value of basal area
5	0.0522	0.0522	0.2975	0.2975
10	0.3970	0.4492	0.6468	0.3493
15	0.9855	1.4347	1.3560	0.7092
20	1.1667	2.6014	2.6921	1.3361
25	2.7097	5.3111	4.9568	2.2647
30	3.1181	8.4292	8.2960	3.3392
35	3.4652	11.8944	12.4724	4.1764
40	5.0248	16.9192	16.8669	4.3945
45	4.0314	20.9506	20.8060	3.9391
50	3.8663	24.8169	23.8998	3.0938
55	0.0000	24.8169	26.1012	2.2014
60	2.9870	27.8039	27.5643	1.4631

从红锥种群增长的新模型来看,其最大增长速率在13.79687 m²/hm²处,最大增长速度 $ds/dt|_{\max}=2.7835$ m²/径级年,相对应时间 $t=7.3141$ 径级年,换算成胸径数值为36.57 cm,介于35~40 cm之间.因此,当胸径值低于35~40 cm范围时,种群基面积随着时间增加而增加其增长速度,加速度为正;当胸径处于35~40 cm之间时,红锥种群基面积的增长速度达到最大,加速度为零,为新模型曲线的拐点;当胸径超过35~40 cm时,种群基面积增长速度减慢,加速度为负值.经数学证明,红锥种群基面积增长的新模型在其平衡位置是全局稳定,

表 4 红锥种群增长的 6 种模型拟合结果
Table 4 Comparison of six models for *C. hystrix*

模型名称 Name of model	Logistic 模型 Logistic model	崔-Lawson 模型 Cui-Lawson model	张-Logistic 模型 Zhang-Logistic model	刘-Logistic 模型 Liu-Logistic model	改进模型 Modified model	新模型 New model
模型参数 Parameters of model	$c = 321.86700$	$\alpha = 0.5$	$c = 61.28468$	$c = 28.43464$	$c = 29.63828$	$c = 29.04929$
	$r = 0.75638$	$b = 2.60296$	$r = 0.58033$	$r = 0.52369$	$r = 0.52636$	$a = 0.52445$
	$k = 29.06064$	$r = 0.53170$	$k = 29.48520$	$k = 7.72354$	$k = 8.66557$	$k = 8.51363$
		$k = 27.11939$	$\theta = 0.82738$	$\theta = 0.62417$	$\theta = 0.63537$	$\theta = 0.62694$
				$\varphi = 1.03711$		$d = 1.01071$
残差平方和 Square sum of residues	$Q = 13.5884$	$Q = 4.5514$	$Q = 3.3252$	$Q = 3.2041$	$Q = 3.2045$	$Q = 3.2039$

模型的平衡位置是基面积为 $k^{1/\theta}$ m²/hm² 的点. 因此,新模型所描述的种群基面积增长规律,将保持其在各自平衡位置全局稳定.

3 讨论

在原始状态下,植物种群在空间上分布的各个不同大小等级能够代表时间上的顺序发生的不同等级水平,即植物种群基面积的空间分布可以看作是种群以时间顺序发生的各个阶段具有的基面积水平,这就是用“空间序列”代替“时间序列”的基本思路^[11-13]. 种内竞争及环境条件对种群增长动态的影响是客观存在的^[14],本文所提出的 Logistic 模型(7)通过种内竞争特性因子 θ 及环境因子 d 的控制,将指数增长、线性制约、下凹增长和上凸增长非线性制约概括成一个统一的自适应性强的非线性制约自适应模型,具有一定的理论价值和应用前景.

Logistic 新模型(7)最大增长速率所处位置受到参数的影响,有较大适应性,具有描述实际最大增长速率在环境容纳量一半前后出现的机理;同时,格氏栲、红锥种群优势度增长动态规律实例拟合表明,模型(7)拟合精度明显优于 Logistic 模型[模型(1)]、模型(3)~(6),与具有 5 个参数的模型(5)相比,不仅拟合精度高,而且其模型有关参数生物学意义明确,且参数少,应用方便、简单,可见 Logistic 新模型(7)是一个能客观反映种群增长动态变化的较好的数学描述式.

References

1 苏智先. 生态学概论. 北京:高等教育出版社,1993. 43~48
2 Smith PE. Population dynamic in *Daphnia* and a new model for population growth. *Ecology*, 1963, **44**: 651~663
3 Cui QW(崔启武), Lawson, G. A new mathematical model of population growth expending on Logistic equation and power equation. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 1982, **2**(4): 403~414
4 Zhang DY(张大勇), Zhao SL(赵松龄). Studies on the model of forest population density change during self-thinning. *Sci Silv Sin*(林业科

学), 1985, **21**(4): 369~374
5 Liu JF(刘金福), Hong W(洪伟), Li JH(李家和), Zheng YM(郑燕明). Ecological studies on *Castanopsis kawakamii* population III: study on growth law of dominance of *Castanopsis kawakamii* population. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1998, **9**(5): 453~457
6 Liu JF(刘金福), Hong W(洪伟). Modified logistic model of growth law of dominance in *Castanopsis kawakamii* population. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), 2001, **25**(2): 225~229
7 Holland JH. Adaptation in natural and artificial system. Ann Arbor: The University of Michigan Press, 1975. 39~234
8 Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟), He DJ(何东进). A calculating method of the log-normal distribution model of species abundance. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 1998, **4**(4): 409~413
9 Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟). An improved method of afforestation planning and design under restricted conditions using the genetic algorithm. *Sci Silv Sin*(林业科学), 1997, **33**(2): 133~141
10 Wang BN(王本楠). Samples of explicit solution and fitting of Cui-Lawson's single population growth model. *J Ecol*(生态学杂志), 1987, **6**(2): 27~30
11 Cao GX(曹广侠), Lin ZD(林璋德). A studies on population dynamics of edificaters dominance on *Spruce-fir* forest. *Acta Phytoecol et Geobot Sin*(植物生态学与地植物学学报), 1991, **15**(3): 207~215
12 Liu JF(刘金福), Hong W(洪伟). A study on forecast of population dynamics of *Castanopsis kawakamii*. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 1999, **5**(3): 247~253
13 Wu CZ(吴承祯), Hong W(洪伟), Chen H(陈辉), et al. A study on quantitative characteristics of *Castanopsis kawakamii*. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2000, **11**(2): 173~176
14 Zou CJ(邹春静), Wang QL(王庆礼), Han SJ(韩士杰). Study on competition relationship between dificators in dark conifer forest in the Changbai Mountains. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2001, **7**(2): 101~105