

线性增长的哺乳种群在 Allee 效应下的最大持续生产量

刘会玉^{1,2}, 林振山^{1,2}, 钟赛香³

(1. 南京师范大学地理科学学院, 江苏 南京 210046)

(2. 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 江苏 南京 210046)

(3. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

[摘要] 通过对线性增长的哺乳种群在 Allee 效应下的最大持续生产量 (MSY) 进行模拟和计算发现: (1) 线性增长的 Allee 种群系统的 MSY 与种群的个体大小相关; (2) 当 $B < 0.001$ 时 ($B = A/K$, 表示 Allee 效应, 其中 K 为环境容量, A 为 Allee 效应常数), 线性增长的 Allee 种群受 Allee 效应的影响很小; (3) 线性增长的 Allee 种群的 MSY 随生殖率的增加先是快速增长, 而后逐渐稳定; 同时, MSY 随 B 的增加而增加; 另外当形状参数介于 0.3 ~ 3 之间时, MSY 同样也会随着形状指数的增加而增加。

[关键词] 线性增长, 哺乳种群, Allee 效应, 最大持续生产量

[中图分类号] Q141 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1001-4616(2007)01-0106-06

Maximum Sustainable Yield of Linear Growth Population With Allee Effects for Mammals

Liu Huiyu^{1,2}, Lin Zhenshan^{1,2}, Zhong Saixiang³

(1. School of Geographical Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China)

(2. Jiangsu Key Laboratory of Environmental Changes and Ecological Construction, Nanjing 210046, China)

(3. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China)

Abstract: By calculating and simulating, it is found: (1) The Maximum Sustainable Yield (MSY) of the linear growth population is dependent on the individual weight (2) When $B < 0.001$ ($B = A/K$, here K is the carrying capacity, and A is the parameter of Allee effect), the linear growth population with Allee effects have hardly been influenced by Allee effects (3) The MSY of the linear growth population grows with the increase of net production rate firstly, and then decreases. At the meantime, the MSY grows with the increase of the value of B . Moreover, when the shape parameters of the system are in the range from 0.3 to 2, MSY increases with the increase of them.

Key words: linear growth population, mammals, Allee effect, MSY

0 引言

种群的增长必然受到环境容量的限制. 当种群较小时其增长曲线与指数增长很接近. 但种群在任何水平上对某种资源的竞争都要减少种群的增长. 增长的限度与种群的大小成正比. 因此, 随着种群大小的增加, 其增长率下降, 即经过一段大体上是指数增长以后, 种群进入另一阶段——线性增长阶段. 这时由于资源的限制, 增长率下降. 种群以大致恒定的数量增殖, 增长曲线呈线性状态^[1]. 因此, 通常有以下两类增长模式来研究种群的增长, 即指数增长模式:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N, \quad (1)$$

收稿日期: 2006-08-03. 修回日期: 2006-11-02

基金项目: 国家“211”二期工程重大项目、国家自然科学基金 (40371108) 资助项目.

作者简介: 刘会玉 (1978—), 女, 博士, 讲师, 主要从事生态建模的教学与研究. E-mail: foozle@163.com

通讯联系人: 林振山 (1955—), 教授, 博士生导师, 主要从事生态-资源-地理的教学与研究. E-mail: linzhenshan@njnu.edu.cn

和线性增长模式:

$$\frac{dN}{dt} = r_m, \quad (2)$$

其中 N 为种群密度 (单位面积成年个体数), r_m 为内禀增长率.

考虑环境约束 (承载力) 后与之对应的种群增长模式为:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad (3)$$

$$\frac{dN}{dt} = r_m \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad (4)$$

其中 K 为环境容量,即环境承载力,令种群相对大小 $u = N/K$,则 $(1 - N/K) = (1 - u)$ 为可供种群后代生存的环境剩余容量.考虑环境 (自然资源) 与种群之间各种可能的复杂关系 (非线性),引进形状参数 d 来表示这种任意的关系.则有以下两类种群增长普适模式 (动力方程):

$$\frac{dN}{dt} = r_m N (1 - u)^d, \quad (5)$$

$$\frac{dN}{dt} = r_m (1 - u)^d, \quad (6)$$

其中 d 为形状参数,表示环境对种群的影响.我们定义 $(1 - N/K)^d = (1 - u)^d$ 为在环境非线性影响该种群生存的情况下,环境可供种群后代生存的实际环境剩余容量.

从式 (5) 及式 (6),我们可以看出:当 $d > 1$, $(1 - u)^d < (1 - u)$ ($u = N/K < 1$).且随 d 的增大, $(1 - u)^d$ 不断变小,即可供给种群后代生存的环境剩余容量不断减少,种群生存越来越困难.

当 $d < 1$, $(1 - u)^d > (1 - u)$,且随 d 的减小而变大,即环境 (自然资源) 允许种群生存的密度或数量变大,种群生存条件越来越好.

所以, $d > 1$ 对应着种群与环境不协调的情况,而 $d < 1$ 对应着种群与环境协调的情况^[2].

Allee^[3] 指出:群聚有利于种群的增长和存活,但过分的拥挤又可阻止生长,并对生殖发生负作用.同时,群聚的程度随种类和条件而变化.过分稀疏和过分拥挤都会起限制作用,每种生物都有自己的最适密度.这就是所说的 Allee 效应.因此,对于某些指数增长的哺乳种群和某些线性增长的哺乳种群,都可能存在 Allee 效应.

在 Allee 效应的影响下,与 (5) 和 (6) 式对应的模式是:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N (1 - u)^d (u - B), \quad (7)$$

$$\frac{dN}{dt} = r_m (1 - u)^d (u - B), \quad (8)$$

其中 $B = A/K$, A 为 Allee 效应常数. B 值的大小表示了 Allee 效应的强弱.

对应于指数增长的 Allee 系统的模式 (式 (7)),有关学者已经进行过全面和深入的研究和介绍^[4-11].而对于线性增长的 Allee 系统的模式 (式 (8)) 尚未见到相关的报道.而自然界中同样存在着以线性增长的哺乳动物,例如由于资源环境的限制,种群与环境达到了一种平衡,种群以大致恒定的数量线性增长.尤其那些濒危的珍稀大型哺乳类种群如鲸鱼、熊猫等,它们在一定的时间内呈线性增长,由于其种群密度稀疏,更容易受到 Allee 效应的影响.因此,研究线性增长的珍稀种群在 Allee 效应下的最大持续生产量对生物保护有重要意义.本文拟在与指数增长的 Allee 系统的模式进行对比的基础上,对线性增长的哺乳类种群尤其是珍稀动物在 Allee 效应下的最大持续生产量 (MSY) 进行研究.

1 Allee 系统的形状参数与种群大小的关系

设 w 为成年个体体重均值,则 $d(NW)/dt$ 就是种群大小为 N 时的生产量,对应于式 (7)、式 (8) 可改写为:

$$\frac{d(NW)}{dt} = W r_m K (1 - u)^d u (u - B), \quad (9)$$

$$\frac{d(NW)}{dt} = W r_m (1 - u)^d (u - B). \tag{10}$$

当指数增长的 Allee 系统的 u 的极值 u_{Em} 满足下面的条件:

$$u_{Em}^2 (2 + d) - u_{Em} (2 + B + B d) + B = 0, \tag{11}$$

或:

$$d = \frac{(1 - u_{Em})(2u_{Em} - B)}{u_{Em}(u_{Em} - B)}, \tag{12}$$

式(9)之 $d(NW)/dt$ 有极大值,其最大持续产量 MSY_E 为:

$$MSY_E = W r_m K (1 - u_{Em})^d u_{Em} (u_{Em} - B). \tag{13}$$

线性增长的 Allee 系统的 u 的极值 u_{Lm} 满足下面的条件:

$$u_{Lm} = (1 + B d) / (1 + d), \tag{14}$$

或:

$$d = (1 - u_{Lm}) / (u_{Lm} - B), \tag{15}$$

式(10)之 $d(NW)/dt$ 有极大值,其最大持续产量 MSY_L 为:

$$MSY_L = W r_m (1 - u_{Lm})^d (u_{Lm} - B). \tag{16}$$

取 Fowler 近似值^[11],

$$u_{Em} = u_{Lm} = 0.633 - 0.187y, y = \ln(\ln R_m), \tag{17}$$

其中 R_m 为净生殖率.

图 1 是 $B = 0.05$ 条件下,在形状参数 d 取极大值情况下,指数增长和线性增长的 Allee 系统的种群相对大小 $u = N/K$ 的极值 u_m 随形状参数 d 的变化关系.

从图 1 可以看出, u_m 随 d 的增加而减小,即种群相对大小随着环境的恶化而减小.当形状参数 d 小于 1 时,即种群与环境协调的情况下, u_m 将随 d 的增大而快速减小,种群相对大小受形状参数的影响较明显;当形状参数 d 大于 1 时,即种群与环境不相协调的情况下, u_m 将随 d 的增大而缓慢减小,种群相对大小受形状参数的影响较小.同时可以看出,线性增长模式的 u_m 随形状参数 d 的变化比指数增长模式的 u_m 随 d 的变化要剧烈些.这主要是因为线性模式所描写的种群系统的增长速度远比非线性模式所描写的种群系统的增长速度慢,因此,前者对环境的变化要比后者更为敏感.

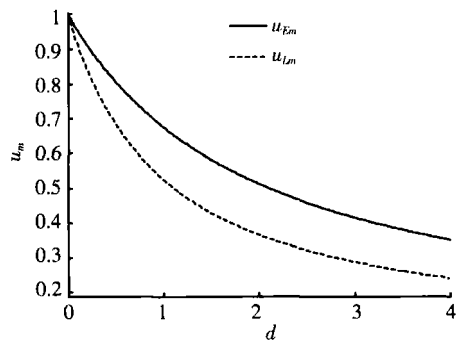


图 1 在 $B=0.05$ 时,指数增长模式(u_{Em})和线性增长模式(u_{Lm})下 d 与 u_m 的关系
Fig.1 Changes of u_m in exponential growth (u_{Em}) and linear growth (u_{Lm}) models with d

2 d取极大值时 Allee 系统的最大持续产量

根据 Charnov^[6] 的研究,最大内禀增长率 r_m 与环境容量 K 一般有下列的比例关系:

$$r_m = A_3 W^{-0.25}, \tag{18}$$

$$K = C W^{-0.75}, \tag{19}$$

其中 A_3 与 C 为参数,而且:

$$A_3 = \frac{\ln R_m}{A_1 + A_2}, A_1 = M^{-1} W^{0.25}, A_2 = W^{0.25}, A_1 + A_2 = 2.4, \tag{20}$$

其中 M^{-1} 为成体寿命均值, M 为首次生殖年龄.

则对应于式(13)和式(16)的最大持续产量 MSY 可以改写为:

$$MSY_E = C (1 - u_m)^d u_m \ln R_m / (A_1 + A_2), \tag{21}$$

$$MSY_L = W^{0.75} (1 - u_m)^d (u_m - B) \ln R_m / (A_1 + A_2). \tag{22}$$

剩余生产在渔业管理中有一段较长的使用历史, Charnov^[7] 曾经根据该管理技术及身体尺寸或异速生长研究结果,认为哺乳类最大持续生产量 (MSY) 与身体大小无关.同时, Lin 和 Li^[4] 也认为指数增长的

Allee系统的 MSY与个体大小无关.然而我们从式 (21)和式 (22)可以明显看出,线性增长的 Allee系统的 MSY和种群的个体大小是相关的.因此可以认为,Charnov的结论并不适用于线性增长的具有 Allee效应的哺乳动物.

对于指数增长的 Allee系统的最大持续生产量,林振山等人^[5]已经进行了比较全面的研究.本文仅对线性增长模式的 Allee系统(即种群在资源的限制下,增长率下降,种群以大致恒定的数量增殖,增长曲线呈线性状态)的最大持续生产量进行研究.

从式 (22)可以看出,线性增长的 Allee系统的最大持续产量 MSY_L 主要由 u_m 、 B 、 d 及 R_m 、 W 所决定,在这里我们先沿用 Charnov^[6]的方法,即先用式 (17)确定 u_m ,再用式 (15)计算 d 即当 R_m 净生殖率取某一值时,唯一地确定了种群相对大小 u_m 和系统形状参数 d ,在这里我们假定 W 为一常数,即种群的个体大小是一定的.因此,根据 Charnov的方法可以看出,最大持续产量最终是由 B (Allee效应)和 R_m 即净生殖率所决定的.

令:

$$yu = (1 - u_m)^d (u_m - B), \tag{23}$$

$$ya = (1 - u_m)^d (u_m - B) \ln R_m = y(u) \cdot \ln R_m, \tag{24}$$

其中 yu 表示环境对哺乳种群的作用, ya 表示环境与哺乳种群的相互作用.

图 2显示 B 取不同值时 yu 、 ya 与 R_m 之间的关系.

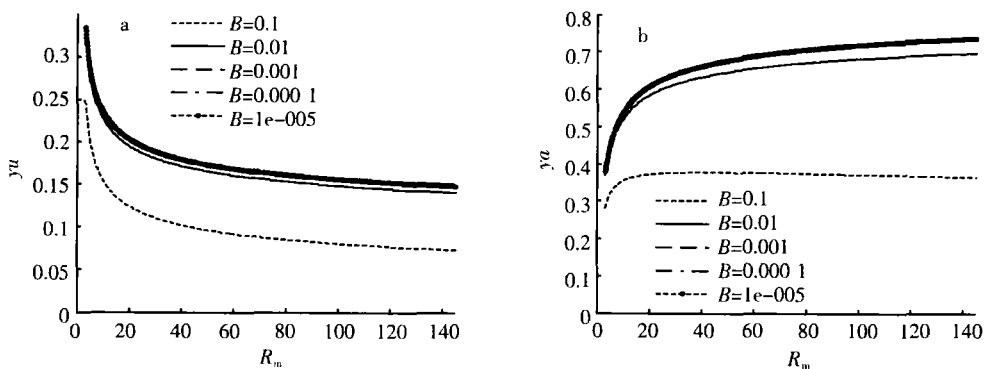


图 2 B 取不同值($B=0.1,0.01,0.001,0.0001,0.00001$)时 yu 、 ya 与 R_m 之间的关系

Fig.2 Relations of yu and ya with R_m ($B=0.1,0.01,0.001,0.0001,0.00001$)

从图 2(a)可见, yu 随着 R_m 的增加而降低,即环境对种群的作用随着净生殖率的增加而减弱.同时可以看出, yu 随着 B 值的增大而减小,即 Allee效应越大,环境对种群的作用就越强;但当 $B < 0.001$ 时, yu 线已经重合了,说明了环境对种群的作用受 Allee效应的影响已经很小.

从图 2(b)可见, ya 随着 R_m 值即净生殖率的增加而增加,但是达到顶点以后, ya 几乎不再随着净生殖率的增长而变化,即环境与哺乳种群的相互作用先是增强的,随后便逐渐稳定下来,变化很小,同时也表明了最大持续生产量 MSY会随着净生殖率的增长先是增长,随后渐趋稳定.同时, ya 随着 B 值的减少而增大,说明了 Allee效应越弱,MSY越大;但当 $B < 0.001$ 时, ya 线已经重合了,即 ya 不随 B 的变化而变化,说明了在 $B < 0.001$ 时,MSY受 Allee效应的影响非常小.

表 1 - 2为 Allee系统在 d 取极值时,不同的净生殖率 R_m 条件下的 MSY值,同时令 $W_1 = W^{0.75}$.从表 1、表 2可以发现,当 d 取极值,即 $d = \frac{(u_m - 1)}{(B - u_m)}$ 时,线性增长的 Allee系统的 MSY都会随着生殖率的增加而增加.

而对于同一 R 值,当 $B > 0.001$ 时,线性增长的 Allee系统的 MSY随着 Allee效应的增强而减少;当 $B < 0.001$,线性增长的 Allee系统的 MSY大致相同,这与图 2分析的结果基本一致.

表 1 当 $R = 3$ 时线性增长的 Allee 系统的 MSY

Table 1 MSY of linear growth system with Allee effect when $R = 3$

	ya	MSY_A	
$B = 0$	0.372 1	0.155 0 W_1	$2/13 W_1$
$B = 0.000 01$	0.372 1	0.155 0 W_1	$2/13 W_1$
$B = 0.000 1$	0.372 0	0.155 0 W_1	$2/13 W_1$
$B = 0.001$	0.371 1	0.154 6 W_1	$2/13 W_1$
$B = 0.01$	0.362 5	0.151 0 W_1	$2/13 W_1$
$B = 0.1$	0.277 5	0.115 6 W_1	$1/8 W_1$

表 2 当 $R = 15$ 时线性增长的 Allee 系统的 MSY

Table 2 MSY of linear growth system with Allee effect when $R = 15$

	ya	MSY_A	
$B = 0$	0.581 2	0.242 2 W_1	$1/4 W_1$
$B = 0.000 01$	0.581 1	0.242 1 W_1	$1/4 W_1$
$B = 0.000 1$	0.580 9	0.242 1 W_1	$1/4 W_1$
$B = 0.001$	0.578 9	0.241 2 W_1	$1/4 W_1$
$B = 0.01$	0.558 7	0.232 8 W_1	$1/4 W_1$
$B = 0.1$	0.365 1	0.152 1 W_1	$2/13 W_1$

3 不同形状参数下 Allee 系统的特征研究

在第 2 节讨论了 d 取极值时 Allee 系统的 MSY 值. 其中 d 值由 u_m 确定 (式 (15)), 而 u_m 由 R_m 确定 (式 (17)), 即认定 R 为系统独立量. 但实际上, MSY 与 $d(NW)/d$ 的最大值相关, 换句话说, (15) 式是关于相对于 u 值的 $d(NW)/d$ 的导出结果. 因而 u 值是事实上的系统独立变量. 图 3 显示当 $B = 0.01$ 时不同 d 值条件下 yu 和 ya 随 u 值的变化情况.

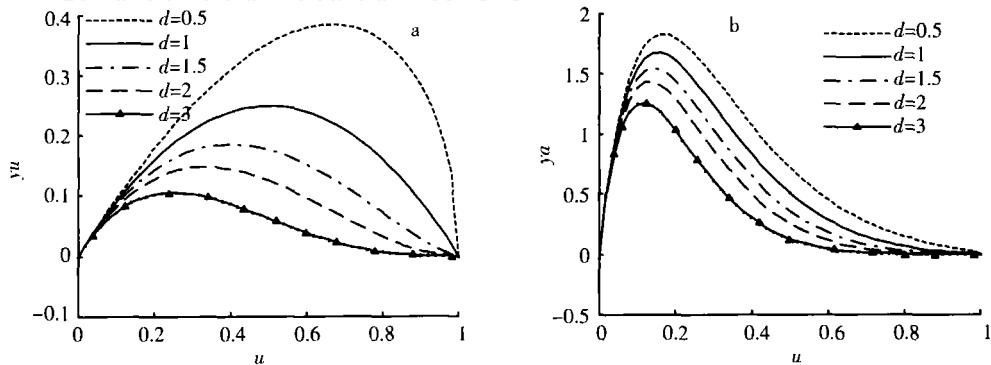


图 3 $B=0.01$ 时不同 d 值下 yu 和 ya 随 u 值的变化情况

Fig.3 Change of yu and ya with u when $B=0.01$

根据图 3(a) 我们可以看出, yu 随着 u 的增加先是增加, 当达到顶点时, 随着 u 的增加而迅速下降, 即环境对种群的作用随着种群的相对大小的增加先是缓慢增强, 随后快速减弱. 从图 3(a) 可以看出 d 值越小, 上升和下降的速度越快. 根据图 3(b) 可见, ya 却是先随 u 的增大快速上升, 到达顶点后则随着 u 的增大而缓慢下降. 说明了 MSY 先随着 u 的增加快速上升, 随后缓慢下降. 并且也是 d 值越小变化的幅度越大.

图 4 显示当 B 取不同值时 Allee 系统 d 与 R 的相互关系. 由于形状参数 d 的增大意味着种群的生存环境的恶化, 要达到生态平衡, 物种必需增加它的净生殖率 R_m . 所以劣势种群总是有较大的净生殖率^[4]. 因此, 从图 4 可以看出两者呈正相关关系; 同时, 当 $B = 0.001$, d 值曲线几乎重合, 表明 Allee 效应不改变种群与环境之间的相互作用; 同时, 净生殖率是 d 的函数表明所有的具有不同 B 值的 Allee 系统是通过控制他们的净生殖率来适应环境的.

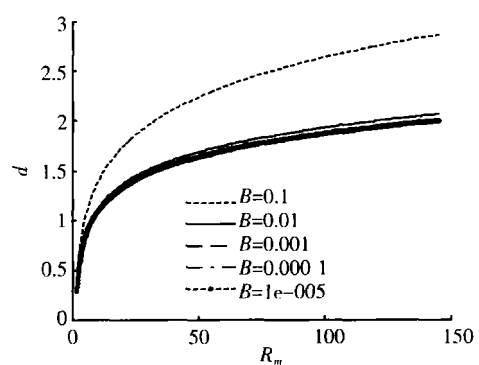


图 4 d 与 R_m 的相互关系

Fig.4 Relation between d and R_m

图 5 是形状参数 d 与最大持续产量 (MSY) 的关系. 考虑到现实中, 哺乳类净生殖率多在 $1.6 \sim 145$ 之间, 而从图 4 可以看出形状参数一般在 $0.3 \sim 3$ 之间, 这与事实相符^[6]. 从图 5 可见, 在该范围内, 最大持续产量随着形状参数的增加而增加. 同时, 当 $B = 0.001$ 时, 几条 MSY 曲线几乎重合在一起, 即 MSY 只与形状参数 d 有关, 而不受 Allee 效应的影响.

4 结语

(1) 线性增长的 Allee系统的最大持续生产量 (MSY)与种群的身体大小相关,从而说明了 Chamov^[6]所认为的 MSY与身体大小不相关的结论并不适用于线性增长的具有 Allee效应的哺乳动物种群。

(2) 环境对种群的作用在 $B > 0.001$ 时,会随着 Allee效应的增强而减弱;但当 $B = 0.001$ 时,环境对种群的作用受 Allee效应的影响很小;线性增长的 Allee种群的最大可持续生产量 (MSY)会随着净生殖率 R 的增长先是快速增长,随后渐趋稳定;而环境对种群的作用会随着生殖率的增加而减弱。

(3) 在 $B > 0.001$,呈线性增长的 Allee种群增长的最大持续生产量 (MSY)随着 Allee效应的增强而增加;当 $B = 0.001$,呈线性增长的 Allee种群的 MSY受 Allee效应的影响很小,MSY几乎不随 B 的变化而变化。

(4) 通过计算和模拟发现,当形状参数介于 $0.3 \sim 3$ 之间时,呈线性增长的 Allee种群的最大持续生产量 (MSY)随着形状参数 d 的增加而增加。

通过以上的分析可以看出,当 $B > 0.001$ 时,Allee效应对呈线性增长的种群的影响较为明显,而当 $B = 0.001$ 时,Allee效应对呈线性增长的种群的影响很小。

利用本文建立的模型对线性增长的 Allee种群的最大可持续生产量进行计算和模拟,探讨了在不同条件,不同因素影响下,线性增长的 Allee种群的最大持续生产量的变化规律,从而为保护濒危种群和实现线性增长的种群的可持续发展提供了一定的参考价值。由于本文仅是对线性增长的 Allee种群的最大持续产量进行计算和模拟,而现实中的情况要复杂的多,因此还有待在实际工作中对该模型做进一步的检验和完善。

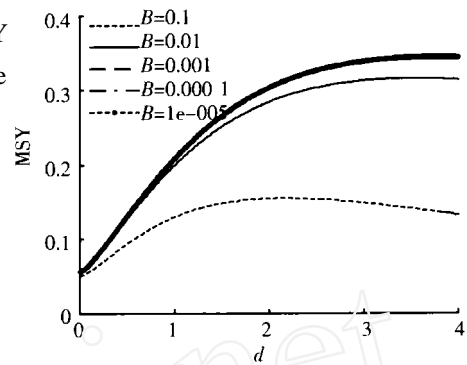


图5 d 与 MSY 的关系

Fig.5 Relation: between d and MSY

[参考文献]

- [1] 林振山. 地学建模 [M]. 北京: 气象出版社, 2003: 59-60.
- [2] 黄润华. 环境学基础教程 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1997: 40-49.
- [3] Allee W C. Animal Aggregations [M]. Chicago: The University of Chicago Press, 1931: 35-86.
- [4] Lin Z S, Li B L. The maximum sustainable yield of Allee dynamic system [J]. Ecological Modelling, 2002, 154 (1/2): 1-7.
- [5] 林振山, 刘冒松, Lary Li. 非 Allee 哺乳种群系统的最大持续生产量 [J]. 生态学杂志, 2003, 22 (4): 76-78.
- [6] Chamov E L. Is maximum sustainable yield independent of body size for mammals (and other)? [J]. Evolutionary Ecology, 1993, 7 (3): 309-311.
- [7] Chamov E L. Life History Invariants: Some Exploration of Symmetry in Evolutionary Ecology [M]. New York: Oxford University Press, 1993: 1-158.
- [8] Brassil C E. Mean time to extinction of a metapopulation with an Allee effect [J]. Ecological Modelling, 2001, 143 (1): 9-16.
- [9] Rampal E, Bregje W, Lia H, et al. The interaction between dispersal, the Allee effect and scramble competition affects population dynamics [J]. Ecological Modelling, 2002, 148 (2): 153-168.
- [10] 李典谟, 马祖飞. 展望数学生态学与生态模型的未来 [J]. 生态学报, 2000, 20 (6): 1 083-1 089.
- [11] Fowler C W. Population dynamics as related to rate of increase per generation [J]. Evolutionary Ecology, 1988, 2 (3): 197-204.

[责任编辑: 丁 蓉]