

高原鼠兔种群生产量生态学的研究Ⅲ. 高原鼠兔生命率非密度制约与 密度制约的种群动态趋势*

刘季科 聂海燕

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

2957.836

摘 要

本文以高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)自然种群生命表的统计参数为基础, 根据非密度制约Leslie模型及具有密度制约反馈的标准Leslie修正模型, 分别预测了该种群在1982—2001年间的发展趋势。在非密度制约条件下, 该种群呈指数增长。在密度制约存在时, 种群增长趋于平衡状态, 且存活率密度制约较繁殖率密度制约对种群的作用更大。存活率密度制约与非密度制约的年龄结构均为 Leslie分布, 繁殖率密度制约作用的种群稳定年龄分布更平均, 其平衡状态的种群大小则由模型的参数决定。

关键词 高原鼠兔; 生命率; 密度制约; 非密度制约; 平衡状态种群

在种群系统动力学的研究中, 具有年龄结构的非密度制约Leslie模型, 不仅是探讨种群动态的有效途径之一, 亦是种群遗传理论的基础(Emlen, 1984)。然而, 自然种群的动态既受随年龄结构变化的生命率的作用, 又为与环境容纳量有关的密度所制约。因之, 生态学家和统计学家越来越注意构造种群行为的完整模型。Leslie(1948, 1959)首次提出密度制约对平衡状态年龄分布作用的简单模式。Anderson等(1970)、King等(1971)、Charlesworth(1972, 1973)及Charlesworth等(1972)对种群遗传的变异性进行过研究, 并提出密度阻尼对具有年龄结构种群的遗传效应。而Smouse等(1975)则构造出具有年龄结构和密度制约的标准Leslie修正模型。

分布于高寒草甸地区的高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*), 无论其自然种群(Liu等, 1985)还是化学药剂杀灭后的残留种群(梁杰荣等, 1984)的数量动态均与其密度有关。本文以非密度制约 Leslie模型预测高原鼠兔种群动态趋势。同时, 采用密度对生命率反馈制约的标准 Leslie修正模型探讨密度阻尼对策的条件下, 该种群平衡状态的年龄分布及收敛于稳定年龄分布时的种群大小, 以便为构造该种群生产量动态模型提供参数, 更为该种群的生态管理提供科学依据。

年龄结构与生命率

2843

供本文应用的年龄结构和生命率数据来源于1979—1981年中国科学院海北高寒草甸

* 国家自然科学基金资助项目。

本文是在夏武平教授指导下进行的, 谨致谢忱。

本文于1991年3月29日收到, 1991年10月9日修回。

生态系统定位站地区的高原鼠兔自然种群动态生命表。其研究样地为3.45公顷,有关该种群的野外研究方法(周立等,1987)及其生命表的结构(Liu Jike等,1988)已有报道,不必赘述。

根据非密度阻尼Leslie模型(Leslie, 1945)的有关参数,仅以高原鼠兔种群生命表中各年龄级雌体生命率(表1)作为分析和模拟的基础。

表 1 高原鼠兔种群生命表雌体的生命统计参数*

Table 1 Life statistical parameters of females in life-table for plateau pika population*

年龄级 (月) Age class (Month)	繁殖率 Fertility rate	存活率 Survival rate
1—3	0.00	0.50
4—6	0.00	0.65
7—9	0.00	0.74
10—12	1.00	0.64
13—15	2.42	0.50
16—18	2.44	0.77
19—21	0.00	0.83
22—24	2.65	0.78
25—27	2.03	0.43
28—30	1.25	0.45
31—33	0.00	0.00

* 引自刘季科等(1988)。From Liu Jike et al.(1988)。

我们曾以非密度制约 Leslie模型对原生命表中各年龄级雌体生命率参数进行过模拟。发现在每年1—2月出现大量的1—3月龄个体,说明高原鼠兔在前一年冬季已有繁殖。这与我们多年对该地区高原鼠兔繁殖生物学的研究结果不一致。而该种群繁殖期为每年4月下旬至7月下旬,大量的1—3月龄个体亦在此时期出现,因此,依该种群的繁殖特性及1—3月龄个体的出现时期,将原生命表的年龄结构按12月龄为1年龄级作一调整,构成新的特定年龄级及其生命率(表2)。其中,特定年龄的繁殖率及存活率分别定义为: 1—12月龄的繁殖率=该年龄级雌体的产雌总个体数/该年龄级的雌体总数;其相应的存活率=种群开始对存活个体数-12个月内种群死亡的个体数/种群开始时存活的总个体数。同理,可求得其它各年龄级的繁殖率及存活率。

表 2 高原鼠兔种群雌体特定年龄的生命率

Table 2 Age-specific vital rate of females in plateau pika population

年龄级 (月) Age class (Month)	繁殖率 Fertility rate	存活率 Survival rate
1—12	0.15	0.40
13—24	2.16	0.30
25—33	1.50	0.60

密度制约与非密度制约模型

根据Leslie(1945)有关具有年龄结构,单性别种群的离散时间模型的基本特性。考虑一个具有K个年龄级的种群。令 $n_{i,t}$ 为时间t时第i年龄级的个体数,则t时的种群大小

为 $N_t = \sum_{i=0}^K n_{i,t}$; F_i 为第 i 年龄级的繁殖率; P_i 为 i 年龄级进入 $i+1$ 年龄级的存活率。根据 Leslie(1948) 的论述, 假设在 t 时, 种群各年龄级的组成为列向量 $N_t = (n_{0,t}, n_{1,t}, \dots, n_{K,t})'$, 幼体存活到第 1 年龄级的存活率为 P_0 , 第 i 年龄级个体对第 1 年龄级的贡献为 $F_i P_0$; 在 $t+1$ 时, 存活的新生幼体数为 $n_{0,t+1} = \sum_{i=1}^K P_i F_i n_{i,t}$; 而其它年龄级的个体数分别为 $n_{i+1,t+1} = P_i n_{i,t}$ ($i=1, 2, \dots, K-1$)。

种群动态的递推关系以下式描述。

$$N(t+1) = MN(t) \quad (1)$$

式中, $N(t) = \{N_i(t)\}$, $N(t+1)$ 亦然。

射影矩阵 M 第 1 行的第 i 个元素为 $P_0 F_i$, 而主对角线元素为 P_i ; $i=1, \dots, K-1$, M 中所有其它元素为 0。

假设种群的繁殖期在 $L-K$ 年龄级 ($0 < L < K$), 在该繁殖期年龄级之前所生幼体及以后的老体均不能参加繁殖, 即超过繁殖年龄的个体, 对种群无贡献。因之, 仅考虑 M 的前 $K+1$ 阶主子阵, M 为元素非负满秩矩阵。

种群的年龄分布为 $f(t) = \{N_{i,t}/N(t)\}$, 其中, $N(t) = \sum_{i=1}^K N_i(t)$ 。

根据密度制约反馈对标准 Leslie 射影矩阵中每一参数的控制, 可得标准 Leslie 修正模型

$$N(t+1) = M(t)N(t) \quad (2)$$

假定矩阵 M 中的所有概率为种群密度和年龄分布的连续函数, 则 $M(t)$ 中的生命率参数可定义为

$$\begin{aligned} P_i(t) &= P_i \psi_i[N(t)] & i=0, \dots, k-1 \\ F_i(t) &= F_i \theta_i[N(t)] & i=1, \dots, K \end{aligned} \quad (3)$$

式中, $0 < \psi_i[N(t)] = \exp[-B'_i N(t)] < 1$,

$$0 < \theta_i[N(t)] = \exp[-A'_i N(t)] < 1$$

参数 A'_i 和 B'_i 分别为密度对繁殖和存活的阻尼系数。

依递推关系, 在此修正模型中, 常数矩阵 M 由密度制约矩阵 $M(t)$ 替代。其中, $F_i(t)$ 替代 F_i , $P_i(t)$ 替代 P_i 。

假定非平凡平衡状态解, 即恒定种群大小和稳定年龄分布解存在, 则有一列向量 $N(*)$, 且有 $N(*) = M(*)N(*)$ 的平衡状态解满足。

$$N_1(*) = P_0 \exp[-B'_0 N(*)] \left\{ \sum_{i=1}^K F_i N_i(*) \exp[-A'_i N(*)] \right\} \quad (4)$$

$$N_{i+1}(*) = P_i N_i(*) \exp[-B'_i N(*)] \quad i=1, \dots, K-1 \quad (5)$$

种群动态模式

1. 非密度制约的种群动态趋势

按 Leslie 非密度制约模型的性质, 在高原鼠兔标志重捕研究中, 1981 年 10 月标志的

23只雌体为模型(1)的初始向量,根据表2列示的数据,列出具有3阶的Leslie转移矩阵

$$MN = \begin{pmatrix} 0.15 & 2.16 & 1.58 \\ 0.39 & 0 & 0 \\ 0 & 0.30 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 18 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix} \quad (6)$$

矩阵M的主特征根 $\lambda = 1.195$,其对应的特征向量为

$$V' = \begin{pmatrix} 0.68 \\ 0.25 \\ 0.07 \end{pmatrix} \quad (7)$$

V为该种群的稳定年龄分布。

由(7)式可知,年龄分布从1~12月龄到30~33月龄逐渐递减,即种群中的幼体多于老体,其年龄结构趋于金字塔形。

由于 $\lambda > 1$,高原鼠兔为一增长种群,且每隔1年种群按0.195倍增长。以(6)式计算的1982~2001年,该种群的年龄结构及其数量动态分别载于表3及图1。

从(6)式可知,高原鼠兔种群在1981年的年龄结构,即初始向量的年龄分布,与表3列示的1987年、1993年、2001年,以及特征根向量V的年龄分布(7式)存在明显差异。且1993年者、2001年者与特征根向量V'几乎重叠。说明在1993年后,该种群的年龄分布逐渐接近稳定状态。

如图1所示,在1981—1987年,高原鼠兔种群的数量变化较大,此后变化逐渐减小。

表3 根据非密度制约Leslie模型预测的高原鼠兔种群年龄结构及数量

Table 3 Age structure and number of plateau pika population predicted by density-independent Leslie model

时间(年) (Time) (year)	年龄结构(月) Age structure (month)			种群大小 Population size	种群趋势 指标(I)* Population trend index	差 值 Difference value
	1—12	13—24	25—33			
1982	45.20	0.00	5.45	50.65	2.20	27.65
1983	15.40	17.85	0.00	33.25	0.66	-17.40
1984	40.87	0.08	5.41	52.37	1.58	19.12
1985	27.82	16.15	1.84	45.80	0.88	-6.56
1986	41.96	10.99	4.89	57.84	1.26	12.03
1987	37.76	16.57	3.33	57.69	1.00	-0.18
1988	46.72	14.91	5.02	66.60	1.16	9.00
1989	47.16	18.46	4.52	70.13	1.05	3.47
1990	54.08	18.63	5.59	78.29	1.12	8.17
1991	57.18	21.36	5.64	84.18	1.08	5.89
1992	63.63	22.59	6.47	92.69	1.18	8.51
1993	68.56	25.14	6.84	100.53	1.09	7.85
1994	57.39	27.08	7.62	110.08	1.09	9.59
1995	81.83	29.78	8.21	119.82	1.09	9.73
1996	89.56	32.32	9.02	130.91	1.09	11.09
1997	97.51	35.38	9.79	142.68	1.09	11.77
1998	106.51	38.52	10.72	155.75	1.09	13.07
1999	116.11	42.07	11.67	169.85	1.09	14.10
2000	126.73	45.86	12.75	185.34	1.09	15.49
2001	138.22	50.06	13.90	202.17	1.09	16.83

* $I = n_t/n_1$

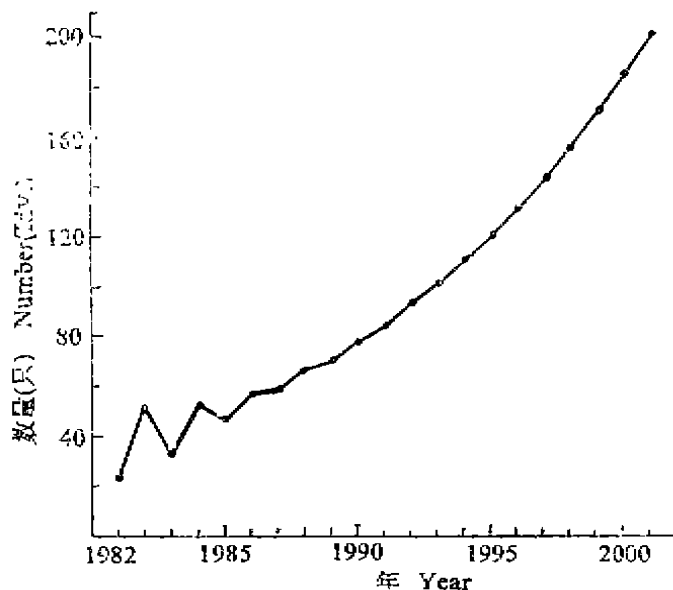


图 1 根据非密度制约Leslie模型预测的1982—2001年高原鼠兔种群数量动态
Fig.1 Population number dynamics of plateau pika predicted by density-independent Leslie model in the years of 1982—2001

并以 $\lambda = 1.195$ 的比例逐年增长, 整个种群呈指数式增长趋势。

2. 不同阻尼对策对高原鼠兔种群稳定年龄分布及平衡状态种群大小的效应

在密度阻尼条件下, 稳定年龄分布的平衡状态解决定于生命率非密度制约 Leslie模型的增长率, 即主特征根 λ , 以及阻尼向量。 $A_i, i=1, \dots, K; B_i, i=1, \dots, K-1$ 。

在繁殖率单独受密度阻尼对种群的作用条件下, 当种群达到平衡状态时, $F_i(*)$ 值仅通过 $\lambda(*)$ 影响其年龄分布。由于此时 $\lambda(*) = 1$, 因之, 在繁殖率阻尼对策中, 稳定年龄分布为 $f'(*) = \alpha(1, P_1, P_1P_2, \dots, P_1P_2 \dots P_{K-1})$, 其中, α 为一标量。

参照Smouse等(1975)有关阻尼系数的定义, 在阻尼对策中, 选择的阻尼系数为

$$\begin{aligned} A_1 = A_2 = A_3 &= (1, 1, 1) \times 10^{-3} \\ B_0 = B_1 = B_2 &= (0, 0, 0) \end{aligned} \quad (8)$$

由于繁殖率仅为密度制约, 故矩阵 $M(*)$ 的主次对角线恒为常数, 其第1行的稳定值 $P_0 F_i(*)$ 为0.66。求得矩阵 $M(*)$ 的主特征根 $\lambda(*) = 1$ 。

在此繁殖率阻尼条件下, 高原鼠兔收敛于平衡状态的稳定年龄分布及其种群大小列于表4。

同理, 在高原鼠兔存活率密度制约对策中, 其阻尼系数为

$$\begin{aligned} A_1 = A_2 = A_3 &= (0, 0, 0) \\ B_0 = B_1 = B_2 &= (1, 1, 1) \times 10^{-3} \end{aligned} \quad (9)$$

矩阵 $M(*)$ 的非0元素恒等, 且随种群密度而改变。其主特征根 $\lambda(*) = 1$, 而稳定年龄分布则由 $f(*) = \alpha \cdot [1, P_1/\lambda, P_1P_2/\lambda^2, \dots, P_1P_2 \dots P_{K-1}/\lambda^{K-1}]$ 给出。其中, α 为标量。矩阵第1行的稳定值 $P_0 F_i(*)$ 为0.68。在内禀增长率 $\lambda = 1.195$ 的存活率阻尼条件下, 高原鼠兔的年龄分布亦达到稳定状态, 其种群大小为101只(表4)。

表 4 不同阻尼方式高原鼠兔种群的稳定年龄分布及其平衡种群大小

Table 4 Stable age distribution and equilibrium population size in plateau pika population under different damping regimes

内禀增长率(λ) Intrinsic growth rate(λ)	密度阻尼对策 Density damping strategy	稳定年龄分布 stable age distributions			平衡种群大小 Equilibrium population size
		f_1	f_2	f_3	
1.195	繁殖 Fertility	0.66	0.26	0.08	176.00
	存活 Survival	0.68	0.25	0.07	101.00

讨 论

从研究结果说明,在非密度制约条件下,高原鼠兔种群呈指数增长。此与应用 Leslie模型(Leslie, 1945)预测其它哺乳类种群的动态趋势相似。诸如兔子(*Lepus sp*) (Darwia, 1964)、黑田鼠(*Microtus agrestis*) (Krebs, 1985)及红鹿(*Cervus elaphus*) (Lowe, 1969),亦即该种群的动态模式具有哺乳类种群动态的特征。

在非密度阻尼作用下,高原鼠兔种群增长迅速(图1)。至2001年,即经过20年,数量增至202.17只,较1981年增加179.17只,增长7.79倍。总的种群趋势指标为8.79。就整个种群而言,其数量增长具有明显的变化。在种群发展前期,即1981—1987年,数量增长不仅有较大的波动,而且年间的种群趋势指标亦不稳定(表3)。1982年者最大为2.20,其数量较1981年增加27.65只。最小者在1983年,为0.66,较1982年降低17.40只。1988—1992年,种群渐趋稳定增长,其年间的种群趋势指标变化范围为1.05—1.18。1993—2001年,种群则为稳定增长。这一时期,年间的种群趋势指标均为1.09。

在种群统计理论的研究中,Leslie模型假设生命率为其年龄的函数。在未考虑密度对具有年龄结构种群的效应时,种群数量变化与其年龄结构有关(Leslie, 1945)。本文通过追踪高原鼠兔自然种群不同统计群的个体生活史,获得该种群不同时间的年龄结构及其特定的生命率。在该种群,13—24月龄级的个体,其繁殖率最高,对种群的贡献最大,次为25—33月龄级及1—12月龄级(表2)。从表3可知,在1982—1987年,种群年龄结构变化较大,且13—24月龄级的数量较低,结构不合理。从1988年开始,13—24月龄级的数量渐增,种群年龄结构趋于正常。至2001年,种群年龄结构近似呈金字塔形,其年龄分布为0.68、0.25及0.09,与主特征根向量的年龄分布(7式)相近。

在考虑密度对生命率反馈制约时,高原鼠兔种群的平衡状态解则依赖于非密度制约模型(6式)固有的增长率 λ (主特征根)及阻尼向量(生命率)。在不同阻尼对策与 $\lambda=1.195$ 的共同作用下,高原鼠兔种群的稳定年龄分布及平衡状态的种群大小不同(表4)。在两种阻尼对策中,存活率密度阻尼对种群的制约大于繁殖率密度阻尼的作用。繁殖率密度阻尼可产生更平均的稳定年龄分布,而存活率密度阻尼则导致 Leslie年龄分布,亦即与非密度制约的年龄分布(7式)相同。从平衡状态种群大小看,存活率密度阻尼使种群迅速收敛于平衡状态,而繁殖率密度阻尼则极为缓慢。

在存活率密度阻尼对策中,高原鼠兔收敛于平衡状态的种群大小为101只。此与非密度制约 Leslie模型预测1993年的种群大小(表3)几乎相等。然而,此时则正值该种群

稳定增长时期, 即该种群开始处于拥挤状态。

参 考 文 献

- 周 立、刘季科 1987 高原鼠兔种群生产量生态学的研究 I. 高原鼠兔体重生长数学模型的研究。兽类学报 7(1):67—78
- 梁杰荣、周 立、魏善武、王祖望、孙儒泳 1984 高寒草甸天鼠后鼠兔和鼯鼠数量恢复的数学模型。生态学报 4(1):88—98
- Anderson, W. W. and C. E. King 1970 Age specific selection, Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.) 66:780—786.
- Charlesworth, B. 1972 Selection in populations with overlapping generations. II. Conditions for genetic equilibrium, Theoretical Population Biology 3:377—395.
- Charlesworth, B. 1973 Selection in populations with overlapping generations. V. Natural selection and life histories, Am. Naturalist 107:303—311.
- Charlesworth, B. and J. T. Giesel 1972 Selection in populations with overlapping generations. I. The relations between gene frequency and demographic variables, Am. Naturalist 106:388—401.
- Darwin, J. H. and R. W. Williams 1964 The effect of time of hunting on the size of a rabbit population, N. Z. J. Sci. 7:341—352.
- Emlen, J. M. 1984 Age-structured populations, pp. 74—101, In Population biology (Emlen, J. M. ed), Macmillan Publishing Company, New York, 547 PP.
- Jike Liu, Li Zhou, Shanwu Wei, Qu Sha and Yang Liu 1985 A mathematical model for the dynamics of the plant and plateau pika system. 59—63pp. In Contemporary Mammalogy in China and Japan (Kawamichi, T. ed). Published by the Mammalogical Society of Japan. 194 PP.
- King, C. E. and W. W. Anderson 1971 Age-specific selection, I. The interaction of r and K during population growth, Am. Naturalist 105:137—156.
- Krebs, C. J. 1985 The experimental analysis of distribution and abundance, In Ecology (Krebs, C. J. ed) Harper and Row, Publishers, New York.
- Leslie, P. H. 1945 On the use of matrices in certain population mathematics, Biometrika 33:183—212.
- Leslie, P. H. 1948 Some further notes on the use of matrices in population mathematics, Biometrika 35:213—245.
- Leslie, P. H. 1959 The properties of a certain log type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations, Physiol. Zool. 32:151—159.
- Liu Jike, Zhou Li, and Liu Yang 1988 Vital statistics characteristics of plateau pika populations. In Abstracts of Symposium of Asian-Pacific Mammalogy, Beijing.
- Lowe, V. P. Q. 1969 Population dynamics of red deer (*Cervus elaphus*) on Rhum, J. Anim. Ecol., 33:426—457.
- Smouse, P. E. and K. M. Weiss 1976 Discrete demographic models with density-dependent vital rates, Oecologia (Berl.) 21:205—218.

Abstract

STUDIES ON THE POPULATION PRODUCTIVITY ECOLOGY OF PLATEAU PIKA II. TREND OF POPULATION DYNAMICS IN PLATEAU PIKA WITH DENSITY-INDEPENDENT AND DENSITY-DEPENDENT VITAL RATES

LIU Jike NIE Haiyan

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica, Xining. 810001)

This article predicted the trend of population dynamics in plateau pika (*Ochotona curzoniae*), using density-independent Leslie model and standard Leslie model which is modified so as to incorporate density-dependent feedback control on each parameter of the standard projection matrix.

The population number increase exponentially in density-independent case, the model is

$$MN = \begin{pmatrix} 0.15 & 2.16 & 1.58 \\ 0.39 & 0 & 0 \\ 0 & 0.30 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 18 \\ 4 \\ 1 \end{pmatrix} \quad (1)$$

The age structures and the population numbers in the years of 1982—2001 are predicted by this matrix.

The principal eigenvalue of matrix M is $\lambda = 1.195$, the corresponding eigenvector is $V' = (0.68, 0.25, 0.07)$, V is the stable age distribution of the population.

The population dynamics model in density-dependent case is

$$N(t+1) = M(t)N(t) \quad (2)$$

the damping coefficients survival damping and reproductive damping are chosen respectively

$$\begin{aligned} A_1 = A_2 = A_3 &= (0, 0, 0) \\ B_0 = B_1 = B_2 &= (1, 1, 1) \times 10^{-3} \end{aligned} \quad (3)$$

$$\begin{aligned} A_1 = A_2 = B_3 &= (1, 1, 1) \times 10^{-3} \\ B^0 = B_1 = B_2 &= (0, 0, 0) \end{aligned} \quad (4)$$

Under these two density damping conditions, the population converges to a stable age distribution and a constant population size, the principal eigenvalue is $\lambda(*) = 1$.

The equilibrium population sizes are 101 and 176 respectively. The damping on survival is more effective than that on reproductive. The stable age distribution resulted by survival damping is identical with that predicted by the undamped model. Fertility damping results in a flatter stable age-distribution than yielded by the undamped Leslie model, which are 0.66, 0.26 and 0.08.

Key words Plateau pika (*Ochotona curzoniae*); Vital rates; Density-dependent; Density-independent; Steady-state population