陆地生态系统次级生产力的研究（II）

孙儒泳　　　王祖望
（北京师范大学生物系）（中国科学院西北高原生物研究所）

生殖生产量和生长生产量估计方法

动物个体的生产量，可以从任意选定的两个时间之间动物体重之差进行估计。但是直接测定动物种群的生产量却十分困难。种群生产量是个体生长、出生、死亡等过程的综合结果，其中还包括那些已经消失的动物机体中增加的有机物质。已消失动物的数量、消失时的体重，毛发、粪便、死皮肤等类似物质的重量，现存动物的增重，迁入者从迁入后的增重等等，要把这些全都了解清楚，即使在实验室条件下也是不可能的。一般只能根据各种假定和推测估计动物种群的生产量。

目前研究动物种群生产量的主要途径有三条、第一条是把生产量看成为生长生产量和生殖生产量之和，即

$$P = P_g + P_r。$$

第二条把生产量看成为营养过程的结果，即从同化物质中减去用于维持消耗后的剩余量，

$$P = A - R,$$

或

$$P = C - (FU + R)。$$

第三条途径是通过周转率来估计生产量。如前所述，$\theta = P/\bar{B}$，因此

$$P = \bar{B} \cdot \theta。$$

如果能够测定某一时间内的生物量改变和减少量，可按下式估计生产量：

$$P = \Delta B + E。$$

具体方法随着被研究动物的种类、生态特征、行为、栖息地而异，方法很多、变化很大。现以小型哺乳类为主，介绍测定 $P = P_g + P_r$ 的途径。

一、生殖生产量 P_r 的测定

生殖生产量可以定义为

$$P_r = \nu_r \times \overline{W}_r,$$

$\overline{W}_r$ 表示新生个体的平均体重，ν_r 表示在 T 时间阶段中所有新生的独立个体数[1]。

测定新生个体的平均体重并不困难，但在野外条件下要获得全部新生的独立个体数 ν_r 则相当困难。皮特勒斯尤伊茨（Petrusewicz, 1968）按下面公式进行估计：

$$\nu_r = \bar{N} \cdot T \cdot b = \frac{\bar{N} \cdot T \cdot f \cdot S \cdot L}{t_p}。$$

其中 L 为胎(窝)仔数（litter size），t_p 为妊娠期（time of pregnancy）（以日为单位），因而 L/t_p 就是每一妊娠雌体平均每日的新生幼体数。f 为雌体中妊娠雌体的比例，即 $f = N_p/N_♀$，以 f 乘以 L/t_p，那么 $f \cdot L/t_p$ 就成为平均每个雌体每日的新生幼体数。$S = N_♀/N$，即种群中雌体的比例，以 S 乘 $f \cdot L/t_p$，那么 $L \cdot f \cdot S/t_p$ 就成为种群中平均每个个体每日新生的幼体数，这就是种群的日出生率（daily birth rate of population），记作 b，即

$$b = \frac{L \cdot f \cdot S}{t_p}。$$

1）必须区别 N 和 ν。N 是指某一特定时刻单位空间中实际存在的个体数量，而 ν 是在时间阶段 T 中，种群中曾经存在过的个体数量，包括现在存在的和已经不存在的在内，可以称为独立个体数量（number of discrete individuals）。

将种群的日出生率，乘以时间 T 和该时间内的平均个体数量 $\bar{N}$，就能得到 T 时间阶段中新生的独立个体数 ν_r，即

$$\nu_r = \bar{N} \cdot T \cdot b = \frac{\bar{N} \cdot T \cdot f \cdot S \cdot L}{t_p}。$$

戈利 (Golley, 1960) 则应用了另一估计公式，他以种群的瞬时增长率为基础，并假定性比为 1:1，即 $S = N_♀/N = 1/2$，即得

$$\nu_r = \frac{\bar{N} \cdot T \cdot f}{t_p} \ln\left(\frac{L}{2} + 1\right)。$$

Petrusewicz 和麦克法迪恩 (Macfadyen, 1970) 认为，上面两个估计公式都有误差，估计的准确度决定于各种种群统计因子。第二式通常估计偏低，可达 45—70%。第一式通常估计偏高，在种群数量下降期，偏高 2—15%；在种群数量上升期，对田鼠一类动物，偏高 5—20%。因此，Petrusewicz 主张，在种群中孕雌数上升的时期，可以采用下式：

$$\nu_r = [(\bar{N}_p \cdot T/t_p) - \Delta N_p/2] \cdot L。$$

由于哺乳类的乳儿期从母体取得营养，而母体在哺乳期中维持价很大，甚至达到正常情况下代谢率的 200%。大量的消耗是用于乳儿的组织生长，因此把这部份能量包括在 P_r 中是合理的。沃科沃 (Walkowa) 和 Petrusewicz (1968) 在小白鼠实验种群中观察到，达到三周龄(停乳期)的乳鼠生产量，相当于全部生产量的 46%，而新生下的幼仔生产量只占 19%。由此可见，对许多小型啮齿类，估计 P_r 值时应该以三周左右的乳鼠平均体重为依据。

二、用生长-存活曲线法估计生长生产量

在研究种群生产量时，如果能将一个统计群 (cohort)[1] 独立出来，并获得生长-存活曲线图，就可以按以下步骤估计 P_g (图 1)：

(1) 将整个时间 T 划分为若干时段 T_{I}，T_{II}···。

(2) 每时段的个体分为继续存活的和在 T 时段中已消失的，即减少者。

(3) 今以 T_{I} 时段为例，继续存活者个体的生产量是

$$N_2 \times \Delta W。$$

(4) 减少者个体的生产量是

$$(N_1 - N_2) \times \Delta W_{T/2}$$

$\Delta W_{T/2}$ 是指 T_{I} 时段的中点时刻的增重量，而不是 T_{I} 时段中增重量的二分之一，即与 $\frac{\Delta W}{2}$ 是有区别的。这是因为假定在 T_{I} 时段中减少的个体平均地消失在 T_{I} 时段的中点、只有当时段中的体重增加是直线的时候，$\Delta W_{T/2}$ 才与 $\Delta W/2$ 相等。

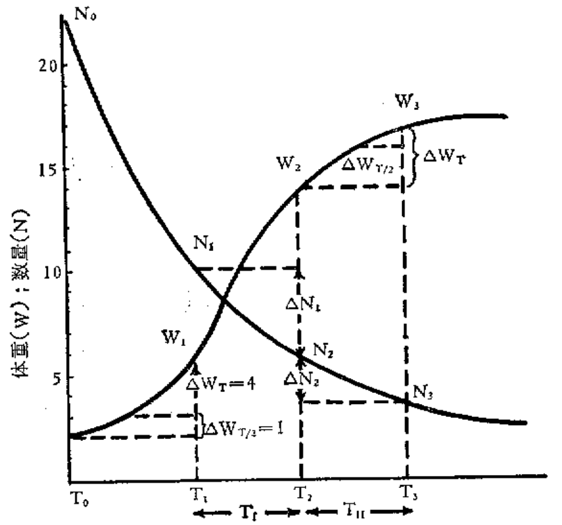

图 1 作为生产量估计的生长-存活曲线示意图
(仿 Petrusewicz and Macfadyen, 1970)

(5) 因此，T_{I} 时段的生产量为

$$P_{gT_{\mathrm{I}}} = (N_1 - N_2) \times \Delta W_{T/2} + N_2 \times \Delta W$$

将各时段的 P_{gi} 累积起来，就获得 P_g 的总值，即

$$P_g = \Sigma P_{gi}。$$

同样，假定在 T 时段中平均有 $(N_1 + N_2)/2$ 的个体存在，每个个体平均地将生产 $\Delta W = W_2 - W_1$ 的生物量，那么

$$P_{gT_{\mathrm{I}}} = \frac{(N_1 + N_2)}{2} \times (W_2 - W_1),$$

1) cohort 是人口统计学上的术语，按《韦氏新大学词典》的定义是具有一个共同统计因素 (例如年龄) 的个体群，我们试译为统计群(或有时就叫"独立的"群)。在生产力研究中，如在一个隔离的海岛或生境中，标志同一时间出生的个体，观察其存活和生长情况，根据观察结果就可以描出生长-存活曲线，这就是对一个独立的统计群的观察。

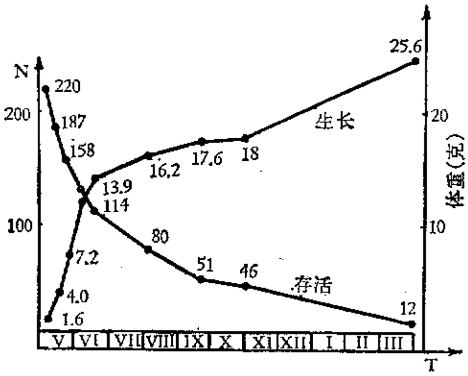

图 2 欧鼾的一个春季统计群的生长曲线和存活曲线
(仿 Golley, Petrusewicz and Ryszkowski, 1975)

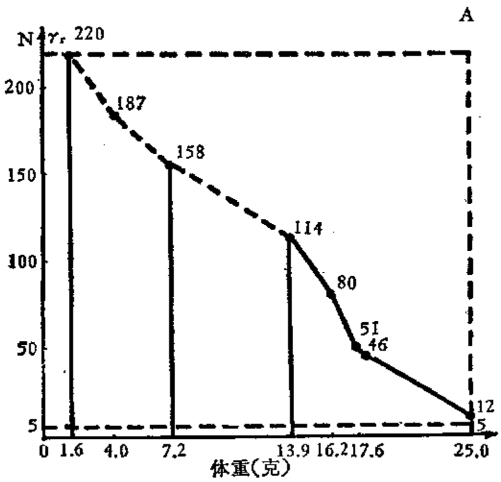

图 3 以生长-存活曲线估计生产量
将图 2 的生长曲线拉直，绘于横座标上。曲线下面积代表生产量。
(仿 Golley, Petrusewicz and Ryszkowski, 1975)。

然后将各个时段的 P_{gi} 的分值相加而得 P_g。

为了得到完全的生产量 P，我们还应将上法获得的 P_g 值加上 P_r。

艾伦 (Allen, 1951) 提出一种图解法研究统计群的生产量。图 2 是 Petrusewicz 等(1968)研究欧鼯 (*Clethrionomys glareolus*) 的结果。把图中的生长曲线变直，绘于横座标上，横座标改成以体重为单位，得图 3。图 3 就成了种群的存活数对相应的平均体重图。存活曲线与横座标所夹的面积就成了以重量为单位的生产量。这是一种有用的方法，根据图，我们就能读出任何时间阶段中的生产量。例如：

(1) v_r(220)(12)(25)(0) 内的面积是生产量 (P)；

(2) v_r(220)(12)(5)(5) 内的面积，代表减少者个体的生产量，即减少量 (E)；

(3) v_r(158)(7.2)(0) 内的面积是新生幼体的生殖生产量 (P_r)；

(4) (158)(12)(25)(7.2) 内的面积是生长生产量 (P_g)；

(5) v_r(A)(25)(0) 内的面积是潜在的生产量 (potential production)，它表示在没有死亡的条件下，一个统计群能生产出来的最大能量或物质。

三、按生长率估计生长生产量

根据生长率估计 P_g 有两种可能，一是平均日增重，一是瞬时增重率。

将个体在生命的 t_1 和 t_2 两个时刻间的增重 $\Delta W = W_2 - W_2$，以 $(t_2 - t_1)$除之，就可以得到绝对日增重 V。把绝对日增重除以平均体重 $\overline{W}$，就能得到相对日增重 V'。即：

$$V = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} = \Delta W/\Delta t$$

$$V' = \frac{(W_2 - W_1) \times 2}{(t_2 - t_1)(W_2 + W_1)} = \frac{\Delta W}{\Delta t \times \overline{W}}。$$

有了 V 或 V'，如果还能知道时间 T 中种群的数量或生物量，就能按下式求得 P_g：

$$P_g = V \times \overline{N} \times T$$

$$P_g = V' \times \overline{B} \times T$$

因为动物的生长率在不同的年龄期是不同的，因此在实际应用上要测定各个发育期的 V_s 或 V'_s 值，或者测定各年龄期的，至少是各体重组的 V_s 或 V'_s 值。然后分别与各期的动物数量 $\overline{N}_s$ (或生物量 $\overline{B}_s$) 和时间相乘，获得各期的 P_s 分值：

$$P_{g_s} = V_s \times \overline{N}_s \times T$$

$$P_{g_s} = V'_s \times \overline{B}_s \times T,$$

然后再把各期的分值相加而得全部的 P_g，

$$P_g = \Sigma(V_s \times \overline{N}_s \times T)$$

$$P_g = \Sigma(V'_s \times \overline{B}_s \times T)。$$

为了估计全部生产量 P，还要加 P_r 值。

瞬时增重率 q 表示在时间无限短的一"瞬

间”的增重率。如果假定个体的生长是呈指数的，我们就能按下式得到 q

$$q=\frac{\ln W_{t_2}-\ln W_{t_1}}{t_2-t_1}。$$

再假定种群生物量增长率也是常数（即增长曲线是指数型的），那么在 T 时间后的种群生物量 B'_T（假定没有死亡）就是

$$B'_T=B_0e^{qT},$$

而经过 T 时间后的生产量 P_T 就为

$$P_T=B'_T-B_0=B_0(e^{qT}-1)。$$

用上式估计生产量只适用于短时间的，因为对于长时间来说，假定种群增长为指数型是不现实的。一旦估计的时间阶段 $>2t_p$（即时间长于二个妊娠期），结果就不符合实际了。

为着把死亡率考虑进去，里克（Ricker, 1946）提出上式的修正公式，

$$P_T=B'_T-B_0=B_0[e^{(q-\eta)T}-1],$$

其中 η 是瞬时死亡率。

Ricker 的修正公式，由于在野外工作中比较容易获得经验数据而颇为诱人。因为上式只需要初始生物量 B_0，瞬时增重率 q 和瞬时死亡率 η 三个参数值。前两个参数值的获得已如上述，而 η 值之测定按

$$\beta-\eta=\frac{\ln N_T-\ln N_0}{T},$$

那就是说，只要有现存数量数据和瞬时出生率 β，就可以获知 η，而 β 值的求法可以根据

$$\beta=\frac{f\cdot\ln(L/2+1)}{t_p},$$

这个式子中的参数 t_p, f, L 都在第一节见过。

因此，以 $P_T=B_0[e^{(q-\eta)T}-1]$ 的途径求得生产量是比较容易的。但是：(1) 公式的基础是假定 $(q-\eta)$ 是一个常数，这只有在短期中才符合真实情况；(2) 测定 q、η 值要作许多数学计算，只要 N_T 和 N_0 有一点测量误差，就可能使 η 有很大误差。W_t 的误差同样引起 q 的很大变化，当升到 $[e^{(q-\eta)T}]$ 次幂的时候，结果将与实际相差很远。

四、按各发育期的生理时间(t_s)估计生产量

有些动物的发育期可以明确地划分开，如果能知道各个发育期的持续时间 t_s（或称生理时间，因为发育期长短不像其它生态定量，变化不很大，多少是生理上所决定的），和各发育期的平均数量 $\bar{N}_s$，那么就能估计各发育期的生产量 P_s，从而计算生产量 P。

温伯格（Winberg 等，1965）根据每月 3—10 次的野外数量统计数据，计算出各发育期的平均密度($\bar{N}_s$)。他划分卵、无节幼虫（Nauplius）、桡足幼虫（Copepodite）和成体四个期，获得各期平均密度，分别记作 $\bar{N}_e$、$\bar{N}_{\rm I}$、$\bar{N}_{\rm II}$、$\bar{N}_m$。此外，在实验工作中获得各发育期的生理时间(t_e, $t_{\rm I}$, $t_{\rm II}$）和各期的增重数据。

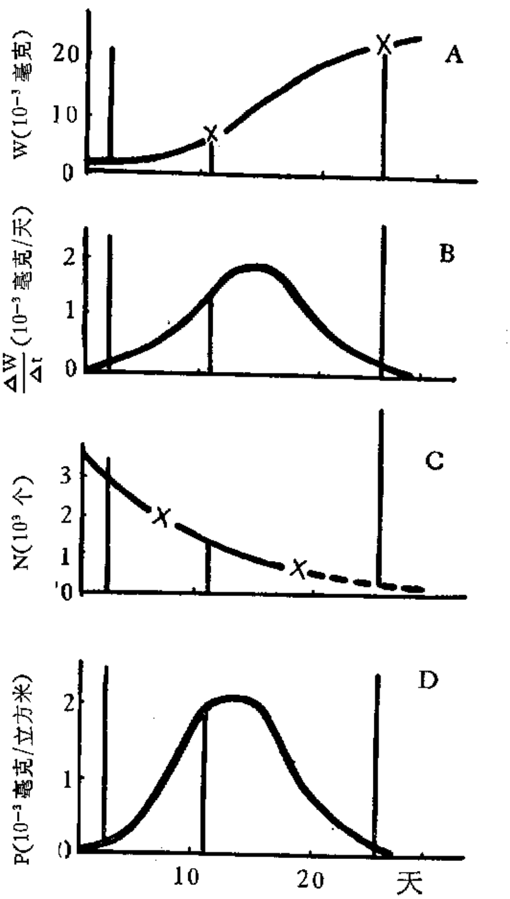

图 4 用图解法计算生产量
（仿 Petrusewicz and Macfadyen, 1970）

Winberg 等认为，从一个发育期 S 进入到下一发育期 $S+1$ 的独立个体数 ν_s，可以被视为是 S 期的生产量（指个体数量），然后以 S 期的增重量 $(W_{s+1}-W_s)$ 乘 ν_s，就能得到 S 期的生产量 P_s，即

$$P_s=\nu_s(W_{s+1}-W_s)。$$

至于从一个发育期进入到下一发育期的独立个体数量 ν_s 是按下式估计的：

$$\nu_s=\bar{N}_s\frac{T}{\bar{t}_s}。$$

$\bar{t}_s$ 是 S 发育期的平均持续时间，那么以 $\bar{t}_s$ 除 T，$T/\bar{t}_s$ 就能表示在经过时间 T 以后，能完成 S 期发育而进入下一期的比率。可以设想 $T/\bar{t}_s=1$，表示"T"的长短正好是 $\bar{t}_s$ 的长短，即有 100% 完成 S 期发育。因此，以 $\bar{N}_s$ 乘 $T/\bar{t}_s$，$\bar{N}_s\ \dfrac{T}{\bar{t}_s}$ 就成为 S 期的个体在经过 T 时后能进入到 $S+1$ 期的个体数目了。这就是 $\nu_s=\bar{N}_s\cdot T/\bar{t}_s$ 的根据。这样，

$$P_s=\nu_s(W_{s+1}-W_s)$$
$$=\frac{\bar{N}_s\cdot T}{\bar{t}_s}(W_{s+1}-W_s)。$$

Winberg 等就是根据这个公式分别计算了卵、无节幼虫、桡足幼虫和成虫期的生产量，然后合并起来，估计生产量 P 的。不过从卵到无节幼虫开始，重量不增加（不吃食），该期生产量等于零。

Winberg 还根据上述的论据应用图解法估计生产量。图 4 中的几条垂线是划分卵、无节幼虫和桡足幼虫的发育时间的。A 图是按实验研究而获得的生长曲线，以 10^{-3}mg 湿重为单位，这是经验数据。B 图是绝对增重 $(\Delta W/\Delta t)$ 曲线，以 10^{-3}mg/天为单位。Winberg 以各发育期的持续时间 t_s 除各期的增重 $(W_{s+1}-W_s)$，从而得到各期的日增重量。然后把各期的日增重量对各期的时间中点作图而得到 B 图的曲线。C 图是存活曲线，Winberg 以各发育期的持续时间 t_s，除月平均数量 $\bar{N}_s$（以 3—10 次统计结果为基础），然后与各期时间中点相对应作图，从而获得相继各期的存活曲线图。D 图是以日增重量（从曲线 B）乘存活数量（从曲线 C）所得的日生产量（daily production curve）。如果乘以 30（天），就能得月生产量 P_g，再加上 P_r，那么就能得到 P 值。

上面描述的计算原理，可能是有较大前途的，尤其是因为所需的野外经验数据较少。不过准确地区分开各发育期，并测定每期的平均数量，这是最重要的；至于各发育期的持续时间和增重，是可以在实验条件下测定的。