

生物族群大小的改變

曾文雄

國立臺灣師範大學生物系

一、前言

現行的國民中學「生物」課本下冊，第十一章為「生物與環境的關係」，前兩節討論有關生物的族羣。第一節討論「族羣」的意義和估計族羣大小的方法，第二節討論「族羣大小的改變」，提到「負荷量」、「生物質量」、「生物潛能」、「環境抗力」等名詞，這些名詞的涵義，並非字面上的解釋所能含蓋，數學模式才能精確地表達出這些生物名詞的真正內涵。為使生物教師對此能有較深入的了解，特別提供本文，以作為補充。

二、族群

族羣的定義是指在某一時間，在某一特定空間內，所有同種生物的集合。所以在研究族羣時，必須先定義出「時間」及「空間」，例如「去年」「臺灣」臺灣帝雉的族羣大小。人也是生物，所以也有人的族羣，但在中文，人的族羣都稱做人口，例如「今年」「臺北市」的人口。

生物學有若干學門，除了須研究「個體」之外，還必須研究「族羣」，例如生態學、遺傳學、演化論及生物統計學等。族羣的特性，為「個體」所無，通常都用統計數值來表示。族羣最基本的特性是族羣數目或稱族羣大小，以密度做單位為最常用的表示法，同時也便於比較不同「時間」、「空間」的生物族羣。族羣大小受到四種基本特性的影響，即出生、死亡、遷入及遷出。另有若干其他族羣的特性，都可由這四種基本特性所衍生，例如族羣的年齡分佈以及棲息分佈情形等。

三、族群大小

族羣大小的測定，為最基本的入手問題。最直接的方法是計數所有的族羣數目，但是此法費時費事，而且如果族羣大又變化快，此法是行不通的，所以通常利用取樣的方法來估算族羣的數目，如方格法、捕捉—標記—再捕捉法（實驗 11-1，怎樣估計豆數，即是此法）等。

因研究目的之不同，族羣大小可用三種單位來表示。最常用的是以「數目」來表示其密度，如每

平方公里的紅尾伯勞數目 (NO./KM²)。由於生物個體的大小不一，用數目無法正確地瞭解某種生物在其生態系中的重要性，所以此時改用「生物質量」來代替，即單位面積內生物族羣的總重量，如每平方公里非洲大蝸牛的重量 (G./KM²)。就生態學觀點而言，使用「數目」時，過於高估微小生物的重要性，反之，使用「生物質量」時，又失之於高估大型生物的重要性。如果利用「能量流動」的多寡來作為衡量的單位，來研究生態系時最為合適，例如潮間帶的玉蜀螺每天每平方公尺有 0.4 千卡的能量流動 (KCAL/M²/DAY)。因本文討論的範圍，並不局限於生態學，所以族羣大小仍沿用最通用的「數目」來表示。

四、族群大小的改變

出生、死亡、遷入及遷出都會影響到族羣大小。其中出生及死亡必然會發生，遷入及遷出則不然，可能發生，也可能不發生。為簡化起見，在研究族羣大小的改變時，通常先針對出生及死亡兩種現象的影響，暫時不考慮遷入及遷出兩種因素。

族羣數目由少增多，或再由多而少等增減消長的變化情形，總稱族羣生長。族羣生長的速率、型式，隨生物出生及死亡的特性而定。茲先介紹較單純的分離世代，再進一步討論較複雜且較普遍的重複世代之族羣生長模式。

(一) 分離世代 (discrete generations)

若干生物的生命較短暫，祇有一季或一年，而在這段生存期間內，只有一次生殖季節，個體在生殖之後，就全部死亡，因此親代與子代的生殖期間，互不重疊，生物只能與同代的個體交配生殖，此種每代的生殖作用，互相獨立分離的情形，稱為分離世代。

因為只有雌性個體才會生產後代，所以此處只考慮族羣中雌性個體的數目。每隻雌性在其整個生殖季節期間，所能產生的下一代雌性個體數，稱為淨生殖率 (net reproductive rate)，即

$$(1) \quad R_0 = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

說明： N_{t+1} = ($t+1$) 代族羣，雌性個體數

N_t = (t) 代族羣，雌性個體數

R_0 = 淨生殖率，或每隻雌性在一季生殖期間，所產生的下一代雌性個體數

淨生殖率是生物在自然環境中，實際上所能表現的生殖能力。生物本來具有的生殖率要比淨生殖率高，但是由於環境條件的限制，生物無法完全表現出此種潛力。假如生物生活在最適的環境條件下，即溫度、濕度等物化因子在最適狀況，空間、食物等充裕無缺，完全沒有異種生物的競爭，而同種生物族羣大小最適，則此時生物能完全表現出其與生俱來的生殖力，稱為內生殖率 (intrinsic rate of natural increase) 或最高生殖率， r_{max} 。其較通俗而廣被使用的名詞，稱為「生物潛能」(biotic potential) 或「生殖潛能」(reproductive potential)。簡言之，生殖潛能由於受到實際環境的限制 (環境抗力)，只能表現出淨生殖率，即

生殖潛能－環境抗力＝淨生殖率

由上可知，此種分離世代生物族羣的生長情形，全賴淨生殖率決定。如果由經驗已知 R_0 ，欲預估下一代族羣中雌性個體數，則將(1)式變形即可：

$$(2) \quad N_{t+1} = N_t \cdot R_0$$

此時又可分為兩種情況：

1. 族羣生長率為常數

假定 R_0 為常數，當 $R_0 > 1$ ，則族羣依幾何級數不斷增加；如 $R_0 < 1$ ，則族羣不斷減少，終至絕種；如 $R_0 = 1$ ，則族羣數目恆定。此種生物族羣的生長率與族羣密度無關，稱為密度－獨立族羣 (density-independent population)。

例如某一族羣 $N_0 = 10$ ， $R_0 = 1.5$ ，則每代族羣數目可依公式(2)計算

$$N_{t+1} = N_t \cdot 1.5$$

而求得：

代	族羣數目
0	10
1	$15 = (10)(1.5)$
2	$22.5 = (15)(1.5)$

圖 1 為三種不同 R_0 的族羣之族羣幾何生長曲線。

2. 族羣生長率隨族羣密度而改變

大多數的生物族羣，不能以幾何級數無限制的增加。由於族羣密度增大時，會引起食物、空間等的不足，疾病的流行，生殖率因而隨之降低，此種族羣稱為密度－依賴族羣 (density-dependent population)。此種情況的最簡單數學模式為線性關係，即族羣密度與族羣生長率成直線迴歸，族羣密度增高，則族羣生長率降低 (圖 2)。在 $R_0 = 1$ 時，迴歸直線和 R_0 線交會點的值，稱為族羣密度的平衡點，如圖 2 所示。

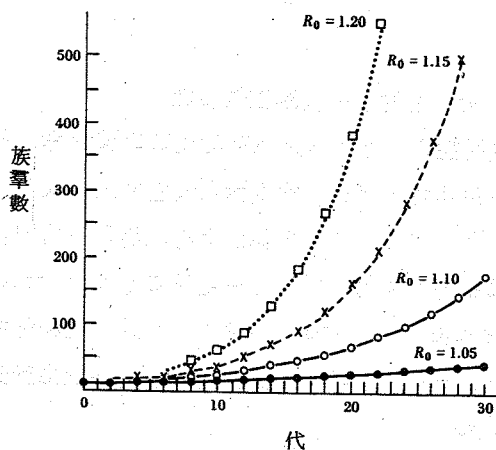


圖 1 分離世代，族羣生長率為常數的族羣幾何生長曲線圖。
 $N_0 = 10$

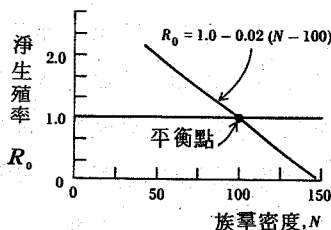


圖 2 分離世代，淨生殖率與族羣密度成直線迴歸。
圖中的平衡點密度為 100。

此時 R_0 的公式如(3)：

$$3. \quad R_0 = 1.0 - B(N_t - N_{eq.})$$

所以

$$4. \quad N_{t+1} = N_t \cdot [1.0 - B(N_t - N_{eq.})]$$

說明： $N_{eq.}$ = 平衡點的族羣數目 ($R_0 = 1.0$ 時)

B = 迴歸係數 (迴歸直線的斜率)，或族羣每增加一單位，淨生殖率增加或減少的單位
今假設某一種生物族羣， $N_0 = 10$ ， $B = 0.023$ ，則其各代族羣數目，可依(4)式計算求得：

$$N_1 = 10 \cdot [1.0 - 0.023(10 - 100)] = 30.7$$

$$N_2 = 30.7 \cdot [1.0 - 0.023(30.7 - 100)] = 79.6$$

$$N_3 = 79.6 \cdot [1.0 - 0.023(79.6 - 100)] = 116.98$$

$$N_4 = 116.98 \cdot [1.0 - 0.023(116.98 - 100)] = 71.5$$

$$N_5 = 71.5 \cdot [1.0 - 0.023(71.5 - 100)] = 118.36$$

$$N_6 = 118.36 \cdot [1.0 - 0.023(118.36 - 100)] = 68.37$$

由上列數值可知，如果族羣數目未超過密度平衡點，則其下一代的族羣會增加 (如 $N_0, N_1, N_2, N_4, N_6, \dots$)；反之，如果族羣數目已超過密度平衡點，則其下一代的數目會減少 (如 $N_3, N_5, \dots$)。此種族羣生長的變化型式，受 B 值的影響，在上述的例子中，如果 B 值改為 0.013，則族羣數目會穩定緩慢地增加，以漸近線為最高值；如果 B 值為 0.033，則族羣生長極不穩定，增減的幅度極大，在第八代時，竟告絕種 (圖 3)。此種圖形的生物學上之解釋是，如果生物的淨生殖率對族羣密度的改變非常敏感，因環境無法配合此種變化，來供應其資源，此種生物將因環境抗力過大而絕種。

(二) 重複世代

如果生物的生殖季節較長，在其一生中，有數次生殖交配期，因此可以產生數個世代，不同世代的個體同時存在，又可以彼此交配生育，稱為重複世代 (overlapping generations)。此種族羣的生長變化，也可分為兩種情況：

1. 族羣生長率為常數

淨生殖率可用固定速率 (finite rate) 來表示，例如以一年、一月為單位時間，來表示在一年或一個月中的淨生殖率。但是如果生物的生殖現象並非一年或一個月一次，則此種速率不符實際。如

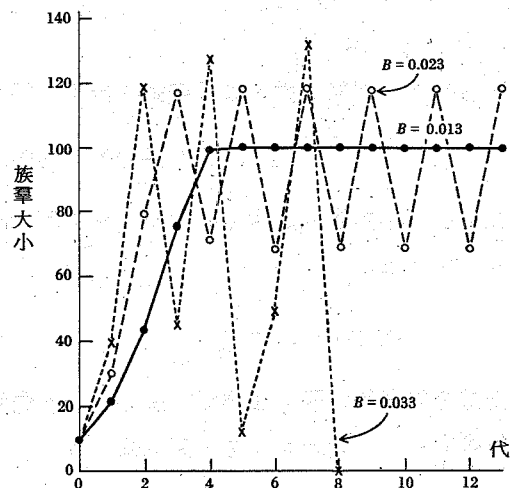


圖 3 分離世代，三種密度-依賴族羣的族羣生長變化。

(7)式亦可以改寫為：

$$(8) \quad \frac{dN}{dt} = rN$$

說明：\$N\$ = 族羣數

\$t\$ = 時間

\$r\$ = 單一生物的族羣生長率

2. 族羣生長率隨族羣密度而改變

事實上，生物所生存的環境，無法讓生物毫無限制的呈幾何級數增加。生物族羣的密度一增加，族羣生長率就緩慢下來，直到族羣不再增加為止，此種情況下的族羣生長曲線呈「S」形，稱為推理曲線（logistic curve）（圖4）。推理曲線和幾何曲線有兩大不同：(1)它有上漸近線，即此曲線不會超過某一最大的界限；(2)它的生長速率是緩和漸進的，不發生遽然的大變動。

只要在(8)式的幾何曲線方程式中加上一項，由於族羣增大而降低生長率的成分，就可以成立推理曲線方程式：

$$(9) \quad \frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{K} \right)$$

說明：\$N\$ = 族羣數

\$t\$ = 時間

\$r\$ = 單一生物的族羣生長率

\$K\$ = 上漸進線（或族羣的最大數）

(9)式表示：

$$\begin{aligned} (\text{族羣在單位時間內的生長率}) &= (\text{單一生物的族羣生長率}) \times (\text{族羣數}) \\ &\times (\text{存餘而可供族羣生長的資源}) \end{aligned}$$

(9)式較(8)式僅多出\$(K-N)/K\$項，此一項的意義為族羣生長時，環境中尚存餘而可用的資源。茲列舉一例子，來表示此項對族羣生長的作用，注意在族羣剛開始時及接近最大數時（\$N=1\$及\$N=99\$），其族羣生長率相同：

設 \$K = 100\$

\$r = 1.0\$

\$N_0 = 1\$

\$r\$	\$N\$	\$(K-N)/K\$	\$dN/dt\$
1.0	1	99/100	0.99
1.0	50	50/100	25.00
1.0	75	25/100	18.75
1.0	95	5/100	4.75
1.0	99	1/100	0.99
1.0	100	2/100	0.00

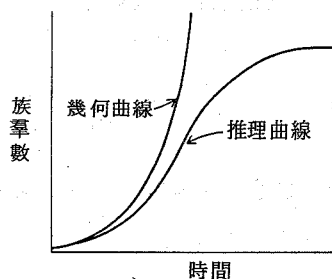


圖4 族羣生長。沒有環境的限制時呈幾何曲線生長，有環境限制時呈推理曲線生長。

茲將上述有關名詞，利用圖 5 來表示。圖中的「生物潛能」，即是生物在無環境抗力的理想狀況下，生物族羣生長的情形。 K 即是「負荷量」，為環境所能提供生物族羣生長的最高限度。 $(K-N)/K$ 為環境中尚可利用的資源， $1 - (K-N)/K$ ，則表示「環境抗力」的大小。

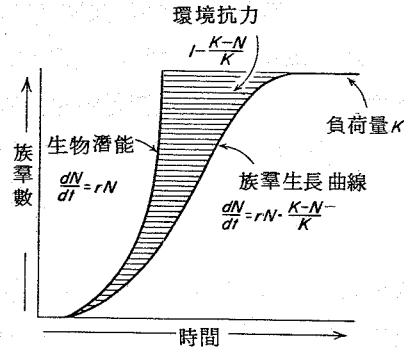


圖 5 生物潛能、環境抗力、負荷量、族羣生長曲線的關係圖。

五、理論的證明

推理曲線有兩項特性十分引人注意：(1)數學模式簡易清楚；(2)符合生物族羣生長的原理。但是此曲線如果無法預估或解釋族羣實際的生長過程，則不切實用。證明此曲線可行性的方法有二，一為在實驗室中，一定的空間、食物及其他環境狀況下，培養生物的族羣，計算族羣大小的改變，以決定推理曲線是否符合事實；二為在野外自然環境中，記錄生物族羣大小的變化，再與推理曲線相互比較。

在實驗室中，有許多生物曾被當作研究材料，如耳草履蟲及尾草履蟲（圖 6）、酵母菌（圖 7）、大腸桿菌（圖 8）、果蠅（圖 9）等。從各圖中，可見族羣生長曲線大致符合實際的結果。但亦有

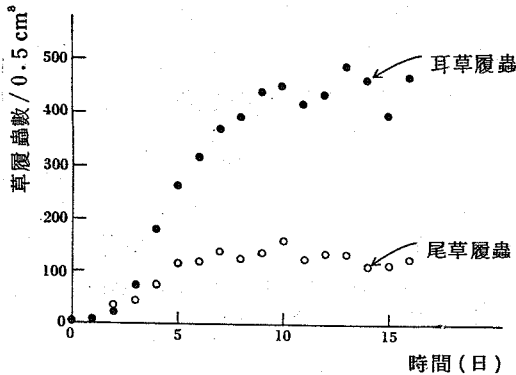


圖 6 草履蟲的族羣生長

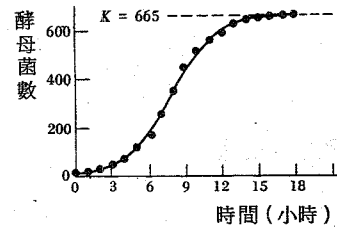


圖 7 酵母菌的族羣生長

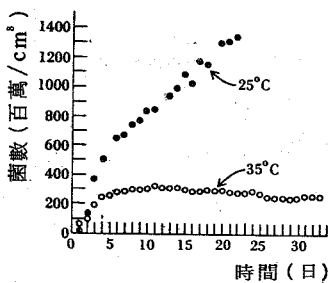


圖 8 大腸桿菌的族羣生長

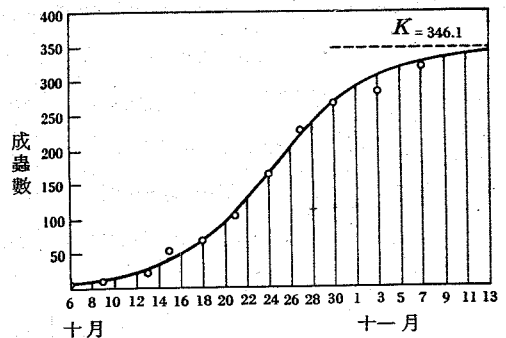


圖 9 果蠅的族羣生長

若干實驗結果不如理想，究其原因是在應用推理曲線時，生物族羣必須具有若干先決條件，才能完全符合推理曲線的模式。這些先決條件是：(1)族羣在開始時，須有穩定的年齡分佈。(2)族羣大小須以「適當的單位」來計數，例如生活史中有變態的昆蟲，如只用卵、幼蟲、蛹、成蟲的個數來計數時，因個體間的大小相差很大，如以數目多寡來計數，並不合適，此時應以「生物質量」來代替較為合適。(3)族羣密度與生長率須呈直線迴歸的關係。(4)族羣密度對族羣生長率須呈瞬間的反應效應，並非時間延後 (time-lag) 效應。

在自然環境中的生物族羣，很少能具有上述的四大先決條件，因此觀察結果，不符推理曲線的族羣生長較實驗室生物更為常見。更有進者，野生生物族羣生長的資料，絕大多數都欠精確，因此無法據以推斷推理曲線的正確性。有些族羣的生長，大致尚能符合推理曲線，有些則出入較大。所以推理曲線須稍加修正，以便能實際應用到野生生物族羣生長模式的研究。

目前常見兩種修正方法，一為延後時間模式，即將族羣密度對族羣生長的瞬時效應改為延後效應，以符實際。一為機率模式，將族羣生長，以逢機事件來處理；例如同種生物將其分為好幾個族羣，分別引進到新環境中，它們都有相同的出生及死亡率，新環境的條件也都相近，開始時，各族羣密度亦相同，但是由於逢機機率的不同，彼此可能產生不同的族羣生長率，有些族羣可以大量繁殖，有些則告絕種，對於小族羣而言，此種逢機作用的力量，可以決定族羣的存亡，此即是遺傳漂變 (genetic drift) 的一種例子。二十世紀初，阿拉斯加的若干小島，曾引進北歐的馴鹿，結果馴鹿在各島上的族羣生長情形，懸殊甚大，此為機率模式作用的例證之一。

這兩種修正方法較為複雜，超過本文的範圍，有興趣的讀者，請參閱參考文獻。

六、參考文獻

1. ANDREWARTHA, H.G., and L.C. BIRCH. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. Chap. 9, pp. 347-398. University of Chicago Press, Chicago.
2. BARTLETT, M. S. 1960. *Stochastic Population Models in Ecology and Epidemiology*. Chaps. 3 and 4. Wiley, New York.
3. MAY, R. M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186: 645-647.
4. MAYNARD SMITH, J. 1968. *Mathematical Ideas in Biology*. Chaps. 2 and 3. Cambridge University Press, New York.
5. PEARL, R. 1927. The growth of populations. *Quart. Rev. Biol.* 2: 532-548.
6. PIELOU, E. C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Chaps. 1 and 2. Wiley-Interscience, New York.
7. WILLIAMS, F. M. 1972. Mathematics of microbial populations, with emphasis on open systems. In *Growth by Intussusception*, ed. by E. S. Deevey, pp. 396-426. Archon Books, Hamden, Connecticut.