

角百灵雏鸟生长的研究

I. 角百灵雏鸟身体各部位生长的数学模型*

周立

(中国科学院西北高原生物研究所)

角百灵 (*Eremophila alpestris elwesi*) 是高寒草甸生态系统鸟类群落中的优势种, 在鸟类群落物质流和能流中占有重要地位(周立, 1986a)。

鸟类雏鸟生长的研究, 是鸟类生物学上最重要的课题之一。许多学者进行了广泛的探讨, 尤其注重定量描述生长的数学模型的研究(夏武平, 1965; Ricklefs, 1968)。但对于广布于青藏高原的优势种角百灵雏鸟生长数学模型的研究甚少。按日龄考察雏鸟身体各部位的绝对生长, 其生长曲线大部分都成“S”型, 故本文采用逻辑斯蒂方程(Logistic equation)构造其绝对生长数学模型。雏鸟的生长, 既受内部的长期进化形成的遗传因子, 也受外部的食物条件等环境因子的控制。本文在外部环境因子近似不变(保持观测阶段的数值)的假设下, 建立角百灵雏鸟身体各部位生长的确定性逻辑斯蒂常微分方程动态模型(dynamic model of the Logistic ordinary differential equation), 描述雏鸟的生长过程。

一、材料和数学方法

郑生武(1984)在北海高寒草甸生态系统定位站, 对角百灵雏鸟的生长进行了初步观察。体重、体长及各外部器官的观测数据转录于表1和表2, 据此得到的观测曲线分别绘于图1—8。

雏期是角百灵生长发育过程中的一个阶段。在该阶段中, 雏鸟身体各部位生长曲线的主要部分, H 都只是“S”曲线弯曲部分的一段, 即部分逻辑斯蒂曲线。当用逻辑斯蒂常微分方程构造这样的部分逻辑斯蒂曲线生长的模型时, 参数 r 和 K 的估计是很困难的。为了减少估计参数所带来的困难, 我们采用逻辑斯蒂方程边值问题(boundary problem of the Logistic equation)

$$\begin{cases} \frac{dy}{dt} = r \cdot y \cdot \left(1 - \frac{y}{K}\right) \\ y|_{t=t_0} = y_0 \\ y|_{t=t_n} = y_n \end{cases} \quad (1)$$

* 本项工作承蒙夏武平教授、王祖望教授热情指导和帮助, 特此一并致谢。

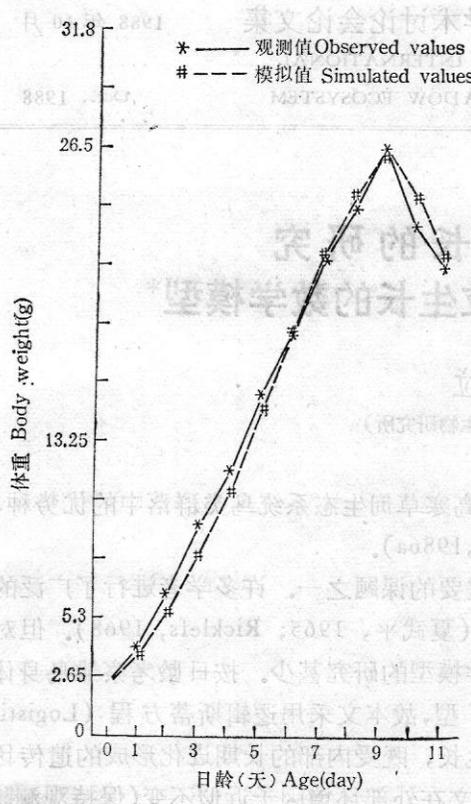


图1 角百灵雏鸟体重的观测值和模拟值比较
 Fig. 1 Comparison of observed and simulated body weight data for the nestlings

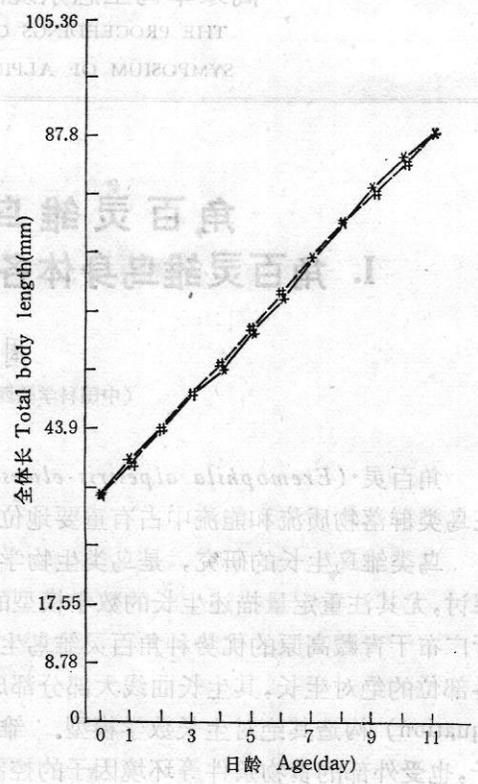


图2 角百灵雏鸟全体长观测值与模拟值比较 (图2—8的图例与图1相同)
 Fig. 2 Comparison of observed and simulated total body length data for the nestlings (The legends of Fig. 2—Fig. 8 are same as the legend of Fig. 1)

表1 角百灵雏鸟体重和体长增长

Table 1 The growth of body weight and body length of *Eremophila alpestris elwesi* nestlings.

日龄(天) age (day)	体重(克) body weight (g)	天增量(克) daily increase (g)	全体长(毫米) total body length (mm)	天增量(毫米) daily increase (mm)	标准体长(毫米) standard body length (mm)	天增量(毫米) daily increase (mm)
0	2.5	—	34.6	—	34.6	—
1	4.1	1.5	39.7	5.2	39.7	5.2
2	6.4	2.3	44.1	4.4	44.1	4.4
3	9.6	3.2	49.4	5.3	49.4	5.3
4	12.0	2.5	53.3	4.0	52.3	2.9
5	15.4	3.4	60.0	6.7	58.0	5.6
6	18.1	2.7	63.7	3.7	60.2	2.3
7	21.5	3.5	69.8	6.0	63.4	3.2
8	23.9	2.5	75.1	5.4	66.4	3.0
9	26.5	2.5	80.3	5.1	68.7	2.3
10	23.1	-3.4	85.0	4.8	71.3	2.7
11	21.2	-1.9	87.8	2.8	72.8	0.8

表2 角百灵雏鸟各外部器官增长

Table 2 The growth of various external organs of *Eremophila alpestris clwesi* nestlings.

日龄(天) age (day)	翅长 (毫米) wing (mm)	天增量 (毫米) daily increase (mm)	嘴峰 (毫米) beak (mm)	天增量 (毫米) daily increase (mm)	附蹠(毫米) Tarsometatarsus (mm)	天增量 (毫米) daily increase (mm)	中趾(毫米) middle toe (mm)	天增量 (毫米) daily increase (mm)	尾 (毫米) tail (mm)	天增量 (毫米) daily increase (mm)
0	6.2	—	5.0	—	5.8	—	4.1	—	—	—
1	7.5	1.1	5.7	0.6	8.0	2.2	4.7	0.1	—	—
2	8.6	1.1	5.8	0.2	9.9	1.8	5.6	1.3	—	—
3	9.9	1.3	6.1	0.3	12.5	2.6	7.0	1.4	—	—
4	13.4	3.5	6.5	0.4	14.3	1.8	8.0	1.0	1.0	—
5	18.2	4.8	7.1	0.6	17.0	2.7	8.9	0.9	2.1	1.1
6	23.4	5.2	8.3	1.2	18.0	1.0	10.7	1.8	3.7	1.6
7	28.9	5.5	9.1	0.8	20.3	2.3	11.5	0.7	6.3	2.5
8	35.8	6.9	9.5	0.4	21.6	1.3	11.5	0.0	8.8	2.5
9	42.4	6.7	9.5	0.0	21.6	0.0	11.5	0.0	11.6	2.8
10	47.0	4.6	9.5	0.0	21.6	0.0	11.5	0.0	13.7	2.1
11	50.9	3.9	9.5	0.0	21.6	0.0	11.5	0.0	15.7	2.0

其中

y : 雏鸟的生长度量指标

t : 以雏鸟日龄计算的时间,破壳孵出的当日 $t = 0$

t_0 : 指标 y “S” 型生长的起始时间

t_n : 指标 y “S” 型生长的终止时间

y_0 : 在第 t_0 天 y 的观测值

y_n : 在第 t_n 天 y 的观测值

r : 指标 y 的内禀增长率

K : 指标 y 的饱和值

此时, 只须依据观测数据估计参数 r 或 K 之一, 并且在区间 $[t_0, t_n]$ 的两端点上观测值与模拟值重合。根据估计的参数是 r 或 K , 分为估计参数的 r -方法、优化 r -方法和 K -方法(周立, 1986b)。本文在利用边值问题(1)构造指标的部分逻辑斯蒂生长模型时, 统一采用优化 r -方法根据观测数据估计参数 r 。该方法的计算过程简述如下:

设日龄为 t_0, t_1, \dots, t_n 时, 指标 y 的观测值为 y_0, y_1, \dots, y_n ; 并且在 $t-y$ 直角坐标系下, 点 $(t_0, y_0), (t_1, y_1), \dots, (t_n, y_n)$ 近似地分布于某一“S”曲线上。对于这样有限区间上的部分逻辑斯蒂曲线增长, 按下列步骤确定参数及解

1. 对于每一个取定的正整数 $m (1 \leq m \leq n)$, 按公式

$$r_c = \frac{1}{m} \sum_{i=0}^{m-1} \ln(y_{i+1}/y_i) / \Delta t_i \quad (2)$$

计算 r 的初步估计值。其中 $\Delta t_i = t_{i+1} - t_i$ 。

2. 利用边值条件计算 K 值

$$\begin{cases} K e^{c_0} = \frac{y_0 - y_n}{y_n e^{-r t_n} - y_0 e^{-r t_0}} \\ K = y_0 (1 + K e^{c_0} \cdot e^{-r t_0}) \end{cases} \quad (3)$$

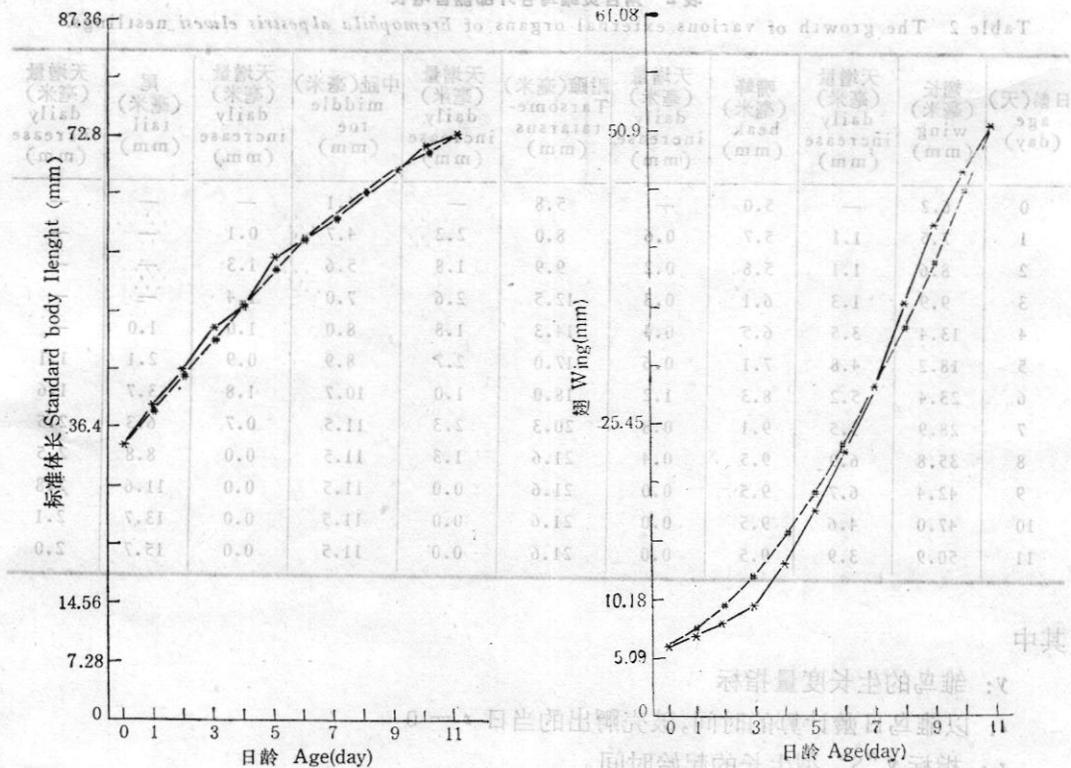


图3 角百灵雏鸟标准体长观测值与模拟值比较
Fig. 3 Comparison of observed and simulated standard body length data for the nestlings

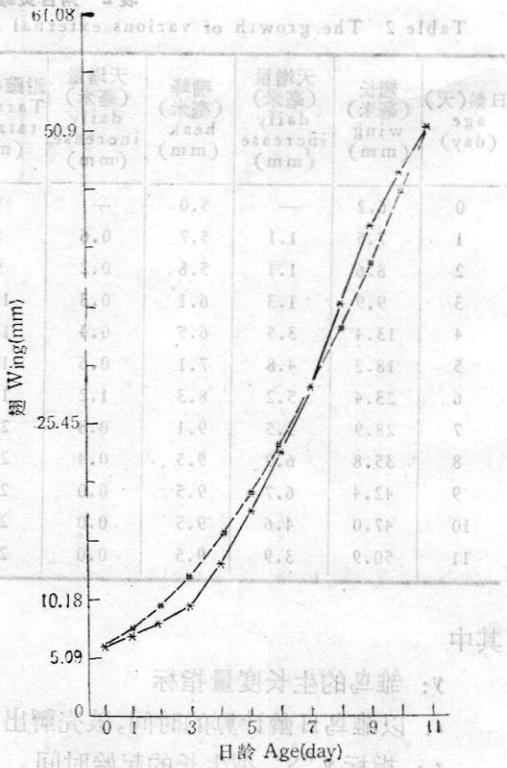


图4 角百灵雏鸟翅长观测值与模拟值比较
Fig. 4 Comparison of observed and simulated wing data for the nestlings

3. 对于每一个取定的非负整数 $i (0 \leq i \leq m)$, 将 y_i 连同 1)、2) 步骤中得到的 r_c 、 K 代入公式

$$r = \frac{r_c}{1 - \frac{y_i}{K}} \quad (4)$$

的右端, 计算 r 的修正值。

4. 将 r 的修正值代入 (3) 式, 计算 K 的修正值。

5. 将 r 的修正值、 K 的修正值及 Ke^{r_0} 的值代入

$$y = \frac{K}{1 + Ke^{r_0} \cdot e^{-rt}} \quad (5)$$

则对于取定的 m 、 $i (1 \leq m \leq n, 0 \leq i \leq m)$, 求得逻辑斯蒂方程边值问题 (1) 的解析解。

6. 用每一点 $t_j (0 \leq j \leq n)$ 上 (5) 式的模拟值 \hat{y}_j 与观测值 y_j 的平均偏差 (下称标准偏离误差)

$$SE(m, i) = \sqrt{\frac{\sum_{j=0}^n (\hat{y}_j - y_j)^2}{n+1}} \quad (6)$$

作为目标函数, 对所有的 $m, i: 1 \leq m \leq n, 0 \leq i \leq m$ 搜索使 $SE(m, i)$ 达到极小值的 m_0, i_0 , 将该 m_0, i_0 值代入(2)、(4)式, 并通过(3)、(5)式求得 r 的最优估计值和具有最小平均偏差的边值问题(1)的解析解(5).

二、角百灵雏鸟身体各部位生长数学模型

1. 体重: 角百灵雏鸟的体重在 0—9 天按部分逻辑斯蒂曲线生长, 在雏鸟出飞离巢的前一天(第 10 天)和当天(第 11 天), 体重连续下降(图 1), 故将体重生长过程分成 2 个阶段: 第 1 阶段为 0—9 天, 第 2 阶段为 9—11 天. 第 1 阶段体重生长用逻辑斯蒂方程边值问题(1)描述. 从表 1 和图 1 可以看出, 第 10 天和第 8 天、第 11 天和第 7 天体重近似相同, 因此假设第 9 天前后雏鸟体重的变化是对称的, 那么第 2 阶段的体重生长用一代数方程描述. 根据观测值, 经优化 r -方法计算, $r = 0.473, K = 30.73$. 若用体重的常用符号 ω 代替模型(1)中 y , 于是得到角百灵雏鸟体重生长动态方程

$$\begin{cases} \frac{d\omega}{dt} = 0.473 \omega \left(1 - \frac{\omega}{K}\right) \\ \omega|_{t=0} = 2.5 \\ \omega|_{t=9} = 26.5; \text{ 当 } 0 \leq t \leq 9 \text{ 时} \\ \omega(t) = \omega(18-t); \text{ 当 } 9 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases} \quad (7)$$

其解析解为

$$\omega(t) = \begin{cases} \frac{30.73}{1 + 11.29e^{-0.473t}}; & \text{当 } 0 \leq t \leq 9 \text{ 时} \\ \frac{30.73}{1 + 11.29e^{-0.473(18-t)}}; & \text{当 } 9 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases}$$

由图 1 可见, 按着采样点步长的尺度, 角百灵雏鸟在 0—9 天的体重增长没有达到稳定平衡值, 只是沿着逻辑斯蒂曲线的弯曲段生长, 并在距 K 值尚远的地方停止了生长. 角百灵成鸟的平均体重是 34.2 克, 雏鸟离巢后在幼鸟阶段体重继续增长.

2. 全体长:

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.185 L \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ L|_{t=0} = 34.6 \\ L|_{t=11} = 87.8 \end{cases} \quad (8)$$

解析解为

$$L = \frac{114.32}{1 + 2.30e^{-0.185t}} \quad (0 \leq t \leq 11)$$

3. 标准体长: 标准体长是全体长减去尾长的差. 其生长动态模型为

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.220 L \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ L|_{t=0} = 34.6 \\ L|_{t=11} = 72.8 \end{cases} \quad (9)$$

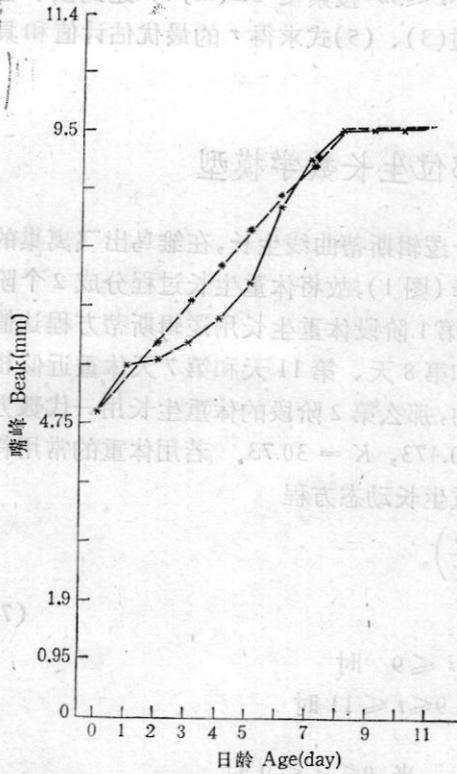


图5 角百灵雏鸟嘴峰观测值与模拟值比较
Fig. 5 Comparison of observed and simulated beak data for the nestlings

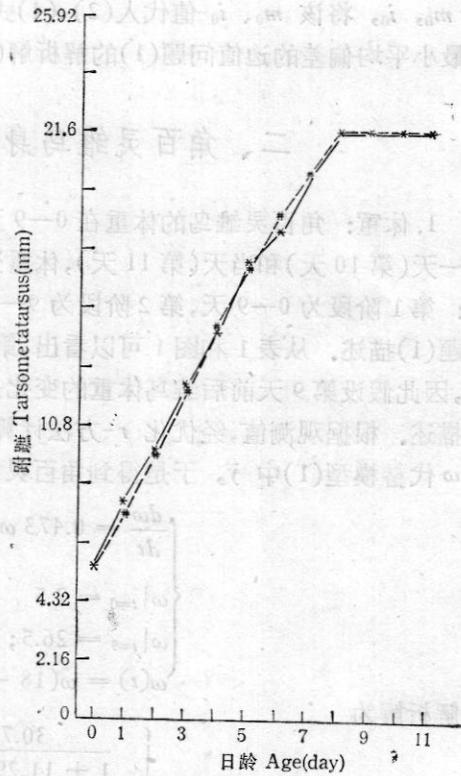


图6 角百灵雏鸟附跖观测值与模拟值比较
Fig. 6 Comparison of observed and simulated tarsometatarsus data for the nestlings

当 $0 \leq t \leq 11$ 时

解析解为

$$L = \frac{81.59}{1 + 1.36e^{-0.220t}} \quad (0 \leq t \leq 11)$$

4. 翅长:

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.267 L \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ L|_{t=0} = 6.2 \\ L|_{t=11} = 50.9 \end{cases} \quad (10)$$

当 $0 \leq t \leq 11$ 时

生长曲线为

$$L = \frac{85.40}{1 + 12.77e^{-0.267t}} \quad (0 \leq t \leq 11)$$

5. 嘴峰: 嘴峰的生长时间是0—8天,第8天以后嘴峰停止生长,为常数9.5毫米。

若以停止生长时的嘴峰值(9.5 毫米)作为逻辑斯蒂方程的 K 值, 那么嘴峰在 $K/2 = 4.75$ 毫米时, 即第 0 天生长速度最快. 事实上第 6 天的生长速度最快(表 2), 故不能以停止生长时的嘴峰值作为 K 值, 用一条逻辑斯蒂曲线描述嘴峰在雏期的生长过程. 为避免 K 值的估计, 0—8 天的生长过程用边值问题(1)描述, 其生长模型为

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.180 L \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ L|_{t=0} = 5.0 \\ L|_{t=8} = 9.5; \text{ 当 } 0 \leq t \leq 8 \text{ 时} \\ L(t) = 9.5; \text{ 当 } 8 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases} \quad (11)$$

模拟曲线为

$$L(t) = \begin{cases} \frac{13.20}{1 + 1.64 e^{-0.180t}}; \text{ 当 } 0 \leq t \leq 8 \text{ 时} \\ 9.5; \text{ 当 } 8 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases}$$

6. 跗蹠: 跗蹠的生长时间也是 0—8 天, 类似于对嘴峰生长过程的处理, 其生长动态模型为

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.377 L \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ L|_{t=0} = 5.8 \\ L|_{t=8} = 21.6; \text{ 当 } 0 \leq t \leq 8 \text{ 时} \\ L(t) = 21.6; \text{ 当 } 8 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases} \quad (12)$$

模拟生长曲线为

$$L(t) = \begin{cases} \frac{25.11}{1 + 3.33 e^{-0.377t}}; \text{ 当 } 0 \leq t \leq 8 \text{ 时} \\ 21.6; \text{ 当 } 8 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases}$$

7. 中趾: 中趾生长于 0—7 天, 类似于对嘴峰生长过程的处理, 0—7 天的生长过程采用边值问题(1)构造模型, 第 7 天以后中趾长保持为常数. 其生长模型为

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.214 L \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ L|_{t=0} = 4.1 \\ L|_{t=7} = 11.5; \text{ 当 } 0 \leq t \leq 7 \text{ 时} \\ L(t) = 11.5; \text{ 当 } 7 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases} \quad (13)$$

模拟曲线为

$$L(t) = \begin{cases} \frac{23.97}{1 + 4.85 e^{-0.214t}}; \text{ 当 } 0 \leq t \leq 7 \text{ 时} \\ 11.5; \text{ 当 } 7 \leq t \leq 11 \text{ 时} \end{cases}$$

8. 尾: 雏鸟的尾在第 4 天长出, 为了简化计算, 将时间轴平移, 以第 4 天作为相对时间轴的原点, 令 $\hat{t} = t - 4$. 在相对时间轴上, 尾生长的动态模型为

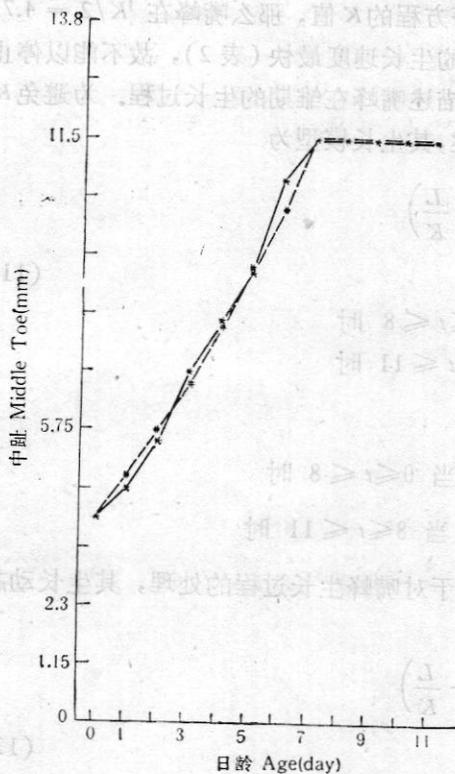


图7 角百灵雏鸟中趾观测值与模拟值比较

Fig. 7 Comparison of observed and simulated middle toe data for the nestlings

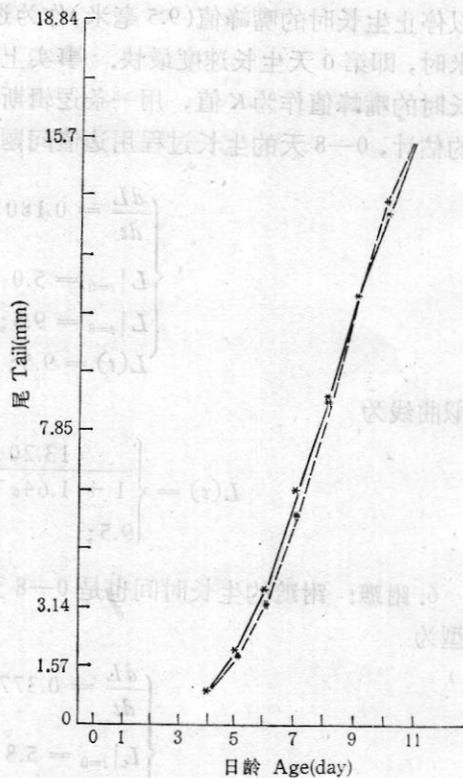


图8 角百灵雏鸟尾长观测值与模拟值比较

Fig. 8 Comparison of observed and simulated tail data for the nestlings

$$\begin{cases} \frac{dL}{d\tilde{z}} = 0.691 L \left(1 - \frac{L}{K}\right) \\ L|_{\tilde{z}=0} = 1.0 \\ L|_{\tilde{z}=7} = 15.7; \text{ 当 } 0 \leq \tilde{z} \leq 7 \text{ 时} \\ L(\tilde{z}) = 0; \text{ 当 } -4 \leq \tilde{z} < 0 \text{ 时} \end{cases} \quad (14)$$

其模拟曲线为

$$L(\tilde{z}) = \begin{cases} \frac{17.78}{1 + 16.78 e^{0.691\tilde{z}}}; \text{ 当 } 0 \leq \tilde{z} \leq 7 \text{ 时} \\ 0; \text{ 当 } -4 \leq \tilde{z} < 0 \text{ 时} \end{cases}$$

按原来的时间计算, 仍用 $L(t)$ 表示

$$L(t) = \begin{cases} \frac{17.78}{1 + 16.78 e^{-0.691(t-4)}}; \text{ 当 } 4 \leq t \leq 11 \text{ 时} \\ 0; \text{ 当 } 0 \leq t < 4 \text{ 时} \end{cases}$$

以上各生长模型的模拟值及标准偏离误差 SE 列于表3和表4, 模拟曲线和观测曲线同时绘于图1—8。由 SE 值(表3,4)及图1—8可见, 除嘴峰数据不规则, 模拟结果偏差稍大外, 其余各生长模型的动态曲线十分接近观测曲线。

表3 角百灵雏鸟体重和体长增长模拟值
Table 3 The simulation of growth of body weight and body length of *Eremophila alpestris elwesi* nestlings.

日龄(天) age (day)	体重(克) body weight (g)	全体长(毫米) total body length (mm)	标准体长(毫米) standard body length (mm)
0	2.50	34.60	34.60
1	3.82	39.21	39.04
2	5.71	44.10	43.52
3	8.24	49.20	47.94
4	11.38	54.42	52.19
5	14.92	59.70	56.19
6	18.51	64.93	59.87
7	21.78	70.03	63.19
8	24.46	74.93	66.14
9	26.50	79.55	68.71
10	24.46	83.85	70.92
11	21.78	87.80	72.80
SE	0.694	0.652	0.738

表4 角百灵雏鸟各外部器官模拟值
Table 4 The simulation of growth of various external organs of *Eremophila alpestris elwesi* nestlings.

日龄(天) age (day)	翅长(毫米) wing (mm)	嘴峰(毫米) beak (mm)	跗蹠(毫米) tarsometatarsus (mm)	中趾(毫米) middle toe (mm)	尾(毫米) tail (mm)
0	6.20	5.00	5.80	4.10	0.00
1	7.92	5.57	7.65	4.88	0.00
2	10.06	6.15	9.79	5.76	0.00
3	12.68	6.75	12.11	6.75	0.00
4	15.84	7.34	14.47	7.83	1.00
5	19.58	7.91	16.69	9.00	1.89
6	23.89	8.47	18.66	10.23	3.41
7	28.74	9.00	20.30	11.50	5.72
8	34.03	9.50	21.60	11.50	8.65
9	39.61	9.50	21.60	11.50	11.63
10	45.30	9.50	21.60	11.50	14.06
11	50.90	9.50	21.60	11.50	15.70
SE	1.632	0.404	0.265	0.178	0.226

三、讨 论

角百灵雏鸟身体各部位的生长,以内禀增长率 r 的数值(即相对生长速度)大小排列,依次为尾(0.691),体重(0.473),跗蹠(0.377),翅(0.267),标准体长(0.220),中趾(0.214),全体长(0.185)和嘴峰(0.180)。体重生长较体长快,尾的生长时间较晚,但相对速度最快。根据生长模型(7)–(14),身体各部位最大绝对生长率 $\left(\frac{dW}{dt} \text{ 或 } \frac{dL}{dt}\right)$ 出现的时间早晚

(即生长的早晚),依次排列为标准体长(第1—2天),跗蹠(第3天),嘴峰和全体长(第4—5天),体重(第5天),中趾(第6—7天),尾(第7—8天)和翅(第9—10天)。雏鸟体长的生长较体重早。从外部器官的生长发育来看,跗蹠最早,且相对生长速度较高;嘴峰次之,但其相对生长速度最慢;中趾再次之,且生长较慢;尾的发育较晚,相对生长速度最快;翅的发育最晚,相对生长速度中等。

外部器官生长早晚的顺序,取决于每个器官行使本身功能的先后。雏鸟刚孵出时,活动很少,仅是用腿支持身体乞食,用嘴接受亲鸟的喂食,故跗蹠和嘴此时生长最快。随着体重的增加和活动量增大的需要,中趾迅速生长。而作为飞行器官的尾和翅,此时是用不着的,故其生长发育较晚。待嘴、跗蹠和中趾生长完备后,在出飞之前2—3天,尾和翅才迅速的生长起来,为雏鸟离巢出飞做好准备。

参 考 文 献

- 郑生武,1984,角百灵雏鸟生长的初步观察。高原生物学集刊(2)75—80。
 周立,1986a,高寒草甸鸟类群落能流计算机模拟模型及应用程序。高原生物学集刊(5)129—174。
 周立,1986b,用逻辑斯蒂方程边值问题构造生物学指标数量动态模型。高原生物学集刊(6)。
 夏武平、贾相刚,1965,麻雀雏鸟生长的研究。动物学报 16(2)121—136。
 Ricklefs, R. E., 1968, Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419—451.

Table 4 The simulation of growth of various external organs of *Alpinia tibetica*

(毫米)体长 (mm) tlar	(毫米)嘴中 culicr. tarsus (mm)	(毫米)嘴峰 culicr. tarsus (mm)	(毫米)中趾 (mm)	(毫米)尾长 (mm)	(天)龄日 (day) age
00.0	01.4	02.7	00.7	00.0	0
00.0	02.4	03.7	01.7	00.0	1
00.0	03.2	04.7	02.7	00.0	2
00.0	03.7	05.1	03.7	00.0	3
00.1	04.3	05.7	04.7	00.0	4
00.1	05.0	06.7	05.7	00.0	5
01.3	05.7	07.7	06.7	00.0	6
01.7	06.1	08.7	07.7	00.0	7
02.0	06.1	09.7	08.7	00.0	8
03.1	07.1	10.7	09.7	00.0	9
04.1	08.1	11.7	10.7	00.0	10
05.1	09.1	12.7	11.7	00.0	11
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	12
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	13
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	14
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	15
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	16
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	17
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	18
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	19
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	20
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	21
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	22
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	23
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	24
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	25
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	26
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	27
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	28
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	29
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	30
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	31
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	32
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	33
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	34
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	35
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	36
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	37
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	38
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	39
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	40
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	41
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	42
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	43
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	44
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	45
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	46
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	47
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	48
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	49
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	50
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	51
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	52
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	53
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	54
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	55
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	56
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	57
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	58
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	59
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	60
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	61
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	62
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	63
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	64
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	65
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	66
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	67
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	68
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	69
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	70
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	71
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	72
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	73
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	74
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	75
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	76
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	77
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	78
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	79
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	80
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	81
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	82
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	83
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	84
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	85
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	86
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	87
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	88
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	89
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	90
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	91
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	92
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	93
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	94
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	95
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	96
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	97
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	98
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	99
07.0	11.0	15.0	14.0	00.0	100

参 考 文 献

- 郑生武,1984,角百灵雏鸟生长的初步观察。高原生物学集刊(2)75—80。
 周立,1986a,高寒草甸鸟类群落能流计算机模拟模型及应用程序。高原生物学集刊(5)129—174。
 周立,1986b,用逻辑斯蒂方程边值问题构造生物学指标数量动态模型。高原生物学集刊(6)。
 夏武平、贾相刚,1965,麻雀雏鸟生长的研究。动物学报 16(2)121—136。
 Ricklefs, R. E., 1968, Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419—451.

STUDIES ON THE GROWTH OF NESTLINGS IN THE HORNED LARK (*EREMOPHILA ALPESTRIS* *ELWESI*)

I. MATHEMATICAL GROWTH MODELS FOR EACH BODY PART

Zhou Li

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

(8) Studies on the growth of nestlings are one of the most important tasks in bird biology. Recently, mathematical models are noticed, many studies on the growth of birds have been reported.

This paper provides mathematical growth models for each body part of nestlings in the horned lark (*Eremophila alpestris elwesi*). The data for the growth were obtained from the Haibei Alpine Meadow Ecology Research Station, Academia Sinica (Tab. 1—2).

Main curve parts in most of observed curves of growth for each body part (index): body weight, total body length, standard body length, wing, beak, tarsometatarsus, middle toe and the tail of the nestlings, almost change along winding portions of the Logistic curve in the limited period of time (the nestling period: 0—11 days). Because of the decreasing difficulty to estimate parameters, a model of growth of each index is constructed with the boundary problem of the Logistic equation (1):

$$\begin{cases} dy/dt = r \cdot y \cdot (1 - y/k) \\ y|_{t=t_0} = y_0 \\ y|_{t=t_n} = y_n \end{cases} \quad (1)$$

where

y = quantity of the index

r = the intrinsic growth rate

k = the saturation value of the index

t = time (day age)

t_0 = the initial time at which the index begins to grow along "s" curve

y_0 = the observed value of the index at t_0

t_n = the end time at which the index finishes growing along "s" curve

y_n = the observed value of the index at t_n

A parameter k or r is only estimated according to observed data, another is determined by the boundary conditions of the boundary problem (1). Estimating parameters are divided to r -method, k -method and the optimum r -method (Zhou Li, 1986). Here the optimum r -method is uniformly used to estimate parameter, r , calculative procedures of the optimum r -method estimating r according to observed data are described by formulae (2)—(6). Finally, equa-

tions (7)—(14) are respectively models of growth of each index.
Body weight (g.)

$$\begin{cases} \frac{dw}{dt} = 0.473 \cdot w \cdot (1 - w/30.73) \\ w|_{t=0} = 2.5 \\ w|_{t=9} = 26.5; & \text{if } 0 \leq t \leq 9 \\ w(t) = w(t-18); & \text{if } 9 \leq t \leq 11 \end{cases} \quad (7)$$

analytical solution

$$\begin{aligned} w(t) &= 30.73 / (1 + 11.29e^{-0.473t}); & \text{if } 0 \leq t \leq 9 \\ w(t) &= w(t-18); & \text{if } 9 \leq t \leq 11 \end{aligned}$$

Total body length (mm)

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.185 \cdot L \cdot (1 - L/114.32) \\ L|_{t=0} = 34.6 \\ L|_{t=11} = 87.8; \\ 0 \leq t \leq 11 \end{cases} \quad (8)$$

analytical solution

$$\begin{aligned} L &= 114.32 / (1 + 2.30e^{-0.185t}) \\ (0 \leq t \leq 11) \end{aligned}$$

Standard body length (mm)

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.220 \cdot L \cdot (1 - L/81.59) \\ L|_{t=0} = 34.6 \\ L|_{t=11} = 72.8 \end{cases} \quad (9)$$

analytical solution

$$L = 81.59 / (1 + 1.36e^{-0.220t})$$

Wing (mm)

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.267 \cdot L \cdot (1 - L/85.40) \\ L|_{t=0} = 6.2 \\ L|_{t=11} = 50.9 \end{cases} \quad (10)$$

analytical solution

$$L = 85.40 / (1 + 12.77e^{-0.267t})$$

Beak (mm)

$$\begin{cases} \frac{dL}{dt} = 0.180 \cdot L \cdot (1 - L/13.20) \\ L|_{t=0} = 5.0 \\ L|_{t=8} = 9.5; & \text{if } 0 \leq t \leq 8 \\ L(t) = 9.5; & \text{if } 8 \leq t \leq 11 \end{cases} \quad (11)$$

analytical solution

$$\begin{aligned} L(t) &= 13.2 / (1 + 1.64e^{-0.180t}); & \text{if } 0 \leq t \leq 8 \\ L(t) &= 9.5; & \text{if } 8 \leq t \leq 11 \end{aligned}$$

and equations (12)—(14) are omitted here.

Simulated results conform well to the observed data (Tab. 1—4, Fig. 1—8).