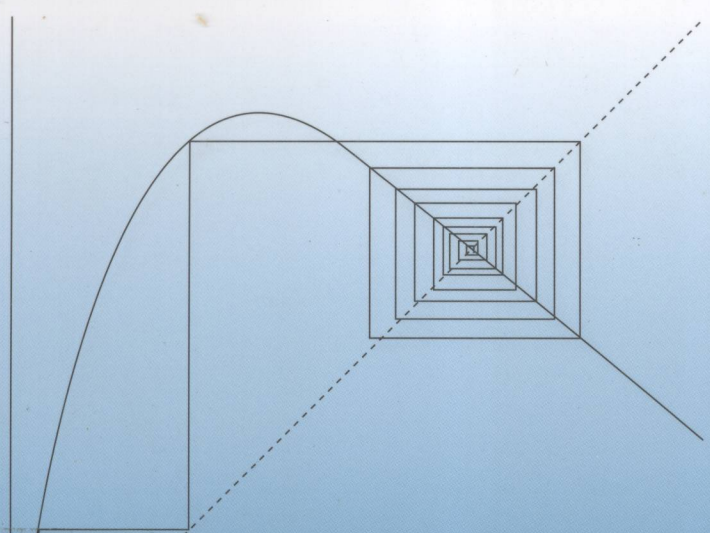


Theoretical Ecology
Principles and Applications (Third Edition)

理论生态学
——原理及应用（第三版）

[英] Robert May Angela McLean 主编
陶毅 王百桦 译


$$N_{t+1} = r(1 - N_t)$$



高等教育出版社
Higher Education Press

生态学名著译丛

Theoretical Ecology
Principles and Applications
(Third Edition)

理论生态学
——原理及应用
(第三版)

Lilun Shengtaixue——Yuanli ji Yingyong

[英] Robert May Angela McLean 主编
陶 毅 王百桦 译



高等教育出版社·北京
HIGHER EDUCATION PRESS BEIJING

图字：01-2009-0285 号

Copyright © R. M. May and A. R McLean 2007

First published in 2007 by Oxford University Press

图书在版编目 (CIP) 数据

理论生态学：原理及应用：第 3 版/ (英) 梅 (May, R.),
(英) 麦克莱恩 (McLean, A.) 主编；陶毅，王百桦译.
北京：高等教育出版社，2010.1

书名原文：Theoretical Ecology: Principles and
Applications

ISBN 978 - 7 - 04 - 027883 - 5

I . 理… II . ①梅…②麦…③陶…④王… III . 生态学
IV . Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 183331 号

策划编辑 李冰祥
责任绘图 吴文信
责任印制 陈伟光

责任编辑 张晓晶
版式设计 王莹

封面设计 张楠
责任校对 姜国萍

出版发行	高等教育出版社	购书热线	010-58581118
社 址	北京市西城区德外大街 4 号	免费咨询	400-810-0598
邮政编码	100120	网 址	http://www.hep.edu.cn
总 机	010-58581000		http://www.hep.com.cn
		网上订购	http://www.landaco.com
经 销	蓝色畅想图书发行有限公司		http://www.landaco.com.cn
印 刷	涿州市星河印刷有限公司	畅想教育	http://www.widedu.com
开 本	787 × 1092 1/16	版 次	2010 年 1 月第 1 版
印 张	21.75	印 次	2010 年 1 月第 1 次印刷
字 数	410 000	定 价	46.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 27883-00

郑 重 声 明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

传 真：(010) 82086060

E-mail：dd@hep.com.cn

通信地址：北京市西城区德外大街4号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100120

购书请拨打电话：(010)58581118

内 容 简 介

本书综合了近 30 年来理论生态学领域的重大进步及其在实际问题中的应用。前半部分主要介绍基本生态学原理,例如合作行为的进化机制,单一物种种群动力学及集合种群空间动力学,捕食者-猎物系统,植物种群动力学,种间竞争及物种的共存,生态群落的多样性和稳定性,以及群落模式等。后半部分将理论和实际联系在一起,先后介绍了种群动力学在传染病学、农业生产、捕捞业、物种保护以及应对全球气候变化中的应用。

本书突出了数学、物理学方法在生态学领域的应用,向读者呈现了这一学科中最为基本的问题及其研究方法、研究现状和研究动向。

本书可供具有一定生态学基础的研究生、博士生以及从事相关研究的人员使用。

致 谢

我们在绪论部分介绍了编写本书的目的和内容。在此，我谨代表我自己和其他作者，向给予我们无私帮助的人们表示深深的感谢。

特别感谢其他 21 位作者所作的贡献。他们不辞辛苦，在很短的时间内完成了编写工作。此外，我们还要特别感谢基金会以及向我们提供无私帮助的各位同事。限于篇幅，我们无法一一列出名单。

在此，特别感谢牛津大学默顿学院和动物系，特别是 Dame Jessica Rawson 主席和 Paul Harvey 教授。在他们的协助下，我们组织了为期两天的会议来讨论编写材料，交换观点。这对本书的形成起到了至关重要的作用。

除此以外，我们还要感谢牛津大学出版社的各位同事，特别是责任编辑 Ian Sherman、制作编辑 Christine Rode 以及文稿编辑 Nik Prowse。还有 R. M. M. 先生的助理 Chris Bond，她出色地完成了各项工作。

遗憾的是，在牛津会议结束的一周后，本书的作者之一 Geoff Kirkwood 先生意外地去世了。我们谨记他所作的贡献，相信大家能在书中看到他的身影。我们永远怀念他。

A. R. McLean 和 R. M. May

2006 年 9 月 22 日

参编者名单

- John R. Beddington**, Division of Biology, Faculty of Natural Sciences, RSM Building, Imperial College London, SW7 2BP, UK. E-mail: j. beddington@imperial. ac. uk
- Michael B. Bonsall**, Department of Zoology, Tinbergen Building, University of Oxford, Oxford OX1 3PS, UK. E-mail: michael. bonsall@zoo. ox. ac. uk
- Gordon Conway**, Centre for Environmental Policy, 4th Floor, RSM Building, Imperial College, South Kensington, London SW7 2AZ, UK. E-mail: g. conway@imperial. ac. uk
- Tim Coulson**, NERC Centre for Population Biology and Division of Biology, Imperial College London, Silwood Park Campus, Ascot, Berkshire SL5 7PY, UK. E-mail: t. coulson@imperial. ac. uk
- Michael J. Crawley**, Department of Biological Sciences, Imperial College London, Silwood Park, Ascot, Berkshire SL5 7PY, UK. E-mail: m. crawley@imperial. ac. uk
- Andy Dobson**, Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA. E-mail: dobber@princeton. edu
- H. Charles J. Godfray**, Department of Zoology, Tinbergen Building, University of Oxford, Oxford OX1 3PS, UK. E-mail: charles. godfray@zoo. ox. ac. uk
- Bryan Grenfell**, Biology Department, 208 Mueller Laboratory, Pennsylvania State University, University Park, PA 16802, USA. E-mail: grenfell@psu. edu
- Michael P. Hassell**, Department of Biological Sciences, Imperial College London, Silwood Park, Ascot, Berkshire SL5 7PY, UK. E-mail: m. hassell@ic. ac. uk
- Anthony R. Ives**, Department of Zoology, University of Wisconsin, Madison, WI 53706, USA. E-mail: arives@wisc. edu

Matthew Keeling, Department of Biological Sciences and Mathematics Institute, University of Warwick, Gibbet Hill Road, Coventry CV4 7AL, UK. E-mail: m.j.keeling@warwick.ac.uk

Jeremy T. Kerr, Canadian Facility for Ecoinformatics Research (CFER), Department of Biology, University of Ottawa, Box 450, Station A, Ottawa, ON, K1N 6N5, Canada. E-mail: jkerr@uottawa.ca

Heather Kharouba, Canadian Facility for Ecoinformatics Research (CFER), Department of Biology, University of Ottawa, Box 450, Station A, Ottawa, ON, K1N 6N5, Canada, E-mail: hkar075@uottawa.ca

Geoffrey P. Kirkwood, Division of Biology, Faculty of Natural Sciences, RSM Building, Imperial College London, SW7 2BP, UK

Robert M. May, Department of Zoology, Tinbergen Building, University of Oxford, Oxford OX1 3PS, UK. E-mail: robert.may@zoo.ox.ac.uk

Angela R. McLean, Department of Zoology, Tinbergen Building, University of Oxford, Oxford OX1 3PS, UK. E-mail: angela.mclean@zoo.ox.ac.uk

Sean Nee, Institute of Evolutionary Biology, School of Biological Sciences, University of Edinburgh, West Mains Road, Edinburgh EH9 3JT, UK. E-mail: sean.nee@ed.ac.uk

Martin A. Nowak, The Program for Evolutionary Dynamics, Faculty of Arts and Science, One Brattle Square, Harvard University, Cambridge, MA 02138, USA. E-mail: nowak@fas.harvard.edu

Karl Sigmund, Faculty for Mathematics, University of Vienna, Nordbergstrasse 15, A-1090 Vienna, Austria. E-mail: karl.sigmund@univie.ac.at

George Sugihara, Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego, 9500 Gilman Drive, La Jolla, CA 92093 0202, USA. E-mail: gsugihara@ucsd.edu

David Tilman, Department of Ecology, Evolution and Behavior, University of Minnesota, St. Paul, MN 55108, USA. E-mail: tilman@umn.edu

Will R. Turner, Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International, 1919M St. NW Suite 600, Washington, DC 20036, USA.
E-mail: w.turner@conservation.org

David S. Wilcove, Ecology and Evolutionary Biology and Princeton Environmental Institute and Woodrow Wilson School of Public and International Affairs, Princeton University, Princeton, NJ 08544, USA.
E-mail: dwilcove@princeton.edu

目 录

致谢

参编者名单

1. 绪论	1
Angela R. McLean 和 Robert M. May	
2. 合作的进化：合作的五种机制	8
Martin A. Nowak 和 Karl Sigmund	
3. 单一物种种群动力学 (single-species dynamics)	23
Tim Coulson 和 H. Charles J. Godfray	
4. 集合种群空间动力学	45
Sean Nee	
5. 捕食者-猎物间相互作用	59
Michael B. Bonsall 和 Michael P. Hassell	
6. 植物种群动力学	76
Michael J. Crawley	
7. 种间竞争和物种的共存	101
David Tilman	
8. 群落多样性和稳定性	116
Anthony R. Ives	
9. 群落的模式	130
Robert M. May, Michael J. Crawley 和 George Sugihara	
10. 传染病动力学	154
Bryan Grenfell 和 Matthew Keeling	

11. 捕捞业 (fisheries)	173
John R. Beddington 和 Geoffrey P. Kirkwood	
12. 双重绿色革命：生态学和粮食生产	186
Gordon Conway	
13. 保护生物学：未解决的问题及其对政策的影响	203
Andy Dobson, Will R. Turner 和 David S. Wilcove	
14. 气候变化和保护生物学	224
Jeremy T. Kerr 和 Heather M. Kharouba	
15. 尚未解决的问题及其重要性	242
Robert M. May	
参考文献	255
索引	314
译后记	332

Contents

Acknowledgements

Contributors

1. Introduction	1
<i>Angela R. McLean 和 Robert M. May</i>	
2. How population cohere; five rules for cooperation	8
<i>Martin A. Nowak 和 Karl Sigmund</i>	
3. Single-species dynamics	23
<i>Tim Coulson 和 H. Charles J. Godfray</i>	
4. Metapopulations and their spatial dynamics	45
<i>Sean Nee</i>	
5. Predator-prey interactions	59
<i>Michael B. Bonsall 和 Michael P. Hassell</i>	
6. Plant population dynamics	76
<i>Michael J. Crawley</i>	
7. Interspecific competition and multispecies coexistence	101
<i>David Tilman</i>	
8. Diversity and stability in ecological communities	116
<i>Anthony R. Ives</i>	
9. Communities; patterns	130
<i>Robert M. May, Michael J. Crawley 和 George Sugihara</i>	
10. Dynamics of infectious disease	154
<i>Bryan Grenfell 和 Matthew Keeling</i>	

11. Fisheries	173
<i>John R. Beddington 和 Geoffrey P. Kirkwood</i>	
12. A doubly Green Revolution: ecology and food production	186
<i>Gordon Conway</i>	
13. Conservation biology: unsolved problems and their policy implications	203
<i>Andy Dobson, Will R. Turner 和 David S. Wilcove</i>	
14. Climate change and conservation biology	224
<i>Jeremy T. Kerr 和 Heather M. Kharouba</i>	
15. Unanswered questions and why they matter	242
<i>Robert M. May</i>	
References	255
Index	314
translator's postscript	332

绪 论

Angela R. McLean 和 Robert M. May

绪论部分主要介绍本书的结构及写作目的。此外，我们还要简单地介绍一下种群、群落的相关内容以及它们在重要问题上的应用，以便读者更好地理解生态系统动力学的发展历程。

生态学 (ecology, history of development) 是一门年轻的学科。“生态学”一词产生于 100 多年前。作为最古老的研究机构，英国生态学协会的历史还不足一个世纪。1789 年，Gilbert White 发表了第一本生态学专著《塞尔彭自然史》(*The Natural History of Selborne*, Gilbert White)。在书中，他前瞻性地意识到，群落由有机体组成，而动植物只是其中的一部分，它们与周围环境、其他有机体及人类时刻进行着相互作用，并不是孤立的个体。尽管目前已经绝版，但该书凭借 200 多个版本及译本，早已成为发行量排行第四的英文书籍（按照独立版本计算）。通过以下节选，我们可体会到作者细致的观察、对基本问题的思考以及两者的融合。

雨燕 (swift) 是一种有趣的鸟类，具有很多奇特的性质。其中，最令我感到惊奇的是，它们的数量一直保持不变。长期观察使我对这点深信不疑。相比之下，燕子 (swallow, martin) 数量众多，分布广泛，很难计算它们的数量。雨燕则有所不同，它们往往将巢筑在教堂中，并经常在教堂附近出现，因此便于计算。我总能观察到 8 对雨燕，其中一半将巢筑在教堂中，另一半则选择低矮破烂的房屋。假设这 8 对雨燕每年哺育 8 对后代，如果按照这一规律一直增长下去，会出现什么后果？在第二年春天，哪几对会重新回到去年的巢穴？又是什么因素决定了这一切？

这段话的重要性在于它给出了两个世纪前塞尔彭地区雨燕种群的数量。在过去的几十年间，有关种群的记录非常少见，而这是一个小小的例外。更为重要的是，它明确指出了种群生物学的核心问题：是什么在调节种群？有趣的是，塞尔彭地区现有 12 对雨燕。从生态学的角度来看，这和 8 对的区别不大。然而，它们所处的环境已经发生了巨大的变化。例如，为了隔离松鼠，人们改造了教堂塔楼的入口处；那些低矮破烂的房屋或者得到了修缮，

或者已经消失了 (Lawton 和 May, 1983)。粗略地说, 塞尔彭雨燕种群的相关数据几乎是生态学历史上持续时间最长的时间序列数据。然而, 从严格的意义上讲, 即使到目前为止, 研究人员还无法确认调节雨燕种群大小的因素。

从 Gilbert White 开始到 20 世纪的上半叶, 人们提出了不同的数学模型来解释种群的动力学性质。值得注意的是, Ross 在研究疟疾的传播时首次引入了基本繁殖率 (basic reproductive number) R_0 ; Lotka 和 Volterra 则指出捕食者-猎物系统具有内在的振荡特性。尽管如此, 20 世纪 60 年代的生态学看起来仍像是一门以观察和描述为主的学科。下面两本书就验证了这个观点: Andrewartha 和 Birch (Andrewartha, H. G. and Birch, L. C.) (1954) 的书写得相当不错, 但从数学上来看存在表达不清的缺陷, 以至于所有内容都像是同一个数学模型; 尽管 Odum (Odum, E. P.) (1953) 第一次提出了“系统生态” (systems ecology) 的观点, 并对生态系统的能量流动模式给予了足够重视, 但他所强调的还是描述性语言, 并非概念。

到 20 世纪 60 年代, 进化生物学和生态学涌现出新的思潮。就进化生物学而言, 大多数灵感都来源于 Bill Hamilton 所做的概念性进步 (Bill Hamilton's conceptual advances)。在生态学领域, Evelyn Hutchinson (1965) 和他的学生 Robert MacArthur (MacArthur, R. H.) (1972; 参见 McArthur 和 Wilson, 1967) 采用更为清晰的解析方法重新构造了老问题。换句话说, 他们用理论物理的术语重新定义了生态学名词。共存物种的最大相似程度有多少? 什么因素决定了岛屿上各个种群的大小, 而岛屿本身的面积和隔绝程度又会带来什么影响? 研究人员再次回到了 Gilbert White 关于种群大小的问题, 并在 20 世纪 50 年代就影响种群波动的因素展开了广泛的争论。严格来说, 种群动态是受密度制约还是受环境影响? 这些讨论进而演变成更精确的动力学问题, 即为什么有些种群的大小能保持相对稳定, 有些表现出周期性, 而另一些则具有较大的波动性? 什么因素决定了特定群落中不同种群的相对大小? 食物网的复杂程度和群落对人为或自然扰动的抵抗力之间存在什么联系?

和早期工作相比, 当时的研究方法更强调概念和理论。在我们看来, 其意义远远大于那些描述性材料。通过寻找描述性材料的一般性规律, 我们不仅能提出与内在机制相关的问题, 还能将关注的重点从结果转移到原因。为了便于思考, 研究人员引入了数学。显然, 就解答复杂情况下的“为什么”或“如果这样, 会造成什么后果”等问题而言, 判断各因素的重要程度以及相应的验证工作具有重要的帮助作用。这一点可通过数学模型实现。它能使假设变得更加清楚、更加明确, 帮助我们探寻复杂表面下的简单规律。截至 20 世纪 70 年代, 随着人们对非线性系统理解的不断加深以及计算机功能和可操作性的不断完善, 已经出现了大量类似的工作。

值得注意的是，与此同时，确定性混沌现象得到了人们的普遍认可。我们发现，即使那些只受简单确定性规律制约的系统也会表现出类似随机噪声的动力学性质。这就意味着系统的动态性质对初始条件极为敏感，进而降低了长期预测的可行性。在应用方面，该发现产生了深远的影响，它终结了人们关于简单（变量数很少）有序（已知变化规律等各参数）系统具有可预测性的看法。甚至就按照 $x(t+1) = \lambda x(t) \exp[-x(t)]$ （其中参数 λ 为常数且取值已知）这一简单规律来变化的系统而言，如果参数 λ 的取值足够大，数十次迭代就可能使初始状态 $x(0)$ 的发展偏离预期值。有趣的是，人们总认为混沌在生态学方面的发展落后于其他学科。实际上，种群生态学模型正是促使混沌（chaos）成为 20 世纪 70 年代核心研究对象的主要推动力之一。这些模型用一阶差分方程来描述物种组成单一、时间不连续、世代不重叠的种群。除此以外，另一动力来源于气象学中的 Lorenz 对流假说。它采用三维偏微分方程，和前者相比略微复杂，但仍然属于比较简单的形式。

计算机技术的进步推动了生态学各领域的发展。从数值试验的设计、数据的采集和处理，到生态学动力系统模型的建立和求解，都获得了很大的发展。然而，这并不能解决所有问题。对许多复杂模型来说，计算机求解只能生成数值结果。相比之下，通过经典应用数学及理论物理分析方法而得的解析结果往往比数值结果更全面。在早期机械计算机时代，理论物理学家就通过结合数值结果和解析估计结果来解决问题。这就要求他们从直觉上理解（intuitive understanding）各计算步骤所用的假设条件及其对结果的影响。从目前来看，许多科学家都使用计算机来求解日益复杂的数学模型，但他们对数学所知甚少，甚至忽略了最基本的数学知识。我们并不否认其中的大部分工作都非常有趣，非常出色，但不能从本质上理解假设条件对所得结果的影响这一现象足以引起我们的重视（May, 2004）。通常情况下，人们对一个“自然发生”的现象的认识仅仅停留在“我不知道发生了什么，不过看上去好像还挺有意思的”的层面上。幸运的是，这样的例子在生态学中并不多见。在本书中，我们将尽可能多地介绍对数学模型的直观理解。

在过去的 30 年中，理论生态学逐渐发展成一门独立的学科。许多研究人员脱离了野外工作和实验，而与此同时，越来越多的研究人员却发现实验或野外工作的突破与相关数学模型的突破密不可分。从上世纪 70 年代开始，生态学经历了巨大的变化。除少数实验人员外，大多数研究者都在野外进行过艰苦的工作，并试图将他们的问题数学化（在这一过程中，经常要排除那些看似有关而实际无关的细节）。相比之下，另一些人则不加选择地接受了理论生态学。

通过比较当前的经典生态学教材和 20 世纪五六十年代的教材，就能清楚地看到上述变化的后果。总的来说，早期的教材很少涉及等式和方程，而现在的生态学家既注重观察结果、野外工作、实验，又重视用数学形式来表达理论结果。

相比之下, Begon、Townsend 和 Harper (1986) 合著的第 1 版《生态学: 个体、种群和群落》和早期 Andrewartha、Brich (1954) 或 Odum (1953) 等人的著作就表现出明显的差别。尽管有待探讨的领域还很多, 但在我看来, 这足以表明生态学已进入成熟阶段。

1.1 本书以及本书的前几版

《理论生态学》(第 1 版) 发行于 1976 年, 之后于 1981 年再次发行了第 2 版 (其中, 重新编写了 3 章, 增加了 2 章, 修改了其他章节; 第 1 版共 14 章, 由 11 位作者共同完成, 第 2 版共 16 章, 由 13 位作者共同编写, 其中 9 位来自上一版)。25 年之后, 该书的第 3 版正式问世, 其内容与前两版相差较大。全书共 15 章, 由 23 位作者共同完成, 其中只有 3 位参与了上一版的编写工作。

和前两版类似, 《理论生态学》(第 3 版) 既不是基础的大学教科书, 也不是前沿领域的论文专辑。本书主要面向高年级研究生、博士生、博士后以及从事相关工作或对此有兴趣的研究人员。可以说, 本书的第 1 版和第 2 版对当时生态学的过渡起到了一定作用。正如之前所谈到的那样, 当时的生态学尚未涉及数学, 而到目前为止, 理论方法 (有时是纯数学方法) 已经成为生态学中重要的组成部分。实际上, 尽管第 2 版已不再印刷, 但它仍然在 Amazon 等网上书店流通, 部分章节还被用作研究生的补充教材。

从另一方面来看, 在如何定义生态学以及怎样进行生态学教学的问题上, 本书与前两版的差别较大。经过 25 年的发展, 第 1 版和第 2 版的部分材料已经成为生态学基础教材的常规组成部分, 而另一些则被淘汰了。

编写本书的目的并不是概括各研究领域, 这一点早在前两版中就有所体现。本书的前半部分 (参见第 2~9 章) 将介绍制约种群及群落结构、功能、时空动态性质的基本原理。这几章长短不一, 涉及多个主题。和研究动物相比, 人们对植物种群动力学研究的进展关注较少, 因此我们鼓励这一领域作者进行详细讨论。我们承认, 书中并没有涉及某些重要而有趣的领域, 例如气象学和生态系统中的能量流动等方面。同样, 与“应用”相关的章节也只代表了实际工作的一小部分。简而言之, 在过去的 25 年中, 伴随着理论研究的进步和实践应用的发展, 野外研究和实验室研究都取得了巨大的进步。这就丰富了《理论生态学》一书的内容, 带来了更多的分支学科和专业领域。从这个意义上说, 本书不得不省略部分内容, 加大章节间跨度, 进而在内容的选择上面临着更大的困难。如果说人们在建造日本寺院 tori 时故意留下缺陷是为了避免触怒神灵, 那么我们可以把本书的不足之处归结于“避免过于完美”。毫无疑问, 这当然不是主要原因。实际上, 我们只是综合了各自的研究兴趣, 并未对所有内容进行深入探讨, 因此可能存在不少瑕疵。