

Q14  
1

# 理论生态学

〔美〕R. M. 梅等著

孙儒泳 陈昌笃 周纪纶 高沛之 周惠民 译  
周本湘 盛和林 林 鹏 郑臻良 胡舜士

科学出版社

1980

## 内 容 简 介

本书为生态学领域内较新的著作，具有理论指导意义。全书共14章，作者们对种群模型、生态对策和种群参数、节肢类捕食者-猎物系统、植物-食植者系统、竞争和生态位理论、生物地理学与自然保护、演替、社会生物学的中心问题、古生生物学、寄生系统以及人对有害生物的抵抗等都作了详细的论述。

本书可供生态学科研工作者、大专院校有关专业师生以及农林科技人员参考。

Robert M. May

## THEORETICAL ECOLOGY

### *Principles and Applications*

1976, Blackwell Scientific Publications, Oxford

## 理 论 生 态 学

[美] R. M. 梅 等 著

孙儒泳 陈昌笃 周纪伦 高沛之 周惠民 译  
周本湘 盛和林 林 鹏 郑臻良 胡舜士

\*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中 国 科 学 院 印 刷 厂 印 刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1980年11月第 一 版 开本：850×1168 1/32

1980年11月第一次印刷 印张：9 3/4

印数：0001—3,710 字数：259,000

统一书号：13031·1351

本社书号：1875·13-10

定价：1.80 元

# 目 录

|      |                          |     |
|------|--------------------------|-----|
| 第1章  | 绪言.....                  | 1   |
| 第2章  | 单种种群模型.....              | 4   |
| 第3章  | 生态对策和种群参数.....           | 26  |
| 第4章  | 两个相互作用种群的模型.....         | 49  |
| 第5章  | 节肢类捕食者-猎物系统 .....        | 71  |
| 第6章  | 植物-食植者系统 .....           | 95  |
| 第7章  | 竞争和生态位理论.....            | 116 |
| 第8章  | 多物种群落中的模式.....           | 144 |
| 第9章  | 岛屿生物地理学与自然保护计划.....      | 165 |
| 第10章 | 演替 .....                 | 188 |
| 第11章 | 社会生物学的中心问题 .....         | 205 |
| 第12章 | 古生物学加生态学即为古生生物学 .....    | 218 |
| 第13章 | 血吸虫病: 一个人类的宿主-寄生者系统..... | 238 |
| 第14章 | 人与害虫对战 .....             | 259 |
| 参考文献 | .....                    | 283 |

# 第 1 章 绪 言

从事数学模型的研究正在增长，它是探索动植物种群的某些主要动态特征的。有些模型以极其详细的方法描述特定的系统，另一些则以相当抽象的形式讨论一般性问题。所有这些，其共同目的在于协助建立广阔的理论体制，以使这个理论体制能够汇集野外和实验室观测到的大量难以理解的数据。

本书的目的在于综述和汇集某些理论的见解，以表明这些理论见解怎样阐明经验观测，怎样试测其实际含义。据此，本书是在简要而一般的教科书（其中有日益增多的优秀实例）和讨论理论生态学的高度专门的杂志和专题文献（为许多人难以掌握的）之间，占有有用的地位。本书是指导较高水平的大学肄业生、研究生和具有志趣于生态学的一般读者。

本书注意的焦点是：构成各种模型基础的生物学假设以及用以说明种群或整个群落动态的模型所产生的数学特征 (behaviour)。那就是说，其途径是描述性的，并着重于建立模型时生物学的导入和所产生的生物学判断。一般来说，涉及数学细节的，大都将一带而过；这是一本为修习过大学新生课程之后或具有 A 级微积分水平的读者的书籍。有些读者不喜欢依据权威的见解，或者他们希望有详细的数学推导，那可以寻找按脚注指引的更专门的文献。有些人可能满足于 St. T. Aquinas（关于证明上帝存在的专门细目）所提出的下述劝告：“可以被证明的真理也可以从信念而得知。证明是困难的，而只能通过学习而掌握；但是信念对青年人也是需要的，而对偏于实用的人们，没有空去学习基本原理，运用就足够了。”（引自 Russell, 1946, 第 46 页）。

从各章的标题可以看到本书开头的三分之二（第 2 至 10 章）讨论动植物的生态学，例如：单种群、成对的相关种群和有不同种

组成的整个群落的动态的理论和实验方面。本书后三分之一(第11至14章)致力于与理论生态学有明显交互作用的各种课题。虽然本书的首要目的在于评论和综合,然而本书仍包含了大量的新资料。

第2章概括了单种的动态特征,在其中种群的变化或者是不连续的(阶段性),或者是连续性的,具有时滞(time-delays)及与密度有关的调节机理(density dependent regulatory mechanisms);环境可能是恒定的,或者可能随时间而变动。因之表现出来的种群特征可能是一个稳定的平衡点(由于受单调的或振荡的阻尼干涉),或者稳定环,或者甚至于显然是随机波动(fluctuation),取决于系统中各种自然时间范围之间的关系。在第2章,这些概念狭义地应用于特定的实验室和野外的种群的动态轨迹,并且在第3章将其应用于更广泛地讨论生物的生态对策(大小、寿命、繁殖力、分布区和迁移的习性),这些是由于它们的总环境所形成的。

第4章对两个种之间的相互关系,如猎物-捕食者(preypredator)、竞争者或互助者(mutualists)的基本动态特征进行简短评述。这是作为下面三章的基础,而后三章是着眼于猎物-捕食者和竞争的一般相互关系的两个特例。第5章的数学模型是将野外和实验室的研究相结合,以说明节足动物系统的捕食成分。第6章说明植物-食植者(plant-herbivore)系统类似的情况。第7章讲竞争,它指出理论和实验观察怎样说明象生态位(niche)的意义,或共存竞争者之间相似性极限等这样的问题。

适用于前几章的那些种群动态的定量知识,对于多种类相互作用的复杂群落是难于实用的。这里是对群落组织更为广泛的模式的探索。第8章讨论这些模式:能量转换(国际生物学事业规划组织的工作已促进其大为发展)、群落中各个物种的相对多度,和在相似环境而地理上不同的群落,其群落结构上的趋同性。第9章是把上述一些概念更进一步发展,应用于岛屿生物地理学,并因而应用于动植物区系保护区的计划和管理方面。第10章介绍一些‘重改性’演替的情况(revisionist account of succession),即某些

生态系统,如果要保持其可能的多样性,就需要有时而不常(不太繁和不太稀有)的扰动(按第10章内容,是指火灾——译者注),促使系统回到演替原始状态,这是经过理论和观察所证实的。

最后四章讨论生态学主流的边缘学科。第11章简述社会生物学(sociobiology)的某些突出问题(近来命名的课题,谈及动物社会的结构和组织)。第12章讨论古生物学(palaeobiology),由于近代生态学的进展,使长期争论的问题,例如许多地质世纪结束时常有的大规模灭绝现象问题,也可以得到阐明。第13章探索人类宿主-寄生者系统的种群生物学,例如血吸虫病;而第14章结合生态学和经济学讨论病虫害控制的最适策略。

我期望论题的选择都具有代表性的实例,而其理论模型能成功地配合真实的观测资料。更有甚者,我希望这本书能引起一些兴奋,并且在较小的程度上对未解决的问题和进一步的研究方面有指导作用。

【林 鹏译, 何 景 孙儒泳校】

## 第2章 单种种群模型

R. M. May

### 2.1 前 言

建立动植物种群的数学模型的一个主要目的,是在于理解各种生物的和物理的相互作用如何影响各种生物的动态。此项工作中,我们感兴趣的相对地不是任何一个特定公式的代数细节,而是公式的构成问题:哪些因素决定种群的数量大小,哪些参数(parameters)决定种群对自然或人为干扰有所反应的时间;一个系统随着环境变化而变化呢,还是只显示出后者的平均值?因此,注意力集中于方程式中各个量的生物学意义,而非其数学细节;否则,将会有只见数学的树木,而不见真正的森林的危险。

在应用数学模型掌握一般原理时,从一个单种模型开始是有好处的。这类模型目的在于说明单种种群  $N(t)$  的行为,它是时间  $t$  的函数。

许多孤立 in 实验室实验的种群,如果能细心保持在一个受控制的环境下,可以逼真地为这种单个方程所模拟。

另一方面,在自然界中,真正的单一种的种群,即使是有,也是很少的。种群将与它们的食物供应者[在营养层次(trophic ladder)上更低]、利用这些资源的竞争者(在同一营养层次上)以及它们的捕食者(在营养层次上更高)发生相互作用。此外,种群还受到其物理环境中的各种因素的影响。即使如此,在单一种群的方程式中,把这些生物的和物理的相互作用看成是被动参数,并把它们概括为某种‘内禀增长率’(intrinsic growth rate)、“负荷”或容纳量(carrying capacity)等等是有益的。

第 2.2 节讨论的模型,其世代完全重叠、种群增长是连续的过程(一阶微分方程);而在 2.3 节论述的模型,其世代是不重叠的,而且增长是不连续的过程(一阶差分方程)。由此获得的一些新见解将在 2.4 节应用于野外和实验室的数据,并在 2.5 节扩大到包括‘时间-变化’的环境。第 2.6 节简要讨论有许多不同的但重叠的龄级 (age classes) 的更复杂的情况,2.7 节复述要点以总结全章。

## 2.2 连续增长(微分方程)

在世代之间有完全重叠(如人类种群)的情况下,种群以连续的方式变化。这种系统的动态研究于是牵涉到微分方程,这种方程把种群变化率 ( $dN/dt$ ) 与在任一时间的种群值  $N(t)$  联系起来。

### 2.2.1 与密度无关的增长 (density independent growth)

上述模型的最简单的情况是有一个恒定的每人增长率 (per capita growth rate) ( $r$ ),它是与种群密度无关的:

$$dN/dt = rN. \quad (2.1)$$

它有大家熟悉的解

$$N(t) = N(0)\exp(rt). \quad (2.2)$$

若  $r > 0$ , 就有无界指数式增长; 若  $r < 0$ , 则指数式下降。无论哪种情况, 这个‘复利’ (compound interest) 增长过程的特征时间尺度 (characteristic time scale) 都是  $1/r$ 。

### 2.2.2 与密度有关的增长(density dependent growth)

上述无界增长在自然状况下是找不到的。有一种能抓住有限环境主要特征的简单模型是逻辑斯谛方程 (logistic equation):

$$dN/dt = rN(1 - N/K). \quad (2.3)$$

这里每人有效增长率具有与密度有关的型式  $r(1 - N/K)$ : 若

$N < K$ , 为正值, 若  $N > K$ , 为负值; 从而在  $N^* = K$  时, 则达到一个完全稳定的平衡种群值。  $K$  可作为环境容纳量, 如决定于食物、空间、捕食者或其它;  $r$  是内禀增长率, 不受环境制约。

在这样的动态系统中, 定出一个‘特征返回时间’ (characteristic return time)  $T_R$  很有用处,  $T_R$  是用以估计受到一次干扰后种群恢复平衡的时间的一个数量级 (order-of-magnitude) (更正式的讨论见 May 等, 1974 和 Beddington 等, 1976a)。在方程 (2.3) 中, 这个特征时间尺度仍然是  $T_R = 1/r$ 。为了详细说明这一点, 我们导入新单位下的变数  $N' = N/K$  和  $t' = rt = t/T_R$ , 从而得到无参数方程

$$dN'/dt' = N'(1 - N'). \quad (2.3a)$$

这种新单位下的自变数, 常用于从与种群平衡的稳定性有关的诸因素中分辨出影响种群平衡数量的那些因素。显然, 在这个特例中, 种群平衡数量只取决于  $K$ , 而动态 (即对干扰的反应) 仅取决于  $r$ 。这个事实说明了  $r$  和  $K$  的选择的背景, 这将于下章详论。

应该着重指出的是, 不要过于拘泥于方程 (2.3) 的特殊形式。实际上它是一大批具有调节机理 (regulatory mechanism) 的种群方程式的代表, 生物学家称之为与密度有关的方程, 数学家称之为非线性方程。引自生态学文献的其它这类模型的目录列于 May (1975a, 第 80—81 页)。所有这些都与方程 (2.3) 一样, 有一个稳定平衡点 ( $N^* = K$ ), 当有任何干扰时, 就单调地逐渐偏离。证实方程 (2.3) 的一种方法是把它看做更一般的、与密度有关的模型的 Taylor 级数展开式中的第一项。

### 2.2.3 具时滞调节 (time-delayed regulation)

在方程 (2.3) 中, 用因子  $(1 - N/K)$  表示的与密度有关的调节机理是瞬时地作用着的。在大多数现实生活中, 这些调节效应大概会有某种内在时滞 (time lay)。它的特征数量可以记作  $T$ 。例如, 这种时滞可以从植被恢复时间, 或从其它环境效应求得, 或者从大约一个世代的时间 (即从高密度时生殖率下降到显出成年

成员减少时为止这段时间)来求得。计入这种时滞的一个粗略方法是把方程(2.3)改写为:

$$dN/dt = rN[1 - N(t - T)/K]. \quad (2.4)$$

这个延滞微分方程(delay-differential equation)首先由 Hutchinson (1948) 和 Wangersky 与 Cunningham (1957) 导入生态学,而近来有大量文献引用它(简要介绍见 May, 1957a, 95—98 页)。推导这方程的一种方法是把它看做一个单种种群全年龄结构(age-structure)的描述的一个粗略近似。在此情况下, $T$ 是表示世代时间。如前所述,该公式详细的形式不要从字面上去理解,而更现实的办法往往不是把调节项(regulatory term)看做仅仅取决于刚好在时间 $T$ 以前的种群数量,而是取决于过去整个种群的某种平滑平均值(smooth average)(关于更多的数学讨论,见 May, 1973a)。然而,方程(2.4)的一般性质是这类更广泛的模型的代表,并且我们将用这个精神加以讨论。

方程(2.4)的解的定性性质是根据工程师们所熟悉的方案得出来的。如果在反馈机理(feedback mechanism)中的时滞(即 $T$ ),用系统的自然反应时间(即 $T_R$ 或 $1/r$ )来衡量比较长的,则将出现超越(overshoot)和超补偿(overcompensate)。对于较低的时滞值,这个超补偿产生一种振荡(而不是单调地),并回到平衡点 $N^* = K$ 。当时滞变长(如 $T/T_R$ 或 $rT$ 超过某个数量单位)则将出现一个所谓霍普夫分歧(Hopf bifurcation),并且稳定点转变为稳定极限环。这些稳定环是明显的非线性现象,其中种群密度 $N(t)$ 在环内上下振荡,它的振幅和周期毫无例外地决定于方程式中各个参数。正如在稳定平衡点的情况下一样,当系统受到干扰时,它将有回到这个稳定环轨道的倾向。这种稳定的极限环的解是非线性系统的一种普遍特征,对此常规的数学教程(以线性系统为注意焦点)很少给予重视。

确切地说,若 $0 < rT < e^{-1}$ ,方程(2.4)就有一个单调的阻尼稳定点(damped stable point),而若 $e^{-1} < rT < \frac{1}{2}\pi$ ,则有一个振

荡阻尼稳定点。而当  $rT > \frac{1}{2}\pi$  时,种群表现出稳定的极限环,它的周期和振幅见表 2.1。这些数值的细目 ( $e^{-1}$  和  $\frac{1}{2}\pi$ ) 是方程 (2.4) 所特有的,但是解的特点(当  $T/T_R$  超过某一级数量时,稳定平衡点转变为稳定环)则是具有时滞调节机理的更为广泛的模型类所共同的。

表 2.1 方程 (2.4) 极限环解的性质

| $rT$        | $N(\text{最大})/N(\text{最小})$ | 环周期 $T$ |
|-------------|-----------------------------|---------|
| $\leq 1.57$ | 1.00                        | —       |
| 1.6         | 2.56                        | 4.03    |
| 1.7         | 5.76                        | 4.09    |
| 1.8         | 11.6                        | 4.18    |
| 1.9         | 22.2                        | 4.29    |
| 2.0         | 42.3                        | 4.40    |
| 2.1         | 84.1                        | 4.54    |
| 2.2         | 178                         | 4.71    |
| 2.3         | 408                         | 4.90    |
| 2.4         | 1040                        | 5.11    |
| 2.5         | 2930                        | 5.36    |

特别值得注意的是,只要形如方程(2.4)的方程式中出现稳定极限环,则它们的周期总是大约等于  $4T$ 。这个事实的定性解释如下:在这个环的第一位相 (first phase) 中,种群继续增长 ( $dN/dt > 0$ ),直到在时滞调节因子中原先的种群值达到潜在平衡值 (the potential equilibrium value)  $N(t - T) = K$  为止。就在这一点,种群增长停止 ( $dN/dt = 0$ ),并且种群从峰值 (peak value) 开始加快下降。因此,第一位相,即种群数量从  $K$  附近增加到环的最大值 (cycle maximum),所占的时间为  $T$ 。把类似的理由应用到环的后几个位相 (the subsequent phases) 就看到一个约等于  $4T$  的周期。由表 2.1 所列的确切的结果看到,甚至环的幅度(种群最大值/种群最小值)增加到超过  $n$  个数量级,这个近似的规律仍然是正确的。

总之,象(2.4)那样的方程,至少能构成一个单种种群最粗略的现实模型,其中与密度有关的调节效应(起因于食物供应的限制、拥挤或诸如此类因素)是有时滞的。由此引起的种群动态,可能是单调地向平衡点逐渐减幅,即阻尼振荡(damped oscillations),或者是保持稳定环的模式,这要视 $T$ 和 $T_R$ 之间比值而定。有大批种群数据可以用这种看法予以研究,这将于2.4节和第3章讨论。

## 2.3 不连续增长 (discrete growth) [差分方程 (difference equations)]

与2.2节相反的另一极端是许多种群实际上由单一世代构成,在相继的世代之间没有重叠,所以种群增长分步进行。许多温带节足动物种类就是例子,它们每年具有一个短生命(short-lived)的成年世代。周期性的蝉,它每隔7、13或17年出现一次成虫期是很好的例子。

在这种情况下,把在世代 $t+1$ 的种群 $N_{t+1}$ 与在世代 $t$ 的种群 $N_t$ 联系起来的差分方程,是适当的模型。与2.2节相反,时间现在是不连续的变数(discrete variable)。

### 2.3.1 与密度无关的增长

与方程(2.1)相比拟的差分方程是简单的线性方程式

$$N_{t+1} = \lambda N_t \quad (2.5)$$

这里, $\lambda$ [习俗上误称为‘有限增加率’(finite rate of increase)]是每个世代的乘法增长因子(the multiplicative growth factor);‘复利’增长率是 $r = \ln^* \lambda$ 。若 $\lambda > 1$ ( $r > 0$ ),方程(2.5)所表明的是无界指数增长,若 $\lambda < 1$ ( $r < 0$ ),则是指指数下降以至消失。

---

\* 我们在全书中应用常规做法,用 $\ln$ 表示自然对数(以 $e$ 为底), $\log$ 表示对数(以10为底)。

### 2.3.2 与密度有关的增长

更一般、更现实地说,与密度有关的增长有如下形式的关系式

$$N_{t+1} = F(N_t), \quad (2.6)$$

式中  $F(N)$  是  $N$  的某种非线性函数。已经提出了许多与逻辑斯谛方程 (2.3) 相比拟的不连续的类似方程, 连同其生物学的源处, May 和 Oster (1976) 对比编造了一个相当完备的目录。这些形式  $F(N)$  都有如下基本特征: 在低密度时种群有增长, 在高密度时种群有减少倾向, 并有一个参数(或  $n$  个参数)衡量这个非线性反应的严峻性。

表 2.2 列出  $F(N)$  的四种表示式。各栏备载可能平衡点的数值  $N^*$ ,

$$N^* = F(N^*), \quad (2.7)$$

以及特征返回时间 ( $T_R$ ),  $T_R$  说明当系统受到干扰后恢复平衡的快慢。

第一个表示式 A, 是多数数学家选用的, 因为它是最简单的非线性差分方程。这样简单的一个方程式竟然能概括下述许多希奇古怪的动态特征确是惊人的。但它从生物学上看有丑陋的一面, 即只要种群超过  $K(1+r)/r$ , 那么在下一个世代它就成为负数(即灭绝); 而其它三个形式都更具有使人感兴趣的性质, 即种群波动于上下界之间, 而这种稳定的性质是普遍的。式 B 在生物学文献中有广泛的由来和发展 (pedigree), 相当于用一个死亡因子  $[\exp(-aN)]$  修正简单方程 (2.5), 这个因子对于大  $N$  显得越发严峻。对于在高密度下为流行病(epidemics)所调节的种群来说, 这是一个可能有理的模型。列入式 C 是因为它是研究野外和实验室数据的基础, 将于 2.4.3 节(见图 2.5)讨论。式 D 的模型是适合于分析与密度有关的数据的经验方法, 这种经验方法就是以  $\log(N_t)$  与  $\log(N_t/N_{t+1})$  制图, 而  $b$  表示所得到的回归线的斜率。

不像方程 (2.3), 式 A—D 及其类似式子都不包含任何明显的时滞。然而, 有一种时滞含蓄于方程 (2.5) 的结构之中, 这就是一

个世代的时间步长 (time step), 即在世代  $t$  的密度有关的调节效应的表示式与显示于世代  $t + 1$  的统计数据上的结果之间的时滞。因此也跟前面一样, 我们可以得到指数式的阻尼 (exponential damping), 或者振荡阻尼 (oscillatory damping) 或者持续振荡, 这要视时滞 (现在是 ' $T$ ' = 1) 和自然反应时间 ( $T_R$ , 如表 2.2 所录的) 之间的比率而定。

表 2.2 方程 2.6 中的函数  $F(N)$  的特殊公式

| 代 号 | $F(N)$ 的形式*                                        | 公式 (2.7) 的<br>平衡点 ( $N^*$ ) | 特征返回时间<br>( $T_R$ )                    |
|-----|----------------------------------------------------|-----------------------------|----------------------------------------|
| A   | $N[1 + r(1 - N/K)]$                                | $K$                         | $1/r$                                  |
| B   | $N \exp[r - (1 - N/K)]$                            | $K$                         | $1/r$                                  |
| C   | $\lambda N(1 + aN)^{-\beta}$                       | $(\lambda^{1/\beta} - 1)/a$ | $[\beta(1 - \lambda^{-1/\beta})]^{-1}$ |
| D   | $\lambda N^{1-b}; (N > e)$<br>$\lambda N; (N < e)$ | $\lambda^{1/b}$             | $1/b$                                  |

\* 关于这许多形式的来源的目录见 May 和 Oster (1976)。

延滞微分方程 (delay-differential equation) 和常差分方程 (ordinary difference equation) 之间的类似性, May 等(1974)曾经详细论述过。这也说明了一般方程 (2.6) 的和表 2.2 的特例的特性, 即是当  $T_R > 1$  (在式 A 和 B 中  $1 > r > 0$ ) 时有一个单调的阻尼稳定点; 当  $1 > T_R > 0.5$  (在式 A 和 B 中  $2 > r > 1$ ) 时有一个振荡阻尼稳定点, 而当  $T_R < 0.5$  ( $r > 2$  在式 A 和 B 中) 时有一持续而有界的振荡。但是它还没有指出在这种振荡体系 ( $T_R < 0.5, r > 2$ ) 中新近揭示的动态特性之使人费解的丰富多样性。

### 2.3.3 稳定点, 稳定环, 潮杂 (chaos)

关于非线性差分方程的特性的这种景象, 数学和生物学的全面描述已为 May 和 Oster (1976, 又见 May, 1974a) 作出; 他们特别着重该现象的一般性质。下面作一简短总结, 以强调种群生物学的含义。为了确定起见, 我们引用表 2.2 (也见图 2.5) 的式 A 和式 B, 并且用式 B 中导出的数字说明。

只要非线性不太严重,差分方程的结构中的时滞,比起系统的自然反应时间来,总是比较短促的,并且有一个稳定平衡点,它在  $N^*$  [由方程 (2.7) 所决定]。

当这个平衡点(在式 A 和式 B 中  $N^* = K$ )变成不稳定时,如  $r > 2$ , 将发生什么情况呢? 当这个点变成不稳定时,它分歧为两个新的、局部稳定的周期为 2 的固定点,种群稳定地振荡于一个两点环之间。随着  $r$  增大,这两个点又变成不稳定,于是又分歧为 4 个局部稳定的周期为 4 的固定点。按这种方式继续一分为二,终将出现一个周期为  $2^n$  的稳定环的无限谱系,如图 2.1 所示。

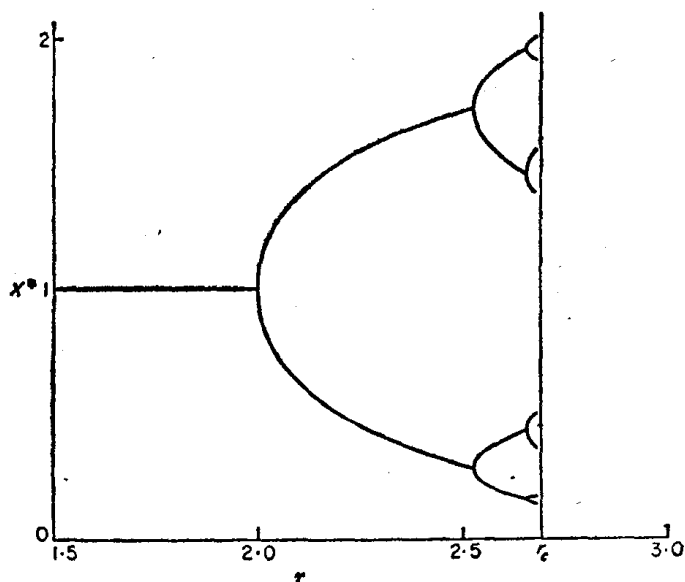


图 2.1 周期为 1、2、4、8…… $2^n$  (相应于周期  $2^n$  的稳定环) 的稳定固定点( $X^*$ )的谱系,它是当参数  $r$  增加,在表 2.2 的式 B 的情况下,从方程 (2.6) 产生的。每对点都是当前一个点变为不稳时,一分为二产生的。周期为  $2^n$  的稳定环的序列以参数值  $r_c$  为限。超过此限为潮杂区

具有周期  $2^n$  的稳定环的这个序列所对应的参数值收敛于一个极限,比方说是  $r_c$ , 超过  $r_c$ , 该系统进入一个往往被称做潮杂的体系 (chaotic regime) (Li 和 Yorke, 1975)。对这个区域里的

任何参数值，存在着无数不同的周期性轨迹，以及不可数的初始点，从此出发的种群轨道虽然有界，但不成环。特别是，Li 和 Yorke 已经证明对于一阶差分方程的一个意外的定理，就是说一旦存在有一个 3 点环(当式 A 中  $r > \sqrt{8} = 2.808$  和式 B 中  $r > 3.102$  时，它将会发生的)，则必存在任何整数周期环以及不可数个渐近的非周期性轨迹。

潮杂体系特征的另一描述方法是：虽然方程是完全确定性的(全部参数都是确切地确定的)，但很接近的初始条件，却可能在充分的时间之后，引出差异很大的种群轨迹。

图 2.2 目的在于说明表 2.2 式 B 中的  $r$  值，在不同数值时的动态行为的变化范围。表 2.3 概括了式 A 和式 B 二者的各种情形；而图 2.5 把式 C 的这些状况作为两个恰当的参数  $\lambda$  和  $\beta$  的函数关系来描写。式 D 的价值在于[由于函数的非解析性 (nonanalyticity)]从  $b < 2$  时有一个稳定点的情况直接转移到  $b > 2$  时的潮杂，却没有稳定环的中间状况。

当在潮杂体系下，这种确定性的模型的种群动态，最好是用概率论的语言来说明。对于表 2.2 的式 B 已经这样做了，可以看出，若  $r$  略大，轨迹几乎是周期性的，有一个近似的周期  $[\exp(r - 1)]/r$ ，如图 2.2 (May, 1975b) 的上方几条轨线所示。关于在潮杂体

表 2.3 表 2.2 式 A 或式 B 下差分方程 (2.6) 所描述的种群动态

| 动 态 行 为                | 增 长 率 $r$ 的 值       |                     |
|------------------------|---------------------|---------------------|
|                        | 式 A                 | 式 B                 |
| 稳定平衡点                  | $2.000 > r > 0$     | $2.000 > r > 0$     |
| 周期 $2^n$ 的稳定环          |                     |                     |
| 2 点环                   | $2.449 > r > 2.000$ | $2.526 > r > 2.000$ |
| 4 点环                   | $2.544 > r > 2.449$ | $2.656 > r > 2.526$ |
| 8 点环                   | $2.564 > r > 2.544$ | $2.685 > r > 2.656$ |
| 16, 32, 64 等           | $2.570 > r > 2.564$ | $2.692 > r > 2.685$ |
| 潮杂行为                   |                     |                     |
| [任意的周期或非周期的环, 视初始条件而定] | $r > 2.570$         | $r > 2.692$         |

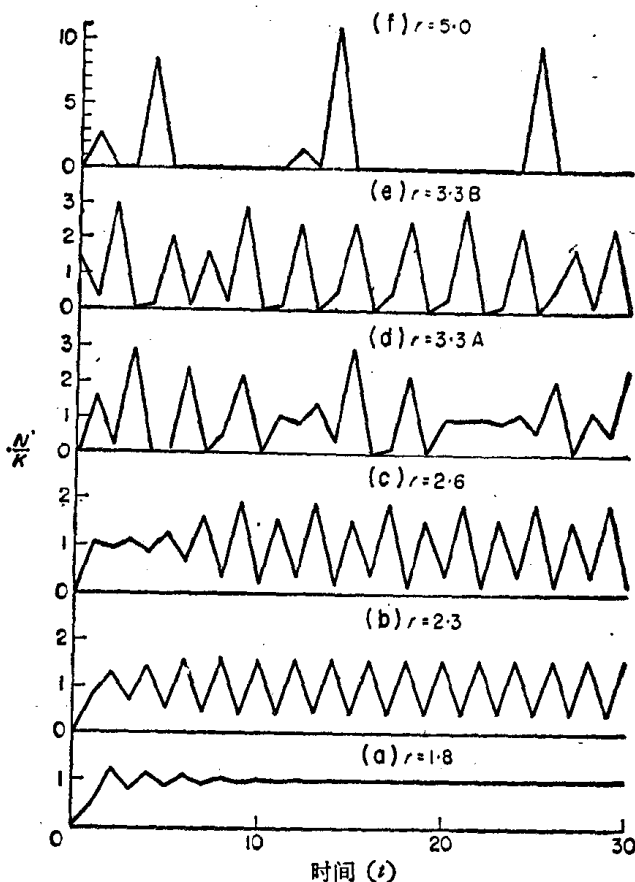


图 2.2 种群密度( $N_t/K$ )的动态行为图解。其中  $N_t/K$  当做时间  $t$  的函数, 相应于表 2.2 式 B 中的  $r$  的各个值, 从差分方程 (2.6) 解出。具体地说: (a)  $r = 1.8$ , 稳定平衡点; (b)  $r = 2.3$ , 稳定二点环; (c)  $r = 2.6$ , 稳定四点环; (d—f) 都属于潮杂体制, 其解的详细特性视初始种群值而定, 情况如下: (d)  $r = 3.3$  ( $N_0/K = 0.075$ ), (e)  $r = 3.3$  ( $N_0/K = 1.5$ ), (f)  $r = 5.0$  ( $N_0/K = 0.02$ )。

系下的种群动态, 寻求概率论描述的一般方法, 已经受到注视, 但是要使这成为分析种群数据的有用工具, 还得做许多工作。

除了它们的内在的数学意义外, 上述的结果引起许多难办的生物学问题。它表明简单的和完全确定性模型(其中所有的生物学参数都确切地掌握), 如果非线性十分严重的话, 可能导致与随机过程的样本函数无异的种群动态。这清楚说明, 潮杂的种群波动