

李艳秋◎著

# 非线性 种群动力学

吉林大學出版社


目次

1

11

# 非线性种群动力学

李艳秋◎著

 吉林大学出版社

· 长春 ·

图书在版编目 ( CIP ) 数据

非线性种群动力学 / 李艳秋著. — 长春: 吉林大学出版社, 2019.11

ISBN 978-7-5692-5943-8

I. ①非… II. ①李… III. ①非线性科学—研究—种群  
IV. ①N93②O1

中国版本图书馆CIP数据核字(2019)第439825号

书 名: 非线性种群动力学

FEIXIANXING ZHONGQUN DONGLIXUE

---

作 者: 李艳秋 著

策划编辑: 甄志忠

责任编辑: 卢 婵

责任校对: 张文涛

装帧设计: 雅硕图文

出版发行: 吉林大学出版社

社 址: 长春市人民大街4059号

邮政编码: 130021

发行电话: 0431-89580028/29/21

网 址: <http://www.jlup.com.cn>

电子邮箱: [jdcbs@jlu.edu.cn](mailto:jdcbs@jlu.edu.cn)

印 刷: 长春市华远印务有限公司

开 本: 880mm × 1230mm 1/32

印 张: 5.75

字 数: 170千字

版 次: 2019年11月 第1版

印 次: 2019年11月 第1次

书 号: ISBN 978-7-5692-5943-8

定 价: 41.50元

---

版权所有 翻印必究

# 前 言

数学模型是研究生命发展规律、发现和分析生命现状的工具.种群动力学是应用数学研究的一个重要分支,是数学模型与生态学的链接与发展.种群动力学模型是描述生物种群与环境、种群与种群之间相互关系的数学模型.在近十年的研究中,人们着重关注了具有扩散属性的模型,在线性扩散模型方面取得诸多研究结果.目前,科学家们意识到,非线性扩散影响更能科学地反映自然界中种群的扩散现象.

本书介绍了种群动力学的发展、种群动力学的历史;对非线性种群动力学及其研究方法做出了深刻的阐述;并利用 M-矩阵理论和谱论研究多个非线性种群动力学模型.

李艳秋

2019年3月

# 目 录

|                                   |    |
|-----------------------------------|----|
| <b>第 1 章 种群动力学</b> .....          | 1  |
| 1.1 单物种种群动力学 .....                | 1  |
| 1.2 多物种种群动力学 .....                | 30 |
| <b>第 2 章 非线性种群动力学研究方法</b> .....   | 44 |
| 2.1 非线性动力系统及稳定性方法 .....           | 44 |
| 2.2 综合分析方法 .....                  | 46 |
| 2.3 概率与统计方法 .....                 | 53 |
| 2.4 生命现象数量化方法 .....               | 65 |
| <b>第 3 章 基于图论的李雅普诺夫函数构造</b> ..... | 73 |
| 3.1 图论的定义和符号 .....                | 73 |
| 3.2 矩阵树定理与组合恒等式 .....             | 74 |
| 3.3 耦合网络系统 .....                  | 77 |
| 3.4 耦合系统李雅普诺夫函数的构造 .....          | 79 |
| 3.5 稳定性问题的应用 .....                | 82 |

---

|                                  |     |
|----------------------------------|-----|
| 第 4 章 模型建立与分析 .....              | 84  |
| 4.1 具有斑块扩散的种群模型 .....            | 84  |
| 4.2 Holling-Ⅱ型捕食者-食饵系统模型研究 ..... | 93  |
| 4.3 多种群扩散捕食者-食饵系统模型研究 .....      | 111 |
| 4.4 具函数形式多种群系统模型研究 .....         | 120 |
| 4.5 Holling-Ⅲ模型的 HOPF 分支研究 ..... | 127 |
| 4.6 Holling-Ⅳ模型的 HOPF 分支研究 ..... | 133 |
| 4.7 随机 Lotka-Volterra 模型研究 ..... | 142 |
| 4.8 多种群捕食者-食饵系统的正解稳定性 .....      | 150 |
| 参考文献 .....                       | 156 |

# 第1章 种群动力学

生态兴则文明兴,生态衰则文明衰.将生态文明建设作为中华民族永续发展的根本大计,是对实现人民美好生活的价值定位和整体布局<sup>[1]</sup>.

关于种群出生和死亡过程的模型建立有很长时间的历史了.本章首要目标是了解如何确定种群模型,研究种群的增长率和衰减率.这取决于建模出生和死亡的过程.本章将通过模型分析及了解种群动态,并讨论相关管理策略.

## 1.1 单物种种群动力学

### 1.1.1 介绍

种群动力学是应用数学研究的一个重要分支,是数学模型与生态学的链接与发展.种群动力学模型是描述种群与环境、种群与种群之间相互关系的数学模型.自然界中的许多现象,如种群与环境关系、种群与种群之间的相互竞争关系、捕食与被捕食关系、互惠合作关系等,都被建立成相应的数学模型,通过对模型的求解、推理、分析等达到描述、预测、调控物种发展的目的.

种群动力学的第一原理被广泛地视为 Thomas Robert Malthus 的指数规律,由 Malthus 增长模型所模拟.早期的人口研究占主导地位,如 19 世纪初, Benjamin Goperz 和 Pierre Franois Fherst 完善和调整了 Malthus 的人口模型;1959 年, F.J.Richards 提出了一个更通用的模型公式, Simon

Hopkins 进一步扩展了该模型; A.J. Lotka 和 V. Volterra 建立了捕食者-食饵模型即 Lotka-Volterra 模型; 国外学者 May, Holling, 国内数学家陈兰荪, 马知恩和井竹君等均发表了大量论著. 在过去的 30 年里, 人口动态已经被进化博弈论所补充, 进化博弈论是 John Maynard Smith 首先提出的. 在这些动力学下, 人口动态与数学生物学的另一个活跃研究领域数学流行病学重叠, 影响人口的传染病研究. 提出并分析了各种病毒传播模型, 为卫生政策决策提供了重要的依据.

### 1.1.2 人口增长模型

对人口增长过程的理解可以追溯到中世纪或更早些时候. 人口变化是人们关注的焦点. 在大约 1300 年, William Perry 用表格呈现了“向世人展示在世界上的几个时代里人们是如何成倍增长的”, 记录了从洪水泛滥的 8 个人开始, 到公元元年, 人口从最初的每 10 年翻一番到时间间隔延长的增长至公元 1300 年左右, 之后再 20 世纪后期, 真实的数据显示翻倍的时间又逐渐缩短到 35 年左右成倍增长. 世界人口变化如图 1.1 所示.

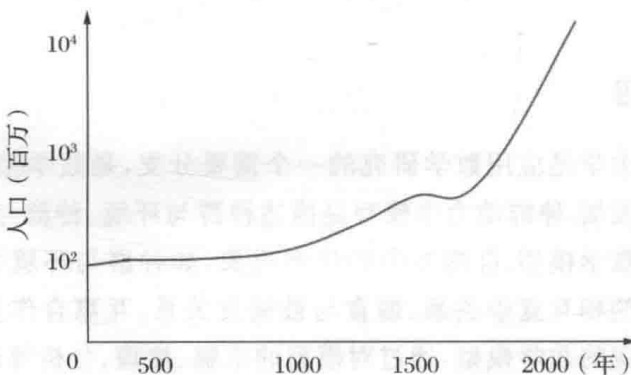


图 1.1 过去 2000 年间世界人口增长图

可以把这条曲线近似看作指数增长, 但它的指数(通常)是随时间增长的. 具有随时间变化的参数的种群过程称为非平稳过程, 为简单起见, 应将注意力处处限制在静止过程上.

在如此长的一段时间内,人类人口表现出指数级或更快地增长.大多数生物种群,均存在受到限制资源或其他手段竞争的约束,我们将首先在没有控制因素的情况下研究人口动态,然后再增加控制条件.

### 1.1.3 一阶离散型时间模型

假设  $n$  时刻种群的大小  $N_n$  完全决定  $n+1$  时刻的种群的大小.利用离散时间建立人口模型是人为意愿,但是如果是每隔一段时间进行的人口普查,则这种建立是恰当的,因为出生数据和死亡数据只能在离散的时间期间提供.这样一个模型有时称为计量模型,特别是在渔业生产环境中被更多使用.首先分析持续增长模型,例如人口模型,人口普查则为离散型,令任意给定个体在人口普查之间死亡的概率(人均死亡率)为  $d$ ,取在同一时间内给任何定的个体平均出生率(人均再生率)为  $b$ ,那么死亡总人数就是  $dN_n$ ,出生总人数也就是  $bN_n$ ,因此

$$N_{n+1} = (1 + b - d)N_n = \lambda N_n$$

或者,离散时间模型可以用于在一年中特定时间繁殖的生物,即存在繁殖季节,将在下一部分中介绍到.

最简单的模型是一阶线性模型:

$$N_{n+1} = \lambda N_n \quad (1.1.1)$$

被称为离散时间的 Malthus(马尔萨斯)方程.参数  $\lambda$  称为增长率,如果  $\lambda$  是一个常数,则方程的解在初始条件给定的情况下是

$$N_n = N_0 \lambda^n$$

若  $\lambda > 1$ ,这个过程是满足  $\lambda$  的几何级增长过程的,被称为马尔萨斯增长.1798年,Thomas Malthus 发表了一篇关于人口增长原理的文章,“人口,如果不加以控制,会以几何比例增长”.他也表明了生存费用将以算术比率增长,并讨论了这种变化产生的后果.“不受控制的时候”这句话至关重要,马尔萨斯认识到这种控制干预一直都在进行,所以无约束增长方程(1.1.1)和连续时间的等价方程一直到现在也以他的名字在命名.

### 1.1.3.1 昆虫种群动力学

昆虫通常有明确的每年不重叠的世代.例如,成虫在春天或夏天进入产卵期,产卵然后死亡;而卵的孵化、幼虫在蛹的阶段均需要时间,持续进食、生长,然后越过冬天;成虫在第二年春天从蛹中出来.我们所要确定的是一年中进行数量普查的时间.一般地,我们在繁殖季节计算成虫的数量,令每个成虫产卵的平均数量为  $R_0$ . 参数  $R_0$  是基本生殖比率,定义为后代的平均数量,在一生中生产的所有这些后代都是同时生产的.很明显,这是一个至关重要的参数,而且它还会反复出现.公式 (1.1.1) 中,  $\lambda = (1+b-d)$ ,  $b = R_0$ ,  $d = 1$ . 因此生长比率  $\lambda$  为  $R_0$ .

在真正的昆虫种群中,并不是所有的  $R_0$  产生的后代都能够存活到下一个节点.我们用  $S(N)$  表示存活分数,它依赖于数量  $N$ , Malthus 方程修正为:

$$N_{n+1} = R_0 S(N_n) N_n \quad (1.1.2)$$

写作:

$$N_{n+1} = N_n F(N_n) = f(N_n) \quad (1.1.3)$$

这里,  $F(N_n)$  为数量为  $N$  时的人均产量,  $f(N_n)$  为总产量.

如果假设人均产量  $F$  依赖于  $N$ , 则该模型称为密度-依赖模型, 受密度制约的影响. 此模型蕴含着人口增长依赖于人均生育率而不是人均生存率的前提.

当然, 这个模型的不确定性有待商榷, 因为模型不考虑食肉动物、猎物或竞争物种的数量, 也没有考虑天气等非生物因素的影响, 模型中假设种群大小仅受密度依赖的因子调控. 关于人口的密度-依赖和密度-独立关系在过去的几十年里, 是一个很大的争议. 然而, 这种形式模型的建立可以认为是为了研究数据是否支持对人口如何调控的简单假设.

### 1.1.3.2 昆虫种群动态与竞争模型

首先假设昆虫种群受物种内竞争(物种间竞争)的调控, 竞争发生的原因可能是食物资源和生存空间的争夺等. 我们把  $R_0$  定义为在没有竞争的情况下, 每一代成虫在下一代中产生的数量. 为了简单起见, 我们将假设影响竞争的是生存而不是生育, 并从存活分数  $S$  或人均产量  $F$  来讨

论方程.这里分两种理想的种内竞争形式,定义如下.

①没有竞争: $S(N)=1$ ;

②存在竞争:这里假设资源单位是有限的(例如,是固定数量的安全场所),每个获得其中一个资源单位的个体都能生存下来繁衍后代,并且  $R_0$  的后代持续地繁衍后代,而所有其他个体在没有产生后代的情况下死亡.因此,当  $N$  小于某个临界值  $N_0$  时, $S(N)=1$ ,当  $N > N_0$  时, $S(N)=N/N_0$ .

③争夺竞争:在这里,每个个体都被假定得到平等的有限资源.如果这一数量的资源足够生存繁殖,那么所有物种都能生存并在下一代繁衍后代;否则,所有物种都会消亡.因此,当  $N$  小于某个临界值  $N_0$  时, $S(N)=1$ ,当  $N > N_0$  时, $S(N)=0$ .

竞争和争夺竞争也可以从繁殖力的角度来看.在阈值以下没有竞争,所有个体都产生  $R_0$  个后代,这是可能的最大值;在阈值  $N_0$  以上, $N_0$  产生  $R_0$  后代,其余的在竞争中完全不产生;而在激烈的竞争下没有任何后代产生.

困难在于,在实际中,这些理想状态并不存在,因此所有的数据并不总是很容易被归类为竞争或复杂的竞争.阈值密度并不是显而易见的.此外,零生存情况对大多数种群研究是不现实的.这样的种群在一个季节内可能会减少,但一般不会降到零.因此,种群内竞争的分类通常是基于  $N \rightarrow \infty$ ,  $S(N)$  或者  $F(N)$  的渐近行为.理想化的竞争环境是对于足够大的  $N$ ,存在精确的补偿,使得在  $N$  和  $N+1$  之间的增加正好补偿了  $n$  时刻任何数量的死亡,这种情况在  $N \rightarrow \infty$ ,  $F(N) \rightarrow c/N$ ,  $f(N) \rightarrow c$  时发生.但其他行为在数据中也可以看出.如果  $N \rightarrow \infty$  时  $F(N) \rightarrow c/N^b$ ,则表示  $0 < b < 1$  为不完全补偿,死亡率的增加数量少于补偿的数量;  $b > 1$  为过补偿,死亡率的增加数量大于补偿的数量.所有这些竞争都是补偿类型的, $F(N)$  均随着  $N$  的减少而减少.有时在  $N$  的某些范围内也会看到  $b$  的负值(除  $N \rightarrow \infty$  外存在)时, $F(N)$  随着  $N$  增加,这就是依赖关系,我们将在后面讨论.具有各种补偿行为的模型由 Hassell 方程描述:

$$N_{n+1} = f(N_n) = \frac{R_0 N_n}{(1 + a N_n)^b} \quad (1.1.4)$$

这里,  $R_0$ 、 $a$  为正值,  $b \geq 0$ .  $b=0$  表示不存在竞争,  $0 < b < 1$  为不完全补偿,  $b=1$  为精确补偿,  $b > 1$  为过补偿,  $b \rightarrow \infty$  为争夺竞争. 如图 1.2 所示, 图 1.3 所示.

由于此模型中  $f$  的任意性, 使得此模型饱受争议, 但是, 在研究基本再生率  $R_0$  和个体平均出生率(人均再生率)  $b$  如何影响系统的行为变换时, 此模型是必要的. 我们希望通过实际生物数据, 研究此模型, 深入了解昆虫种群.

通过定义  $x_n = aN_n$  来减少参数的数量, 那么对模型的分析就会更加容易. 方程变为:

$$x_{n+1} = f(x_n; R_0, b) = \frac{R_0 x_n}{(1 + x_n)^b} \quad (1.1.5)$$

注意到参数  $a$  已经消失, 因此根本不影响系统的动力学. 我们假设  $b \neq 0$ , 否则问题就会变为线性的. 我们预计  $x_{n+1} = x_n$ ,  $x_{n+1} = f(x_n; R_0, b)$ , 则可以使用一张蛛网图来显示数量如何随着时间变化的. 当  $R_0$  和  $b$  的值充分小时, 模型会存在稳定状态, 但是当  $R_0$  和  $b$  的值增加时, 方程解的渐近行为首先是周期的, 然后是混沌的, 形成周期加倍分支.

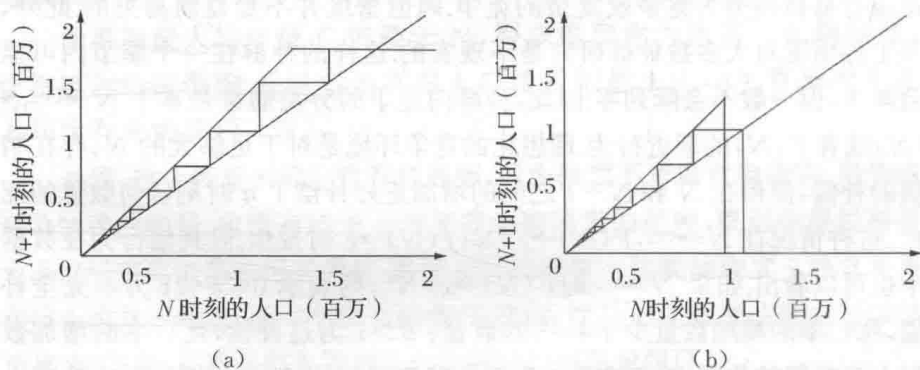


图 1.2 理想竞争和争夺竞争蛛网图

种群数量随临界种群数量  $N_0$  的增加而增加, 人口数据是对正在繁殖的成年种群进行的. 图 1.2(a) 中, 人口趋于稳定水平, 而在图 1.2(b) 中濒临灭绝.

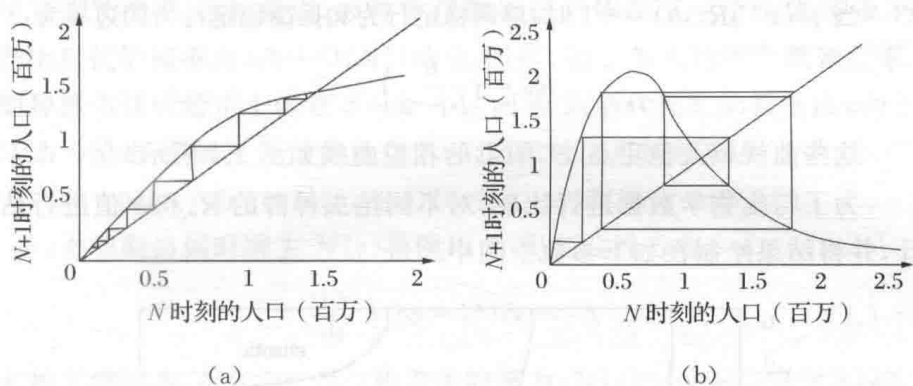


图 1.3 Hassell 方程的蛛网图(图(a)中  $b=1$ , 图(b)中  $b>1$ )

图 1.3(a)是精确补偿,人口趋向于单调稳定状态;图 1.3(b)是过度补偿,它趋向于周期为 2 的振荡.过度补偿竞争通常是不稳定的.

问题 1.1 当  $R_0 < 1, R_0 > 1$  时,分别找到方程(1.1.5)的平衡点.

证明 对于  $b > 1$  和  $0 < b < 1$  (精确或欠补偿),非平凡平衡状态是单调稳定的.画出  $(R_0, b)$  平面草图,标出单调稳定的参数空间区域、振荡稳定区域和振荡不稳定区域.

讨论 对于  $R_0 < 1$ ,不存在稳定的非平凡稳定解和平凡解,对于  $R_0 > 1$  有一个非平凡稳定解,为  $x^* = R_0^{1/b} - 1$ .存在一个超临界分支点  $(x^*, R_0) = (0, 1)$ ,当平凡解和非平凡解重合时稳定性就会发生改变.在  $(-\infty, -1), (-1, 0), (0, 1), (1, +\infty)$  区间,  $x^*$  分别是振荡不稳定的,振荡稳定的,单调稳定的和单调不稳定的.而:

$$\begin{aligned} f'(x^*, R_0, b) &= \frac{R_0}{(1+x^*)^b} - \frac{R_0 b x^*}{(1+x^*)^{b+1}} = 1 - \frac{b x^*}{1+x^*} \\ &= 1 - b + \frac{b}{1+x^*} = 1 - b + \frac{b}{R_0^{1/b}} \end{aligned}$$

若  $b \leq 1, 0 < f'(x^*, R_0, b) < 1, x^*$  是单调稳定的.一般来说,  $f' < 1$ , 所以只有当且仅当  $f'$  经过 0 或 1 时,解的性质才会发生变化.当  $f'(x^*, R_0, b) = 0$  时,单调稳定行为和振荡稳定行为的边界为:

$$R_0 = \left( \frac{b}{b-1} \right)^b$$

当  $f'(x^*, R_0, b) = -1$  时, 单调稳定行为和振荡稳定行为的边界为:

$$R_0 = \left( \frac{b}{b-2} \right)^b$$

这些曲线以及稳定点  $x^*$  附近的相应曲线如图 1.4 所示.

为了与生物学数据进行比较, 对不同昆虫种群的  $R_0$  和  $b$  值进行估计, 并将结果绘制在如下参数空间中.

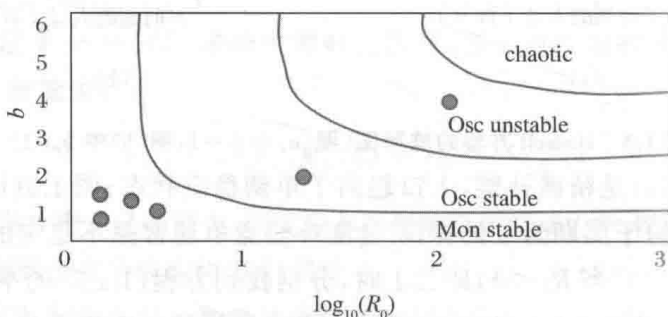


图 1.4 方程(1.1.5)稳定性示意图

如图 1.4 所示, 方程仅在振荡不稳定区域内, 解是周期的. 但是随着我们远离稳定性边界, 混沌有一系列周期分岔.

虽然模型预测与数据均有很好的 consistency, 但最近的研究并不总是能得出如此好的结果. 一个重要的结论是高繁殖率  $R_0$  和高补偿密度  $b$  能够激发种群密度的周期性行为或混沌的流动性. 如果不分析对这种情况的数学模型, 就很难建立这种情况. 事实上, 在数学上证明混沌的可能性之前, 生物学家就已经假定, 他们的数据中任何不规则的波动都是由随机效应引起的. 生态学中是否存在混沌系统的问题仍然是一个热点的研究领域, 这主要是因为固有噪声的时间序列数据中很难检测出混沌. 而一些实验室寄生系统似乎表现出了混沌, 数据与混沌数学模型的拟合较好.

### 1.1.4 微分方程模型

在本小节中, 我们将考虑随时间连续变化的人口模型. 设  $b$  为人均

生育或繁殖率,也就是说,种群中任何给定个体在下一个小区间  $\delta t$  内产生后代的概率由  $b\delta t + O(\delta t^2)$  给出.同样,设  $d$  为人均死亡或死亡率,即种群中任何给定个体在下一个小区间  $\delta t$  内后代死亡的概率由  $d\delta t + O(\delta t^2)$  给出.当如果人口数量众多时,随机效应可被忽略:

$$N(t + \delta t) = N(t) + bN(t)\delta t - dN(t)\delta t + O(\delta t^2)$$

方程两边同时减去  $N(t)$ 再除以  $\delta t$  得到线性方程:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N = rN \quad (1.1.6)$$

初始条件记为:  $N(0) = N_0$ ; 此方程的解为:  $N(t) = N_0 e^{(b-d)t} = N_0 e^{rt}$ .

这叫作马尔萨斯增长,方程(1.1.6)叫作连续时间下的马尔萨斯方程.参数  $r = b - d$  称为人均净增长率或马尔萨斯参数.该模型不存在种群内部竞争等密度依赖性效应,且  $b, d, r$  是常数.基本生殖比率,即每个个体产生的

预期子代数,为  $R_0 = \frac{b}{d}$ , 因为每个个体在预期时间  $1/d$  内以  $b$  的速度生产.

如果我们定义  $r = \ln \lambda$ , 或  $\lambda = e^r$ , 并在  $t = n$  的单位时间间隔内对模型进行度量,则解可简化为离散时间下的马尔萨斯方程解.

稳定和不稳定的分界线是  $r = 0$  或  $\lambda = 1$ , 或  $R_0 = 1$ .  $R_0 > 1$  则种群在增长,  $\lambda$  (或  $r$ ) 告诉我们种群增长速度通过  $r = d(R_0 - 1)$  体现.与  $\lambda$  或  $R_0$  相比,  $r$  具有逆时间维度,因此是一个真实的变化率.

如果考虑人口密度的影响,人口的人均出生率和死亡率取决于人口的规模,人口增长方程为:

$$\frac{dN}{dt} = f(N), \text{ 初始条件记为: } N(0) = N_0$$

如果人口规模为 0, 则没有增长,因此  $f(0) = 0$ . 为使方程离散化,后面将利用  $f(N) = NF(N)$ , 方程变成:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) = NF(N)$$

其中,  $f(N)$  是数量为  $N$  时的种群净增长率,  $F(N)$  是净人均增长率.

我们如何考虑密度相关的影响呢,步骤如下.

- ① 查看数据,确定其基本特征;

②写出函数  $f$  (包含某些参数) 的最简单形式, 求解;

③调整模型中的参数, 使解与数据拟合恰当.

图 1.5(b) 所示是数据的主要特征图, 对于微生物和许多其他种群来说是典型的, 为关于环境承载力  $K$  的 S 形增长曲线. 承载力的存在意味着函数  $f(N)$  在  $N \in (0, k)$  区间是正的, 而端点处  $f(0) = f(K) = 0$ . 最简单的方程是:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1.1.7)$$

此方程被称为 logistic (逻辑斯蒂克) 方程, 方程的解是参数为  $r$ 、 $K$  的逻辑斯蒂克曲线.

分离变量, 式 (1.1.7) 化为

$$t = \frac{1}{r} \int_{N_0}^N \frac{K dN}{N(K-N)} = \frac{1}{r} \ln \frac{(K-N_0)N}{(K-N)N_0}$$

因此:

$$N(t) = \frac{KN_0 e^{rt}}{K - N_0 + N_0 e^{rt}}$$

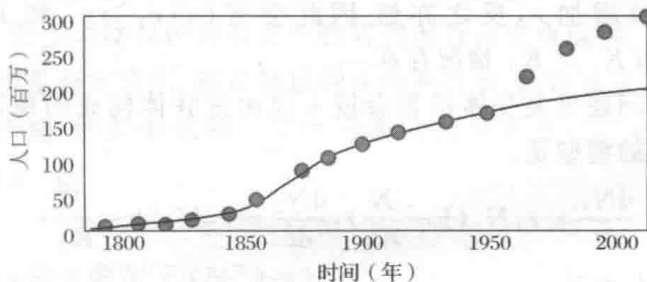
解曲线如图 1.5 所示, 图中分别与美国的人口增长数据和实验室里一类细菌进行了数据比较.

1838 年, Verhulst 在人口模型中首次使用 logistic 方程, 他听从导师 Quetelet 的建议, 认为生长阻力应该是二次的, 也被称为 Verhulst 方程. Quetelet 提出二次项的动机类似于阻力介质中的运动, 阻力项可以用速度的二次项来表示. 1920 年, Pearl 和 Reed 重新提出此理论. Pearl 等人认为, 将这条曲线拟合到一个种群时间序列中, 可以提供短期预测以及对最终稳态种群  $K$  的估计. 利用此模型分析, 1930 年美国人口普查结果的预测误差可能小于普查本身的误差. 然而, 1924 年做出的估计世界人口上限为 20 亿人, 到 1930 年被证明是错误的, 而 1936 年做出的订正估计为 260 亿人, 到 1955 年被证明是错误的.

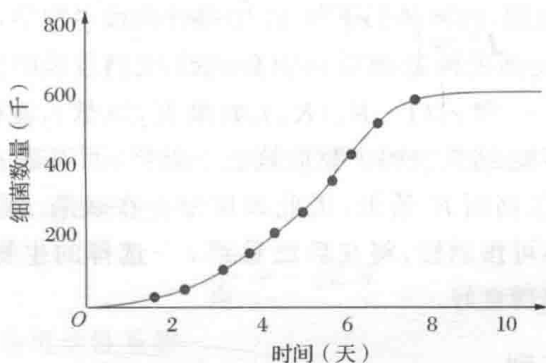
Pearl 意识到 logistic 曲线不可能无限期有效, 并假设技术或医学的不时进步会创造出一个新的、更高的  $K$  值, 然后曲线就会趋向这个值, 因此将其作为预测人类人口数量的工具显然存在困难. 而非人类群体通常表现得

更好,而且往往倾向于一个特征明显的上限,这可以通过 logistic 方程来预测.然而,与其他 S 形曲线可以用来拟合这样的人口增长数据的方法相比,logistic 方法在某些情况下的主要优势在于它的数学简单性.

logistic 模型的一个重要特征是它是补偿性的,就像 1.2.2 节中的模型一样.换句话说,人均净增长率  $F(N)$  随着  $N$  的增加而减小.当  $F(N)$  在一定范围内随着  $N$  的增加而增加时,这是一个相关的增长率.例如,在对南威尔士斯科默岛的海鸥进行的一项研究中,研究表明,繁殖的成功与否与密度大小是相互依赖的.只要密度不太高,人均繁殖成功率随密度增加而增加.例如在与掠食性海鸥的斗争中,种群密度越大,成功的概率越大.依赖性也被称为 Alle 效应,通常是由于相关个体之间的合作.在一个极端的情况下,即所谓的临界依赖性,当  $N$  值很小时,增长率为负,并且存在最小的可行种群大小.



(a) 美国人口数据



(b) 细菌生长数据

图 1.5