

展望数学生态学与生态模型的未来

李典谟, 马祖飞

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要: 首先简要回顾了 20 世纪数学生态学发展的历史, 特别是半个世纪以来在中国的发展。然后指出了生物学的进步为数学生态学的发展提供了机遇。作者列出了当前数学生态学和生态模型研究的几个热点: (1) 非线性动力学; (2) 种群的时空动态; 包括异质种群动态、源-汇理论以及种群对时、空变化的响应等; (3) 多样性和稳定性的关系; (4) 行为的动态模型; (5) 基于个体的模型。最后指出, 生态学中的混沌现象, 可能表明多年来理论生态学家寻找的种群动态及生态系统动态的一般规律根本就不存在; 然而还原论和整体论的相互补充促进, 可能会对 21 世纪生态学的发展起到重要的影响。

关键词: 数学生态学; 生态模型; 混沌; 还原论; 整体论

Prospect of mathematical ecology and ecological modeling

LI Dian-Mo, MA Zu-Fei (*Institute of Zoology Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China*)

Abstract: The authors briefly review the development of ecological modeling and mathematical ecology in 20 th century. The hot spots of future studies as follows: (1) Nonlinear dynamics of population and ecosystem; (2) The spatio-temporal dynamics of population, including metapopulation dynamics, source-sink theory and population responses in space and time; (3) The relation between diversity and stability; (4) The dynamic models of behaviour; (5) the individual-based model. The theory of chaos tells us that general law of dynamics of population and ecosystem may not exist; The methodologies both of holism and reductionism will help ecology go to the new stage of science.

Key words: mathematical ecology; ecological modeling; chaos; holism; reductionism

文章编号: 1000-0933(2000)06-1083-07 中图分类号: Q141 文献标识码: A

20 世纪是生态学成熟和发展的时期。数学生态学作为生态学中的一个分支学科, 在 20 世纪 20 年代至 40 年代经历了它的成长期。这一时期的生态模型都是在严格的假定条件下推导出来的, 有严密的数学和物理学的基础, 表达式很简练, 精确地描述了一些理想情况下生态过程的变化。这一时期最有名的数学模型有 Pearl (1927) 对 Verhulst (1838) Logistic 模型的完善; Lotka (1923) 和 Volterra (1925) 的捕食模型; Thompson (1924) 的昆虫拟寄生模型; Kermack-Mckendrick (1927) 的传染病模型等。

其后, 生态模型的进展主要是对种群动态模型的深化, 考虑到诸如年龄结构、时滞、迁移、种内种间竞争、取食行为以及功能响应效应等。这期间有代表性的模型时是具有年龄结构的 Leslie (1945) 矩阵模型, Hutchinson (1948) 带时滞的种群增长模型以及 Holling (1965) 提出的捕食者-被捕食者 3 种类型的功能响应模型。

60 年代以后, 有两个重要因素对生态模型的发展起到了至关重要的作用。一个是电子计算机技术的快速发展; 另一个是工业化高速的发展, 人们日益认识到保护生态环境的重要性, 对环境治理, 资源合理开

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目 (G2000016210); 国家重大基金资助项目 (39893360); 国家九五攻关资助项目 (90-005-04-02-01); 中国科学院重大资助项目 (K2951-131-106)

收稿日期: 2000-02-21; 修订日期: 2000-06-10

作者简介: 李典谟 (1940~), 男, 上海市人, 博士生导师, 研究员。主要从事数学生态、系统生态、害虫管理和生物多样性保护等研究工作

万方数据

发,能源持续利用越来越关心。面对这些复杂生态系统的研究,只有借助于系统分析及计算机模拟才能解决诸如预测系统的行为及提出治理的最佳方案等问题。在国际生物学计划(IBP)的促进下,20多年来经过 K. E. Watt, G. M. Van Dyne, C. S. Holling, H. T. Odum, B. C. Patten 等生态学家的创造性的工作,形成了一门新兴的生态学分支学科——系统生态学。这一时期的生态模型极为丰富,生态模型和系统分析的应用显示出绚烂多姿,状态。这时系统模型的应用已紧密联系到实际的生态系统。例如植被演替模型,害虫综合管理模型,渔业开发管理模型,全球气候变化模型,有毒物质在生态系统中的迁移和累积的模型,人口模型和世界模型等。

我国数学生态学的发展也紧跟国际的步伐。1962年马世骏先生在中国科学院动物研究所建立了我国第一个数学生态研究组,并开展了这方面的研究工作,并于1965年发表了我国电子计算机应用于生态学的第一篇论文,在国际数学生态学发展的舞台上,引起了强烈的反响^[1]。在文革中断了十年之后,1979年上半年,在北京香山举办了首次“数学生态与系统分析讲习班”。同年12月,在中国生态学会成立大会上,又举行了全国“生态系统研究方法”讨论班。在马世骏先生倡导下,数学生态专业委员会终于在1980年10月正式成立,成为中国生态学会下的第一个专业委员会。其后,1982年在中山大学举行了全国的数学生态讨论班。1986年教育部举办了“农业院校数学生态讲习班”。数学生态专业委员会也分别在1984年,1990年和1999年举行了3次全国学术讨论会。我国数学生态学的发展与国际相比,更紧密联系于国民经济的发展与实际应用。中国数学生态学的发展源于昆虫生态学,其后很快涉及到植物生态学,动物生态学,环境评价与生态规划,可更新资源管理及保护生物学等领域,呈现了一幅万紫千红的局面。90年代之后,我国一批年青的数学生态学家的出现,以及他们进入国际理论生态学和数学生态学前沿领域的研究,为我国生态学的发展增添了光彩。

1 生物学的未来与数学生态学发展的机遇

数理科学广泛而又深刻地渗入生物学的结果,开辟了以系统分析和计算机模拟在分子水平研究生命现象的新学科。分子生物学的飞速发展,全面改变了现代生物学的面貌。正象邹承鲁院士所指出:“生物学研究的主体一直是观察和认识生命世界的多样性。从生命现象的表面观察日益深入到生命活动本质的阐明,是生物学发展的必然趋势,也正是现代生物学的特点”^[2]。生命现象是多种多样,千姿百态的,然而生命世界中最本质的规律,在不同生命体中却是高度一致的。

多样性与统一性的问题,不但是生物学争论的焦点,也是整个科学界探求的问题。物理学家最早讨论为整体论与还原论的观点。所谓还原论,就是将事物分成许多小的部分,认为如果每一部分都研究清楚了,最后拼起来问题就解决了。大物理学家爱因斯坦就是还原论的支持者。他曾说过:“物理学家的无上考验在于达到那些普适性的基本规律,再从它演绎出宇宙。”在生物学中,也曾有过这样的倾向:似乎研究只有做到分子水平才能揭露事物的机理。然而90年代以来还原论的缺陷越来越显露出来。这正如人们常说“知道的越多,却懂得的越少”。这主要是因为过多过细的信息,反而让人无所适从,“只见树木,不见森林”,使人看不到事物的整体和全面面貌。此外,越来越细分的专业,也对信息的交流产生了障碍^[3]。

生物学家几十年来试图象物理学家一样,以理解最基本粒子的方法去理解生物系统。现在到了以系统和综合的观点去理解生物系统的时候了。生物学家认识到:理解一个生物系统的各个部分如何相互作用,与理解这些部分本身具有同等的重要性。科学家们提出“20世纪生物学是分析的生物学,21世纪生物学将从分析重新走向综合”^[2]。生态学家可能是生物学领域中最经常应用综合的方法来研究他们的对象的^[3]。系统生态学的产生,被著名的生态学家 E. P. Odum 誉为“生态学中的革命”,表明生态学的研究中,更强调整体观,更强调系统中各部分之间的相互作用关系。一般来说,复杂系统具有如下的特点:①它是由大量小单元相互局部作用形成的系统;②对初始条件或扰动十分敏感,且往往须用非线性微分方程描述的系统;③可用分形吸引子,自相似性等描述其性质,且具有多种演化途径的系统。生态系统就是典型的复杂系统。理论生物学家 R. May^[4]在研究种群动态中发现在简单 Logistic 方程中,隐藏着令人振奋的混沌现象,揭开了“混沌”世界的面纱。最近 Gazy^[5]和 McCann 等^[6]关于生态系统复杂性和稳定性关系的讨论,Philip 等关于阿利效应(Allee effect)对行为学,生态学和保护生物学的影响问题^[7,8],以及入侵种对生态系统和物种保

护等问题的讨论^[9,10],显示了生态模型的威力,以及它在洞察复杂生态系统各成分之间相互关系时的作用。Franck C. 等^[10]用模型揭示了“超捕食过程”(Hyperpredation process):通过引入很好适应于高捕食压力的被捕食种,可能会使新捕食种的数量突然增加,以至导致当地较为脆弱的被捕食种的绝灭。这种效应,过去科学家知道得很少,但直观上却模糊感觉到,通过模型模拟把事物本质揭示得十分清楚,并显示了当地种能承受超捕食过程所带来压力的条件。数学模型和系统分析将会在未来生态学发展中起到很大作用。这正如诺贝尔奖得主朱隶文所预言:“在今后的几十年中,一部分物理学将会和一些生命科学结合起来——这意味着系统分析和数学模型将占有越来越重要的地位”^[11]。

2 数学生态学和生态模型发展的几个热点

2.1 非线性动力学

耗散结构理论,协同学,突变理论,混沌动力学和分形理论几乎都是创立于 20 世纪 70 年代。这些跨学科非线性理论的共同目标是探索自然界的复杂性和规律性,因而被称为是继量子力学和相对论两次重大科学发现之后的第三次科学革命,这些非线性理论共同形成的学科称为非线性科学^[12]。R. May^[4]揭开了生态学中非线性特性的神秘面纱,其后,Allen^[13]对 Lotka-Volterra 捕食者和猎物方程的研究,Logan^[14]对昆虫与天敌模型的研究,以及 Turchin^[15]对 13 种森林害虫的时间序列的研究中,都发现了这种混沌现象。混沌的研究对生态学的意义十分重大,它指出生态系统的波动可能是内在的而非源于随机振荡;初始条件的微小变动对系统未来演化的结果会产生巨大的影响;然而它又指出系统在混沌的外表下可能隐藏着良好的有序结构,虽然长期的预测是不可能的,但对短期行为的预测是可能的。通过对奇异吸引子的处理(如神经网络方法),时间序列分析,计算图像处理等手段,揭示生态系统内部的动态机制是完全可能的。

2.2 种群的时空动态

种群动态的研究,是经典生态学研究的核心问题之一,至今仍然是生态学中的重要议题。经典生态研究的种群动态往往是在同质空间里研究,因而种群的平均密度就代表了这一区域的种群大小。然而自 70 年代以来,由于人为活动的干扰和栖息地的破碎化,种群在空间的动态越来越受到关注,正象 Lielhold 等^[16]指出:“人们常在科学幻想剧中说‘空间是最后未开垦的处女地’,其实在生态学中也是这样。”生态学的一个新领域——空间生态学已经建立。种群的时空动态的研究主要涉及到下面的一些主题。

2.2.1 异质种群(Metapopulation)动态 异质种群是指由于栖息地破碎化后,在一相对独立地理区域内,各小生境上局域种群的集合。各局域种群通过一定程度的个体迁移而使之成为一整体^[17~19]。

在这个领域,目前的热点在研究多物种的异质种群。在相互作用的异质种群中,灭绝与局域物种间的相互作用有很大关系;迁移率的增大导致了同步性的增加,从而可能破坏系统的稳定性^[20,21]。

2.2.2 源-汇理论(Source-sink theory) 源-汇理论强调了种群结构和资源分布之间的联系。某些小生境是个体的净输出者,这就是源;而另外一些则是个体的净输入者,这就是汇。源-汇理论被广泛用于生态毒理学模型,农业生态系统结构模型,以及基于遗传的种群结构评估模型。

异质种群动态和源-汇理论之间的联系是十分明显的它们之间的结合可能会对 未来 种群生态学 和种群遗传学的发展带来光辉的前景^[23]。

2.2.3 种群对时空变化的响应 已知很多物种已经建立特别的进化机制或者采取某种生态策略以适应在其资源或者环境中的时、空变异。例如很多两栖类动物建立了多阶段的生活周期,以便能在陆地和水域里生存。Rezinick 等^[24]以虹 (Guppy)为对象连续 13a 在特立尼达田间通过增加捕食者改变虹 的死亡率,然后再在实验室里在恒定条件下饲养两代进行比较,发现死亡率的增加会使虹 的成熟期提前,体形变小,生殖率增加,后代体形变小。Stephen^[25]在他的实验室里,以果蝇为对象,比较两种处理,得到结果表明提高成虫期的死亡率,会使雌虫提前 9~12h 发育,体重降低 3%,而使前期生殖率增高,而后期生殖率降低。这些实验结果是和生活史对策中的繁殖力模型(Reproduction effect model)预测的结果完全一致^[26,27]。

生活史对策数据型可能是生态学中最成功的模型。这正如 Stephen^[25]所指出:“伟大的理论做出惊人的预测”,“生活史理论正帮助进化论成为象物理学一样建立在理论基础上的智能学科”。

2.2.4 3S 技术与种群时空动态的研究 对于种群时、空动态的监测和研究,必然要涉及到大量的数据的采集、存储和处理。过去的科学家即使认识到它的重要性,也不具备处理大量数据的能力。只有 3S 技术的出现才为这种研究提供了可能的工具。例如 Yang 等^[28]利用 GIS 研究了密执安州连续 9a 的舞毒蛾种群分布动态,建立了具有 7 种密度的雄蛾时间等值线图序列;Shell 等^[29,30]利用 GIS 分析了美国 Wyoming 地区 31a 的蝗虫调查数据,以确定易发生蝗灾的地方,并建立了由坡度、土壤深度和土壤侵蚀度 3 个变量描述的蝗虫易爆发区的回归模型。

描述种群时、空动态的模型中,最值得推荐的是最近十年刚发展起来的空间精确性种群模型(Spatially explicit population model)。这种模型是把对种群的模拟和具有景观特点的空间分布图结合起来。借助于这种图,栖息地的小生境、个体的数量、和其他的地理地貌特征都明确地结合到模型里去。它对研究种群对栖息地在不同时、空尺度下变化的响应具有特别重要的意义^[31,32]。目前更进一步的研究是要把空间精确性种群模型和植被模型连接在一起,这样就能更好地探索栖息地的变化对种群时空动态的影响^[33]。

3 多样性和稳定性的关系

在生态学中多样性和稳定性的讨论几乎经历了半个世纪。这不仅因为它有重要的理论意义,而且还在于它涉及到资源管理,害虫防治,生物多样性保护等重大实际应用。今天在研究系统复杂性的时候,关于这个问题的讨论更显得重要。将近半个世纪前 Elton^[34]、MacArthur^[35,36]注意到当生态系统变得简单了,它们就会不稳定。然而 May 的工作对传统的“多样性导致稳定性”提出了挑战,May 用一个 n 维的非线性方程组表示一个生态系统的状态方程,然后在平衡态附近,把它展开近似为一个线性方程组。应用线性方程稳定性理论,May 得到结论:当 n 增大时,系统稳定性降低。其后 Goodman^[37]和 Pimm^[38]指出在生态系统多样性和稳定性之间并不存在着简单的相关关系。最近 McCann 等^[39]的工作非常出色的表明复杂性是怎样影响生态系统的。他们使用的模型和 May 的模型有不同的结构,增加了更多合理的生物学假设:第一,不象传统使用的 Lotka-Volterra 模型,他们加上了非线性项;第二,他们并不假设系统处在平衡态,因而不象传统的做法去寻找稳定的平衡点,代之去寻找“吸引子”,“吸引子”使种群波动减弱,以致减少了种群绝灭的概率;第三,他们模型的非线性项考虑了很多真实的取食行为,例如捕食者不能同时对很多猎物维持很高的捕食率,这个较为实际的假设将防止捕食者驱使某一特定的猎物种群走向灭绝,这是另一个增加系统稳定性的因素。McCann 等人的研究结果表明:物种之间微弱到中等强度的联系对促进群落持续和稳定起着重要的作用,他们防止种群趋向灭绝。而在自然群落里收集到的很多资料显示:食物网相互作用的强度很多都是很微弱的,只有不多的一些是很强的^[40,41]。Polis^[42]高度赞扬了 McCann 的工作,认为他们建立了一套“创新性的模型”,表明“复杂性使系统趋向稳定”,从而消除了多年来理论生态学家和经验生态学家的隔阂。“复杂性对一个自然生态系统的稳定和整体性是至关重要的论点,可以使生态学家们无可争辩地阐明保持一个多样的物种及其组成的生态系统,对它的健康和可持续发展是多么重要”^[42]。

4 行为的动态模型

生活史理论通常讨论的是有机体如何面对生殖和死亡的时间表,做出决策以便在这两者之间实行交换,从而寻求“适合度”最大。但是在行为生态学中很多重要的行为决策,例如取食,躲避捕食者,领域防卫,迁移,社会行为等,都不适合于经典的生活史理论的框架。然而这些行为又都影响他们的存活与繁殖,因此又似乎类似于传统的生活史理论。这两个分支学科都是研究有机体对环境的适应,而又在很大的程度上依赖于数学模型。但是它们应用不同类型的模型,而且采用不同的“适合度”的定义。自九十年代以来,一种新的方法(主要是基于动态的)状态模型越来越多地用于研究行为的适应性。事实上,这种新的方法,正在统一生活史理论和行为生态学。这种动态模型既能产生一般的原理又能得出关于某些行为或者生活史现象的可验证的、定量的或定性的预测。C. W. Clark^[43]应用别尔曼提出的动态规划方法,研究存在被捕食危险的取食行为,把种群的生长和繁殖结合到模型中去,显示了这种新方法的优越性。

行为生态学模型之所以受到越来越多关注的另一个原因是,最近十年来生物多样性的保护受到人们的普遍重视。万勇数据 Caro^[44]所指出“个体行为的知识潜在地改变人们对该种群在破碎化生境中的命运以及种群对捕猎和其他干扰反应的认识,改变人们对物种再引入,种群监测以及建模的认识,个体行为的

研究甚至帮助我们了解人类将怎样采取保护对策”。在经典的有关海洋渔业捕捞的生态经济模型中,把个体看成是相同的,但是实际上个体对种群的潜在生产力是大不相同的。例如对一雄多配的哺乳动物,过多的雄性往往不利于种群的繁殖。而在单配种中雄性往往帮助抚育后代,雄性的被捕获,即降低了种群的内禀增长率。此外对某一性别的过度捕杀,例如对非洲雄象的捕杀,导致雌象很难找到配偶,这种“阿利效应”在种群模型中受到特别重要的关注^[45]。

5 基于个体的模型(Individual-based model)

最近,三方面的进展深深影响着生态学中的建模:第一,“混沌理论”告诉人们非线性系统的短期预测将是困难的,而长期预测是不可能的;第二,生态学家开始认识到在生态系统中个体之间的局部相互作用是很重要的;第三,计算机的能力和其软件的进展,使得计算机成为生态建模最主要的工具。这三者的结合可能会对生态学理论产生深远的影响^[46]。

理论生态学家长期以来试图在生态学中寻找类似于物理学中牛顿定律那样的基本定律,然而“混沌现象”告诉人们系统初始值的微小差异,会导致系统路径的千差万别,这意味着系统的历史对它的未来有决定性的作用,因此系统的某一特别行为的原因,很可能出自历史的偶然!因此要知道一个动态系统将如何运动,只有精确地模拟它,这也就是基于个体的模拟可能是仅有的发现这类动态系统本质的方法。生态学转向基于个体的模型表明,生态学家已经认识到模型既要包括生物学的本质,又要认识和接受生态系统非线性特性。

目前在建立基于个体的模型时,有两种最重要的方法:一种是 i 状态分布方法(i -state distribution approach)。它主要依靠象 Leslie 矩阵模型和偏微分方程等分析工具来处理种群的特征分布。这些方法源于几十年前的一些方法,然而近十几年有飞速的发展;另一种是 i 状态结构方法(i -state configuration approach)。它基于对为数众多的相互作用的有机体个体的模拟,依靠高速的计算机进行计算,以综合的形式提供结果^[47]。

在生态学中基于个体的模型可以被看作是还原论方法的应用;系统的特性可以从组成系统的各成分的特性以及它们的相互关系中得到。在科学的发展历史中,还原论方法已广泛被证明是非常有用的,那么我们有理由相信在生态学中也应如此。实际上最近在进化生态学和行为生态学中的进展已证明了这一点。

6 结论

6.1 生态学与其他学科例如物理学的不同之处至少有两点:第一,生态学中没有如物理学中的牛顿定律,其他的定理能从中推演出来;生态学中又有一个统一的原理——进化论,这是其他学科所没有的。达尔文把历史引入了生物学,也就是说他引入了随机性和偶然性。进化论只告诉人们有机体是进化而来的,而并没有告诉人们具体是怎样进化的,今天的大千世界是怎样由最初的原核细胞进化而来。生态学中的混沌现象表明多少年来理论生态学家寻找的种群动态和生态系统动态的一般规律可能根本就不存在。

6.2 还原论和整体论都是生态学中重要的方法。整体论方法促进了生态学中系统生态学的发展,基于个体模型的出现则是还原论思想的体现。生态学的研究表明,在生物学中,并非一定要做到分子水平才是最高水平的研究。正如著名科学家卡达诺夫指出:“要将科学上的层次分高低,往往是愚蠢的,在每一层次上皆有的普遍原则中都会出现宏伟的概念。”

最近十几年来,行为生态学,进化生态学,空间生态学的研究以及基于个体模型的出现,表明还原论观点再次在生态学中受到重视,还原论和整体论的相互促进,可能对 21 世纪生态学的发展会起重要的影响。

参考文献

[1] 兰仲雄,李典谟. 主编. 数学生态学进展. 成都:成都科技大学出版社,1994.

[2] 邹承鲁. 生物学发展趋势. 科学时报,总 1739 期,第 3 版,1999.

[3] Richard Gallagher & Tim Appenzeller. *Beyond Reductionism Science*, 1999, **284**:79.

[4] May R. *Mathematical models with very complicated dynamics*. *Nature*, 1976, **261**:459.

[5] Gary A. Polis *Stability is woven by complex webs*. *Nature*, 1998, **395**:744~745.

- [6] McCann K, Hastings A & Haxel G R. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 1998, **395**:794~798.
- [7] Philip A S & Sutherland W J. Consequences of the Allee effect for behavior, *ecology and conservation TREE*, 1999, **14**(10):401~405.
- [8] Franck C, Tim C B & Bryan G. Inverse density dependence and the Allee effect. *TREE*, 1999, **14**(10):405~410.
- [9] Boitani L. Carnivore introductions and invasions: their success and management. In: S. Funk, J. Gittleman, D. W. Macdonald & R. Wayne eds. *Carnivore conservation*. Cambridge University Press Cambridge. 1999.
- [10] Franck C, Michel L & George S. Rabbits killing birds: modeling the hyperpredation process. *J. Animal Ecology*, 2000, **69**(1):154~164.
- [11] 聆听大师——北京大学百年校庆著名华人科学家演讲集. 见:北京大学自然科学处主编. 北京:北京大学出版社, 1998.
- [12] 仪垂祥. 非线性科学在科学中的应用. 北京:气象出版社, 1995.
- [13] Allen J C. Factors contributing to chaos in population feedback systems. *Ecol. Model.* 1990, **51**: 281~298.
- [14] Logan J A & Allen J C. Nonlinear dynamics and chaos in insect populations. *Annu. Rev. Entomol.*, 1992, **37**:455~477.
- [15] Turchin P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*, 1990, **344**:660~663.
- [16] Liebhold A M, Rossi R E & Kemp W P. Geostatistics and geographic information systems in applied insect ecology. *Annu. Rev. Entomol.*, 1993, **38**:303~327.
- [17] Hanski I & Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. In: Hanski I., Gilpin M. E. eds. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution* San Diego: Academic press, 1997, 5~26.
- [18] 张大勇, 雷光春, Hanski I. 集合种群动态:理论与应用. 生物多样性, 1999, **7**(2):81~90.
- [19] Lei G, Hanski I. Metapopulation structure of *Cotesia melitaearum*: a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia* *Oikos*, 1997, **78**:91~100.
- [20] Lei G, Hanski I. Spatial dynamics of two competing specialist parasitoids in a host metapopulation *J. Anim. Ecol.*, 1998, **67**:422~433.
- [21] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, **396**(5):41~49.
- [22] Olin R, Rhodes Jr, Chesser T K, *et al.* Population Dynamics in Ecological Space and Time. University of Chicago Press, 1996.
- [23] Wilbur H M & Collins J P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 1973 **182**:1305~1314.
- [24] Reznick D N, Bryga H and Endler J A. Experimentally induce life-history evolution in a natural population. *Nature*, 1990, **346**:357~359.
- [25] Stephen C S. Life history evolution in insects: the role of the phenotype in evolutionary theory. In: *Proceedings of XX International Congress of Entomology*. Firenze, Italy 1996.
- [26] Roff D A. On being the right size. *Am. Nat.*, 1986, **118**:405~422.
- [27] Charlesworth B. Evolution in Age-structured Populations. Cambridge Univ. Press, 1980.
- [28] Yang D, *et al.* Analysis of gypsy moth (*Lepidoptera Lymantriidae*) population dynamics in Michigan using geographic information systems. 1998, **27**: 842~852.
- [29] Shell S P and Lookwood J A. Spatial characteristics of rangeland grasshopper (*Orthoptera Acrididae*) population dynamics in Wyoming: implications for pest management. *Environ. Entomol.*, 1997a, **26**:1056~1065.
- [30] Shell S P and Lookwood J. A Spatial analysis of ecology factors related to rangeland grasshopper (*Orthoptera Acrididae*) outbreak in Wyoming. *Environ. Entomol.*, 1997b, **26**:1343~1353.
- [31] Dunning J B Jr, *et al.* Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications*, 1995, **5**(1):3~11.
- [32] Turner M G, Arthaud G J, Engstrom R T, *et al.* Usefulness of spatially explicit population models in land

management. *Ecological Applications*,1995,**5**(1):12~16.

[33] Holt R D, Pacala S W, *et al.* Linking contemporary vegetation models with spatially explicit animal population models. *Ecological Applications*,1995, **5**(1):20~27.

[34] Elton C S. The reason for conservation. In: *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. 1958. 143~153.

[35] MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*,1955, **36**:533~536.

[36] MacArthur R And Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton. 1967.

[37] Goodman D. The theory of diversity-stability relationships in ecology. *The quarterly Review of Biology*. 1975, **50** (3):237~266.

[38] Pimm S. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, **307**:321~326.

[39] McCann K, Hastings A and Huxel G R. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*,1998, **395**: 794~798.

[40] Paine R T. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*,1992, **355**:73~75.

[41] Wootton J T. Estimates and test of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecol. Monogr.*, 1997 **67**:45~64.

[42] Gary A P. Stability is woven by complex webs. *Nature*, 1998, **395**: 744~745.

[43] Clark C W. Dynamic models of behavior: An extension of life history theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993,**8**(6):205~209.

[44] Tim Caro. The behavior-conservation interface. *Trends in Ecology & Evolution*,1999,**14**(9):366~369.

[45] Reed J M and Dobson A P. Behavioural constraints and conservation biology: conspecific attraction and recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993,**8**:253~255.

[46] Olivia P Judson. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*,1994 **9**(1):9~14.

[47] DeAngelis D L And Gross L J eds. *Individual-based Models and Approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems*. Chapman & Hall,1992.