

马尾松毛虫种群动态的时间序列分析及复杂性动态研究

张 真^{1*}, 李典谟^{1**}, 查光济²

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100080; 2. 金寺山林场, 安徽冬至县 246007)

摘要:自从 May (1974) 指出即使是简单的种群模型也能揭示混沌动态以来, 自然种群是否存在混沌一直具有争论, 如何检测自然种群的混沌行为也成为种群动态研究的一个难点。通过时间序列分析和反应面模型建模的方法分析了马尾松毛虫的复杂性动态。用自相关函数对马尾松毛虫发生的时间动态分析的结果认为动态是平稳的, 其周期性不显著, 而具有一定的复杂性, 这种类型可以是减幅波动、有限周期或弱混沌, 波动主要由系统内因引起。进一步采用反应面模型估计全局李雅普若夫指数和局域李雅普若夫指数结果均为负, 显示马尾松毛虫种群动态不存在混沌现象, 但是在增加一个小的噪音以后, 局域李雅普若夫指数变为在 0 以上波动, 说明系统对噪音非常敏感, 噪音对松毛虫种群动态具有很大的影响, 可以将其从非混沌状态变为混沌。研究结果认为全局李雅普若夫指数 λ 是一定时间内两个变动轨迹的总平均偏差, 而随着种群动态的波动, 指数也是波动的, 所以对于检测自然种群的混沌来说不是一个好的指标。局域李雅普若夫指数 λ_M 能更好地表示自然种群混沌的存在和产生混沌的条件。对害虫管理来说对种群暴发初期的预测是尤其重要的, 而此时又最难于预测, 所以对种群动态的监测就尤为重要。由于马尾松毛虫的代间种群动态为第一级密度相关, 前一代的虫口密度与下一代的虫口密度相关性最强, 所以前一代预测下一代是最可靠的。

关键词: 马尾松毛虫; 自相关函数; 时间序列分析; 混沌; 非线性时间序列模型; 种群动态

Time Series Analysis and Complex Dynamics of Mason Pine Caterpillar, *Dendrolimus punctatus* Walker (Lepidoptera Lasiocampidae)

ZHANG Zhen^{1*}, LI Dian-Mo^{1**}, ZHA Guang-Ji² (1. Institute of Zoology, Chinese Academy of Science, Beijing 100080, China; 2. Jinsishan Forest Farm, Dongzhi County, Anhui 246007, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(7): 1061~1067.

Abstract: Since May (1974) pointed out that even simple population models had the potential to display chaotic dynamics, ecologists have been debating on existing of chaotic behavior in natural populations. To detect the chaos in natural populations is still difficult. In this paper time series analyses and response surface method were used to analyze the complex dynamics of mason pine caterpillar (MPC), *Dendrolimus punctatus* Walker. Autocorrelation function (ACF) analyses of the population dynamics of MPC demonstrate the pattern of the oscillatory decay to zero, which reveal the population is stationary, and fluctuations with an endogenous periodic component. The deterministic dynamics may be damped oscillations, a limited cycle, or "weak" chaos. Endogenous component plays more important role than exogenous component. It has no significant period. MPC population dynamic pattern may be different at

基金项目: 中国科学院创新方向课题资助项目 (KSCX2-SW-103; KSCX2-1-02); 国家自然科学基金资助项目 (30170596)

Stephen Ellner 博士对本工作提供了宝贵意见, 特此致谢。

* 现在中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所工作。

** 通讯作者 Author for correspondence

收稿日期: 2002-04-03 日期: 2002-04-03

作者简介: 张真 (1961~), 女, 四川成都人, 副研究员。主要从事昆虫生态学及森林病虫害管理研究。

different sites or time and spatial scales. Though both Global Lyapunov Exponents and Local Lyapunov Exponents are negative, adding a small noise the local Lyapunov Exponents fluctuated above zero. The results reveal that noise can play an important role in the population dynamics and can move the system into chaos. The Global Lyapunov Exponents λ is based on average divergence rate which may not be a good indicator for dynamics of real biological system because Lyapunov Exponents will fluctuate with population. So estimation of Local Lyapunov Exponent λ_M is a more appropriate way to detect the chaos. For the management of MPC the most important prediction is at the beginning of the outbreak, so continuous monitoring is needed. Because of the first order density dependent, the prediction for the next generation by the status of present generation should be most reliable.

Key words: *Dendrolimus punctatus* Walker; autocorrelation function; time series analysis; nonlinear time-series modeling; chaos; population dynamics

文章编号:1000-0933(2002)07-1061-07 中图分类号:Q968.1 文献标识码:A

马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)是我国南方松林的重大害虫,发生面积广,造成的损失大。从 20 世纪 50 年代开始我国就对马尾松毛虫进行了大量研究,尤其是 20 世纪 80 年代以后对其种群动态和综合管理进行了研究^[1~4],但是以往的研究多注重单因子对种群动态的影响,从种群动态变化机制的角度研究各种因子综合作用对松毛虫种群动态的影响较少。什么是调节马尾松毛虫种群动态的关键因子?其种群动态是否存在复杂性?本文通过对马尾松毛虫种群动态时间序列进行分析,揭示松毛虫种群时间动态的变化规律,并通过对种群变动过程中的混沌现象的检测,探讨其种群动态的复杂性。

1 研究方法

1.1 数据来源

分析数据来源有两个,一是安徽省冬至县金寺山林场 1963 年至 1989 年各代马尾松毛虫的发生面积,其中部分三代的与第二代合并,按一年两代处理,分析年际间动态时采用第二代的数据进行分析。二是福建连江县 1959 年至 1980 年各年的发生面积^[5]。由于不断砍伐和种植,松林面积不断变化,所以对数据进行了归一化处理,即归一发生面积 = 发生面积 / 松林总面积 × 最大发生面积,两个点的归一发生面积如图 1、图 2 和图 3。

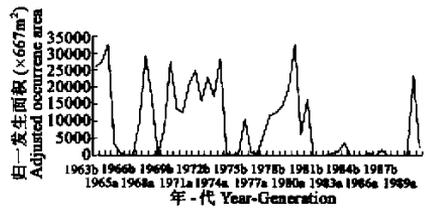


图 1 安徽冬至县金寺山林场马尾松毛虫各代归一发生面积

Fig. 1 Adjusted generation to generation occurrence area of MPC in Jinsishan forest farm, Dongzhi County, Anhui

a; 第 1 代 First generation; b; 第 2 代 Second generation (包括部分第 3 代 include part of third generation)

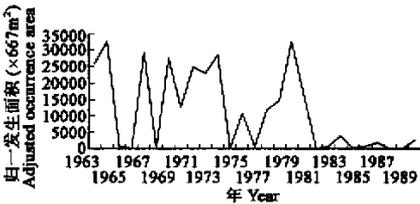


图 2 安徽冬至县金寺山林场马尾松毛虫年归一发生面积

Fig. 2 Adjusted year occurrence area of MPC in Jinsishan forest farm, Dongzhi County, Anhui

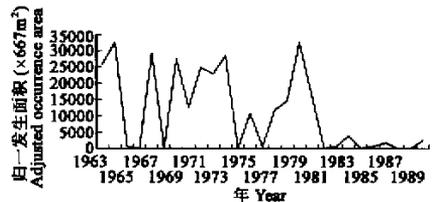


图 3 福建连江县马尾松毛虫发生面积

Fig. 3 Adjusted year to year occurrence area of MPC in Lianjiang County, Fujian

1.2 种群动态的时间序列分析

采用时间序列的自相关函数(Autocorrelation function ACF)来分析马尾松毛虫的时间动态。分析前对数据进行对数转换,令种群数量为 N_t , $L_t = \log N_t$ 。通过计算 L_t 与 $L_{t-\tau}$ 的相关系数来估计自相关函数,其中时滞 $\tau(\tau=1, 2, \dots)$ 为两项之间的时间间隔。然后以时滞 τ 为函数对相关系数作图。

自相关函数 ACF 的图形形状可以显示种群动态的平稳性和周期性。如果序列的自相关系数逐渐趋向 0,不管是单一的,还是周期性的,则种群动态是平稳的^[6]。非平稳性的种群动态有几种形式,当 ACF 不趋于 0,而是以固定的振幅围绕 0 上下波动,则种群动态是周期性的。周期性往往是系统的外因如季节变化等所引起,常被称为“相记忆性半循环”(phase-remembering quasi-cycles)^[7]。当种群动态为减幅波动(damped oscillations)、有限循环(limited cycle)或弱混沌(weak chaos)时,种群的波动主要由系统内因所决定,这被称作“相忘记性半循环”(phase forgetting quasi-cycles)^[7]。这样的系统 ACF 为趋于 0 的减幅波动。相反由指数稳定性引起的非周期性的平稳系统 ACF 单调地趋于 0。

偏自相关函数(Partial autocorrelation function PACF)是在排除其他数据点影响下各时滞数据点的相关系数,在分析 ACF 的同时进行 PACF 的分析。通过对自相关函数的分析还可以研究密度相关的级别(level of order in the time series),第 1 级(first order)密度相关是指 N_{t-1} 确定 N_t ,第 n 级(n th order)密度相关是指 N_{t-n} 与 N_t 显著相关。分析时应用 SAS 统计软件的自相关分析程序进行。

1.3 混沌的检测

混沌广泛存在于自然界,同样也存在于生物系统中。对混沌的定义有很多,简单地说混沌系统具有对初始条件敏感的依赖性^[8]。自从 May (1974) 指出即使是简单的种群模型也能揭示混沌动态以来^[9],生态学家就一直在研究如何检测自然种群的混沌行为^[10~24]。李雅普若夫特征指数(Lyapunov exponent)是检测混沌的重要指标。

李雅普若夫特征指数(Lyapunov exponent) λ 定义为初始条件下一个非常小的差异的长时间增长后两条轨迹之间偏差的指数率。正的 λ 是刻画混沌系统的主要特征,而 λ 为负或 0 系统则不是混沌的^[21]。

可以通过时间序列模型估计系统动态的特征和李雅普若夫特征指数 λ 。在中等的数据点(约 1,000 左右的数据点)的情况下,有多种模型能给出确定系统可靠的李雅普若夫特征指数。在序列较短的数据(50~500 个数据点)情况下,有 3 种模型适于具噪音的低维系统动态:响应面方法(response surface method RSM)、薄盘样条(thin-plate splines TPS)和正向神经网络(feed forward neural network FNN)。对 20~50 数据点的时间序列,RSM 尤其适合,这样的数据量对高维动态是不够的,而 RSM 对这样数据量的低维动态运行良好。FNN 适合于有 50~500 数据点的数据(如病害流行的月或周数据)^[22]。

由于所获得的马尾松毛虫数据的数据点有限,采用了 RSM 模型来进行模拟估计。RSM 模型的独立变量是增长率 N_t/N_{t-1} 。模型的形式如下:

$$\log(N_t/N_{t-1}) = P_q(N_{t-1}^{\theta_1}, N_{t-2}^{\theta_2}, \dots, N_{t-d}^{\theta_d}) + e_t \quad (1)$$

P_q 为 q 次多项式。取不同的 d, q 和 τ 进行模型的拟合(如取 $d=1 \& 2$, 如果 2 比 1 好,再取 3; 取 $q=1 \& 2$, 如果 2 比 1 好,再取 3; 取 $\tau=1, 2, 3, \dots$ 直到拟合结果不能再改进)。对任何系统来说,最佳转换参数(θ 值)是未知的,需要通过数据进行估计。分别取 $\theta_i \{-1, -0.5, 0, \dots, 2.5, 3\}$ 的各种组合,当 $\theta_i=0$ 时采用对数转换。模型越复杂参数越多,用 C_p 作为标准选取模型,用 C_p 最小的模型进行模拟。 $C_p = SSE/(n-2p)$, SSE 为残差平方和, p 为模型参数的数量。

全局和局域李雅普若夫特征指数的定义和估计 全局和局域李雅普若夫特征指数的定义和估计基于 Ellner 和 Turchin 的研究^[22];令 $\{X_0, X_1, X_2, \dots\}$ 系统的变动轨迹, $J_t = DF(X_t, e_t)$, Jacobian 矩阵为 F 对变量 X 的偏导数。令 $\|A\|$ 表示矩阵 A 的模(可用任何模),那么:

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|J_t J_{t-1} \dots J_1\| \quad (2)$$

因为 J_t 独立于 e_t , 对 λ 的估计就为估计 $\hat{J}_t = \hat{D}F(X_t)$ 和 n 个观测数据向量:

万方数据

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \log \|\hat{J}_n \hat{J}_{n-1} \dots \hat{J}_1 V\| \quad (3)$$

全局李雅普若夫指数 λ 是一定时间内两个变动轨迹的总平均偏差,而局域李雅普若夫指数去除了这种平均,而表示对一定空间中的一定初始点经过一定时间变动轨迹的偏差。数学定义采用单一变量时间序列 $\{N_0, N_1, N_2, \dots\}$ 的时间延迟动态,可考虑噪音也可不考虑噪音。令 M 为时间横轴(监测偏差的模拟步数)。时间 M 在 N_t 的扰动 $N_t^* = N_t + \epsilon$ 后,到时间 $t + M$ 时的局域指数为:

$$\lambda_M(t) = \lim_{\epsilon \rightarrow 0} \frac{1}{M} \log \{ |N_{t+M}^* - N_{t+M}| / \epsilon \} \quad (4)$$

2 结果与分析

2.1 自相关函数(ACF)的模式

分别对上述两组数据进行自相关、偏相关和模式识别(图 4~6),金寺山林场马尾松毛虫各代归一面积时间序列的自相关系数和偏相关系数都只有 r_{m-1} 与 r_m 的相关关系显著($R=0.39043$ $p=0.05$);而金寺山林场和福建连江县的各年马尾松毛虫归一面积时间序列自相关和偏相关系数均无显著相关,但周期性较前者明显。两组数据均为平稳的有限周期波动。

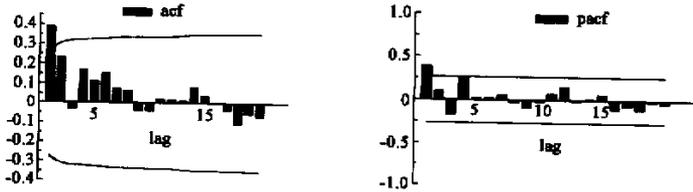


图 4 安徽冬至县金寺山林场马尾松毛虫各代归一面积时间序列的自相关和偏相关图

Fig. 4 ACF and PACF of MPC adjusted generation to generation occurrence area in Jinsishan forest farm Dongzhi, Anhui

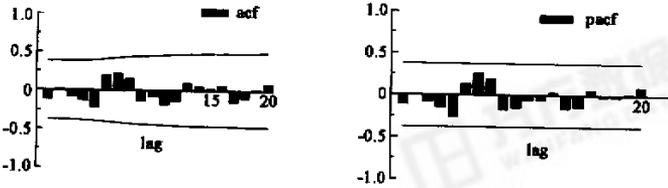


图 5 安徽冬至县金寺山林场马尾松毛虫各年归一面积时间序列的自相关和偏相关图

Fig. 5 ACF and PACF of MPC adjusted year to year occurrence area in Jinsishan forest farm, Dongzhi, Anhui

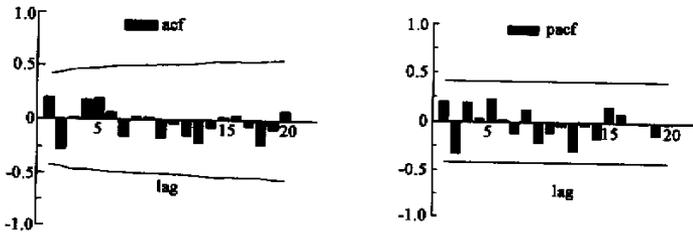


图 6 福建连江县马尾松毛虫归一发生面积时间序列自相关和偏相关图

Fig. 6 ACF and PACF of MPC adjusted year to year occurrence area in Lianjiang, Fujian

上述结果说明马尾松毛虫各代间存在时间延迟效应,当代的种群大小与前一代种群大小有关,属于第一级密度相关(first order density dependence),不存在更高级的密度相关;而各年间种群无明显相关。

2.2 RSM 模型和全局李雅普若夫指数(Global Lyapunov Exponent)

对两组数据分别进行 RSM 模型的拟合,其最佳参数列于表 1。

以上结果说明根据全局李雅普若夫指数判断,系统不具混沌。各代时间序列模型的全局李雅普若夫指数接近 0,处于混沌的边缘,而各年时间序列的全局李雅普若夫指数却远小于 0,系统成强烈的收缩趋势。

表 1 最佳 RSM 模型的拟合结果

Table 1 Estimated response-surface model					
数据来源 Data	τ	q	d	θ	λ
福建,年 Fujian, year to year	2	4	1	-1	-2.9316
安徽,年 Anhui, year to year	1	1	1	0	-6.7042
安徽,代 Anhui, generation to generation	1	3	1	-0.5	-0.1198

2.3 局域李雅普若夫指数(Local Lyapunov Exponent)

根据上述 RSM 模型计算局域李雅普若夫指数,结果如图 7~12。从结果来看,虽然全局李雅普若夫指数为负,但局域李雅普若夫指数却有一定的变化,首先它是随种群大小的变化而波动的,在不具噪音的情况下在小于 0 的范围内波动,而在增加一个很小的噪音以后,就能发生很大的变化,当噪音取平均数为 0,标准差为 0.001 时,年时间序列的局域李雅普若夫指数就变为在大于 0 的范围波动,代时间序列出现了一些大于 0 的点,当噪音取平均数为 0,标准差为 0.01 时,代时间序列也大部分在大于 0 的范围波动。

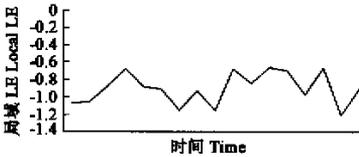


图 7 安徽冬至县金寺山林场马尾松毛虫各年时间序列局域李雅普若夫指数

Fig. 7 Local Lyapunov Exponent of MPC year to year time series in Jinsishan forest farm Dongzhi County Anhui

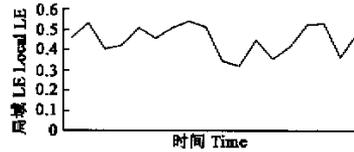


图 8 安徽冬至县金寺山林场具噪音各年时间序列具噪音(平均数为 0,标准差为 0.001)的局域李雅普若夫指数

Fig. 8 Local Lyapunov Exponent of MPC year to year time series with noise(mean 0,standard deviation 0.01) in Jinsishan forest farm Dongzhi County Anhui



图 9 安徽冬至县金寺山林场具噪音各年时间序列具噪音(平均数为 0,标准差为 0.01)的局域李雅普若夫指数

Fig. 8 Local Lyapunov Exponent of MPC year to year time series with noise(mean 0,standard deviation 0.01) in Jinsishan forest farm Dongzhi

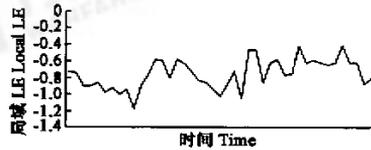


图 10 安徽冬至县金寺山林场马尾松毛虫各代时间序列局域李雅普若夫指数

Fig. 10 Local Lyapunov Exponent of MPC generation time series in Jinsishan forest farm Dongzhi County Anhui

3 结论与讨论

通常认为马尾松毛虫的暴发是周期性的,每隔 3~5a 暴发一次^[1,25]。通过自相关和偏相关分析,动态是平稳的,其周期性不显著,而具有一定的复杂性,这种类型可以是减幅波动、有限周期或弱混沌。马尾松毛虫各代间存在时间延迟效应,当代的种群大小与前一代的种群大小有关,属于一级密度相关(first order density dependent)。最佳 SRM 模型参数的估计结果嵌入维(d)均为 1,与自相关函数分析的结果相同。以年为单位分析其动态,就失去了这样的信息,而显示出一定的周期性。分析结果还表明,虽然气候因子对马

尾松毛虫的种群动态有一定的影响^[1,2],系统内因是种群动态变动更重要的因子,这些因素主要与系统结构极其密度制约因子有关,而且有研究结果还表明干旱的影响有滞后(将另文发表),也是通过影响系统内因如寄主、松毛虫和松毛虫的天敌起作用。

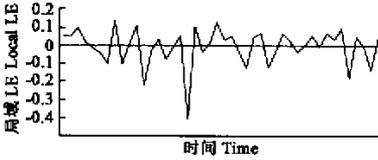


图 11 金寺山具噪音各代时间序列具噪音(平均数为 0, 标准差为 0.001)的局域李雅普若夫指数

Fig. 11 Local Lyapunov Exponent of MPC generation to generation time series with noise (mean 0, variance 0.01) in Jinsishan forest farm Dongzhi County Anhui

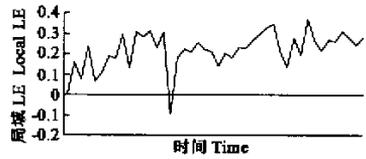


图 12 安徽冬至县金寺山林场具噪音各代时间序列具噪音(平均数为 0, 标准差为 0.01)的局域李雅普若夫指数

Fig. 12 Local Lyapunov Exponent of MPC generation to generation time series with noise (mean 0, variance 0.01) in Jinsishan forest farm Dongzhi County Anhui

不同的时间和空间尺度下系统的动态是不一样的,更短或更小尺度下的系统相对于更长或更大尺度下的系统规则性较差,较高尺度水平下的系统行为更平稳和规则^[29]。马尾松毛虫的动态数据也说明了这一点,以年为单位分析时,系统的动态更加平稳,系统更多地受外部因素的影响,而以代为单位分析时,系统出现明显的一级密度相关,更多地受内部因素的影响。

全局李雅普若夫指数 λ 是一定时间内两个变动轨迹的总平均偏差,而随着种群动态的波动,指数也是波动的,所以全局李雅普若夫指数还不能很好地检测自然种群中混沌的存在。局域李雅普若夫指数 λ_M 能更好地表示混沌的存在和产生混沌的条件。在种群动态的研究中,了解什么情况下出现混沌和混沌出现的频率比了解系统是不是混沌的更加重要和有用^[22]。对松毛虫种群动态的研究进一步说明了这一点,通过局域李雅普若夫指数可以比较容易地分析李雅普若夫指数的变动情况和噪音对混沌产生的影响。虽然检测结果全局李雅普若夫指数均为负,局域李雅普若夫指数也在 0 以下波动,但在增加一个小的噪音的情况下,局域李雅普若夫指数可以在 0 以上波动,这说明系统对噪音非常敏感,噪音对系统的动态和混沌的出现产生很大的影响,可以使其从非混沌转向混沌。

正如 Patten 所指出的那样,生态系统中的生命持续过程的主要部分是规则的(well-behaved),但不规则的混沌(poorly-behaved)至少偶尔会出现^[26]。所以自然种群的动态多数情况下是非混沌的,偶尔出现混沌现象。也许这就是为什么虽然理论种群模型能演示出混沌,而在自然系统中却很少检测出混沌的原因(除 Morris, W. F. 1990 所列的原因外^[28])。马尾松毛虫的种群动态就是这样,多数情况下是非混沌的,在一定条件下(如适当的噪音),有可能出现混沌。

较高 λ_M 值表示对小波动的较大依赖性,而较高 λ_M 值出现在种群数量较小的时候,说明此时对下一次暴发的可能性最难于预测。在种群达到高峰的时候(λ_M 最小),对种群动态预测的可靠性最高,因为种群一定会降低到接近 0^[22]。马尾松毛虫动态的分析结果也是这样。对害虫管理来说对种群暴发初期的预测是尤其重要的,而此时又最难于预测,所以对种群动态的监测就尤为重要。由于马尾松毛虫的代间种群动态为第一级密度相关,前一代的虫口密度与下一代的虫口密度相关性最强,所以前一代预测下一代最可靠。

自从 May (1974) 指出即使是简单的种群模型也能揭示混沌动态以来,自然种群是否存在混沌一直具有争论,如何检测自然种群的混沌行为也成为种群动态研究的一个难点。在统计理论基础通过非线性时间序列模型检测混沌的方法还很新,且不完善^[22],存在 3 方面的问题:(1)参数估计方面的问题,不同的估计方法对模型和预测结果会很敏感;(2)不同的模型可能都与数据拟合得同样好,但却可能预测出不同的种群行为; (3)即使使用了最佳的参数,简单的模型也可能不能捕捉到所观察的动态^[27]。另外这样的方法需要很长的时间序列和分离序列中确定性变化和随机噪音。目前在昆虫种群混沌的研究中,为了避免季节

影响多选取一化性的昆虫,对于像马尾松毛虫这样多化性的昆虫,采用一年取一个数据,来分析马尾松毛虫年际动态,但与世代间的动态相比,失去了一些重要的中间变化信息。如何处理季节变化的问题?在自然界中季节的变化是客观存在的,是否一定要将其影响分离出来?如何检测和研究自然生态系统中的混沌及其动态变化规律,是目前种群动态复杂性研究的一个十分重要的问题,需要加强这方面的研究。

参考文献

- [1] Hou T Q(侯陶谦). *Chinese Pine Caterpillars*, Beijing: Science Press, 1987.
- [2] Chen C J(陈昌洁). *Integrated Management of Pine Caterpillars in China*. Beijing: China Forestry Publishing House, 1990.
- [3] Chen X F(陈晓峰), Li D M(李典谟). Investigation and simulation on population dynamics of mason pine caterpillars *Dendrolimus punctatus* Walker. *Acta Entomologica Sinica*(in Chinese)(昆虫学报), 1993, **36**(1): 56~62.
- [4] Ma X M(马小明). A Study on the population dynamics simulation of *Dendrolimus punctatus*, *Scientia Silvae Sinicae*(in Chinese)(林业科学), 1994, **30**(1): 88~92.
- [5] Xue X Q(薛贤清), Chi X D(池信佃), Chen J Y(陈建寅), et al. Application of discriminant analysis to the quantitative forecast of *Dendrolimus punctatus*, Walker. *Journal of Nanjing Technological College of Forest Products* (in Chinese)(南京林产工业学院学报), 1982, (1): 134~153.
- [6] Box G E and Cox D R. An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistic Society*, 1964, **B26**: 211~252.
- [7] Nisbet R M and Gurney W S C. *Modeling fluctuating populations*. John Wiley & Sons, Chichester, England, 1982.
- [8] Schuster H G. *Deterministic chaos, an introduction*(second revised edition). Physik Verlag Weinheim, Germany, 1988.
- [9] May R M. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, 1974, **186**: 645~647.
- [10] Hassell M P, Lawatto J H, and May R M. Patterns of dynamical behavior in single species populations. *Journal of Animal Ecology*, 1976, **45**: 471~486.
- [11] Thomas W R, Pomerantz M J, Gilpin M E. Chaos, asymmetric growth and group selection for dynamic stability. *Ecology*, 1980, **61**: 1312~20.
- [12] Schaffer W M, Order and chaos in ecological systems. *Ecology*, 1985, **66**: 93~106.
- [13] Schaffer W M, and M Kot. *Differential systems in ecology and epidemiology*. In A. V. Holden, editor. Chaos. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1986a. 158~178
- [14] Schaffer W M, and M Kot. Chaos in ecological systems; the coals that Newcastle forgot. *Trends in Ecology and Evolution*, 1984, 1986b, **1**: 58~63.
- [15] Berryman A A, Millstein J A. Are ecological systems chaotic-and if not, why not? *Trends. Ecol. Evol.*, 1989, **4**: 26~28.
- [16] Bellows T S Jr. The descriptive properties of some models for density dependence. *J. Anim. Ecol.*, 1981, **50**: 139~156.
- [17] Ellner S, Gallant A R, McCaffrey D, and Nychka D W. Convergence rates and data requirements for Jacobian-based estimates of *Lyapunov exponents* from data. *Physical Letters*, 1991, **153**: 375~363.
- [18] McCaffrey D F, Ellner S, Gallant R, et al. Estimating the Lyapunov exponent of a chaotic system with a nonparametric regression. *Journal of the American Statistical Association*, 1992, **87**: 682~695.
- [19] Turchin P and Taylor A D. Complex dynamics in ecological time series. *Ecology*, 1992, **73**: 289~305.
- [20] Abaranel H D I, Brown R, Sidorowich J J, et al. The analysis of observed chaotic data in physical system. *Rev. Mod. Phys.*, 1993, **65**: 1331~1392.
- [21] Lloyd A L and Lloyd D. Chaos; its significance and detection in biology. *Biological Rhythm Research*, 1995, (2) 233~252.
- [22] Ellner S and Turchin P. Chaos in a noisy world; new methods and evidence from time-series analysis. *The American Naturalist*, 1995, **145**(3): 343~375.
- [23] Hassell M P, Lawton J H and May R M. Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *J. Anim. Ecol.*, 1996, **45**: 471~486.
- [24] Stone L, Landan G and May R. *Detecting time's arrow: a method for identifying nonlinearity and deterministic chaos in time-series data*. Proc. R. Soc. Lond. B, 1996, **263**: 1509~1513.
- [25] Cai X M(柴希民), Wu Z D(吴正东). A study on the characteristics of *Dendroctonus punctatus*. *Journal of North East Forestry University*(in Chinese)(东北林业大学学报), 1991, **19**(3): 7~11.
- [26] Pstten B C. Synthesis of chaos and sustainability in a nonstationary linear dynamic model of the American black bear (*Ursus americanus* Pallas) in the Adirondack Mountains of New York. *Ecological Modeling*. 1997, **100** (1997): 11~42.
- [27] Morris W F. Problems in detecting chaotic behavior in natural population by fitting simple discrete models. *Ecology*, 1990, **71**: 1849~1862.
- [28] Cai X M(柴希民), He Z H(何志华), Wu ZD(吴正东). Analysis of mortality of the pine moth, *Dendroctonus punctatus* Walker during its latent period. *Scientia Silvae Sinicae*(in Chinese)(林业科学), 1992, **28**(2): 184~187.
- [29] Simon H A. The organization of complex systems. In: Pttee, H. H. eds, *Hierarch Theory*. Braziller New York, 1973. 1~27.