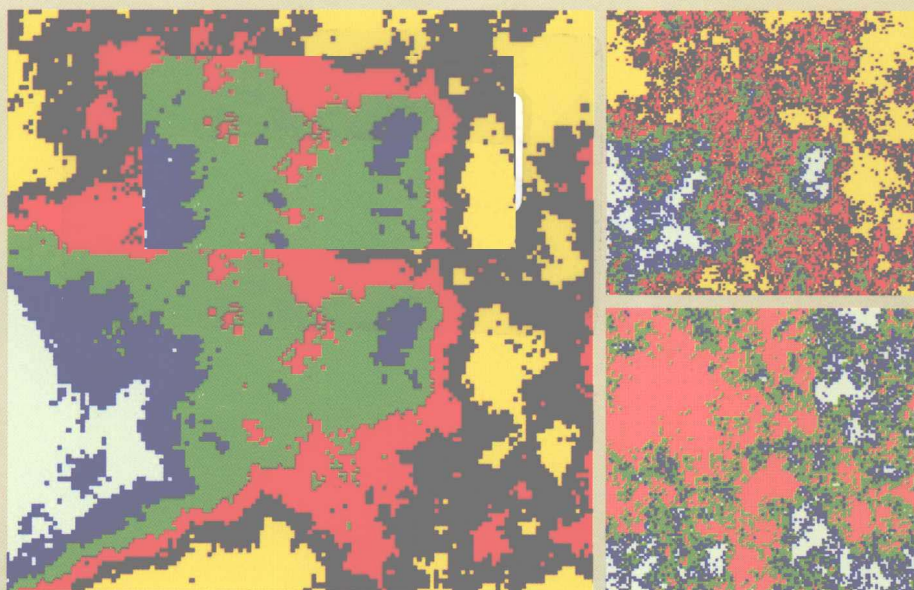


植物种群动力学 演化机制

林振山 刘会玉 齐相贞 著



科学出版社

www.sciencep.com

国家自然科学基金资助项目(40871083)

植物种群动力学演化机制

林振山 刘会玉 齐相贞 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是作者负责的国家自然科学基金资助项目(40871083)“若干人类景观活动对(植物)种群演化影响的数值模拟研究”的部分研究成果。内容涉及人类活动环境效应、种群入侵理论、理论生态学、种群多样性,系统地研究了无性系外来植物物种的入侵机制、外来种子植物的入侵机制、栖息地毁坏时空异质性对物种多样性的影响。

本书观点新颖独特,方法科学严谨,论述深刻透彻,所涉及的研究内容均为国际前沿或热点问题。本书可供地理科学、生命科学、生态学、环境科学以及有关学科的研究人员和教学人员参考,也可作为相关学科高年级本科生和研究生的教科书或参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物种群动力学演化机制/林振山,刘会玉,齐相贞著. —北京:科学出版社, 2010

ISBN 978-7-03-027088-7

I. ①植… II. ①林…②刘…③齐… III. ①植物群落-生物学:动力学
IV. ①Q948.15

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 051046 号

责任编辑:彭胜潮 关 焱 孙 青 / 责任校对:朱光光

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:王 浩

科 学 出 版 社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京外文印务有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2010 年 3 月第 一 版 开本:B5(720×1000)

2010 年 3 月第一次印刷 印张:14 1/2

印数:1~1 500 字数:282 000

定价:69.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

前 言

当前,由于人类活动而导致环境异变和物种灭绝等一系列重大问题促使地理科学和宏观生物学的联合研究达到了一个新的深度和广度。俄罗斯科学家提出了地-生态学;美国国家基金会在 2000~2010 年“地球科学规划”中,已将有关“人类活动而导致生态异变”的研究列为支持的重点,有关的动力学研究则为重点中的重点。而 2001 年美国景观生态学会年会则将“线性科学和非线性科学在景观生态学中的应用”、“把人类和人类活动整合到景观生态学”和“景观水平的生物多样性保护”列为 21 世纪景观生态学的主题部分。国际上正酝酿着基于物种的景观生态学。国内有关该领域的研究则刚刚起步。国家自然科学基金资助项目指南鼓励探索人类活动影响下,地球表层的结构功能变化机制及动力学与可持续发展途径的研究,国家自然科学基金委员会地球科学部将“生态系统分析与生物多样性”列为拟重点资助研究的关键科学问题。

几十年来,人类正以前所未有的速度改变着地球的物种多样性。集合种群在大面积的人类干扰(如大范围的森林砍伐、农业活动和城市化)所造成的残留缀块或破碎的生境片段的续存问题、“子孙债”问题、物种多样性及其预测问题,是当前与地球科学和生态学有关的交叉学科的前沿研究方向和热点问题。鉴于种群演化的长期性和生态系统内在的复杂性,诸如此类的许多重要科学问题仅靠传统生态学的野外观察、抽样分析和基于经验的统计分析是无法回答和解决的。当前生态学发展的前沿方向之一就是有关生态系统的动力学机制研究和动力学预测(如多样性或多度的预测)。众所周知,已知研究对象的某些现象或某些结果并不等于真正认识、洞察该对象。基于简单的假设和数值模拟的方法是当今自然科学各学科解释现象和结果的最有力、最科学的方法之一。但是,国际上有关宏观生态动力学、景观生态动力学和种群动力学方面的研究则刚刚起步。

作为科学家,重要的是向政府和大众提供丰富的科学咨询方案,告诉他们,在一种情况下是什么结果,在另一种情况下又是什么结果,而不是武断地认为只有一种情况或结果。所谓的大规模情景模拟就是要概括或通览所有的各种可能的客观情景,真正实现的某一客观现实只是我们万千情景模拟结果中的一种而已。在甲地 A 时段内可能是某一种情景,在甲地 B 时段内、乙地 A 时段内、乙地 B 时段内将完全是另外一些情景,但万千变化都将在我们的模拟结果(图集)里。运筹帷幄,决胜千里,是大规模情景模拟科学家的最真实写照,但前提是假设合理、参数完备、取值完备。所有的野外观测或调查结果无非是告诉我们在什么情况下应该取什么

参数,但一般来说,我们不需要任何的调查或观测也能概括有关调查结果的大致情景。例如,某一科学考察队费了九牛二虎之力获得以下两组数据:①甲地开发区毁坏了 25% 的植被,该植被原有 120 种物种;②乙地政府置放了 30% 的湿地保护区,该保护区原有 230 种保护物种。对此我们只需取栖息地毁坏率 $D = \{0, 1; 0.01\}$ 和物种数参数 $n = \{1, 10000; 1\}$ 的两组参数集,则自然而然地包含了上述的参数。

到了重新认识、开展大规模情景模拟的时代,你准备好了吗?

本书虽然是本研究小组近年来主要研究成果的小结,然而还是得意的少、不满的多。盖因作者学识浅薄,时间亦仓促而已。“挟泰山以超北海”,非不为也,是不能也。由于本书属于前沿性研究,及作者水平所限,难免有许多谬误和不当之处,敬请读者不吝赐教,不胜感激。

本书共 8 章,其中第 3 章、第 4 章是齐相贞博士学位论文的部分成果;第 5 章、第 6 章、第 7 章是刘会玉副教授博士学位论文的部分成果。全书由林振山主笔。感谢本研究小组所有成员的支持和劳动!

本书由国家自然科学基金资助项目(40871083)“若干人类景观活动对(植物)种群演化影响的数值模拟研究”资助,特此说明。

林振山

2009 年 12 月于契阔斋

目 录

前言

第一章 集合种群	1
§ 1 物种多样性与生境毁坏	1
1.1 生物多样性与物种多样性	1
1.2 生境毁坏对物种多样性丧失的影响	1
§ 2 岛屿生物地理学	2
§ 3 集合种群理论	4
3.1 集合种群概念	4
3.2 集合种群的分类	5
3.3 集合种群模型	6
第二章 基本模型与方法	11
§ 1 元胞自动机模型.....	11
§ 2 关联函数模式.....	12
§ 3 景观中性模型.....	13
§ 4 分(数)维与分形.....	14
4.1 分维的定义.....	15
4.2 网格法(计盒维数)	16
§ 5 Shannon 信息、测度熵和信息维	16
§ 6 物种多样性对生境毁坏响应的研究.....	18
第三章 外来植物物种的入侵机制	22
§ 1 生物入侵.....	22
1.1 生物入侵过程	22
1.2 建群特征	25
1.3 入侵种的传播格局	25
1.4 生物入侵的危害	26
1.5 生物入侵的理论探讨	27
1.6 国外研究进展	29
§ 2 外来种入侵的不确定性.....	31
2.1 多物种共存模型	33
2.2 外来种入侵干扰模型	34

2.3	外来种对不同群落结构的土著种群的影响	35
2.4	入侵的时滞现象	38
§ 3	无性系外来植物物种的入侵机制	41
3.1	克隆植物	41
3.2	元胞自动机模型	43
3.3	根茎(匍匐茎)型植物的空间传播	44
3.4	竞争差异下外来种入侵对土著种群的影响	47
3.5	生境变化对无性系外来种入侵的影响	57
3.6	较强竞争能力的外来无性系克隆植物在不同生境破坏下的入侵动态	57
3.7	较弱竞争能力的外来克隆植物的入侵动态	65
3.8	讨论	72
第四章	外来种子植物的入侵机制	75
§ 1	基本方法与模型	75
§ 2	种子植物外来种的入侵机制	78
2.1	元胞自动机模型	78
2.2	物种在不同传播方式下表现的空间格局	79
2.3	竞争差异下外来种的入侵动态	80
2.4	不同生活史特征、不同种群特征对入侵的影响	81
§ 3	生境破坏对种子植物外来种入侵的影响	91
第五章	物种多样性对栖息地毁坏时间异质性的响应	97
§ 1	栖息地毁坏时间异质性	97
§ 2	物种多样性对栖息地瞬间毁坏的响应	98
2.1	集合种群动态对栖息地瞬间毁坏的响应	98
2.2	物种多样性对栖息地瞬间毁坏的响应	103
§ 3	物种多样性对栖息地持续毁坏的响应	110
3.1	集合种群动态对栖息地持续毁坏的响应	110
3.2	物种多样性对栖息地持续毁坏的响应	116
§ 4	不同性质栖息地毁坏的时间异质性对物种多样性影响比较	121
4.1	物种多样性对栖息地瞬间毁坏和持续完全毁坏的响应比较	121
4.2	物种多样性对栖息地瞬间毁坏和持续部分毁坏的响应	124
第六章	物种多样性对栖息地毁坏空间异质性的响应	128
§ 1	栖息地毁坏空间异质性	128
§ 2	物种多样性对栖息地毁坏空间异质性的响应	130
§ 3	物种多样性对栖息地毁坏异质性响应的机制分析	150
3.1	栖息地毁坏下物种多样性影响因素分析	150

3.2 物种多样性对栖息地毁坏异质性响应的机制分析	151
第七章 栖息地毁坏时空异质性对物种多样性的影响	164
§ 1 物种多样性对栖息地持续完全毁坏($D=1$)时空异质性的响应	164
1.1 物种多样性响应	165
1.2 栖息地毁坏与竞争对集合种群动态的影响	169
§ 2 物种多样性对栖息地持续部分毁坏($D<1$)时空异质性的响应	179
2.1 物种多样性响应	180
2.2 栖息地毁坏与竞争对物种多样性响应的影响	183
§ 3 物种多样性对不同性质栖息地毁坏的响应比较	193
第八章 讨论	197
§ 1 讨论	197
§ 2 展望	201
§ 3 大规模的情景模拟	202
参考文献	204
作者简介	224

第一章 集合种群

§ 1 物种多样性与生境毁坏

1.1 生物多样性与物种多样性

“生物多样性”的概念,最初是由 Fisher 等(1943)在研究昆虫物种多度关系时提出的。尽管目前对“生物多样性”的概念没有一个严格、统一的定义,但是所表述的内容基本一致。而目前应用较为广泛的是 1995 年联合国环境规划署(United Nations Environment Programme, UNEP)发表的关于全球生物多样性的巨著《全球生物多样性评估》时,给出的一个较简单的定义:生物多样性是所有生物种类、种内遗传变异和它们与生存环境构成的生态系统的总称。根据该定义,生物多样性可在生态系统多样性、物种多样性和基因多样性 3 个概念层次进行讨论。而我国的一些专家将生物多样性划分为景观多样性、生态系统多样性、物种多样性和基因多样性 4 个层次进行讨论(马克平,1993)。更广义的生物多样性还应该包含功能多样性和生物多样性的应用。其中物种多样性是物种水平上的生物多样性,是指地球上所有生物物种(动物、植物、微生物)及其各种变化的总体,是生物多样性最直观的体现,是生物多样性概念的核心。它通常用一定空间范围的物种数量和分布特征来衡量。物种多样性指数有两个组成部分(Pielou, 1975; Odum, 1983),即绝对密度(丰富性)和相对丰度(均一性)。也就是说,多样性指数是丰富性和均一性的统一。多样性不仅可反映生境中物种的丰富度、变化程度或均匀度,反映不同自然地理条件与群落的关系,还可用于自然保护区的建设、资源的评价、森林资源的经营和合理开发利用等方面(郑元润, 1998)。

1.2 生境毁坏对物种多样性丧失的影响

目前生物灭绝的速率几乎超过了史前的任何时期,地球正面临着 6500 万年以来最大的集群灭绝(Lawton and May, 1995; Vitousek et al., 1997; Wilson, 1999; Myers and Knoll, 2001; Balmford et al., 2003)。据估计,人类在地球上出现之前,物种的灭绝速率是每 4 年才有一种物种消失,而现在每天大约有 75 种物种灭绝,是自然本底灭绝速率的 10 万倍(Wilson, 1999; Baillie et al., 2004)。已有的研究普遍认为,生境毁坏(自然生境的退化或消失,生境质量下降和破碎化)是当前种群和物种灭绝的最主要原因(Hanski, 1998)。Temple(1986)在研究中发

现,在濒临灭绝的鸟类中,有 82% 鸟类的灭绝危机主要来源于生境的丧失。据估计(武正军和李义明, 2003),在现已确定灭绝原因的 64 种哺乳动物和 53 种鸟类中,生境丧失和破碎分别引起其中的 19 种和 20 种灭绝,分别占 30% 和 38%。因生境丧失和破碎化而受到灭绝威胁的物种比例则更高,在哺乳动物和鸟类中分别占 48% 和 49%,在两栖动物中则高达 64%。我国动植物种类总数的 15%~20% 已受到灭绝的威胁,高于世界平均水平(10%~15%)。在《濒危野生动植物种国际贸易公约》附录所列 640 种物种中,我国就有 156 种,约为其种数的 1/4,形势十分严峻。近 50 年来,约有 200 种植物灭绝。高等植物中濒危和受威胁的高达 4000~5000 种,占总种数的 15%~20%,有超过 300 种陆生脊椎动物和 410 种野生植物濒临灭绝。

生境破碎化主要表现在以下几个重要方面(Pullin, 2005):①残余生境的总面积变小;②相对于总面积的边缘比值增大;③平均而言,斑块中的任何指定地点都比过去更接近于边缘;④平均而言,每块斑块比过去更孤立于其他斑块。因此,随着斑块变小和更加的孤立,斑块间的连接性变小,种群中的个体受到隔离效应的影响(Burkey, 1995; Wilcove et al., 1998)加剧,正常的迁移、扩散和建群受到隔离或限制(Hanski, 1994a, 1994b),使得物种的灭绝更加频繁,建群机会将会更加少,导致残余生境中的物种丰富度丧失。同时,因适宜的生境斑块面积不断减少,种群规模变小,统计随机性(出生率和死亡率的随机变化)、遗传随机性(遗传变异的随机性丧失和近亲交配)、环境随机性(正常气候模式中的随机变化)及自然灾害(火山爆发、洪涝灾害等)对种群的影响随之增大(Boyce, 1992; Schemske et al., 1994; Barrett and Kohn, 1991; van Treuren et al., 1991; Ellstrand and Elam, 1993; Young et al., 1996; Berge et al., 1998),影响到物种的存活和进化潜力(Pullin, 2005)。生境的丧失和破碎化引起斑块边缘的非生物环境(如光照、温度和湿度)和生物环境的剧烈变化(Price et al., 1980; Saunders et al., 1991; Zabel and Tscharntke, 1998),从而导致边缘效应(Lovejoy et al., 1986; Kapos, 1989; Malcom, 1994; Laurance et al., 1998),这进一步减少了适宜生境的面积,引起大量的外来物种入侵,而外来物种的入侵可以进一步导致生境的破碎化。另外,生境破碎化还会引起最小存活种群、最小生存面积的丧失,栖息地异质性的丧失,某些关键种的丧失,从而导致由食物网的瓦解所引起的次生灭绝(Saunders et al., 1991)。因此,生境破坏引起隔离效应、面积效应和边缘效应,并通过这些效应来影响动物种群的灭绝阈值、分布和多度、种间关系、群落结构以及生态系统过程,最终影响物种的长期续存(武正军和李义明, 2003)。

§ 2 岛屿生物地理学

随着科技的发展和人口的快速增长,不断加剧的人类活动破坏了越来越多的

生境,而生境毁坏又导致了全球范围内的生物多样性丧失,这使得生境毁坏对物种多样性的影响研究成为国际上生态学和生物多样性保护研究的热点之一(Haila, 2002; Heilman et al., 2002)。1980 年以前,生境破碎化研究的重点是探索破碎化的“岛屿效应”,主要研究方法是岛屿生物地理学途径。除研究典型岛屿外,还在亚马孙热带雨林开展了“破碎”实验,以检验岛屿生物地理学“平衡”理论的正确性和适用范围。1980 年以后,研究的重点转向探讨生境破碎化的非生物和生物环境变化以及它们的生态学效应,同时也考虑破碎化的生物地理学效应,主要研究方法是群落生态学、景观生态学和岛屿生物地理学相结合的途径。进入 20 世纪 90 年代,随着全球范围的生境毁坏,集合种群已成为数学生态学、理论生态学和保护生物学的重要手段,已成为当今国际生态学的重要前沿与热点(惠苍等, 2004)。

在保护生物学领域中,最早被广泛应用的是岛屿生物地理学理论。生态学家在海洋岛屿群落的研究中发现,岛屿的面积与物种数量之间存在着一种对应关系。但是在 20 世纪 60 年代以前,岛屿生物地理学中基本上没有定量的理论(Sauer, 1969; Williamson, 1981)。60 年代以后,由于大量的土地被开发,许多生物被隔离在城市和工农业用地所包围的岛屿状栖息地中,岛屿生物地理学理论应运而生。MacArthur 和 Wilson(1967)认为,岛屿物种丰富度取决于岛屿面积的大小与孤立程度,并定量阐述了岛屿上物种的丰富度与面积的关系,其关系式通常表达为

$$S = CA^Z \quad (1.1)$$

式中, S 为物种丰富度; A 为岛屿面积; C 为与生物地理区域有关的拟合参数; Z 为与到达岛屿难易程度有关的拟合参数。

岛屿生物地理学理论认为,岛屿物种丰富度取决于两个过程:新物种的迁入和岛屿原有物种的灭绝。对某一岛屿来说,已定居的物种越多,其灭绝的概率越大,而新迁入物种的建群率则越小,当建群率与灭绝率相等时,岛屿物种丰富度达到动态的平衡,即物种的数目相对稳定,但物种的组成却不断变化和更新。物种周转率(物种种类更新的速率)在数值上等于当时的迁入率或灭绝率,这就是岛屿生物地理学理论的动态平衡理论。对于任何物种来说,建群率和灭绝率与岛屿面积的大小紧密相关:面积越大,则会有更多的个体有机会到达这个岛屿,建群率越高;而面积越小,则种群越小,在随机因素影响下,灭绝率越大,这就是面积效应。另外,建群率也是隔离程度的函数,建群率随着与大陆距离的减小而增加,即距离效应。达到平衡状态的物种数主要取决于面积效应和距离效应,即岛屿面积的大小和岛屿离种源的距离。这就是岛屿生物地理学的物种-面积关系。因此,岛屿生物地理学理论的核心内容为:动态平衡理论和物种-面积关系。

随着全球范围的生境丧失和破碎化的加剧,对生境毁坏的一系列研究使岛屿生物地理学理论在 20 世纪 70~80 年代得到迅速发展,并成为物种保护和自然保护区设计的理论基础。Diamond 和 May(1976)根据岛屿生物地理学“平衡理论”

和物种-面积关系,提出了保护最大物种多样性的自然保护区设计原理。从而引起了著名的“SLOSS”辩论(Whittaker, 1998)。1980年前后,随着生态学家对广泛存在的局域物种灭绝的怀疑增加(Hanski and Gilpin, 1997),这一理论的应用有所下降,而且部分内容已被集合种群理论所更新(Hanski, 1999)。岛屿生物地理学理论的准确性和可应用范畴充满争议(邬建国, 1989, 1990; Whittaker, 1998),仅仅根据岛屿生物地理学理论进行生物多样性的保护是远远不够的,在具体应用到物种多样性保护中时必须谨慎(赵淑清等, 2001)。

§ 3 集合种群理论

3.1 集合种群概念

1980年以后,人类活动所引起的生境破坏(生境丧失和破坏)引起了保护生物学家的极大重视,人们对种群的空间动态和变化规律也开始强烈关注,于是集合种群受到了极大关注。1990年后,介绍集合种群理论和方法的著作和研究文章呈现出指数增长的趋势,代表性的专著有1997年出版的《集合种群生物学——生态学、遗传学和进化》(Hanski and Gilpin, 1997),Hanski于1999年出版的《集合种群生态学》,以及2004年出版的《集合种群》。这些专著使得集合种群的概念、理论和方法得到了进一步完善。

“集合种群”的概念庞杂繁多,但这些概念的内涵基本相同。Levins在1969年给出了“集合种群”的经典定义,即集合种群用来描述由一些局域种群组成的一个超种群,这些局域种群就相当于传统意义中的个体,而集合种群就相当于原来的种群。它强调集合种群必须表现出明显的局域种群周转,即局域生境斑块中生物个体全部消失,而后又重新定居,如此反复。而后,Hanski和Gilpin(1997)对该定义进行了拓展:集合种群是指一相对独立地理区域内各局域种群的集合,各局域种群通过一定程度的个体迁移而使之连为一体。一个典型的集合种群需要满足以下4个条件(Hanski et al., 1996)。

条件1: 适宜的生境以离散斑块形式存在,这些离散斑块可以被局域繁育种群占据。

条件2: 即使是最大的局域种群也有灭绝风险。否则,集合种群将会因最大局域种群的永不灭绝而可以一直存在下去,从而形成大陆-岛屿型集合种群。

条件3: 生境斑块不可过于隔离而阻碍局域种群的重新建立。如果生境斑块过于隔离,就会形成不断趋于集合种群水平上的灭绝的非平衡态集合种群。

条件4: 各个局域种群的动态不能完全同步。如果完全同步,那么集合种群不会比灭绝风险最小的局域种群续存更长的时间。这种异步性足以保证在当前环境下不会使所有的局域种群同时灭绝。

集合种群理论主要关注局域种群之间个体迁移的动态以及物种的续存条件(Hanski, 1998)。而传统的种群理论是以“均质种群”为对象的,即假定生境的空间连续性和质量均匀性。然而,随着生境的丧失和破碎化,生态学家已广泛注意到生境在时间和空间上的异质性和对种群动态、群落结构及物种多样性产生的重要影响。因此,异质种群,即集合种群的研究越来越受到关注。目前,集合种群已成为国际数学生态学、理论生态学和保护生物学的一个主要研究前沿,集合种群研究为濒危物种及种群的研究提供了新颖的理论依据,也为全球范围内的环境恶化和生境破坏对物种造成的破坏做出预测和度量,成为当今国际生态学的热点与前沿(张大勇等, 1997)。

3.2 集合种群的分类

1997年Harrison和Taylor将集合种群(metapopulation)分为5个基本类型:Levins集合种群(Levins metapopulation)、核心-卫星集合种群(core-satellite metapopulation)、斑块集合种群(patchy metapopulation)、非平衡集合种群(nonequilibrium metapopulation)或非平衡下降集合种群(nonequilibrium declining metapopulation)和混合型集合种群(mixed type metapopulation)。很显然,Harrison和Taylor的集合种群分类法是基于单质或均质的,即one-population metapopulation。

自20世纪70年代以来,非线性数学和非平衡态热力学在生态学中的应用促进了多平衡态生态学观点的发展,Levins将扩散-反应方程加以推广,使其能包含空间异质性,从而为解释具有空间结构的生态学系统多平衡态现象提供了一个数学理论。从Levins metapopulation到Hanski的2种异质集合种群模式(two-population metapopulation model),再到Tilman(1994, 1997)的 n -种异质集合种群模式(n -population metapopulation model),近代景观生态学家已经将研究对象从经典的多(n -population)生态系统[或群落(community)]聚焦到基于亚种群(sub-population)或局部种群(local population)的集合种群(metapopulation),后又拓展、回归到 n -种异质集合种群(n -population metapopulation)系统上。所有这些不同类型的有关集合种群的模式研制、理论研究及其应用,已经构成了一门崭新的学科——集合种群动力学。它是新兴空间生态学的一个十分重要的前沿领域,种群演化动力学是生态动力学的重要组成,也是数学生态学的一个热点。建立集合种群的动力学模型可以研究由于生境破碎、栖息地毁坏、局域种群演化导致的动力学结果,模拟分析研究不同时空尺度演化复杂的生态过程,预测多样性和丰度的变化,实现虚拟的景观。

3.3 集合种群模型

由于生境空间斑块性和斑块间相互作用的复杂性,使得集合种群结构和动态的野外观测和实验常常是很困难的(Clark and Rosenzweig, 1994; Hattori, 2002)。因此,数学模型在研究集合种群时,一直起着主导作用(Amarasekare, 2003; 张大勇, 2002)。集合种群模型主要可以分为三类。第一类为空间隐式模型,它是基于斑块占据模型的微分动力系统模型。这类研究能给出动力方程,从而对集合种群作出全面定量描述,擅长于动态的时间研究,但不直接考虑生境斑块的空间特征(如面积、空间位置等),如经典的 Levins 模型、多物种竞争共存模型(Tilman et al., 1994, 1997; Loehle and Li, 1996; Lin, 2003, 2005)。第二类是空间显式模型,根据生境类型主要分为均质生境模拟和异质生境模拟。该类模型明确地考虑斑块的空间特征及其亚种群动态,但其数学形式往往较复杂,限制了其普遍性,如元胞自动机模型(Silvetown et al., 1992; Dytham, 1994, 1995),主要研究空间模式的形成及相关问题。而第三类主要是空间现实模型,如关联函数模型(Hanski, 1994a, 1994b),空间显式模型只考虑了斑块的现实空间位置,而空间现实的集合种群模型则包括了破碎化景观的实际几何学特征。在实际破碎化景观中,尤其景观高度破碎化时,生境斑块面积相对于整个景观面积来说非常的小,这个时候用空间现实的集合种群模型更为有效。

3.3.1 Levins 模型

集合种群理论的经典模型是 Levins 模型,该模型的成立需要满足以下假设条件:①集合种群赖以生存的斑块网络是无限大的,且斑块大小相等,生境斑块简单地分为已被定居和未被定居两种,局域种群的真实大小则忽略不计;②局域种群具有相同的行为,即个体扩散到不同斑块的概率相同,各局域种群的灭绝率相等;③局域种群的动态是完全不同步的,所有的局域种群都可以作为物种的扩散源;④斑块的侵占率不受斑块间距离的影响。该模式从 Logistic 模式发展而来,用数学式表达如下:

$$\frac{dP}{dt} = cP(1-P) - eP \quad (1.2)$$

式中, P 为占据的生境斑块的比率; c 为有关侵占、定居的参数; e 为灭绝参数。式(1.2)有两个平衡态,即 $P=0$ 和 $P=1-e/c$ 。一般来说, $P=0$ 不具有研究意义。从 $P=1-e/c$ 可见,在平衡态时,局域种群的再生重建速率必须高到足以补偿灭绝速率才可以保证集合种群的续存。另外, $e/c < 1$ 表明一个被空白斑块包围的局域种群(当 P 很小时)在其生存期 ($1/e$) 内必须建立至少一个新种群才能使集合种群持续生存下去。在平衡态时,物种在某一生境定居的比例 P 随生境斑块平均大

小及密度的下降而下降。因此,如果斑块太小或彼此相距太远,集合种群都会灭绝($P = 0$)。

尽管 Levins 模型抓住了经典集合种群动态的关键属性,但它是一种空间隐式模型,不考虑具体的空间格局及斑块质量,仅仅研究种群建立与灭绝之间的平衡,不能用于实际的集合种群和实际的管理。首先,该理论只能应用于较大数目的生境斑块网络,而实际上,许多集合种群生存于斑块较少的网络中,在这样的网络里,随机性会提高集合种群灭绝的可能性;其次,Levins 模型假定局域种群在适宜斑块中均质地混合,而实际上一个斑块的被占据就极大地依赖于其他特定斑块的被占据与否,斑块和种群的分布往往具有集群特征;再次,Levins 模型假定集合种群达到了平衡态,但是在现今不断破碎化的景观中,居住其中的集合种群远未达到平衡态;最后,Levins 模型还忽略了拯救效应。

20 世纪 80 年代以后,自然生境日益加速地丧失和破碎,许多种群以前以连续种群的方式分布,目前却以集合种群的方式分布,种群的灭绝往往也经历了集合种群的阶段。栖息地破碎化程度越来越高导致的生态系统的严重退化,引起了人们对当前集合种群动态理论的浓厚兴趣,近年来集合种群成为保护生物学所关注的研究热点。人类活动所造成的种群灭绝,事实上是从种群的局部灭绝开始的,局部灭绝的后果可能导致种群的最后灭绝。集合种群理论关注的恰恰是具有不稳定局域种群的区域续存条件(Hanski, 1998),避免种群的局部灭绝,乃至最后的灭绝。因此,随着人类和其他生物赖以生存的环境破碎化程度的加剧,迁移个体可以来自任何一个现存的局域种群,同时任何一个局域种群都有可能灭绝,显然集合种群模型更具现实意义。

在过去的几年内,集合种群动态及其在破碎景观中的续存等概念已在生态学中牢固地树立起来。许多研究都证实,生存于很小生境片断中的小种群具有很高的灭绝风险,如果人类活动导致分布区破碎,那么种群密度低得在每个片断中只能够保留下小规模种群,有可能太小以致于无法继续生存下去,最终在整个景观中消失(Hanski, 1994a;1994b)。

在自然界中,许多濒危的种群规模非常小,我们很难对这类生态系统进行大规模的研究(张大勇, 2002),一个替代方法就是运用集合种群理论和方法,寻找一个在生态学上与濒危种类类似的常见种进行研究,估计得出模型参数,然后再用于模拟濒危的集合种群动态,从而指导就地保护或易地保护。

3.3.2 Tilman 多物种竞争共存模式

Tilman 等(1994, 1997)在 Nee 和 May(1992)早期研究工作的基础上,提出了以下多物种竞争共存模式:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1.3)$$

式中, i 为某物种依照竞争能力在群落中的排序; p_i 为物种 i 对栖息地占有的比率, 即物种多度; c_i 为物种 i 的迁移率; m_i 为物种 i 的平均死亡率; D 为被毁坏的栖息地占总栖息地的比率。式(1.3)右边的三项分别表示: 某种群 i 对栖息地的成功占有; 物种 i 因个体死亡而引起的对栖息地占有的减少; 由于竞争因素, 物种 i 在栖息地上被竞争能力强的物种 j 取代, 导致群落里物种多度的减少。正是这三个因素构成了群落里各物种种群占有栖息地比率(物种多度)的变化。

由于种群演化和群落演替的长期性, 数值模拟显然是研究种群演化的最直接而有效的方法。Tilman 根据种群初始时对景观(栖息地)占有率的多少将集合种群由强到弱排序, 即系统里对景观(栖息地)占有率最大的种群, 也就是最具优势的种群(如建群种)定义为最强种群(它可以对任何弱种群造成竞争), 而对景观(栖息地)占有率最小的种群, 也就是丰度或多度最小的劣势种群定义为最弱种群。式(1.3)中右边的第三项描写的是: 当栖息地(景观)变小后, 只能是强种群对弱种群的入侵, 因此为了保证弱小种群的竞争共存, 它们必须具有大的拓殖率或迁徙率。这样, Tilman(1994)假设系统里各种群具有相等的死亡率 m , 而未受破坏景观(栖息地)上的处于平衡态的各种群占有栖息地的比率 p_i^0 和迁移率 c_i 均为几何级数分布, 即

$$m_i = m; \quad p_i|_{D=0} = q(1-q)^{i-1}, \quad c_i = m_i/(1-q)^{2i-1} \quad (1.4)$$

式中, q 为 n -集合种群里最强(优势, 下同)种群对景观(栖息地)的占有率。应用式(1.3)~式(1.4), Tilman 等(1994)模拟了景观(栖息地)的破坏对温带雨林和热带雨林哺乳动物的影响。

Tilman 模式被广泛地用来预测生境毁坏对物种灭绝和集合种群动态的影响, 并认为生境毁坏将会导致竞争力强而扩散迁移力弱的物种率先灭绝, 竞争力弱而扩散迁移力强的物种将会后灭绝; 同时, 该模式还成功地揭示出了“灭绝债务”这一理论。

3.3.3 林振山的 6 类普适自治 n -种集合种群的动力学模式

如果未毁坏栖息地(景观)时某集合种群对栖息地(景观)的占有率 p_i^0 为几何级数分布, 林振山(林振山, 2003; 2006; 林振山和 Lany, 2003)提出以下 6 类普适自治 n -种集合种群的动力学模式:

$$\text{第一类} \quad \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (1.5)$$

$$\text{第二类} \quad \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j)^d - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_i p_j \quad d \neq 1 \quad i \neq j = 1,$$

$$2, \dots, n \quad (1.6)$$

$$\text{第三类} \quad \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - D - \sum_{j=1}^i p_j\right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j + F(t) \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (1.7)$$

$$\text{第四类} \quad \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - D - \sum_{j=1}^i p_j\right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j + F(\tau) \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (1.8)$$

$$< F(\tau) > = 0, < F(\tau_1) F(\tau_2) > = 2q\delta(\tau_1 - \tau_2) \quad (1.9)$$

$$\text{第五类} \quad \frac{dp_i(t)}{dt} = c_i p_i \left[1 - D(t) - \sum_{j=1}^i p_j\right] - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (1.10)$$

$$\text{第六类} \quad \frac{dp_i(\vec{r}, t)}{dt} = c_i p_i \left[1 - D(\vec{r}, t) - \sum_{j=1}^i p_j\right] - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (1.11)$$

式中,第一类为集合种群内部自由竞争模式,其中的 D 可正可负。正的 D 表示栖息地的毁坏率,负的 D 则表示栖息地的增加率。正 D 的研究已有不少,但负 D 的研究很少。第二类为集合种群与环境相互作用模式,其中 d 为环境与种群的相互作用指数,即形状系数。 $d < 1$ 和 $d > 1$ 分别表示种群与种群之间的竞争是共存互利的,还是排斥的,以及种群与环境之间的关系是协调、和谐的还是不协调、不和谐的。第三类为人类活动等外力作用下的集合种群演化动力模式,该外力可以是线性的,也可以是非线性的;可以是周期的,也可以是非周期的。很显然,第三类模式可以模拟研究集合种群如何响应外界的策动力。第四类为随机扰动集合种群演化动力模式。其中,式(1.9)所描述的随机力是白噪声。与第一类模式相比,第二类模式所给出的平衡态是确定的,而第四类随机模式则表明任意平衡态都有一定的出现或不出现的概率。第五类为多时间尺度集合种群演化动力模式,其中景观(或栖息地)面积为时间函数,它可以描写 n -集合种群对不同时间尺度人类活动的响应。第六类则是多时空尺度集合种群演化动力模式,其中景观面积为时、空函数,它可以描写 n -种集合种群对不同时间尺度、不同空间尺度的人类活动的响应。目前国内外对第二类至第六类集合种群演化动力模式尚未开展深入的研究。本书中,我们将围绕第五类,即式(1.10)来开展有关的研究。

3.3.4 6种基本假设

由于涉及数十个或数百个(亚、局域)种群,为了研究上的方便,往往还需假设不同类型集合种群的有关参数(如灭绝率等)来满足一定的递推关系。表 1.1 给出了 6 种基本假设,其中假设 1、假设 2、假设 3、假设 5 是 Tilman 等提出的 4 种基本