



阿拉善荒漠啮齿动物集合群落 与神经网络预测研究



武晓东 查木哈 卢志宏 袁 帅 付和平 著



科学出版社

阿拉善荒漠啮齿动物集合群落 与神经网络预测研究

武晓东 查木哈 卢志宏 袁 帅 付和平 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书在阿拉善荒漠啮齿动物大区域调查研究的基础上,对阿拉善左旗南部典型荒漠区可利用草场(面积为3393km²)中的8个斑块的啮齿动物群落结构进行了专门研究,分析其栖息地环境特征和空间特征对啮齿动物物种组成变化的作用,进一步分析不同时间尺度(1年、3年、5年、7年)和不同季节条件下,较小区域啮齿动物集合群落结构的变化特征,检验人为干扰下生境破碎化过程中荒漠区啮齿动物集合群落结构特征,实际验证当今集合群落理论的范式,为集合群落理论的完善和发展提供实证资料和实验性证据。在此基础上,通过建立不同人为干扰下啮齿动物种群和群落对气候变化响应的神经网络模型,探索不同干扰下啮齿动物集合群落优势种、群落多样性对气候变化响应的滞后效应,比较不同人为干扰对荒漠啮齿动物群落产生影响的差异,为探索荒漠啮齿动物种群、群落对不同人为干扰、气候变化的滞后效应的机制提供研究方法和思路。

本书可供草学、植物保护、生态学、野生动物保护和动物学等专业的科研人员及研究生参考。

图书在版编目(CIP)数据

阿拉善荒漠啮齿动物集合群落与神经网络预测研究/武晓东等著.
—北京:科学出版社,2018.1
ISBN 978-7-03-054770-5

I. ①阿… II. ①武… III. ①人工神经网络—应用—啮齿目—动物群落—研究—阿拉善盟 IV. ①Q959.837

中国版本图书馆CIP数据核字(2017)第246938号

责任编辑:韩学哲 孙 青 / 责任校对:李 影
责任印制:张 伟 / 封面设计:刘新新

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>

北京京华虎彩印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018年1月第一版 开本:B5(720×1000)

2018年1月第一次印刷 印张:14 1/2

字数:288 000

定价:98.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)



本书是教育部创新团队——草地资源可持续利用项目、草业科学“国家特色重点学科”建设项目和教育部重点实验室——草地资源实验室建设项目的成果。

前 言

生境破碎化导致的生态学问题在群落生态学研究是不容回避的,其影响从动物个体行为、种群、群落动态到生态系统通量,作用于生态系统的多个环节。生境破碎化不仅能够引起动物栖息地空间格局的变化,而且导致适宜生境的丢失,从而在不同空间尺度上影响物种的扩散、迁移和建群,以及生态系统的生态学过程和景观结构的完整性 (Boutin and Hebert, 2002; Hail, 2002)。生境破碎化对动物的影响研究,国内主要集中于对动物种群的生境破碎化的评价 (Chen et al., 1999; Jia, 2000),以及破碎化对动物种群的繁殖 (Deng et al., 2001; Zhao et al., 2002)、行为和生存状态的影响 (Wan et al., 2002; Jia et al., 2000)。生境破碎化导致原生境的总面积减小,产生隔离的集合种群 (metapopulation),与集合种群相对应的上一个组织尺度是集合群落 (metacommunity),由于种群是群落组成的自然成分,生态学研究内容必然从集合种群扩展到集合群落。

集合群落的思想是在集合种群的理论框架基础上发展起来的,现已成为斑块化生境中的生物群落的结构、格局和动态的重要理论基础之一,并已成为近些年来备受关注的生态学研究热点之一 (Wilson, 1992)。集合群落研究的最基本问题是同一系统中多物种共存的机制、多样性的形成原因与维持机制,强调多物种的长期共存需要在某种尺度上体现出其重要生物学或生态学特征的权衡 (Chesson, 2000; Leibold and Miller, 2004),或者说,权衡是群落理论的基石。集合群落基于群落角度,强调进化在群落组成中的作用,其物种数量没有限制。近年来,集合群落理论和实证研究主要集中于 4 个生态范式:斑块动态理论 (patch dynamic framework)、物种分配理论 (species sorting)、集团效应 (mass effect) 和中性理论 (neutral theory)。这 4 个生态范式强调重要的、潜在的不同生态学过程 (Leibold et al., 2004)。群落生态学当前的挑战之一是缩小理论研究和实验研究之间的差距,来解释物种的多样性和共存机制 (Ng et al., 2009)。过去几十年来已经有许多研究专注于封闭种群的交互作用,即种间关系及物种与环境之间的关系怎样形成群落中物种组成的空间变化。集合群落概念为群落生态学提供了一个新的革命性的范式,通过在区域范围内强调群落中的综合变异 (integrated variation),强调环境特点和栖息地之间通过扩散调节的生物相互作用和空间变化 (Leibold and Miller, 2004)。

近年来,国外集合群落的研究主要集中于理论研究,实证研究相对较少,有

关陆地脊椎动物集合群落方面的研究也不多见。已有的文献主要是关于水体浮游生物、水体和陆地无脊椎动物方面的。国内有关陆地脊椎动物集合群落的研究更少,而关于小型啮齿动物集合群落的研究则极其稀少。在研究方法上,多数运用传统生态学方法与遥感和地理信息系统(geographic information system, GIS)结合、生态学模型模拟、景观生态学、数量生态学等研究方法,调查与取样尺度各异,导致研究结果的多样化,仍然不能形成较为普适的理论。

人工神经网络(artificial neural network, ANN)是一种对非线性映射关系进行学习并能够做出预测的非线性数学模型,能够模拟任意复杂程度的非线性过程,最大的优点是能够反复训练、测试网络结构,最终逼近任意复杂的非线性函数,达到对目标的预测目的。目前,已经被广泛应用于航天、冶金、金融、控制、农业、林业、土地评价等领域,在生态学研究、生态环境安全评价等方面也取得了不错的进展,为生态保护、治理等提供理论指导,具有实用价值。

荒漠啮齿动物群落是荒漠生态系统中的主要组成部分,其种群数量和群落特征受气候变化、人为干扰、生物因子等多种因素的影响。气候变化作为复杂的非线性系统,能够影响到植被、土壤以及动物层的特征变化,同时植被和土壤的变化又会影响局部地区小气候的变化,这种反馈作用形成了复杂的生态学变化过程。啮齿动物集合群落也是一个复杂的非线性系统,不同的物种存在竞争、共存、互利共生等作用,还与植被、土壤、人为干扰因素存在复杂的非线性关系。因此,基于对群落生态学研究内容和方法的探索,作者在多年坚持研究荒漠啮齿动物群落生态学及其过程的基础上,应用人工神经网络的BP神经网络(back propagation neural network, BPNN)对荒漠啮齿动物集合群落及其与气候变化、植物因子、人为干扰等因素的综合作用进行预测,以期通过模拟种群数量动态变化,能够掌握啮齿动物群落格局与动态的生态学规律。啮齿动物对气候变化和人为干扰存在滞后效应,不同人为干扰影响了啮齿动物对气候变化响应的滞后时间,对啮齿动物群落特征产生的影响很难用具体的数值来表达,而通过BP神经网络模拟耦合系统的变化过程,探索啮齿动物对气候变化、不同人为干扰的响应程度,并预测未来一段时间的群落组成动态和特征变化趋势,为荒漠草地鼠害的防控和科学研究提供直接依据。

本书是内蒙古农业大学啮齿动物研究团队在阿拉善荒漠受人为干扰严重的地区设立的研究基地长期(2002~2016年)在连续6个国家自然科学基金项目(31160096、30760044、30560028、30160019、31260580、31560669)及公益性行业(农业)科研专项经费项目(201203041)资助下研究的系列成果之一。在当今生态学强调人为干扰、生境破碎化、空间异质性及其非线性和复杂性关系科学范式的研究发展中,通过理论研究和实践验证群落生态学最前端理论——集合群落新范式,丰富发展群落生态学理论,并建立不同人为干扰下啮齿动物群落对气候变化

响应的 BP 神经网络模型,探索不同干扰下啮齿动物群落组成和特征动态对气候变化响应的滞后效应,比较不同人为干扰对啮齿动物群落产生影响的差异,为探索啮齿动物群落对不同人为干扰、气候变化滞后效应的机制提供新颖研究方法和思路。

作 者

2017年1月20日

目 录

前言

第一章 集合群落研究	1
第一节 生境破碎化对动物的影响	1
第二节 集合群落理论	2
第三节 集合群落的定义	3
第四节 集合群落理论的四个简化的范式	5
一、斑块动态范式	6
二、物种分配理论	7
三、集团效应	8
四、中性理论	9
第五节 物种特征之间的权衡在集合群落中的角色	9
第六节 集合群落理论研究进展	10
第七节 啮齿动物群落物种共存机制	13
第八节 本研究目的与研究区概况	14
一、本研究的目的是与意义	14
二、阿拉善荒漠区域环境特征及调查样地设置	15
三、定位研究区环境特征及样地设置	16
四、数据分析方法	18
第二章 啮齿动物集合群落验证及集合群落动态	22
第一节 阿拉善荒漠啮齿动物组成	22
第二节 啮齿动物群落及植物群落 β 多样性	24
一、啮齿动物 β 多样性	24
二、植物群落 β 多样性	26
三、啮齿动物群落 β 多样性与植物群落 β 多样性	27
四、小结	27
第三节 荒漠区啮齿动物集合群落验证	28
一、冗余分析与偏冗余分析	28
二、小结	31
第四节 定位研究区啮齿动物集合群落的验证	32

一、啮齿动物物种组成	32
二、冗余分析与偏冗余分析	33
第三章 不同时间尺度下集合群落动态 (1 年、3 年、5 年、7 年)	36
第一节 1 年尺度下啮齿动物集合群落动态	36
一、啮齿动物物种组成	36
二、冗余分析与偏冗余分析 (1 年)	37
第二节 5 年尺度下啮齿动物集合群落动态	40
一、啮齿动物物种组成	40
二、冗余分析与偏冗余分析	41
第三节 7 年尺度下啮齿动物集合群落动态	44
一、啮齿动物物种组成 (7 年)	44
二、冗余分析与偏冗余分析 (7 年)	45
第四节 小结	48
第四章 啮齿动物集合群落动态特征	49
第一节 区域啮齿动物集合群落动态特征	49
一、变量解释物种组成变化的百分比动态	49
二、区域啮齿动物群落物种组成的变化特征	50
三、小结	52
第二节 啮齿动物集合群落季节动态	53
一、春季啮齿动物集合群落动态	53
二、夏季啮齿动物集合群落动态	56
三、秋季啮齿动物集合群落动态	60
四、啮齿动物集合群落季节动态特征	63
五、小结	64
第三节 讨论	64
一、集合群落特征的验证	64
二、集合群落动态	65
三、局域与区域过程的作用	67
四、扩散	68
五、集合群落研究尺度	69
六、集合群落理论的简化	70
第四节 结论	70
第五章 啮齿动物对气候变化的滞后响应及神经网络预测	72
第一节 气候变化对生态系统的影响	72
第二节 放牧干扰对生态系统的影响	77

第三节	耦合效应和滞后响应概述	78
第四节	不同放牧干扰下啮齿动物群落对气候变化的滞后响应	81
第五节	人工神经网络学习算法理论	82
一、	人工神经网络概述	84
二、	BP 神经网络基本原理	87
三、	BP 神经网络在生态学上的应用	89
第六节	研究目的和意义	91
第七节	研究方法和手段	92
一、	研究方法	92
二、	BP 神经网络	94
第六章	滞后效应与预测	100
第一节	2003~2014 年气候变化	100
一、	气温变化	100
二、	地温变化	101
三、	降水量变化	101
四、	日照时数变化	102
五、	气压变化	102
六、	最大风速变化	103
第二节	不同放牧干扰啮齿动物群落结构及物种组成	103
第三节	啮齿动物优势种对气候变化的响应及预测研究	104
一、	三趾跳鼠对气候变化的滞后响应及预测研究	104
二、	五趾跳鼠对气候变化的滞后响应及预测研究	109
三、	子午沙鼠对气候变化的滞后响应及预测研究	114
四、	群落组成物种对气候变化的滞后响应及预测研究	119
五、	小结	124
第七章	啮齿动物群落 α 多样性对气候变化的滞后响应及预测研究	126
一、	6 年时间尺度下香农-维纳指数对气候变化的滞后响应	126
二、	均匀性指数对气候变化的滞后响应及预测研究	130
三、	辛普森指数对气候变化的滞后响应及预测研究	135
四、	α 多样性指数预测模型比较	139
第八章	不同生境梯度 β 多样性指数对气候变化的滞后响应及预测研究	141
第一节	二元属性 β 多样性指数对气候变化的滞后响应及预测	141
一、	Cody 指数对气候变化的滞后响应及预测研究	141
二、	Jaccard 指数对气候变化的滞后响应及预测研究	146

三、Sorenson 指数对气候变化的滞后响应及预测研究	151
四、小结	156
第二节 数量数据的 β 多样性指数对气候变化的滞后响应及预测研究	157
一、不同生境梯度间数量数据的 β 多样性指数比较	157
二、Bray-Curitis 指数对气候变化的滞后响应及预测研究	160
三、P-Cody 指数对气候变化的滞后响应及预测研究	166
四、P-Jaccard 指数对气候变化的滞后响应及预测研究	171
五、P-Sorenson 指数对气候变化的滞后响应及预测研究	176
六、小结	181
第三节 个体数量对气候变化和放牧干扰的响应	182
第四节 多样性测度方法及对气候变化的响应	184
第五节 滞后效应	189
第六节 BP 神经网络	191
第七节 结论	192
参考文献	195
后记	216

第一章 集合群落研究

第一节 生境破碎化对动物的影响

生境破碎化是指在人为活动和自然干扰下,大块连续分布的自然生境被其他非适宜生境——基质分隔成许多面积较小的斑块(片断)的过程(Fahrig, 2003)。生境破碎化导致原生境的总面积减少,产生隔离的异质种群,从而影响个体行为特性(Saunders et al., 1991; Davies and Margules, 1998)、种群间基因交换(Gaines et al., 1997; Fahrig, 2003)、物种间相互作用(Kruess and Tscharntke, 1994, 2000; Kruess, 2003; Lei and Hanski, 1997)及生态过程(Robinson et al., 1992; Zschokke et al., 2000)。因此,生境破碎化的影响,从个体行为到种群动态再到生态系统通量,作用于生态系统的各个环节(Zschokke et al., 2000; Fahrig, 2003; Kruess, 2003)。生境破碎化不仅导致适宜生境的丢失,而且能引起适宜生境空间格局的变化,从而在不同空间尺度上,影响物种的扩散、迁移和建群,以及生态系统的生态过程和景观结构的完整性(Boutin and Hebert, 2002; Hail, 2002)。在连续的生境中,种群内的个体通过扩散和迁移,寻找和开拓新的生境和资源,降低亲缘个体间的资源竞争;避免近亲繁殖,降低遗传漂变,增加不同种群间的遗传基因的交流;从而扩大物种的分布范围,增加个体和种群存活的机会。在破碎的生境中,由于适宜的生境斑块周围分布着不适宜的生境,种群中的个体受到隔离效应的影响,正常迁移和建群受到隔离和限制。同时因适宜的生境斑块面积不断减少,种群的规模变小,各种随机因素对种群的影响随之增大,近亲繁殖和遗传漂变潜在的可能性增加,种群的遗传多样性下降,影响到物种的存活和进化潜力。生境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,从而导致边缘效应,这就进一步减少了适宜生境的面积,引起大量的外部物种的入侵。伴随着生境破碎化,景观中非适宜生境的类型和面积的不断增加,各种斑块的互相作用随之增加,这最终会改变斑块生境的物种丰富度、种间关系、群落结构以及生态系统过程,导致生态系统退化。因此生境破碎化研究对解释生物多样性降低和发展生物多样性保护原理具有重要意义。

目前,生境破碎化研究的重点类群集中在动物方面(Hail, 2002; McGarigal and Cushman, 2002),涉及动物的论文约占该类研究论文总数的75%。其中,有关陆生脊椎动物的论文占论文总数的50%以上(Chen et al., 1999; Brown and Lomolino,

2000; Jia, 2000; Deng et al., 2001; Zhao et al., 2002; Wan et al., 2002)。生境破坏使当前大多数濒临灭绝的脊椎动物都受到威胁。国内生境破碎化对动物的影响研究主要集中于对动物种群的生境破碎化的评价(Chen et al., 1999; Jia, 2000), 以及破碎化对动物种群的繁殖(Deng et al., 2001; Zhao et al., 2002)、行为(Wan et al., 2002)和生存状态(Jia et al., 2000)的影响。生境破碎化导致原生境的总面积减小, 产生隔离的集合种群, 现代生物地理学则主要关注群落组成和进化格局的多样性问题, 这种格局由作用在不同时空尺度上的过程相互作用产生(Brown and Lomolino, 2000)。其中, 与集合种群相对应的一个概念是集合群落, 由于种群存在于较大的群落中, 从集合种群向集合群落扩展是很自然的(张丰盛等, 2008)。

第二节 集合群落理论

群落生态学解释物种的分布模式、物种丰富度及物种的相互作用。在不同的空间尺度下, 观察物种分布模式, 并且在不同的尺度下, 应用不同的原则(Levin, 1992; Rosenzweig, 1995; Maurer, 1999; Chase and Leibold, 2002)。然而, 大量的群落理论研究主要集中于单一的研究尺度, 并且假设局域群落是封闭式的、单一的群落。在局域群落之间, 假设种群相互直接影响彼此的出生率和死亡率。例如, 种群动态模型, 即经典的 Lotka -Volterra 方程(Pimm and Lawton, 1978; McCann et al., 1998; May, 2001)。在其他尺度下, 生态学家们长期观察和研究了物种的相互作用(Wiens, 1989; Levin, 1992; Holt, 1993; Rosenzweig, 1995; Hubbell, 2001)。例如, 在一个局域群落网络中(比一般种群动态方程所指的尺度更大), 物种能够相互作用, 进而物种相互作用影响物种定殖率和灭绝模式(Levins and Culver, 1971; Vandermeer, 1973; Crowley, 1981; Holt and Polis, 1997; Mouquet and Loreau, 2002, 2003)。在更大的尺度下, 种群动态涉及局域群落之间的相互作用, 并称之为集合群落(Hubbell, 2001)。

Wilson 等定义集合群落(metacommunity)为通过多物种的扩散联系在一起 的局域群落集(Gilpin and Hanski, 1991; Wilson, 1992)。集合群落理论描述在集合群落尺度上发生的过程, 并考虑物种之间的相互影响。集合群落理论在局域和集合群落尺度上, 对物种分布模式、物种丰盛度和物种的相互作用进行解释, 与传统群落理论的研究尺度相比集合群落的研究尺度更大。局域群落嵌入在一个更大的区域生物区中, 影响局域现象和局域群落中的变化模式。局域群落嵌入在一个集合群落中, 通过改变局域群落的过程, 产生不同的空间动态, 可以直接地或间接地改变局域物种多样性, 反过来改变区域生物群落特征。大部分以往的理论研究忽略了更大的区域中生物如何受限(MacArthur, 1967), 因此需要解决集

合群落动态如何影响更大的区域生物属性, 以及所受的影响如何反馈到局域模式变化, 第二个问题的解答可能改变传统理论所解释的许多生态模式及生态现象的观点。

第三节 集合群落的定义

目前, 集合群落的研究主要集中于理论研究, 实证研究相对较少。集合群落是交换多个物种定殖者的局域群落集。在局域群落中, 物种之间通过影响彼此的种群统计率 (demographic rate) 来相互作用 (MacArthur, 1967)。集合群落理论假设至少包含两个相当离散的群落的集成 (integration)。在局域水平中, 关于物种相互作用已有大量的研究, 包括传统的 Lotka-Volterra 模型以及非线性相互作用、营养结构等 (Holt, 1977; Holt and Polis, 1997; Kuno, 1987; Abrams and Walters, 1996; Brian, 1999)。在区域水平, 局域群落之间的扩散产生浮动, 在扩散率很低时主要影响定殖事件, 扩散能够调节局域群落的集合过程 (Belyea and Lancaster, 1999; Joys, 2001; Chase and Leibold, 2002; Steiner and Leibold, 2004)。在扩散率很高的情况下, 能够探讨集团效应 (mass effect) 的作用 (Holt, 1993) 和拯救效应 (Hubbell, 2001)。集团效应及拯救效应影响物种丰盛度和物种相互作用, 从而进一步影响群落结构及群落动态。集合种群理论表明, 一个物种能够推动另一个物种的局域灭绝 (如天敌或竞争对手), 即在斑块之间有较低的扩散率, 并且扩散率又有上限的情况下, 两种物种能够在区域中续存 (Kareiva et al., 1990; Amarasekare and Nisbet, 2001; Mouquet and Loreau, 2003)。

虽然集合群落理论研究仍处于早期的发展阶段, 但是已经形成了自己的理论术语 (表 1-1), 集合种群的研究对集合群落的研究影响很大。集合群落理论定义应用到实验工作中并不简单, 两个最突出的问题是, 局域群落并不总是有不连续的边界, 并且不同的物种对不同尺度的过程响应不同。然而在一些系统中可能近似集合群落的定义会更为理想。例如, 有三种类型: ①离散的组合, 永久的生境斑块; ②临时斑块, 随着时间栖息地位置发生变化; ③永久性栖息地和界限模糊的栖息地。属于第一种类型的是集群的海洋岛屿 (Mehranvar and Jackson, 2001), 在一定空间尺度上, 关于岛屿生物地理学的大量研究分析许多潜在的群落, 隔离度及栖息地面积已被证实能够影响物种多样性, 而其他的群落属性未被广泛研究。池塘和湖泊生物被陆生生境隔离较为常见, 但会再一次干扰不同类群之间的陆生生境。能够说明第一种类型的例子是石头上生长的苔藓, 包含了小型节肢动物物种组合。实验研究表明, 改变景观连通性会影响几个群落的属性, 如局域和区域多样性及次级生产力 (Gilbert et al., 1998; Gonzalez et al., 1998; Gonzalez and Chaneton, 2002)。第二种类型包括集群 (assemblage) 在不同的位置占据临时的

生境斑块，不同于干预栖息地的排列。在这种环境条件下，物种可能会强烈地受到空间动态特征的控制，即受到扩散的影响。例如，囊叶植物形成暂时的水生栖息地斑块，并且斑块中需要一些居住者，如从细菌到昆虫(Kneitel and Miller, 2002, 2003)。居住于有积水的树洞中的动物(Kitching, 2001)和真菌实体(Worthen et al., 1996)也是一种较好的实例。在空间上，生境斑块具有连续性，但经过频繁的干扰后，可以消除该群落的活跃种群，并且休眠可能成为另一个重要的影响因素，休眠能够改变集合种群动态的结构。最后一种是最有疑问的，是因为系统中永久栖息地和边界不明显。生态学家们假设珊瑚礁的扩散具有维持物种多样性的角色，但具体作用机制了解尚不清楚，还有待于完善(Mumby, 1999; Cornell and Karlson, 2000)。即使在只有栖息地斑块间特有的扩散界限的情况下(如草原和其他各种植物群落)，在空间和时间尺度下，物种定殖灭绝动态或集团效应可能仍然影响群落结构(Shmida and Wilson, 1985; Tilman, 1994; Husband and Barrett, 1996; Harrison and Taylor, 1997; Kessler, 2000)。在这样的生态系统中，空间动态起重要作用，栖息地不同程度的特化影响生物栖息地的大小和隔离度(Harrison and Taylor, 1997)。集合群落动态模型基于离散局域群落，有助于理解开放群落的问题。集合群落理论是生态学中考虑不同空间尺度之间联系的一个重要的方法。局域群落被多个潜在的相互作用的物种扩散联系在一起。针对以往研究群落物种共存机制的多样化结果，为了统一解释在群落物种共存机制中区域尺度还是局域尺度的重要性理论，Leibold 等(2004)提出了解释集合群落结构理论上的 4 个生态范式，即①中性理论(neutral theory)；②斑块动态理论(patch dynamic framework)；③物种分配理论(species sorting)；④集团效应理论(mass effect)。集合群落理论的 4 个生态范式强调重要的、潜在的不同过程。

表 1-1 用于定义组织的尺度和在集合群落中种群动态的术语

术语	定义
生态组织的尺度	
种群	一个物种的所有个体在一个栖息地斑块之内 (Levins and Culver, 1971)
集合种群	一个物种的一组局域种群，被扩散联系在一起
群落	在一个斑块或局域性栖息地中潜在的相互作用的所有物种个体
集合群落	多个相互作用的物种被扩散联系在一起的局域群落集 (Kareiva et al., 1990)
空间描述	
斑块	是指离散的生境区域。斑块被定义为微型网站 (microsite) 或聚居地 (Levins, 1969; Tilman, 1994; Mouquet and Loreau, 2002, 2003)
微型网站	是指能够支持一个个体的网站。微型网站嵌入在聚居地中
局域	一个生境地区，包含多个微型网站，能够支持局域群落
区域	大面积的栖息地，包含多个聚居地，能够支持集合群落

续表

术语	定义
动态类型	
空间动态	通过空间动态影响局域或区域种群动态，即分布规律或者个体运动的所有机制
集团效应	空间动态的一种机制，在不同的斑块中净流量由种群密度差异而产生（Shmida and Wilson, 1985）
拯救效应	空间动态的一种机制，通过迁入预防局域物种的灭绝（Brown and Kodric, 1977）
源库效应	空间动态的一种机制，通过外来者的扩散增强局域种群密度，从其他地方移民的个体迁移导致降低种群密度
入侵	空间动态机制，在网站中建立从前没有的种群
扩散	个体从一个站点（迁出）到另一个站点（迁入）的运动。扩散是指生物个体在空间的迁移
随机灭绝	一种机制，建立局域种群的组成物种会灭绝，原因是独立于其他物种或者在斑块中产生独立的确定性的变化。另外，其他可能性的原因是随机成分和小种群由于环境条件随机变化导致物种灭绝（即干扰），进而会影响大种群
确定性灭绝	一种机制，建立局域种群的组成物种会灭绝，是由于确定性方面的斑块质量或者区域群落的组成所导致
集合群落动态	集合群落中出现的动态。集合群落动态包括空间动态、群落动态（在群落中多物种交互作用或内部引起突变）、空间和群落相互作用的动态
种群或群落模型的类型	
经典的集合种群	一群相同的局域种群，有限的和相等的灭绝概率、开拓定居——拯救效应不会出现
源汇系统	由于个体的迁出使种群密度下降，局域种群通过外来种的迁入增加种群密度的空间动态机制
大陆-岛屿系统	局域种群大小变化影响种群灭绝率的一个系统。系统通常被描述为包含耐灭绝大陆种群和易于灭绝的大陆种群（Boorman and Levitt, 1973）
开放群落	具有迁入或迁出的群落
封闭群落	是孤立的，没有迁入或迁出的群落
斑块占用模型	一个斑块中包含个体或一个物种种群或者多物种种群，斑块占用模型中不考虑局域种群的大小
空间显式模型	在模型中斑块的布置或斑块间的距离能够影响运动和相互作用的模式
空间隐式模型	在模型中斑块的布置或个体并不影响该系统的动态的一个模型。假设所有斑块间的运动相等
集合群落范式	
斑块动态观点	该范式假设斑块被确定而且每个斑块能够包含种群。斑块可能被占据或者不能被占据。局域物种多样性被扩散限制，空间动态由局域绝灭和建群主导
物种分配观点	该范式强调资源梯度或者斑块类型引起充分强烈的差异在物种的局域群落统计学和局域物种相互作用上的结果。这种相互作用对斑块质量和加入扩散时影响局域群落组成。这个观念强调空间生态位分化超出了空间动态。扩散是重要的，因为它导致组成的变化能追踪局域环境条件的变化
集团效应观点	该范式集中在局域种群动态上的迁入和迁出的效应。该系统中，通过优越物种的竞争者迁入群落，拯救物种，免于群落中的局域竞争排除（在这个群落中它们是差的竞争者）。集团效应强调空间动态影响局域种群密度的作用
中性理论观点	该范式指所有物种在竞争能力、运动以及适应性上相似（Kruess and Tscharntke, 2000），物种之间种群相互作用构成随机漫游（walk）。它改变物种相对频率。物种多样性的动态源于物种丢失（绝灭、迁出）和获得的（迁入、特化）的概率（Kruess and Tscharntke, 1994）

资料来源：Leibold and Miller, 2004。

第四节 集合群落理论的四个简化的范式

目前，集合群落理论和实证工作主要集中于四个范式，即斑块动态理论、物

种分配理论、集团效应和中性理论。四个简化的集合群落视图（图 1-1）。图 1-1a 展示了斑块动态理论的条件，允许物种共存：竞争——一定殖权衡来说明物种 A 是一个优越的竞争者，但物种 B 是一个优越的定居者；第三个斑块空缺，可能被两者其所占据。图 1-1b 物种被分为空间生态位和扩散，但并不足以改变物种的分布。图 1-1c 集团效应导致物种同时呈现在源汇栖息地（小字母和符号显示较小的种群）。图 1-1d 目前所有物种生存于所有斑块；物种逐渐从区域中丢失，而将取而代之的是物种的进化（Shmida and Wilson, 1985）。

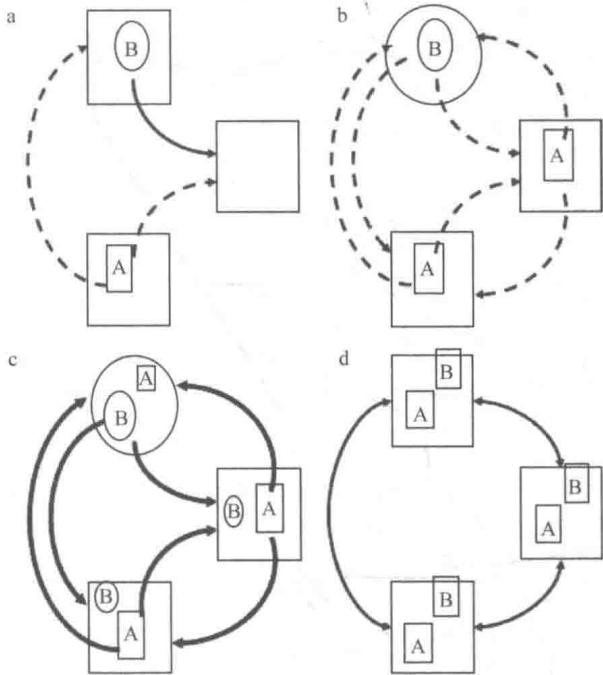


图 1-1 集合群落理论 4 个范式的示意图（引自 Leibold and Miller, 2004）

示意图中以两种相互竞争的物种种群 A 和 B 来表示集合群落 4 个范式理论。箭头表示种群输送与潜在的定殖点，用大框或椭圆形来示意。实线的箭头表示比虚线的扩散更多，单一箭头表示单向活动、双向箭头表示双向活动。在一个点上这一物种的竞争性的优势地位用相应的小方框或椭圆形来表示（表示其生境类型）。集合群落 4 个范式的插图：a. 斑块动态；b. 物种分配；c. 集团效应；d. 中性理论

一、斑块动态范式

理论上模拟斑块动态范式假设多个相同的斑块，同时受随机的物种灭绝和确定性的物种灭绝的影响，种间相互作用，并通过扩散来反作用。两种方法已运用在斑块动态的当代模型中。斑块动态的模型是基于占用形式板块，通常该斑块既是空白的也是被平衡的种群所占用的，以至于局域动态和区域定居-灭绝动态之间存在区分时间尺度的假设。常见的局限性是斑块（或聚集地）被假设为相同的