

生境变化对集合种群系统生态效应的影响

林振山

(南京师范大学地科院, 南京 210097)

摘要:通过大量的数值模拟发现:生境恢复或扩展将导致集合种群的强弱序由自然数的顺序规律演变为奇数种群强-偶数种群弱,同时集合种群里的最优秀种群将迅速扩张、发展为更为强大的最优势种。而当生境遭到破坏(毁坏),集合种群里的最优秀种群将迅速地沦为最弱者。如果栖息地的毁坏率大于集合种群优势种对栖息地的占有率,不仅集合种群里的优势种群将不可避免地灭绝,伴随最优秀种群走向灭绝的种群依次还有第二、第三、第四强等的种群。同时,将导致集合种群的强弱序由自然数的顺序规律演变为偶数种群强-奇数种群弱。

关键词:集合种群;生境毁坏;灭绝;动力学;机制

The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation

LIN Zhen-Shan (Department of Geography, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 480~485.

Abstract: Loss of habitat due to human activities is a major threat to biological diversity, and habitat destruction may be the major reason of species extinctions. Two points of interest and important questions are who will be the first to become extinct in metapopulation communities when the habitat is destroyed, the inferior competitors or the superior competitors? what effects will be exerted on the different species by increasing the habitat? They are especially important today when environmental protection, restoration of ecological balance are greatly advocated. Here we describe a model (Tilman *et al.*, 1994) that explains multispecies coexistence in patch habitats and which predicts that their abundance may be fleeting. By considerable numerical simulations, we have the following result under the condition of best competitors with most abundant, equal mortality: the restoration of environment will lead to the rearrangement of species order, from the natural number arrangement to odd-even order arrangement, while the strongest species will enlarge its habitat. When environment is destroyed, the originally strong will become the weakest one. If the percentage of destruction is greater than the occupancy rate of the strongest species, not only the strongest species, but the second, the third, ..., species will die out. At the same time, the natural order of species evolution will change to another law: the even number species is superior to the odd number species.

Key words: Metapopulation; habitat destruction; extinction; dynamics; mechanics

基金项目:国家“十五”“211”工程重大资助项目

收稿日期:2002-07-07; **修订日期:**2002-11-09

作者简介:林振山(1955~),男,博士,教授,主要从事生态-环境-地理科学领域研究。E-mail: zslin@email.njnu.edu.cn

Foundation item: This research has been supported by China National “211” Key Project

Received date: 2002-07-07; **Accepted date:** 2002-11-09

Biography: LIN Zhen-Shan, Ph.D. Professor, main research field: ecology-environment-geography. E-mail: zslin@email.njnu.edu.cn

文章编号:1000-0933(2003)03-0480-06 中图分类号:Q141 文献标识码:A

生境破碎化是当前物种灭绝危机的最主要原因之一^[1]。生境的破碎化使原本连续分布的种群以集合的方式生存^[2]。集合种群仅管在空间上是相互隔离的,但物种之间却是可以互相扩散和迁移的^[3~5]。集合种群动力学是新兴空间生态学的一个十分重要的前沿领域,也是数学生态学的一个热点。建立集合种群的动力学模型(式)可以研究当生境破碎、毁坏后,局域种群之间个体迁移和演化的动力学后果,模拟、分析、研究不同时空尺度、多斑块中局域种群的定居、演化和灭绝的复杂的生态过程。Hanski^[6]已经从理论和经验对有关的研究进行了很好的总结。Tilman 和 May 等人^[7]假设弱竞争力的物种具有较强的移动扩散力,通过有关的集合种群的动力学模拟研究发现,当生境毁坏或破碎后,竞争力强的物种将先于竞争力弱的物种而灭绝。但是,目前有关集合种群的研究多是因果关系与保护区的计划、建设等方面,而对集合种群的演化过程、暂态、突变及集合种群系统内部物种种群之间相互作用的研究甚少。

本文的第 2 部分研究了集合种群在生境(斑块)扩充条件下的演化特点和生态效应,第 3 部分研究了集合种群在优势种(临界)灭绝条件下的演化特点和生态效应,第 4 部分则研究了当栖息地的毁坏率小于最强种群对栖息地的占有率时($0 < D < q$)集合种群的演化特点。

1 集合种群在生境(缀块)扩充条件下的进化特点

Tilman 等人^[7]为研究栖息地毁坏对集合种群系统的灭绝问题,提出了以下的集合种群动力模式:

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

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

(2)式的物理意义是假设,群落里各物种种群具有相等的死亡率 m ,未受破坏栖息地上的平衡态的各物种种群占有的比率 p_i^0 为几何级数分布。其中 p_i 为集合种群里物种种群 i 对栖息地占有的比率; c_i 为物种种群 i 的迁移率; m_i 为物种种群 i 的死亡率; D 为被毁坏的栖息地占总的栖息地的比率。

现在的问题是恢复生境或增加部分的栖息地,对不同物种的繁衍将产生什么影响? 类似的具体问题就是:退耕返林、退耕返牧、退垦返湖的生态效应将如何? 这在大力提倡保护环境、恢复生态平衡、回归自然的今天尤为重要。

图 1 和图 2 的动力学模拟揭示了集合种群在生境(缀块)扩充条件下($D = -q$)的(演化)进化特点:(1)集合种群里的最优秀种群将迅速扩张、发展为更为强大的最优势种。在 $D_1 = -q_1 = -0.3, D_3 = -q_3 = -0.1, D_4 = -q_4 = -0.05$ 的 3 种情况下,其新的平衡态的占有率分别为: $q_1' = 0.469 = 1.56q_1, q_3' = 0.19 = 1.73q_3, q_4' = 0.098 = 1.96q_4$ 。可见,其发展强度与原来最优秀种的强度成非线性反比;(2)集合群内的其它物种种群则将经历以下 3 个进化阶段:① 强迫适应阶段,集合种群里的所有种群将在生境扩充后的较短时间内($1/m$)迅速扩充、发展。但最弱者的增长幅度相对最小;② 恢复阶段,这是一个非常复杂的集合群内的多物种种群的非线性相互作用过程,集合群内的多平衡态的不断的短时演替,使集合群内除最优秀种群外所有的种群都分别扮演了一次次最优秀种的角色。③ 稳定阶段,经过并不太长的演化过程,原来第二强、第四强、第六强、第八强、……的偶数物种种群将退化为集合群内的弱者,而原来第一、第三、第五、第七强的种群则分别进化为第一、第二、第三和第四强……。所以,生境扩展将导致集合种群的强弱序由自然数的顺序规律演变为奇数种群强—偶数种群弱,具体的强→弱序为:1-3-5-7-2-4-6-8。(3)在集合种群里,进化和退化也是相伴发生的。(4)集合种群的进化过程(优势种群的建立)过程不仅相对于群落种群的进化过程要快的多,而且也要较生境毁坏所导致的进化过程快。

2 集合种群在优势种(临界)灭绝条件下的演化特点

图 3 的动力学模拟揭示了集合种群在优势种(临界)灭绝条件下的演化存在以下的动力学特点和生态效应:(1)由于 $D = q$,对于集合种群来说这意味着生境已遭受到巨大的破坏(毁坏),集合种群里的最优秀种群将迅速消失(在灭绝的边缘上)。如果 $D > q$,不仅集合种群里的优势种群将不可避免地灭绝,伴随最优秀种群走向灭绝的种群依次还有第二、第三、…第六强的种群。即 $D > q$ 时,集合种群内的优势

时,原来第一、第三、第五、第七强的种群则分别退化为第一弱(即最弱)、第二弱、第三弱和第四弱。所以,生境破坏将导致集合种群的强弱序由自然数的顺序规律演变为偶数种群强-奇数种群弱。具体的强→弱序为:2-4-6-8-7-5-3-1。每诞生一个新的优秀或较优秀种群的同时,就有一个优秀或较优秀种群退化为最弱或较弱的种群,这时的集合种群已完全适应了新的生境而处于稳定的平衡态。(3)在集合种群里,进化和退化是相伴发生的。换言之,进化是以退化为代价的。(4)集合种群的进化过程(优秀种群的建立)过程相对于群落种群的进化过程要快的多。

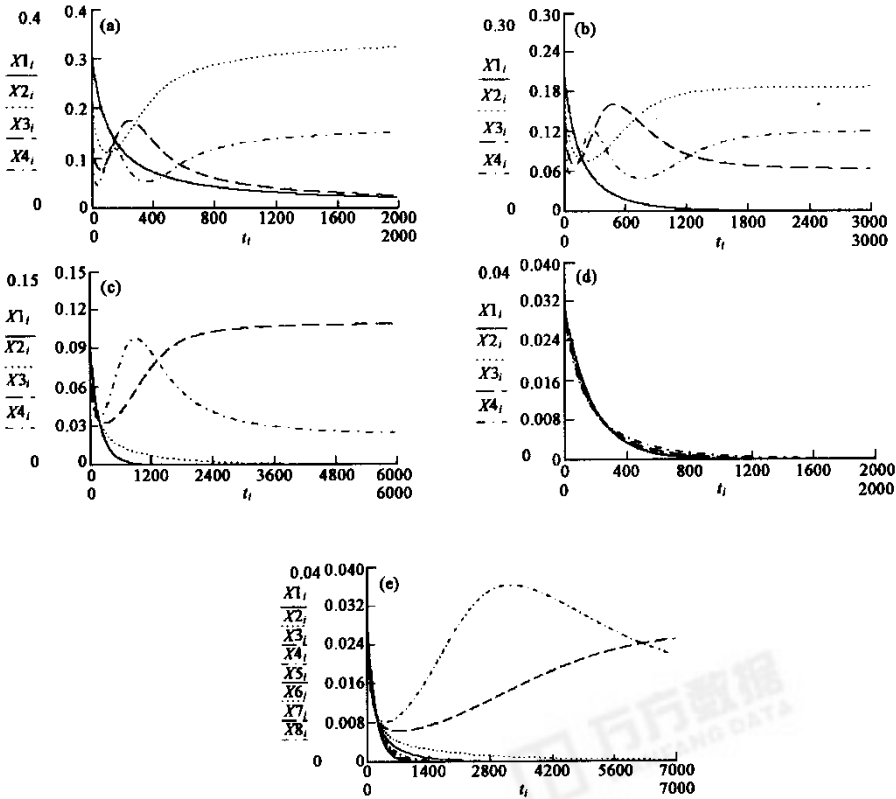


图 3 $D \geq q$ 时,不同集合种群系统(q 不同)在相同的栖息地毁坏率下的演化情况

Fig. 3 The dynamical simulation of metapopulation on the condition $D \geq q$

其中纵坐标 $X_1, X_2, \dots, X_8$ 分别表示种群 1、种群 2、...、种群 8 在平衡态对栖息地的占有率。

(a) $D=0.3, q=0.3, m=0.02, n=4$, n_1 临界灭绝(灭绝的弛豫时间为无穷大),平衡态的强弱顺序为: n_2, n_4, n_3, n_1 ;

(b) $D=0.3, q=0.2, m=0.02, n=4$, n_1 灭绝(灭绝的弛豫时间为 1600a),平衡态的强弱顺序为: n_2, n_4, n_3 ;

(c) $D=0.3, q=0.1, m=0.02, n=4$, n_1 灭绝(灭绝的弛豫时间分别为 1100a 和 3400a),平衡态的强弱顺序为: n_3, n_4 ;

(d) $D=0.3, q=0.03, n=4$, 4 个物种种群将按由强到弱的顺序而依次灭绝;

(e) $D=0.3, q=0.03, m=0.02, n=8$, 前 6 个物种种群将按由强到弱的顺序而依次灭绝 The parameters in Fig. 3 (a), (b), (c) and (b) are, respectively, $D=0.3, q=0.3, n=4$; $D=0.3, q=0.2, n=4$; $D=0.3, q=0.1, n=4$; $D=0.3, q=0.03, n=4$ and $D=0.3, q=0.03, n=8$. Where $X_1, X_2, \dots, X_8$ are, respectively, the proportion of site occupied by species $n_1, n_2, \dots, n_8$

对于集合种群系统 $D=0.3, q=0.03, m=0.02, n=8$, 前 6 个物种种群将按由强到弱的顺序而依次灭绝。系统最终的平衡态,即强弱顺序是 n_7, n_8 ,但在系统达到漫长的平衡态之前,系统的强弱顺序则是 n_8, n_7 。

3 $0 < D < q$ 条件下集合种群的演化特点

通过大量的数值模拟试验,发现在绝大多数的情况下, $D < q$ 将不会导致集合种群里任何物种种群的灭绝。但任一集合种群系统参数 n - D - q 之间都存在某一临界约束条件,一旦破坏了该约束条件则将导致集合种群系统大量的弱物种种群灭绝,而强物种种群不灭绝。

图 4 是在 $0 < D < q$ 条件下对集合种群平衡态演化的数值模拟结果,其中集合种群系统参数: $q=0.15$, $D=0.13$, $n=9$ 。从图中可以看出,该集合种群系统将不会因生境的破碎或栖息地的毁坏而导致任一物种种群的灭绝。尽管如此,由于生境的破碎或栖息地的毁坏而导致系统平衡态的变化却是十分显著的,尤其是系统达到新的平衡态之前的波动行为。其演化特点可以归纳如下:(1)集合种群系统的优势种将以指数形式而快速衰减(退化)为较弱或最弱的物种种群;(2)系统最弱的物种种群 n_9 经过 4 波准周期增幅演化后缓慢衰减, n_7 、 n_5 、 n_3 则分别经过 3 波、2 波和 1 波准周期增幅后缓慢衰减;(3) n_8 、 n_6 、 n_4 、 n_2 则分别经过 3.5 波、2.5 波、1.5 波和 0.5 波准周期增幅震荡后缓慢增加。即集合种群系统原来强弱序号为偶数的物种种群经过奇数倍半波的准周期增幅震荡后将缓慢进化(变强),而原来强弱序号为奇数的物种种群(除 n_1 外)经过偶数倍半波的准周期增幅震荡后将缓慢退化(变弱)。(4)随着时间的增加,响应的周期变大,振幅变大,直至平稳。

除优势种外,所有的种群对外界扰动的响应方式都是准周期增幅振动的;越弱的种群对外界扰动的响应频率越高,振幅越小。越强的种群对外界扰动的响应频率越小,振幅越大。这说明了弱物种种群要比强物种种群更能适应生境的变化。

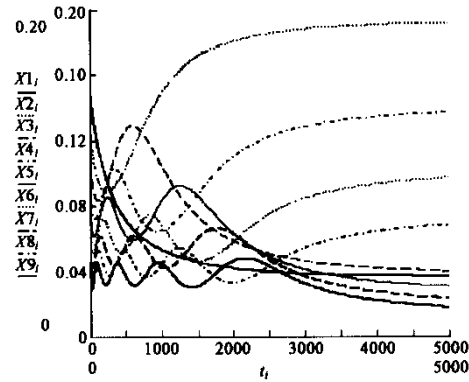


图 4 $0 < D < q$ 条件下集合种群平衡态的演化

Fig. 4 The dynamical simulation of matepopulation on the condition $0 < D < q$

所有 9 个物种种群的演化都不存在灭绝的危险。其中纵坐标 X_1 、 X_2 、 $\dots$ 、 X_9 分别表示种群 1、种群 2、 $\dots$ 、种群 9 在平衡态对栖息地的占有率,其中集合种群系统参数: $q=0.15$, $D=0.13$, $n=9$ 。No. one species will be driven extinction by habitat destruction. The parameters are $q=0.15$, $D=0.13$, $n=9$

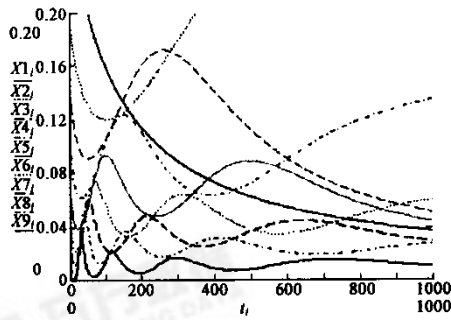


图 5 $0 < D < q$ 条件下集合种群平衡态的演化

Fig. 5 The dynamical simulation of matepopulation on the condition $0 < D < q$

所有比 n_9 更弱物种种群都将集体灭绝,其中纵坐标 X_1 、 X_2 、 $\dots$ 、 X_9 分别表示种群 1、种群 2、 $\dots$ 、种群 9 在平衡态对栖息地的占有率。其中集合种群系统参数: $q=0.32$, $D=0.22$, $n=9$ 。All species which the order is below n_9 (that is from n_{10} to the poorest competitor) will be driven extinction by habitat destruction. The parameters are $q=0.32$, $D=0.22$

图 5 是 $q=0.32$, $D=0.22$ 的数值模拟结果。与图 4 不同的是,图 5 清楚地则反映了当生境破碎或栖息地毁坏而导致集合种群系统内部比 n_9 更弱的所有物种种群 n_{10} 、 n_{11} 、 n_{12} 、 $\dots$ 都将集体灭绝。与图 4 所不同的是,在图 5 的情况里,除了 n_1 外,所有物种种群在达到新的平衡态之前对外界扰动的响应都是准周期衰减震动。与图 4 和图 5,发现如果集合种群系统对栖息地地毁坏的响应是准周期振幅的,则系统所有的物种种群都不会因栖息地地毁坏($D < q$)而灭绝。反之,如果集合种群系统对栖息地地毁坏的响应是

周期衰减的,则系统较弱的物种种群将会因栖息地地毁坏($D < q$)而集体灭绝。

References:

[1] Lin Z S. Study on the relation between the Animal Species extinction and habitat destruction, *Acta Ecologica Sinica*, 2002,**22**(4): 533~540.

[2] Larry Li, Lin Z S. Patchy environment as a factor of complex dynamic; *Physical Review E*,2001,021915:1~7.

[3] Levins R, Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of Entomological Society of America*, 1969,**15**:237~240.

[4] Gilpin M, Hanski I. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London: Academic Press, 1991.

[5] Nee S, and May R M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence, *Journal of Animal Ecology*, 1992,**61**: 37~40.

[6] Gilpin M. Hanski. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London, Academic Press,1991.

[7] Tilman D, May R M, Lehman C L, *et al.* Nowak, Habitat destruction and the extinction debt, *Nature*, 1994, **371**: 65~66.

参考文献:

[1] 林振山,汪曙光.栖息地毁坏与动物物种灭绝关系的模拟研究,生态学报,2002,**22**(4):535~540.

