

集合种群强物种种群的演化特性

林振山¹, Larry Li²

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210097; 2. Ecological Complexity and Modeling Lab., University of California, Riverside, CA 92521-0124, USA)

摘要:大量的数值模拟研究表明:(1)集合种群里最强物种种群对栖息地占有率相对较少时,较小的栖息地毁坏率就可以导致该最强物种种群与其它奇数物种种群一起退化;(2)而最强物种种群对栖息地占有率相对较多则是导致集合种群里弱物种种群集体灭绝的内因;(3)当栖息地的毁坏率大于最强物种种群对栖息地的占有率时,最强物种种群将先灭绝而使得弱物种种群进化为强物种种群或新的更强的强物种种群。

关键词:集合种群;生境毁坏;演化;动力学机制

The evolution characters of the best competitor of metapopulation

LIN Zhen-Shan¹, Larry Li² (1. *The Department of Geography, Nanjing Normal University, Nanjing 210097*; 2. *Ecological Complexity and Modeling Lab., University of California, Riverside, CA 92521-0124, USA*). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1731~1736.

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. The fragmentation of natural habitat is the primary cause of current species extinction crisis. The predictions are made by an extension of metapopulation models to multispecies competition. Two points of interest and important questions are: what effects will be exerted on the best competitor of meta-population by a light habitat destruction? What effects will be exerted on the inferior competitors by the superior competitors when the habitat is destructed? By mathematic analysis, we discover the relation between the number of extinct species and the habitat destruction ratio under the critical restriction condition. The considerable numerical simulations show the following results under the condition of best competitors with most abundant, equal mortality: (1) both coordinate evolution and coordinate degeneration are existed in metapopulation when habitat destruct lightly; (2) if the best competitor is not strong enough, it will degenerate as a poor one while species n2 will evolve as the best competitor as the habitat is destructed lightly; (3) if the best competitor is very strong, it will be the internal cause which driving the poor competitors extinct; (4) There exists two mechanisms of species extinction or metapopulation as habitat destruction, that is the best competitor goes extinct or the poor competitors go collective extinction.

Key words: metapopulation; habitat destruction; evolution; dynamical mechanism

文章编号:1000-0933(2003)09-1731-06 中图分类号:Q141 文献标识码:A

基金项目:国家“十五”“211”工程重大资助项目

收稿日期:2003-02-16;修订日期:2003-06-20

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

Foundation item: China National “211” Key Project

Received date: 2003-02-16; Accepted date: 2003-06-20

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

万方数据

集合种群是由若干相互作用的局域种群或亚种群所组成的,这些局域种群或亚种群尽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^[1,2]。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,是研究由于生境破碎、栖息地毁坏而导致种群灭绝的有效方法之一^[3,4]。

林振山^[3,4]利用集合种群动力学模式系统地研究了不同性质的集合种群由于栖息地减少而导致的强物种种群灭绝的情况,并从动力学上模拟、研究了栖息地增加对集合种群的生态效应。本文将研究最强物种种群对集合种群演化的生态作用,包括(最)强物种种群与奇数物种种群的协同退化、(最)强物种种群的率先灭绝、(最)强物种种群对弱物种种群的屏蔽作用以及(最)强物种种群对弱物种种群集体灭绝的生态作用。

1 集合种群动力模式

由于生态演化的长期性,数值模拟显然是研究种群演化的最直接而有效的方法。Tilman^[6,7]根据种群对栖息地占有率的多少将集合种群排成强弱序,即集合种群里对栖息地占有率最大的物种种群定义为最强物种种群,而对栖息地占有率最小的物种种群定义为最弱的物种种群。集合种群里最强物种种群的演替的本质就是种群对栖息地占有率随时间的演化。Tilman^[6,7]假设集合种群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动物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:

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

其中, q 为集合种群里最强物种种群对栖息地地的占有率, p_i 表示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,那么物种种群 i 的演化规律为^[6,7]:

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

当生境破碎或栖息地遭到永久的毁坏(比率为 D)后,集合种群将达到新的平衡态,即(2)的定态解为:

$$p_i^e = \begin{cases} \hat{p}_i & \text{if } \hat{p}_i > 0 \\ \left(\hat{p}_i = 1 - D - \frac{m_i}{c_i} - \sum_{j=1}^i p_j^e \left(1 + \frac{c_j}{c_i} \right) \right) & \\ 0 & \text{if } \hat{p}_i \leq 0 \end{cases}$$

$$i = 1, 2, \dots, n$$
 (3)

2 与奇数物种种群的协同退化

图 1a 和图 1b 是根据集合种群演化动力学模式(1)–(2)式的数值模拟结果。纵坐标是各物种种群对栖息地的占有率(下同)。其中参数是一样的,即 $n=4, q=0.4, m=0.02/a$ 。但所模拟的生境破碎或栖息地毁坏的情况略有区别。即图 1a 的 $D=0.116=29\%q$,而图 1b 的 $D=0.12=30\%q$ 。

从图 1 可以看出,当栖息地的毁坏率达到 $D=D_m=29\%q$ 时,处于临界状态,集合种群的强弱顺序不变,仍然为 n_1, n_2, n_3, n_4 ,即(最)强物种种群 n_1 仍为该集合种群里的(最)强物种种群。但当栖息地的毁坏率达到 $30\%q > D_m$ (只增加 $1\%q$)时,集合种群的强弱顺序则发生了巨大的变化,发生了突变:(最)强物种种群 n_1 已退化为该集合种群的次(最)强物种种群,而原来的次优秀种群 n_2 已进化为(最)强物种种群。可见,集合种群(最)强物种种群的退化和次(最)强物种种群的进化存在着一个临界值。有意思的是,在 n_1 退化为次(最)强物种种群的一定时间后, n_3 也退化为的最弱的物种种群,同时 n_4 则进化为第三强的物种种群。把 n_1, n_3 由于栖息地减少而同时退化较弱的物种种群称为集合种群的协同退化。把 n_2, n_4 由于栖息地减少而同时进化较强的物种种群称为集合种群的协同进化。大量的模拟试验表明,当栖息地的毁坏率达到某一临界值时,集合种群的强弱顺序将发生协同变化:原来所有的奇数物种种群将向弱的方向退化一级,即原来为第一、三、五、……强的物种种群将分别退化为第二、四、六、……强的物种种群。而原来所有的偶数物种种群将向进化一级,即原来为第二、四、六、……强的物种种群将分别进化为第一、三、五、……强的物种种群。稳定后集合种群的强弱顺序(相对于原来的排序)将为: $n_2, n_1, n_4, n_3, n_6, n_5, \dots$ 。有

必要指出:集合种群的这种协同退化或协同进化是两两成对发生的(n_1 和 n_2 一对, n_3 和 n_4 一对...),但不同对的退化或进化时间是依序(强弱)增加的。图 2 揭示了 8 个物种种群组成的集合种群的协调退化和协调进化: n_1, n_3, n_5, n_7 协同向弱物种方向退化一级,而 n_2, n_4, n_6, n_8 则协同向强物种方向进化一级,不同对的退化或进化时间是依序(强弱)增加的,分别发生在栖息地毁坏 1100、1950、3200 和 4300a 后。

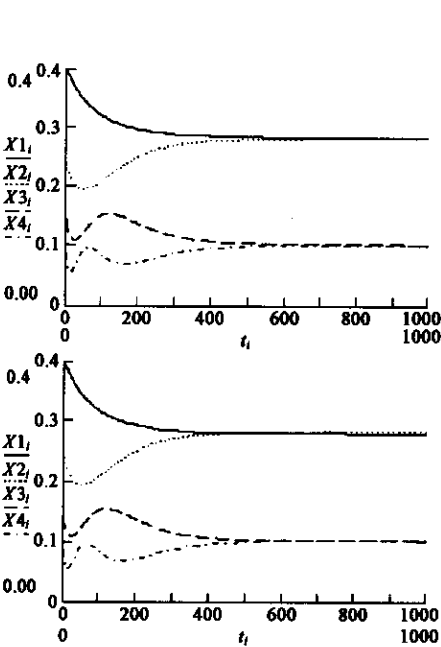


图 1 集合种群的协调退化和协调进化

Fig. 1 The coordinate evolution and coordinate degeneration of metapopulation

(a) $q=0.4, n=4, m=0.02/\text{年}; D=0.116=29\%q$, 处于临界状态; (a) $q=0.4, n=4, m=0.02/a, D=0.116=29\%q$. The new equilibrium state is acritical state. (b) $q=0.4, n=4, m=0.02/\text{年}; D=0.12=30\%q$, 种群 n_1 与 n_3 已协同退化 种群 n_2 和 n_4 则协同进化。 (b) $q=0.4, n=4, m=0.02/a; D=0.12=30\%q$, Species n_1 and n_3 degenerate coordinately, while species n_2 and n_4 evolve coordinately

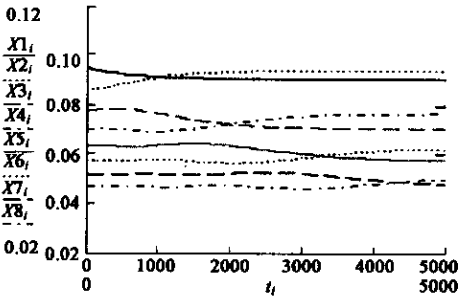


图 2 8 个物种种群组成的集合种群的协调退化和协调进化。 n_1, n_3, n_5, n_7 协同向弱物种方向退化一级,而 n_2, n_4, n_6, n_8 则协同向强物种方向进化一级

Fig. 2 The coordinate evolution and coordinate degeneration of metapopulation. Species n_1, n_3, n_5 and n_7 degenerate coordinately, while species n_2, n_4, n_6 and n_8 evolve coordinately

表 1 栖息地毁坏的临界值与最强物种种群对栖息地的占有率的关系, ($n=4, m=0.02$)

Table 1 The relationship between the critical destruction of habitat and proportion of patches occupied by species n_1

q	D_m/q	D_m
0.55	45%	0.2475
0.5	34%	0.153
0.4	30%	0.12
0.3	26.5%	0.078
0.2	12%	0.023
0.1	5%	0.005

表 1 是栖息地毁坏的临界值与 q (最强物种种群对栖息地的占有率)的关系,集合种群的种群数 $n=4$, 平均死亡率为 $m=0.02$ 。

从表 1 可以看出, q 越小, D_m/q 的值呈非线性减小,即 D_m 对 q 值非常敏感。当集合种群其最强物种种群较弱时(即该最强物种种群对栖息地的占有率相对较少),对生境是非常敏感和脆弱的。而且, q 越小,该强物种种群越敏感、越脆弱,抗扰动能力越差,这体现了群落的脆弱性^[8]。

3 率先灭绝

图 3 动力学模拟揭示了集合种群在最强物种种群(临界)灭绝条件下的演化存在以下的动力学特点: (1) $D>q$ 时,所有种群均有可能导致若干个较强的物种种群与最强物种种群一起灭绝,但各灭绝的驰豫时间是不同的; (2) 在集合种群里,进化和退化是相伴发生的,弱物种种群因生境破碎(或栖息地毁坏)而进化为强物种

种群是以强物种种群的灭绝或退化为代价的；(3)在恢复阶段即过渡态里,集合种群的强弱序是多变的。

4 强物种种群对弱物种种群的屏蔽保护作用

图 4 揭示了在临界灭绝约束条件 $D=1-(1-q)^{2i-1}$ 下,集合种群里物种灭绝数与生境毁坏率的关系。其中 5 条曲线分别对应于 $q=0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4$ 五类集合种群。从图 4 可以看出, q 越大,即集合种群里优秀种群越强(对栖息地的占有率相对较大),当生境毁坏(破碎)时,所灭绝的种群数越少,即弱物种越不容易灭绝。所以,在栖息地毁坏较为严重($D>q$)的情况下,集合种群的最强物种种群和强物种种群对弱物种种群具有屏蔽作用——免遭灭顶之灾。而且, q 越大,这种生态屏蔽作用越显著。这里的生态屏蔽作用有两种作用:一是使部分的弱物种种群避免灭绝,二是对那些将与最强物种种群一起走向灭绝的较强物种种群(包括次最强物种种群)来说,由于其灭绝的驰豫时间要比最强物种种群的长许多,因此也就存在了许多的“起死回生”的可能。

表 2 说明了,集合种群里最强物种相对较弱,即对栖息地的占有率相对较小($q=0.05$)时,生境的小扰动(毁坏) $D=q=0.05$,就可以使它灭绝;但 n_2, n_3, n_4 的抵抗能力却依次非线性提高。如,当 D 增加到 6 倍时, n_4 才会灭绝。而 q 较大时, $n_3, n_4, \dots$ 等几乎就不会因生境的破碎(毁坏)而灭绝。这意味着集合种群里的弱物种种群有可能随时因生境的破碎(毁坏)进化为新的强(优秀)物种种群。从物种种群的稳定性来看,对外界影响抵抗能力越弱的种群,其恢复(适应)力就越强;反之,越优秀的物种种群的恢复、适应能力越弱。由于任何优秀种群对环境恶化的抵抗能力都是有限的,一旦生境的变化(毁坏)超过其抵抗能力所能承受的极限,其种内的自我调节能力随之迅速下降乃至消失,从而导致集合种群里强物种种群的灭绝。而弱物种种群由于具有很强的恢复和适应能力,因此可以很快适应新的生境而免遭灭顶(绝)之灾。

5 最强物种种群对弱物种种群集体灭绝的生态作用

自然界不仅存在强物种种群先灭绝这一现象,还客观地存在着在生境毁坏时集合种群内部是弱物种种群先灭绝而强物种种群不灭这一现象。由于 $D>q$ 时将导致集合种群里强物种种群先灭绝,那么不准假设 $D<q$ 将导致集合种群里弱物种种群先灭绝。大量的数值模拟试验表明:在多数的情况下, $D<q$ 将不会导致集合种群里任何物种种群的灭绝。但对于任意由不同物种数的集合种群的 $n-D-q$ 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大量的弱物种种群灭绝,而强物种种群不灭绝。

图 5a 展示了当 $q=q_{n_9}=0.31$ 时, $D=0.31$ (保证强物种 n_1 不灭绝的最大值)时,集合种群($n=9$)里最弱的物种种群 n_9 临界灭绝的情况。大量的模拟试验结果表明,在 $D\leq q$ 的前提下,弱物种种群存在两种灭绝机制:(1)对于给定的 q ,当栖息地的毁坏率 D 大于某一定值 D_n ($D_n<D\leq q$)时,将导致集合种群里一定数量的弱物种种群集体灭绝;(2)对于给定的栖息地毁坏率 D ($D\leq q$),当集合种群里强物种对栖息地的占有率 q 大于某一定值时,将导致集合种群里一定数量的弱物种种群集体灭绝。只要 $q>q_{n_9}$,则当生境的毁坏率达到某万为数据则会导致集合种群里所有比 n_8 弱的弱物种种群 $n_9, n_{10}, n_{11}, \dots$ 灭绝,而所有比

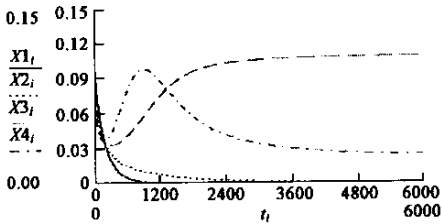


图 3 $D\geq q$ 时,不同集合种群(q 不同)在相同的栖息地毁坏率下的演化情况
 $D=0.3, q=0.1, m=0.02, n=4$ 。种群 n_1 和 n_2 灭绝(灭绝的弛豫时间分别为 1100a 和 3400a),平衡态的强弱顺序为: n_3, n_4
Fig. 3 The evolution of different metapopulation as habitat destruction, $D=0.3, q=0.1, m=0.02, n=4$; Species n_1 and n_2 go extinction (The delay time is, respectively, 1100 and 3400 years), and the order of the new equilibrium state is n_3, n_4

表 2 当 q 取不同值时,栖息地毁坏率与种群灭绝数的关系
Table 2 The relations between the habitat destruction and the species extinction number, when q has different values

	$q=0.05$	$q=0.1$	$q=0.2$	$q=0.3$	$q=0.4$
$n=1$	0.05	0.1	0.2	0.3	0.4
$n=2$	0.143	0.271	0.488	0.657	0.784
$n=3$	0.226	0.41	0.672	0.832	0.922
$n=4$	0.302	0.522	0.79	0.918	0.972
$n=5$	0.37	0.613	0.866	0.96	0.99
$n=6$	0.431	0.686	0.914	0.98	0.996
$n=7$	0.487	0.746	0.945	0.99	0.999
$n=8$	0.537	0.794	0.965	0.995	1

n_9 强的物种种群 $n_1, n_2, \dots, n_8$ 不灭绝。例如,对于 $n \geq 9$ 的集合种群,当 $q = q_{n_9} = 0.31$,则当 $D \geq D_{n_9} = 0.20$,即当 $0.32 \geq D \geq D_{n_9} = 0.20$ 时,集合种群里所有比 n_8 弱的弱物种种群 $n_9, n_{10}, n_{11}, \dots$ 都将灭绝(图 5a)。而图 5b 则展示了 $q = 0.32 > q_{n_9} = 0.31, D = 0.19 < D_{n_9} = 0.20$ 时 n_9 临界灭绝的情况。

图 5 揭示了弱物种灭绝机制与强物种灭绝机制($D > q$)的最大差异在于:a. 当集合种群的($q, D; D < q$) $> (q_{n_9}, D_{n_9})$ 时,系统是大量的、所有的弱物种($n_9, n_{10}, n_{11}, \dots$)同时集体灭绝,而不是依次由强而弱地灭绝。因此,($q, D; D < q$) $> (q_{n_9}, D_{n_9})$ 的弱物种种群的灭绝是非常残酷的;b. ($q, D; D < q$) $> (q_{n_9}, D_{n_9})$ 的弱物种种群的灭绝驰豫非常短,几乎是与生境的毁坏同步发生,最长驰豫时间为 $1/m = 1/0.02 = 50a$,这要比 $D > q$ 的强物种灭绝机制快 2 到 4 个量级。尽管图 5 的 a、b 两个图是 q 和 D 取不同值的模拟结果,但由于它们都是针对 n_9 临界灭绝的情况,所以其图线几无差别。这说明了,无论是由于 q 为主要灭绝原因,还是 D 为主要的灭绝原因而导致的弱物种的灭绝的动力学机制是一样的,即对弱物种种群的灭绝而言, q 和 D 是动力学等效的。

6 讨论

通过大量的动力学数值模拟发现:当栖息地毁坏时集合种群(最)强物种种群的演化不仅存在文献^[3,4]和文献^[6,7]所指出的率先灭绝的特点外,集合种群内部还存在一种协同变化,即当栖息地的毁坏率达到某一临界值时,集合种群的强弱顺序将发生协同变化:原来所有的奇数物种种群将向弱的方向退化一级,即原来为第一、三、五、……强的物种种群将分别退化为第二、四、六、……强的物种种群。而原来为第二、四、六、……强的物种种群将分别进化为第一、三、五、……强的物种种群。集合种群的强弱顺序发生协同变化的前提是 $D < q$ 。当 $D > q$ 时,集合种群是不会发生协同变化,这时集合种群将遵守文献^[4]所指出的“偶数种群强-奇数种群弱”规律,即集合种群新的强 $\rightarrow$ 弱序为:2-4-6-8-7-5-3-1(灭绝)。

从本文的研究还可以看出, $D > q$ 时集合种群弱物种不灭绝是有条件的,即:毁坏后的栖息地仍未被集合种群所占满,换言之,集合种群里的种群数较少。否则,当 $D < q$ 时,集合种群里不仅强物种种群将灭绝,大量的弱物种种群也将集体灭绝。

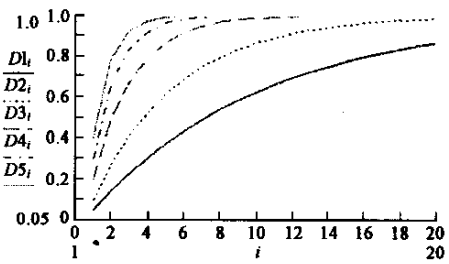


图 4 在临界灭绝约束条件 $D=1-(1-q)^{2i-1}$ 下,集合种群里物种灭绝数与生境毁坏率关系。其中 5 条曲线分别对应于 $q=0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4$ 五类集合种群
Fig. 4 The relation between the number of extinct species and the habitat destruction ratio under the critical restriction condition $D=1-(1-q)^{2i-1}$. The five lines respectively denote the five types of metapopulation; $q=0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4$

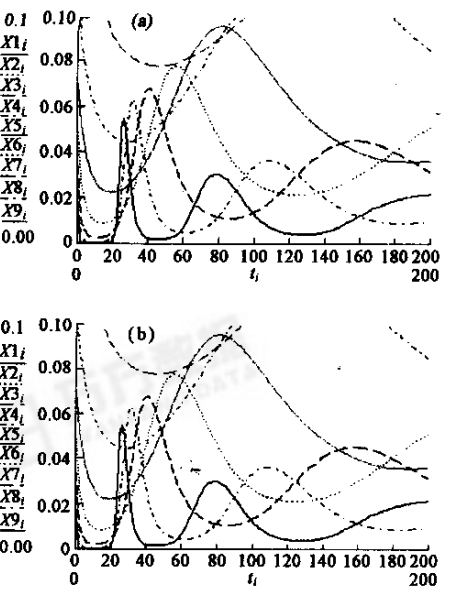


图 5 最弱的物种种群 n_9 的两种不同类型的临界灭绝
(a) $q = q_{n_9} = 0.031, D = 0.031 > D_{n_9} = 0.20$; (b) $q = 0.32 > q_{n_9} = 0.031, D = 0.19 < D_{n_9} = 0.20$
Fig. 5 The numerical simulations of the relation between species extinction and habitat destruction. Here the variable X_j, n represents the proportion of patches occupied by species i in a new equilibrium state
(a) $q = q_{n_9} = 0.031, D = 0.031 > D_{n_9} = 0.20$; (b) $q = 0.32 > q_{n_9} = 0.031, D = 0.19 < D_{n_9} = 0.20$

References :

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

[2] Gilpin M, Hanski I. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London: Academic Press, 1991. 50~150.

[3] Lin Z S & Wang S G. Study on the relation between the Animal Species Extinction and Habitat Destruction. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4): 533~540.

[4] Lin Z S. The Influence of Habitat Destruction on the Ecological Effect of Metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3):480~485.

[5] Wright S. Evolution in Mendelian Populations, *Genetics*, 1931, **16**:97~159.

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

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

[8] Tilman D, Lehman C L and Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *The American Naturalist*, 1997, **149**: 407~435.

[9] Gao Z X & JI Rong J I, *et al.* Biological invasions: Process, mechanism and prediction. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3):559~570.

参考文献:

[3] 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.

[4] 林振山. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响. *生态学报*, 2003, **23**(3):480~485.

[9] 高增祥,季荣等. 外来种入侵的过程、机理和预测. *生态学报*,2003, **23**(3):559~570.