

异质种群动态模型：破碎化景观动态模拟的新途径

张育新^{1,2}，马克明^{2*}，牛树奎¹

(1. 北京林业大学, 北京 100083; 2. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要：景观破碎化导致物种以异质种群方式存活,使得基于异质种群动态模拟破碎化景观动态成为可能。异质种群动态模型的发展为景观动态模拟奠定了良好基础。根据空间处理方式的不同,异质种群模型可分为三大类,可不同程度地用于描述破碎化景观动态。(1)空间不确定异质种群模型,假定所有局域种群间均等互联,模型中不包含空间信息,仅能用于景观斑块动态描述;(2)空间确定异质种群模型,假设局域种群在二维空间上以规则格子形式排列,是一种准现实的空间处理方式,可用于景观动态的简单描述;(3)空间现实异质种群模型,包含了破碎化景观中局域种群的几何特征,可直接用于真实景观动态的模拟研究。空间现实的和基于个体的异质种群模型不但是未来异质种群模型发展的主流,也将成为未来破碎化景观动态研究的重要工具。为了更加准确完整地描述破碎化景观动态,不但应该综合运用已有的各种异质种群模型方法,更要引进新模型来刻画多物种、多变量、高维度、复杂连接的破碎化景观格局与过程。

关键词：异质种群动态;异质种群模型;景观破碎化

Metapopulation dynamic models: A novel approach to fragmented landscape dynamics

ZHANG Yu-Xin^{1,2}, MA Ke-Ming², NIU Shu-Kui¹ (1. *Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*; 2. *Research Center for Eco-environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1877~1890.

Abstract: Landscape fragmentation is a main cause of ecological and environmental degradations, which has many serious impacts on regional biodiversity. Restoring fragmented landscapes thus become a new challenge to regional biodiversity conservation. Species are normally survived as metapopulations in a fragmented landscape, hence the patch dynamics could be determined by the dynamics of the metapopulations inhabited, which makes it possible to model fragmented landscape dynamics based on metapopulation dynamics. On the other hand, metapopulation dynamic models are paying more and more attention to involve the spatial features of a fragmented landscape in modeling, which provided a concrete support to describing fragmented landscape dynamics in a metapopulation way. In terms of the difference

基金项目：国家自然科学基金资助项目(30070141);国家基础研究发展规划资助项目(G2000046807);北京林业大学研究生培养基金资助项目

收稿日期：2003-01-25; **修订日期：**2003-05-20

作者简介：张育新(1977~),男,吉林长春人,硕士研究生,主要从事景观生态学研究。

* 通信作者 Author for correspondence

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30070141), National Basic Priorities Programme 973 (No. G2000046807) and Beijing Forestry University Graduate Research Foundation

Received date: 2003-01-25; **Accepted date:** 2003-05-20

Biography: Zhang Yu-Xin, Master candidate, Research direction is landscape ecology.

Acknowledgement: Dr. Madhur Anand from Laurentian University, Canada helped revising the English abstract

on spatial consideration, metapopulation models can be classified into three categories, namely the Spatial Implicit Metapopulation models (SIM), the Spatial Explicit Metapopulation models (SEM), and the Spatial Realistic Metapopulation models (SRM), each type of the models has its specialty in modeling fragmented landscape dynamics. (1) The SIM models made the assumption that all the local populations are equally connected, but the spatial information is not included in the model, which greatly simplified the model analysis. The SIM models, such as Levins models, 2-population Metapopulation models, and Structured Metapopulation models, can be used to describe the single patch dynamics in a fragmented landscape. (2) The SEM models are semi-realistic, which assumed that local populations are consisted of the cells distributed regularly in the grids or on the lattices in a 2-dimension space. It included Cellular Automata models, Interacting Particle Systems, Coupled-Map Lattice models, and Reaction-Diffusion Metapopulation model. These models can be employed to describe the fragmented landscape dynamics approximately. (3) The SRM models allowed one to include all the geometric information of a fragmented landscape into modeling. The three types of SRM models, Incidence Function Models, State Transition Models and n-Population Simulation Models, are the suitable tools for modeling a real fragmented landscape. We should not only reinforce the SRM type and the Individual-Based Metapopulation models while applying all the other metapopulation models in the future modeling of fragmented landscape dynamics, but also should find some new tools to describe the complex structures and processes of a fragmented landscape with multiple species, multiple dimensions, multiple variables, and complicated connections.

Key words: metapopulation dynamics; metapopulation models; landscape fragmentation

文章编号:1000-0933(2003)09-1877-14 中图分类号:Q149,Q16 文献标识码:A

景观破碎化(Landscape fragmentation)包括两方面含义,即一种碎裂的景观格局状态,或景观斑块数量增加而面积缩小的过程^[1]。景观破碎化在改变景观格局和物理环境的同时,造成了种群个体行为、遗传结构、种群动态、种间互动、以及群落特征的改变^[2],从而引起生态系统结构和功能逐渐衰退并形成恶性循环,严重影响生物多样性,降低生态系统的生物生产力和生态服务功能,直接威胁到人类自身的生存和发展^[3~6]。全球范围景观破碎化的不断加剧^[7~9],使得破碎化景观恢复成为当前区域生物多样性保护和环境恢复面临的紧迫任务和新挑战。

景观破碎化研究主要侧重于景观破碎化评价、景观破碎化对物种的影响及物种对破碎化景观的响应方面。经过长期发展,它们正在融合。景观破碎化评价一般可以通过景观格局数量分析实现^[10],而通过比较不同时间段的景观格局差异描述其动态变化。这是目前经常采取的景观破碎化动态研究方法,被称之为格局分析法(pattern analysis)。这种方法的优点是能够快速简便地从区域尺度分析景观结构的变化,不足之处在于无法揭示景观变化的机制。即使试图采用驱动力等分析方法阐明其机制,也需要结合其他途径进行综合分析。不管怎样它都无法真正揭示破碎化景观的动态机制。因此,对于景观破碎化动态过程的深刻理解,应该从机制研究入手。理论上,破碎化景观呈现斑块化网络结构^[11],其景观结构和动态取决于斑块的外貌和物种组成^[12],而斑块的性质取决于建群物种的种群动态。因此,基于决定景观斑块性质的建群物种的种群动态,预测随建群物种动态而变化的其他物种的动态,进而通过预测所有景观斑块的动态可以实现对景观整体动态的描述,称之为机制分析法(mechanical analysis)。这种破碎化景观动态描述的思路是新的,但破碎化种群动态研究的不断发展为此奠定了良好的理论和方法基础。

景观破碎化对物种的影响以及物种对破碎化景观的动态响应研究使得景观破碎化动态的机制研究途径成为可能。该项内容已经成为保护生物学的热点之一,特别是应用岛屿生物地理学(island biogeography)理论取得卓有成效的研究成果。近年来,异质种群动态(metapopulation dynamics)理论的蓬勃发展,已经基本取代了岛屿生物学在保护生物学中的地位^[13],成为分析破碎化景观中物种存续的一种

很受欢迎的理论框架^[14~17]。

景观破碎化造成种群空间隔离,使原始种群碎裂成若干局域种群(local populations),局域种群之间通过个体扩散形成不同程度的相互连接,这种种群生存方式被称为异质种群(metapopulation)^[18~21]。异质种群动态理论侧重于两个主要过程^[22~25]的研究:(1)局域种群的维持、灭绝和占居;(2)不同局域种群之间的扩散。

Metapopulation 一词的中文译法很多^[25~30],但无论译法如何变换都反映出生态学家越来越关注异质种群动态研究^[31]。国内外已有不少文献介绍了异质种群的概念、理论和应用^[25~34],但对于迅速发展的异质种群动态模型用于景观动态模拟的可能性研究鲜见涉及。

实际上,单纯研究异质种群动态或景观破碎化过程均无法满足物种保护需要,综合考虑景观动态和异质种群过程将成为保护生态学研究的重要内容。从这个意义上讲,对异质种群动态的研究也就是对破碎化景观动态的研究。对于景观破碎化动态研究的这一新视角^[35],应该及时加以总结,以期促进相关研究进步。

随着野外观测和实验研究的不断增加,异质种群动态模型研究得到了大力发展^[7]。从经典异质种群模型(Levins 模型)到现在的 30 多年中,建立了大量的数学模型,充实和发展了异质种群动态理论。按照对空间处理方式的不同可大致分为 3 类^[18, 21]:空间不确定异质种群模型(Spatially Implicit Metapopulation Model, SIM)、空间确定异质种群模型(Spatially Explicit Metapopulation Model, SEM)和空间现实异质种群模型(Spatially Realistic Metapopulation Model, SRM)。异质种群模型不断把空间概念融入其中,已经成为空间生态学的一个重要分枝^[30],这也是生态学日益重视空间概念的佐证^[31]。

异质种群动态模型的发展越来越重视空间结构,为描述破碎化景观动态奠定了良好基础。大量异质种群动态模型的建立与应用,将使异质种群动态模型成为描述破碎化景观动态的有效手段和重要途径之一。故此,本文对异质种群动态模型的发展进行系统总结,指明应用异质种群模型描述破碎化景观动态的可行性和前景。

1 空间不确定异质种群模型

空间不确定异质种群模型是异质种群动态研究的第一阶段。它不直接考虑生境斑块的空间特征(如空间位置、面积等),只假定局域种群之间均等地连接在一起。这样系统被大大简化,方便了数学推导和理论探讨,但也限制了真实性。

1.1 Levins 模型

Levins 模型是公认的经典异质种群模型,被称为“异质种群模型之母”^[21]。其基本形式为:

$$\frac{dP}{dt} = cP(1 - p) - ep \tag{1}$$

其中, P 为局域种群占居的斑块所占的比率; c 、 e 分别为占居和灭绝参数。 P 的平衡值为 $\hat{P}=1-e/c$,因此在平衡状态时被定居的生境斑块比例将随 e/c 比值的减少而上升。只要 $e/c<1$,异质种群将能持续生存下去($\hat{P}>0$)。该模型揭示了异质种群动态的关键属性,即异质种群长期续存以局域种群灭绝与建立之间的随机平衡为基础^[21],这也是异质种群动态理论的核心观点。

Levins 模型还帮助认清了物种在破碎化景观中的灭绝机制。即景观破碎化导致生境质量下降使局域种群的定居参数(c)小于或等于绝灭参数(e),局域种群在其生命周期内不能建立一个新种群,结果就造成异质种群的整体绝灭,物种在景观中消失。

但 Levins 模型的假设过于简单化和理想化:大量生境斑块大小相等且通过物种迁移均等地联结在一起、各斑块间定居和灭绝过程相互独立、生境质量恒定、空白斑块被占居的概率相同、忽略局域种群动态等^[19, 20]。无法真实反映破碎化景观中异质种群的动态变化,限制了应用范围。

针对上述问题,一些扩展的 Levins 模型被提出^[17, 21, 36~46](表 1)。它们以不同方式放宽了 Levins 模型的严格假设,更加适合研究异质种群对景观破碎化的反应。例如,对考虑适合生境的 Levins 模型的研究表明^[14, 47, 48],随着景观破碎化过程的加剧,造成生境斑块丧失,适合物种生存的生境斑块比例(h)下降,异质种群灭绝阈值急剧下降。所以,基于该模型确定最小可存活异质种群(MVM, Minimum Viable

Metapopulation)及最少适宜生境数量(MASH,Minimum Amount of Suitable Habitat)^[21],可以制定破碎化景观中濒危物种的保护规划。

表 1 扩展的 Levins 模型^[17,21,36~46]

Table 1 Extended Levins type model

类别 Categories	基本形式 Basic Formula	符号说明 Symbols denotation
局域种群大小不同的 Levins 模型 Levins model with different local population sizes	$\frac{dP}{dt} = \sum_{i=1}^n c_i P_i (1 - P) - \sum_{i=1}^n e_i P_i$	n 为局域种群大小的类别个数, P_i 、 c_i 、 e_i 表示第 i 类大小的局域种群占居的比率、占居参数、绝灭参数; P 同 Levins 模型
大陆-岛屿型 Levins 模型 Mainland-island Levins model	$\frac{dP}{dt} = (c_m + cP)(1 - P) - eP$	c_m 为大陆对每一空生境斑块的定居率, P 、 c 、 e 同经典 Levins 模型
带有救援效应的 Levins 模型 Levins model with rescue effect	$\frac{dP}{dt} = cP(1 - P) - eP(1 - rP)$	P 、 c 、 e 同上; r 为救援效应参数
考虑生境适应性的扩展 Levins 模型 Livens model with suitable habitats	$\frac{dP}{dt} = cP(h - P) - eP$	P 、 c 、 e 同上; h 为生境斑块的比率
捕食者-猎物 Levins 模型 Predator-prey Levins type model	$\begin{aligned} \frac{dP_x}{dt} &= c_x P_x (1 - P_x) - e_x P_x - u P_y \\ \frac{dP_y}{dt} &= c_y P_y (P_x - P_y) - e_y P_y \end{aligned}$	P_x 、 c_x 、 e_x 、分别表示猎物所占斑块的比率、定居率、绝灭率; P_y 、 c_y 、 e_y 分别表示捕食者所占斑块的比率、定居率、绝灭率; u 表示捕食者对猎物绝灭的风险参数

1.2 2-种群异质种群模型

2-种群异质种群模型(Two-population Metapopulation Models)在传统单种群模型的基础上,刻画了通过物种迁移互联的两个局域种群组成的异质种群动态。对于这种极简单的异质种群形式,通常采用以下两种数学形式描述。

对于连续时间的 2-种群异质种群^[21]:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - m N_1 + m(1 - \delta) N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - m N_2 + m(1 - \delta) N_1 \end{aligned} \tag{2}$$

式中, N_i 为局域种群 i 的大小; r_i 局域种群 i 的增长率; K_i 局域种群 i 的环境容纳量, m 为迁移率; δ 迁移体在迁移过程中的死亡率。

对于离散时间的 2-种群异质种群模型^[49]:

$$\begin{aligned} N_1(t + 1) &= \bar{N}_1(t) + m[\bar{N}_2(t) - \bar{N}_1(t)] \\ N_2(t + 1) &= \bar{N}_2(t) + m[\bar{N}_1(t) - \bar{N}_2(t)] \end{aligned} \tag{3}$$

其中:

$$\bar{N}_i(t) = f[r_i, N_i(t)] = r_i N_i(t) [1 - N_i(t)] \text{ (或 } = N_i(t) e^{r_i [1 - N_i(t)]} \text{)}$$

式(3)、(4)中 $N_i(t)$ 表示 t 时刻局域种群(斑块) i 的种群大小; $\bar{N}_i(t)$ 为种群 i 在 t 时刻扩散前的大小; r_i 表示种 i 增长率; m 同式(3); $f[r_i, N_i(t)]$ 为种群的增长函数(Logistic 函数)。

可见, 2-种群异质种群模型将局域种群间的迁移(m)考虑到模型中,可以直观地描述局域种群动态,解决了 Levins 模型无法研究物种迁移对局域种群动态影响的问题。其实,物种迁移反映了景观斑块间的功能关系,特别是中等程度的迁移对局域种群动态有很大影响^[50]。但局域种群的增长率(r)与迁移率(m)相比较高时(种群周转率较高),迁移的影响很小,此时该模型的实际意义不大。

虽然真实破碎化景观中只有两个种群组成的异质种群比较少见,但通过一定形式的变换,该模型可以描述其它形式的异质种群。例如, 2-种群异质种群模型中的种群增长率 r 来说,若其中一个局域种群的 $r > 0$,另一个局域种群数据,则构成了源-汇(Source-sink)异质种群。如将 2-种群异质种群模型扩展为由 n 个斑块通过迁移互联的异质种群模型,既可方便理论推导,又大大增强了它的应用性。可见,此类模型能够更

加准确地描述景观斑块动态。

1.3 结构化异质种群模型

结构化异质种群模型(Structured Metapopulation Models)除了考虑物种迁移对局域种群动态的影响,还结合了种群结构信息(如年龄、大小、性别、密度等),主要关注环境干扰影响下的局域种群动态与异质种群动态的相互关系^[18]。

通常建立结构化异质种群模型需要包含以下过程:①斑块质量动态,如资源状况;②局域种群增长;③局域种群灭绝及斑块消失过程;④局域种群的占居、新斑块形成及迁移个体的生产过程;⑤反馈机制的描述,即异质种群动态对环境变化反应(如空白斑块的比率变化)。这个过程提供了描述景观动态的很多信息,适用于景观斑块动态模拟。

Hanski 和张大勇^[51]建立了一个简化的结构化异质种群模型的基本形式(表 2)。该模型简化了结构化模型的基本条件^[21, 51],对 Levins 模型和 2-种群异质种群模型进行了融合,可从局域种群和异质种群两个水平上描述种群对景观破碎化的响应。

根据上面的平衡条件,还可得到异质种群续存的必要条件。迁出率 m 大于某一阈值(最小迁移量)时,重新占居的斑块足以补偿灭绝斑块; m 小于另一阈值(最大迁移量)时,局域种群增长能够补偿因迁移造成的个体损失,局域种群也会保持平稳。另外,在给定的参数值组合下模型能够预测多个稳定平衡态,这是结构化异质种群模型区别于非结构化异质种群模型的主要特点^[18]。

综上所述,考虑物种迁移影响之后,空间不确定异质种群模型能够更加准确地描述斑块动态,为进一步模拟破碎化景观动态奠定了良好基础。

表 2 简化的结构化异质种群模型的基本数学形式^[51]
Table 2 The basic mathematic description of a simple structured metapopulation model

	表达式 Formula	符号说明 Symbols denotation
局域种群增长 Local population growth	$\frac{dn}{dt} = rn \left(1 - \frac{n}{K} \right)$	
异质种群动态 Metapopulation dynamics	$\frac{dP}{dt} = \beta a' m K \left(1 - \frac{m[1 - \alpha P]}{r} \right) P(1 - P) - eP$	n 局域种群的大小; K 为环境容纳量; r 为种群的内禀增长率; P 斑块占居率; β 为成功占居参数; α 代表迁移者到达某一斑块的速率; $a' = a/(\alpha + \delta)$ 为在迁移过程中能够存活下来并达到某一生境斑块的成功迁移者比例; δ 表示死亡率; m 迁出率; e 灭绝率; $B = 4e/\beta K$; $A = r + m$ ($a' - 1$)
平衡条件 Equilibrium conditions	如果 $m > \frac{r}{1 + \alpha}$ 则 $m < \frac{r - \sqrt{rB}}{1 - \alpha}$ 如果 $m \leq \frac{r}{1 + \alpha}$ 则 $\frac{r - \sqrt{r^2 - rB/\alpha}}{2} < m < \frac{r + \sqrt{r^2 - rB/\alpha}}{2}$	
P 的平衡值 Equilibrium value of P	$\hat{P} = 0.5 - \frac{r - m \pm \sqrt{A^2 - rB}}{2am}$	
局域种群的平衡大小 Local population equilibrium size	$\hat{n} = K \left[1 - \frac{m}{r} (1 - a' \hat{P}) \right]$	

2 空间确定性异质种群模型

空间确定性异质种群模型是异质种群模型发展的第二阶段。与前述空间不确定异质种群模型相比,它的主要进步表现在假定了物种迁移是距离依赖的,即加入了景观格局特征。

空间确定性异质种群模型也被称作晶格模型(Lattice Models)。这类模型的共同特点是将空间任意的分成若干规则格子,每个斑块由一个或多个独立的具有规则形状的晶格单元或单元簇构成。基于一定规则描述每个格子动态,通过综合进行异质种群动态模拟。这类模型的优点是每个单元格的面积和间距都是固定的,描述单元格的数学规则也是固定的,可以方便地在计算机上实现。缺点是数学形式往往比较复杂,模型计算量相对其普遍性。

元胞自动机模型(Cellular Automata Models)是空间确定性模型的代表。耦合-地图晶格模型

(Coupled-Map Lattice Models)和交互粒子系统(interacting particle systems)与元胞自动机模型极为相似,在异质种群模型中也有应用^[52~55]。而反应-扩散模型(Reaction-Diffusion Models)提供了一种描述单元格动态的算法。

2.1 元胞自动机模型

元胞自动机模型是在计算上比较容易实现的一种空间确定性方法。元胞自动机模型是由许多相同单元组成的,根据一些简单的邻域规则即能在系统水平上产生复杂结构和行为的离散型动态模型^[56]。元胞自动机模型通常采用正方形元胞组成的栅格网(有时也为三角形或六边型的栅格网),其中每个元胞具有有限状态;邻近元胞按照某种规则相互影响,导致局部格局变化;这些局部变化可以繁衍扩展,乃至产生整体的复杂空间结构。元胞自动机模型的特点是空间、时间、及状态都是离散的,每个变量只取有限多个状态,且其状态改变的规则在时间和空间上都是局域性的。

传统的元胞自动机模型只考虑与某一元胞相邻的单元,但在生态学研究中还经常还需要考虑与某一单元距离相对较远的单元。图 1 显示了元胞自动机模型在模拟分层扩散过程中的 3 个基本的邻域扩散规则:(1)连续的邻域扩散;(2)随机的长距离扩散;(3)局域种群的增长(局域种群的个体数乘以增长系数 R)。

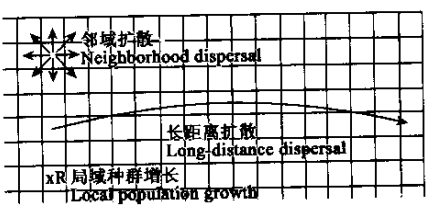


图 1 元胞自动机模型扩散规则
Fig.1 Dispersal rules of cellular automata

应用元胞自动机模型研究异质种群通常有两条途径。一是假定每一单元格就是一个局域种群^[2, 57],异质种群的空间结构通过这些单元格的占居格局表现;另一是将空间人为分成若干等大单元格,空间相邻的被占居单元格组成局域种群^[9, 58, 59],这些局域种群可能由几个到几十个甚至几百个单元格簇组成,异质种群结构则通过这些单元格簇表现。这两种途径各有优缺点。前者包含了局域种群的空间信息,但同时包含了局域种群大小相等的假设,因此不能真实反映实际局域种群的形状。虽然可以通过扩散规则(如反应-扩散模型,见下文)描述局域种群间的扩散,但无法描述斑块的几何形状对局域种群间迁移的影响,而斑块间迁移与斑块几何形状经常存在一定的函数关系^[60, 61]。对后一种途径,可以通过栅格化方式描述具体异质种群的结构,但邻域规则是针对单元格而言的,所以无法根据被占居单元格比率来描述异质种群状态^[21],而且单元格大小的改变也会影响模型输出。可见,元胞自动机模型所描述的异质种群仍然是准现实的,或者是空间结构的准现实,或者是局域种群动态的准现实。

尽管如此,这种空间确定模型已经比空间不确定模型更加具有现实意义。该类模型可在一定程度上描述景观结构对异质种群动态和长期续存的影响^[62],这是空间不确定性异质种群模型所无法实现的;另外该类模型还可以说明种间相互作用的后果^[63]和种群领域性(territorial)行为^[43]。

2.2 反应-扩散模型

反应-扩散模型中,扩散指种群个体迁移,反应指迁移所造成的局域种群动态变化。反应-扩散模型的一般形式为①:

$$\frac{dY_i^u}{dt} = f_i^u\{Y^u, X^u\} + A + B$$

(5)

其中 Y^u 为斑块 u 的状态变量向量($Y_1^u, Y_2^u, \dots, Y_n^u$); X^u 斑块 u 的参数向量($X_1^u, X_2^u, \dots, X_n^u$); f^u 代表具体的函数关系式; A 是指斑块 u 与其他生境斑块的种群个体净交换量; B 指斑块 u 与基质(matrix)的种群个体净交换。

此类模型能够同时揭示异质种群的时间异质性和空间异质性。根据不同的概念和具体的数学形式,反应-扩散模型可分为空间连续^[38, 64]和空间离散^[64, 65]两类(表 3)。Petrovskii 和 Li^[64]比较发现,两种模型虽

① Wu J G. 1993. Dynamics of Patchy Landscapes: Linking Metapopulation Theory, Landscape Ecology and Conservation Biology, 1993. In: Yearbook of Dept. of Systems Ecology, Chinese Academy of Science, Beijing: 1994.

然在预测结果上基本一致,但与空间离散模型相比连续反应-扩散模型往往可以提供异质种群动态的更多信息,因此空间连续反应-扩散模型常受到青睐。

表 3 反应-扩散模型的两种形式^[64,65]

类型 Type	表达式 Formula	说明 Denotation
连续型模型 Continuous Model	$\frac{\partial N(x,t)}{\partial t} = f(N,x) + \frac{\partial [D\partial N(x,t)]}{\partial x^2}$	$N(x,t)$ 为空间位置 x 和时间 t 相对应的局域种群的密度; D 种群个体的扩散率; $f(N,x)$ 种内交互作用; N' 局域种群的大小;
离散型模型 Discrete Model	$\frac{dN_i}{dt} = N_i f(N_i) + \sum_{j \neq i} [a_{ij}(N_j - N_i)]$	$f(N_i)$ 局域种群 i 增长率; N_i 和 N_j 局域种群 i 和 j 的大小; a_{ij} 为局域种群 i 与局域种群 j 间的个体交换率

反应-扩散模型提供了描述局域种群动态的一种算法,通过该算法可以实现对上述元胞自动机模型的 3 个基本邻域扩散规则的数量化描述。但它所刻画的仅仅是局域种群(单元格)的动态,因此要想刻画异质种群动态往往要结合计算机综合模拟。因此,实际应用中,通过反应-扩散模型确定邻域扩散规则^[55],而通过晶格模型描述异质种群结构,二者结合便可初步实现破碎化景观动态的整体描述。

3 空间现实异质种群模型

空间现实异质种群模型是异质种群模型发展的第三阶段。它包含局域种群的面积、空间位置以及其它相关空间特征。这类模型较之空间确定异质种群模型又前进了一步,即模型中包含了破碎化景观的几何特征(如斑块面积等)。这种模型考虑了破碎化景观中异质种群的所有信息,可直接用来模拟真实景观^[21]。

3.1 关联函数模型

关联函数模型(Incidence Function Models, IFM)^[21, 66]是离散时间的随机斑块模型^[11, 33],一般是基于单个生境斑块的一阶线性马尔可夫模型^[67]。

生境斑块有两种状态,定居与未定居。对某一具体斑块 i 而言,其定居与未定居状态间变化由定居概率(C_i)和灭绝概率(E_i)确定,并可独立求得。因此,单位时间斑块 i 被占居的静态概率为:

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i}$$

(6)

这个静态概率(J_i)称为该物种与斑块 i 的关联^[66]。有关关联函数模型的原理可参考相关文献^[30~33],这里仅将定居概率(C_i)、种群灭绝概率(E_i)、关联数(J_i)的推导及模型参数估计的基本数学形式^[21, 66, 67]列出(表 4)。

参数估计是任何一个模型的关键。由表 4 可知,关联函数模型共有 α 、 b 、 e 、 x 、 y' 和 A_0 6 个参数(y 和 β 由 y' 合并),并采用斑块面积(A_i)和斑块分离度(S_i)作为变量。理论上,这些参数均可通过非线性极大似然回归(Nonlinear maximum likelihood regression)求得^[66],但其中 α 、 b 和 A_0 与被研究物种的生物学特性有关,一般可以通过观察数据获得;其余 3 个参数采用非线性极大似然回归方法求得,这样能够增加参数的准确性^[67]。上述参数估计方法的几个假设条件,如生境斑块独立性和斑块(局域种群)的定居概率恒定性、局域种群的平衡条件、及观测数据的质量较高等,在实际应用中存在着潜在的麻烦。一些改进参数估计方法放宽了假设条件,增加了参数估计的准确性和可操作性^[68~70]。另外,如果假定异质种群接近于随机稳定假设,那么根据极大似然函数的形式,异质种群的斑块占居格局(P_i)可直接用于建模,这样还可以大大简化建模工作。

作为景观破碎化研究的一个重要方面,景观连接度能够反应出景观破碎化的趋势和程度。格局分析法从几何学角度研究景观连接度,不能揭示真实的景观破碎化机制。关联函数模型的物种迁移(M_i)表达式中(表 4)的连接度(S_i)不但可以从机制上定量描述破碎化景观动态,而且结合模型预测结果还可揭示破碎化景观动态的格局与数据关系。因此,这个模型已被广泛用于保护区网络设计^[67, 71~73]。

表 4 关联函数模型的数学形式^[21,66,67]

Table 4 Basic mathematic formulas in Incidence Function Model (IFM)

项目 Item	表达式 Formula	说明 Denotation
斑块 i 灭绝概率 (E_i) Extinction Probability (E_i)	$E_i = \frac{e}{A_i^\theta}$	当 $A_i \leq e^{1/\theta}$ 时 $E_i = 1$, 此时 $A_i = A_0$, A_0 最小斑块面积; A_i 斑块 i 的面积; P_i 在被占领斑块取值为 1, 在空白斑块取值为 0; S_i 为斑块 i 的连接度; d_{ij} 为斑块 i 和 j 间的距离; M_i 为迁入种群 i 个体的总和; $\alpha, \beta, b, e, x, y$ 为参数; $y' = y/\beta$; θ 为极大似然值, 主要用于进行参数估计。
斑块 i 迁入个体数 (M_i) Immigrants Number (M_i)	$M_i = \beta S_i = \beta \sum_{i \neq j} P_i \exp(-\alpha d_{ij}) A_j^\beta$	
斑块 i 定居概率 (C_i) Colonization Probability (C_i)	$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2} = \frac{1}{1 + \left[\frac{y'}{S_i} \right]^2}$	
斑块 i 关联数 (J_i) Incidence (J_i)	$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i} = \left\{ 1 + \left[1 + \left(\frac{y'}{S_i} \right)^2 \right] \frac{e}{A_i^\theta} \right\}^{-1}$	
极大似然值 (θ) Maximum Likelihood (θ)	$\theta = \sum_{i=1}^n -P_i \log(J_i) - (1 - P_i) \log(1 - J_i)$	

3.2 状态转移模型

状态转移模型(State Transition Models)与 Levins 模型及关联函数模型同属“斑块占据模型”,即只考虑物种在斑块上存在与否,均属离散时间的随机模型^[31]。

状态转移模型的数学表述与关联函数模型相似。对于某一局域种群(斑块) i ,状态转换模型通常直接采用观测的灭绝率和占据率建模^[74],属于一种经验方法。模型假定灭绝率同斑块大小和生境质量相关,斑块 i 在时间 t 被定居率为 $\alpha \sum W_{ij} P_j(t)$ 。其中 α 为定居参数,可通过极大似然估计法求得。局域种群的灭绝率(E_i)、定居率(C_i)和占据率(P_i)的预测值可通过逻辑斯蒂方程回归求得,其基本形式为:

$$E_y = \frac{\exp(b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \cdots)}{1 + \exp(b_0 + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \cdots)}$$

(7)

式中, E_y 为 E_i, C_i 或 P_i ; $b_0, b_1, b_2, \cdots$ 为回归系数; $x_1, x_2, \cdots$ 为自变量,如环境容纳量、生境质量和局域种群的迁入个体数(取对数形式 $\ln(f_i(t))$)或连接度(取对数形式 $\ln(c_i)$)。这里 $f_i(t)$ 和 c_i 与关联函数模型中的 M_i 和 S_i (见表 4)含义相近,具体数学描述稍有区别: $f_i(t) = \sum W_{ij} P_j(t), c_i = \sum W_{ij}$, 其中 W_{ij} 为斑块 j 对斑块 i 连接度的权重因子,通常与距离相关; $P_j(t)$ 为斑块 j 在观测时间 t 的状态(空白为 0,被占据为 1)。

回归系数 $b_0, b_1, b_2, \cdots$ 主要基于实际观测的各时段的局域种群状态数据,通过式(7)拟合求得。有了这些回归系数后,异质种群动态就可以通过某一世代的斑块灭绝和占据概率与斑块占据状况相结合进行模拟。

与关联函数模型及 Levins 模型等其它斑块占据模型相比,这种模拟方法的优点^[18, 21]在于采用实际观测的破碎化景观中异质种群的数据建模,直接体现斑块质量对灭绝率和占据率的影响;而且它不受异质种群稳态假设限制,模型参数可用于非平衡性异质种群。缺点也在于该模型是基于实际观测的灭绝率和占据率,因此只限于那些具有明显灭绝-重建现象的大规模异质种群,而所观测的灭绝和占据概率通常即随时间变化又受区域随机性影响^[31]。对于大多数物种,没有足够的动态数据用于模型参数估计。因此,该模型的实际应用较少,但其优点很突出,相信随着研究工作的积累,将会得到越来越多的应用。

3.3 n -种群模拟模型

随着计算技术的不断发展,通过计算机进行异质种群模拟已经越来越受到重视, n -种群模拟模型就是一例。

n -种群模拟模型(Population Simulation Models)是由 2-种群异质种群模型和耦合-地图格子模型扩展而来。这类模型通常将每一个局域种群的动态单独模拟,而通过规定迁移个体的行为对迁移率进行确定

性的模拟。由于模型的目的是最大程度地接近现实和提高模型预测精度,使得不同模型的假定条件缺乏普适性,只能对特定破碎化景观中特定的异质种群进行模拟。这类模型还可与地理信息系统结合实现对不同景观斑块的描述。但因包含假设条件和变量太多,以至于没有足够的人力和财力来完成预定的工作^[31]。

ALEX^[75]、RAMAS/Space^[76]、VORTEX^[77]和 METAPHOR^[78]均属 *n*-种群异质种群动态模型。它们主要用于异质种群的存活力分析^[15, 79~84]、景观规划和自然保护区设计^[16, 84]和土地利用管理^[85],在保护生物学中具有广阔应用前景。

值得一提的是,METAPHOR 为基于个体(individual-based)的异质种群动态模型。与其它模型不同的是它的扩散算法是空间确定性的,可以模拟异质种群水平以下的情况^[85]。根据 METAPHOR 的模拟结果,随着局域种群间迁移率的增加最小可存活种群大小将减小^[85],也就是说随着破碎化程度的加大通过提高局域种群的迁移率也可以达到保护物种的目的。另外,Vos 等^[84]应用 METAPHOR 模型研究还发现,斑块占据比例对异质种群存活力的影响很大。当斑块占据比例 >0.6 时异质种群将会存活, <0.45 时异质种群将不能存活。采用这个指标评价景观破碎化对目标物种的影响,可直接指导物种保护和保护区规划。

其实,异质种群对景观破碎化过程的动态响应存在一个时间上的滞后效应,称之为异质种群时滞^[86]。但是,所有现存的异质种群模型都没有考虑这种时滞效应,这将是今后异质种群动态模型发展所面临的一个挑战。

4 破碎化景观动态描述的异质种群途径

景观破碎化几乎影响到景观内部所有的时空格局与生态过程^[87]。因此,景观破碎化动态研究要同时考虑景观破碎化的格局变化与过程变化,涉及斑块动态、斑块间相互作用(如能流、物流和信息流等)、斑块网络动态和破碎化景观格局与生态过程的动态关系等多方面。景观格局分析法只能揭示其中的部分问题,因此探索破碎化景观动态研究的新途径,将格局分析与机制分析相融合十分必要。

景观破碎化造成种群空间隔离并通过异质种群方式长期续存^[11],异质种群动态在很大程度上影响或决定了景观时空异质性及其格局与过程的动态关系^[88],因而通过异质种群动态可以实现对破碎化景观动态的描述。Hanski 就曾指出,异质种群这一概念可以用于描述任何形式的空间结构化种群,异质种群动态在一定程度上包括了所有的空间动态过程^[11]。

异质种群动态模型的不断发展和完善,也已使从机制上描述破碎化景观动态成为可能。异质种群模型的发展基本上是由空间不确定模型到空间确定性模型再到可以描述特定现实景观的特定异质种群的空间现实模型,一类模型针对破碎化景观描述的一类问题(见表 5)。Levins 模型可以揭示景观破碎化造成的物种灭绝机制,在放宽某些假设条件后,它的扩展形式还可解决 MVM 和 MASH 等问题。2-种群异质种群模型可以描述局域种群(斑块)动态,并可解释局域种群间的个体迁移对异质种群的影响,揭示了破碎化景观中斑块间的互联关系。结构化异质种群模型则提供了物种对景观破碎化响应的更多信息。这些模型均可用于物种对景观破碎化动态响应机制研究。空间确定性模型可以同时考虑景观结构和斑块动态,能够描述影响异质种群的动态和存续时间、物种交互作用的结果以及大陆种群的行为^[81]。空间现实的异质种群动态模型做到了格局与机制相结合,能够真正揭示景观破碎化格局与过程的动态关系。其中,*n*-种群模拟模型在原理上是最理想的描述和揭示破碎化景观动态的工具,只是它对所研究物种的研究基础要求非常高,需要大量的人力和财力用于建模。

由此可见,异质种群动态理论已经演变成一种描述破碎化景观动态的思想,异质种群动态模型已经可以作为描述破碎化景观动态的一种新的途径。为了实现应用异质种群模型描述破碎化景观动态,应发展以空间现实的异质种群模型和基于个体行为的 METAPHOR 异质种群模型为代表的一类模型。加强其空间描述能力,使之更加适合破碎化景观动态描述的需求。

虽然应用异质种群模型描述破碎化景观动态显示了巨大潜力,但在面对具体问题时还是应该谨慎选择模型。很多异质种群模型的应用研究基本假设不清,期望解决的问题不明确,导致应用了错误的模型^[21]。

另外,异质种群动态描述破碎化景观动态同样存在尺度推绎问题^[89, 90]。这一问题主要来自两个方面,首先破碎化景观本身是一个多尺度的等级斑块系统,描述其动态必然要涉及尺度推绎;另外,异质种群

动态也包含两个层次即局域种群动态和异质种群动态,这两个层次之间存在着尺度上推(scaling-up)和下推(scaling-down)问题。一些异质种群模型(如元胞自动机模型)已经考虑到了尺度推绎问题,今后的研究中应该更加重视。

表 5 异质种群动态模型描述破碎化景观动态的途径

模型 Models	斑块动态 Patch dynamics	斑块间的相互作用 Inter-patch dynamics	斑块网络动态 Patch network dynamics	格局-过程关系 Pattern-process Relationship
Levins 模型 Levins models	—	—	+	—
2-种群异质种群模型 Two-population metapopulation models	+	+	—	—
结构化异质种群模型 Structured Metapopulation models	+	+	+	—
元胞自动机模型 Cellular Automata models	+	+	+	+
反应-扩散异质种群模型 Reaction-Diffusion Metapopulation model	+	+	—	—
关联函数模型 Incidence Function Models	—	+	+	+
状态转移模型 State-Tansition models	—	+	+	+
n-种群模拟模型 n-population Simulation Models	+	+	+	+

+表示可以 means Can;—表示不可以 means Can't;+*表示准现实 means semi-realistic

同时,异质种群动态模型在研究对象上迫切需要拓展。异质种群模型的研究多集中在比较容易跟踪的昆虫、鸟类、小型哺乳动物和 1 年生的草本植物,对生命周期比较长的物种(如树木)的研究几乎空白。而植被景观的建群物种生命周期一般都比较长,难于跟踪,这将是应用异质种群模型描述破碎化景观动态需要重点突破的问题。

实际上,到目前为止,异质种群模型毕竟主要关注一个物种的长期续存问题,一个景观了包含很多物种,对景观动态的完整描述需要同时考虑所有物种的动态行为及其相互影响。因此,真正实现应用异质种群模型描述破碎化景观动态,不仅需要继续发展和完善已有的各种模型方法,还要引进新模型来刻画长寿命、高维度、多变量、复杂连接的破碎化景观的结构与过程。

References:

[1] Fu B J, Chen L D, Ma K M, *et al.* eds. *Landscape ecology: theory and applications*. Beijing: Science Press, 2001.

[2] Perry J N, Gonzalez-andujar J L. Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seedbank. *Journal of Ecology*, 1993, **81**: 453~463.

[3] McNeely J, *et al.* Biodiversity Committee of Chinese Academy of Science. Trans. Save the world biodiversity, 1991. *Biodiversity Translation Series* No 1. Beijing: China science and technology press, 1992.

[4] Solbrig O T, *et al.* Biodiversity Committee of Chinese Academy of Science(Trans). Biodiversity-some scientific questions and advices of collaborate research, 1991. *Biodiversity translation series* I . Beijing: China Science and Technology Press, 1992.

[5] Primack R, Qi C J, Trans. *General Conservation Biology*. Hunan: Hunan Science and Technology Press, 1996.

[6] Jiang 万方数据 Han X G, eds. *Conservation Biology*. Zhejiang: Zhejiang Science and Technology Press, 1997.

- [7] Wu J G and Liven S A. A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. *Ecological Monographs*, 1994, **64**(4): 447~464.
- [8] Frank K, Wissel C. Spatial aspects of metapopulation survival—from model results to rules of thumb for landscape management. *Landscape Ecology*, 1998, **13**(6): 363~379.
- [9] Hiebeler D. Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities; landscape generation and local dispersal. *Ecology*, 2000, **81**(6): 1629~1641.
- [10] Ma K M, Fu B J. Landscape pattern and fragmentation in Donglingshan montane region. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(3): 320~326.
- [11] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, **396**: 41~49.
- [12] Merriam G, Henein K, Stuart-Smith K. Landscape dynamics models. In: Turner M G, Gardner R H, eds. *Quantitative methods in landscape ecology*, New York: Springer-Verlag, 1991. 399~416.
- [13] Fagan W F. Weak influences of initial conditions on metapopulation persistence times. *Ecological Applications*, 1999, **9**(4): 1430~1438.
- [14] Gaona P, Ferreras P, Delibes M. Dynamics and viability of a metapopulation of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs*, 1998, **68**(3): 349~370 .
- [15] McCarthy M A Lindenmayer D B. Conservation of the greater glider (*Petauroides volans*) in remnant native vegetation within exotic plantation forest. *Animal Conservation*, 1999, **2**(3): 203~209 .
- [16] McCarthy M A, Lindenmayer D B. Incorporating metapopulation dynamics of greater gliders into reserve design in disturbed landscapes. *Ecology*, 1999, **80**(2): 651~667 .
- [17] With K A, King A W. Extinction Thresholds for Species in Fractal Landscapes. *Conservation Biology*, 1999, **13** (2): 314~326 .
- [18] Hanski I, Gilpin M E. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. New York: Academic Press, 1997.
- [19] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulliten. Entomolog. Society of American*, 1969, **15**: 237~240 .
- [20] Levins R. Extinction. In: Gerstenhaber M, eds. *Some Mathematical Problems in Biology*. Providence: American Mathmatical Society, 1970, **2**: 75~107.
- [21] Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- [22] Opdam P, Van Apeldoorn R, Schotman A, *et al.* Population responses to landscape fragmentation. In: Vos C C and Opdam P, eds. *Landscape Ecology of a Stressed Environment*. Chapman & Hall, 1993. 147~171.
- [23] Verboom J, Metz J A J and Meelis E. Metapopulation models for impact assessment of fragmentation. In: Vos C C and Opdam P, eds. , *Landscape Ecology of a Stressed Environment*; Chapman & Hall, 1993. 172~192.
- [24] Hanski I. Meta population ecology. In: Rhodes, Jr O E, Chesser R K & Smith M H, eds. *Population Dynamics in Ecological Space and Time*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1996. 13~43.
- [25] Tao Y, Wang Z W. Theory and applications of Metapopulation. In: Qian Y Q and Ma K P, eds. *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*, Beijing: China Sceince and Technology Press, 1994. 55~68.
- [26] Ye W H, Guan W B, Liu Z E. Concept of metapopulation and its applcation in plant population ecology (I) The comprehension and discrimination of “Metapopulation”. *Chinese Journal of Ecology*, 1995, **14**(5): 75~78.
- [27] Xu H F, Lu H J, Wang X M. Metapopulation: A new paradigm of application of the theory of population ecology in practice of conservation biology. *Chinese Journal of Ecology*, 1998, **17**(1): 47~53 .
- [28] Wu J G. What is metapopulation, really? *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(1): 123~126.
- [29] Chen X Y, Li N. Metapopulation structure and its genetic consequences. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, **19** (5): 71~75.
- [30] Zhang D Y, Lei G C, Hanki I. Metapopulation dynamics; theory and applications. *Chinese Biodiversity*, 1999, **7** (2): 8
- [31] Huang S N, Wang B S. Advances on studies on metapopulation dynamics. *Guihaia*, 2001, **21**(1): 21~31 .

- [32] Zhao S Q, Fang J Y, Lei G C. Theoretical basis for species conservation: from the theory of island biogeography to metapopulation dynamic theory. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(7): 1171~1179.
- [33] Zhang D Y. Metapopulation and biodiversity conservation. *Bulletin of Biology*, 2002, **37**(2): 1~4.
- [34] Hanski I. Metapopulation dynamics: theory and applications. In: Zhang D Y, eds. *Researches on theoretical ecology*. Beijing: China Higher Education Press; Heidelberg: Springer-Verlag, 2000. 123~150.
- [35] Hanski I, Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 2000, **404**: 755~758.
- [36] Etienne R S. Local populations of different sizes, mechanistic rescue effect and patch preference in the Levins metapopulation model. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2000, **62**: 943~958.
- [37] Hanski I A. Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology*, 1985, **66**: 335~343.
- [38] Hastings A. Structured models of metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, **42**: 57~70.
- [39] Crone E E, Doak D, Pokki J. Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. *Ecology*, 2001, **82**(3): 831~843.
- [40] Nieminen M, Hanski I. Metapopulations of moths on islands: A test of two contrasting models. *Journal of Animal Ecology*, **67**(1), 1998: 149~160.
- [41] Harrison S. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, **42**: 73~88.
- [42] Hanski I A, Gyllenberg M. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *American Naturalist*, 1993, **142**: 17~41.
- [43] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, 1987, **75**: 601~607.
- [44] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulations: Habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 1992, **61**: 37~40.
- [45] Bascompte J & Solé R J. Effects of habitat destruction in a prey-predator metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, **195**: 383~393.
- [46] Swihart R K, Feng Z L, Slade N A, *et al.* Effects of habitat destruction and resource supplementation in a predator-prey metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, **210**(3): 287~303.
- [47] Noon B R, McKelvey K S. A common framework for conservation planning: linking individual and metapopulation models. In: McCullough, ed. *Metapopulations and Wildlife Conservation*. Washington, D. C. : Island Press, 1996. 139~165.
- [48] Noon B R, McKelvey K S, Murphy D. Developing an analytical context for multispecies conservation planning. In: Pickett S T A, Ostfeld R S, Shachak M, Likens G E, eds. *The Ecological Basis of Conservation: Heterogeneity, Ecosystems, and Biodiversity*. Chapman & Hall, 1997. 43~62.
- [49] Hastings A. Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. *Ecology*, 1993, **74**(5): 1362~1372.
- [50] Johst K, Brandl R. The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecological Modeling*, 1997, **104**(1): 87~101.
- [51] Hanski I, Zhang D Y. Migration, metapopulation dynamics and fugitive coexistence. *Journal of Theoretical Biology*, 1993, **163**: 491~504.
- [52] Keymer J E, Marquet P A, Velasco-Hernandez J X, *et al.* Extinction Thresholds and Metapopulation Persistence in Dynamic Landscapes. *American Naturalist*, 2000, **156**(5): 478~494.
- [53] Kean J M, Barlow N D. A spatial model for the successful biological control of *Sitona discoideus* by *Microctonus aethiopoides*. *Journal of Applied Ecology*, 2001, **38**(1): 162~169.
- [54] Walter S. Landscape pattern and productivity effects on source-sink dynamics of deer populations. *Ecological Modeling*, 2001, **143**(1~2): 17~32.

- [55] Gurney W S C, Veitch A R, Cruickshank I, *et al.* Circles and spirals: population persistence in a spatially explicit predator-prey model. *Ecology*, 1998, **79**(7): 2516~2530.
- [56] Woldfram S. Cellular automata as models of complexity. *Nature*, 1984, **311**: 419~424.
- [57] Bowers M A, Harris L C. A large-scale metapopulation model of interspecific competition and environmental change. *Ecological Modeling*, 1994, **72**(3~4): 251~273.
- [58] Keymer J E, Marquet P A, Johnson A R. Pattern formation in a patch occupancy metapopulation model: A cellular automata approach. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, **194**(1): 79~90.
- [59] Donovan T M, Lamberson R H. Area-sensitive distributions counteract negative effects of habitat fragmentation on breeding birds. *Ecology*, 2001, **82**(4): 1170~1179.
- [60] Kindvall O, Petersson A. Consequences of modeling interpatch migration as a function of patch geometry when predicting metapopulation extinction risk. *Ecological Modelling*, 2000, **129**: 101~109.
- [61] Taneyhill D K. Metapopulation dynamics of multiple species: the geometry of competition in a fragmented habitat. *Ecological Monographs*, 2000, **70**(4): 495~516.
- [62] Bascompte J, Solé R. Habitat fragmentation and extinction thresholds in explicit models. *Journal of Animal Ecology*, 1996, **65**: 465~473.
- [63] Huxel G R, Hastings A. Population size dependence, competitive coexistence and habitat destruction. *Journal of Animal Ecology*, 1998, **67**(3): 446~453.
- [64] Petrovskii S, Li B L. Increased coupling between subpopulations in a spatially structured environment can lead to population outbreaks. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, **212**(4): 549~562.
- [65] Levins S A. Dispersion and population interactions. *The American Naturalist*, 1974, **108**: 207~228.
- [66] Hanski I. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 1994, **63**: 151~162.
- [67] Moilanen A, Smith A T, Hanski I. Long-term dynamics in a metapopulation of the American pike. *The American Naturalist*, 1998, **152**(4): 530~542.
- [68] Moilanen A. Patch occupancy models of metapopulation dynamics: efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology*, 1999, **80**(3): 1031~1043.
- [69] Moilanen A. The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *Journal of Animal Ecology*, 2000, **69**(1): 143~153.
- [70] Moilanen A. Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. *Oikos*, 2002, **96**: 516~530.
- [71] Wahlberg N, Moilanen A, Hanski I. Predicting the occurrence of species in fragmented landscapes. *Science*, 1996, **273**: 1536~1538.
- [72] Cabeza M, Moilanen A. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**: 242~247.
- [73] Moilanen A, Cabeza M. Single-species dynamic site selection. *Ecological Applications*, 2002, **12**: 913~926.
- [74] Verboom J, Schotman A, Opdam P, *et al.* European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos*, 1991, **61**: 149~156.
- [75] Possingham S L, Davies I, Noble I R, *et al.* A metapopulation simulation model for assessing the likelihood of plant and animal extinctions. *Mathematics And Computers In Simulation*, 1992, **33**: 367~372.
- [76] Akcakaya H R, Ferson S. RAMAS/Space user manual: spatially structured population models for conservation biology. *Applied Biomathematics*, New York, 1992.
- [77] Lacey R C. VORTEX-a model for use in population viability analysis. *Wildlife Research*, 1993, **20**: 45~65.
- [78] Verboom J, Baveco H. *METAPHOR, the model. Version 0.9*. Institute of Forestry and Nature Research (IBN-DLO), Wageningen, The Netherlands, 1998.
- [79] Broadfoot J D, Rosatte R C, O'Leary D T. Raccoon and skunk population models for urban disease control planning in Canada. *Ecological Applications*, 2001, **11**(1): 295~303.
- [80] Lindenmayer D B, McCarthy M A, Possingham H P, *et al.* A simple landscape-scale test of a spatially explicit

- population model: patch occupancy in fragmented south-eastern Australian forests. *Oikos*, 2001, **92**(3): 445~458.
- [81] McCarthy M A, Lindenmayer D B, Possingham H P. Testing spatial PVA models of Australian treecreepers (Aves: Climacteridae) in fragmented forest. *Ecological Applications*, 2000, **10**(6): 1722~1731.
- [82] Lindenmayer D B, Ball I, Possingham H P, *et al.* A landscape-scale test of the predictive ability of a spatially explicit model for population viability analysis. *Journal of Applied Ecology*, 2001, **38**(1): 36~48.
- [83] Foppen R P B, Chardon P J, Liefveld W. Understanding the Role of Sink Patches in Source-Sink Metapopulations: Reed Warbler in an Agricultural Landscape. *Conservation Biology*, 2000, **14**(6): 1881~1892.
- [84] Vos C C, Verboom J, Opdam P F M, *et al.* Toward Ecologically Scaled Landscape Indices. *American Naturalist*, 2001, **157**(1): 24~41.
- [85] Verboom J, Foppen R, Chardon P, *et al.* Introducing the key patch approach for habitat networks with persistent populations: an example for marshland birds. *Biological Conservation*, 2001, **100**(1): 89~101.
- [86] Nagelkerke K, Verboom J, Bosch F, *et al.* Time lags in metapopulation responses to landscape change. In: Gutzwiller K J, eds. *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Springer, 2002. 330~354.
- [87] Forman R T T. *Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 405~434.
- [88] Wu J, Vanket J L, Barlas Y. Effects of patch connectivity and arrangement on animal metapopulation dynamics: a simulation study. *Ecological Modeling*, 1993, **65**: 221~254.
- [89] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, **73**: 1943~1967.
- [90] Wu J G. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 1999, **25**(4): 367~380.

参考文献:

- [1] 傅伯杰, 陈利顶, 马克明, 等. 景观生态学原理及应用. 北京: 科学出版社, 2001.
- [3] McNeely J, 等. 中国科学院生物多样性委员会译. 保护世界的生物多样性. 1991. 生物多样性译丛(一). 北京: 中国科学技术出版社, 1992.
- [4] Solbrig O T, 等. 中国科学院生物多样性委员会译. 生物多样性——有关的科学问题与合作研究建议. 1991. 生物多样性译丛(一), 北京: 中国科学技术出版社, 1992.
- [5] Primack R, 祁承经译. 保护生物学概论. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1996.
- [6] 蒋志刚, 马克平, 韩兴国主编. 保护生物学. 浙江科学技术出版社, 1997.
- [10] 马克明, 傅伯杰. 北京东灵山地区的景观格局及其破碎化评价. 植物生态学报, 2000, **24**(3): 320~326.
- [25] 陶毅, 王祖望. Meta——种群的理论与实践. 见: 钱迎倩, 马克平主编, 生物多样性研究的原理和方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 55~68.
- [26] 叶万辉, 关文彬, 刘正恩. Metapopulation 的概念及其在植物种群生态学中的应用 (I) Metapopulation 概念的理解和辨析. 生态学杂志, 1995, **14**(5): 75~78.
- [27] 徐宏发, 陆厚基, 王小明. Meta 种群: 种群生态学理论应用与保护生物学实践的新范例. 生态学杂志, 1998, **17**(1): 47~53.
- [28] 邬建国. Metapopulation(复合种群)究竟是什么? 植物生态学报, 2000, **24**(1): 123~126.
- [29] 陈小勇, 厉宁. Meta-种群结构及其遗传后果. 生态学杂志, 2000, **19**(5): 71~75.
- [30] 张大勇, 雷光春, Hanki I. 集合种群动态: 理论与应用. 生物多样性, 1999, **7**(2): 81~90.
- [31] 黄世能, 王伯荪. 复合种群动态研究进展. 广西植物, 2001, **21**(1): 21~31.
- [32] 赵淑清, 方精云, 雷光春. 物种保护的理论基础——从岛屿生物地理学理论到集合种群理论. 生态学报, 2001, **21**(7): 1171~1179.
- [33] 张大勇. 集合种群与生物多样性保护. 生物学通报, 2002, **37**(2): 1~4
- [34] Hanski I. 集合种群动态: 理论与应用. 见: 张大勇, 等主编. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社; 海德堡: 施普林格出版社, 2000. 123~150.