

# 种群统计随机性和环境随机性对种群绝灭的影响

马祖飞, 李典谟\*

(中国科学院动物研究所农业虫鼠害国家重点实验室, 北京 100080)

**摘要:**影响种群绝灭的随机干扰可分为种群统计随机性、环境随机性和随机灾害三大类。在相对稳定的环境条件下和相对较短的时间内, 以前两类随机干扰对种群绝灭的影响为生态学家关注的焦点。但是, 由于自然种群动态及其影响因子的复杂特征, 进一步深入研究随机干扰对种群绝灭的作用在理论上和实践上都必须发展新的技术手段。本文回顾了种群统计随机性与环境随机性的概念起源与发展, 系统阐述了其分析方法。归纳了两类随机性在种群绝灭研究中的应用范围、作用方式和特点的同异和区别方法。各类随机作用与种群动态之间关系的理论研究与对种群绝灭机理的实践研究紧密相关。根据理论模型模拟和自然种群实际分析两方面的研究现状, 作者提出了进一步深入研究随机作用与种群非线性动态方法的策略。指出了随机干扰影响种群绝灭过程的研究的方向; 更多的研究将从单纯的定性分析随机干扰对种群动力学简单性质的作用, 转向结合特定的种群非线性动态特征和各类随机力作用特点具体分析绝灭极端动态的成因, 以期做出精确的预测。

**关键词:**种群统计随机性; 环境随机性; 绝灭; 种群动态; 数学模型

## The affecting of demographic stochasticity and environmental stochasticity to population extinction

MA Zu-Fei, LI Dian-Mo (The State Key Laboratory of Integrated Management of Insect and Rodent Pests in Agriculture, Institute of Zoology, CAS, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(12): 2702~2710.

**Abstract:** Understanding the risk of extinction affecting single populations is important in both theoretical and applied ecology. The interplay between noise and population dynamics is considerable importance especially for threatened species. We review the origin and developments of the demographic stochasticity and environmental stochasticity notions, it is relating closely with the study on population extinction mechanisms. Different stochastic factors affecting population extinction can be distinguished from three ways: its affecting characters, for demographic stochasticity rises a continuous affect to population and environmental stochasticity rises nearly continuous or sudden affects to population; its affecting population characters, for demographic stochasticity is most important in small populations and environmental stochasticity is important in both large and small populations; and its affecting intension, for

**基金项目:**国家自然科学基金重大资助项目(39893360); 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KSCX2-SW-103, KSCX2-1-02); 创新工程领域前沿项目资助(KSCX3-IOZ-04)

**收稿日期:**2003-08-29; **修订日期:**2003-11-09

**作者简介:**马祖飞(1974~), 安徽庐江人, 博士, 主要从事系统生态学研究。E-mail: mazf@panda. ioz. ac. cn

\* **通讯联系人** Author for correspondence, E-mail: Lidm@panda. ioz. ac. cn

**Foundation item:** the National Natural Science Foundation of China(No. 39893360), the Project of Knowledge Innovation of CAS(No. KSCX2-SW-103, No. KSCX2-1-01, No. KSCX3-IOZ-04)

**Received date** 万方数据 **Accepted date:** 2003-11-09

**Biography:** MA Zu-Fei, Ph. D, main research field: systematic ecology. E-mail: mazf@panda. ioz. ac. cn

environmental stochasticity arises usually series of larger perturbations to populations than demographic stochasticity. Stochastic factors affecting the demography of a single population are analyzed to determine the relative risks of extinction from demographic stochasticity and environmental stochasticity with the mean time to extinction of populations in an environment with constant carrying capacity but under stochastic demography or/and external noise. We point out that different model forms will cause different results on the population dynamics in noise. We also explain that whether maximization of intrinsic growth rate decreases the risk of extinction or not depends strongly on the population regulation mechanism. There are complex interplays between stochasticity and population dynamics. We discuss the important of demographic stochasticity for small population extinctions in different conditions by stochastic birth and death process with the variability of intrinsic rate, and environmental stochasticity for single population in different models from simple to complex form. Random variations in organisms' environments may affect their life-histories and therefore their population dynamics. Then, quantitatively accurate prediction of population extinction requires consideration of environmental variation and its impact. We predict that the study of the interplay between stochasticity and population dynamics is trending to synthetic opinion not only for analysis technique with stochastic nonlinear model but also for the correlating with theoretical research and field empirical data.

**Key words:** demographic stochasticity; environmental stochasticity; extinction; population dynamics

文章编号:1000-0933(2003)12-2702-09 中图分类号:Q143 文献标识码:A

自然种群的绝灭不仅是保护生物学的紧迫课题,而且广泛地涉及种群动力学机理研究的各个方面。在充分长的时间阶段内,如果死亡率大于出生率,种群将会走向灭绝<sup>[1~4]</sup>。因此,对于任何一种环境条件下的种群灭绝,都会出现种群的出生率降低、死亡率升高的现象。长期以来,大量对种群绝灭机制的研究集中在种群统计随机性和环境随机性对种群动力学的干扰上。对种群所处环境的随机行为进行深入的研究已经成为生态学家关注的焦点之一<sup>[5~7]</sup>。对于种群动态做出精确的数量预测需要对环境变异及其效应加深认识<sup>[8~10]</sup>。另一方面,已经了解的关于自然物种绝灭的信息表明,不同的进化分支上的类群以及不同的物种在绝灭的条件和结果上可能有着很大的差异。简单的例子来源于昆虫纲和鸟纲。尽管鸟类在进化树上的位置比昆虫更加高等,但是无论是整个类群的物种数量还是在特定种群消亡的速度和概率上,昆虫表现出更加强大的适应性和抵抗绝灭风险的能力。对这种现象的简单理解是,从整个类群来看,昆虫具有更高的生殖能力和繁殖速度,从而获得了更强的种群恢复能力。然而,由于缺乏对自然种群数据准确的定量分析,仅从理论研究的结果仍不能很好地解释这一现象。

一方面,并非更高的繁殖能力就一定能够保证更小的绝灭风险。由于资源总是有限的,因而过度繁殖对资源的破坏产生的生存压力会随着种群-资源的相互作用产生不利的结果。对于保护生物学家更为关注的是,更高的繁殖效率可能意味着种群波动的分段式加剧,当超过某一限值之后,随着种群生长率的提高,导致种群绝灭的风险也在不断增加,以至于当达到某一上限之后,种群的绝灭成为必然。另一方面,对于结构复杂的种群而言,在一定条件下,种群的非线性特征与各类随机作用的共同结果,可能使得种群动态特性发生重大转变,如随机共振。在随机力的影响下,可能会使生活周期复杂的种群产生貌似简单的动力学过程。因此,加深对种群各类随机性来源及其在各类种群非线性动态下的作用的认识成为理解种群绝灭过程和条件的必要前提。

研究种群不同类型的随机力对种群绝灭动态的影响是了解种群消亡的基础工作之一。不同随机力作用下的种群动态极为复杂<sup>[9,10]</sup>。这不仅仅包括考察种群层次上的生长参数(内禀增长率)的变化,同时应当注意到个体遗传、行为、空间分布等产生的随机性对种群动态的变化产生的影响。Allen 等人构造了包含有具固定迁移率的种群生长方程,并分别对其加以不同类型(全局或局部)的噪声干扰,每一局部种群的生长分别赋以 Ricker 生长方程和逻辑斯谛生长方程的形式加以模拟,通过分叉图的方法对 Ricker 生

长方程在局部噪声干扰下动态特征的变化进行分析,方程为:  $X_i(t+1) = X_i^m(t)\exp(r(1 - X_i^m(t))) + u_{i,t} + z_t$ ; 其中  $X_i(t)$  和  $X_i^m(t)$  分别是斑块  $i$  在  $t$  时刻发生个体迁徙前后的个体数,  $r$  为种群增长率,  $u_{i,t}$  为局部噪声,  $z_t$  为全局噪声; 分析结果显示出生长参数位于混沌区域时的种群动态位于低密度下的可能性比之没有局部噪声干扰的情况大大降低, 因此, 得到了种群绝灭概率在一定的局部干扰存在的条件下降低的结论<sup>[11]</sup>。然而, 理论结果运用到实际种群, 不可避免的存在着因为难以区分自然种群所表现出的波动是来源于种群动态的非线性特性还是环境噪声而产生困难。因此, 通过考察、鉴别作用于单种群动态的各类来源的随机干扰对种群绝灭机制的不同影响是理解自然种群绝灭过程和对目标种群进行有效保护措施的基础。

## 1 不同类型随机干扰对种群绝灭影响的区别及其评价方法

对于单种群而言, 种群大小直接决定于出生率和死亡率的变化。这些变化总是受到各种不同原因的随机因素的影响。其作用于种群的结果是产生了种群所有个体在短时间内全部死亡的可能性, 这是种群绝灭的直接表述<sup>[2,4,12]</sup>。在单位时间内这种可能性总是有限的<sup>[12]</sup>。如果不考虑不同世代间种群及其大小的差异对这种可能性产生的影响, 可以将对随机性的考察主要集中在个体生长发育过程和结果产生差异的随机性和环境因素所产生的随机性两方面。对于前一类随机性主要由当前的种群大小(个体数目的多少)、个体平均存活率及其变异幅度决定了种群绝灭的概率<sup>[13,14]</sup>。这类随机性对种群灭绝的影响是通过部分个体生死过程传递到种群的, 称之为种群统计随机性<sup>[7~10,13]</sup>。另一方面, 环境因素往往是通过种群的个体或多数个体的出生率和死亡率产生直接作用而影响对绝灭的过程。这种随机性称为环境随机性, 其降低了不同个体产生死亡的可能性的方差<sup>[13~17]</sup>。极端的情况是灾变引起的种群绝灭, 所有死亡个体的机制是相同的, 即便对于较大规模的种群也是如此。两类随机性对单种群作用的影响评价仍然局限在根据瞬间或短时间段内种群增长率变化上。对于较长时间段的种群增长率的变化和随之而来的对绝灭的影响的评价仍需分析技术的进一步发展<sup>[12,15~18]</sup>。如果将环境随机变化对种群的影响按照作用频率进一步分类, 上述影响种群动态的随机性可以分为 3 类<sup>[19~21]</sup>: 种群统计随机性、环境随机性和随机灾害。种群统计随机性是由于偶然性对有限种群中的个体死亡与繁殖的概率产生影响而实现的。显然, 对于个体数目非常多的大种群而言, 独立的个体围绕着平均数的波动变化相对较小, 因此, 种群统计随机性应当在小种群中起着更为关键的作用。环境随机性特指那些近乎持续地对种群内所有个体起着类似影响的随机性, 这类影响应当是小的干扰或较为缓和<sup>[22]</sup>。与种群统计随机性相比, 环境随机性不仅对于小种群是重要的干扰, 而且对于大种群也可能产生关键性的影响。区别于环境随机性, 灾害对无论大小的种群产生直接的、迅速的影响, 造成种群个体突然大量减少。所以, 可以从作用时间的特点(连续或间断)、作用强度的大小和受作用种群(小种群或所有种群)3 个方面对 3 种随机性进行鉴别。

尽管灾害对种群绝灭的作用强度最大, 并且一些生态学家认为 3 种随机性对物种及种群绝灭的影响大小存在灾害大于环境随机性, 环境随机性大于种群统计随机性的顺序<sup>[13,17,20,23~26]</sup>, 本文中主要讨论在相对稳定的环境中相对较短的时间内的情况, 即主要探讨种群统计随机性和环境随机性对种群绝灭的影响。为了确定不同的随机干扰对种群绝灭的影响, 需要选择适合的指标。一般而言, 有两个主要的指标作为分析的对象。一是特定大小的种群可能持续的时间, 二是在一定条件下持续特定时间所需的种群大小。显然当分析实际种群时这两个指标之间可以根据需要相互转换。当考察不同类型随机干扰对种群绝灭的影响时, 我们主要通过比较在不同干扰下改变环境容纳量和种群增长率等参数来研究随之产生的种群绝灭时间与种群大小之间的关系的变化。

## 2 种群统计随机性的概念及其分析方法

种群统计随机性的概念来源于生死过程的随机性。个体的出生和死亡总是受到大量随机因素的干扰, 因而当对种群增长率作数量上的估计时, 给予一个适当变化的范围的想法容易被生态学家接受。以此为依据构建的种群统计随机性模型考察的是独立的出生率和死亡率的随机波动对种群绝灭概率或绝灭时间的影响。假设种群大小为  $N$ , 种群增长率  $r$  在任意时刻以平均数  $r^*$  和方差  $V_1/N$  随机变化, 即:  $u(N) = r^* N$ ;  $G^2(N) = V_1 N$ ; 则其基本方程为:

$$T(N_0) = (1/r) \int_1^{N_0} (e^{a(N-1)}/N) dN - \ln K/r^*, \text{ 其中 } a = 2r/V_1$$

$T$  是种群持续时间,因而是对种群绝灭时间的计量<sup>[21]</sup>。由于这种干扰是由对种群增长率的作用来实现的,显而易见,对于特定的种群灭绝密度阈值,当初始种群密度增加时,种群持续时间迅速地增加。即种群统计随机性仅会对很小的种群的绝灭起到重要作用。超出随机波动范围之外的种群大小,将不会因为纯粹的随机作用的影响而绝灭<sup>[7,9,13~17,19~21]</sup>。

但是种群并非始终处于静止的状态,正如上文中指出的,种群波动的内在机制使得种群数量必然处于很大的变动之中。种群动态的非线性特征与随机作用的综合结果可能大大改变种群动态的整体特征,当多种随机干扰共同对种群施加影响时,其结果会产生更加复杂的动态。即便对于仅受种群统计随机干扰的种群而言,如果这种干扰持续地存在,对于种群数量波动激烈的情况,种群统计随机性可能会导致种群产生很高的绝灭概率。

简单的评价种群统计随机性、环境随机性和灾害随机性对种群绝灭的不同作用大小和影响机制很容易产生混乱。事实上,尽管对种群统计随机性的计量是通过种群生死参数的随机变化实现的,但是个体生死所受的随机干扰却包含着复杂的生物学来源。特别的,如果考虑到生死参数的变化可能同时作用于两方面,即不仅影响种群统计随机性对种群的作用效果,同时改变了种群动态的特征,那么模型的结构往往显得过于简单而使得结果难以评价。例如,尽管高的内禀增长率会迅速地提高种群抵抗统计随机作用的干扰能力,使得种群绝灭的概率大大降低,但是另一方面,高的内禀增长率将种群动态引向更加复杂的形式,种群的波动可能会因此产生很大的增加,这将导致相反的结果,即增大了种群落入因为种群统计随机性而绝灭的阈值之下的几率,从而提升了种群绝灭发生的概率。

解决这一问题的方法之一是建立区别于其他类型随机性干扰的独立分析种群统计随机性的技术方案,进一步可以通过将种群统计随机性按照其产生的机制加以分别,建立相应结构特征的动态模拟模型。诸如遗传变异、营养差异、性比的随机性和个体之间存在的大量差异等等都可能产生种群统计随机性。但是,由于其生态机制不同,因而对同一生长参数的影响方式也有差别。在认识并区分这些差别的基础上,可以讨论不同来源的种群统计随机性与相应的生长参数变化对种群动态的共同作用效果。例如,对于增长率参数上表现出的种群统计随机性,来源于个体对资源占有的差异的干扰是与种群数量密切相关的;而来源于个体特定遗传差异的干扰则在一定范围内与种群大小无关。因此,前者在种群动力学过程中随着种群波动而变化,将明显地影响种群平均增长率,而后者则可近似地认为与种群动态不相关,对种群平均生长率没有影响。独立分析种群统计随机性对种群的影响仍然需要做大量的工作,否则分析得到的结果将缺乏明显的生态学意义。

### 3 环境随机性的概念及其分析方法

环境条件的随机变化对种群的生活史、动力学性质等各方面产生影响。对种群数量进行准确的预测必须考察环境变动及其作用<sup>[7]</sup>。但是必须充分重视的一个问题是,种群对环境干扰的反应与环境干扰对种群的作用是两个不同的概念。种群对环境干扰的反应是比环境随机性对种群动力学产生的影响广泛得多的概念。前者往往涉及到各类不同的随机性(包括种群动力学的非线性)共同作用下的结果,而后者可以用以比较研究不同大小的随机干扰对确定性模型产生的影响。尽管如此,由于随机性的来源和作用的机制不同,其对种群绝灭产生的影响也有很大的差异。最近的一些来自实验室的证据和理论分析的结果分别证明了这一点。首先,不同的种群生长模型对类似的随机作用的反应结果不同<sup>[7,27,28]</sup>。因此,考察不同类型的环境干扰对种群的作用时必须严格控制在相同的理论模型条件下才能得到具有可比性的结果。其次,不同结构的种群对随机作用的反应不同。生态学家最为关注的例子是随机干扰下的集合种群动态与单种群动态有着很大的差异<sup>[9,29,30]</sup>。对于集合种群而言,不仅其结构上的复杂性导致种群对微弱环境干扰的反应比相应规模的单种群更为敏感,而且斑块内种群与集合种群可能会对环境随机性产生不同的反应结果,即局部干扰某些斑块种群绝灭概率升高的同时可能会伴随集合种群绝灭概率的降低。最后,环境干扰对种群的作用可能是在多个层次上起作用的,例如绝灭<sup>[8~10]</sup>、种群大小<sup>[31~33]</sup>和进化<sup>[34]</sup>等。很明显,对于那些数量很小

并生活在狭窄空间上的种群,环境条件的不利变化将促发死亡率的上升,进一步的会引发种群降低到可持续生存的数量之下,使得绝灭成为不可避免的结果。事实上,除了巨大的灾害造成的物种突然消失以外,任何自然种群绝灭的最终过程几乎都包含有环境干扰产生的持续作用。从化石资料的研究中发现,物种绝灭事件发生的频率与气候条件的变化一样,对应历史时间的长短有着类似的规律,都大致的符合自相似的结构<sup>[35]</sup>,这也从侧面支持了生物圈的理化变化决定了物种绝灭现象发生程度的假设。环境条件的变化对种群的影响在种群动态上也表现得很明显。例如春季气温的高低对苏格兰红鹿幼仔的出生体重有很大影响,对其成活率有关键性的作用,从而决定了整个种群的数量大小<sup>[36,37]</sup>。

对于现实种群而言,各类生态因子的作用未必是即时效应。时滞的存在对种群动态产生了很大的影响,并且这一影响的大小与时滞的长短有关<sup>[38,39]</sup>。May 曾经指出,当内禀增长率在很大的范围内取值时,具有时滞的 Logistic 方程将保持有近似于 4 倍时滞时间的周期动态<sup>[40]</sup>。在确定性时滞模型中,由于环境反馈而引起的种群生长反应中的时间延滞和个体生长的世代时间被认为有同样的效应。但是现实环境随时间的变化规律与种群的世代时间并不能总是保持一致。对此问题的研究进一步引出生态对策的概念。对于生境保持时间与世代时间接近的系统,一个世代的种群规模不会因为超过环境容纳量而影响下一个世代,相反的,对种群潜在的威胁来自过低的种群密度使之不能抵抗各种复杂的随机干扰,因此种群合理的解决之道是尽可能地增加生殖,保持快速从低密度种群到达高密度种群的能力,这一类进化适应者被称为  $r$ -对策者。另一种情况是生境长时间的保持稳定,因此过大的种群会降低环境容纳量,对后代种群产生不利的影响。因此种群的过度生殖是危险的,个体之间的竞争效应被大大增强,种群趋向于发展数量较少、更有竞争力的个体,这一类型被称为  $K$ -对策者<sup>[1]</sup>。尽管  $r$ -对策和  $K$ -对策都是对环境干扰的不同的成功适应策略,但是对特定的环境干扰,两种对策者的反应会造成种群动力学过程的结果产生很大差别。一般而言,由于  $r$ -对策者种群具有更高的从低密度到高密度上升的能力,因此在对应环境恶化的机制上比  $K$ -对策者更有利。环境条件的剧烈波动对稳定的  $K$ -对策者产生的影响往往持续到下一代并不断累加,最终导致灭绝。即便长时间的处于稳定的环境中,对  $K$ -对策者而言也并非是非常安全的。由于个体大小对竞争能力的需要,他们将会向体形连续增大的方向发展,并越来越适应于特化的、稳定的环境,最终在环境条件的突然变化中迅速灭绝<sup>[41]</sup>。这也可能是恐龙绝灭的原因之一<sup>[42,43]</sup>。因此,时滞对于种群绝灭的影响不仅仅停留在种群动态的层次上,时滞更加可能是被生态学家作为环境干扰对种群调节机制整体作用的一个反映而加以认识。

#### 4 种群统计随机性对小种群绝灭的作用

Feller 最早发展了一个具有随机生死过程的种群生长模型<sup>[44]</sup>。尽管该模型难以用于实际<sup>[13]</sup>,但是以此为基础,MacArthur 和 Wilson、Richter-Dyn 和 Goel、Leigh、Wright 和 Hubbell 以及 Goodman 对其进行了详细的分析<sup>[1,2,13,16,45]</sup>。其结果显示,对于一个具有正的生长率的种群,在种群统计随机性的作用下,种群平均存活时间随种群大小的增加呈几何级数增长。这一结果表示,种群统计随机性只对小种群的绝灭起重要作用。随着种群个体数目(有时可以理解为环境容纳量)的增加,种群统计随机性将很快不再成为对其持续存活的限制条件。对于小种群而言,大量生物学现象有其特殊的性质,如年龄结构、性比、非线性动力学特征的随机涨落等。

但是,正如前文所说,当考虑到不同来源的种群统计随机性时,即便是在稳定的环境下,模型演化的结果也会复杂的多<sup>[18,46]</sup>。例如,无论是性比或种群的非线性特征都会增加小种群的绝灭概率。由于非线性的特征,对于密度制约的小种群而言,似乎存在着一个“最佳增长率”,此时种群绝灭的概率最小。相应的,非密度制约种群简单的随着种群生长率的提高绝灭的风险降低。

模型还表现出对结构复杂性的敏感,当两种以上来源的随机影响同时存在时,小种群灭绝的可能性更加迅速地提高。在这类模型当中,种群平均存活时间仍然保持随种群大小的增加而呈几何级数增长,尽管各类来源的种群统计随机性会降低增长的速度。

以上的讨论是在种群生长率(种群平均生长率)为正值的情况下。当进一步讨论更加广泛的种群生长率变化范围时,种群统计随机性对种群绝灭的影响有很大的差异。此时可将种群初始大小记为环境容纳

量。因此种群绝灭时间即为从环境容纳量降低到 0 个体(或 1 个体)的时间。当生长率为 0 时,种群大小与种群存活时间的关系表现为直线。对于负的种群生长率,这一关系进一步变化为对数形式<sup>[21]</sup>。因此对于逐渐下降的种群,即便环境容纳量有很大的提高,种群存活时间也将表现出越来越慢地增长,此时起主要作用的是种群生长率的性质。这一结果对于判断栖息地的破坏形式如何影响小种群的绝灭过程有着重要意义。

对于占有相当规模栖息地的种群而言,初始化的栖息地破碎并不造成种群的迅速灭绝<sup>[47]</sup>,但是在小生境内的种群对各类因素产生的种群生长率变化非常敏感,当其由于某种因素成为下降的种群后,即便栖息地有所恢复也难以有效地延长其存活时间。

种群统计随机性对于小种群的另一重要影响来源于种群个体间的方差。首先,对于个体数目很低的种群,个体间的差异往往表现出较大的方差。其次,种群生长率的方差与种群生长率的大小对存活时间的影响是等同的<sup>[21]</sup>,表现在两者的比值共同地作用于种群大小与存活时间之间的关系。因此,方差的大小同样对种群的绝灭起着决定性的意义。特别的,由于方差总是大于等于 0 的,因此当种群生长率为固定的正值时,随着方差的增加,种群存活时间与环境容纳量的关系从典型的指数形式向直线形式转化。相应的,当种群生长率为固定的负值时,随着方差的增加,种群存活时间与环境容纳量的关系从典型的对数形式向直线形式转化。因此,对于小种群,方差的意义是复杂的和多方面的。大的方差可能降低恢复中的小种群对于干扰的抵抗能力,从而降低种群存活时间;同时也可能增强环境容纳量的升高对衰退种群的有效作用,因此对提高下降的种群维持存活的时间有一定的帮助。小种群存活时间对方差的敏感性在实际动物种群中得到了证实<sup>[48]</sup>。

## 5 环境随机性对单种群绝灭动态的作用分析

引入种群平均相对增长率的概念可以构建种群统计随机性与环境干扰同时存在并且相互独立作用条件下的种群绝灭模型<sup>[13][21]</sup>;假设种群平均增长率为  $r^*$ ,环境方差为  $V_e$ ,且两者不相关,则  $u(N) = r^* N$ ,  $\sigma^2(N) = V_e N^2$ ,由此可以得到对种群持续时间的推测:

$$T(K) = (2/(V_e c))((K^c - 1)/c - \ln K)$$

此时  $N_0$  假设为  $K$ ,  $c = (2/V_e)r^*$ 。通过对种群大小取对数,对种群特定时刻的数学期望表现出非密度制约的特点,而长期的种群增长率决定于种群平均增长率和环境随机性引起的增长率方差两方面<sup>[18][49]</sup>。对于一个大于 0 的种群增长率而言,种群平均绝灭时间随着环境容纳量的增加呈现指数增长。当种群增长率小于 0 时,种群平均绝灭时间随着环境容纳量的变化呈现对数形式的变化。此外,对这一模型的分析结果说明,当综合考虑了环境噪声和种群统计随机性的影响时,种群平均存活时间随种群大小的增加要缓慢得多。由于环境随机性对种群平均存活时间的敏感程度大大低于种群统计随机性,因此,环境的随机变异对种群绝灭的影响远远大于种群统计随机性。

环境随机性与种群统计随机性对种群绝灭机制的影响反应于另一个方面,即对种群动态的作用形式不同。来自理论模型和实验数据两方面的证据显示,环境随机性更加符合以乘性噪声的形式影响种群动态<sup>[7,27]</sup>。这意味着,种群统计随机性与种群大小之间的关系较弱,此结果支持了种群统计随机性仅在小种群中起重要作用的假设。而环境随机性与种群动态的关系更加复杂,作用结果也更加多样化。这一点被不同假设条件下环境随机性对种群动态模型的影响表现出不同的模式所证实。在非密度制约种群生长模型中,环境随机性导致的种群大小期望表现出对数-正态分布的模式<sup>[15]</sup>。而对于密度制约的种群生长模型,环境随机性既可以产生指数生长模式,也可能产生周期的、准周期的、正态的或“S”形生长模式<sup>[27,50~52]</sup>。

## 6 讨论

种群绝灭的过程总是伴随着个体数量从多到少的形式。当种群密度下降到一定程度时,随机干扰的作用将会显得非常重要,甚至会对种群的灭绝产生决定性的影响,成为导致种群灭绝的直接原因。这些随机性包括种群统计随机性、环境随机性、灾害随机性等。从分析的角度来看,区分各类不同的随机作用的生物学来源、**种群数据**式的差异以及在不同类型的绝灭过程中所起的作用机制是理解随机干扰对种群绝灭影响的基础。对于处在相对稳定的环境条件下的种群,排除突发的巨大自然灾害产生的绝灭,其所受

到的随机作用可以根据生物学来源大致的分为两大类,即内因和外因,分别对应于种群及其个体差异造成的随机性和环境条件变化产生的随机干扰。相应的,种群统计随机性属于内因的范畴,而环境随机性是对外因的总结和概括。这两类随机性对不同类型的种群及其绝灭的作用有着明显的区别。种群统计随机性主要作用于小种群,并对种群保持一个持续的压力,其主要结果是产生一系列的生物学作用,并对种群的持续生长产生不利的影响。环境的理化变化往往表现为季节性或近似持续的作用。对于不同大小的种群,这种选择通过同样的机制起作用。环境随机性不仅对小种群是很大的直接威胁,而且经常本身就是造成种群下降的原因。因此,环境随机性对种群绝灭的影响对所有的种群绝灭过程都起着重要作用。但是对于同样强度的环境随机性,不同种群的反应可能是不同的。即便是对于同一个种群而言,在不同的生长阶段,同样的环境干扰也可能产生不同的种群动态结果。因此,深入地分析种群统计随机性和环境随机性对种群的作用特征在对自然种群的绝灭机制研究中是必要的前提。

另一方面,一个已经得到很多生态学家重视的问题是不同的绝灭原因之间相互作用的结果。即绝灭的主要作用因子,包括种群统计学作用(包括生殖率、死亡率、性比等等的随机波动)、环境变化(包括季节性变化、捕食者或竞争者的变化等等)、疾病爆发等等灾害以及遗传上的问题(例如有害突变的增加或适应性变异的丧失),是如何相互作用地影响种群。无论是理论问题还是对实际种群的研究,一个明显的研究方法上的趋势是在充分了解各类不同随机性的来源和作用机理的基础上考察它们对种群绝灭的综合作用结果。其中又以环境条件变化和种群的非线性动力学的复杂作用最为重要。

最后,理论模型得到的结果难以通过实验数据加以检验仍然是生态学家面临的最为严峻的挑战之一。所有的模型都有其特定的假设。对于各类随机模型,其做出的定量分析和预测结果对模型成立和模拟的假设条件非常敏感<sup>[34, 53~55]</sup>。因此,对于种群统计随机性和环境随机性如何影响种群动态的研究需要理论模型和实验种群工作的结合。这种结合体现在两方面。一方面,对于特定种群绝灭机制的研究,要求通过对实际种群主要生死参数的调查数据分析区分出影响绝灭过程的主要生态因子,进而通过假设建立可分析的随机干扰的动态模型。在此基础上,通过设定条件下的试验对比模型模拟的结果是否相符,可以验证模型结构与生物学假设的合理性。另一方面,对于共同承受相同或相近的环境压力(如相似的食物条件、气候变化等)的多个种群(可能是不同的物种),通过考察其动态特征的一致变化,研究各类环境因子对它们产生作用的可能途径,继而建立具有更广泛意义的理论模型,并进一步利用更多相关种群的数据加以证明。

种群灭绝机制的研究是当前保护生物学的重要课题,而其引发的关于随机作用对种群动态影响的理论探讨则有着更为深广的生态学意义。物种的灭绝过程受到内因和外因的共同作用。而其作用机理对物种保护、进化的深刻影响尚需大量的工作来揭示,其相关的理论研究和实践探索必然成为生态学发展的核心领域之一。

## References:

- [1] MacArthur R H and Wilson E O. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 1967.
- [2] Richter-Dyn N and Goel N S. On the extinction of a colonizing species. *Theoretical Population Biology*, 1972, **3**: 406~433.
- [3] Peters C S and Mangel M. New methods for the problem of collective ruin. *SIAM Journal of Applied Mathematics*, 1990, **50**: 1442~1456.
- [4] Li D M, Li X H, Guo Z W, Why do populations extinct? 2000 Year Channel Bi-shore Biodiversity and Foster Proseminar Corpus. Taipei: National Nature & Science Museum Press, 2000. 33~46.
- [5] Fox G A and Gurevitch J. Population numbers count: tools for near-term demographic analysis. *American Naturalist*, 2000, **156**: 242~256.
- [6] Keeling M J. Metapopulation moments: coupling, stochasticity and persistence. *Journal of Animal Ecology*, 2000, **69**: 1005~1015.
- [7] Benton T G, Lapsley C T and Beckerman A P. The population response to environmental noise: population size,

- variance and correlation in an experimental system. *Journal of Animal Ecology*, 2002, **71**:300~332.
- [ 8 ] Boyce M S. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1992, **23**:481~506.
- [ 9 ] Heino M, *et al.* Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 1997, **264**:481~486.
- [10] Seather B E, Engen S, Lande R, *et al.* Estimating the time to extinction in an island population of song sparrows. *Proceedings of the royal society of London, Series B*, 2000, **267**:621~626.
- [11] Allen J C, Schaffer W M, Rosko D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature*, 1993, **364**:229~232.
- [12] Caswell H. *Matrix population models*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass, 1989.
- [13] Goodman D. The demography of chance extinction. In: Soule M E, ed. , *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, 1987. 11~34.
- [14] Mode C J and Jacobson M E. On estimating critical population size for an endangered species in the presence of environmental stochasticity. *Mathematical Biosciences*, 1987, **85**:185~209.
- [15] Tuijapurkar S D. *Population dynamics in variable environments*. Lecture notes in biomathematics. Springer-Verlag, New York, 1990. 85.
- [16] Leigh E G. The average lifetime of a population in a varying environment. *J. of Theoretical Biology*, 1981, **90**: 213~239.
- [17] Goodman D. Consideration of stochastic demography in the design and management of biological reserves. *Natural Resource Modelling*, 1987, **1**:205~234.
- [18] Lande R and Orzack S H. Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment. *Proceedings of the national academy of sciences of the USA*, 1988, **85**:7418~7421.
- [19] Shaffer M L. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 1981, **31**: 131~134.
- [20] Shaffer M L. Minimum viable populations: coping with uncertainty. Pages in Soule M E, ed. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, New York, 1987. 69~86.
- [21] Lande R. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, 1993, **142**:911~927.
- [22] May R M. *Complexity and stability in model ecosystems*. 2nd ed. Princeton University Press, Princeton, N. J., 1974.
- [23] Ewens W J, *et al.* Minimum viable population sizes in the presence of catastrophes. Pages in Soule M E, ed. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, New York, 1987. 59~68.
- [24] Pimm S L and Gilpin M E. Theoretical issues in conservation biology. In Roughgarden R M, *et al.* eds. *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press, Princeton, N. J., 1989.
- [25] Soule M E and Kohm K A. *Research priorities for conservation biology*. Island, Washington, D. C., 1989.
- [26] Hedrick P W and Miller P S. Conservation genetics: techniques and fundamentals. *Ecological Applications*, 1992, **2**:30~46.
- [27] Dennis B and Costantino R F. Analysis of steady-state populations with the gamma abundance model: application to *Tribolium*. *Ecology*, 1988, **69**:1200~1213.
- [28] Taylor A D. Deterministic stability analysis can predict the dynamics of some stochastic population models. *Journal of animal ecology*, 1992, **61**:241~248.
- [29] Myers J H and Rothman L D. Field experiments to study regulation in fluctuating populations. *Population dynamics new approaches and synthesis*. Eds. N. Cappucino & Price. Academic Press, New York, 1995. 229~251.
- [30] Bolker B M and Grenfell B. Impact of vaccination on the spatial correlation and persistence of measles dynamics. *Proceedings of the national academy of science USA*, 1996, **93**:12648~12653.
- [31] Leirs W, N C, Nichols J D, Hines J E, Verhagen R and Verheyen W. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an Africa rodent. *Nature*, 1997, **389**:176~180.



- [32] Grenfell B T, Wilson K, Finkenstadt B F, *et al.* Noise and determinism in synchronized sheep dynamics. *Nature*, 1998, **394**:674~677.
- [33] Grant A and Benton T G. Elasticity analysis for density-dependent populations in stochastic environment. *Ecology*, 2000, **81**:680~693.
- [34] Benton T G and Grant A. Optimal reproductive effort in stochastic, density-dependent environments. *Evolution*, 1999, **53**:677~688.
- [35] Sole R V, *et al.* Self-similarity of extinction statistics in the fossil record. *Nature*, 1997, **388**:764~767.
- [36] Clutton-Brock T H and Albon S D. *Red deer in the highland*. BSP Professional Books, 1982.
- [37] Albon S D, Clutton-Brock T H and Guinness F E. *Early development and population dynamics in red deer*. II. Density-independent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.*, 1987, **56**:69~81.
- [38] Hutchinson G E. Circular causal systems in ecology. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1948, **50**:221~246.
- [39] Wangersky P J and Cunningham W J. Time lag in prey-predator population models. *Ecology*, 1957, **38**:136~139.
- [40] May R M. *Theoretical ecology, principles and applications*. Blackwell scientific publications, Oxford, 1976.
- [41] Bretsky P W and Lorenz D M. Adaptive response to environmental stability: a unifying concept in paleoecology. *Proc. N. Amer. Paleont. Convention, E*, 1970. 522~550.
- [42] Axelrod D I and Bailey H P. Cretaceous dinosaur extinction. *Evolution*, 1968, **22**:595~611.
- [43] Southwood T R E, *et al.* Ecological strategies and population parameters. *American Naturalist*, 1974, **108**: 791~804.
- [44] Feller W. Die grundlagen der volterraschen theorie des kampfes ums dasein in wahrrscheinlichkeitstheoretischer behandlung. *Acta Biotheoret*, 1939, **5**:11~40.
- [45] Wright S J and Hubbell S P. Stochastic extinction and reserve size: A focal species approach. *Oikos*, 1983, **41**: 466~476.
- [46] Gabriel W. Survival of small populations under demographic stochasticity. *Theoretical population biology*, 1992, **41**:44~71.
- [47] Pimm S L and Raven P. Extinction by numbers. *Nature*, 2000, **403**:843~845.
- [48] Burgman M A, *et al.* Shrews in suburbia: an application of Goodman's extinction model. *Biological Conservation*, 1992, **61**:117~123.
- [49] Tuljapurkar S D. Population dynamics in variable environments, III. Evolutionary dynamics of r-selection. *Theoretical Population Biology*, 1982, **21**:141~165.
- [50] Renshaw E. *Modelling biological populations in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, 1991.
- [51] Nassel I. *Quasi-stationary behaviour of the stochastic verhust model*. Trita-Matt-1998-23, Royal Institute of Technology, Stockholm, 1998.
- [52] Block G L and Allen L J S. Population extinction and quasi-stationary behaviour in stochastic, density-dependent structured models. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2000, **62**:199~228.
- [53] Mills, *et al.* Factors leading to different viability predictions for a grizzly bear dataset. *Conservation Biology*, 1996, **10**:863~873.
- [54] Ranta E, *et al.* Visibility of the environmental noise modeulating prpulation dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 2000, **267**:1851~1856.
- [55] Greenman J V and Benton T G. The impact of stochasticity on nonlinear population models: synchrony and the Moran effect. *Oikos*, 2001, **93**:343~351.

#### 参考文献:

- [4] 李典谟, 李欣海, 郭中伟. 为什么物种会绝灭? 见:周延鑫主编. 2000 年海峡两岸生物多样性与保育研讨会论文集. 台北: 国立自然科学博物馆出版社, 2000. 33~46.