

人类活动影响下具有 Allee 效应的非自治 种群演化模式的研制及其应用 ——以丹顶鹤为例

林振山¹, 刘会玉¹, 刘红玉^{1,2}

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210097; 2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012)

摘要:提出“中国的丹顶鹤是否是一活着的灭绝物种(活死者)?”这一重大科学问题。要回答这个问题,首先必须建立有关丹顶鹤种群演化与人类活动、栖息地斑块平均面积和斑块数关系的动力学模式,其次必须对丹顶鹤种群的大小进行动力学预测。前者涉及到所谓的“相互作用的标度理论”,后者则属于“物种多样性动力学预测”这一崭新的研究领域。首次应用标度理论,阐述了单个物种环境容量(K)与斑块数(P)的标度性质,并用实测的小三江平原的丹顶鹤资料进行了验证发现, $K \propto P^{0.7}$ 。同时,在对 logistic 模式改进的基础上,引入人类活动累积效应及其作用的时间因素,首次提出了人类活动影响下具有 Allee 效应的非自治种群演化模式。并以丹顶鹤为例,模拟了其种群演化特征,预测了其灭绝时间。模拟结果发现:对于我国的珍稀物种丹顶鹤,其繁殖率的相对高低对物种灭绝的影响并不显著,但 Allee 效应对其物种灭绝的影响却是明显的,Allee 效应越弱,物种灭绝时间越长。如果小三江平原湿地的生境质量得不到有效的恢复和提高,该区丹顶鹤将有可能在 330~428a 后走向灭绝,即丹顶鹤的灭绝对现有栖息地破坏的响应具有 330~428a 的时间滞后性。因此,认为丹顶鹤是一种典型的“活着的灭绝物种”,这一点必须引起政府、科学家和公众的高度重视。

关键词:人类活动; 累积效应; Allee 效应; 丹顶鹤; 标度率

文章编号:1000-0933(2005)05-0945-07 **中图分类号:**Q14 **文献标识码:**A

Non-autonomous population dynamics model for single species with Allee effect affected by human activities and its application: A case study of red-crowned cranes *Grus japonensis*

LIN Zhen-Shan, LIU Hui-Yu, LIU Hong-Yu (1. College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China; 2. Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, CAS, Changchun 130012, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (5): 945~951.

Abstract: The scientific question whether *Grus japonensis* is a “living dead” species has been put forward in this paper. To answer this question, firstly, it is necessary to build the dynamical models about the relations among population dynamics of red-crowned cranes, human activities, average area of patches, and the number of patches. Secondly, it is needed to predict the population size of red-crowned cranes. The former refers to the scaling theory of interaction, and the latter refers to the new research field of dynamical prediction of species diversity. The scaling property of environmental capacity of single species (K) with the number of patches (P) has been introduced by applying scaling theory in this paper based on the investigated data of red-crowned cranes in Small Three River Plain. The results show that if the average patch area is definite, the maximum capacity of red-crowned cranes scales the number of patches to power 0.7, i. e., $K \propto P^{0.7}$. By incorporating the scaling of

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40371108, 40471003)

收稿日期:2004-11-09; **修订日期:**2005-03-29

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

致谢:感谢美国 California 大学的 Larry Li 教授对本文给予的帮助

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(40371108, 40471003)

Received date: 2004-11-09; **Accepted date:** 2005-03-29

Biography: LIN Zhen-Shan, Ph. D., Professor, mainly engaged in ecology, resource and geography. E-mail: linzhenshan@njnu.edu.cn

environment capacity with the number of patches, human activities effect and its time function into the Logistic Growth Model, a non-autonomous population model for single species with Allee effect affected by human activities is put forward. The simulation results show: (1) when habitat is highly fragmented with small patch area leading to little capacity, and the higher colonization rate brings about stronger interspecific density-dependence, the extinction rate will be higher, and species will go extinct more quickly. In spite of all, colonization rate has little influence on extinction time. Thus in high fragmented landscape, the effect of increasing colonization rate to avoid species extinction proves to be very slim. The fragmented landscape must be improved to escape red-crowned crane extinction. (2) The greater the Allee effect is, the longer the extinction time will be. (3) If the habitat quality is not recovered and improved, the number of red-crowned cranes in Small Three River Plain would be less than 20 after 2100 and they would go extinct in 330~428a, i.e., there is a time delay of 330~428 years for the red-crowned crane extinction in response to past habitat loss and fragmentation. Therefore, we think the red-crowned crane is a typical "living dead" species, and more attention must be taken to it from the government, scientists, and the public.

Key words: human activities; accumulative effects; Allee effect; *Grus japonensis*; scaling law

丹顶鹤(*Grus japonensis*)为我国国家一级保护鸟类,是地面营巢鸟,栖息于芦苇沼泽中,用立枯的芦苇筑巢。丹顶鹤属杂食性鸟类,春季以植物嫩叶和草籽为食,夏秋以水生生物为食,为夏候鸟。中国丹顶鹤夏秋的主要栖息地在黑龙江省小三江平原,主要由挠力河流域和别拉洪河流域组成,地理坐标为:北纬 45°26'0"~48°22'50",东经 131°43'20"~134°46'40"。该区主要由现代化的 24 个农场构成,这些农场主要位于该平原的中心腹地,经济发展以农业为主,是国家重要商品粮生产基地,20 世纪 70 年代以来大规模的农业生产是导致丹顶鹤栖息地破碎、毁坏的主要原因。而栖息地的破碎、毁坏的结果是中国的丹顶鹤数量的急剧减少。众所周知,中国的丹顶鹤是一珍稀物种^[1]。现在的科学问题是:中国的丹顶鹤是不是一种“活着的灭绝物种”^[2]? 即中国的丹顶鹤是否将在不远的未来走向灭绝?要回答这个问题,首先必须建立有关丹顶鹤种群演化与栖息地斑块平均面积和斑块数关系的动力学模式,其次必须对丹顶鹤种群的大小进行动力学预测。前者涉及到所谓的“相互作用的标度理论”,后者则属于“物种多样性动力学预测”这一崭新的研究领域。我国均尚未开展相关的研究。

人类活动所造成的生境破坏包括自然生境的退化/消失,生境质量下降和破碎化,它们是当前种群和物种灭绝的最主要原因^[3,4]。而破碎化的生境主要通过斑块平均面积和斑块数来影响某一单物种种群的环(生)境容量,但由于环(生)境容量与斑块平均面积和斑块数的幂次关系十分复杂,目前尚未进行过深入的研究。很显然,由于人类对栖息地的影响,对不同物种而言,其环(生)境容量与斑块平均面积和斑块数的幂次关系是不同的。在物理学里,人们把研究因变量与若干变量之间的幂次关系,称为“标度方法”或“标度理论”,而把因变量与若干变量之间的幂次关系称为“标度率”。标度方法在物理等科学的研究中是非常重要的^[5],但在景观生态领域和种群演化领域却鲜见报道。

由于种群演化的长期性和复杂性,基于野外调查和考古研究是无法回答“几千年以后,某某现存物种是否灭绝”或“几千年以后,某某现存物种种群大小(密度)将如何变化”诸如此类的科学问题的。最早用于环境资源支撑下单种群演化预测研究的模式是 Logistic 虫口模式,但是它没有涉及人类活动效应对单物种种群环境容量的影响。由于人类活动对生境变化的影响是巨大的,且为不可逆的。有必要引入人类活动效应。人类活动效应的显著特点之一是时间上的累积效应。即人类活动对种群生境的影响并非一个瞬间的过程,而是在时间上的持续累积过程。遗憾的是,目前有关种群演化的所有模式,如早期的 Logistic 模式、Prey-Predator^[6,7]模式,当代的 Levins^[8]模式、Hanski^[2,3,9,10]模式、Tilman^[11,12]模式等均不涉及人类活动的时间累积效应,所有这些动力模式的右边都不显含时间。在数学上他们都属于(种群演化)自治动力模式。为了研究人类活动对丹顶鹤演化的累积效应,必需研制能描写人类活动对栖息地产生影响的时间(长短)效应的动力学模式,这在数学上属于(种群演化)非自治动力模式。

在我国,森林覆盖率仅 16.5%,草原过度放牧,湿地的面积快速缩小,外来种入侵愈来愈严重,而滥砍乱伐、偷猎现象也十分普遍,这些使得我国有将近 1/4 的物种濒临灭绝^[13]。因此研究单物种种群在人类活动累积效应下的演化特征,尤其是预测濒危珍稀物种在现有生境下的灭绝时间是全球生物多样性保护研究的重要内容之一^[14]。

本文将尝试应用标度方法确定环(生)境容量与斑块平均面积和斑块数的幂次关系,并将首次建立包含“人类活动累积效应的相对时间函数”的种群演化非自治动力模式,在此基础上,开展对我国丹顶鹤种群演化的动力学数值模拟和预测的研究。旨在揭示丹顶鹤演化对人类活动的时间累积响应机制,并通过动力预测来回答:中国的丹顶鹤是不是一种“活着的灭绝物种”这一重大的科学问题。

1 观测资料

在现实世界中,景观结构具有动态演化性。人类活动引起的栖息地丧失和破碎化成为现有景观中最主要的过程,并直接导

致环境的变化,从而影响物种种群的演变^[3]。图版 I 分别给出了 1970 年和 2000 年挠力河流域土地利用/湿地景观变化,图版 II 分别给出了 1970 年和 2000 年别拉洪河流域土地利用/湿地景观变化。同时,表 1 给出了 1970 年和 1999 年两个时期小三江平原丹顶鹤数量及其栖息地面积、斑块数量随时间的变化。

从图版 I ~ 图版 II 及表 1 可见,自 1970 年以来,随着人口的膨胀和人类活动的加剧,小三江平原湿地面积急剧减少和高度破碎化,并导致该区丹顶鹤数量的大量减少。因此研究该区域丹顶鹤的环(生)境容量、斑块平均面积和斑块数目三者的关系对于丹顶鹤的保护具有重要的意义。

2 人类活动影响下具有 Allee 效应的非自治种群演化模式的研制

2.1 人类活动对环(生)境承载力的累积效应

如果用 k_t 表示 t 时刻的(生)环境承载力, $f(t)$ 表示人类活动对环境容量影响的时间累积因子, $K(t)$ 表示考虑人类活动影响后的(生)环境承载力,则有以下关系:

$$K(t) = k_t \times f(t) \tag{1}$$

如果用 T 表示人类活动改变景观始末状态的时间, k_T 表示人类活动改变景观末状(最新观测的景观), t 表示所研究物种演化的任意时刻的时间。如果要研究当人类停止对栖息地的破坏后的物种多样性的变化(种群是否灭绝或种群的大小如何变化?),则 $t > T$ 。一般说来,由于人类毁坏栖息地对种群演化具有一定的累积效应,所以, $t > T$ 时 $k_t < k_T$, $t = T$ 时 $k_t = k_T$, $t < T$ 时 $k_t > k_T$ 。因此,用以下的反比函数来表示人类毁坏栖息地对种群演化的累积效应:

$$f(t) = T/t \tag{2}$$

2.2 环(生)境容量与斑块面积和斑块数的标度关系

对于任何物种的种群来说,其环(生)境容量与斑块面积和斑块数有关。如果分别用 s 表示斑块面积,用 P 表示景观的斑块数,假设栖息地所能承载的丹顶鹤种群的个数(即环境容量) k_t 与景观的斑块平均面积、斑块数的关系为:

$$k_t \propto s^m P^n \tag{3}$$

式中, m, n 为大于 0 的常数,分别为斑块平均面积指数和斑块数指数。由于环(生)境容量与斑块平均面积和斑块数的幂次关系十分复杂,目前尚未进行过深入的研究。很显然,由于人类对栖息地的影响,对不同物种而言,其环(生)境容量与斑块平均面积和斑块数的幂次关系是不同的,即对于不同的种群在不同的环境下, m, n 的取值是不同的。在物理学里,人们把研究因变量与若干变量之间的幂次关系,称为“标度方法”或“标度理论”,而把因变量与若干变量之间的幂次关系称为“标度率”。标度方法在物理等科学的研究中是非常重要的^[6],但在景观生态领域和种群演化领域却鲜见报道。本文将尝试给出中国三江平原湿地对丹顶鹤的环境容量与生境斑块数和斑块平均面积的标度关系。但所沿用的方法对其他单物种种群是一样适合的。

Levins^[8]模型和其它一些典型集合种群动态模型^[9,15]预测:随机稳定态下的集合种群容量,随平均斑块面积的增大而增大。这一结论同样可以应用到局域种群水平,即种群的环境容量随平均斑块面积的增加而增加,因此可以近似取斑块的面积指数:

$$m = 1 \tag{4}$$

从而可以将(3)式改写为:

$$k_t \propto s P^n \tag{5}$$

如果用 S_0 表示研究起始时刻的斑块总面积,而 S_T 表示经过人类对栖息地破坏(影响) T 年后景观的斑块总面积,则:

$$s_0 = \frac{S_0}{P_0}; \quad s_T = \frac{S_T}{P_T} \tag{6}$$

由(5)式可得:

$$\left(\frac{k_0}{k_T}\right) = \frac{S_0}{S_T} \times \left(\frac{P_0}{P_T}\right)^{n-1} \tag{7}$$

从(7)式可以求得斑块数指数:

$$n = \frac{\left[\lg\left(\frac{k_0 S_T}{k_T S_0}\right)\right]}{\left[\lg\left(\frac{P_0}{P_T}\right)\right]} + 1 \tag{8}$$

根据表 1 有:

$$k_0 = 1000; \quad k_T = 115 \tag{9}$$

表 1 中国小三江平原丹顶鹤数量及其栖息地面积、斑块数量随时间变化

Table 1 Changes of the number of *Grus japonensis*, habitat area and the number of patches in Small Three River Plain

时间 Time	丹顶鹤数量 Number of <i>Grus japonensis</i>	湿地面积 Wetland area (hm ²)	斑块数 Number of patches
1970	1000	23091	210
1999	115	8533	9175

$$s_0 = \frac{S_0}{P_0} = \frac{23091}{210}; \quad s_T = \frac{S_T}{P_T} = \frac{8533}{9175} \tag{10}$$

将(9)、(10)式代入(8)式可以求出丹顶鹤的景观斑块数指数:

$$n = \left[\frac{\lg\left(\frac{k_0 S_T}{k_T S_0}\right)}{\lg\left(\frac{P_0}{P_T}\right)} \right] + 1 = 0.691 \approx 0.7 \tag{11}$$

从而求得了中国小三江平原湿地对丹顶鹤的环境容量与生境斑块数和斑块平均面积的标准关系:

$$k_t \propto s_t P_t^n = s_t P_t^{0.7} \tag{12}$$

由(5)、(7)两式可以求得任意时刻的环(生)境对丹顶鹤的承载力:

$$k_t = k_0 \frac{S_t}{S_0} \times \left(\frac{P_0}{P_t} \right)^{1-0.7} \tag{13}$$

2.3 人类活动影响下的非自治单物种种群演化模式

传统的单物种种群模式很多,如 Logistic 种群增长模式:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \tag{14}$$

式中, r 为种群内在增长率, N 为种群个数(虫口数)、 K 为环境资源所能供给、承载的该物种的最大种群个数。该模式能比较准确地描述生物种群增长过程,因而得到广泛应用,然而并没有考虑人类活动对单物种种群的影响,尤其是没有考虑人类对栖息地破坏(毁坏)的累积时间效应。因此,有必要建立人类对栖息地破坏(毁坏)累积效应下的单物种种群模式。为此,用表示考虑人类活动影响后的(生)环境承载力 $K(t)$ 来取代 Logistic 模式里的环境所能承载的最大种群个数 K 。

用 $K(t) = k_t \times f(t) = k_t \times (T/t)$ 代入 Logistic 模式里的 K 后,就得到人类活动影响下的非自治单物种种群演化模式:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \frac{N}{k_t \times \frac{T}{t}} \right] = rN \left[1 - \frac{N}{k_0 \frac{S_t}{S_0} \times \left(\frac{P_0}{P_t} \right)^{1-0.7} \left(\frac{T}{t} \right)} \right] \tag{15}$$

目前有关种群演化的所有模式,如早期的 Logistic 模式、Prey-Predator^[6,7] 模式,当代的 Levins^[8] 模式、Hanski^[2,9,10] 模式、Tilman^[11,12] 等模式的右边都不显含时间。在数学上他们都属于“种群演化自治动力模式”。由于方程不显含时间,现有的所有的种群演化模式均无法直接用以研究人类活动的时间累积效应。模式(15),由于其右边已经显含时间因素,数学上属于“非自治动力系统”。非自治动力系统与自治动力系统是性质完全不同的两大类动力体系。对于任何动力系统 $\frac{dX}{dt} = f$, 其方程右边的函数 f 表示导致因变量 X 变化的广义动力。如果 f 与时间无关,则意味着因变量 X 与诸变量之间的相互作用是与时间无关的。如果 f 是时间的函数,则意味着因变量 X 与诸变量之间的相互作用是与时间有关的。很显然,人类活动对栖息地的破坏从而导致对种群演化的影响在不同时期或不同的时刻是不一样的,即种群演化与人类对栖息地之间的相互作用是时间的函数。所以,要描写、研究人类活动的时间累积效应必须建立、应用非自治动力模式。

由于模式(15)已经显含了人类活动的时间因素,因此可以直接用以研究所谓的人类活动的时间累积效应。

2.4 Allee 效应

Allee^[16]指出:群聚有利于种群的增长和存活,但过分稀疏和过分拥挤都可阻止生长,并对生殖发生负作用,每种生物都有自己的最适密度。这就是所谓的 Allee 效应。对于一个具有 Allee 效应的种群来说,当种群密度低于某一阈值时,物种将会灭绝。这是因为种群密度过于稀疏时,种群个体将难以找到配偶或近亲繁殖等因素导致出生率减小,死亡率增加^[17]。因此,对于许多种群,尤其那些濒危的哺乳类种群,其种群密度稀疏,更容易受到 Allee 效应的影响。Zhou 等人^[18]认为,栖息地破碎化不利于动植物的生存,尤其是具有 Allee 效应的种群;并且指出,在自然保护工作中,破碎化的生境中,更应该充分考虑到种群的 Allee 效应。由于丹顶鹤是一濒危的哺乳类种群,因此必须在模式(15)里引进 Allee 效应。把 Allee 效应引入(15)式可得:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \frac{N \times \left(\frac{t}{T} \right)}{K_0 \frac{S_t}{S_0} \times \left(\frac{P_0}{P_t} \right)^{1-0.7}} \right] \left(\frac{N}{N+a} \right) \tag{16}$$

式中, $\frac{N}{N+a}$ 为 Allee 效应, 而 a 为 Allee 效应常数, a 越大, Allee 效应越明显。相对于其他动物,鸟类的活动半径很大,尤其是在交配期。因此,在所有的动物里其 Allee 系数 a 是最小的。通常可以取 $2 < a \leq 10$, 即当某类飞鸟(如丹顶鹤)的个数在 3 与 10 只时,就意味着该物种的灭绝,这是由于中国三江平原湿地的总面积远远大于丹顶鹤的领域面积(2.6km²^[1])而导致种群密度太小的缘故。

假设从 1999 年起人类不再开发小三江平原湿地,即:

$$S_t = S_T, P_t = P_T \tag{17}$$

则可将(16)式改写为:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \frac{N \times \left(\frac{t}{T} \right)}{K_0 \frac{S_T}{S_0} \times \left(\frac{P_0}{P_T} \right)^{1-0.7}} \right] \left(\frac{N}{N+a} \right) \tag{18}$$

与传统的 Logistic 增长模型等单物种种群模式相比,本文所提出的人类活动累积效应下的单物种种群模式(18)的右边不仅显含了时间 t ,还引进了表征人类活动的时间累积效应以及对种群演化影响最大的景观破碎因子和栖息地面积因子。不仅如此,还同时保留了 Logistic Model 充分考虑环境容量和 Allee 效应的优点。

3 数值模拟与预测

上述调查的数据分别为 1970 年和 1999 年,跨越时间为 $T=29a$ 。中国丹顶鹤的繁殖率平均为 36.9%,而俄罗斯的繁殖率平均为 26.7%*,因此,为研究的方便,分别选取比平均值稍大和稍小的值,即 $r=20\%$ 和 $r=40\%$ 来进行模拟研究。为了研究丹顶鹤种群未来演变趋势,作者模拟了自 1970 年以来,在人类活动累积效应作用下,丹顶鹤的种群演化趋势。图 1 和图 2 是根据模式(16)对丹顶鹤种群动态的模拟结果。其中,图 1 是 Allee 常数 $a=8$ 时, $r=20\%$ (a), $r=40\%$ (b) 时丹顶鹤种群动态,而图 2 是 Allee 常数 $a=10$ 时 $r=20\%$ (a), $r=40\%$ (b) 时丹顶鹤种群动态。

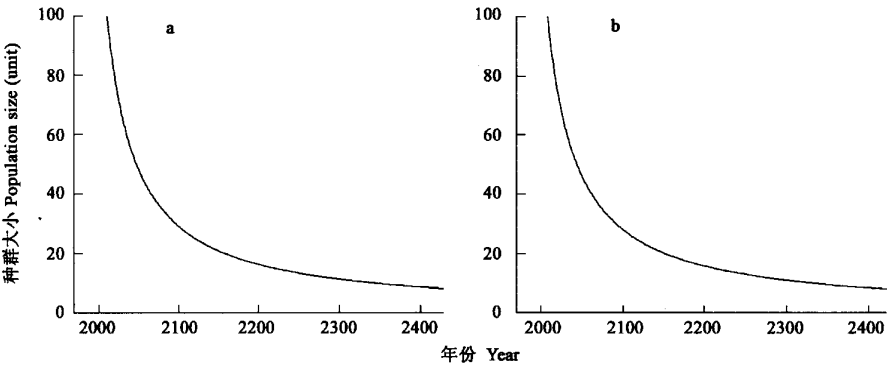


图 1 Allee 常数 $a=8$ 时, $r=0.2$ (a), $r=0.4$ (b) 时丹顶鹤种群动态

Fig. 1 The population dynamics of *Grus japonensis* in the case of $r=0.2$ (a), $r=0.4$ (b) with $a=8$

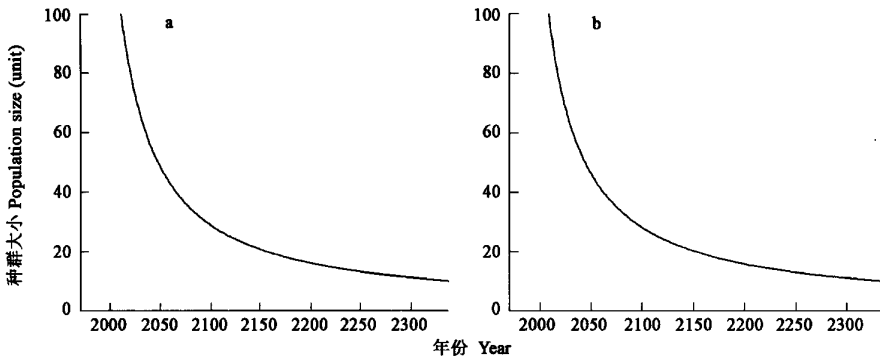


图 2 Allee 常数 $a=10$ 时, $r=0.2$ (a), $r=0.4$ (b) 时丹顶鹤种群动态

Fig. 2 The population dynamics of *Grus japonensis* in the case of $r=0.2$ (a), $r=0.4$ (b) with $a=10$

从图 1 可见,在 Allee 常数 $a=8$ 时,当 $r=20\%$,丹顶鹤将在公元 2427 年后灭绝,即 428a 后丹顶鹤将有可能灭绝。而当 $r=$

* 黑龙江-兴凯湖-生物多样性 http://www.sdinfo.net.cn/biodiv/issnr/nies_tour/bio.asp?id=115

40%，丹顶鹤则将在公元 2422 年灭绝，即 423a 后丹顶鹤将有可能灭绝。从图 2 可见，Allee 常数 $a=10$ 时，当 $r=20\%$ ，丹顶鹤将在 2337 年灭绝，即 338a 后丹顶鹤将有可能灭绝。而当 $r=40\%$ ，丹顶鹤将在 2332 年灭绝，即 333a 后丹顶鹤将有可能灭绝。

由此可见，当 Allee 效应一致时，出生率越高，则物种灭绝的时间越短。这是由于栖息地高度破碎下，每块斑块的面积小，可承载的个数小，出生率越高，所受到的种内密度制约就越强，物种死亡率增加，从而使物种灭绝时间越早。尽管如此，不同出生率时，物种灭绝时间相差不大，即出生率高低对濒危物种灭绝时间的影响不是太大。而当出生率一定时，Allee 常数越小（Allee 效应越弱），物种灭绝的时间则越长，反之，Allee 效应越强，物种灭绝的时间越早。同时，不同 Allee 效应下，导致丹顶鹤灭绝的时间相差可达 90a，说明 Allee 效应对物种灭绝的影响还是明显的。

以上的数值模拟和预测说明了，中国的丹顶鹤是一典型的“活着的灭绝物种”，其灭绝的迟滞时间为 330~428a 左右。换句话说，即使在 2000 年起，人们就不再开发三江平原湿地，也不采取诸如恢复景观等措施，那么中国的丹顶鹤已经“命中注定”要在 330~428a 后灭绝的。从图 1 和图 2 还可以看出，由于 1970~2100 年人类活动对景观的持续破坏，丹顶鹤种群数量下降的非常快。尽管 1999 年之后，假设人类活动停止下来（景观不变），但是人类活动的累积效应仍将持续作用在丹顶鹤种群上，导致其个数很快下降到 20 只以下，即受到人类活动累积效应的影响非常大。但 2100 年之后，丹顶鹤种群大小下降的速度变得缓慢，即人类活动累积效应不断减小。由此，可以得出以下两个结论：

(1) 当人类对景观破坏达到一定程度后，即使目前停止了这种破坏，由于人类活动的时间累积效应，很有可能导致丹顶鹤或其他珍稀物种在不远的将来灭绝；

(2) 当人类对景观破坏达到一定程度后，尽管由于人类活动的时间累积效应，但由于丹顶鹤或其它物种的灭绝的迟滞时间长达数百年，因此，如果在此期间能采取恢复景观或改善生境等措施，则有可能使丹顶鹤避免灭绝。

4 讨论

本文应用标度理论对环境容量与斑块数的标度关系进行了研究，并用实测的丹顶鹤资料对三江平原单物种环境容量的标度性进行个例验证，研究表明丹顶鹤的环境容量与斑块数目成 0.7 的标度率。很显然，如果观测的时间和区域不同，所求的标度指数必然也是不同的。不仅如此，对于不同的物种，其环境容量与斑块数的标度关系也是不同的。

通过引入人类活动对单物种环境容量影响的时间函数，本文首次建立人类对栖息地破坏累积效应下的非自治单物种种群模式，同时还考虑到珍稀濒危动物的 Allee 效应。最后还对中国丹顶鹤种群的未来演化首次进行了数值模式和动力预测。

通过模拟发现：当 Allee 效应一致时，出生率越高，则物种灭绝的时间越短；而当出生率一定时，Allee 常数越小（Allee 效应越弱），物种灭绝的时间则越长，反之，Allee 效应越强，物种灭绝的时间越早。数值模拟和预测还说明了，中国的丹顶鹤是一典型的“活着的灭绝物种”，其灭绝的迟滞时间为 330~428a 左右。

研究结果进一步的证实了 Tilman^[11,12]提出的“灭绝债”，即在栖息地（景观）破坏后，一些物种由于生境条件不再满足其存活，但由于对环境变化响应时间的滞后性，将要灭绝但尚未灭绝^[19]。Hanski 等人^[2]将现有景观中存在的大量的这些物种称为“活死者”。因此，为了保护丹顶鹤，必须在物种灭绝之前，改善其生境质量，使得其生存条件重新得到满足，从而进入另外一种非灭绝的平衡态。

由于景观结构的易变性，使得所提出的模型与其它模型一样，在预测绝对灭绝风险时，存在大量的不确定性^[2]。尽管如此，该模型对生物保护的有益贡献在于能够对不同景观结构和不同管理对策进行比较预测。

References:

- [1] Xiao D N, Hu Y M, Li X Z, *et al.* Researches on landscape ecology of Deltaic wetlands in Bohai Sea. Beijing: Science Press, 2001. 95~99.
- [2] Hanski I, Ovaskainen O. Extinction debt at extinction threshold. *Conserv. Biol.*, 2002, **16**:666~673.
- [3] Lin Z S, Wang S G. Study on the relations between the animal species extinction and habitat destruction. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4):535~540.
- [4] Ouyang Z Y, Liu J G, Xiao H, *et al.* Community structure analysis of giant panda habitat in Wolong. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(11): 1869~1874.
- [5] Homes C C, Dordevic S V, Stronggin M, *et al.* A universal scaling relation in high-temperature superconductors, *Nature*, 2004, **430**:539~541.
- [6] Lotka A J. *Elements of Physical Biology*. Reprinted in 1956 with revision as *Elements of Mathematical Biology*. Dover, New York, 1925.
- [7] Nicholson A J & Bailey V A. The balance of animal populations. Part I. Proceedings of the Zoological Society of London, 1935. 551~598.
- [8] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *J. Bull. En. Soc. Am.*,

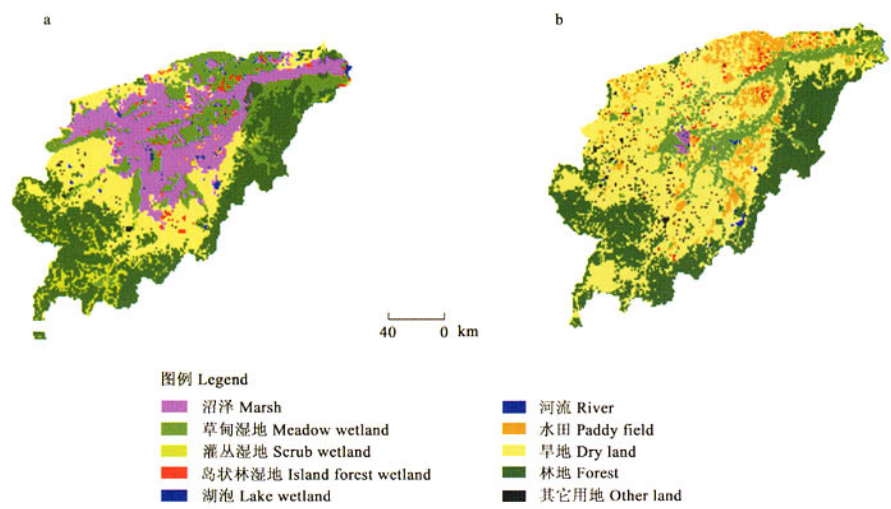
- 1969, **15**: 237~240.
- [9] Hanski I, Pakkala T, Kuussaari M, *et al.* Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 1995, **72**:21~28.
- [10] Hanski I. Metapopulation Biology: Ecology, genetics, and Evolution. Academic Press, San Diego, 1999.
- [11] Tilman D, May R M, Lehman C L, *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, **371**: 65~66.
- [12] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *Am. Nat.*, 1997, **149**: 407~435.
- [13] Liu J G, Ouyang Z Y, Pimm S L, *et al.* Protecting China's Biodiversity. *Science*, 2003, **300**(5673): 1240~1241.
- [14] Cai Xiaoming Ecology system ecology. Beijing: Science press, 2000. 90~91.
- [15] Schoener T W. Extinction and the nature of the metapopulation: A case system. *Acta Oecologia*, 1991, **12**:53~75.
- [16] Allee W C. Animal Aggregations; A Study in General Sociology. University of Chicago Press: Chicago, 1931. 431.
- [17] McCarthy M A, Lindenmayer D B, Dreschler M. Extinction debts and risks faced by abundant species. *Conserv. Biol.*, 1997, **11**:221~226.
- [18] Zhou S R, Liu C Z, Wang G. The competitive dynamics of metapopulations subject to the Allee-like effect. *Theor. Popul. Biol.*, 2004, **65**:29~37.
- [19] Lin Z S, Li L. The Influence of Habitat Destruction on the Ecological Effect of Metapopulation, *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3):480~486.

参考文献:

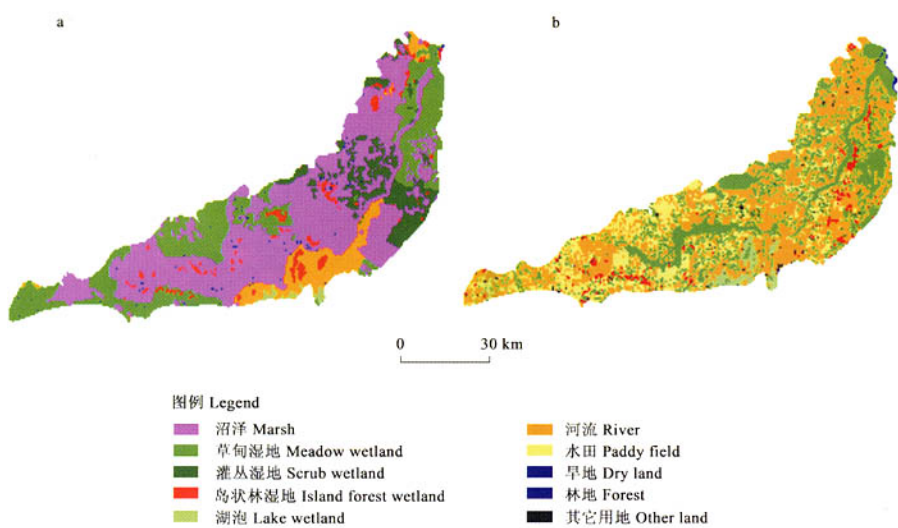
- [1] 肖笃宁,胡远满,李秀珍,等.环渤海三角洲湿地的景观生态学研究.北京:科学出版社,2001. 95~99.
- [3] 林振山,汪曙光.栖息地破坏与动物物种灭绝关系的模拟研究.生态学报,2002, **22**(4):535~540.
- [4] 欧阳志云,刘建国,肖寒,等.卧龙自然保护区大熊猫生境评价.生态学报,2001, **21**(11):1869~1874.
- [14] 蔡小明主编.生态系统生态学.北京:科学出版社,2000. 90~91.
- [19] 林振山, Larry L. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响.生态学报,2003, **23**(3):480~486.

林振山, 等：人类活动影响下具有 Allee 效应的非自治种群演化模
式的研制及其应用 —— 以丹顶鹤为例

LIN Zhen-Shan, *et al* : Non-autonomous population dynamics model
for single species with Allee effect affected by human activities and its
application: a case study of red-crowned cranes *Grus japonensis*



图版 I 挠力河流域 1970 年 (a)和 2000 年(b)土地利用 / 湿地景观变化
Plate I Land use/wetland landscape changes in 1970 (a) and 2000 (b) in Naoli River



图版 II 别拉洪河流域 1970 年(a)和 2000 年(b)土地利用 / 湿地景观变化
Plate II Land use/wetland landscape changes in 1970 (a) and 2000 (b) in Bielalong River