

# 人类周期性活动对物种多样性的影响及其预测

刘会玉<sup>1</sup>, 林振山<sup>1</sup>, 张明阳<sup>2</sup>

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210097; 2 中国科学院亚热带农业生态研究所, 长沙 410025)

**摘要:**人类活动通过作用于栖息地而影响物种的种群动态,从而影响着物种多样性的变化。首次提出了不同时间尺度人类周期性活动干扰下的多物种竞争动力模式,模拟了千年时间尺度,物种多样性对人类周期性活动的响应过程,开展了人类周期性活动所导致的物种多样性的量的变化的预测研究。有关模拟和预测结果表明:在人类周期性活动的作用下,物种多度变化对栖息地变化的响应也做准周期振荡;同时人类活动强度越大,物种多度振荡的幅度也越大;并且在栖息地减少过程中,人类周期性活动对物种多样性的影响幅度要小于栖息地扩充过程中的。在一个完整的周期内,并没有物种的灭绝,只是物种的多度和强弱关系变化很大。当人类周期性活动仅持续 1/4 个周期时,最强的几个物种将灭绝,而其它物种做准周期振荡,但振幅相对较小。

**关键词:**周期性人类活动;物种多样性;响应;预测

文章编号:1000-0933(2005)07-1635-07 中图分类号:Q141 文献标识码:A

## Response of species diversity to human periodic activities and its forecast

LIU Hui-Yu<sup>1</sup>, LIN Zhen-Shan<sup>1</sup>, ZHANG Ming-Yang<sup>2</sup> (1. College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China; 2. Institute of Subtropical Agriculture, CAS, Changsha 410025, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1635~1641.

**Abstract:** A greatest threat to species diversity worldwide is the loss of suitable habitat. Human activities affect species dynamics and further influence species diversity by changing habitat. We have extended Tilman's n-population model to multi-time scale n-population competition model at the first time by introducing periodic time function, which has been used to simulate and forecast the responses of species diversity to human periodic activities at different time scales. For simplification, we have only simulated the response of species diversity to human activities at millenary scales and carried out a preliminary study on the quantitative forecast of species diversity. The results of simulation and forecast show that: (1) during the first 1/4 cycle (i. e., habitat decreasing), the effects of human-caused habitat loss on superior competitors are more significant than inferior ones. Furthermore, the adaptabilities of inferior competitors to habitat destruction are much stronger than those of superior ones; (2) during 1/4 to 1/2 cycle (i. e., habitat being restored, but decreasing in total area contrast to the initial), the originally most superior competitors such as species 1 and 2 are not sensitive to habitat restoration. Habitat restoration is propitious to the abundances of original superior competitors such as species 3, 4 and 5 to recover and increase, and makes the original inferior competitors such as species 6, 7, 8, 9 and 10 decline; (3) during the former half of a cycle, the amplitudes of the responses of species dynamics are smaller than those during the second half of a cycle. The effects of human periodic activities on species abundance in the process of decreasing in habitat are less significant than those in the process of increasing in habitat; (4) during a full cycle, the responses of species dynamics also oscillate quasi-periodically due to periodic human activities. No species will die out, but the species abundances and the competitive rank will change a lot, which lead to the change of the metapopulation structure; (5) when human periodic activities only persist for 1/4 cycle, the first strongest and

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(40371108);南京师范大学生基金资助项目(2004XK003)

**收稿日期:**2004-07-07; **修订日期:**2005-03-11

**作者简介:**刘会玉(1978~),女,湖南辰溪人,博士生,主要从事生态资源研究. E-mail:foozle@163.com

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: linzhenshan@njnu.edu.cn

**Foundation item:** National Natural Science Foundation of China (No. 40371108), Student Foundation of Nanjing Normal University (No. 2004XK003)

**Received date:** 2004-07-07; **Accepted date:** 2005-03-11

**Biography:** LIU Hui-Yu, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology and resources. E-mail:foozle@163.com

second strongest species will go extinct, while other species will oscillate quasi-periodically with small amplitudes. Finally, we have simulated the effects of human periodic activities of different intensities and the results indicate that the higher the intensity of human activities is, the larger the amplitude of species response is. Moreover, the stronger the species is, the bigger the amplitude of species dynamics response is.

**Key words:** human periodic activities; species diversity; response; forecast

生物多样性是人类社会赖以生存和发展的基础,生物多样性保护已是当今人们最为关注的热点问题。目前,人类正以前所未有的速度改变着地球的面貌,改变了其他生物的生存环境,使地球上的生物多样性不断地减少,大量的物种已经灭绝或濒临灭绝。而栖息地毁坏是导致物种灭绝的首要因素<sup>[1,2]</sup>,人类活动通过毁坏栖息地,从而破坏物种、影响种群行为机制、中断群落间的相互作用和干扰演变过程,使得生物多样性大大减小<sup>[3]</sup>。

为了研究物种多样性对栖息地毁坏的响应,不同的学者先后提出了单物种模型<sup>[4,5]</sup>,2-物种模型<sup>[6~9]</sup>和N-物种竞争模型<sup>[10~16]</sup>。而这些模型都是在 Levins<sup>[17]</sup>模型的基础上扩展而来的,并且在模拟栖息地毁坏对物种多样性的影响时,均假设栖息地毁坏率是固定不变的,即在栖息地遭到瞬间毁坏后,栖息地不再发生变化。而实际上,人类活动对栖息地的作用是一个持续而非瞬间的过程,既有千年、万年尺度在农耕时期对栖息地的影响,还有在工业时期对栖息地百年尺度的影响,同时还有近代城市建设中,对栖息地年代尺度的影响<sup>[18]</sup>。因此,栖息地的变化并非是固定不变的,具有不同的时间尺度。

不同时间尺度的周期活动是自然界的最普遍的一种运动形式。人类活动相对于某一地区区域的栖息地或景观来说,也同样存在着周期性。比如小尺度的山田轮作、游牧,中尺度的人类活动下的群落自然演替与逆向演替(如山火、森林开发等),较长尺度的垦荒造田到退耕还林、还牧。另外,在更长的时间尺度里,人类活动对某些区域(栖息地)的影响在相当程度上也具有周期性,例如欧洲的工业革命时期的区域、城市扩张到现代的高度提倡生态保护修复与回归自然运动。Tilman<sup>[10,11]</sup>、林振山<sup>[12,13]</sup>等最早开展了人类活动毁坏栖息地下的多物种竞争研究,所有这些研究都将人类活动的影响简化为对栖息地破坏的度,既不涉及人类活动影响栖息地的过程,也不涉及人类活动的时间因素。到目前为止,所有有关的研究方程均属于自治动力方程,即动力方程的右边不显含时间变量。Loehle 和 Li 曾经考虑通过人类活动周期性干扰和变化对死亡率的影响来对 Tilman 等人<sup>[10,11]</sup>的模型进行扩充<sup>[19]</sup>,然而人类活动的干扰作用更直接的表现对栖息地的影响上,那么在人类周期性活动的作用下,物种多样性是怎样响应的呢?国际上尚未开展此类研究。本文首次提出了非自治的人类活动影响下的多时间尺度多物种竞争共存的模式,进而试图开展人类周期性活动对物种多样性影响及其数值模拟(预测)实验。由于种群演化的长期性以及系统之间相互作用的复杂性,数值模拟研究不仅是十分有效的而且是十分必要的。

## 1 非自治多时间尺度多物种竞争共存模式

Tilman 等人<sup>[10,11]</sup>在 Nee 和 May<sup>[6]</sup>早期研究工作的基础上,提出了以下人类活动毁坏栖息地的多物种竞争共存模式:

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

式中, $i$ 为某物种依照竞争能力在群落中的排序; $p_i$ 为物种 $i$ 对栖息地占有的比率(即物种多度); $c_i$ 为物种 $i$ 的迁移率; $m_i$ 为物种 $i$ 的平均死亡率; $D$ 为被毁坏的栖息地占总栖息地的比率。该模式假设栖息地上的不同物种可以严格地通过竞争能力来排序(物种的竞争能力是指其占有栖息地的能力),群落里物种的共存是由于种间的竞争能力和迁移扩散能力以及自然死亡率之间的动态平衡,这种平衡要求竞争力弱的物种具有较强的迁移能力。同时,该模式假设竞争力强的物种(强物种)可以侵占竞争力弱的物种的栖息地,而竞争力弱的物种(弱物种)却不能入侵竞争力强的物种所占的栖息地,并且物种不能在被毁坏的栖息地里生存。

(1)式右边的三项分别表示:某种群 $i$ 对栖息地的成功占有;物种 $i$ 因个体的死亡而引起的对栖息地占有的减少;由于竞争因素物种 $i$ 在栖息地上被竞争能力强的物种 $j$ 取代,因此而导致群落里物种的减少。正是这3个因素构成了群落里各种群占有栖息地比率的变化。

从方程(1)可以看出,Tilman 将人类活动的影响简化为对栖息地破坏的度,不涉及人类活动影响栖息地的过程或不涉及人类活动的时间因素。方程(1)的右边不显含时间变量,属于自治动力系统。由于人类活动相对于某一地区区域的栖息地或景观来说,客观地存在着不同尺度的周期性,如从垦荒造田到退耕还林、还牧,从工业革命时期的区域、城市扩张到现代的高度提倡生态保护修复与回归自然运动。所以,(1)式里的 $D$ 应该是随着时间的推移而发生动态的变化,在不同的时段具有不同的值。 $D$ 可以是时间的线性函数,也可以是各种周期和非线性形式。而 $D$ 为负值表示栖息地的破坏, $D$ 为正值时表示栖息地的增加或扩充。本文将着重研究人类的周期性活动将如何影响物种多样性。即假设:

$$D(t) = A \sin(2\pi/T)t \quad (2)$$

式中,  $A$  代表了人类活动的强度,  $T$  表示人类周期性活动的周期, 即不同的时间尺度, 这样把 Tilman 的自治的不显含时间的多种群模式<sup>[11,12]</sup>扩展为非自治的多时间尺度多物种竞争共存模式:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - A \sin(2\pi/T)t - \sum_{j=1}^i p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3)$$

根据 Tilman<sup>[11,12]</sup>的假设, 即集合物种里各物种具有相等的死亡率  $m$ , 最强物种对栖息地的占有率为  $q$  (不同的  $q$  代表了不同结构的集合物种), 栖息地未受破坏时平衡态上各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:

$$m_i = m; p_i|_{D=0} = q(1 - q)^{i-1}, c_i = m/(1 - q)^{2i-1} \quad (4)$$

Tilman<sup>[10,11]</sup>和 Lin<sup>[12~14]</sup>对种群动态模拟的时间尺度多为千年。因此, 本文仅对千年时间尺度的人类周期性活动对物种多样性的影响进行研究, 以期能揭示物种多样性对人类周期性活动的响应机制。

### 2 物种多样性对人类周期性活动响应的数值模拟试验

为了研究方便, 假使某次人类活动对栖息地影响的最大幅度为 30%, 即最多毁坏或增加栖息地 30%,  $A=0.3$ 。为了对比实验, 与文献一样取  $q=0.1, m=0.02$ <sup>[10~14]</sup>。

通过多次模拟发现, 初始时刻优势种对栖息地所占有的比例  $q$  不变, 那么物种数  $n$  的增加只可能导致(更多)比第  $n$  物种弱小的种群的灭绝, 而比  $n$  物种强的优势种或较优势种对人类活动的响应是不会随物种数  $n$  的增加而变化的, 因此, 本文仅选取  $n=10$  来研究。同时是对千年时间尺度的人类周期性活动进行研究, 因此,  $T=1000$ 。图 1~图 4 是根据模式(3)和式(4), 物种多样性对人类周期性活动响应的模拟结果。

#### 2.1 1/4 周期内物种多样性变化

图 1 是当人类对栖息地施以 1/4 个周期的作用时, 物种多样性对人类周期性活动响应的模拟。从图 1 可见, 在这 1/4 个周期里, 所有物种首先衰退, 物种竞争力越强, 其衰退的速率也越大, 但是, 在 100a 左右, 部分弱物种种群开始适应栖息地的破坏, 物种多度开始上升, 而强物种种群则继续衰退; 同时在接近  $T/4$  时, 各个物种对栖息地所占的比率大致相当。可见, 在该阶段, 各个物种都遭受到了不同强度的破坏, 但是类活动对强物种种群的破坏更为显著; 同时, 弱物种种群相对于强物种种群更能适应栖息地的破坏, 并得到了初步的恢复。

#### 2.2 1/4~1/2 周期内物种多样性变化

图 2 是 1/4~1/2 个周期内, 物种多样性对人类周期性活动响应的模拟。

从图 2 可见, 尽管栖息地相对于原始状态, 已遭受毁坏, 但在该阶段, 人类在逐渐地恢复已经破坏的栖息地, 因此栖息地面积开始回升。在该阶段, 各个物种振荡的幅度均要大于前 1/4 阶段; 原来最强的物种 1 和物种 2 仍在退化, 并且退化成了最弱的两个物种, 但是到了后期, 开始出现恢复的趋势, 而原来最弱的几个物种如物种 6、7、8、9 和 10 已经从恢复上升的过程转为衰退

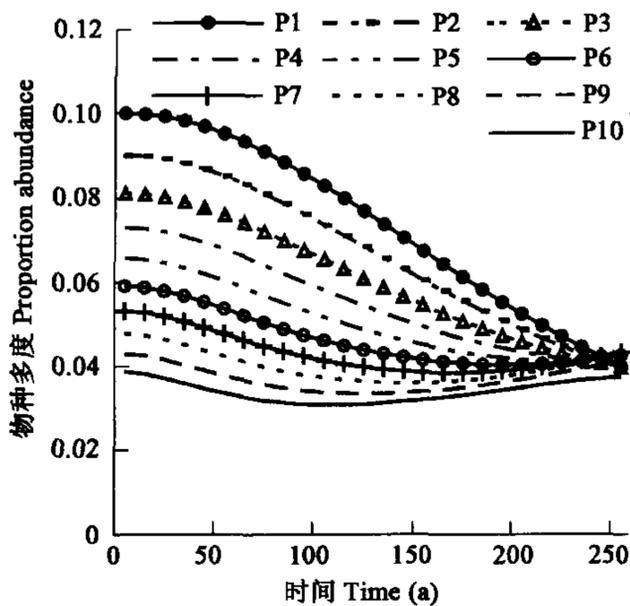


图 1 千年尺度人类周期性活动在 1/4 周期内对物种多样性的影响 ( $A=0.3, q=0.1$ )

Fig. 1 Effects of human periodic activities on species diversity during 1/4 circle ( $A=0.3, q=0.1$ )

其中 P1, P2, P3, ..., P10 表示物种 1, 物种 2, 物种 3, ..., 物种 10 的物种多度 Where P1, P2, P3, ..., P10 are respectively the abundances of species 1, 2, 3, ..., 10

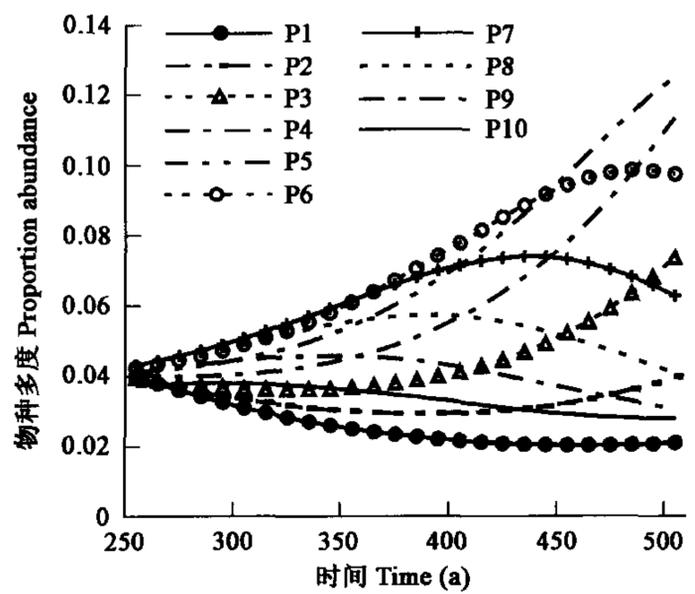


图 2 千年尺度人类周期性活动在 1/4~1/2 个周期对物种多样性的影响 ( $A=0.3, q=0.1$ )

Fig. 2 Effects of human periodic activities on species diversity from 1/4 to 1/2 cycle ( $A=0.3, q=0.1$ )

其中 P1, P2, P3, ..., P10 表示物种 1, 物种 2, 物种 3, ..., 物种 10 的物种多度 Where P1, P2, P3, ..., P10 are respectively the abundances of species 1, 2, 3, ..., 10

的过程,物种 3、4 和 5 则由衰退过程转为恢复上升的过程,并且原来第 5 强的物种种群演变成了最强的物种种群,原有的物种强弱关系已经完全改变,各个物种对栖息地所占的比例相差很大,向两级分化。可见,原来的强物种 1 和物种 2 对栖息地的恢复并不敏感,而栖息地的恢复仅有利于原来较强的物种种群 3、4 和 5 的多度的恢复和回升,同时迫使原来较弱的物种种群 6、7、8、9 和 10 又开始新的衰退。因此,栖息地的恢复只有利于部分强物种种群的恢复。

### 2.3 1 个周期内物种多样性变化

从图 3 可以发现在一个周期的人类活动的影响下,各个物种对栖息地变化的响应同样具有周期性,物种多度也做准周期性振荡。并且较强的物种种群,其振荡的幅度较大,周期较长;而较弱的物种种群,其振荡的幅度较小,周期较短。可见,强物种种群对栖息地的变化更为敏感,而人类活动对强物种种群的影响更为深远。同时,较强物种如物种 1、2、3、4 和 5 的振荡周期与人类活动周期大致一样,其位相与人类活动周期大致呈反位相,而与栖息地大小变化的位相大致一致。而较弱物种因为其振荡周期较短,在一个周期的人类活动作用下经历了一个周期以上的振荡。另外,在 0~1/2 个周期内,物种种群对人类活动的响应的幅度不大,物种多度变化相对平缓,而在后半周期内,即栖息地增加的过程中,可以看到,各个物种对人类活动的响应是非常大的,尤其是在 3/4~1 个周期范围内,物种对人类活动的响应更为剧烈,准周期振荡的幅度也很大,使得许多物种的多度大幅增加,远远超过人类周期性活动之前的物种原始多度。可见人类增加栖息地的活动比减少栖息地活动对物种多样性的影响要大的多。人类的周期性活动,既有对栖息地的破坏也有对栖息地的恢复,既有栖息地的缩小也有栖息地的扩充,在这些活动的共同作用下,并不出现如 Tilman 所指出的,栖息地毁坏将导致若干最强物种的灭绝,只有物种多度的周期性振荡,并引起群落的结构也发生变化,如优势种的更替,物种强弱顺序的改变。

### 2.4 人类活动仅持续 1/4 周期下物种多样性变化

人类对栖息地的作用最常见的一种就是在一定的时间内作用量是逐渐非均匀地增加,在数学上十分类似于 1/4 周期的正弦振荡。因此有必要研究人类活动仅持续 1/4 周期下物种多样性变化。图 4 是人类活动仅持续了 1/4 个周期后停下来,物种多样性变化的一个数值模拟实验结果。

从图 4 可见,当栖息地遭受人类 1/4 个周期的破坏后,如果人类不采取任何措施对栖息地进行恢复的话,强物种种群 1 和种群 2 将会持续快速的衰退,并最终趋于灭绝;而其它物种种群开始恢复,并做准周期性振荡,最后经过较长一段时间,将进入新的平衡。这与 Tilman 等人<sup>[10,11]</sup>的研究结果基本一致,即栖息地破坏将导致竞争力最强的几个物种灭绝。表 1 给出了对应于图 3 和图 4 的人类活动持续一个周期及仅持续 1/4 个周期两种情况下物种多度振荡的平均振幅大小(由于在人类活动仅持续 1/4 个周期下,物种 1 和物种 2 不做准周期运动,因此在表 1 中用 0 来表示)。从表 1 可见,与人类活动持续一个周期的情况相比:相同的是,物种竞争力越强,其振幅就越大;而不同的是,在人类活动仅持续 1/4 个周期下,物种多度振荡的幅度要小的多。

### 3 物种多样性变化的预测研究

这里所涉及的物种多样性变化主要为种群数的变化(丰度)和种群大小(多度)的变化。前者通过种群是否灭绝及灭绝种群数

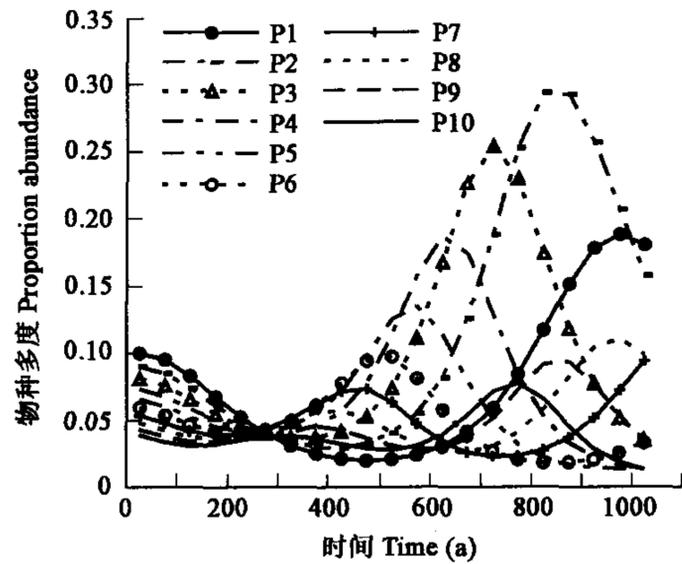


图 3 千年尺度人类周期性活动在一个周期内对物种多样性的影响 ( $A=0.3, q=0.1$ )

Fig. 3 Effects of human periodic activities on species diversity during a full cycle ( $A=0.3, q=0.1$ )

其中 P1, P2, P3, ..., P10 表示物种 1, 物种 2, 物种 3, ..., 物种 10 的物种多度 Where P1, P2, P3, ..., P10 are respectively the abundances of species 1, 2, 3, ..., 10

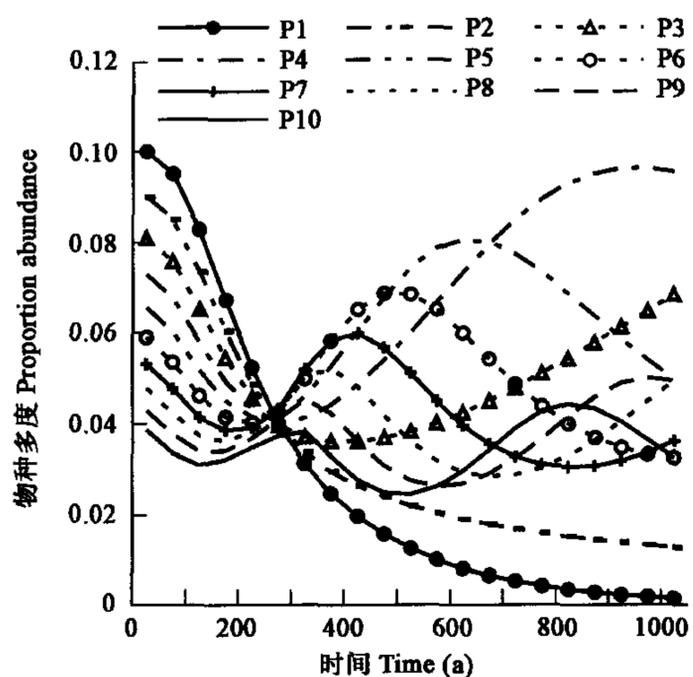


图 4 千年尺度周期性人类活动仅持续 1/4 个周期下物种演变特征 ( $A=0.3, q=0.1$ )

Fig. 4 Characteristics of species dynamics on condition that human periodic activities persist for 1/4 cycle ( $A=0.3, q=0.1$ )

其中 P1, P2, P3, ..., P10 表示物种 1, 物种 2, 物种 3, ..., 物种 10 的物种多度 Where P1, P2, P3, ..., P10 are respectively the abundances of species 1, 2, 3, ..., 10

的多少来表示,后者则用某物种对栖息地占有率大小的变化来表示。根据(3)式和(4)式,就可以预测在人类周期性活动的作用下,物种多样性的量的变化。表 2 和表 3 分别预测了人类周期性活动持续一个周期以及人类周期性活动持续了 1/4 个周期后停下,物种多样性在不同时期的变化情况,其中  $A=0.3, q=0.1$ 。

表 1 在人类活动持续一个周期( $T$ )及仅持续 1/4 周期( $T/4$ )下物种多度振荡的平均振幅大小( $A=0.3, q=0.1$ )

Table 1 Amplitudes of species abundances on condition that human periodic activities persist for one full cycle ( $T$ ) and 1/4 cycle( $T/4$ )

持续时间 Duration	n1	n2	n3	n4	n5	n6	n7	n8	n9	n10
$T$	0.8395	1.4945	1.3530	1.1949	0.9255	0.8879	0.8395	0.7876	0.6806	0.6722
$T/4$	0	0	0.7038	0.5891	0.4755	0.4205	0.3337	0.2644	0.2850	0.2596

其中  $n_1, n_2, n_3, \dots, n_{10}$  分别表示物种 1, 物种 2, 物种 3,  $\dots$ , 物种 10  $A=0.3, q=0.1$  Where  $n_1, n_2, n_3, \dots, n_{10}$  are respectively species 1, 2, 3,  $\dots, 10$

表 2 千年尺度人类周期性活动持续一个周期,物种多样性变化情况( $A=0.3, q=0.1$ ),

Table 2 Changes of species diversity during a full cycle of human periodic activities ( $A=0.3, q=0.1$ )

物种强弱序 Competitive rank	$t=0a$	$t=250a(T/4)$	$t=500a(T/2)$	$t=750a(3/4T)$	$t=1000a(T)$
1	$P_1=0.1000$	$P_7=0.0432$	$P_5=0.1246$	$P_2=0.2518$	$P_1=0.1805$
2	$P_2=0.0900$	$P_8=0.0428$	$P_4=0.1125$	$P_3=0.2309$	$P_2=0.1581$
3	$P_3=0.0810$	$P_6=0.0425$	$P_6=0.0975$	$P_4=0.0844$	$P_8=0.0990$
4	$P_4=0.0729$	$P_5=0.0414$	$P_3=0.0730$	$P_1=0.0836$	$P_7=0.0937$
5	$P_5=0.0656$	$P_9=0.0409$	$P_7=0.0631$	$P_{10}=0.0776$	$P_3=0.0353$
6	$P_6=0.0590$	$P_4=0.0403$	$P_8=0.0412$	$P_9=0.0718$	$P_9=0.0343$
7	$P_7=0.0531$	$P_1=0.0403$	$P_2=0.0397$	$P_8=0.0400$	$P_6=0.0327$
8	$P_8=0.0478$	$P_3=0.0397$	$P_9=0.0309$	$P_5=0.0325$	$P_5=0.0138$
9	$P_9=0.0430$	$P_2=0.0397$	$P_{10}=0.0279$	$P_7=0.0233$	$P_{10}=0.0137$
10	$P_{10}=0.0387$	$P_{10}=0.0373$	$P_1=0.0209$	$P_6=0.0209$	$P_4=0.0135$

其中  $P_1, P_2, P_3, \dots, P_{10}$  表示物种 1, 物种 2, 物种 3,  $\dots$ , 物种 10 的物种多度 Where  $P_1, P_2, P_3, \dots, P_{10}$  are respectively the abundances of species 1, 2, 3,  $\dots, 10$

表 3 在千年尺度人类周期性活动持续 1/4 个周期后停止,物种多样性变化情况( $A=0.3, q=0.1$ ),

Table 3 Changes of species diversity on condition that human periodic activities persist for 1/4 cycle ( $A=0.3, q=0.1$ ),

物种强弱序 Competitive rank	$t=0a$	$t=250a$	$t=500a$	$t=750a$	$t=1000a$	$t=2000a$
1	$P_1=0.1000$	$P_7=0.0432$	$P_5=0.0713$	$P_4=0.0857$	$P_4=0.0968$	$P_3=0.0982$
2	$P_2=0.0900$	$P_8=0.0428$	$P_6=0.0684$	$P_5=0.0758$	$P_3=0.0593$	$P_6=0.0706$
3	$P_3=0.0810$	$P_6=0.0425$	$P_4=0.0559$	$P_6=0.0458$	$P_5=0.0529$	$P_4=0.0531$
4	$P_4=0.0729$	$P_5=0.0414$	$P_7=0.0524$	$P_3=0.0450$	$P_9=0.0495$	$P_7=0.0461$
5	$P_5=0.0656$	$P_9=0.0409$	$P_8=0.0373$	$P_{10}=0.0412$	$P_8=0.0465$	$P_{10}=0.0451$
6	$P_6=0.0590$	$P_4=0.0403$	$P_3=0.0353$	$P_9=0.0347$	$P_7=0.0341$	$P_6=0.0367$
7	$P_7=0.0531$	$P_1=0.0403$	$P_9=0.0282$	$P_7=0.0313$	$P_{10}=0.0339$	$P_5=0.0362$
8	$P_8=0.0478$	$P_3=0.0397$	$P_{10}=0.0245$	$P_8=0.0293$	$P_6=0.0323$	$P_8=0.0256$
9	$P_9=0.0430$	$P_2=0.0397$	$P_2=0.0203$	$P_2=0.0136$	$P_2=0.0100$	$P_2=0$
10	$P_{10}=0.0387$	$P_{10}=0.0373$	$P_1=0.0117$	$P_1=0.0037$	$P_1=0.0012$	$P_1=0$

其中  $P_1, P_2, P_3, \dots, P_{10}$  表示物种 1, 物种 2, 物种 3,  $\dots$ , 物种 10 的物种多度 Where  $P_1, P_2, P_3, \dots, P_{10}$  are respectively the abundances of species 1, 2, 3,  $\dots, 10$

从表 2 可见,在  $t=250a$  时,各个物种的多度差别很小,最强的物种种群 7 的多度为 0.043,而最弱的物种种群 10 的多度也有 0.0373,可见,在此之前,强物种衰退的速度要快于弱物种。而后物种多度的差异逐渐拉大,尤其在  $t=750a$  时,物种多度的差别达到最大,最强的物种种群 2 的多度为 0.2518,而最弱的物种种群 7 的多度为 0.0233。在  $t=500a$  时,原来最强的物种 1 衰退成了最弱的物种,而物种 5 则上升成了最强的物种。经过一个周期的人类活动后( $t=1000a$ ),物种种群 1 又成为群落中最强的物种种群。同时,从位于同一强弱序这一层次上来看(即从表的横向来看),除了排序为第 9 和第 10 强弱序的物种多度一直在减小外,其它强弱序上,物种多度一般是先减小,后增加,而后再减小,即也具有周期性变化。从表 3 可见,如果人类周期性活动仅持续 1/4 个周期后停下,那么将是原来最强的物种种群 1 和物种种群 2 快速衰退,并在  $t=500a$  时,已经衰退成最弱和第二弱的物种种群,即强物种种群对人类活动所导致的栖息地毁坏最为敏感,并且在  $t=2000a$  时,均已经灭绝。

总之,从表 2 和表 3 可以定量地预测出不同时期各个物种的多度以及物种的数目。如从表 2 可以预测,在一个周期的人类

活动持续作用下,没有物种的灭绝,种群数目不变,但是种群大小均发生了变化;而从表 3 可以预测出,在  $t=2000a$ ,物种 1 和物种 2 均已经灭绝,而其它物种的种群大小也发生了一定的变化。

### 4 讨论

通过以上分析发现,在  $0\sim 1/4$  个周期里,即栖息地毁坏情况下,强物种种群对栖息地毁坏的响应非常明显,而弱物种种群受影响较小,且适应力也较强;在  $1/4\sim 1/2$  个周期里,即栖息地恢复的过程中,则有利于原来的强物种种群的恢复,而迫使弱物种种群衰退;同时在后半个周期,即栖息地扩充增加的过程中,人类活动对物种种群的影响幅度要远大于栖息地减小过程中的;从整个周期来看,人类周期性活动对强物种种群的影响要大于弱物种种群的影响,即强物种种群对弱物种种群有一定的生态屏蔽保护作用<sup>[20]</sup>;一旦人类活动仅持续  $1/4$  个周期,对栖息地进行破坏,而不对其进行恢复,那么将会导致最强的几个物种的灭绝。

以上仅仅考虑的是人类活动强度不变情况下,物种多样性对周期性人类活动的响应,那么当人类活动强度变化时,物种多样性又是怎样响应人类的周期性活动呢? 图 5 是在人类周期性活动强度  $A=0.05(a)$  和  $A=0.1(b)$  时的模拟情况。

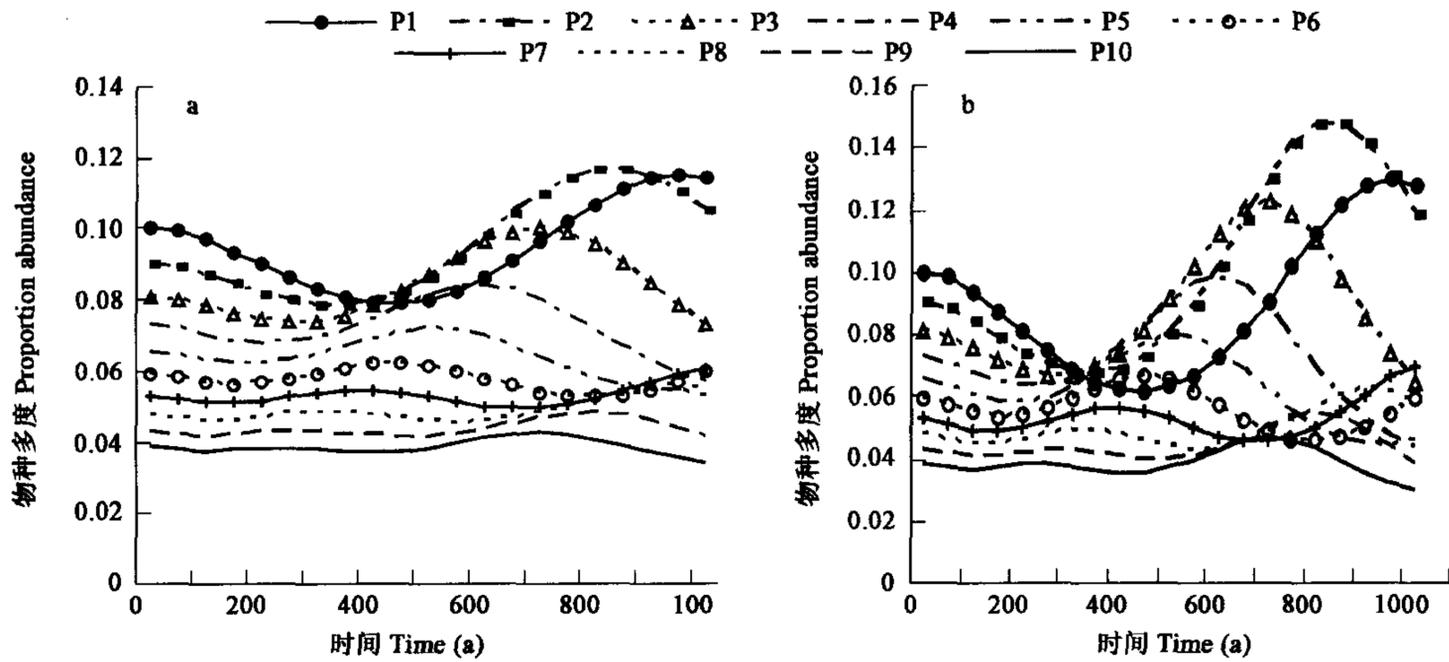


图 5 当  $A=0.05(a)$  和  $A=0.1(b)$  时,千年尺度人类周期性活动在一个周期内对物种多样性的影响( $q=0.1$ )  
Fig. 5 Effects of human periodic activities on species diversity in a cycle( $q=0.1$ ) when  $A=0.05(a)$  and  $A=0.1(b)$

其中 P1, P2, P3, ..., P10 表示物种 1, 物种 2, 物种 3, ..., 物种 10 的物种多度 Where P1, P2, P3, ..., P10 are respectively the abundances of species 1, 2, 3, ..., 10

从图 5 可见,在人类周期性活动的影响下,物种多度的变化也呈准周期振荡,且没有物种的灭绝。同时对比图 3 可见,人类活动强度越大,各个物种多度的振荡幅度也越大,尤其是对强物种种群的影响越大。反之,人类活动强度越小,物种多度的振荡幅度越小,尤其是弱物种种群受影响很小,波动幅度很小。

由于不同强度的人类周期性活动并不会导致物种的灭绝,而人类如果仅对栖息地进行破坏,将会导致部分最强的物种灭绝,因此,人类在开发某一地区时,应该既有对栖息地的破坏,也有对栖息地的恢复,既有栖息地的减少,也有栖息地的增加,只有这样周而复始,才更有利于物种多样性的保护。

在本文里,仅将 Tilman 的多种群模式里用以描写人类活动对栖息地破坏的“程度”的参数  $D$  修改为时间的周期性函数,即只考虑了人类活动的时间效应,而没有考虑人类活动的空间效应,即假使空间是均匀的。而事实上不仅人类活动是空间不均匀的,如斑块的不均匀,种群多样性对人类活动的响应也是空间不均匀的,如边界效应等。要描写空间效应并不困难,只要将方程(3)里右边的的全微分改写为局地变化和平流项的同时,将  $D(t)$  也修改为  $D(t, x)$  就可以了。种群演变动力学的验证也是国际上争论的焦点,对此类模拟和预测的研究,一则无法像气候那样具有大量的历史资料,因此无法用过去的资料来进行模式的经验检验;二则无法像天气、地震那样可以用短时未来的事实来进行客观检验。而且种群演化不仅是长期的,而且是不可重复的。因此,这两方面有待于进一步的研究。由于物种多样性的定量预测是一崭新的前沿方向,希望能有更多生态预报研究开展。

### References:

[1] Pimm S L and Raven P. Extinction by numbers. *Nature*, 2000, **403**:843~845.  
 [2] Temple S A. The problem of avian extinctions, *Ornithology*, 1986, **3**:453~485.

- [ 3 ] Solé R V and Alonso D. Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities. *Ecol. Comp.* , 2004, **1**: 65~75.
- [ 4 ] Bascompte J and Solé R V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *J. Anim. Ecol.* , 1996, **65**: 465~473.
- [ 5 ] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am. Nat.* , 1987, **130**:624~635.
- [ 6 ] Nee S and May R M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *J. Anim. Ecol.* , 1992, **61**:37~40.
- [ 7 ] Holt R D. From metapopulation dynamics to community structure. In: Hanski, I. & Gilpin, M. eds. *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution* San Diego, Academic Press, 1997. 149~164.
- [ 8 ] Bascompte J and Solé R V. Effects of Habitat Destruction in a Prey-Predator Metapopulation. *J. Theor. Biol.* , 1998, **195**:383~393.
- [ 9 ] Swihart R, Feng Z, Slade N A, *et al.* Effects of habitat destruction and resource supplementation in a predator-prey metapopulation model. *J. Theoret. Biol.* , 2001, **210**: 287~303.
- [10] Tilman D, May R. M, Lehman C L, *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, **371**: 65~66.
- [11] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *Am. Nat.* , 1997, **149**:407~435.
- [12] Lin Z S. Simulating unintended effects restoration. *Ecol. Model.* , 2003, **164**: 169~175.
- [13] Lin Z S. Study on the relation between the Animal Species extinction and habitat destruction, *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4):533~540.
- [14] Lin Z S. The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3):480~485.
- [15] Neuhauser C. Habitat Destruction and Competitive Coexistence in Spatially Explicit Models with Local Interactions. *J. Theor. Biol.* , 1998, **193**:445~463.
- [16] Swihart R K, Feng Z L, Slade N A, *et al.* Effects of Habitat Destruction and Resource Supplementation in a Predator-Prey Metapopulation Model. *J. Theor. Biol.* , 2001, **210**: 287~303.
- [17] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. En. Soc. Am.* , 1969, **15**:237~240.
- [18] Niu W Y, Lu J J and Khan A A. Spatial system approach to sustainable development; a conceptual framework. *Environ. Manage.* , 1993, **17**(2):179~186.
- [19] Loehle C and Li B L. Habitat destruction and the extinction debt revisited. *Eco. Appl.* , 1996, **6**:784~789.
- [20] Lin Z S and Li B L. The evolution character of the best competitor of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(9): 1731~1736.

#### 参考文献:

- [13] 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.
- [14] 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.
- [20] 林振山, Larry Li. 集合种群强物种种群的演化特征. *生态学报*, 2003, **23**(9):1731~1736.