

物种灭绝对不同时间尺度栖息地毁坏响应的空间模拟

刘会玉^{1,2}, 林振山^{1,2}, 周年兴¹

(1 南京师范大学地理科学学院, 南京 210046; 2 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京 210046)

摘要: 人类活动所引起的栖息地毁坏已成为当前物种多样性丧失的最主要的原因之一。空间显含模型相对于空间隐含模型来说, 更加接近于现实, 因此, 通过元胞自动机, 模拟了物种多样性对万年、千年、百年时间尺度人类活动所引起的栖息地毁坏的响应。研究结果表明: 万年时间尺度上, 物种是由强到弱的灭绝; 而在千年时间尺度上, 物种灭绝的序受集合种群结构的影响较大; 在百年时间尺度上, 物种由于栖息地毁坏过于剧烈和迅速, 来不及作出响应, 在栖息地完全毁坏时集体灭绝。因此, 物种灭绝序不只是受竞争-侵占均衡机制的影响, 还受不同时间尺度(不同速率)栖息地毁坏的影响, 以及集合种群结构的影响。

关键词: 物种多样性; 时间尺度; 栖息地毁坏; 响应; 元胞自动机

文章编号: 1000-0933(2007)01-0228-07 中图分类号: Q145, Q149 文献标识码: A

Spatial simulation of the responses of species extinction to human-caused habitat destruction at different time scales

Liu Huiyu^{1,2}, Lin Zhenshan^{1,2}, Zhou Nianxing¹

1 The College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China

2 Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210046, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27(1): 0228~0235

Abstract Human-caused habitat destruction is one of the greatest threats to species diversity. In spatially implicit model, habitat destruction is just a single parameter; a reduction of the fraction of available sites, while in spatially explicit model, habitat fragmentation has been taken into consideration. Therefore, contrast to spatially implicit model, spatially explicit model is more close to reality. Cellular automata is one of the most widely used (popular) spatially explicit models. Cellular automata models provide realistic, effective and reliable models of the spatiotemporal dynamics of metapopulation. Therefore, in this article cellular automata model was constructed to simulate the responses of species diversity to human-caused habitat destruction at ten-thousand year time scale, millenary time scale and century time scale, respectively. The results show that the bigger q is, the longer the species extinction time is. So, the characteristics of species response to habitat destruction are deeply influenced by the metapopulation structures. Species go extinct in ranked competitive order (i.e., species 1 followed by 2, by 3) at ten thousand time scale, while at millenary time scale, the order of species extinction will greatly depend on the structure of metapopulation. When q (the proportion of occupied patches by best competitors) is bigger, species will go extinct from the best to the worst before complete destruction, and the survivals will go extinct collectively when complete destruction; when q is smaller, because the differences of species abundance and dispersal abilities among different species are not significant, the order of species extinction is not deterministic, and it is possible for the best competitor go extinct finally. While at century time scale, species will go

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40371108)

收稿日期: 2005-11-24 修订日期: 2006-05-07

作者简介: 刘会玉 (1978~), 女, 湖南辰溪人, 博士, 主要从事集合种群生态学研究. E-mail: foozl@163.com

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40371108)

Received date: 2005-11-24 **Accepted date:** 2006-05-07

Biography: Liu Huiyu, Ph.D., mainly engaged in metapopulation ecology. E-mail: foozl@163.com

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

extinct collectively at the moment of complete habitat destruction because the habitat destruction is so intensive and quick that species have no time to response. Therefore, the order of species extinction is influenced not only by the dispersal abilities but also by the different speeds of habitat destruction and the structure of metapopulation. Therefore, to preserve different species, we should exploit different habitat at different rates.

Key words species diversity; time scale; habitat destruction; response; cellular automata

濒危物种的灭绝和随之而来的生物多样性的丧失是人类活动所引起的栖息地毁坏最严重的后果之一^[1]。由于人类活动的影响,栖息地毁坏无时无刻地在地球上的各个角落以前所未有的速度发展,这加快了生物多样性对人类活动所引起的栖息地毁坏响应的理论框架研究的发展,先后提出了岛屿生物地理学理论^[2],关联函数理论^[3],集合种群理论^[4-7],元胞自动机^[8-9],浸透理论^[10]以及反应-扩散理论^[11]。这些理论模型应用的尺度各不相同(景观尺度,单物种种群,两相互作用的种群和群落等),同时,从是否考虑了空间结构,而分为空间隐含和空间显含模型。在空间隐含模式里,栖息地毁坏仅仅是一个参数,即栖息地面积的减少,而在空间显含的模式里,栖息地的毁坏还包括了对被毁坏栖息地的空间描述,即把栖息地的破碎化考虑了进去。因此,空间显含模型相对于空间隐含模型,更接近于现实。空间隐含模型中应用最为广泛的是 Tilman 等人^[5,6]提出的多物种竞争共存模式:

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

式中, i 为某物种依照竞争能力在群落中的排序; p_j 为物种 i 对栖息地占有的比率; c_i 为物种 i 的迁移率; m_i 为物种 i 的平均死亡率。模式(1)中的参数 D 表示被人类毁坏的栖息地占总的栖息地的比率。不同历史时期(如农耕时代、农业革命和工业时代)人类活动对栖息地的破坏和影响的激烈程度是不同的,就是在同一时期(如近代社会)不同国家、不同地区的人类活动对栖息地的破坏和影响(时间)累积效果也将是不同的。这决定了人类活动所引起的栖息地的毁坏过程也是多尺度的,既存在千年、万年尺度在农耕时期对栖息地的影响,也存在在工业时期对栖息地百年尺度的影响^[12]。因此, D 既可以是一常数,也可以是时间函数^[13]。

由于该模式中栖息地的毁坏假设的是对空白斑块的毁坏,而不是对整个栖息地均匀或随机的破坏,因此,该模式要求各个物种在初始状态下对栖息地的占有率之和 $\sum p_i$ 不超过 $1 - D$ ^[6]。即该模式不适合于 $\sum p_i > 1 - D$ 的情况,然而在对自然栖息地进行破坏时,并不一定是仅对空白斑块的毁坏,同时,在不同时间尺度人类活动对栖息地的持续毁坏下,必然存在着栖息地破坏率 $D > 1 - \sum p_i$ 的可能,因此,在这种情况下,要准确地预测出物种多样性对栖息地毁坏的响应,空间显含模型是一个很好的尝试,而元胞自动机则是其中应用较为广泛和成熟的一种。元胞自动机是一个定义在具有离散、有限状态的元胞组成的元胞空间上,并按照一定局部规则,在离散的时间维上演化的动力学系统^[8]。它很容易直接描写单元间的相互作用,不用求解复杂的微分方程^[9],只要确定简单得多的单元演化规则即可,便于并行计算和动态显示。它是现代系统科学、非线性科学与人工生命、遗传算法相互交叉、渗透产生的,其固有的强大的并行计算能力以及时空动态特征,使得它在模拟空间复杂系统的时间动态演变方面具有自然性、合理性和可行性^[14]。因此,元胞自动机为集合种群的时空动态提供了一个现实、有效和可信的模型。然而国内利用元胞自动机进行生态空间模拟的尚未多见,因此,本文尝试利用元胞自动机对不同时间尺度人类活动所引起的栖息地毁坏进行空间模拟,以期能为物种多样性的保护提供一定的参考。

1 模型

首先,在构建元胞自动机模型之前,先来描写不同历史时期或不同时代的人类持续对栖息地的破坏。引进标度函数 $f(t/T)$, 其中 t 为栖息地毁坏持续时间, T 为时间尺度,可以取 10000、1000a 和 100a 等,表示不同时间尺度或不同的历史时期。标度函数 $f(t/T)$ 可以是线性、非线性或指数等形式,描写人类以某种形式(线

性、非线性或指数等)持续地破坏栖息地。为了研究方便,本文取标度函数 $f(t/T)$ 为线性函数,即:

$$H(t) = D_0 f(t/T) = D_0 t/T, t \leq T \quad (2)$$

式中, D_0 表示的是栖息地毁坏率,即 $t=T$ 时栖息地的累积毁坏率。

其次,定义一个连续时间的马尔可夫过程,构建一个具有周期性边界的 100×100 的元胞空间,每个元胞都有 $n+2$ 个状态(n 为物种个数)。假定状态为0的元胞为被永久破坏的斑块,不能被任何物种占有;状态为1的元胞,为被物种1占有的斑块,状态为2的元胞则为物种2所占有的斑块,依次论推,状态为 $n+1$,表示空白。根据各个物种对栖息地的原始占有率 p_i^0 对元胞空间进行初始化。元胞状态根据以下规则进行同步更新:

(1)如果元胞状态为 $1, 2, \dots, n$,那么这些元胞将以 c_i (物种 i 的迁移繁殖率)的速率产生后代,并向最近八个领域元胞扩散。其中,强物种种群的后代可以入侵比自己弱的物种种群所居住的元胞和空白的元胞;而弱物种种群只能入侵比自己更弱的物种种群所居住的元胞和空白的元胞,否则,侵占失败,后代死亡,如:物种1的后代可以入侵到物种 $2, 3, \dots, n$ 所居住的元胞,并替代该弱物种,而最弱物种 n 则只可以侵占空白元胞。

(2)如果一个元胞状态为 $1, 2, \dots, n$,那么将以 m_i (物种 i 的死亡率)的概率死亡,即该元胞状态转为 $n+1$,成为空白斑块。

(3)以往的研究^[8,9]中认为栖息地毁坏是固定的,因而在每一时间步长,不会有新的毁坏元胞的产生。但是,在不同时间尺度栖息地毁坏下,栖息地毁坏是动态的,每一时间步长,都会有 $1/T$ 比例的元胞随机地被永久毁坏,即这些元胞的状态转为0。

如果元胞自动机的规则,初始状态等与Tilman模式的所有假设基本一致的话,即使模拟的仅是转移概率而不是数学等式,但是其作用与等式(1)的相同。因此,为了与Tilman的空间隐含模式进行对比研究,本文仍采用Tilman的假设,即假定竞争力最强物种具有最大的物种多度,栖息地未受破坏时平衡态上的各物种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:

$$m_i = m; p_i^0|_{D=0} = q(1-q)^{i-1}, c_i = m/(1-q)^{2i-1} \quad (3)$$

式中, q 为 N -种群系统(或集合种群)里最强物种对栖息地的占有率,不同的 q 代表了不同结构的集合种群。这样,本文中的元胞自动机实际上是Tilman模型在多时间尺度上的空间近似。

在本文中,假定一个 100×100 具有周期性边界的元胞空间。同时栖息地中只存在6个物种种群(可多可少,并不影响本研究。如果种群数太多,图线太杂,不易观察研究),即 $n=6$ 那么每个元胞都有8个状态的可能。为了与Tilman等人的工作进行对比,取 $m=0.02$ 并分别取 $q=0.03$ (代表热带雨林)和 $q=0.2$ (代表温带森林)^[15]进行研究。同时,计算出每个模拟步骤中各个物种所占元胞数目在总的元胞数目中的比例(物种多度),从而给出各个物种在栖息地毁坏影响下的种群动态曲线。并以此来研究物种多样性对不同时间尺度人类活动所引起的栖息地毁坏的响应特征。所有的模拟都是在Matlab软件中通过编程来实现的。

在初始状态(即 $D=0$),假设各个物种以各自的初始多度随机地分布在整个栖息地中(如图1)。其中图1a为热带雨林群落,而图1b为温带森林群落。

2 模拟结果

2.1 物种灭绝对万年尺度栖息地毁坏的响应

为了研究万年时间尺度下,物种多样性对栖息地毁坏的响应特征,取 $T=10000$ 即假设在10000a内,栖息地将被人类线性地全部毁坏。图2给出了物种灭绝对万年时间尺度栖息地毁坏的响应,其中 $q=0.03$ (a)和 $q=0.2$ (b)。

从图2a可见,当 $q=0.03$ (代表了热带雨林),即最强物种对栖息地的占有率较小,各个物种的多度差异较小时,随着时间的推移,毁坏的栖息地 D 越来越大,各个物种在栖息地中所占的比例快速的下降,同时伴有小幅的振荡,在700a左右,最强物种1首先灭绝,紧接着灭绝的是物种2,3,5,而物种4和6灭绝的时间较长,分别在1400a和2100a左右。

从图2b可见,当 $q=0.2$ 时,种群动态变化曲线与 $q=0.03$ 的显著不一样,物种不是持续地衰退,而发生

了准周期的波动,既存在着衰退,也存在着恢复,最终走向灭绝。物种灭绝的顺序也是从强到弱,并且各个物种灭绝的时间差距很大,最强物种 1 灭绝的时间是 1600a,而最弱物种 6 灭绝的时间大概是 9500a。

从图 2 可见,在万年时间尺度上,物种都是由强到弱依次灭绝,这与 Timan 等^[5,6]的研究结果一致,即强物种由于其迁移能力弱,易于受栖息地毁坏影响而率先灭绝。同时, q 越小,整个群落物种灭绝的时间越短,各个物种灭绝时间的间隔越小; q 越大,整个群落灭绝的时间越长,各个物种的灭绝时间间隔也越大。因为 q 越小,根据 (3) 式,整个群落的扩散能力较差,同时没有明显的优势物种,多度较小,更易于灭绝,种群续存的时间较短。 q 越大,由于整个群落迁移扩散能力较强,因此能较好地抵御栖息地毁坏带来的冲击,能够有短暂的恢复,从而做减幅准周期振荡,种群能较长时间地续存下来。

2 物种灭绝对千年尺度栖息地毁坏的响应

图 3 给出了物种灭绝对千年时间尺度栖息地毁坏的响应过程,即取 $T = 1000, D = t/T$,在 $t = 1000a$ 时间内,栖息地将被人类线性地全部毁坏。

图 3a 可见,在 $q = 0.03$ 时,所有物种都持续下降,波动的幅度非常的小,在整个栖息地持续毁坏的过程中,各个物种之间的优势度更替的非常频繁,难以确定出各个物种之间的优势度。约在 600 多年左右,物种 2, 1, 3, 6, 5 和 4 依次灭绝,灭绝的时间差异很小,并且物种灭绝并没有明显的强弱顺序。而从图 3b 可见,在 $q = 0.2$ 时,除了物种 1 持续地衰退,对栖息地占有率不断下降,直至灭绝外,其它物种都经历了小幅的恢复,而后才缓慢灭绝。物种灭绝的顺序则是由强到弱依次灭绝,最强的物种 1 在 600a 左右灭绝,物种 2 大约在 800a 灭绝,而其它物种在栖息地完全毁坏时集体灭绝,这与多时间尺度非自治动力模式(空间隐含模式)模拟的结果基本一致^[15]。

从图 3 可见,在千年时间尺度上, q 越小的集合种群其灭绝的时间越短;另外,物种灭绝的序并非都是从强到弱依次灭绝,而受到集合种群的结构所影响。对于 q 较小,迁移能力弱的集合种群,物种灭绝并没有一定的序,出现了弱物种先灭绝,而最强物种最后灭绝的现象。这是因为 q 越小,整个集合种群的迁移能力小,同时各个物种之间的迁移能力的差异也非常的小,以及各个物种多度的差异也小,从而可能出现弱物种先灭绝,强物种后灭绝。

2.3 物种灭绝对百年尺度栖息地毁坏的响应

图 4 给出了物种灭绝对百年时间尺度栖息地毁坏的响应过程,即 $T = 100$ 。从图 4a 可见,在 $q = 0.03$ 时,在百年尺度人类活动对栖息地的持续破坏下,各个物种的多度持续地下降,并且没有得到恢复。随着时间的推移,出现了物种优势度的交错更替,同时,各个物种对栖息地占有比例的差异越来越小,在栖息地完全毁坏时集体灭绝。而从图 4b 可见,随着人类活动对栖息地毁坏程度的加深,各个物种持续地衰退,并且很少有波动。在衰退的过程中,几乎不出现物种优势度的更替,在栖息地完全毁坏时,所有的物种集体灭绝。因此,在百年时间尺度上,由于栖息地毁坏的速度太快,而物种对栖息地毁坏的响应具有一定的滞后性,使得各个物种来不及响应,在栖息地完全毁坏时集体灭绝,但是有所区别的是,在 q 较小下,物种的优势度关系出现了交错更替,而 q 较大情况下,物种优势度几乎保持不变,这是因为在 q 较大情况下,各个物种多度的差异很大,同时因为响应的的时间很短,因此各个物种间的优势度来不及变化。

3 讨论

一般认为,温带群落比热带群落抵抗破碎化的能力要强^[16],这是因为温带群落中物种的密度大,分布范围广,扩散能力强这些属性使温带物种能适应于较小栖息地下生存和维持物种的种群格局,而本文的模拟结果也证实了这一现象,即 q 较小时(如热带群落),由于整个群落的迁移能力较差,物种灭绝的时间要短于 q 较大(温带群落)的集合种群。并且,在 q 较小的集合种群中,各个物种灭绝时间的差异较小,而在 q 较大的集合种群中,各个物种灭绝时间差异则较大。因此,在同一时间尺度上,物种多样性对栖息地毁坏的响应特征受 q 即集合种群结构的影响非常明显。

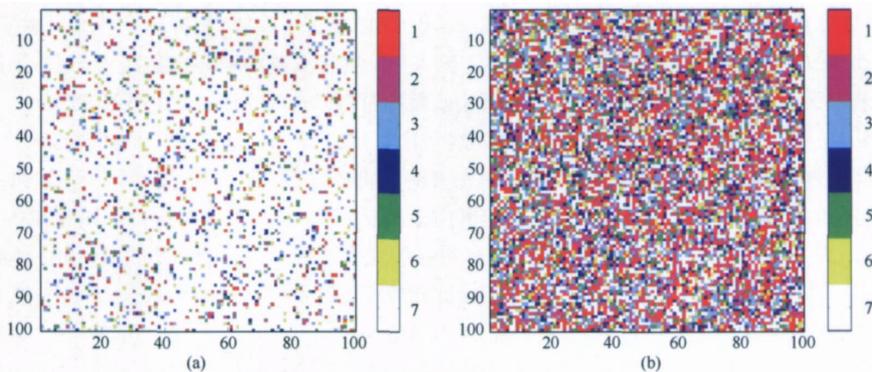


图1 未受毁坏(D=0)的热带雨林(a)和温带森林(b)群落中物种多样性的分布

Fig.1 Population patterns in pristine habitat when $q=0.03$ (a), $q=0.2$ (b)

红、品红、青、蓝、绿、黄分别表示物种1、2、3、4、5和6，而白色表示空白

Where red, magenta, cyan, blue, green, yellow represent species 1, 2, 3, 4, 5, 6, and white represents vacant sites

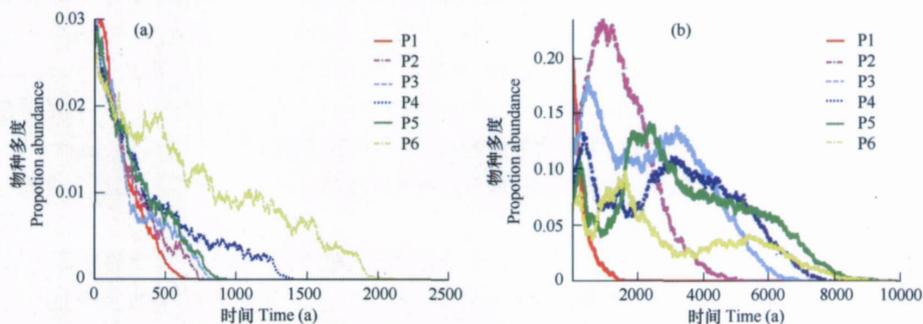


图2 物种灭绝绝对对万年尺度栖息地毁坏的响应 $q=0.03$ (a), $q=0.2$ (b)

Fig.2 Response of species extinction to habitat destruction at ten-thousand-year time scale with $q=0.03$ (a) and $q=0.2$ (b)

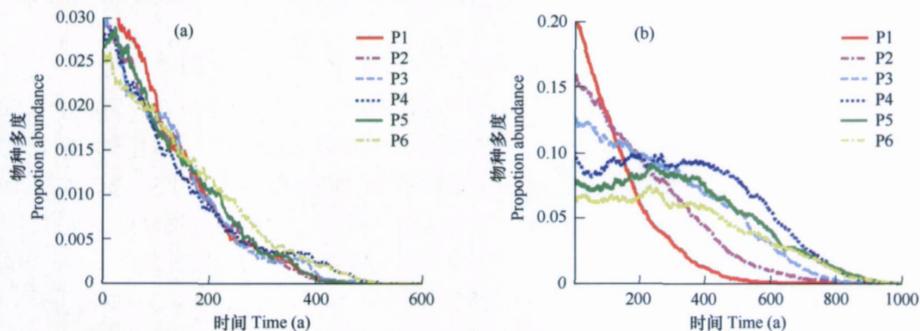


图3 物种灭绝绝对对千年尺度栖息地毁坏的响应 $q=0.03$ (a), $q=0.2$ (b)

Fig.3 Response of species extinction to habitat destruction at millenary time scale with $q=0.03$ (a) and $q=0.2$ (b)

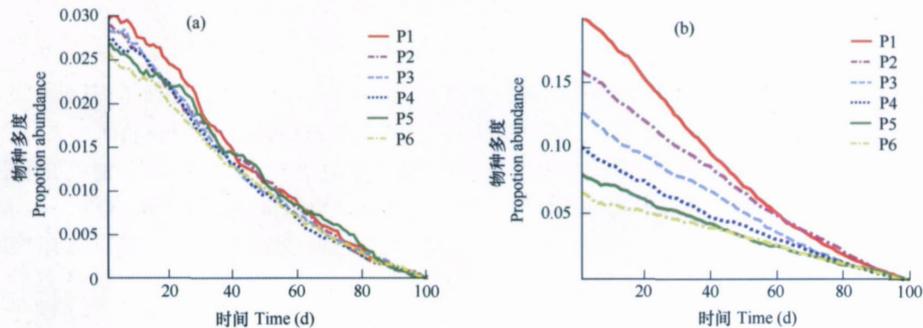


图4 物种灭绝绝对对百年尺度栖息地毁坏的响应 $q=0.03$ (a), $q=0.03$ (b)

Fig.4 Response of species extinction to habitat destruction at century time scale with $q=0.03$ (a) and $q=0.03$ (b)

Tilman等^[5,6]基于竞争-迁移平衡理论,在研究物种灭绝对栖息地毁坏(固定的 D 值)的影响时认为,竞争力强的物种由于其迁移能力比弱物种的差,对栖息地毁坏的响应要比弱物种的敏感,从而先于弱物种灭绝。并且通过修改不同的参数,利用空间隐含和显含模式进一步认为,强物种这种率先、具有时间滞后性的确定性的灭绝是十分稳定的。然而通过对不同尺度的栖息地毁坏进行空间模拟发现:只有在万年时间尺度上,物种是由强到弱的灭绝;而在千年时间尺度上,物种灭绝的顺序还受 q 值即集合种群的结构影响,在 q 较大的条件下,物种灭绝的顺序是由强到弱,但在 q 较小的情况下,却出现了弱物种先灭绝而强物种后灭绝的情况。而在百年时间尺度上,物种灭绝的顺序与Tilman结论显然不同,由于栖息地毁坏过于剧烈和迅速,使得物种还来不及做出响应,已经集体灭绝。因此,物种的灭绝不仅受迁移能力的影响,还受栖息地毁坏速率的影响。强物种这种率先、确定性的灭绝并非十分稳定的,只有在栖息地毁坏的速率非常慢的情况下才成立。Fahrig和Keymer等人的研究^[17,18]表明,在研究生境毁坏的后果时,发现随着人类对景观破坏速度的加快,景观动态,尤其是景观变化的速度对物种灭绝的影响非常的重要。而本文的研究也进一步的证实了生境破坏(景观变化)的速度对物种灭绝的影响。通过研究不同时间尺度栖息地毁坏对物种多样性的影响,可以根据生物保护的目,有选择的采取不同速率(即不同时间尺度)来开发某一栖息地。比如为了保护珍稀动物,则应该采取缓慢的开发速度。

元胞自动机模型具有强大的空间运算能力,可以有效地模拟复杂的动态系统,与空间隐含模式(如Tilman的多物种竞争共存模式)相比,能更加真实地描写物种之间的竞争和种群邻域性行为,以及栖息地毁坏所带来的破碎化和边缘效应对物种扩散、迁移和繁殖的影响^[19],即描述景观结构对复合种群动态和长期续存的影响。但是元胞自动机的缺点在于很难对其动态行为进行数学分析,而只能通过模拟的方法加以描述。大量元胞自动机的试验研究虽然支持空间原理,但其空间原理和预测往往不能在试验中得以明确的空间显含的验证。其理论研究和试验操作之间存在很大的差异。虽然目前有关元胞自动机的集合种群理论研究已经到达一个很高的层次,种群在高度破碎景观中续存的许多基础性生态学问题已经被解决,但关于集合种群实例的经典研究却屈指可数^[20]。元胞自动机模型在预测绝对灭绝风险时,总会存在大量的不确定性,存在这种不确定性的一个重要原因是环境结构的不断变化。因此,人们可以现实地期望诸如元胞自动机这类集合种群模型最有用的贡献在于对不同景观结构及不同管理方案进行比较^[21]。

尽管国外已有大量研究利用元胞自动机模拟了物种多样性对栖息地毁坏的影响,但是他们仅仅模拟的是在栖息地毁坏率一定情况下的,因而在模拟过程中,栖息地毁坏的格局也是固定不变的。而本文则把栖息地毁坏当作一个动态的过程,具有不同时间尺度,从而栖息地毁坏的格局具有时空异质性的特点。但是,由于篇幅所限,本文仅仅研究的是随机毁坏栖息地,由于人类开发栖息地的方式不同,栖息地毁坏的空间格局也是不一样的,而被毁坏的栖息地的空间分布对物种多样性变化的影响是非常重要的,这有待于深入研究。

References

- [1] Gilpin M E, Diamond J M. Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity. *Nature*, 1980, 285: 567-568.
- [2] Hanski I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 131-135.
- [3] Dytham C. Habitat destruction and competitive coexistence: a cellular model. *J Anim. Ecol*, 1994, 63: 490-491.
- [4] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *J Bull. Ent. Soc. Am.*, 1969, 15: 237-240.
- [5] Tilman D, May R M, Lehman C L, Nowak M A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, 371: 65-66.
- [6] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *Am. Nat.*, 1997, 149: 407-435.
- [7] Lin Z S. The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 480-485.
- [8] Bascompte J, Sole R V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *J Anim. Ecol.*, 1998, 65: 465-473.
- [9] Neuhauser C. Habitat destruction and competitive coexistence in spatially explicit models with local interactions. *J Theor. Biol.*, 1998, 193: 445-463.
- [10] Andrén H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*

1994, 71, 355—366

- [11] Press W H, Teukolsky S A, Vetterling W T, Flannery B P. Numerical recipes in C. Cambridge UK: Cambridge University Press, 1992.
- [12] Ni W Y, Lu J J, Khan A A. Spatial system approach to sustainable development: a conceptual framework. *Environ. Manage.*, 1993, 17(2): 179—186.
- [13] Liu H Y, Lin Z S, Zhang M Y. Response of species diversity to human periodic activities and its forecast. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 116—122.
- [14] Zhou C H, Sun Z L, Xie Y C. Study on Geographical Cellular Automata. Beijing: Science Press, 1999.
- [15] Lin Z S, Liu H Y. How species diversity responds to different kinds of human-caused habitat destruction. *Ecol. Res.*, 2006, 21: 100—106.
- [16] Han X G. Biogeography: island theory and biodiversity conservation. In: Qian Y Q, Ma K P, eds. Theories and methods of biodiversity research. Beijing: Chinese Technology Press, 1994.
- [17] Fahrig L. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theor. Popul. Biol.*, 1992, 41: 300—314.
- [18] Kemmer J E, Marquet P A, Velasco-Hernández J X, *et al.* Extinction Thresholds and Metapopulation Persistence in Dynamic Landscapes. *Am. Nat.*, 2000, 156(5): 478—494.
- [19] Metapopulation dynamic models: A novel approach to fragmented landscape dynamics. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1877—1890.
- [20] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, 396: 41—49.
- [21] Hui C, Li Z Z, Han X Z, Zhang F. Theoretical framework of metapopulation and progress in application. *Acta Bot. Boreo-Occident. Sin.*, 2004, 24(3): 551—557.

参考文献:

- [7] 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.
- [13] 刘会玉, 林振山, 张明阳. 人类周期性活动对物种多样性的影响及其预测. *生态学报*, 2005, 25(7): 116~122.
- [14] 周成虎, 孙战利, 谢一春. 地理元胞自动机研究. 北京: 科学出版社, 1999.
- [16] 韩兴国. 岛屿生物地理学理论与生物多样性保护. 见: 钱迎倩, 马克平. 生物多样性研究的理论与方法. 北京: 中国科技出版社, 1994.
- [19] 张育新, 马克明, 牛树奎. 异质种群动态模型: 破碎化景观动态模拟的新途径. *生态学报*, 2003, 23(9): 1877~1890.
- [21] 惠苍, 李自珍, 韩晓卓, 张锋. 集合种群的理论框架与应用研究进展. *西北植物学报*, 2004, 24(3): 551~557.