

不同生境毁坏速度下的物种灭绝机制

刘会玉^{1,2}, 林振山^{1,2}, 温 腾^{1,2}, 梁仁君^{1,2}

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210097 2. 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京 210097)

摘要 已有似 Levins 的多物种模型, 在研究生境毁坏的影响时, 一方面主要集中在对瞬间毁坏影响的研究, 另一方面主要研究生境毁坏对强物种影响的研究。在 Tilman 的多物种竞争共存模型的基础上, 同时考虑了生境毁坏直接效应和生境毁坏时间异质性, 提出了全新的普适的多物种竞争共存的非自治动力模式。通过模拟物种灭绝对不同速度的生境毁坏时间异质性的响应发现: (1) 物种灭绝既存在强物种由强到弱的灭绝, 也存在弱物种由弱到强的灭绝。同时, 弱物种灭绝机制进一步分为弱物种瞬间集体灭绝, 以及较长时间由弱到强的灭绝。(2) 生境毁坏速度越快, 物种灭绝的时间越短, 弱物种灭绝的越多, 因此, 生境毁坏速度越慢, 越有利于弱物种的长期续存。(3) 最强物种的多度越大, 强-强物种抵御生境毁坏的能力越强, 而弱-弱物种抵御生境毁坏的能力越弱, 集体灭绝的弱-弱物种就越多。最强物种的多度大的群落 (如温带森林), 主要发生的是弱-弱物种灭绝, 而最强物种多度小的群落 (如热带雨林) 同时发生强-强和弱-弱物种的灭绝。因此, 争对不同结构的集合种群, 不同的保护对象, 应采取不同的管理策略。

关键词 灭绝机制 生境毁坏 时间异质性 物种续存

文章编号 1000-0933 (2007)06-2410-09 **中图分类号** Q141 **文献标识码** A

The mechanism of species extinction under habitat destruction at different rates

LIU Hui-Yu^{1,2}, LIN Zhen-Shan^{1,2}, WEN Teng^{1,2}, LIANG Ren-Jun^{1,2}

1 Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210097, China

2 The College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (6) 2410 ~ 2418.

Abstract Habitat destruction is the primary cause of population, metapopulation and species extinction worldwide. The speeds of habitat destruction and species extinction reach the climax during the past 200 years because of rapid human population growth and advances in technology. The growing rates of this destructive process urge the development of a conceptual framework aiming at understanding the responses of ecosystems to habitat destruction. Many metapopulation models have simulated the consequences of habitat destruction on species diversity and gained many developments. However, those models focus on the effects of instantaneous destruction on species extinction and metapopulation dynamics and ignore the temporal heterogeneity of habitat destruction. So, we have developed a new universal non-autonomous dynamical model of multiple species competition-coexistence, and simulated the responses of species diversity to the temporal heterogeneity of habitat destruction at different rates. The results show that: (1) there is not only the extinction of superior competitors ranked from the best to the poorest, but also the extinction of inferior competitors from the poorest to the best. Moreover, extinction of inferior competitors can be further classified into two types: one is the short-time and mass

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (40371108)

收稿日期 2006-05-23 ; **修订日期** 2006-12-15

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: toozle@163.com

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

Received date 2006-05-23 ; **Accepted date** 2006-12-15

Biography LIU Hui-Yu, Ph. D., mainly engaged in metapopulation ecology. E-mail: toozle@163.com

extinction of inferior competitors, the other is the long-time extinction of inferior competitors from the poorest to the best. 2) The slower habitat destruction is, the more favorable it is to species persistence; 3) when q (abundance of the best competitor) is bigger, the most superior competitors are more vulnerable to extinction; when q is smaller, the most superior competitors and the most inferior competitors are both vulnerable to extinction.

Key Words extinction mechanism; habitat destruction; temporal heterogeneity; species persistence

目前,生物灭绝的速度几乎超过了史前的任何时期,地球正面临着 6500 万年以来最大的集群灭绝^[1,2]。而人类活动引起的生境毁坏是当前种群和物种灭绝的最主要原因之一^[3]。生境毁坏的日益增长使得生态系统对生境毁坏响应的研究愈显重要,并从理论和实践中得到快速的发展。尽管国内外利用集合种群模型大量模拟了生境毁坏对物种多样性的影响,并取得了很多成果,但该类研究,无论是空间隐含模式^[4~9]或者是空间显含模式^[10~14],主要开展的是生境毁坏率固定(即瞬间毁坏)对物种灭绝和集合种群动态的影响。在不同时间尺度人类活动的影响下,生境的减少本身也是时间的函数,随着时间的变化,生境毁坏的量是不一样的,即具有时间异质性^[5]。同时,大部分似 Levins^[6]的多物种竞争共存的模型^[4~9],在研究生境毁坏的影响时,多是研究生境毁坏对最强的 n 个物种(本文称为强-强物种)的影响,而忽略了对群落中最弱的 n 个物种(本文称为弱-弱物种)的影响。而实际上,弱-弱物种往往都是急需保护的濒危珍稀物种,忽略了对它们的研究,往往会给生物多样性带来不可挽回的损失。尽管已有研究关注濒危珍稀物种,然而该类研究主要集中在野外调查和观测中^[17~20],由于所研究的对象,区域不同,强弱物种灭绝易感性对生境毁坏的响应机制是不一样的,野外观测的结果往往具有片面性。因此,通过模型来全面研究强-强物种和弱-弱物种对生境毁坏的响应对保护物种尤其是濒危物种来说具有非常重要的意义。尽管 Lin 和 Liu^[11]已经初步研究了物种多样性对生境持续毁坏和瞬间毁坏的响应特征,但他们仅仅研究了强-强物种对两种不同性质生境毁坏的响应。而本文将在此基础上,全面深入地研究不同速度生境毁坏下的物种灭绝机制。

1 多物种竞争共存的非自治动力模型

不同历史时期(如农耕时代、农业革命和工业时代)人类活动对生境的毁坏速度是不一样的,就是同一时期(如近代社会)不同国家、不同地区的人类活动对生境毁坏的速度也是不同的。在此,引进时间函数 $f(t)$ 。其中, b 为生境毁坏速度,取值范围为 $0 \sim 1$, t 为模拟时间。 $f(t)$ 可以是线性或非线性形式,描写人类以某种形式(线性或非线性)持续地毁坏生境。可以用以下函数来描写不同速度的生境毁坏:

$$\begin{aligned} H(t) &= D_0 f(t), t < t_1 \leq T \\ H(t) &= D_0 f(t_1), t_1 < t \leq T \end{aligned} \tag{1}$$

式中, D_0 表示人类活动对生境的毁坏程度, t_1 为生境毁坏持续时间, $T=1/b$, 为时间尺度,表示当生境以 b 的速度完全毁坏 D_0 所需要的时间。

本文仅研究人类以不同速度线性地毁坏生境时物种的灭绝机制。即取标度函数 $f(t)$ 为线性函数:

$$H(t) = \begin{cases} D_0 \times b \times t, & t < t_1 \leq T \\ D_0 \times b \times t_1, & t_1 \leq t \leq T \end{cases} \tag{2}$$

对于瞬间的激烈的人类活动(如大规模的城镇建设),生境毁坏速率

$$b = \begin{cases} 1, & t = t_1 \\ 0, & t \neq t_1 \end{cases} \tag{3}$$

目前被广泛用于模拟研究生境毁坏对集合种群动态影响的模型为 Tilman 等人^[4,6]所提出的多物种竞争共存模型:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - D - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_i p_j \tag{4}$$

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 的生境占有率 (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。模式 (4) 中的参数 D 表示被人类毁坏的生境占总生境的比率。因此, 从式 (4) 的右边可见, 生境毁坏对物种多度的影响主要表现在降低了有效迁移繁殖能力的间接效应。然而该模式却忽略了生境毁坏带来的物种多度减小的直接效应。而实际上, 在不同速度生境毁坏的作用下, 物种多度大小的变化不只是为了自身的种群统计学特征 (迁移和灭绝) 和种间竞争所决定, 还包括生境毁坏的间接效应和直接效应。同时结合不同速度生境毁坏时间异质性, 即 $H(t)$, 模式 (4) 可以更改为:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - H(t) - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_i p_j - [H(-1) - H(t)] / [1 - H(-1)] p_i \tag{5}$$

式中, $[H(-1) - H(t)] / [1 - H(-1)] p_i$ 表示的是由于生境毁坏所导致的物种多度的直接损失。将 (5) 式代入 (4) 式中, 并且 b 取不同的值时, 可以模拟不同速度的生境毁坏对物种多度的影响, 从而为研究生境毁坏对集合种群动态影响提供了一个普适的非自治动力模式。

在进行数值模拟试验时, 本文还采用 Tilman^[5,6] 的假设, 即假定生境未受破坏时平衡态上的各种群占有生境的比率 p_i^0 和迁移率 c_i 均为几何级数分布:

$$m_i = m \cdot p_i^0|_{D=0} = q \cdot (-q)^{i-1}, c_i = m / (-q)^{2i-1} \tag{6}$$

式中, q 为 N -种群系统 (或集合种群) 里最强物种对生境的占有率, 不同的 q 代表了不同结构的集合种群。同时, 假设了初始状态下, 竞争能力强的物种具有较大的多度, 而比较弱的迁移繁殖能力, 在本文中, 假定 $m_i = m = 0.02/a_0$ 。

假设当物种多度小于 10^{-8} 时即认为该物种灭绝, 因为即使物种多度很小且不等零, 但只要考虑到统计随机性、遗传随机性、环境随机性等因素的影响, 就可以认为该物种灭绝。根据式 (6), 可以计算出生境未受任何毁坏时, 可以存活的最多物种数目:

$$n = \log(p_n^0/q) / \log(-q) + 1 \tag{7}$$

式中, p_n^0 即为生境中存在的最弱的物种多度, 也是本文中假设的物种灭绝阈值。

2 模拟结果

2.1 瞬间毁坏

Tilman 等人^[5,6] 指出, 在生境瞬间毁坏下, 如果 $q > D$ 的话, 将不会有物种灭绝。然而 Tilman 等人仅仅研究了最强的 n 个物种 (即强-强物种) 得出的结果。而该结论是否适合最弱的 n 个物种 (即弱-弱物种) 及其灭绝顺序都有待于研究。

图 1 分别模拟了 $q = 0.32 > D$ (a) 和 $q = 0.2 < D$ (b) 时, 弱-弱物种对生境瞬间毁坏的响应。

从图 1a 可见, 在 $D = 0.3 < q = 0.32$ 时, 最劣势种群 P27 ~ P30 灭绝, 同时弱物种的灭绝进一步分为两种: 一种是最弱的物种瞬间灭绝, 如 P29 ~ P30, 灭绝的驰豫时间非常短 (0a), 几乎是与生境毁坏是同时的, 这要比 $D > q$ 的强物种灭绝机制快 2 到 4 个量级; 同时根据式 (7), 在 $q = 0.32$ 时, 原始的生境可以承载 45 个物种, 因此, 可以论推, 比物种 30 更弱的种群 (P30 ~ P45) 都在生境毁坏的瞬间集体灭绝。这种灭绝被叫做弱物种种群的瞬间集体灭绝。另外一种就是弱物种较长时间的灭绝, 如 P27 ~ P28, 在生境瞬间毁坏的几百到几千年后灭绝, 这种灭绝主要来自种间的竞争导致物种多度的振幅过大而灭绝。从图 1b 可见, 在 $q < D$ 时, 同样也出现了弱物种 P50, P49, P48, P47, P46, P45, P44 由弱到强依次灭绝。P50, P49 和 P48 灭绝几乎与生境的瞬间毁坏同时发生, 并且根据式 (7) 计算得出原始生境中可以存在 76 个物种, 那些比 P50 更弱的 26 个物种也将会在生境毁坏的瞬间集体灭绝。而 P47, P46, P45, P44 则在生境毁坏后的几百年内灭绝的。因此, 在 $q < D$ 的情况下, 不仅存在强-强物种由强到弱的灭绝, 同时还存在弱-弱物种的灭绝, 并且可以分为瞬间集体灭绝和较长时间的由弱到强的灭绝。

一般认为温带群落 (q 较大) 比热带群落 (q 较小) 抵抗片断化的能力要强。同时根据林振山等人^[12] 的研究可以发现, 随着 q 的增加, 即整个群落迁移繁殖能力的增强, 使得群落中的强-强物种抵御生境毁坏的能力

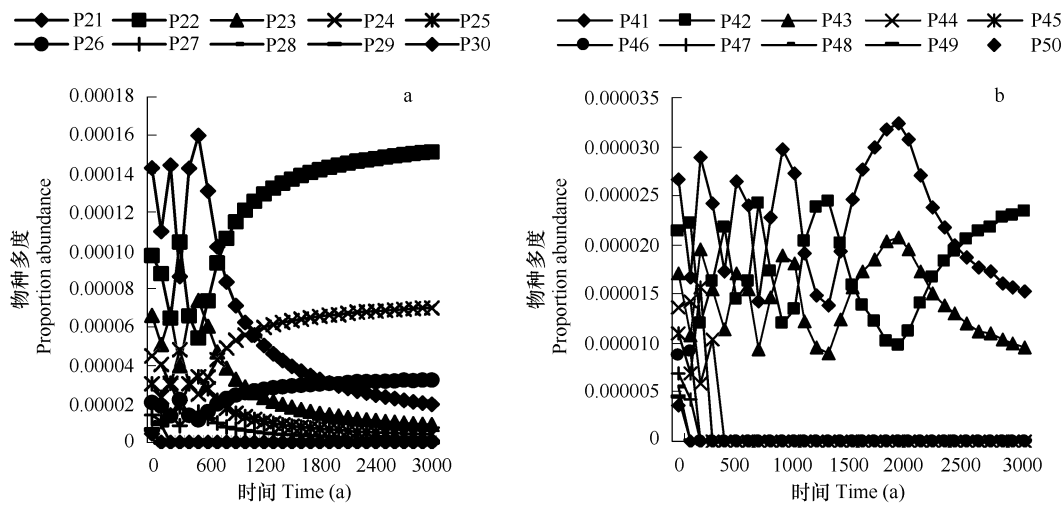


图 1 弱-弱物种对生境瞬间毁坏的响应

Fig. 1 Responses of inferior-inferior to instantaneous destruction
a) $q = 0.32$; b) $q = 0.2$

增加,强物种灭绝的时间延迟,当 $q > D$ 时,甚至能避于灭绝。但从图 2a 可见, $q = 0.32$ 时,比物种 28 更弱的物种将会集体灭绝,而从图 2b 可见, $q = 0.2$ 时,将是比物种 47 更弱的物种集体灭绝。因此, q 的增加,即迁移繁殖能力的增强,反过来使得弱-弱物种种群的多度更小,抵御生境毁坏的能力更弱,从而使得更多的弱-弱物种集体灭绝。但是由于 q 较小的群落里,所能容纳的物种总数要大于 q 较大的群落,因此,最终, q 较小群落里集体灭绝的弱物种的数目仍要多于 q 较大的群落。同时也说明了,在 q 较大的群落里 (如温带群落),主要发生的是弱-弱物种的灭绝,而在 q 较小的群落 (如热带群落),则是弱-弱和强-强物种的灭绝。

2.2 生境持续完全毁坏

随着生产力的不断提高尤其是工业化和城市化的快速发展,人类往往是一定期限内 100% 地毁坏 (开发) 了生境。在研究瞬间毁坏对集合种群动态的影响时,强-强物种与弱-弱物种的响应特征不一样,因而,假设人类在 100、500a 和 2000a 内持续完全毁坏 (开发) 某一生境,并分别研究强-强物种和弱-弱物种对不同速度生境持续完全毁坏的响应。

图 2 和图 3 分别是 $q = 0.32$ 时,强-强物种与弱-弱物种的种群动态对不同速度生境持续完全毁坏的响应,而表 1 是生境瞬间毁坏和不同速度生境持续完全毁坏时物种灭绝时间。

表 1 瞬间毁坏和不同速度生境持续完全毁坏下弱物种灭绝时间

Table 1 Species extinction time under instantaneous destruction and continuous-complete destruction at different speeds				
项目 Item	P27	P28	P29	P30
瞬间毁坏 Instantaneous destruction ($\zeta = 0, D = 0.3$)	2059	188	15	7
$b = 0.01$	95	72	38	29
$b = 0.002$	465	448	187	73
$b = 0.0005$	1737	1727	715	641

从图 2 可见,生境毁坏速度过快,将使强-强物种在生境完全毁坏时集体灭绝 (如 $b = 0.01$),而当生境毁坏的速度减慢,使较弱的物种有较长的时间来适应生境毁坏,从而使得物种按照竞争能力的强弱顺序 (迁移繁殖能力的逆顺序) 依次灭绝,而部分尚未灭绝的弱物种则在生境完全毁坏时集体灭绝 (如 $b = 0.002$, $b = 0.0005$)。

从图 3 可见,弱-弱物种的灭绝顺序按照由弱到强的顺序依次灭绝。这是因为,弱-弱物种的多度很小,在生境毁坏过程中,多度的振荡较大,增加了随机灭绝的几率,当多度的降幅过大,物种则走向灭绝。在 $b =$

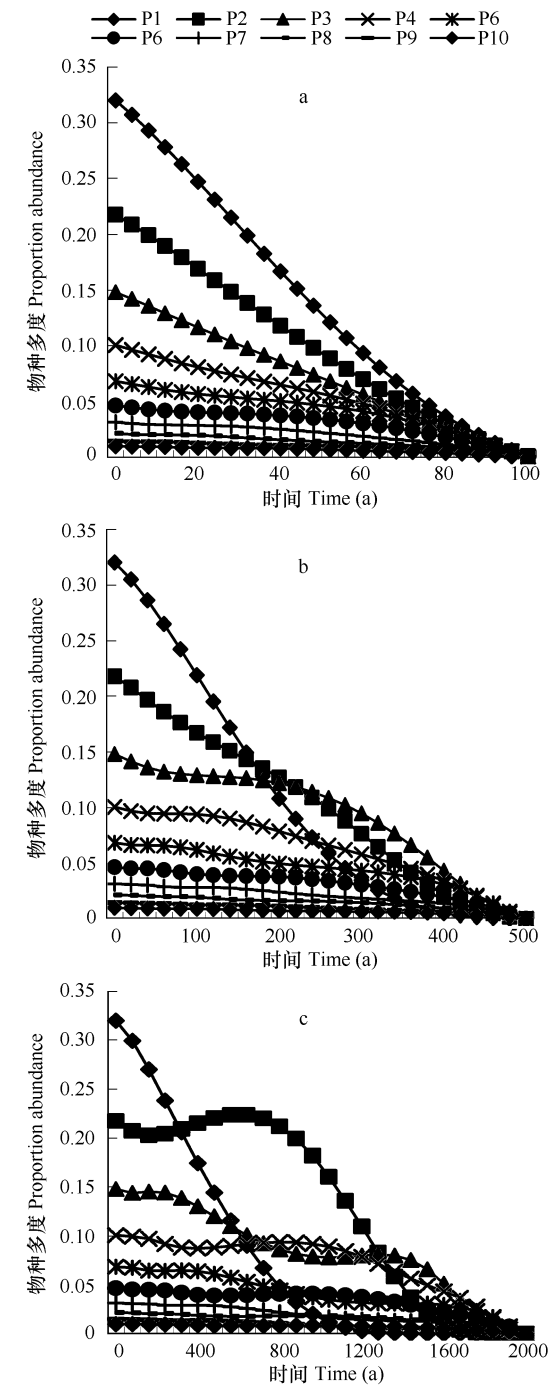


图2 强-强物种对生境持续完全毁坏的反应

Fig. 2 Responses of superior-superior to continuous and complete destruction

$q=0.32$, $b=0.01$, $b=0.0002$, $b=0.0005$

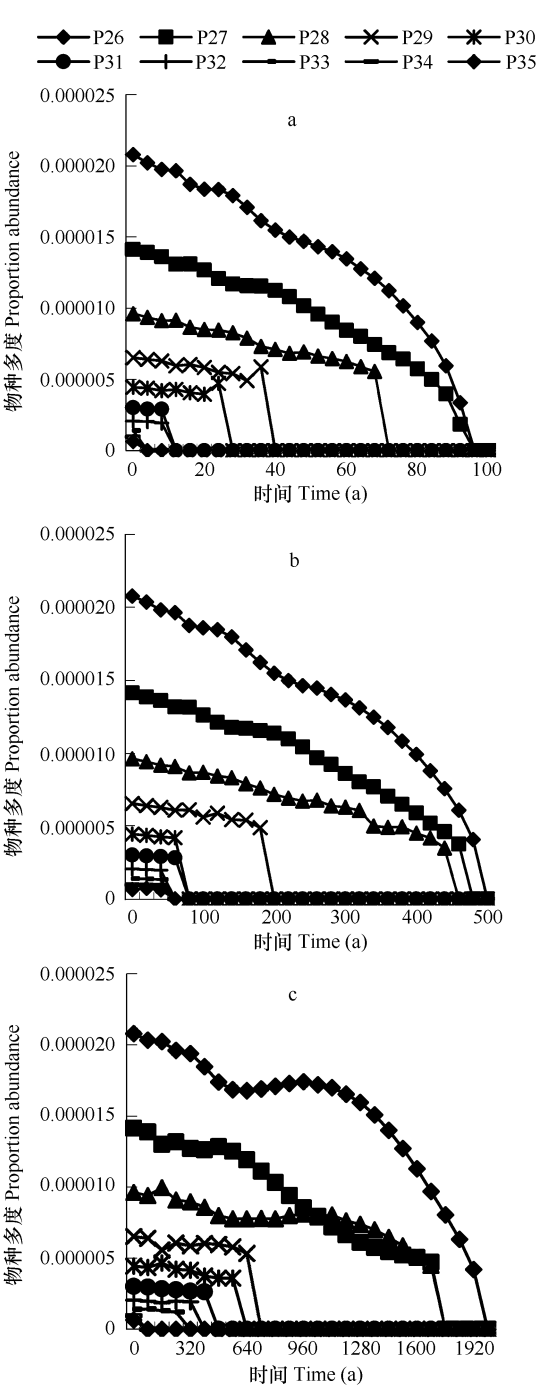


图3 弱-弱物种对不同速度生境持续完全毁坏的反应

Fig. 3 Responses of inferior-inferior to continuous and complete destruction

$q=0.32$, $b=0.01$, $b=0.0002$, $b=0.0005$

0.01 时,比 P33 更弱的物种将集体灭绝,在 $b=0.002$ 时,将是比 P35 更弱的物种集体灭绝。因而,生境毁坏速度越快,集体灭绝的弱物种越多。从表 1 可见,在生境持续完全毁坏下,生境毁坏速度越快,物种灭绝的时间越短。当 $b=0.002$ 和 $b=0.0005$ 时,物种 28,29 和 30 灭绝的时间要远长于瞬间毁坏下的,这说明了,尽管生境持续完全毁坏下,所有物种必将灭绝,但是弱物种灭绝的时间要长于瞬间毁坏下的,因此,生境持续完全

毁坏在一定程度上有利于较弱物种的续存,并且生境毁坏速度越慢越有利。

2.3 生境持续部分毁坏

在生境持续完全毁坏下,物种将不可避免地全部走向灭绝,因此,人类对某一区域的开发,往往是在持续到一定程度后停下。对于生境持续部分毁坏,物种多样性是如何响应的,不同速度生境毁坏作用下,哪种情况更有利于物种的续存,这都有待于深入的研究。

图 4 是 $q = 0.2 < D$, 强-强物种对不同速度生境持续部分毁坏的响应。从图 4 可见,同瞬间毁坏^[6,23]相似的是在 $q < D$ 时,最强的物种灭绝,而其它未灭绝的物种则发生了奇偶数强物种的分异,即奇数强物种在振荡中衰退,直至平衡,而偶数强物种在振荡中多度不断增加,最终走向平衡。同时,生境持续毁坏的速度越快,物种多度振荡的幅度就越大,从而增加了物种随机灭绝的几率。

图 5 是 $q = 0.2$ 时,弱-弱物种对生境持续完全毁坏的响应。从图 5 可见,在 $q < D$ 时,弱-弱物种对不同速度生境毁坏的响应特征基本一致,即弱物种由弱到强依次灭绝。生境毁坏速度越快,物种多度振荡的幅度越大,振荡越频繁,物种灭绝的时间越短。同时,在 $b = 0.01$ 时,比 P49 更弱的物种集体灭绝,而 $b = 0.0005$ 时,将会是比物种 50 更弱的物种集体灭绝。即生境毁坏速度越快,集体灭绝的物种越多。与瞬间毁坏(图 1b)相比,显著不同的是,在持续部分毁坏下,弱物种 P44 和 P45 并没有灭绝。因此,生境持续部分毁坏比瞬间毁坏更有利于弱物种的续存,并且生境毁坏速度越慢,越有利于弱物种的续存。

由以上分析可知,生境持续部分毁坏下物种灭绝的机制与瞬间毁坏的基本一致,即强-强物种由强到弱依次灭绝,而弱-弱物种灭绝可以分为瞬间集体灭绝和弱物种由弱到强灭绝。同时,生境持续毁坏的速度越快,物种多度振荡的幅度越大,越易增加弱物种随机灭绝的几率,因此,较缓慢的生境毁坏相对有利于物种尤其是弱物种的长期续存。

3 讨论

在考虑生境毁坏时间异质性时,集合种群动态的变化不只是由自身的种群统计学特征和种间竞争所决定,还包括生境毁坏直接带来的物种多度的减小。因此,本文修改了 Tilman 的多物种竞争共存模式,提出了一个全新的普适的多物种竞争共存的非自治动力模型,并模拟了物种多样性对不同速度生境毁坏时间异质性的响应。研究发现:

(1) 生境毁坏时,除了存在强-强物种由强到弱的灭绝机制外,还存在弱-弱物种由弱到强的灭绝机制。尽管谢正磊和林振山^[4]曾经指出生境恢复时,也存在弱物种灭绝,然而他们并没有揭示弱物种灭绝的序,更没有揭示出两种不同的弱物种灭绝机制,即:一种是弱物种由于物种多度过低,在生境毁坏后短时间的集体灭绝,还有一种就是弱物种在长期的演化中,由于种间竞争以及物种多度过小,在振荡中灭绝。

Robinson 和 Quinn^[7]在研究加利福尼亚的破碎化草地中的植物灭绝时发现,在他们所研究的 42 个物种中,有 21 个物种非常稀少,占有率不到 1%,而这些稀有物种对灭绝非常敏感。灭绝的 20 个物种有 18 个是稀有物种,并在破碎化后的 3a 内灭绝。根据式(1),当生境中存在 42 个物种时, q 的取值大约为 0.35。图 6 是根据他们的研究结果而分别模拟的强-强物种(1)和弱-弱物种(6)对加利福尼亚草地毁坏响应,其中 $q = 0.35, D = 0.5, m = 0.0833/\text{month}$ 。

从图 6 可见,在生境遭受毁坏后,强-强物种中最强的物种 1 大概在 200 月之后灭绝。而弱-弱物种中比 25 更弱的物种 25~42 在 26 个月(1a 多)时间内集体灭绝,而物种 24 灭绝的时间稍长,大概为 10a(20 个月)。模拟的结果为 20 个物种灭绝,其中有 19 个为弱物种。由此可见,模拟的结果与实际的试验观察结果基本一致,并揭示了物种灭绝对生境毁坏的响应机制既包括强物种灭绝,同时也包括了弱物种灭绝。

(2) Fahrig^[5]和 Keymer 等人^[5]在研究生境毁坏所带来的生态后果时发现,随着人类对生境破坏速度的加快,生境动态,尤其是生境变化的速度对物种灭绝的影响非常重要。而本文的研究也进一步的证实了生境破坏的速度对物种灭绝的影响,即生境毁坏速度越缓慢,越有利于弱物种的长期续存,这也与生境持续毁坏相对瞬间毁坏,有利于弱物种的长期续存^[1]这一结论基本一致。

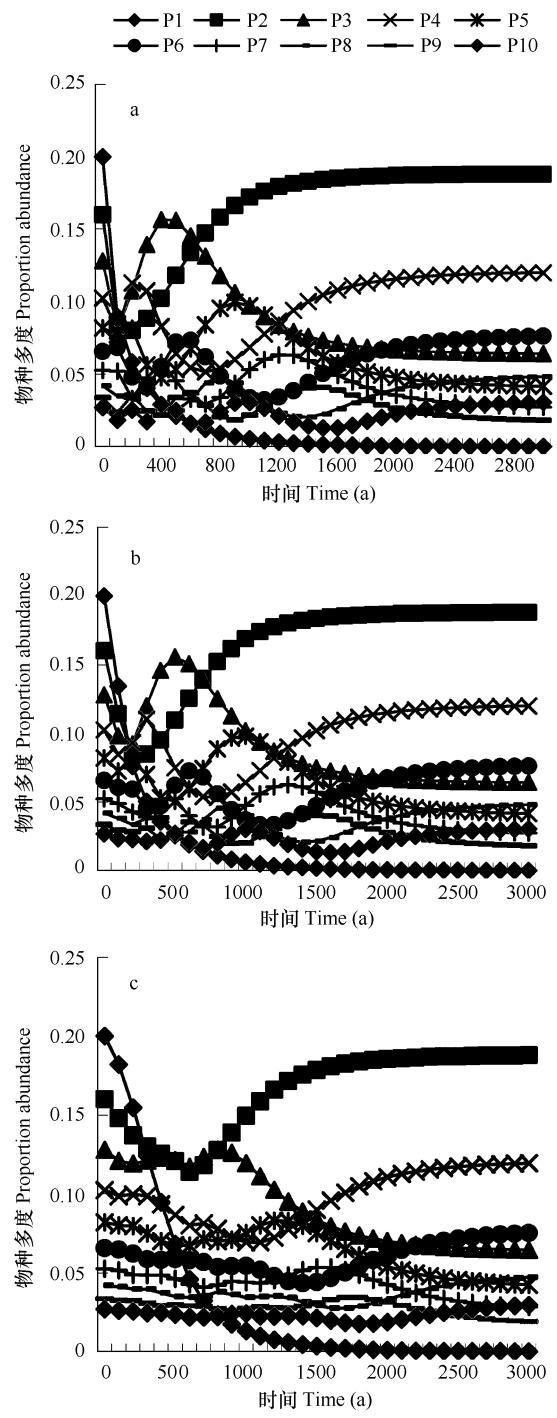


图4 强-强物种种群动态对生境持续部分毁坏响应
Fig. 4 Responses of superior-superior to continuous and part destruction
 $q=0.2, D=0.3$, (a) $b=0.01$, (b) $b=0.002$, (c) $b=0.0005$

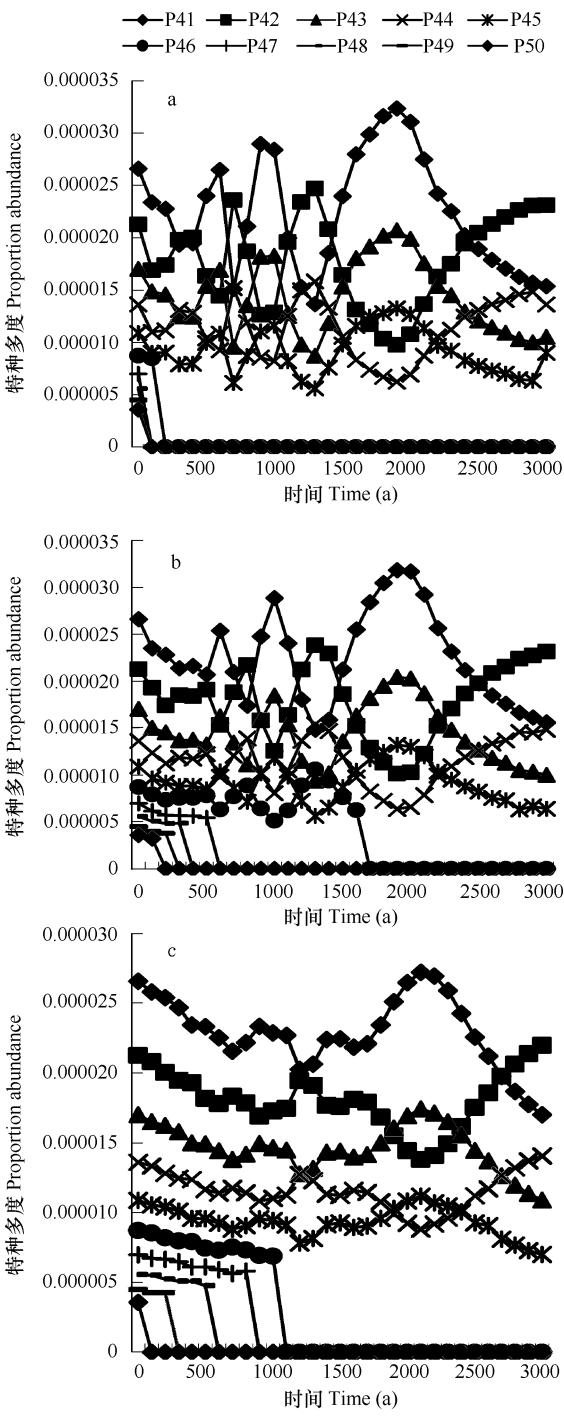


图5 弱-弱物种对生境持续完全毁坏响应
Fig. 5 Responses of inferior-inferior to continuous and part destruction
 $q=0.32, D=0.3$, (a) $b=0.01$, (b) $b=0.002$, (c) $b=0.0005$

§ 一般认为,温带群落比热带群落抵御生境毁坏的能力强,并且,林振山^[2]认为,最强物种的多度越小,灭绝债务就越大,更多的强物种将受到灭绝威胁,而本文的研究进一步证明,最强物种多度 q 越大,在强-强物种抵御生境毁坏能力增强的同时,弱-弱物种抵御生境毁坏的能力减弱,集体灭绝的弱物种的数目就越

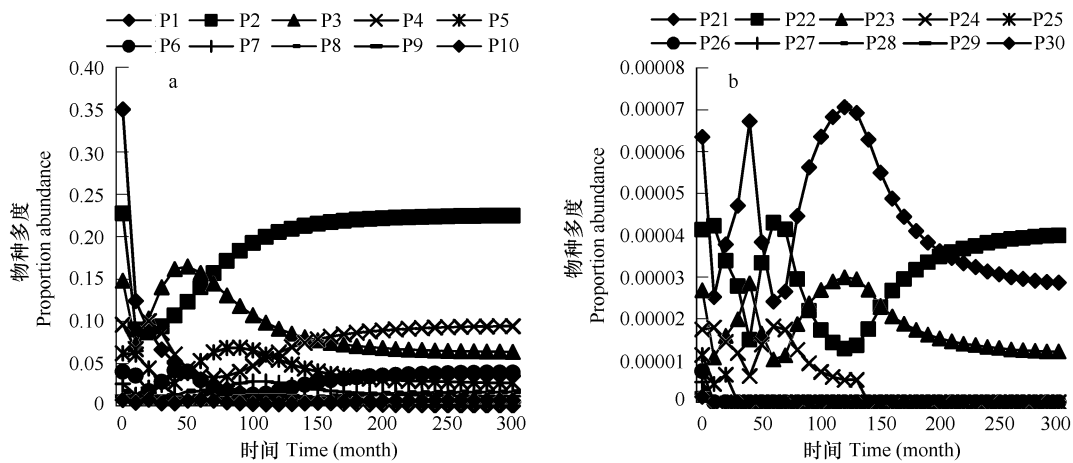


图 6 强-强物种 (a) 和弱-弱物种 (b) 对加利福尼亚草地毁坏响应
Fig. 6 Responses of superior-superior (a) and inferior-inferior (b) to grassland destruction in California
 $q = 0.35, D = 0.5, m = 0.0833/\text{month}$

多。与此同时说明了,在 q 较大的群落 (如温带森林) 里,主要发生弱-弱物种的灭绝,而在 q 较小的群落 (如热带雨林) 里,主要是强-强和弱-弱物种的灭绝。

总之,物种灭绝的先后顺序不仅受物种的统计学特征^[6],行为和生活史特征^[6],竞争-迁移能力^[6],景观特征^[1],食物网结构^[7],环境压力^[8]影响,还受集合种群结构和不同速度的生境毁坏时间异质性的影响。因此,在开发某一生境时,尤其是没有绝对优势种群的群落,为保护稀有物种,多应该采取持续,有计划的开发。

Ney-Nifle 和 Mangel^[9]的研究认为,物种的地理分布,生境毁坏的方式对物种灭绝非常重要,并且要预测生境毁坏的影响,了解物种的集群方式,地理分布范围,生境毁坏形式都非常重要。而本文仅考虑了生境毁坏的时间异质性,而没有考虑物种的空间分布以及生境毁坏的空间异质性,尤其是生境毁坏时空异质性对物种灭绝的影响,而这些可以通过将生境毁坏的时空异质性考虑到元胞自动机中进行模拟。

另外,尽管集合种群模型比较流行,但是它们被证明很难用野外数据来验证^[10]。由于采样的能力,灭绝和定居的标准^[1],记载整个种群的繁殖和灭绝的时间框架比较长^[2],需要对定居种群发生频繁灭绝的多个地点进行长期的监测^[3],因此,记载种群灭绝非常困难和复杂^[4],尽管长期和大尺度的试验将为生境毁坏对种群动态影响提供最为决定性的结果,然而这些试验的花费十分昂贵,而且需要的时间很长^[5],获取大尺度的生境毁坏对种群动态影响的可靠信息也非常的困难。同时,由于物种灭绝的机制既有内在和外在的原因,又有历史和现实的原因,物种灭绝的原因具有不确定性,因此,集合种群的理论研究和试验操作之间存在很大的差异,集合种群模型的验证也成为国际上争论的焦点。要缩小集合种群理论与实验数据之间的差距,最重要的一个方面在于建立一个理论框架,来比较多个假设下的预测结果,从而指导实验调查^[6]。

References :

[1] Myers N, Knoll A H. The biotic crisis and the future of evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. , 2001, 98 (0) :5389 — 5392.
[2] Balmford A, Green R E, Jenkins M. Measuring the changing state of nature. Trends. Ecol. Evol. , 2003, 18 (1) :326 — 330.
[3] Hanski I. Metapopulation dynamics. Nature, 1998, 396 :41 — 49.
[4] Nee S, May R M. Dynamics of metasppecies :habitat destruction and competitive coexistence. J. Anim. Ecol. ,1992, 61 37 — 40.
[5] Tilman D, May R M, Lehman C L, et al. 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] Neuhauser C. Habitat Destruction and Competitive Coexistence in Spatially Explicit Models with Local Interactions. J. Theor. Biol. , 1998, 193 :

445—463.

[8] Klausmeier C A. Extinction in multispecies and spatially explicit models of habitat destruction . *Am. Nat.* , 1998, 152 :303—310.

[9] Lin Z S. Simulating unintended effects restoration. *Ecol. Model.* , 2003, 164 :169—175.

[10] Dytham C. Competitive coexistence and empty patches in spatially explicit metapopulation models. *J. Anim. Ecol.* , 1995, 64 :145—146.

[11] Bascompte J, Sol R V. Effects of Habitat Destruction in a Prey-Predator Metapopulation. *J. Theor. Biol.* , 1998, 195 :383—393.

[12] Swihart R K, Feng Z L, Slade N A. Effects of Habitat Destruction and Resource Supplementation in a Predator-Prey Metapopulation Model. *J. Theor. Biol.* , 2001, 210 :287—303.

[13] Ovaskainen O, Sato K, Bascompte J, *et al.* Metapopulation models for extinction threshold in spatially correlated landscapes. *J. Theor. Biol.* , 2002, 215 :95—108.

[14] Sol R V, Alonso D, Salda a J. Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities. *Ecol. Comp.* , 2004, 1 :65—75.

[15] Fahrig L. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theor. Pop. Biol.* , 1992, 41 :300—314.

[16] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Ent. Soc. Amer.* , 1969, 15 :237—240.

[17] Robinson G R, Quinn J F. Extinction, turnover and species diversity in an experimentally fragmented Californian annual grassland. *Oecologia*, 1988, 76 :71—82.

[18] Brooks T M, Pimm S L, Oyugi J O. Time Lag between Deforestation and Bird Extinction In Tropical Forest Fragments. *Conserv. Biol.* , 1999, 13 :1140—1150.

[19] Davies K F, Margules C R, Lawrence J F. Which Traits Of Species Predict Population Declines In Experimental Forest Fragments ?*Ecology*, 2000, 81 :1450—1461

[20] Summerville K S, Crist T O. The effects of habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera) . *Ecology*, 2001, 82 :1360—1370.

[21] Lin Z S, Liu H Y. How species diversity responds to different kinds of human-caused habitat destruction. *Ecol. Res.* , 2006, 21 :100—106.

[22] Lin Z S. The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 :480—485.

[23] Lin Z S. The ecological order of persisting species during habitat destruction. *Ecol. Model.* , 2005, 184 :249—256.

[24] Xie Z L, Lin Z S, Qi X Z, *et al.* The simulation study of different population evolution in community based habitat restoration. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 :1397—1403.

[25] Keymer J E, Marquet P A, Velasco-Hernandez J X. Extinction Thresholds and Metapopulation Persistence in Dynamic Landscapes. *Am. Nat.* , 2000, 156 :478—494.

[26] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am. Nat.* , 1987, 130 :624—635.

[27] Melin C J, Bascompte J. Food web structure and habitat loss. *Ecol. Lett.* , 2002, 5 :37—46.

[28] Lin Z S, Qi X Z, Li B L. Can best competitors avoid extinction as habitat destruction ?*Ecol. Model.* , 2005, 182 :107—112.

[29] Ney-Nifle M, Mangel M. Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conserv. Biol.*, 2000, 14 :893—898.

[30] Hattori A. Small and large anemonefishes can coexist using the same patchy resources on a coral reef, before habitat destruction. *J. Anim. Ecol.* , 2002, 71, :824—831.

[31] Haila Y, Hanski I K. Birds breeding on small British islands and extinction risks. *Am. Nat.* , 1993, 142 :1025—1029.

[32] Hattori A. Small and large anemonefishes can coexist using the same patchy resources on a coral reef, before habitat destruction. *J. Anim. Ecol.* , 2002, 71 :824—831.

[33] Pfister C A. Extinction, colonization and species occupancy in tidepool fishes. *Oecologia*, 1998, 114 :118—126.

[34] Clark C W. and Rosenzweig M L. Extinction and colonization processes :Parameter estimates from sporadic surveys. *Am. Nat.* , 1994, 143 :583—596.

[35] Gu W, Heikkil R, Hanski I. Estimating the consequences of habitat fragmentation on extinction risk in dynamic landscapes. *Landscape. Ecol.*, 2002, 17 :699—710.

[36] Amarasekare P. Competitive coexistence in spatially structured environments :a synthesis. *J. Anim. Ecol.* , 2003, 61 :37—40.

参考文献：

[22] 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 :480—486.

[28] 谢正磊, 林振山, 齐相贞, 等. 基于栖息地恢复对群落不同种群演化影响的模拟. *生态模型*, 2005, 25 :1397—1403.