

集合种群动态对生境毁坏空间异质性的响应

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

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

摘要 :首次将分形几何 (Fractal geometry)与元胞自动机 (Cellular automata)相结合 ,研究了破碎化生境中集合种群的空间分布格局动态 ,以及集合种群动态对生境毁坏空间异质性的响应。研究发现 : (1)各个物种种群在生境中的分布具有很好的分形特征 ,物种的计盒维数 (Box dimension)不仅可以很好地反映种群的空间分布结构 ,也能很好地反映种群动态。 (2)如果将空间因素考虑进来的话 ,生境毁坏的灭绝债务 (Time debt)将大于空间隐含模式所模拟的结果。 (3)物种灭绝同时存在强物种灭绝和弱物种灭绝。并且只有在生境随机毁坏下 ,才与空间隐含的模拟结果比较接近 ,即强物种中将是最强物种率先灭绝。而在边缘毁坏这种比较集中成块的开发方式下 ,将是较强的物种灭绝。 (4)边缘毁坏相对随机毁坏有利于物种 ,尤其是弱物种的长期续存。

关键词 :生境毁坏 ,空间异质性 ,分形 ,元胞自动机

文章编号 :1000-0933 (2007)08-3286-08 中图分类号 :Q141 文献标识码 :A

Metapopulation dynamics response to the spatial heterogeneity of habitat destruction

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

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

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

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (8) 3286 ~ 3293.

Abstract : The speeds of species extinction reach the climax in history and earth is facing the greatest mass extinction during the past 6500 millions. In the meanwhile ,Habitat destruction is the most pervasive and pernicious human impact on other species and the major cause of biodiversity loss. Therefore ,there are many studies on the effects of habitat destruction on species diversity through spatial implicitly models or spatial explicitly ones. Because the pattern of habitat destruction in real landscape is random ,it can not be ignored. Spatial explicitly models ,especially for cellular automata ,are widely used because of their consideration of spatial patterns. However ,few studies have studied the dynamics of population spatial patterns in fragmented habitat through fractal geometry. So ,we have studied the dynamics of the population spatial patterns in fragmented habitat and metapopulation dynamics response to the spatial heterogeneity of habitat destruction through the integration of cellular automata and fractal geometry at the first time. The results show that : (1) the spatial distribution patterns of population have fractal characteristics. Box dimension can represent not only population spatial patterns ,but also population dynamics. (2) By taking spatial factors into consideration ,the extinction debt will be much greater. (3) There is the extinction not only of superior competitors ,but also of inferior ones. Only under random destruction ,will the results

基金项目 :国家自然科学基金资助项目 (40371108) ;南京师范大学基金资助项目 (2007105XGQ0034)

收稿日期 :2006-06-28 ;修订日期 :2007-07-19

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 :foozle@163.com

Foundation item : The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No ,40371108) and Nanjing Normol University (No. 2007105XGQ0034)

Received date 2006-06-28 ;**Accepted date** 2007-07-19

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

(i. e. , the best competitor will go extinct at first.) be similar to those under spatial implicitly models. It will be the third best competitor that goes extinct first. (4) Aggregated destruction such as edge destruction is more favorable to species persistence than random destruction , especially for inferior competitors.

Key Words : habitat destruction ; spatial heterogeneity ; fractal geometry ; cellular automata

人类活动所引起的全球环境的改变激发了生命史上第 6 次集群灭绝事件^[1]。而其中的生境毁坏则是物种灭绝的首要因素^[2] ,这使得生境毁坏对物种多样性的影响研究成为国际上生态学和生物多样性保护研究的热点内容之一^[3]。而集合种群概念自 Levins^[4]介绍以来 ,为研究破碎生境中种群动态以及生境毁坏对物种续存影响提供了一个非常有用的理论框架^[5-6]。由于生境空间的斑块性和斑块间相互作用的复杂性 ,使得集合种群结构和动态的野外观测和实验非常困难^[7]。因此 ,数学模型在研究集合种群时 ,一直起着主导作用^[8-9]。Ovaskainen 等^[10]指出 ,由于真实景观中的生境毁坏趋向于非随机的 ,空间格局的影响是不可忽略的 ,而空间显含模型 (spatially explicitly model)由于明确地考虑了斑块的空间分布 ,得到了广泛的应用^[11]。而元胞自动机 ,作为空间显含模型的代表 ,由于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^[12]。因此 ,元胞自动机为研究集合种群的时空动态提供了一个现实、有效和可信的模型^[13]。尽管已有大量的空间显含模型研究了生境毁坏对物种续存的影响^[14-16] ,然而较少对比研究生境毁坏空间异质性对物种续存的影响。由于人类破坏生境方式的不同 ,使得生境的毁坏既可能是随机离散的 ,也可能是集聚成块的 ,既可能是边缘的毁坏 ,也有可能是中心的毁坏。而不同程度 ,不同空间格局的生境毁坏对物种多样性的影响也必然是不同的 ,因此 ,生境毁坏具有空间异质性。另外 ,很少研究破碎生境中集合种群分布格局的动态。而种群分布格局的分析是研究种群特征 ,种内和种间关系以及种群与环境关系的重要手段 ,一直是生态学研究热点之一^[17,18]。应用分形来描述种群空间格局可以更精细 ,通过研究不同尺度上种群的自相似性 ,从而找出不同尺度下种群特征的相似性 ,描述种群空间格局与生态过程在不同尺度上不同的特征 ,揭示种群空间分布随尺度的变化规律 ,是种群格局研究的扩展和深入 ,并得到广泛应用^[17-21]。因此 ,本文首次将分形与元胞自动机相结合 ,研究破碎生境中种群的分布格局动态 ,以及集合种群动态对生境毁坏空间异质性的响应。

1 模型

1.1 元胞自动机

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^[22]。它是复杂系统的重要研究方法之一 ,属于数学、物理学、计算机科学、生物学和系统科学等多学科的交叉和边缘研究领域^[23]。

在本文中 ,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 ,将系统等分成若干个小正方形的网格 ,每个网格表示一个元胞。每个元胞都有 3 种状态 ,即永久毁坏 ,空白可居住 ,以及物种 i 所占有 ($i = 1, 2, \dots, n$, i 为某物种依照其对生境的竞争能力在群落中的排序 , n 为物种数)。如果元胞状态为 0 ,则被认为这个元胞是永久毁坏的 ,不能被任何物种占有 ;如果状态为 1 ,认为该元胞为强物种 1 所占有 ,如果状态为 2 ,认为该元胞为物种 2 所占有 ,以此类推。而如果元胞处于 $n + 1$ 状态 ,那么表示该点空白。初始的时候 ,将 D (生境毁坏率)比例的斑块毁坏 (即元胞状态为 0) ;同时 ,以 P_i^0 (即各个物种的原始多度 ,)的比例随机地对元胞进行状态赋值 ,即对各个物种在元胞空间中的分布进行初始化。对于每一模拟步长 ,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, ..., n ,那么这些元胞将以 c_i (物种 i 的迁移繁殖率)的概率产生后代 ,并向最近 8 个邻域 (摩尔邻域)元胞侵占。同时 ,假定其中强物种种群 (即对生境空间竞争能力强的物种)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 (即对生境空间竞争能力弱的物种)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,...,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。

Q)如果一个元胞状态为 1,2,3,...,n,那么将以 m_i (物种 i 的死亡率)的概率死亡,并且该元胞状态转为 n+1,即空白。

在每一步长中,计算出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),从而给出集合种群动态对生境毁坏的响应曲线。

1.2 计盒维数

计盒维数的大小反应了种群对空间的占据程度^[18],其取值一般在 0~2 之间,当分数维小于 1 时,表明种群分布多为线状、点-线分布或非常稀疏的点集,而当分数维大于 1 小于 2,表明种群分布多为片状分布或非常密集的点集。计盒维数是最简便、最常用的分形维数方法之一^[17]。

在本文中,计盒维数的具体操作如下:将一系列不同边长(ϵ)的小方块对元胞空间进行覆盖,计数每一网格边长值时某个物种所占有的格子数(N_i)。将每次划分所得的某物种所占有的格子数(N_i)与对应的网格边长在双对数坐标下进行直线拟合,所得拟合直线斜率的绝对值为计盒维数估计。计盒维数是采用网格覆盖方法得到的分形维数,因此种群格局计盒维数揭示了种群对生态空间的占据程度示和利用生态空间的能力。其计算公式如下:

$$D_i = \lim_{\epsilon \rightarrow \infty} \frac{\log(N_i(\epsilon))}{-\log(\epsilon)} \quad i = 1, 2, \dots, n \tag{1}$$

2 模拟结果

为了与已有的空间隐含模式(spatially implicitly model)的研究结果^[24~26]进行对比研究,本文仍采用 Tilman^[24]的假设,即假定所有的物种的死亡率为 m,而竞争力最强物种具有最大的多度,栖息地未受破坏时平衡态的物种多度 P_i^0 和迁移繁殖率 c_i 均为几何级数分布,如下:

$$m_i = m \cdot P_i^0 \Big|_{D=0} = q \cdot (1-q)^{i-1} \quad c_i = m / (1-q)^{2i-1} \quad i = 1, 2, \dots, n \tag{2}$$

其中 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。从式(2)可见,竞争力越强的物种的迁移繁殖能力越弱。

为简便起见,仅选择两种典型的生境毁坏格局,即随机毁坏和边缘毁坏(见图 1)为例来研究集合种群动态对生境毁坏空间异质性的响应。其中 $D = 30\%$,即认为生境在瞬间被毁坏了 30%,之后栖息地结构保持不变。Tilman 等^[24]通过空间隐含模式研究发现,在 $q > D$ 时将不会出现强物种的灭绝。那么,在考虑了生境毁坏空间异质性之后,是否有同样的结论呢?因此,本文分别研究 $q = 0.32 > D$ (温带森林)和 $q = 0.03 < D$ (热带森林)两种集合种群结构下,集合种群动态对生境毁坏空间异质性的响应。尽管物种尤其是植物物种由于其

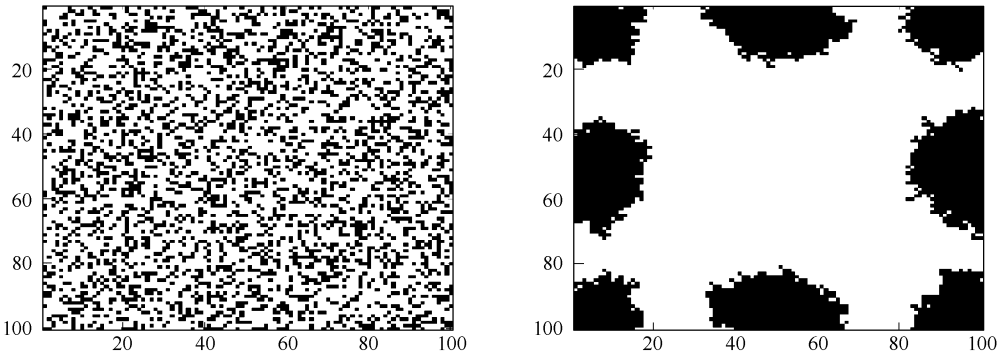


图 1 生境毁坏的空间异质性:随机毁坏(a)和边缘毁坏(b),其中,黑色表示毁坏斑块,白色表示空白斑块
Fig. 1 Spatial heterogeneity of habitat destruction: random destruction (a), edge destruction (b)

生境分布非随机,以及它们有限的扩散范围,使得物种的空间分布是非随机的^[27],然而 Laurance 等^[28]认为种群的分布格局对模型预测的准确性的影响较小,种群的分布格局一般很难获取,因此,假设各个物种在生境中的原始分布是随机的;另外,假定 $m_i = m = 0.02/a$ 。

2.1 随机毁坏

图 2 是 $q = 0.32$ 时,集合种群动态对生境随机毁坏的响应。从图 2 可见,物种 1 在遭到生境毁坏后,由于其迁移繁殖能力最弱,对生境毁坏的影响最为敏感,迅速地衰退成最小的物种种群,并最终在 2000 a 左右灭绝。在物种 1 衰退的同时,则是物种 2 的迅速壮大,并最终成为最大的优势种群。这是因为物种 1 的衰退,减小了对物种 2 的竞争压力,反而使其得到了发展。其它物种先是小幅度衰退,之后,进入了一个较大幅度的振荡调整过程。物种 3 在物种 1 衰退的初期,也得到了较大程度的壮大,但很快由于物种 2 的壮大,由于物种 2 对其生存空间的竞争,而逐渐衰退,最终渐趋稳定,物种 4 和 6 也得到壮大。在空间异质的环境中,两个竞争力相邻的物种之间的竞争往往被放大,一方的壮大往往以另一方的减小为牺牲^[16-29],因此,物种 5 因为相邻的强物种 4 的壮大而最终灭绝。同时,种群动态变化发生了奇

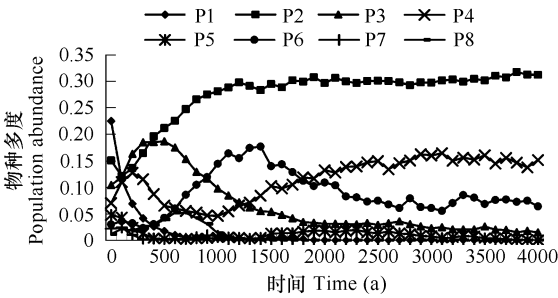


图 2 集合种群动态对生境随机毁坏的响应 ($q = 0.32$)
Fig. 2 Metapopulation dynamics to instantaneous and random destruction ($q = 0.32$)

P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8 分别为物种 1, 物种 2, 物种 3, 物种 4, 物种 5, 物种 6, 物种 7, 物种 8 的多度 P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8 are the population abundance of species 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 respectively

偶分异,与空间隐含模式^[24-26]的模拟结果基本一致,但不同的是,弱物种 5, 7 和 8 也灭绝了。这是因为,空间隐含模式仅仅考虑了生境毁坏所带来的面积效应。如果将空间因素考虑进来,面积的减小,增加了破碎的小斑块,从而增加了斑块间的隔离度,不利于物种个体在斑块间的扩散,降低了物种的有效繁殖迁移率^[1, 30-31],即距离效应,从而使得更多的弱物种灭绝,并且导致了最强物种 1 的灭绝。因此,如果将空间因素考虑进去的话,即使 $D = 0.3 < q = 0.32$,不仅会导致最强物种的灭绝,还会导致弱物种的灭绝。

表 1 是生境随机瞬间毁坏 30% 后,不同时刻,物种种群分布格局的计盒维数 ($q = 0.32$)。从表 1 可见,在不同时刻,物种 2 的计盒维数均超过 1.5,说明了其空间占据程度很高,呈面状分布,并且从 500a 开始其计盒维数最大,取代物种 1 成为绝对优势种群。除了物种 2 外,其它物种种群占据空间的程度较低,处于劣势伴生地位。同时,物种 3, 4, 5 和 6 的计盒维数变化较大,说明了这几个物种种群空间占据情况变化较大,即物种多度变化较大。但物种 3 的计盒维数是持续快速地下降,而物种 4, 5, 6 的计盒维数则发生了较大的波动。尽管物种 3 没有灭绝,但是它的计盒维数小于 1,说明了它在生境中分布十分稀疏。而物种 1, 5, 7 和 8 分别在 2000、4000、1500 a 和 1500 a 时,分维数为 0,即在生境中灭绝。对比图 2 可知,计盒维数既能很好地反应种群的空间格局,也能很好地反映种群的动态。因而为了简便起见,仅以计盒维数来分析集合种群动态对生境毁坏空间异质性的响应。

表 2 是 $q = 0.03$ 时,不同时刻物种种群分布格局的计盒维数。在生境遭受 30% 随机毁坏下,所有物种的种群分布格局的分维数均小于 1,远小于 2,说明物种种群对空间的占据能力十分差,在生境中的分布一直都很稀疏。在 250 a 时,各个物种的分布已经变得非常稀疏,几乎所有物种的计盒维数都小于 0.5,即以点状分布,同时也说明了在 250a 之前,物种下降的速度非常快。而到了 500 a 时,各个物种进一步衰退,仅有物种 4, 7 和 8 的计盒维数在 0.5 左右,在生境中依稀分布,而其它物种的计盒维数为 0,即物种 1, 2, 3, 5, 6 已经灭绝。而到了 750 a,只剩下物种 8 濒临灭绝,其它物种的计盒维数为 0,已经灭绝。这是因为物种 8 的扩散繁殖能力较强,灭绝迟豫时间较长,但最终在 950 a 左右灭绝。与空间隐含模式模拟的结果相比,所有物种都按照竞争力的强弱顺序依次灭绝,并且,物种灭绝迟豫时间要长于空间隐含模式的。但是根据 Tilman 等^[24]对灭绝债务

的计算 ,在相同条件下 ,生境毁坏 30% ,将只有 6 个物种的灭绝 ,也就是说 ,在考虑生境毁坏的空间分布下 ,实际的灭绝债务要大于空间隐含模式下的。这是因为 ,空间隐含模式把生境的毁坏仅仅归结于生境面积的减少 ,而忽略了生境的高度破碎化以及破碎化所带来的距离效应、隔离效应和边缘效应。

表 1 随机瞬间毁坏下物种种群分布格局计盒维数 ($q = 0.32$)

项目 Item	时间 Time (a)						
	1	500	1000	1500	2000	3000	4000
物种 1 species 1	1.626	0.679	0.462	0.645	0	0	0
物种 2 species 2	1.503	1.541	1.648	1.658	1.664	1.667	1.68
物种 3 species 3	1.387	1.482	1.226	1.026	0.961	0.941	0.997
物种 4 species 4	1.243	1.079	1.062	1.283	1.372	1.432	1.402
物种 5 species 5	1.092	0.609	1.143	1.238	1.318	1.058	0
物种 6 species 6	0.901	1.063	1.424	1.403	1.322	1.175	1.306
物种 7 species 7	0.755	0.718	1.207	0	0	0	0
物种 8 species 8	0.519	1.131	0.873	0	0	0	0

表 2 生境随机毁坏下 ,不同时刻物种种群分布格局的计盒维数 ($q = 0.03$)

项目 Item	时间 Time (a)			
	1	250	500	750
物种 1 species 1	0.758	0.31	0	0
物种 2 species2	0.733	0.284	0	0
物种 3 species 3	0.757	0.364	0	0
物种 4 species 4	0.746	0.387	0.48	0
物种 5 species5	0.711	0.335	0	0
物种 6 species 6	0.717	0.502	0	0
物种 7 species7	0.662	0.391	0.4	0
物种 8 species 8	0.643	0.348	0.627	0.423

2.2 边缘毁坏

表 3 是 $q = 0.32$ 时 ,生境边缘毁坏下 ,不同时刻物种种群分布格局的计盒维数。从表 3 可见 ,物种 1 的计盒维数持续减小 ,种群持续衰退 ,但仍在 1.0 以上 ,但远离 2 ,即对生境的空间占据程度较小 ;对比随机毁坏可见 ,物种 1 计盒维数减小的幅度和速度较小 ,即种群衰退的速度小于随机毁坏下的 ,并且物种 1 最终没有灭绝。这是因为边缘毁坏下 ,残留生境破碎程度较低 ,斑块间的可连接性很高 ,弥补了它的弱迁移繁殖能力^[6]。物种 2 由于强物种 1 的快速衰退 ,使得其压力减小 ,种群不断壮大 ,从 500 a 开始 ,其计盒维数在所有物种中最大 ,已经成为绝对优势种群 ,并且计盒维数逐渐接近 2 ,几乎布满了整个生境 ,物种 3 由于受到相邻强物种 2 的快速生长的压力 ,在 500 a 时 ,计盒维数已经较小 ,仅比物种 4 和物种 8 略大 ,之后 ,物种 3 的计盒维数越来

表 3 生境边缘瞬间毁坏下 ,不同时刻物种种群分布格局的计盒维数 ($q = 0.32$)

项目 Item	时间 Time (a)						
	1	500	1000	1500	2000	3000	4000
物种 1 species 1	1.603	1.316	1.284	1.274	1.164	1.145	1.002
物种 2 species2	1.504	1.627	1.665	1.669	1.685	1.702	1.717
物种 3 species 3	1.391	1.084	0.816	0.984	0.117	0	0
物种 4 species 4	1.26	1.016	1.16	1.244	1.323	1.329	1.085
物种 5 species5	1.107	1.169	1.234	1.134	1.108	1.162	1.285
物种 6 species 6	0.952	1.149	1.178	0.909	0	0	0
物种 7 species7	0.802	1.142	1.124	1.117	1.261	1.229	1.276
物种 8 species 8	0.609	1.06	0.674	0	0	0	0

越小,空间分布越来越少,从 1000 a 开始,其计盒维数已经小于 1,在生境中开始以点状分布,到了 2000 a 时,几乎找不到其分布,而在 3000 a 时,已经灭绝,物种 4 在生境中的分布不断地增加,但是在 4000 a 时,分布已经减小,表现在计盒维数上是先不断地增加,而到了 4000 a,计盒维数又开始下降,物种 5 在生境毁坏后,计盒维数的变化比较平缓,物种 6 和 8 在生境中的分布很少,它们的计盒维数在 1.0 左右,远远小于 2,并分别在 2000 a 和 1500 a 时,计盒维数为 0,即灭绝,而物种 7 的计盒维数不断增加,在生境中的分布不断增加,成为优势种群。与随机毁坏不同的是,未灭绝的物种的计盒维数的变化要小于随机毁坏下,说明物种多度振荡的幅度远小于随机毁坏下的。这是因为在边缘毁坏,由于生境是从边缘部分被移走,在没有受到干扰的种群的范围内,斑块密度没有发生变化,可居住斑块间的距离也没有改变,因此,扩散繁殖成功的几率在很大程度上没有受到影响^[32,33]。而随机毁坏能造成比边缘毁坏更为严重的生境的破碎化,扩散到最近邻的可居住和没有被侵占的斑块上的成功率要比边缘毁坏的^[16,34]低,物种更容易灭绝,同时,物种为了适应发生了较大变化的生境,必须做较大幅度的调整,并且增加了种群间对空间的竞争,使得物种多度的变化更加剧烈。

表 4 是 $q = 0.03$ 时,边缘毁坏下,不同时刻物种种群分布格局的计盒维数。从表 4 可见,在 500 a 时,物种 1 已经灭绝,并且,越弱的物种,其计盒维数就越大,说明了弱物种的多度要比强物种的大,但均小于 1,即在生境中都只是零星分布,而到 1000 a 时,物种 2 和 3 的计盒维数已经为 0,而弱物种 6、7 和 8 在生境中的分布较多,表现在计盒维数要比其它物种的大,到了 1500 a,物种 4 和 5 灭绝,而到了 2500 a 时,生境中只剩下了物种 7 和 8 两个物种,并且物种 8 的计盒维数已经大于 1,种群壮大了起来。相对于生境随机毁坏,物种走向灭绝的时间要长了几百年,并且不同的是,弱物种 7 和 8 没有灭绝,尤其是物种 8 更加壮大,其计盒维数远大于其初始的,即其物种多度大幅增加。这是因为,尽管生境丧失的面积相同,但是随机毁坏下,生境是高度破碎的,不利于强弱物种后代对邻近斑块的侵占,而在边缘毁坏下,剩余生境并没有破碎,有利于弱物种的迁移逃逸,因此,弱物种最终能幸存下来。

表 4 生境边缘毁坏下,不同时刻物种种群分布格局的计盒维数 ($q = 0.03$)

Table 4 Box fractal dimension of population spatial patterns at different time under edge destruction ($q = 0.03$)

项目 Item	时间 Time (a)				
	1	500	1000	1500	2500
物种 1 species 1	0.807	0	0	0	0
物种 2 species2	0.821	0.414	0	0	0
物种 3 species 3	0.781	0.492	0	0	0
物种 4 species 4	0.82	0.551	0.653	0	0
物种 5 species5	0.758	0.653	0.139	0	0
物种 6 species 6	0.758	0.761	0.735	0.815	0
物种 7 species7	0.731	0.765	0.828	0.986	0.969
物种 8 species 8	0.725	0.811	0.808	0.918	1.084

3 讨论

在 q 较大 (如 $q = 0.32$) 时,随机毁坏下,物种多度振荡的幅度要远大于边缘毁坏的。这一方面是因为随机毁坏所带来的生境破碎化程度远大于边缘毁坏,另一方面,因为在随机毁坏下,次强物种的异常壮大,增强了对弱物种的抑制,减小了弱物种间的竞争。而物种多度振荡幅度的增加,将会增加随机灭绝的几率^[14,25]。表 5 为不同生境毁坏格局下物种灭绝时间。从表 5 可见,与 Lin 和 Liu^[25]研究相同的是,既存在强物种灭绝,也存在弱物种的灭绝。这是因为弱物种多度小,加上竞争能力弱,很容易因为下降幅度过大而灭绝。在边缘毁坏下,并不是最强物种 1 的灭绝,而是物种 3 的灭绝。这是因为,在随机毁坏下,生境面积的丧失同时也带来了生境的高度破碎化,而高度破碎化的生境对迁移繁殖能力弱的最强物种的破坏是最大的,并且将使物种之间的竞争相对减小。而在边缘毁坏下,破碎化程度较小,物种之间迁移繁殖能力的差异表现并不很明显,反而是物种之间的竞争更为显著。因而,生境毁坏对最强物种 1 的冲击不是最大,但是由于次强物种 2 的异常

壮大 ,使得物种 3 受到了物种 2 的强烈竞争排斥 ,从而走向灭绝。随机毁坏与边缘毁坏相比 ,物种灭绝的数目要大。因此 ,边缘毁坏这种集聚成块的开发比随机无计划的开发相对有利于物种的续存。

表 5 不同生境毁坏格局下物种灭绝时间 ($q = 0.32$)

Table 5 Species extinction time to habitat destruction in different spatial patterns ($q = 0.32$)

项目 Item	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
随机毁坏 Random destruction	1927	不灭绝 Survival	不灭绝 Survival	不灭绝 Survival	3933	不灭绝 Survival	1142	1328
边缘毁坏 Edge destruction	不灭绝 Survival	不灭绝 Survival	2028	不灭绝 Survival	不灭绝 Survival	1918	不灭绝 Survival	1448

P1 , P2 , P3 , P4 , P5 , P6 , P7 , P8 分别为物种 1 物种 2 物种 3 物种 4 物种 5 物种 6 物种 7 物种 8
P1 , P2 , P3 , P4 , P5 , P6 , P7 , P8 are species 1 , 2 , 3 , 4 , 5 , 6 , 7 , 8 respectively ; 下同 the same below

在 q 较小 (如 $q = 0.03$) 时 ,随机毁坏下 ,各个物种衰退几乎是同步的 ,而在边缘毁坏下 ,各个物种衰退的速度不一致。随机毁坏下 ,物种灭绝的时间要远早于边缘毁坏下的 ,并且物种灭绝债务要比边缘毁坏的大 ;在考虑生境毁坏的空间格局下 ,各个物种灭绝的顺序并不是严格地按照由强到弱的顺序依次灭绝 (见表 6)。

表 6 不同生境毁坏格局下物种灭绝时间和序 ($q = 0.03$)

Table 6 Species extinction time to habitat destruction in different spatial patterns ($q = 0.03$)

项目 Item		P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8
随机毁坏 Random destruction	灭绝时间 Extinction time	454	518	393	762	398	496	665	944
	灭绝序 Extinction order	3	5	1	7	2	4	6	8
边缘毁坏 Edge destruction	灭绝时间 Extinction time	524	658	993	1271	1043	2559	不灭绝 survival	不灭绝 survival
	灭绝序 Extinction order	1	2	3	5	4	6	-	-

由以上分析可知 ,只有在高度破碎的生境 ,迁移繁殖能力的差异对物种的长期续存起决定作用 ,而在连接性较好的生境中 ,竞争能力的差异对物种的续存起决定作用。迁移繁殖能力的差异并不能单独地解释生境毁坏所引起的多度的重大变化^[5] ,必须与生境毁坏的空间异质性结合起来。

总而言之 ,在考虑空间异质性时 ,只有在随机毁坏下物种多样性的响应特征与空间隐含模式模拟的结果基本一致。随机毁坏由于破碎化程度很高 ,不利于物种尤其是强物种的续存。而边缘毁坏由于是成块毁坏 ,破碎化程度很低 ,对强物种的影响较小 ,但不利于 q 较大的集合种群群落中弱物种的续存。因此 ,针对不同结构的集合种群群落和不同的保护对象 ,在开发某一生境时 ,应该采取不同的开发方式。

由于随机毁坏的频率和强度是非常重要的 ,因此 ,在今后的工作需要进一步的对其灵敏度进行分析 ,并进一步研究毁坏的随机性同种群动态的函数关系。

References :

[1] Olff H , Ritchie M E. Fragmented nature : consequences for biodiversity. Landscape Urban Plan ,2002 , 58 :83 — 92.
[2] Klausmeier C A. Habitat destruction and extinction in competitive and mutualistic metacommunities. Ecol. Lett. ,2001 , 4 :57 — 63.
[3] Haila Y. A conceptual genealogy of fragmentation research : from island biogeography to landscape ecology. Ecol. Appl. ,2002 , 12 (2) :321 — 334.
[4] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. En. Soc. Am. ,1969 , 15 :237 — 240.
[5] Hanski I , Gilpin M. Metapopulation biology : ecology , genetics , and evolution. New York :Academic Press ,1997
[6] Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford :UK Oxford University Press ,1999.
[7] 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.

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

[9] Zhang D Y. Metapopulation and biodiversity conservation. *Biology Bulletin* , 2002 , 37 (2) : 1 — 4.

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

[11] Zhang Y X , Ma K P , Niu S K. Metapopulation dynamic models : A novel approach to fragmented landscape dynamics. *Acta Ecologica Sinica* , 2003 , 23 (9) : 1877 — 1890.

[12] Zhou C H , Sun Z L , Xie Y C. Study on Geographical Cellular Automata. Beijing : Science Press , 1999.

[13] Gaylord R J , Nishidate K. Modeling nature : cellular automata simulations with mathematic , Springer-verlag , New York , 1996.

[14] Bascompte J , Sol R V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in explicit models. *J. Anim. Ecol.* , 1996 , 65 : 465 — 473.

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

[16] Malanson G P. Spatial Representations of Habitat in Competition-Colonization Models. *Geogr. Anal.* , 2002 , 34 (2) : 141 — 154.

[17] Zu Y G , Ma K M , Zhang X J. A fractal method for analyzing spatial heterogeneity of vegetation. *Acta Ecologica Sinica* , 1997 , 17 (3) : 333 — 337.

[18] Ma K M , Zu Y G. Fractal properties of the spatial pattern of Larix Gmelini population : Box-counting dimension. *Bulletin of Botanical Research* , 2000 , 20 (1) : 104 — 111.

[19] Xin X P , Xu B , Shan B Q , Li J D , Yang X F. Patch dynamics and scale-transition analysis of grassland in restoration succession. *Acta Ecologica Sinica* , 1999 , 20 (4) : 587 — 594

[20] Liang S C , Wang B S. Fractal characteristics of the height structure of Bruguiera Gymnorhiza population. *Acta Phytocologica Sinica* , 2002 , 26 (4) : 408 — 41.

[21] Tian Y Q , Li X , Jiang M X. Fractal properties of the spatial pattern of rare and endangered plant populations in Houhe Nature Reserve in Hubei : box counting dimension. *Chin. J. Appl. Ecol.* , 2003 , 14 (5) : 681 — 684.

[22] Wolfram S. Statistical mechanisms of cellular automata. *Reviews of Modern Physics* , 1983 , 55 : 601 — 643.

[23] Xie H M. Complexity and dynamical system. Shanghai : Shanghai Technological Education Press , 1994.

[24] Tilman D , Lehman C L , Yin C. Habitat destruction , dispersal , and deterministic extinction in competitive communities. *Am. Nat.* , 1997 , 149 : 407 — 435.

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

[26] Lin Z S. The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica* , 2003 , 23 (3) : 480 — 485.

[27] Condit R S , Hubbell P , Foster RB. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *Am. Nat.* , 1992 , 140 : 261 — 286.

[28] Laurance W F , Gascon C , Merona J M R. Predicting effects of habitat destruction on plant communities : a test of a model using amazonian trees. *Ecol. Appl.* , 1999 , 9 (2) : 548 — 554.

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

[30] Turner I M. Species loss in fragments of tropical rain forest : a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* , 1996 , 33 : 200 — 209.

[31] Cushman S A. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians : A review and prospectus. *Biol. Conserv.* , 2006 , 128 : 231 — 240.

[32] Brooks T M , Pimm S L , Oyugi J O. Time Lag between Deforestation and Bird Extinction In Tropical Forest Fragments. *Conserv. Biol.* , 1999 , 13 (5) : 1140 — 1150.

[33] Hanski I , Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* , 2000 , 404 : 755 — 758.

[34] With K A , King A W. Extinction thresholds for species in fractal landscapes . *Conserv. Biol.* , 1999 , 13 : 314 — 326.

[35] Duncan R P , Young J R. Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland , New Zealand. *Ecology* , 2000 , 81 (11) : 3048 — 3061.

参考文献：

[9] 张大勇.集合种群与生物多样性保护.生物通报.2002,37(2):1~4.

[11] 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.

[12] 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.

[17] 祖元刚,马克明,张喜军.植被空间异质性的分形分析方法.生态学报,1997,17(3):333~337.

[18] 马克明,祖元刚.兴安落叶松种群格局的分形特征.计盒维数.植物研究.2000,20(1):104~111.

[19] 辛晓平,徐斌,单保庆,李建东,杨允菲.恢复演替中草地斑块动态及尺度转换分析.生态学报,1999,20(4):587~594.

[20] 梁士楚,王伯荪.红树植物木榄种群高度结构的分形特征.植物生态学报.2002,26(4):408~41.

[21] 田玉强,李新,江明喜.后河自然保护区珍稀濒危植物种群分布格局的分形特征.计盒维数.应用生态学报.2003,14(5):681~684.

[23] 谢惠民.复杂性与动力系统.上海:上海科技教育出版社,1994.

[26] 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):480~486.