

生境丧失对具有似 Allee 效应集合种群的影响及对策
——以江苏盐城为例

陈玲玲^{1 2} 林振山^{1 2,*} 梁仁君^{1 2}

(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 :似 Allee 效应对物种续存是潜在的扰动因素,稀有物种更易受其影响,可能增加生存于破碎化栖息地中的珍稀物种的死亡风险,但似 Allee 效应对多物种集合种群续存的影响及其在珍稀物种保护中的应用未能引起足够重视。将似 Allee 效应引入集合种群动力模式,建立了生境丧失下具有似 Allee 效应的 n -珍稀物种的集合种群模式,并以江苏盐城滩涂湿地中的 29 种珍稀物种为研究实例。研究表明:(1)似 Allee 效应导致 n -物种集合种群多度作长期变周期振荡,原本竞争共存物种可能无法继续共存,甚至灭绝。(2)似 Allee 效应增强对次强种及劣势种的生存极为不利,导致次强物种由强至弱灭绝,劣势物种由弱至强依次灭绝。(3)盐城天然湿地丧失 29% 后,11 种劣势物种的集合种群由弱到强将最终依次灭绝,灭绝迟豫时间为 304 ~ 890a,这些物种即 Hanski 所指的“活死者”。(4)适度增加栖息地面积是保护珍稀物种多样性的有效方法之一,在盐城现存 3200km² 的天然湿地基础上适度增加 1801 ~ 2064 km² 左右栖息地面积,可以有效保护 29 种濒危物种的多样性,同时应注意结合针对具体物种的保护措施来提高濒危物种多度。研究结果对物种多样性保护及自然保护区建设具有重要的理论指导意义。

关键词 生境丧失,似 Allee 效应, n -物种集合种群模式,栖息地增加

文章编号:1000-0933 (2007)11-4506-10 中图分类号:Q141 Q143 文献标识码:A

Impact of wetland loss on metapopulation with the Allee-like effect and the strategy : a study case of Yancheng in Jiangsu Province

CHEN Ling-Ling^{1 2} , LIN Zhen-Shan^{1 2,*} , LIANG Ren-Jun^{1 2}

1 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 (11) 4506 ~ 4515.

Abstract :The Allee-like effect is a destabilizing factor in species persistence. Rare animals are more susceptible to the effect as it will increase extinction risk of those rare living in fragmented habitats. But so far there is still no adequate attention paid to its influence on multi-metapopulation and its application for rare biological conservation. In this paper ,the Allee-like effect is introduced into a dynamical metapopulation model of multi-species under habitat loss to study the 29 rare species living in Yancheng wetland of Jiangsu Province. By means of numerical simulation , we demonstrate that : (1) Allee-like effects result in periodic fluctuation of metapopulation abundance of multi-species so that coexistence may become impossible and species could even go extinction. (2) Severe Allee-like effect is disadvantageous to the persistence of

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (40371108) ,国家十五“211”工程重大资助项目

收稿日期 2007-01-20 ;修订日期 2007-09-07

作者简介 陈玲玲 (1982 ~) 女,江苏淮安人,博士生,主要从事生态资源研究. E-mail : cllha@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail : linzhenshan@njnu.edu.cn

致谢 非常感谢盐城自然保护区高级工程师吕士成在本文相关数据收集过程中给予的大力支持和帮助!

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40371108) , National “211” Key Project of China : The Environmental evolution and Ecological Construction on Multi-spatio-temporal Scales

Received date 2007-01-20 ; **Accepted date** 2007-09-07

Biography CHEN Ling-Ling , Ph. D. candidate , mainly engaged in ecology and resource. E-mail : cllha@163.com

several sub-dominant and inferior metapopulation , and the severer the Allee-like effect is , the shorter the extinction time will be. (3) In the case of 29% of Natural wetlands lost in Yancheng , the metapopulation of 11 rare species will go extinct from the poorest to stronger with a time delay of 304 — 890 years in response to the past habitat loss , and these bound to extinction are the typical ‘living dead ’ as named by Hanski. (4) As for the reservation strategies , an adding of about 1801 — 2064 km² habitat restoration would effectively guarantee the persistence of all the 29 kinds of rare metapopulation on the base of the existing 3200km² natural wetlands , and at the same time , other protection measures should be taken to increase the metapopulation abundance of those rare species.

Our results can be helpful for species diversity conservation and provide theoretical guidance to nature reserve construction.

Key Words : habitat loss ; the Allee-like effect ; dynamical metapopulation model of multi-species ; habitat restoration

生境破坏被普遍认为是物种灭绝的最主要原因^[1~3] , 人类活动引起的生境毁坏或丧失对物种灭绝的影响已有大量研究^[4~12] , 其中 , 湿地生境成为受人类活动影响和冲击最大的自然生态系统和景观类型之一。江苏盐城拥有丰富的海岸湿地资源 , 这里是多种水禽和珍稀动物的越冬地和繁殖地 , 为了对这些水鸟珍禽进行保护 , 国家于 1992 年就建立了盐城生物圈保护区。近年来 , 江苏沿海的部分海岸仍在继续淤长 , 不断形成新的原生滩涂湿地 , 为各种珍禽提供了良好的栖息地环境。但是 , 人类过度的围垦开发使滩涂淤长显得微不足道 , 滩涂适宜珍禽栖息的湿地面积不断减少 , 加之大规模的滩涂开发 , 使珍禽的有效生境大量破碎化等 , 造成栖息地迅速减少。以丹顶鹤为例 , 1990 年 , 栖息地面积为 430km² , 而至 1998 年 , 则减少至 180 km² 左右 , 不到 10a 的时间内 , 栖息地面积丧失了近 60%^[13]。

湿地生境丧失对集合种群多样性的影响已成为当前湿地物种多样性保护研究的重要内容 , 生态学家开展了大量研究^[14~17] , 针对江苏盐城湿地中的珍禽保护也有很多对策^[18~21]。已有的研究和对策大都通过野外实地考察、资料分析等方法进行 , 但由于集合种群演化的长期性和复杂性 , 传统研究方法无法回答若干年后 , 某一现存物种是否灭绝或现存物种的种群密度将如何变化等科学问题。

此外 , Allee^[22]指出 : 群聚有利于种群的增长和存活 , 但过分稀疏和拥挤都会阻止生长 , 并对生殖发生负作用 , 每种生物都有自己的最适密度。对一个具有 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^[23]。对于很多种群 , 尤其是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。集合种群也具有与局域种群相似的似 Allee 效应 , 可以说是众多局域种群上 Allee 效应在区域尺度上的综合表现^[24]。集合种群如果受到似 Allee 效应的影响 , 当斑块占有率低于一阈值时 , 即使栖息地非常充足 , 集合种群也将走向灭绝^[25~26]。Zhou 等人^[27]认为 , 栖息地破碎化不利于动植物的生存 , 尤其是具有似 Allee 效应的集合种群 , 并且指出 , 在自然保护工作中 , 破碎化的生境中 , 更应该充分考虑到集合种群的似 Allee 效应 ; 但 Zhou 等人的工作仅限于具有似 Allee 效应的两个物种的集合种群研究 , 没有涉及多物种集合种群动态在似 Allee 效应影响下的研究。因此 , 考虑到似 Allee 效应及物种多样性保护工作的重要性 , 利用动力模型及数值模拟方法进行湿地生境丧失对具有似 Allee 效应的珍稀物种集合种群的影响研究显得尤为重要。遗憾的是目前国内尚未见到此类研究。

鉴于此 , 本文所提出的问题是 : 似 Allee 效应对 n -珍稀物种集合种群动态及多度的影响如何 ? 人类干扰活动造成生境丧失后 , 影响具有似 Allee 效应的珍稀物种的集合种群多样性及多度的动力学机制和过程如何 ? 在增加栖息地面积的情况下 , 能否有效保护珍稀物种多样性 ? 这属于近几年国际资源-生态领域刚刚起步的有关生态复杂性预测的重大前沿问题^[28]。在人们对珍稀物种保护意识日益强烈的今天 , 这种探讨对退化栖息地中物种演替行为及多样性保护具有重要的理论指导意义。

1 具有似 Allee 效应的 n -物种集合种群模式

为研究栖息地毁坏而导致的物种灭绝 , Tilman 等人^[29]提出了多物种集合种群竞争模式。假设不同物种

严格地通过竞争能力来排序,群落里集合种群的共存是由于种间的竞争能力和迁移繁殖能力以及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繁殖能力。同时,假设强物种可以侵占弱物种的生境,反之不能,并且物种不能在已被毁坏的生境里存活。模式表达为:

$$\frac{dp_i}{dt} = m_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) - e_i p_i - \sum_{j=1}^i p_i m_j p_j \tag{1}$$

式中*i*为某物种集合种群依照竞争能力在群落中的排序,假设最强的物种具有最大的物种多度。*D*为被毁坏的湿地生境面积,由于天然滩涂湿地面积在人类活动干扰下不断减小,因此*D*>0。

珍稀哺乳类物种很容易受到似 Allee 效应影响,将似 Allee 效应代入模式(1),提出生境丧失条件下,具有似 Allee 效应的*n*-珍稀物种的集合种群竞争共存模式:

$$\frac{dp_i}{dt} = m_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) \left(\frac{p_i}{p_i + a_i} \right) - e_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i m_j p_j \left(\frac{p_j}{p_j + a_j} \right) \tag{2}$$

式中, $p_i / (p_i + a_i)$ 为各物种的似 Allee 效应, a_i 即各物种的似 Allee 效应系数, a_i 越大,似 Allee 效应越明显。若*a_i* = ... = *a_i* = 0,则与方程(1)相同。*e_i*为斑块被成功占有后的灭绝率,与似 Allee 效应无关,*m_i*为物种的成功迁移率,似 Allee 效应影响物种*i*对斑块的成功占有,使其下降到*m_i* ($p_i / (p_i + a_i)$)。

与传统的多物种竞争模式相比,本文所提出的具有似 Allee 效应的集合种群模式不仅包含了人类活动干扰造成的生境丧失因子*D*,还引进了珍稀物种集合种群的似 Allee 效应的优点,因此模拟种群动态更为真实、有效。

2 数值模拟

盐城沿海滩涂为丹顶鹤、白头鹤、黑嘴鸥等候鸟提供越冬、迁徙、繁殖地,沿海珍禽保护区内有 29 种物种被列入世界自然资源保护联盟濒危物种红皮书,因此本文假设珍稀物种数*i* = 29。为缓解对土地日益增长的需求,至 2004 年,盐城沿海已有 1334km²的潮上带滩涂被围垦开发,现约有 3200km²的滩涂保持自然状态,经计算确定已丧失的栖息地面积*D* = 0.29。

采用 Tilman^[29]的假设,即*n*-集合种群系统里各物种具有相等的死亡率*e*,最强物种在群落中的比例为*q*(不同的*q*代表不同的群落结构),生境未毁坏时,平衡态的各珍稀物种多度*p_i⁰*和迁移繁殖率*m_i*均为几何级数分布:

$$e_i = e; p_i^0 = q (1 - q)^{i-1}; m_i = e / (1 - q)^{2i-1} \tag{3}$$

保护区中被列入濒危物种红皮书的有丹顶鹤、白头鹤、白鹤、白鸕、黑鸕、中华秋沙鸭、遗鸥、大鸕、白肩雕、金雕、白尾海雕、白鲟等共 29 种稀有物种,无法通过实验或调查确定全部物种的死亡率及初始物种多度。根据盐城保护区调查及资料收集,选取 5 种典型性物种的平均寿命为研究参数,其中丹顶鹤、白头鹤、白鹤平均寿命 60a^①,东方白鸕寿命达 48a,黑鸕为 32a,平均寿命为 52a,因此平均死亡率为*e*(*i*) = 0.0016/月。为研究方便,假设最强物种的集合种群初始多度为*q* = 0.05。

3 模拟结果与分析

3.1 似 Allee 效应对*n*-珍稀物种集合种群动态的影响

珍稀物种特别容易受到似 Allee 效应的影响,与常见种相比,具有似 Allee 效应的珍稀物种的集合种群动态更为复杂,对外界扰动更为敏感。图 1、2 是根据模式(2)生境没有丧失(即*D* = 0)时,受似 Allee 效应约束的 29 个集合种群动态的模拟结果。为初期研究方便,假设所有物种均受同样的似 Allee 效应影响。其中图 1 是似 Allee 效应相对较小,取值为 0.1 时的强-强物种、弱-弱物种的集合种群动态,图 2 是当似 Allee 效应增大至 0.3 时强-强物种、弱-弱物种的集合种群动态。同时考虑到统计随机性,环境随机性等随机因素,假设当物种多度小于 10⁻⁴时,即认为该物种灭绝。

① 资料来源于《南方都市报》。2001.3.15.

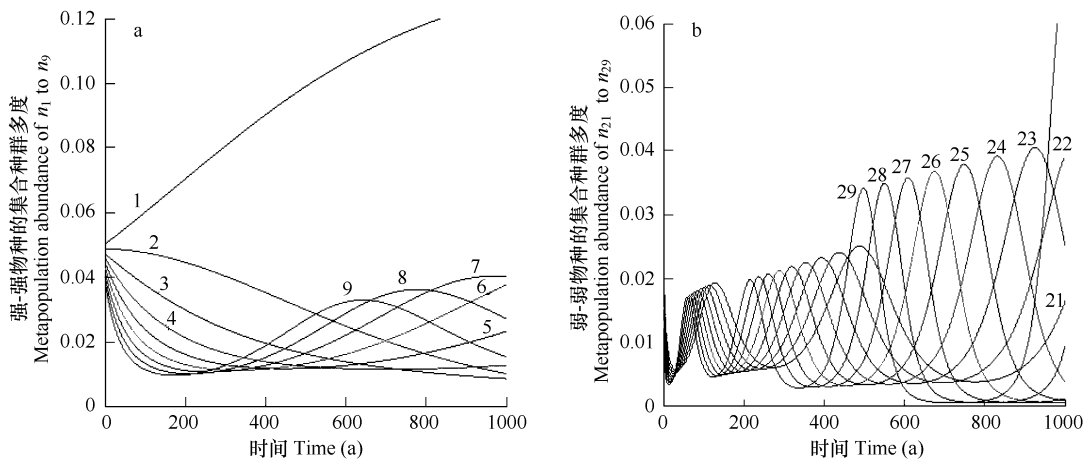


图1 似 Allee 系数 $a(i)=0.1$ 时,强-强物种、弱-弱物种的集合种群动态

Fig.1 The metapopulation dynamics of superior competitors and inferior ones in the case of $a(i)=0.1$

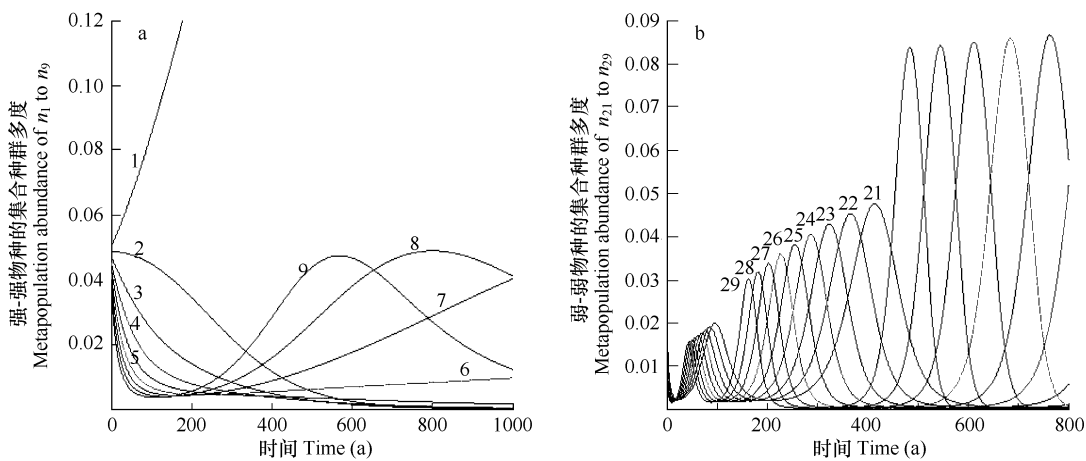


图2 似 Allee 系数 $a(i)=0.3$ 时,强-强物种、弱-弱物种的集合种群动态

Fig.2 The metapopulation dynamics of superior competitors , and inferior ones in the case of $a(i)=0.3$

从图1可见,在似 Allee 常数 $a(i)=0.1$ 时,无论是强-强物种,还是弱-弱物种的集合种群多度都发生了明显扰动与周期性振荡。短时间内竞争物种多度均在下降,但相差不大。时间越长,物种多度差异越明显。竞争性越强的物种,振荡周期越大;竞争力越弱的物种,振荡频率和相对振幅都越大。这种准周期振荡一方面来自物种对似 Allee 效应的不断适应,一方面来自于物种之间的非线性竞争。图1a 展现了强-强物种的集合种群动态对似 Allee 效应的响应。集合种群在长期的变周期振荡中相互竞争共存,其中竞争力最强的 n_1 (n_i 代表物种 i) 的种群多度呈现抛物线上升并在 900a 左右达到平衡态;其他物种经过很长时期的调整适应并做不同变周期的准周期振荡后逐渐达到平衡(表1)。图1b 是竞争力最弱的 $n_{21} \sim n_{29}$ 的集合种群动态,与强物种集合种群相似的是竞争力越弱物种的种群多度振荡周期越小,振荡频率越大,但弱物种的种间竞争远比强物种激烈的多,这是因为弱物种初始多度很小,即斑块占有率小,同时又受似 Allee 效应的直接干扰,持续存活的条件就是种间不断的激烈竞争,这种竞争导致的多度振荡幅度相当大。在长期的竞争过程中最劣势物种 $n_{29} \sim n_{27}$ 的集合种群由弱到强最终走向绝灭,这主要因为多度的振幅过大,种间竞争过强而灭绝(表1)。

图2及图3表明,似 Allee 效应增强后,集合种群的动态演化过程仍为变周期振荡,变周期越来越大,物种间竞争频率放缓,但波峰值明显增大,相对振幅也显著增加。似 Allee 效应使原本共存的集合种群无法继续共存,最强种 n_1 的平衡态多度随着似 Allee 效应增强而上升,而次强种 $n_2 \sim n_4$ 却在 n_1 的竞争排斥及似 Allee

效应作用下急剧衰退并走向灭绝,且竞争力越强,灭绝时间越短;对于弱-弱集合种群来说,似 Allee 效应的增强将导致所有弱物种集合种群按照竞争能力由弱至强依次全部灭绝,灭绝次序与强物种相反(见表 1)。

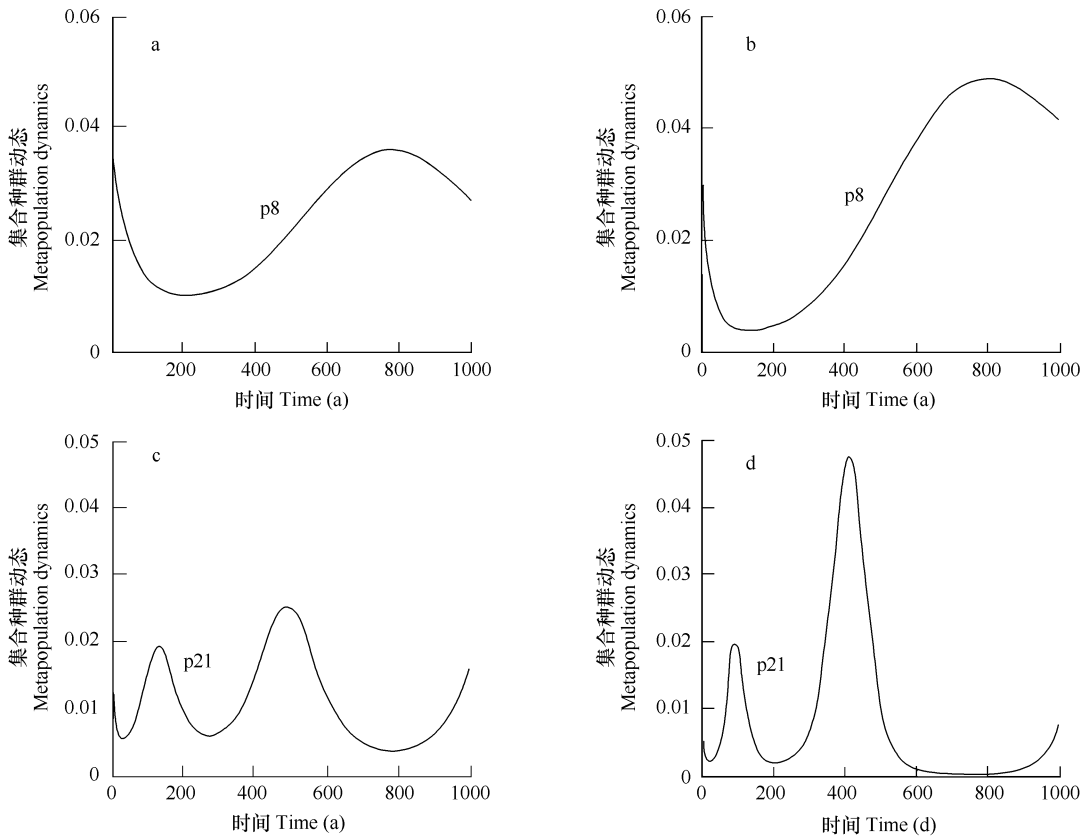


图 3 集合种群在不同似 Allee 效应影响下的多度变化比较,以 n_8 和 n_{21} 为例

Fig. 3 The comparison of metapopulation dynamics under different Allee-like effect, take the example of metapopulation dynamics of n_8 and n_{21}

表 1 仅受似 Allee 效应影响下的集合种群竞争灭绝时间及平衡态值

强/弱物种的集合种群排序 Metapopulation rank of superior and inferior species	$a(i)=0.1$		$a(i)=0.3$	
	灭绝时间 (a)	平衡态值	灭绝时间 (a)	平衡态值
	Extinction time (a)	Equilibrium values	Extinction time (a)	Equilibrium values
n_1	—	1.3×10^{-1}	—	2.6×10^{-1}
n_2	—	2.7×10^{-3}	945	—
n_3	—	5.6×10^{-3}	978	—
n_4	—	1.9×10^{-2}	1227	—
n_5	—	4.6×10^{-2}	—	5.9×10^{-4}
n_6	—	4.0×10^{-2}	—	1.3×10^{-2}
n_7	—	1.7×10^{-2}	—	5.4×10^{-2}
n_8	—	9.4×10^{-3}	—	1.2×10^{-2}
n_9	—	9.1×10^{-3}	—	3.9×10^{-3}
n_{21}	—	1.0×10^{-3}	1441	—
n_{22}	—	5.0×10^{-4}	1290	—
n_{23}	—	1.0×10^{-3}	1157	—
n_{24}	—	9.8×10^{-3}	1039	—
n_{25}	—	7.7×10^{-2}	933	—
n_{26}	—	8.6×10^{-3}	836	—
n_{27}	1460	—	748	—
n_{28}	1318	—	666	—
n_{29}	1190	—	592	—

从以上的数值模拟和预测 ,发现生境未发生任何变化时 ,似 Allee 效应本身对珍稀物种集合种群的续存就是一个干扰因素 ,将导致集合种群多度在种间激烈的竞争中作长期的变周期振荡 ,似 Allee 效应使竞争共存物种可能无法继续共存 ,甚至灭绝 ,且似 Allee 效应越强 ,物种存活时间越短 ,振荡过程越复杂 ,似 Allee 效应增强将对次强及劣势物种存活极为不利 ,对最强种及中间物种的影响较小。

3.2 生境丧失对具有似 Allee 效应的珍稀物种集合种群的影响

通常认为某类飞鸟 (如丹顶鹤)个数在 3 到 10 之间时 ,物种就将灭绝^[30]。盐城湿地的珍稀物种多数为鸟类 ,其活动半径很大 ,尤其是在交配期 ,因此假设盐城湿地中珍稀物种集合种群的似 Allee 效应常数为 0.2 ,即某物种个体数为 5 时 ,该物种灭绝。将生境丧失率 $D=0.29$ 代入模式 (2)中得到以下盐城湿地中的 29 种珍稀物种的集合种群动态。

如图 4 ,所有集合种群多度在生境丧失后的很短时间内急剧下降 ,由强至弱作变周期的准周期振荡 ,且越弱的物种下降速度越快 ,振荡周期越小 ,振荡频率越大。

对于强物种集合种群 (图 4a) n_1 的种群多度在生境丧失后迅速呈抛物线下降 ,不再是仅仅受到似 Allee 效应时的抛物线上升 (图 1a) 。其他次强物种多度下降幅度也显著大于中间物种及劣势物种 ,这是因为强物种具有较弱的迁移繁殖能力 ,对生境毁坏的影响更为敏感^[31,32] ,其适应能力最弱 ,一方面导致原有物种多度大幅下降 ,另一方面有效迁移繁殖能力大幅下降 ,又在似 Allee 效应直接影响下 ,导致强物种种群多度随着生境减少而迅速大幅度减小。模拟结果表明强物种集合种群在生境丧失后 ,尽管没有灭绝 ,但种群多度均处于很低的平衡态值上。

中间物种及弱-弱物种的集合种群在部分栖息地丧失后 (图 4b、c) ,多度在较短时间内便开始作变周期振荡 ,物种竞争力越弱 ,振幅越大 ,最劣势种群 $n_{29} \sim n_{19}$ 由弱到强在种间过强的竞争下在 304 ~ 890a 间逐渐全部灭绝 ,最劣势种 n_{29} 约 304a 左右全部灭绝 ,竞争力相对较强的 n_{19} 也在 890a 左右全部灭亡 ,灭绝的迟豫时间达百年。这应证了 Hanski 认为存在 “活着的灭绝物种” 的说法^[33] ,也就是说没有任何人类活动对栖息地继续干扰的情况下 ,很多物种的集合种群已经 “命中注定” 要灭绝。似 Allee 效应极大影响了生境丧失下的竞争力较弱物种的生存 ,弱物种的灭绝 ,使得强物种生存压力减小 ,因此和 Tilman^[29] 指出的当 $q < D$ 时 ,物种按强弱顺序依次灭绝的现象不同 ,强物种并未灭绝。

以上的数值模拟和预测说明了 ,似 Allee 效应对 n -珍稀物种集合种群影响显著 ,对集合种群续存是不可

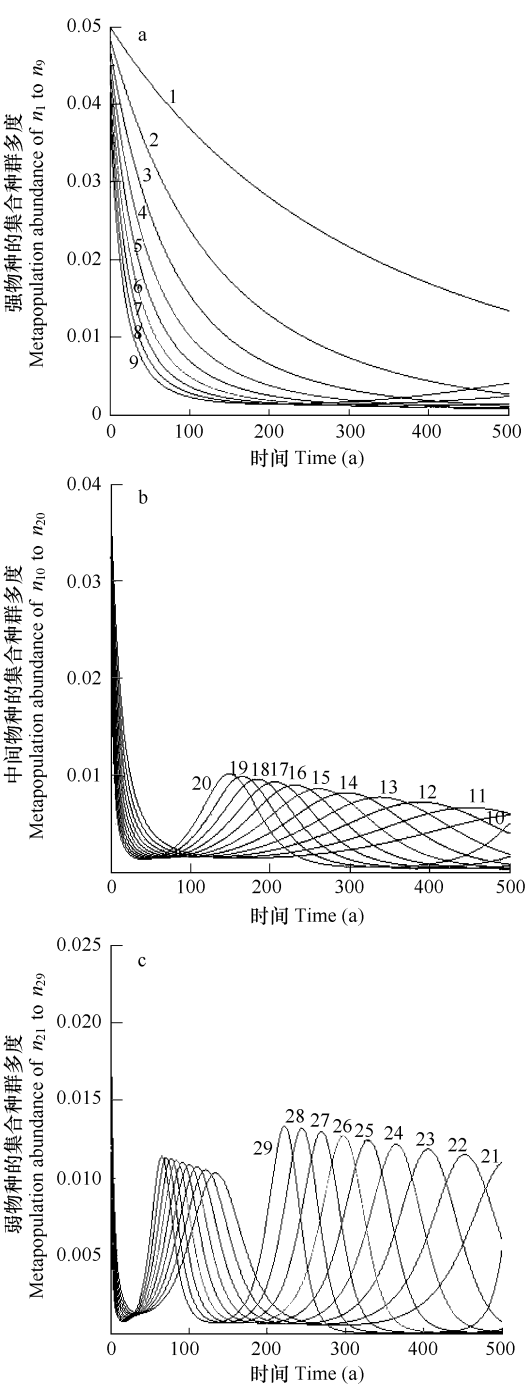


图 4 具有似 Allee 效应的集合种群动态对生境丧失的响应 ,其中 $a(i)=0.2$
Fig. 4 The response of metapopulation dynamics with Allee-like effects under habitat loss , and $a(i)=0.2$

忽视的干扰因素。似 Allee 效应使竞争共存物种无法继续稳定共存 ,似 Allee 效应越强 ,将极大影响次强物种及劣势物种的生存。对于次强物种 ,竞争力越强 ,灭绝时间越短 ,劣势物种则按竞争力由弱至强依次灭绝。对于盐城湿地的 29 种珍稀物种集合种群 ,11 种竞争力最弱的种群将在 304 ~ 890a 后灭绝 ,劣势种的灭绝减小了强物种的生存压力 ,保护了强物种续存 ,但对于盐城整个湿地生态系统的物种多样性保护是极为不利的 ,因为近 38% 的濒危物种已属于 “活着的死者”。

因此 ,当人类对生境的破坏达到一定程度后 ,即使停止了这种破坏 ,由于人类活动的时间累积效应及种群灭绝的迟滞效应 ,将导致部分珍稀物种集合种群在不远的将来灭绝。同时 ,由于这些珍稀物种灭绝迟滞时间长达百年甚至近千年 ,如果在此期间采取改善生境质量或恢复已破坏的生境等措施 ,这些珍稀种群有可能避免绝灭 ,继续存活。

4 盐城濒危物种多样性的保护方案

生境丧失和破坏对物种多样性保护有极大的影响作用 ,珍稀物种又极易受到似 Allee 效应影响 ,因此通过增加栖息地面积探讨盐城湿地中的 29 种濒危物种多样性的保护对策。此时模式 (2)应改为 :

$$\frac{dp_i}{dt} = m_i p_i (1 + D^* - \sum_{j=1}^i p_j) \left(\frac{p_i}{p_i + a_i} \right) - e_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i m_j p_j \left(\frac{p_j}{p_j + a_j} \right)$$

(4)

其中 $D^* > 0$ 表示增加的栖息地面积。

方案一 在原有 (即滩涂未被围垦前)湿地基础上 ,栖息地增加率为 5% ~ 10.2% ,可重点保护竞争力强的 25 ~ 28 个珍稀物种。

表 2 列举了增加不同的栖息地面积对物种多样性的保护作用 ,在原有湿地基础上增加 5% ~ 10.2% 的栖息地面积 ,才能在一定程度上弥补似 Allee 效应及生境丧失对物种多样性造成的严重影响 ,在此范围内栖息地面积增加越多 ,物种多样性越丰富 ,珍稀物种集合种群的灭绝种数越少。

方案二 原有湿地基础上 ,栖息地增加率为 10.3% ~ 16.1% ,29 个珍稀物种集合种群可全部存活。

图 5 是以强物种 n_7 、中间物种 n_{14} 和劣势物种 n_{29} 为代表 ,栖息地面积增加在 10.3% ~ 16.1% 之间时 ,珍稀物种的集合种群动态。模拟结果表明 ,受似 Allee 效应影响 ,集合种群动态过程中必然出现变周期振荡现象 ,但只要栖息地面积增加率在 10.3% ~ 16.1% 内 ,就不会有任何种群灭绝 ,此时濒危物种的多样性保护达到最好。但须注意的是 ,栖息地面积不断增加对次强种群生存并没有产生积极效应 ,栖息地面积增加越多 ,次强物种 $n_2 \sim n_5$ 的集合种群多度反而越小。这说明珍稀物种多样性保护过程中 ,栖息地面积增加对多样性的保护是一种有效方法 ,但同时必须采取针对具体种的保护措施保证所有集合种群的多度。

根据数值模拟的结果 ,适度增加栖息地面积对珍稀物种的多样性保护是有效的方法之一 ,可以在一定程度上降低似 Allee 效应以及原有栖息地破坏对自然生态系统的改变所造成的对稀有种群续存的严重影响。根据方案一 ,在现有土地资源非常紧张的情况下 ,在原有栖息地增加 5% ~ 10.2% ,也就是在现有盐城自然滩涂湿地 3200km²基础上增加 1560.7 ~ 1796.5 km² 的栖息地面积 ,才可能改变 29 种濒危物种中存在的竞争力最弱的 11 种 “活死者”的命运 ,在此范围内每多增加一点栖息地面积 ,活死者的种数就可能降低一些。根据方案二 ,为确保 29 种珍稀种群的多样性 ,不仅要在现有 3200 km² 的湿地基础上新增 1801 ~ 2064 km² 的栖息地面积 ,而且必须特别重视对次强物种的保护 ,可以从遗传多样性研究方面给予加强 ,因为遗传多样性是生物多样性与生态系统多样性的基础 ,将宏观的栖息地恢复与微观的遗传特性研究相结合 ,以提高濒危集合种群的多度 ,使濒危物种续存走向良性发展的道路 ,更好的为珍稀物种多样性保护工作提供理论指导。

5 讨论

本文通过建立生境丧失下具有似 Allee 效应的 n -珍稀物种的集合种群模式 ,模拟和预测了似 Allee 效应

表 2 栖息地增加 5% ~ 10.2% 时 ,集合种群多样性的响应
Table 2 The response of metapopulation diversity to different habitat restoration between 5% and 10.2%

栖息地增加面积 (%) Habitat restoration rate	灭绝物种 The species to be extinct	灭绝迟滞时间 (a) Time delay to extinct (a)
$D^* = 5$	$n_{26}、n_{27}、n_{28}、n_{29}$	639 ~ 913
$D^* = 8.5$	$n_{27}、n_{28}、n_{29}$	673 ~ 875
$D^* = 9$	$n_{28}、n_{29}$	682 ~ 780
$D^* = 10.2$	n_{29}	717

对多物种的集合种群动态的影响,以及盐城湿地中具有似 Allee 效应的 29 种珍稀物种集合种群对生境丧失的响应。从模拟结果看,似 Allee 效应对珍稀物种集合种群的影响不容忽视。似 Allee 效应导致集合种群多度在种间激烈的竞争中作长期变周期的准周期振荡,对珍稀物种续存是严重的干扰因素,似 Allee 效应可能使原本竞争共存物种无法继续共存,甚至灭绝,似 Allee 效应的增强对最强种及中间物种影响较小,但对次强种及劣势种的集合种群存活极为不利。盐城湿地由于多年来对滩涂的围垦开发,已丧失了 29% 的天然湿地,湿地生境丧失后,29 种濒危物种集合种群中有 38% 的劣势种将由弱到强最终灭绝,其灭绝迟豫时间为 304 ~ 890a 左右,印证了 Hanski 等人^[33]将现有景观中存在的大量的这些物种称为“活着的死者”的说法,也进一步证实了 Tilman 的“灭绝债”^[29]。此外,Tilman^[29]认为 $q < D$ 时,物种将按强弱顺序依次灭绝,但本文中生境丧失后,具有似 Allee 效应的强物种集合种群并未灭绝,原因可能和劣势集合种群灭绝后,减小了强物种生存压力有关。

基于盐城湿地中具有似 Allee 效应的 29 个濒危集合种群在生境丧失下的响应研究,提出了根据现实条件及不同的物种保护目标,通过增加相应栖息地面积实现珍稀物种多样性保护的 2 种不同方案。在现有 3200km² 的自然滩涂湿地基础上增加 1560.7 ~ 1796.5 km² 的栖息地面积,可以在一定程度上改变目前存在的“活死者”的劣势物种的命运,栖息地增加越多,“活死者”数越少,但不能保证 29 种物种全部存活。当栖息地面积增加在 1801 ~ 2064 km² 之间时,才可能保证全部种群的续存,说明适度增加栖息地面积对物种多样性的保护是有效的。需要注意的是在保证所有物种存活的前提下,次强物种多度仍会处于较低水平,因此必须将其他针对具体种实施的保护措施或研究手段与栖息地增加相结合,才能更好的为珍稀物种多样性的保护工作提供理论依据和实践指导。

人类活动造成的栖息地破坏使广泛分布的物种退缩到狭小的破碎化生境中,物种将因为似 Allee 效应、自然灾害、流行病等走向灭绝,栖息地破碎和丧失对自然生态系统的微小改变都将迫使人付出更大的代价。对盐城湿地里的这些濒危鸟类物种就是如此,自然湿地丧失了近 30% ,但必须在原有湿地基础上新增 16% 左右的栖息地面积才能保住这些稀有物种。然而,盐城滩涂的围垦和开发活动仍在继续,在现实中大规模的增加保护地面积也并不实际,在利用动力模型从理论上对物种保护努力作出尝试时,也不禁为这些珍稀物种的未来感到深深忧虑。

本文的模型考虑了栖息地丧失以及似 Allee 效应因素对濒危物种多样性的影响,并相应提出增加栖息地面积保护濒危物种的方案。由于各物种对栖息地的要求不一样,因此仅通过增加栖息地面积并不能准确获得哪些具体物种能够被保护;同时,栖息地丧失与生境质量的变化是时间 t 的函数,其他因素所引起的环境恶化、气候变异等也会影响物种多样性的变化,这使得模拟结果与实际情况有一定的差距,在预测绝对灭绝风险时,还存在大量的不确定性,所有这些有待于探讨和完善。

References :

[1] Osvaldo E S. Almost all about biodiversity. Science ,2003 ,299 (7):1521.
[2] Hanski I. Metapopulation dynamics. Nature ,1998 ,396 #1 -49.

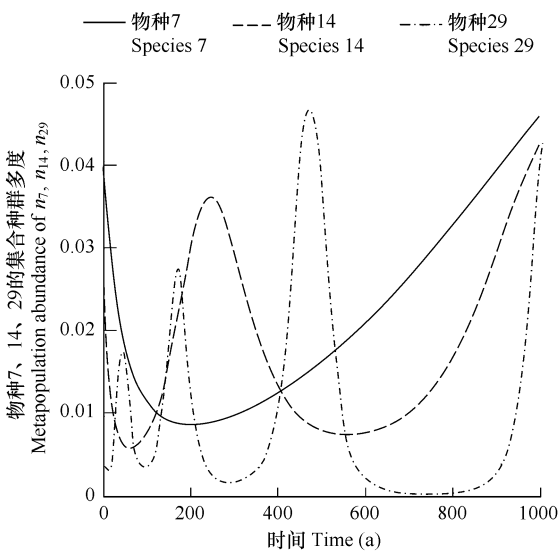


图 5 $D^* = 14\%$ 时,具有似 Allee 效应的集合种群动态,以 n_7 、 n_{14} 及 n_{29} 的集合种群为例
Fig. 5 The change of metapopulation abundance under habitat restoration between 10.3% and 16.1% ,take the example of $D^* = 14\%$ and metapopulation dynamics of n_7 、 n_{14} and n_{29}

[3] Pimm S L , Raven P , Extinction by numbers. *Nature* ,2000 ,403 ,843 — 845.

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

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

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

[7] Ricard V S , David A , Joan S. Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities ,*Ecological Complexity* ,2004 ,1 :65 — 75.

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

[9] Liu H Y , Lin Z S , Zhang M Y. How species responses to different habitat destruction caused by human activities. *Acta Pytoechologica Sinica* , 2005 ,29 (3) :429 — 435

[10] Liu H Y , Lin Z S , Zhang M Y. The dynamical simulation of the effects of human activities on species diversity : A case study of the effects of human-caused habitat destruction on waterfowls’ species diversity in Honghu wetland. *Acta Ecologica Sinica* ,2006 ,26 (2) :432 — 438

[11] Lin Z S , Wang S G. Study on the relation between the Animal Species extinction and habitat destruction. *Acta Ecologica Sinica* 2002 ,22 (4) 533 — 540.

[12] Liang R J , Lin Z S , Chen L L. The competition model of species at different types of habitat and simulation studies and applications. *Acta Ecologica Sinica* ,2006 ,26 (10) :3308 — 3316

[13] Ma Z J , Wang H , Liu X P. Disappearing home. *China’s Biosphere Reserves* ,1999 , (3) :16 — 19.

[14] Shu Y , Hu Y M , Guo D F , *et al.* The change of habitat suitable for the Red-crowned Crane in Yellow River Delta. *Chinese Journal of Zoology* , 2004 ,39 (3) :33 — 41.

[15] Wang L , Li X Z , Guo D F , *et al.* Scenarios study on returning farmland to wetlands for protecting red-crowned cranes in the Liaohe Delta. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 (8) :1710 — 1719.

[16] Li Y F , Zhu X D , Zou X Q. Resource-environmental pressure analysis and ecological cybernetics response : A case study of coastal wetlands in Yancheng , Jiangsu Province. *Journal of Natural Resources* ,2004 ,19 (6) :754 — 760.

[17] He C G , Sheng L X , Lang H Q , *et al.* Migration dynamics of *Grus japonensis* in recent years spring and conservation of its habitat in Xianghai Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2004 ,15 (9) :1523 — 1526.

[18] Dong K , Lu S C , Terry Healy. Carrying capacity of red-crowned cranes in the national Yangcheng rare birds Nature Reserve , Jiangsu Province , China. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (10) :2608 — 2615.

[19] Wan S W , Qin P , Zhu H G , *et al.* Evaluation of two artificial wetlands in Yancheng Natural Reserve , China. *Acta Ecologica Sinica* ,2000 ,20 (5) :759 — 765.

[20] Lv S C , Chen H , Du J J , Research on the effect of artificial wetland to the distribution of waterfowls in Yancheng National Nature Reserve. *Rural Eco-Environment* ,1996 ,12 (3) :15 — 17.

[21] Lv S C , Sun M , Gao Z D , *et al.* Distribution of *Grus japonensis* in Artificial Wetlands of Yancheng National Nature Reserve. *Wetland Science* , 2006 ,4 (1) :58 — 63.

[22] Allee W C. *Animal Aggregations : A Study in General Sociology.* Chicago :University of Chicago Press ,1931 :431.

[23] Wang G , Liang X G , Wang F Z , The competitive dynamics of populations subject to an Allee effect. *Ecolo. Model* ,1999 ,124 :183 — 192.

[24] Hui C , Li Z Z , Han X Z , *et al.* Theoretical framework of metapopulation and progress in application. *Acta Bot. Boreal-Occident. Sin.* 2004 ,24 (3) :551 — 557

[25] Amarasekare P , Allee effects in metapopulation dynamics. *Am. Nat.* ,1998 ,152 (2) :298 — 302

[26] Zhou S R , Wang G. Allee-like effects in metapopulations. *J. Biol. Math.* ,2002 ,17 :324 — 328

[27] Zhou S R , Liu C Z , Wang G. The competitive dynamics of metapopulations subject to the Allee-like effect. *Theoretical Population Biology* ,2004 , 65 :29 — 37.

[28] James S , *et al.* Ecological Forecasts : An Emerging Imperative. *Science* ,2001 ,293 :657 — 660.

[29] Tilman D , May R M , Lehman C L , *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* ,1994 ,371 :65 — 66.

[30] Lin Z S , Liu H Y , Liu H Y. 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*. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 25 (5) :945 — 951.

[33] Pahl Li , Winter J W , Heinsohn G. Variation in responses of arboreal marsupials to fragmentation of tropical rainforest in north eastern Australia. *Biological Conservation* ,1988 ,46 :71 — 82

[32] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist* ,1987 ,130 624 — 635

[33] Hanski I , Ovaskainen O. Extinction debt at extinction threshold. *Conserv. Biol.* ,2002 ,16 :666 — 673.

参考文献：

[9] 刘会玉 林振山 张明阳. 物种演化对人类活动作用下不同性质栖息地毁坏的响应. *植物生态学报* 2005 29 (3) :429 ~ 435.

[10] 刘会玉 林振山 张明阳. 人类活动效应对物种多样性影响的动力模拟——以洪湖湿地生境破坏对水鸟物种多样性的影响为例. *生态学报* 2006 26 (2) :432 ~ 438.

[11] 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) 533 ~ 540.

[12] 梁仁君 林振山 陈玲玲. 不同栖息地状态下物种竞争模式及模拟研究与应用. *生态学报* 2006 26 (10) 3308 ~ 3316.

[13] 马志军 王会 刘希平. 正在消失的家园. *中国生物圈保护区* ,1999 , (3) :16 ~ 19.

[14] 舒莹 胡远满 郭笃发 等. 黄河三角洲丹顶鹤适宜生境变化分析. *动物学杂志* 2004 39 (3) 33 ~ 41.

[15] 王凌 李秀珍 郭笃发 等. 辽河三角洲湿地以丹顶鹤生境保护为核心的退耕预案研究. *生态学报* 2004 24 (8) :1710 ~ 1719.

[16] 李杨帆 朱晓东 邹欣庆 等. 盐城海岸湿地资源环境压力与生态调控响应. *自然资源学报* 2004 ,19 (6) :754 ~ 760.

[17] 何春光 盛连喜 郎惠卿 等. 向海湿地丹顶鹤迁徙动态及其栖息地保护研究. *应用生态学报* 2004 ,15 (9) :1523 ~ 1526.

[18] 董科 吕士成 ,Terry Healy. 江苏盐城国家级珍禽自然保护区丹顶鹤的承载力. *生态学报* 2005 25 (10) 2608 ~ 2615.

[19] 万树文 钦佩 朱洪光 等. 盐城自然保护区两种人工湿地模式评价. *生态学报* 2000 20 (5) :759 ~ 765.

[20] 吕士成 陈浩 杜进进. 盐城自然保护区人工湿地对水鸟分布的影响. *农村生态环境* ,1996 ,12 (3) :15 ~ 17.

[21] 吕士成 , 孙明 高志东 等. 盐城国家级自然保护区人工湿地丹顶鹤的分布动态. *湿地科学* 2006 4 (1) 58 ~ 63

[24] 惠苍 李自珍 韩晓卓 等. 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.

[30] 林振山 刘会玉 刘红玉. 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. *生态学报* 2005 25 (5) 945 ~ 951.