

破碎栖息地中物种灭绝机制

刘会玉^{1,2}, 林振山^{1,2}, 孙 燕³, 杨 周^{1,2}, 原艳梅^{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;
3. 南京大学国土资源与旅游学系, 江苏 南京 210093)

摘要: 栖息地毁坏既会直接降低物种多度, 又会间接地降低物种迁移繁殖力, 同时还会改变原有的种间平衡。尽管已有研究表明栖息地毁坏是物种灭绝的主要原因之一, 但是尚未揭示破碎的栖息地中物种灭绝的驱动机制。通过元胞自动机模拟了物种灭绝对栖息地毁坏空间异质性响应的基础上, 进一步研究了栖息地毁坏和种间竞争对物种灭绝的影响。结果发现: 强物种的灭绝主要来自栖息地毁坏, 而弱物种的灭绝, 在随机毁坏下, 主要由栖息地毁坏与种间竞争共同决定, 而在边缘毁坏下则主要由种间竞争所引起的。栖息地毁坏与种间竞争共同引起的物种灭绝的时间非常短, 而栖息地毁坏或种间竞争所引起的物种灭绝时间则较长。

关键词: 栖息地毁坏; 种间竞争; 间接效应; 灭绝机制

文章编号: 1000-0933(2008)08-3668-07 中图分类号: Q141 文献标识码: A

The driving forces of species extinction in fragmented habitat

LIU Hui-Yu^{1,2}, LIN Zhen-Shan^{1,2}, SUN Yan³, YANG Zhou^{1,2}, YUAN Yan-Mei^{1,2}

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

3 Department of Land Resources and Tourism Resources, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3668 ~ 3674.

Abstract: Habitat fragmentation can reduce not only species abundance directly due to occupied patches being destroyed, but also the effective colonization rates indirectly. Moreover, habitat fragmentation can change the equilibrium among competitors. Previous studies to date consider habitat fragmentation to be the major cause of species loss. However, most analyses have been limited to the studies of consequences of habitat destruction. They do not reveal the driving mechanism. In this paper, we have studied the effects of habitat destruction and competition on species extinction in fragmented habitat. The results show that: the extinctions of superior competitors come from habitat destruction. However, the extinctions of inferior competitors decide by both habitat destruction and inter-competition under random destruction, and mainly by interspecific competition under edge destruction. The extinction time is much shorter when affected by habitat destruction and interspecific competition, while it is longer when affected by habitat destruction or interspecific competition. So, random destruction is more unfavorable for inferior competitors, and edge destruction is more unfavorable for superior competitors. Aggregated exploitation should be taken to decrease impacts on superior competitors, while random and disaggregate exploitation should be taken to decrease impacts on poor competitors.

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: 2008-01-21; 修订日期: 2008-06-12

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: liuhuiyu@njnu.edu.cn

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

Received date: 2008-01-21; **Accepted date:** 2008-06-12

Biography: LIU Hui-Yu, Ph. D., mainly engaged in metapopulation ecology. E-mail: liuhuiyu@njnu.edu.cn

Key Words: habitat destruction; interspecific competition; indirect effect; extinction mechanism

已有研究表明物种灭绝与栖息地毁坏之间有着紧密的联系^[1~4]。栖息地毁坏对种群的影响可以分为直接效应和间接效应^[5]:栖息地毁坏不只是由于面积的减小而带来物种多度的直接减小(直接效应);同时,栖息地毁坏还带来栖息地的破碎,导致斑块间的隔离,使得新生个体迁移到毁坏的斑块上将不能存活,即降低了有效迁移繁殖率(间接效应)。与此同时,在多物种共存的群落里,物种之间必然存在着竞争(本文中的竞争是指对栖息地空间的竞争),表现在由于强物种入侵而死亡以及弱物种后代入侵强物种失败。与此同时,栖息地毁坏还会改变集合种群的结构,从而改变原有种间竞争的平衡。尽管已有大量研究模拟了物种灭绝对栖息地毁坏的响应^[6~14],然而并未揭示破碎栖息地中,物种灭绝究竟是因为栖息地毁坏直接或间接的影响,或者是种间竞争变化的影响。刘会玉等^[13]通过元胞自动机和分形模拟了集合种群动态对栖息地毁坏空间异质性的响应,本文在该文的基础上进一步分离出栖息地毁坏直接、间接效应和竞争效应对集合种群动态的影响,从而确定物种灭绝的直接驱动机制。从而为保护不同物种在破碎栖息地中的长期续存提供一定的理论依据。

1 模型

目前,研究栖息地毁坏对集合种群动态和续存的影响的模型主要有两大类:空间隐含模型和空间显含模型。空间显含模型可以在一定程度上描述栖息地结构对集合种群动态和长期续存的影响^[6,7],而这是空间隐含模型所无法实现的;另外该类模型还可以研究种间相互作用的后果^[15]和种群领域性行为^[16]。而其中的元胞自动机模型在计算机上比较容易实现,是空间显含模型的代表。

在本文中,定义模式为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,以及被 n 物种中的某一物种所占有。如果元胞状态为 0,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,依此论推。而如果元胞处于 $n+1$ 状态,那么表示该点空白。初始的时候,将有 D (栖息地毁坏率)比例的斑块毁坏(即元胞状态为 0),并以 p_i^0 (即各个物种的多度)的比例随机地对元胞进行状态赋值。对于每一模拟步长,元胞状态根据以下规则进行更新:

(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)的概率产生后代,并向最近 8 个邻域(摩尔邻域)元胞侵占。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,入侵失败,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,即该元胞空白,状态转为 $n+1$ 。

在每一模拟步长,统计了物种 i 的个体总数,由于栖息地毁坏而直接死亡的个体数,其后代迁移到毁坏的元胞上死亡的个体数,物种 i 由于强物种入侵而死亡的个体数,以及其后代入侵强物种所在元胞而死亡的个体数。

为了研究栖息地毁坏直接、间接效应和竞争效应对集合种群动态的影响,进一步定义了不同物种所受到的栖息地毁坏直接效应(DE_i)和间接效应(IE_i),以及竞争效应(CE_i),如下:

$$DE_i = \frac{\text{物种 } i \text{ 由于栖息地毁坏直接死亡的个体数}}{\text{物种 } i \text{ 个体总数} \times C_i} \quad (\text{直接效应}) \quad (1)$$

$$IE_i = \frac{\text{物种 } i \text{ 后代扩散到毁坏斑块上死亡的个体数}}{\text{物种 } i \text{ 个体总数} \times C_i} \quad (\text{间接效应}) \quad (2)$$

$$CE_i = \frac{\text{物种 } i \text{ 由于竞争失败而死亡个体数}}{\text{物种 } i \text{ 个体总数} \times C_i} \quad (\text{竞争效应}) \quad (3)$$

式(1)表示物种 i 因所占有的栖息地的毁坏而直接死亡的比例;式(2)表示物种 i 的后代在向周围斑块扩散时,由于扩散到毁坏的斑块上而不能存活的比例;式(3)表示的竞争效应包含了两部分:物种 i 个体由于强物种入侵到其所占斑块而死亡比例,以及物种 i 的后代扩散到强物种所占斑块中由于竞争失败而死亡的比例。

本文仍采用 Tilman^[8] 的假设,即假定所有的物种死亡率为 m ,竞争力强的物种迁移繁殖能力弱,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:

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

式中, q 为最强物种的多度。从(1)式可见, q 越大,群落的迁移繁殖能力越强,物种之间的迁移繁殖能力差异越大,并且物种之间多度的差异越大。

本文是基于“集合种群动态对生境毁坏空间异质性的响应”一文^[13]的模拟结果,进一步研究栖息地随机瞬间毁坏和边缘瞬间毁坏情况下物种灭绝的驱动机制。因此,参数的选取均与该文一致: $D=0.3$, $m=0.02$, $n=8$;选取 $q=0.32 > D$ 和 $q=0.03 < D$,分别代表了温带森林和热带雨林群落^[8];并以随机毁坏和边缘毁坏为例来研究破碎栖息地中物种灭绝的驱动机制。具体模拟过程见参考文献^[13]。

在栖息地瞬间毁坏下,其直接作用表现在瞬间将使所有物种的多度同时减少相应比例,之后,其直接效应为零。因而,在瞬间毁坏下,栖息地毁坏对物种多度变化的影响主要表现在其间接效应下。因此,本文仅研究栖息地毁坏间接效应与竞争效应对物种灭绝的影响。

2 模拟结果

2.1 随机毁坏

图1是 $q=0.32$ 时,随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应(a)与竞争效应(b)对不同物种的影响,而图2是随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应与竞争效应对灭绝的物种1(a),5(b),7(c)和8(d)的影响。

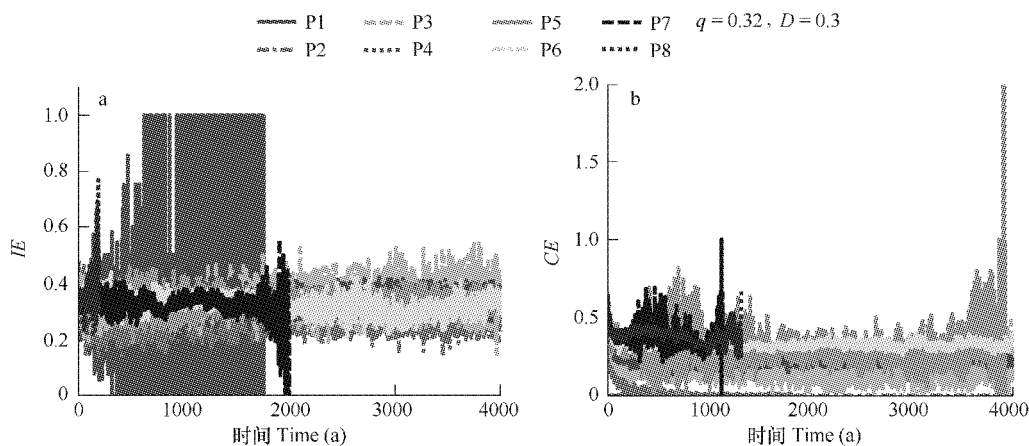


图1 随机毁坏下,不同物种的栖息地毁坏间接效应 IE(a) 与竞争效应 CE(b)

Fig. 1 Indirect effect of habitat destruction IE (a) and competition effect CE (b) on different species under random destruction

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

从图1a可见,物种越强,所受到的栖息地毁坏间接效应越大,尤其是物种1和3,这是因为强物种的繁殖迁移能力较弱,更易受到栖息地毁坏的影响^[12]。同时,栖息地毁坏间接效应对不同物种的影响有逐步增强的趋势。从图1b可见,物种越弱,所受到的竞争效应也越大,这一方面是因为物种越弱,其竞争能力越弱,因强物种入侵而带来的竞争越大,另一方面,物种越弱,其繁殖能力越强,产生的后代越多,因扩散到强物种所在斑块而死亡的后代也越多,在这两个因素影响下,竞争对弱物种的影响非常大。弱物种所受竞争逐渐增强,而强物种所受竞争却逐渐减小。从图1a与图2a可见,在1800a时,物种1所受到的栖息地毁坏间接效应的影响

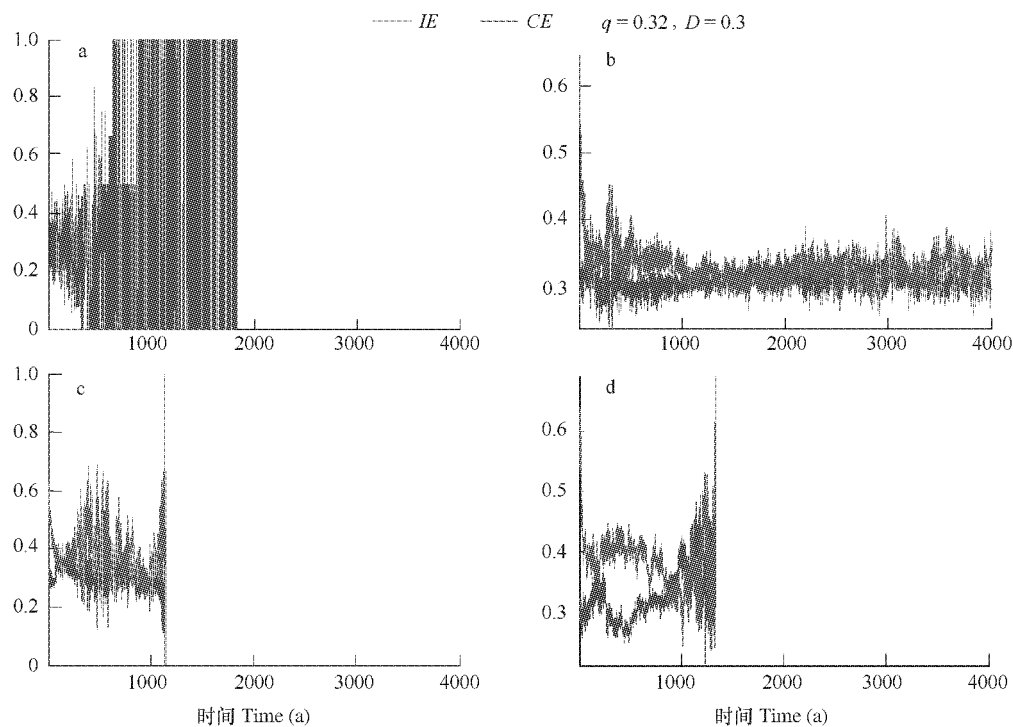


图2 随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应 IE 与竞争效应 CE 对物种 1(a),5(b),7(c),8(d) 的影响

Fig. 2 Indirect effect of habitat destruction IE and competition effect CE of species 1(a),5(b),7(c) and 8(d) under random destruction

非常大,因而物种 1 的灭绝主要是由栖息地毁坏决定的。从图 2b 可见,物种 5 在 3800a 左右,由于栖息地毁坏间接效应与竞争压力的陡然增强而灭绝,并且栖息地毁坏间接效应与竞争效应对物种的作用强度相当,即物种 5 的灭绝由栖息地毁坏和竞争共同决定。从图 2c 和 2d 可见,物种 7 和 8 的灭绝由栖息地毁坏与竞争效应共同决定。

图 3 是 $q = 0.03$ 时,随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应与竞争效应对不同物种的影响。从图 3 可见,在 q 很小的情况下,栖息地随机毁坏间接效应和竞争效应对物种的影响较小,并且在时间上不连续。尽管强物种所受栖息地毁坏间接效应大,而弱物种所受竞争效应大,但物种间的差异较小,同时对弱物种的影响时间较

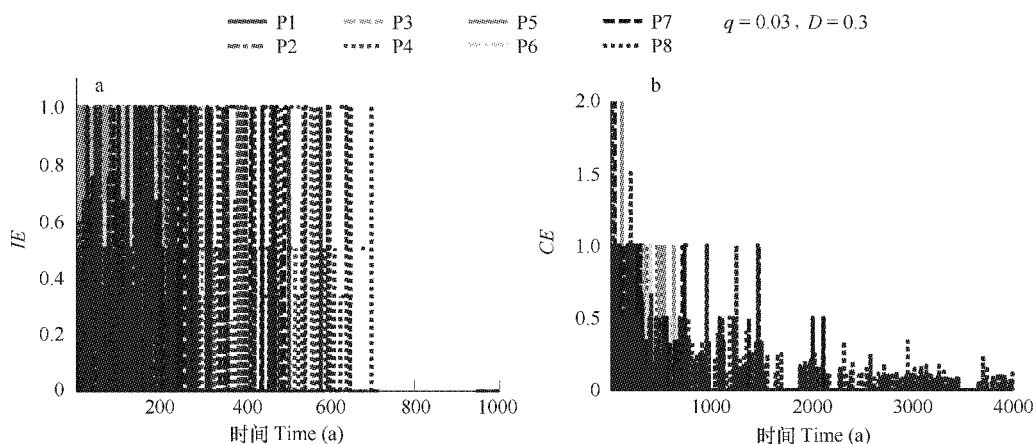


图3 随机毁坏下,不同物种所受栖息地毁坏间接效应 IE 与竞争效应 CE 对不同物种的影响

Fig. 3 Indirect effect of habitat destruction IE (a) and competition effect CE (b) on different species under random destruction

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

长。栖息地毁坏间接效应对各个物种的影响的幅度要远大于竞争效应。并且,竞争效应主要集中在栖息地毁坏后的 300a 以内,影响着弱物种 5,6,7,8,9。之后,种间竞争逐渐减弱,而栖息地毁坏的间接效应则持续到物种全部灭绝。

2.2 边缘毁坏

图 4 是边缘毁坏下,栖息地毁坏间接效应(a)与竞争效应(b)对不同物种的影响,而图 5 是边缘毁坏下,栖息地毁坏间接效应与竞争效应对灭绝的物种 3(a),6(b)和 8(c)的影响。

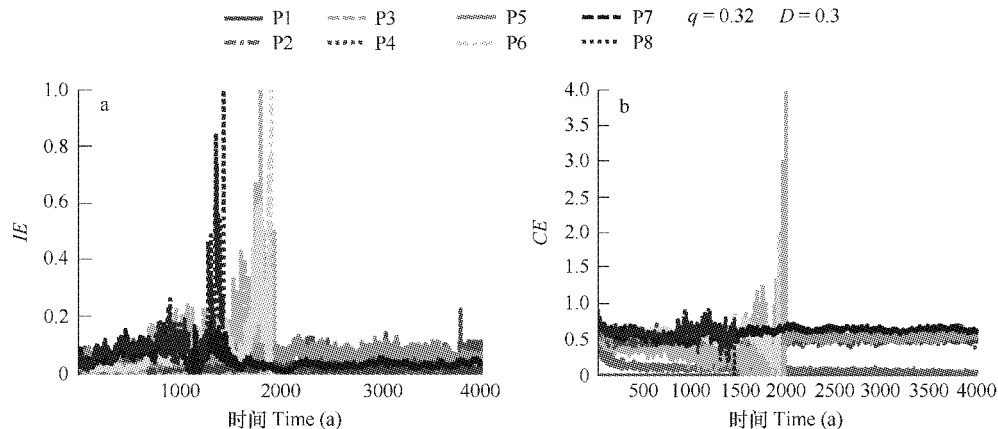


图 4 边缘毁坏下,不同物种的栖息地毁坏间接效应 IE (a) 与竞争效应 CE (b)

Fig. 4 Indirect effect of habitat destruction IE (a) and competition effect CE (b) on different species under edge destruction

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

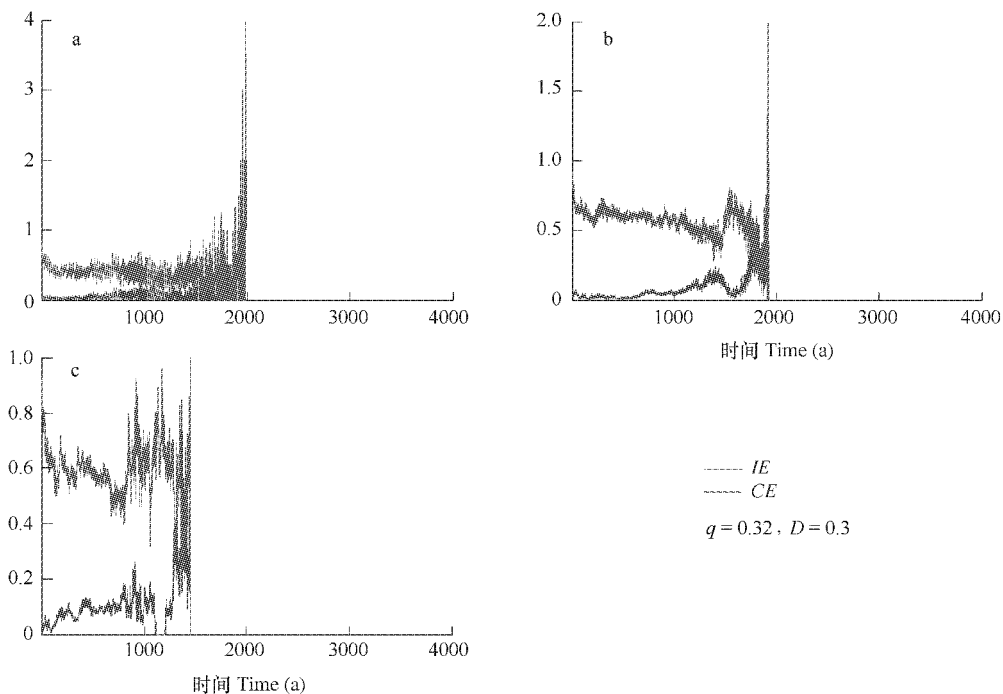


图 5 边缘毁坏下,栖息地毁坏间接效应 IE 与竞争效应 CE 对物种 3(a), 6(b) 和 8(c) 的影响 ($q=0.32, D=0.3$)

Fig. 5 Indirect effect of habitat destruction IE and competition effect CE of species 3(a), 6(b) and 8(d) under edge destruction ($q=0.32, D=0.3$)

从图 4a 可见,与随机毁坏不同的是,在边缘毁坏下,越弱的物种所受栖息地毁坏间接效应越大,这是因为在边缘毁坏下,残余栖息地的分布连续,有利于弱物种的集聚,而集聚在一定程度上将会使弱物种更易受到栖

息地毁坏的影响^[17,18]。与此同时,栖息地破碎化程度较小,残留的栖息地并不破碎,弥补了强物种弱的迁移繁殖能力^[4],即强弱迁移能力的差异所起作用并不如随机毁坏的显著。强物种 1 和 2 所受到的栖息地毁坏的效应较弱,因而物种 1 在栖息地中没有灭绝。各个物种所受栖息地毁坏的影响波动的强度和频率较大,这也正是弱物种的波动较为频繁^[13]的原因,即边缘毁坏下,物种多度的振荡主要来自栖息地毁坏的间接效应。从图 4b 可见,物种所受的竞争效应的强度一般都大于栖息地毁坏的间接效应,但是除了物种 3 外,其它物种所受竞争效应的变化幅度较小,并且物种间所受竞争效应的差异较小。另外竞争对物种 3 的影响逐渐上升,这是因为物种 2 在群落中不断壮大,使得来自物种 2 的竞争大幅增长,而栖息地毁坏所带来的作用也有所增长。同时,从图 5a 可见,栖息地毁坏间接效应远不及竞争所带来的影响大。因此,物种 3 的灭绝由竞争与栖息地毁坏共同决定,但以竞争为主。从图 5b 可见,尽管物种 6 所受的竞争效应一直要大于栖息地毁坏的间接效应,但是栖息地毁坏间接效应快速地增长,在 1800a 时,两者的强度相当,因此,物种 6 的灭绝主要由栖息地毁坏和竞争共同决定。同样,从图 5c 可见,物种 8 的灭绝由竞争和栖息地毁坏间接效应共同决定,以竞争为主。

图 6 是 $q=0.03$ 时,边缘毁坏下,栖息地毁坏间接效应与竞争效应对不同物种的影响。从图 6a 可见下,在 1000a 以前,越强的物种所受到的栖息地毁坏间接效应越大,这是因为物种的迁移繁殖力都很小,集聚效应小,而物种多度远小于栖息地毁坏幅度,仍然是迁移能力弱的强物种更易受到栖息地毁坏的影响。而在后期,栖息地毁坏间接效应集中在对幸存的物种 8 和 7 的影响。从图 6b 可见,越弱的物种所受到的竞争效应越强,持续时间越长,但这种差异较小。边缘毁坏对不同物种多度的影响的差异主要体现在栖息地毁坏间接效应上,因此,物种大致由强到弱依次灭绝。由于栖息地的破碎程度较小,边缘毁坏下物种所受到的栖息地毁坏的间接效应要小于随机毁坏下的,使得弱物种 7 和 8 最终能存活下来^[13]。与此同时,所受到的竞争效应则要大于随机毁坏下的。

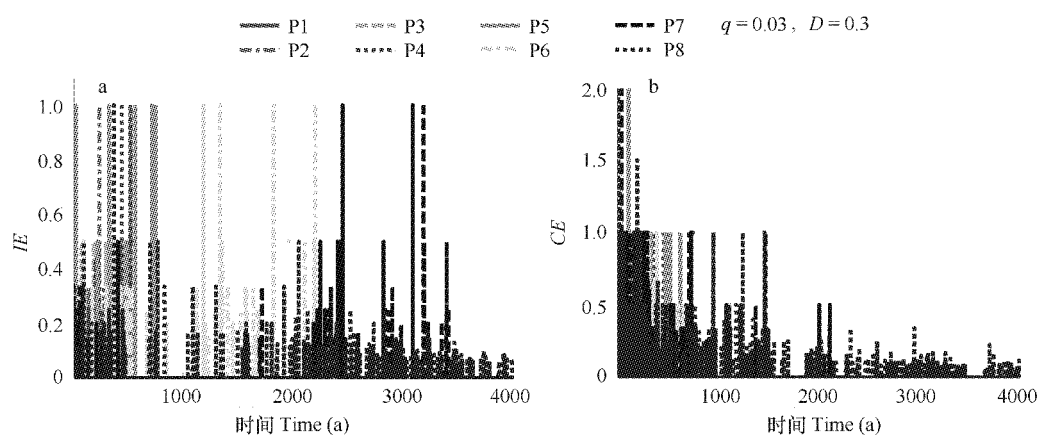


图 6 边缘毁坏下,不同物种所受栖息地毁坏间接效应 IE(a)与竞争效应 CE(b)

Fig. 6 Indirect effect of habitat destruction (a) and competition effect (b) on different species under edge destruction

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

3 结论

通过研究栖息地毁坏间接效应和竞争效应对物种灭绝的影响发现,在随机毁坏下,栖息地毁坏的影响要大于竞争的影响,因而,随机毁坏对迁移繁殖能力弱的强物种破坏大。而在边缘毁坏下,竞争的影响要远大于栖息地毁坏的影响,尤其是具有绝对优势物种的群落,因而对竞争力弱的物种的影响大。因此,强物种的灭绝主要来自栖息地毁坏所导致的有效迁移繁殖能力的减小,而弱物种的灭绝,在随机毁坏下,主要由栖息地毁坏与种间竞争共同决定,而在边缘毁坏则主要由种间竞争引起。由栖息地毁坏与种间竞争共同引起的物种灭绝的时间非常短,而仅由栖息地毁坏或者种间竞争所引起的物种灭绝时间则较长。为了减少对优势种群的破坏,多应采用边缘、集聚式的开发方式,而为了减少对稀有物种的破坏,则主要采用随机、非集聚的方式开发。

References:

- [1] MacArthur R H, Wilson E O. The Theory of Island Geography. Princeton Press, Princeton, NJ. 1967.
- [2] Didham R K, Hammond P M, Lawton J H, *et al.* Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecol Mon*, 1998, 68(3): 295 — 323.
- [3] Ney-Nifle M, Mangel M. Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conserv Biol*, 2000, 14: 893 — 898.
- [4] Malanson G. P. Extinction-debt trajectories and spatial patterns of habitat destruction. *Annals, Assoc. Am. Geograph*, 2002, 92: 177 — 188.
- [5] Liu HY, Lin ZS, Wen T, *et al.* The mechanism of species extinction under habitat destruction at different rates. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(6): 2410 — 2418.
- [6] Bascompte J R. Sole. Habitat fragmentation and extinction thresholds in explicit models. *J Anim Ecol*, 1996, 65: 465 — 473.
- [7] Bascompte J, Solé RV. Effects of Habitat Destruction in a Prey-Predator Metapopulation. *J Theor Biol*, 1998, 195: 383 — 393.
- [8] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *Am Nat*, 1997, 149: 407 — 435.
- [9] Casagrandi R, Gatto M. Habitat Destruction, Environmental Catastrophes, and Metapopulation Extinction. *Theor Pop Biol*, 2002, 61: 127 — 140.
- [10] Hanski I, Ovaskainen O. Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theor Pop Biol*, 2003, 64: 119 — 127.
- [11] Cushman SA. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biol Conserv*, 2006, 128: 231 — 240.
- [12] Fahrig L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecol Appl*, 2002, 12: 346 — 353.
- [13] Liu H Y, Lin Z S, Liang R J, *et al.* Metapopulation dynamics response to the spatial heterogeneity of habitat destruction. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3286 — 3293.
- [14] Liu H Y, Lin Z S, Wen T. Responses of metapopulation dynamics to two different kinds of habitat destruction caused by human activities. *Plant Ecol*, 2007, 188, 53 — 65.
- [15] Huxel G R, Hastings A. Population size dependence, competitive coexistence and habitat destruction. *J Anim Ecol*, 1998, 67(3): 446 — 453.
- [16] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *Am Nat*, 1987, 130: 624 — 635.
- [17] Kondoh K. High Reproductive Rates Result in High Predation Risks: A Mechanism Promoting the Coexistence of Competing Prey in Spatially Structured Populations. *Am Nat*, 2003, 161: 299 — 309.
- [18] Graniero P A. The influence of landscape heterogeneity and local habitat effects on the response to competitive pressures in metapopulations. *Ecol Model*, 2007, 203: 349 — 362.

参考文献:

- [5] 刘会玉, 林振山, 温腾, 梁仁君. 不同生境破坏速度下的物种灭绝机制. *生态学报*, 2007, 27(6): 2410 ~ 2418.
- [13] 刘会玉, 林振山, 梁仁君, 温腾. 集合种群动态对生境破坏空间异质性的响应. *生态学报*, 2007, 27(8): 3286 ~ 3293.

式(1)表示物种*i*因所占有的栖息地的毁坏而直接死亡的比例;式(2)表示物种*i*的后代在向周围斑块扩散时,由于扩散到毁坏的斑块上而不能存活的比例;式(3)表示的竞争效应包含了两部分:物种*i*个体由于强物种入侵到其所占斑块而死亡比例,以及物种*i*的后代扩散到强物种所占斑块中由于竞争失败而死亡的比例。

本文仍采用Tilman^[8]的假设,即假定所有的物种死亡率为*m*,竞争力强的物种迁移繁殖能力弱,栖息地未受破坏时平衡态的物种多度*p*₀^{*}和迁移繁殖率*c*_{*i*}均为几何级数分布:

$$m_i = m; p_i = q(1 - q)^{i-1}, c_i = m/(1 - q)^{2i-1}, i = 1, 2, \dots, n \tag{4}$$

式中,*q*为最强物种的多度。从(1)式可见,*q*越大,群落的迁移繁殖能力越强,物种之间的迁移繁殖能力差异越大,并且物种之间多度的差异越大。

本文是基于“集合种群动态对生境破坏空间异质性的响应”一文^[13]的模拟结果,进一步研究栖息地随机瞬间毁坏和边缘瞬间毁坏情况下物种灭绝的驱动机制。因此,参数的选取均与该文一致:*D* = 0.3, *m* = 0.02, *n* = 8;选取 *q* = 0.32 > *D* 和 *q* = 0.03 < *D*, 分别代表了温带森林和热带雨林群落^[8];并以随机毁坏和边缘毁坏为例来研究破碎栖息地中物种灭绝的驱动机制。具体模拟过程见参考文献^[13]。

在栖息地瞬间毁坏下,其直接作用表现在瞬间将使所有物种的多度同时减少相应比例,之后,其直接效应为零。因而,在瞬间毁坏下,栖息地毁坏对物种多度变化的影响主要表现在其间接效应下。因此,本文仅研究栖息地毁坏间接效应与竞争效应对物种灭绝的影响。

2 模拟结果

2.1 随机毁坏

图1是 *q* = 0.32 时,随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应(a)与竞争效应(b)对不同物种的影响,而图2是随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应与竞争效应对灭绝的物种1(a),5(b),7(c)和8(d)的影响。

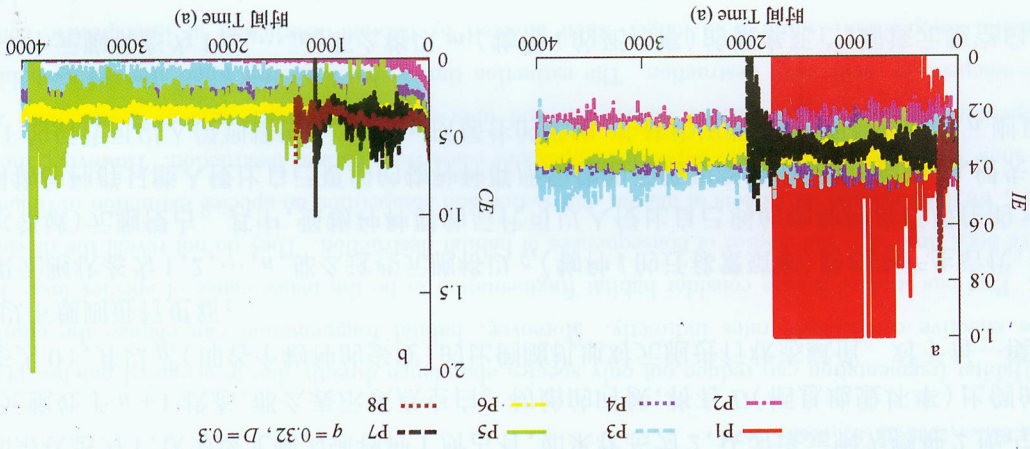


图1 随机毁坏下,不同物种的栖息地毁坏间接效应 IE(a)与竞争效应 CE(b)

Fig. 1 Indirect effect of habitat destruction IE (a) and competition effect CE (b) on different species under random destruction

species 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 respectively

从图1a可见,物种越强,所受到的栖息地毁坏间接效应越大,尤其是物种1和3,这是因为强物种的繁殖迁移能力较弱,更易受到栖息地毁坏的影响^[12]。同时,栖息地毁坏对不同物种的影响有逐步增强的趋势。从图1b可见,物种越弱,所受到的竞争效应也越大,这一方面是因为物种越弱,其竞争能力越弱,因强物种入侵而带来的竞争越大,另一方面,物种越弱,其繁殖能力越强,产生的后代越多,因扩散到强物种所在斑块而死亡的后代也越多,在这两个因素影响下,竞争对弱物种的影响非常大。弱物种所受竞争逐渐增强,而强物种所受竞争却逐渐减小。从图1a与图2a可见,在1800a时,物种1所受到的栖息地毁坏间接效应的影响

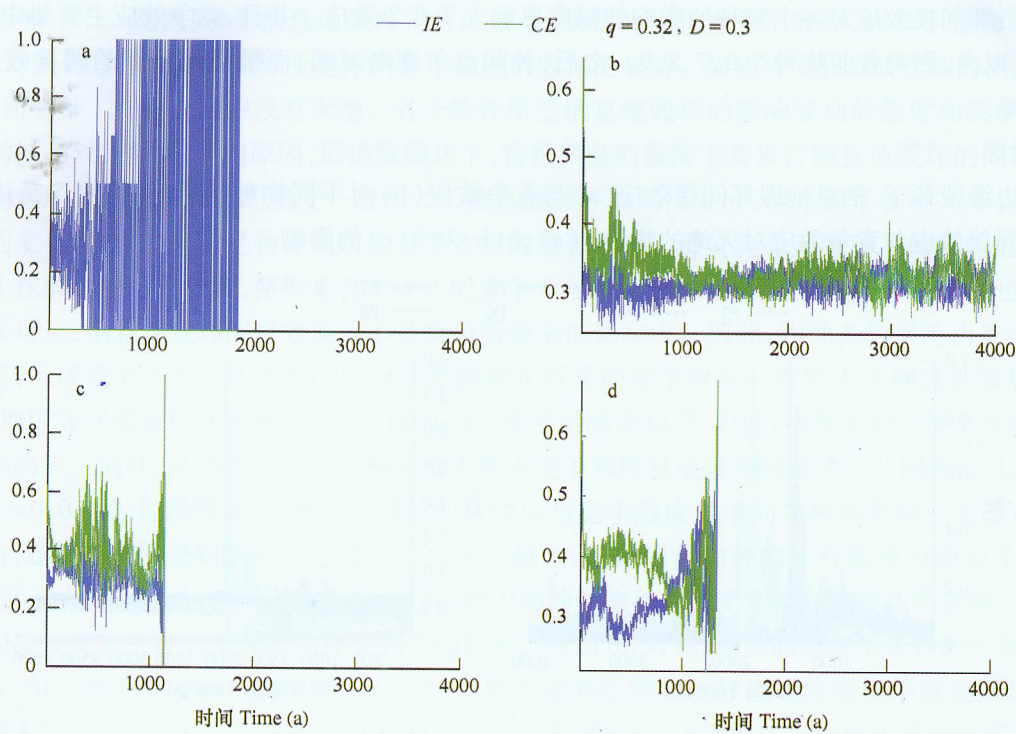


图2 随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应 *IE* 与竞争效应 *CE* 对物种 1(a),5(b),7(c),8(d) 的影响

Fig. 2 Indirect effect of habitat destruction *IE* and competition effect *CE* of species 1(a),5(b),7(c) and 8(d) under random destruction

非常大,因而物种 1 的灭绝主要是由栖息地毁坏决定的。从图 2b 可见,物种 5 在 3800a 左右,由于栖息地毁坏间接效应与竞争压力的陡然增强而灭绝,并且栖息地毁坏间接效应与竞争效应对物种的作用强度相当,即物种 5 的灭绝由栖息地毁坏和竞争共同决定。从图 2c 和 2d 可见,物种 7 和 8 的灭绝由栖息地毁坏与竞争效应共同决定。

图 3 是 $q = 0.03$ 时,随机毁坏下,栖息地毁坏间接效应与竞争效应对不同物种的影响。从图 3 可见,在 q 很小的情况下,栖息地随机毁坏间接效应和竞争效应对物种的影响较小,并且在时间上不连续。尽管强物种所受栖息地毁坏间接效应大,而弱物种所受竞争效应大,但物种间的差异较小,同时对弱物种的影响时间较

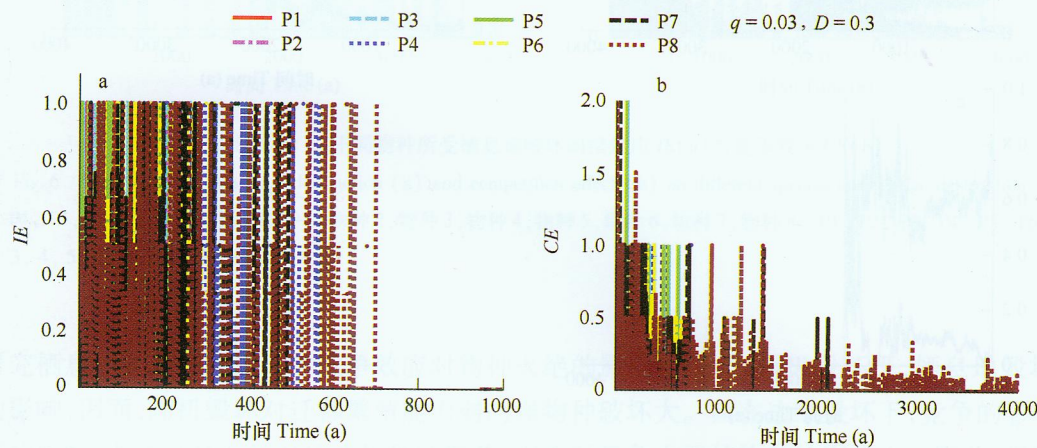


图3 随机毁坏下,不同物种所受栖息地毁坏间接效应 *IE* 与竞争效应 *CE* 对不同物种的影响

Fig. 3 Indirect effect of habitat destruction *IE* (a) and competition effect *CE* (b) on different species under random destruction

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

长。栖息地破坏间接效应对各个物种的影响的幅度要远大于竞争效应。并且,竞争效应主要集中在栖息地破坏后的300a以内,影响着弱物种5,6,7,8,9。之后,种间竞争逐渐减弱,而栖息地破坏的间接效应则持续到物种全部灭绝。

2.2 边缘破坏

图4是边缘破坏下,栖息地破坏间接效应(a)与竞争效应(b)对不同物种的影响,而图5是边缘破坏下,栖息地破坏间接效应与竞争效应对灭绝的物种3(a),6(b)和8(c)的影响。

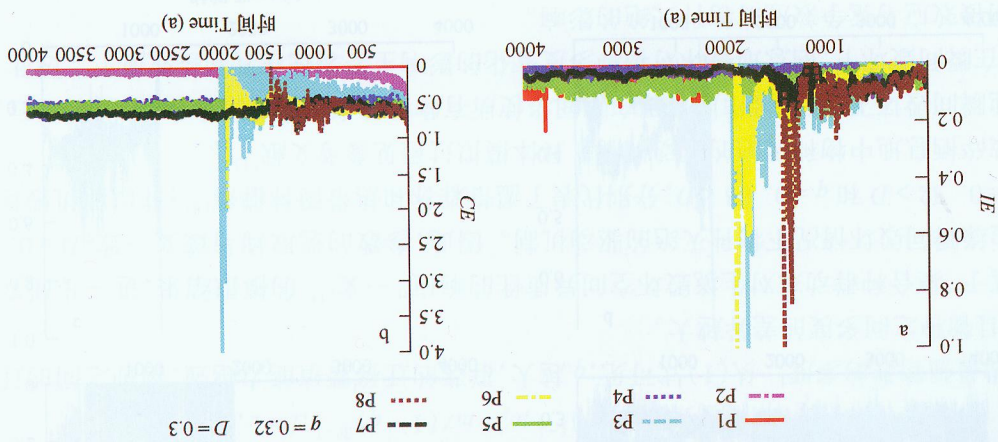


图4 边缘破坏下,不同物种的栖息地破坏间接效应IE(a)与竞争效应CE(b)
Fig. 4 Indirect effect of habitat destruction IE (a) and competition effect CE (b) on different species under edge destruction
species 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 respectively
P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8 分别为物种1, 物种2, 物种3, 物种4, 物种5, 物种6, 物种7, 物种8 P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8 are

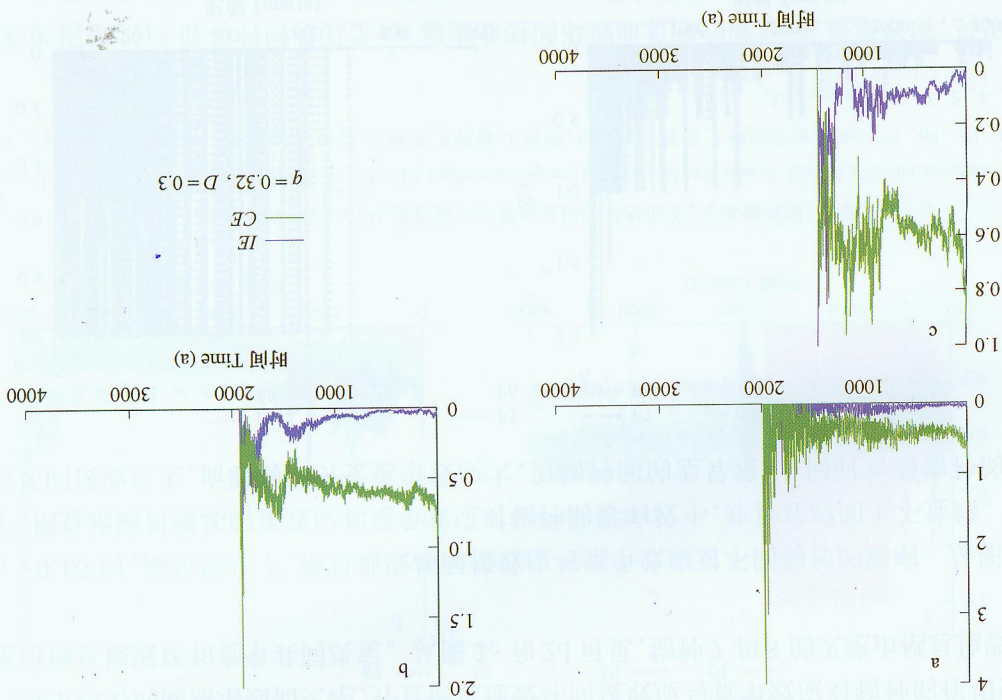


图5 边缘破坏下,栖息地破坏间接效应IE与竞争效应CE对物种3(a),6(b)和8(c)的影响($q=0.32, D=0.3$)
Fig. 5 Indirect effect of habitat destruction IE and competition effect CE of species 3 (a), 6 (b) and 8 (c) under edge destruction ($q=0.32, D=0.3$)

从图4a可见,与随机破坏不同的是,在边缘破坏下,越弱的物种所受栖息地破坏间接效应越大,这是因为在边缘破坏下,残余栖息地的分布连续,有利于弱物种的集聚,而集聚在一定程度上将会使弱物种更易受到栖

息地毁坏的影响^[17,18]。与此同时,栖息地破碎化程度较小,残留的栖息地并不破碎,弥补了强物种弱的迁移繁殖能力^[4],即强弱迁移能力的差异所起作用并不如随机毁坏的显著。强物种 1 和 2 所受到的栖息地毁坏的效应较弱,因而物种 1 在栖息地中没有灭绝。各个物种所受栖息地毁坏的影响波动的强度和频率较大,这也正是弱物种的波动较为频繁^[13]的原因,即边缘毁坏下,物种多度的振荡主要来自栖息地毁坏的间接效应。从图 4b 可见,物种所受的竞争效应的强度一般都大于栖息地毁坏的间接效应,但是除了物种 3 外,其它物种所受竞争效应的变化幅度较小,并且物种间所受竞争效应的差异较小。另外竞争对物种 3 的影响逐渐上升,这是因为物种 2 在群落中不断壮大,使得来自物种 2 的竞争大幅增长,而栖息地毁坏所带来的作用也有所增长。同时,从图 5a 可见,栖息地毁坏间接效应远不及竞争所带来的影响大。因此,物种 3 的灭绝由竞争与栖息地毁坏共同决定,但以竞争为主。从图 5b 可见,尽管物种 6 所受的竞争效应一直要大于栖息地毁坏的间接效应,但是栖息地毁坏间接效应快速地增长,在 1800a 时,两者的强度相当,因此,物种 6 的灭绝主要由栖息地毁坏和竞争共同决定。同样,从图 5c 可见,物种 8 的灭绝由竞争和栖息地毁坏间接效应共同决定,以竞争为主。

图 6 是 $q=0.03$ 时,边缘毁坏下,栖息地毁坏间接效应与竞争效应对不同物种的影响。从图 6a 可见下,在 1000a 以前,越强的物种所受到的栖息地毁坏间接效应越大,这是因为物种的迁移繁殖力都很小,集聚效应小,而物种多度远小于栖息地毁坏幅度,仍然是迁移能力弱的强物种更易受到栖息地毁坏的影响。而在后期,栖息地毁坏间接效应集中在对幸存的物种 8 和 7 的影响。从图 6b 可见,越弱的物种所受到的竞争效应越强,持续时间越长,但这种差异较小。边缘毁坏对不同物种多度的影响的差异主要体现在栖息地毁坏间接效应上,因此,物种大致由强到弱依次灭绝。由于栖息地的破碎程度较小,边缘毁坏下物种所受到的栖息地毁坏的间接效应要小于随机毁坏下的,使得弱物种 7 和 8 最终能存活下来^[13]。与此同时,所受到的竞争效应则要大于随机毁坏下的。

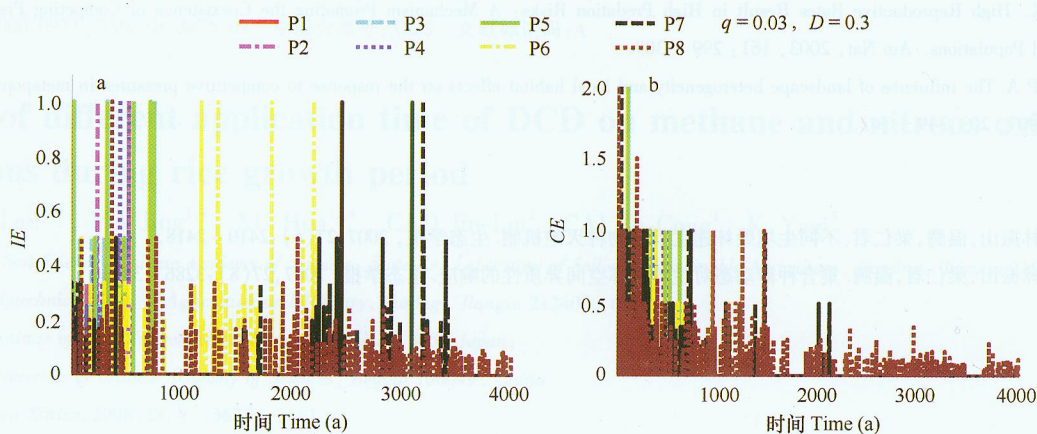


图 6 边缘毁坏下,不同物种所受栖息地毁坏间接效应 IE(a) 与竞争效应 CE(b)

Fig. 6 Indirect effect of habitat destruction (a) and competition effect (b) on different species under edge destruction

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

3 结论

通过研究栖息地毁坏间接效应和竞争效应对物种灭绝的影响发现,在随机毁坏下,栖息地毁坏的影响要大于竞争的影响,因而,随机毁坏对迁移繁殖能力弱的强物种破坏大。而在边缘毁坏下,竞争的影响要远大于栖息地毁坏的影响,尤其是具有绝对优势物种的群落,因而对竞争力弱的物种的影响大。因此,强物种的灭绝主要来自栖息地毁坏所导致的有效迁移繁殖能力的减小,而弱物种的灭绝,在随机毁坏下,主要由栖息地毁坏与种间竞争共同决定,而在边缘毁坏则主要由种间竞争引起。由栖息地毁坏与种间竞争共同引起的物种灭绝的时间非常短,而仅由栖息地毁坏或者种间竞争所引起的物种灭绝时间则较长。为了减少对优势种群的破坏,多应采用边缘、集聚式的开发方式,而为了减少对稀有物种的破坏,则主要采用随机、非集聚的方式开发。