

具捕食偏爱的似然竞争模型及模拟分析

郭小虎, 李维德*, 郭建军

(兰州大学数学与统计学院生物信息研究所, 兰州 730000)

摘要:在集合种群似然竞争模型的基础上引入了捕食者对猎物偏爱性因素,提出了具捕食偏爱的似然竞争模型。应用动力系统方法研究了系统的平衡态,用计算机模拟研究了偏爱度对平衡态的影响、平衡态在偏爱度与斑块破坏共同作用下的变化、偏爱度对系统演化动态以及空间分布的影响。结果表明:(1)适度地平衡捕食者对各猎物的偏爱度,有利于系统物种共存;(2)斑块破坏对捕食系统的影响程度与捕食者对各猎物的偏爱度密切相关;(3)适当的增加捕食者对优势猎物的偏爱能有效的缩短系统达到稳定共存的驰豫时间;(4)猎物的丰富度与捕食者对该猎物的偏爱度负相关,猎物斑块的破碎化程度与捕食者对该猎物的偏爱度正相关;(5)在遭破坏的斑块上,多食者比单食者更有利于生存。该研究结果对生态保护和生物资源的可持续利用有重要的启发和指导意义。

关键词:集合种群;似然竞争;斑块破坏;捕食系统;元胞自动机

文章编号:1000-0933(2009)10-5741-07 中图分类号:Q141 文献标识码:A

A apparent competition model with predator's preference for prey and its simulation analysis

GUO Xiao-Hu, LI Wei-De*, GUO Jian-Jun

Institute of Biomathematics, School of Mathematics and Statistics, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5741 ~ 5747.

Abstract: On the basis of metapopulation, this paper introduce the predator's preference for prey into apparent competition model and a new apparent competition system is constructed. By dynamical analysis and considerable computer simulation of the system, we investigate the effects of predator's preference for prey on the dynamics of the coexistence equilibria. The results show: (1) the suitable changing predator's preference for prey will improve the coexistence of species; (2) patch destruction is closely related to predator's preference for prey; (3) the suitable increasing predator's preference for the superior prey will lead to the shorter steady time; (4) The abundance of the prey have a negative correlation with the predator's preference for this prey and the fragmentation of the region occupied by the prey have a positive correlation with the predator's preference for this prey; (5) the polyphagous predator is more easier to survival than the monophagous predator in a destroyed patch. The results provide a theoretical basis for biodiversity conservation and sustainable development.

Key Words: metapopulation; apparent competition; patch destruction; predator-prey system; 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]。而其中的生境破坏则是物种灭绝的首要因素^[2],这使得生境破坏对物种多样性影响的研究成为国际上生态学和生物多样性保护研究的热点之一^[3,4]。

目前大多数相关研究都基于 Levins 模型^[5-7]。1994 年 Tilman 与 May 等^[8]研究了生境破坏与灭绝债务,

收稿日期:2008-11-08; 修订日期:2009-02-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weideli@lzu.edu.cn

认为当生境遭到毁灭性破坏时,强的种群首先灭绝;1998 年 Bascompte 与 Solé^[9]把 Levins 模型扩展到两营养级水平上,讨论了生境破坏和捕食者侵占率对平衡状态时猎物和捕食者生境占据比例的影响,他们发现捕食者对生境破坏比猎物更为敏感;后来李自珍等^[10]基于 Bascompte&Solé 模型提出了具有生境破坏的集合种群似然竞争模型^[11~13],模型如下:

$$\begin{cases} \frac{dR_1}{dt} = c_1 R_1 (1 - D - R_1 - R_2) - c_1 R_1 - \mu_1 P \frac{R_1}{R_1 + R_2} \\ \frac{dR_2}{dt} = c_2 R_2 (1 - D - R_1 - R_2) - c_2 R_2 - \mu_2 P \frac{R_2}{R_1 + R_2} \\ \frac{dP}{dt} = c_{p1} \left(R_1 - P \frac{R_1}{R_1 + R_2} \right) P + c_{p2} \left(R_2 - P \frac{R_2}{R_1 + R_2} \right) P - e_p P \end{cases} \quad (1)$$

其中, c_1 、 c_2 、 e_1 、 e_2 分别是猎物 1 和猎物 2 侵占参数和灭绝参数, μ_1 和 μ_2 分别为捕食者对猎物 1 和猎物 2 产生灭绝的风险参数^[14], c_{p1} 、 c_{p2} 和 e_p 分别表示捕食者对猎物 1、猎物 2 生境斑块(以下简称斑块)的侵占参数和自身的灭绝参数, R_1 、 R_2 和 P 分别代表猎物 1、猎物 2 和捕食者的斑块占据比例, D 代表斑块破坏比例。

基于此模型,李自珍等研究了斑块破坏对系统平衡态和动态演化的影响,主要结论如下:适当的斑块破坏有利于劣势物种生存;适度的空间异质性可以有效地提高生物多样性;在 3 物种(指捕食者、猎物 1 和猎物 2)共存的平衡态下,捕食者的斑块比例与所有物种的斑块比例之比不随斑块破坏程度 D 变化。

在自然界里,大多数捕食者是多食者^[15],而捕食者以哪一个猎物为食,是由捕食者对每一个猎物的选择性、偏爱性以及适口性^[16]所决定的。因此,在似然竞争模型(1)中考虑捕食者对猎物的偏爱性能使系统更接近现实,值得理论工作者深入研究。

本文基于模型(1)提出了在斑块破坏条件下且具捕食偏爱的集合种群似然竞争模型。对此系统,分别从平衡态分析、相图分析、时间动态和空间分布讨论了捕食者对猎物的偏爱性对 3 物种共存的影响以及偏爱性与斑块破坏之间的关系。为了方便和更好的研究,把捕食者对猎物偏爱的程度称作偏爱度。

1 模型的建立

模型(1)是在集合种群上研究捕食系统的一个不可忽视模型,它使得捕食系统更符合实际,但是此系统中却体现不出捕食者对各猎物的偏爱性因素。因此本文在模型(1)中引入捕食者对两猎物的偏爱度。一般来说,侵占猎物 1 斑块的潜在侵占源并不是所有的捕食者,而是捕食者中的一部分,侵占猎物 2 斑块的潜在侵占源是剩下的那部分捕食者。假定侵占某猎物斑块的捕食者的密度与捕食者对该猎物的偏爱度正相关;另外,和猎物共存的捕食者密度与捕食者对该猎物的偏爱度也正相关。则模型如下:

$$\begin{cases} \frac{dR_1}{dt} = c_1 R_1 (1 - D - R_1 - R_2) - c_1 R_1 - \mu_1 P \frac{\alpha R_1}{\alpha R_1 + \beta R_2} \\ \frac{dR_2}{dt} = c_2 R_2 (1 - D - R_1 - R_2) - c_2 R_2 - \mu_2 P \frac{\beta R_2}{\alpha R_1 + \beta R_2} \\ \frac{dP}{dt} = d_1 \alpha P \left(R_1 - P \frac{\alpha R_1}{\alpha R_1 + \beta R_2} \right) + d_2 \beta P \left(R_2 - P \frac{\beta R_2}{\alpha R_1 + \beta R_2} \right) - e_p P \end{cases} \quad (2)$$

其中, α 和 β 表示捕食者分别对猎物 1 和猎物 2 的偏爱度,且满足 $\alpha + \beta = 1$; αP 表示意图侵占猎物 1 斑块的捕食者, βP 表示意图侵占猎物 2 斑块的捕食者, d_1 、 d_2 分别为捕食者侵占猎物 1、猎物 2 斑块的成功率,其他参数同模型(1)。特别地, αR_1 、 βR_2 分别表示有效猎物 1、有效猎物 2(对捕食者真正产生影响的那部分猎物)的斑块占据比例, $P\alpha R_1/(\alpha R_1 + \beta R_2)$ 表示捕食者-猎物 1 斑块占据比例, $P\beta R_2/(\alpha R_1 + \beta R_2)$ 表示捕食者-猎物 2 斑块占据比例。这里 αd_1 和 βd_2 可以看作模型(1)中的 c_{p1} 和 c_{p2} 。在模型中,若 $\alpha = 0$,则表示捕食者对猎物 1 无捕食关系,捕食者即为专食者;若捕食者对两猎物的偏爱度相等($\alpha = \beta = 0.5$),则系统退化为模型(1)。

为了使模型有意义,假设捕食者只能在含有猎物的斑块内生存,不能侵占空斑块,即: $R_1 > P \frac{\alpha R_1}{\alpha R_1 + \beta R_2}$ 且

$$R_2 > P \frac{\beta R_2}{\alpha R_1 + \beta R_2}.$$

2 平衡态分析

考虑 3 物种共存的情形。不失一般性,假定捕食者对相对剩余猎物 2 斑块的占据能力大于对相对剩余猎物 1 斑块的占据能力,即:

$$d_1 \alpha P \left(R_1 - P \frac{\alpha R_1}{\alpha R_1 + \beta R_2} \right) / R_1 < d_2 \beta P \left(R_2 - P \frac{\beta R_2}{\alpha R_1 + \beta R_2} \right) / R_2$$

经过动力系统分析,得到 3 物种共存时系统的平衡态 $E(R_1^*, R_2^*, P^*)$

$$\begin{aligned} R_1^* &= \frac{\beta d_2 (1 - \beta \delta) D + e_p - \beta d_2 (1 - \beta \delta) (1 + \gamma)}{\alpha d_1 - \beta d_2 + \delta (d_2 \beta^2 - d_1 \alpha^2)} \\ R_2^* &= \frac{-\alpha d_1 (1 - \alpha \delta) D - e_p + \alpha d_1 (1 - \alpha \delta) (1 + \gamma)}{\alpha d_1 - \beta d_2 + \delta (d_2 \beta^2 - d_1 \alpha^2)} \\ P^* &= \frac{\alpha \beta \delta [d_1 (1 - \alpha \delta) - d_2 (1 - \beta \delta)] (1 + \gamma - D) - \delta e_p (\alpha - \beta)}{\alpha d_1 - \beta d_2 + \delta (d_2 \beta^2 - d_1 \alpha^2)} \end{aligned}$$

其中

$$\delta = \frac{P^*}{\alpha R_1^* + \beta R_2^*} = \frac{c_1 e_2 - c_2 e_1}{c_2 u_1 \alpha - c_1 u_2 \beta}, \quad 0 < \delta < \frac{1}{\alpha} \text{ 且 } 0 < \delta < \frac{1}{\beta}$$

$$\gamma = \frac{e_1 \mu_2 \beta - e_2 \mu_1 \alpha}{c_2 u_1 \alpha - c_1 u_2 \beta}, \quad D - 1 < \gamma < 0$$

令 D_{R_1}, D_{R_2} 分别为使猎物 1 和猎物 2 灭绝的斑块破坏阈值,其中 $D_{R_1} = 1 + \gamma - \frac{e}{\beta d_2 (1 - \beta \delta)}, D_{R_2} = 1 + \gamma - \frac{e_p}{\alpha d_1 (1 - \alpha \delta)}$, 则此平衡态存在的条件是:

$$D_{R_2} < D < D_{R_1} \text{ 且 } \beta (1 + \gamma) (1 - \beta \delta) > \frac{e_p}{d_2}$$

首先,平衡状态时,3 物种的斑块占据比例都是关于斑块破坏比例 D 的线性函数,且两猎物斑块占据比例之和是 D 的线性减函数,这与 Bascompte&Solé 捕食模型^[12]不同;其次,捕食者斑块占据比例与两有效猎物斑块占据比例之和的比是与 D 无关的常数 δ ,且此常数与捕食者对两猎物的偏爱度 α 和 β 有关;另外,捕食者斑块占据比例与本身的侵占参数和灭绝参数有关,这与文献^[10]的结论不同。

从平衡态 E 的表达式中,很难分析偏爱度对此平衡态的影响,以及斑块破坏与偏爱之间的关系,因此我们对平衡态 E 采用了模拟分析。在模拟中参数选择必须满足平衡态 E 的存在条件,以及条件 $d_1 \alpha (1 - \alpha \delta) > d_2 \beta (1 - \beta \delta)$ 即 $\left(d_1 \alpha P \left(R_1 - P \frac{\alpha R_1}{\alpha R_1 + \beta R_2} \right) / R_1 > d_2 \beta P \left(R_2 - P \frac{\beta R_2}{\alpha R_1 + \beta R_2} \right) / R_2 \right)$ 和 δ 和 γ 的取值范围。在条件范围内参数值选择与图示结果一致。

图 1 出示了平衡点 E 随捕食者对猎物 1 偏爱度 α 变化的曲线图,图像显示出:偏爱度 α 的增大不利于猎物 1 的续存而有利于猎物 2 的续存,即猎物的丰度与捕食者对该猎物的偏爱度负相关;另外,捕食者丰度随偏爱度 α 的增加先增大后减小,即,适当地提高捕食者对优势猎物(猎物 1)的偏爱度有利于捕食者的续存,但是过度的依赖优势猎物不但会导致该猎物灭绝,而且对捕食者的续存也会产生反作用。适当的平衡捕食者对各猎物的偏爱度,有利于 3 物种共存。

图 2 给出了不同偏爱度下,斑块破坏对平衡态 E 的影响。结果显示:随着捕食者对猎物 1 偏爱度 α 的增

加,使 3 物种共存的斑块破坏共存域向左平移且跨度减小(图 2a 中其共存域为 0~0.58,图 2b 中其共存域为 0~0.51,图 2c 中其共存域为 0~0.25);另外,严重的斑块破坏,不允许多种捕食系统共存(斑块破坏为 0.1 时, $\alpha = 0.15$ (图 2a)、0.3(图 2b)、0.6(图 2c)的捕食系统都能共存,而斑块破坏达到 0.55 时,只有 $\alpha = 0.15$ 的捕食系统能共存),即严重的斑块破坏不利于物种多样化;斑块破坏程度与捕食者丰度负相关,这与传统的空间隐含模型的预测结果^[17,18]相同。但对于不同的偏爱度,斑块破坏程度与捕食者丰度负相关的程度不同。因此,斑块破坏程度对捕食系统的影响程度与捕食者对各猎物的偏爱度密切相关。

3 时间动态分析

时间动态分析(图 3)是基于模型(2)的离散形式,所以需要初值条件 $P_0 = R_{10} = R_{20} = 0.3$,其他参数选择条件同上。结果表明偏爱度的变化不但影响 3 物种达到稳定共存的驰豫时间,也能改变动态复杂性。适当的增加捕食者对优势猎物(猎物 1)的偏爱度,能有效的缩短系统达到稳定共存的驰豫时间,且稳定前系统复杂性

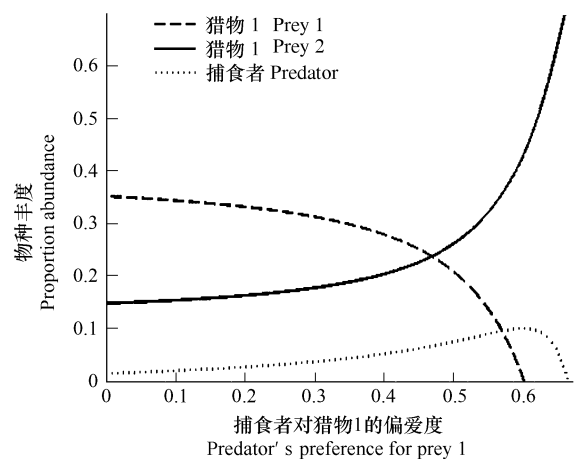


图 1 平衡态 E 随偏爱度变化的情形

Fig. 1 The change of the equilibria E with different predator's preference for prey

横轴表示捕食者对猎物 1 的偏爱度,纵轴表示物种丰度 horizontal axis is the predator's preference for prey 1 and vertical axis is species abundance; 相关参数 Related parameter: $c_1 = 0.8$, $c_2 = 0.5$, $c_{p1} = 0.2$, $c_{p2} = 0.75$, $e_1 = 0.2$, $e_2 = 0.1$, $e_p = 0.1$, $\mu_1 = 0.15$, $\mu_2 = 0.25$, $D = 0.25$

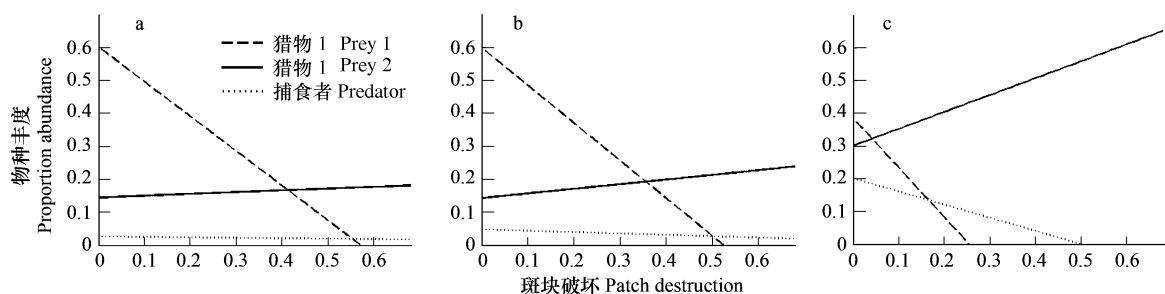


图 2 不同偏爱度情况下,捕食者、猎物 1、猎物 2 平衡状态的斑块占据比例随斑块破坏 D 变化的情形

Fig. 2 Fraction of occupied sites for predator, prey 1 and prey 2 according to the mean field model (2) as a function of patch destruction with different predator's preference for prey

(a) $\alpha = 0.15$, (b) $\alpha = 0.3$, (c) $\alpha = 0.6$; 其他参数 Other parameters: $c_1 = 0.8$, $c_2 = 0.5$, $c_{p1} = 0.2$, $c_{p2} = 0.75$, $e_1 = 0.2$, $e_2 = 0.1$, $e_p = 0.1$, $\mu_1 = 0.15$, $\mu_2 = 0.25$

也随之降低(图 3a 中系统达到稳定共存的驰豫时间为 3000 个时间单位,且稳定前 3 物种随时间呈周期性波动)。因此可知,适当的改变捕食者对各猎物的偏爱度,能使系统更容易稳定;这些结果与初值选择无关。

4 空间模拟

基于元胞自动机,采用了典型的摩尔邻居-周期边界条件-概率转换规则模式,在 50×50 的均质斑块上对不同的值进行了空间分布模拟,并且统计了 3 物种的斑块数量。局部转换规则如下:

如果当前斑块为空,则猎物 1 和猎物 2 分别以概率 $c_1 X$ 和 $c_2 Y$ 侵占此斑块,如果成功,则下一时刻该斑块变为纯猎物 1 斑块或者纯猎物 2 斑块,否则该斑块值继续为空;如果当前斑块为纯猎物 1 斑块,则捕食者以概率 $\alpha d_1 Z$ 去侵占,如果成功,下一时刻该斑块变为捕食者-猎物 1 斑块,如果不成功,则考虑猎物 1 是否以概率 e_1 灭绝,如果不灭绝,则该斑块继续为纯猎物 1 斑块;如果当前斑块为纯猎物 2 斑块,则让捕食者以概率 $\beta d_2 Z$ 去侵占,如果成功,下一时刻该斑块变为捕食者-猎物 2 斑块,如果不成功,则考虑猎物 2 是否以概率 e_2 灭绝,

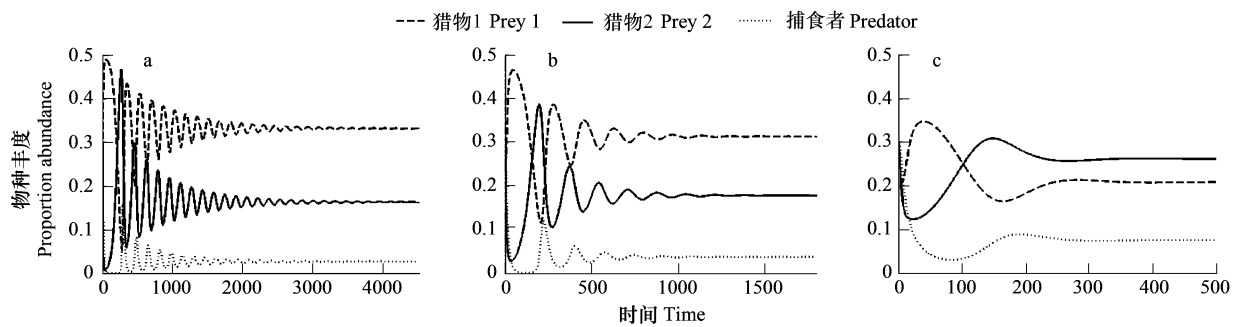


图3 模型(2)中3物种在不同偏爱度的情况下共存的动态模拟

Fig.3 Dynamics of apparent competition mold (2) following different predator's preference for prey

(a) $\alpha=0.2$, (b) $\alpha=0.3$, (c) $\alpha=0.6$; 初值条件 Initial value: $P_0 = R_{10} = R_{20} = 0.3$; 其他参数 Other parameters: $c_1 = 0.8$, $c_2 = 0.5$, $c_{p1} = 0.2$, $c_{p2} = 0.75$, $e_1 = 0.2$, $e_2 = 0.1$, $e_p = 0.1$, $\mu_1 = 0.15$, $\mu_2 = 0.25$, $D = 0.25$

如果不灭绝,该斑块继续为纯猎物2斑块;如果当前斑块为捕食者-猎物1斑块,考虑捕食者是否以概率 e_p 灭绝,如果灭绝,下一时刻该斑块变为纯猎物1斑块,如果不灭绝,则考虑猎物1是否以概率 $e_1 + \mu_1$ 灭绝,如果成立,则当下一时刻该斑块变为空斑块,否则该斑块继续为捕食者-猎物1斑块;如果当前斑块为捕食者-猎物2斑块,考虑捕食者是否以概率 e_p 灭绝,如果灭绝,下一时刻该斑块变为纯猎物2斑块,如果不灭绝,则考虑猎物2是否以概率 $e_2 + \mu_2$ 灭绝,如果成立,则当下一时刻该斑块变为空斑块,否则该斑块继续为捕食者-猎物2斑块;如果当前斑块为遭永久破坏斑块,则不变。

其中, $X = n / [(2s_1 + 1)^2 - 1]$ 表示当前斑块的 $(2s_1 + 1)^2 - 1$ 个邻居斑块中被猎物1占据的斑块比例, n 为邻居中被猎物1占据的斑块个数, s_1 表示猎物1的侵占半径; $Y = m / [(2s_2 + 1)^2 - 1]$ 表示当前斑块的 $(2s_2 + 1)^2 - 1$ 个邻居斑块中被猎物2占据的斑块比例, m 为邻居中被猎物2占据的斑块个数, s_2 表示猎物2的侵占半径; $Z = k / [(2s_3 + 1)^2 - 1]$ 表示当前斑块的 $(2s_3 + 1)^2 - 1$ 个邻居斑块中被捕食者占据的斑块比例, k 为邻居中被捕食者占据的斑块个数, s_3 表示捕食者的侵占半径。

假定两猎物的侵占半径 $s_1 = s_2 = 1$, 捕食者的侵占半径 $s_3 = 2$, 这里 D 表示遭永久破坏的斑块在所有斑块中的比例。为了更好的研究偏爱度对空间分布的影响,对于不同的 α 值,采用相同的初始分布。模拟结果如图4,横轴和纵轴均表示空间坐标,黑色和白色分别代表纯的猎物1和猎物2斑块,深灰色、中灰色和浅灰色分别代表了捕食者-猎物1斑块、空斑块(包含永久破坏的斑块)和捕食者-猎物2斑块。

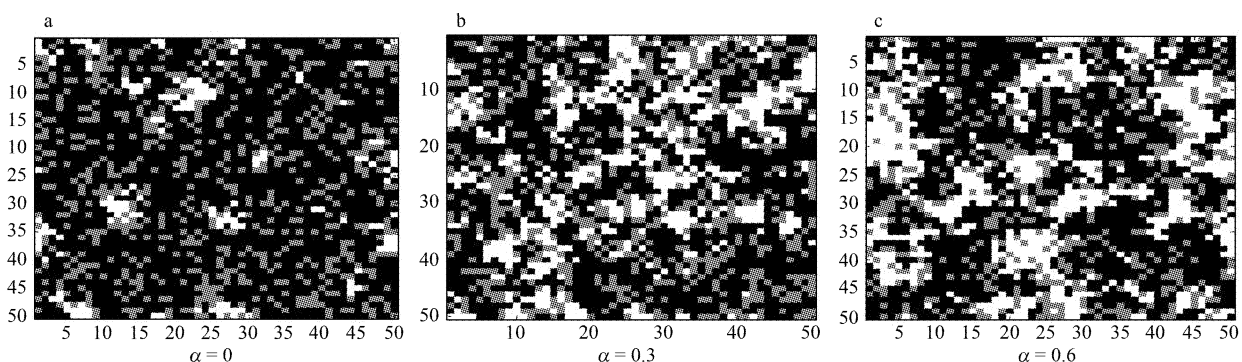


图4 具捕食偏爱的似然竞争集合种群空间分布模拟

Fig.4 Spatial pattern of apparent competition meta-population with predator's preference for prey

(a) $\alpha=0$, (b) $\alpha=0.3$, (c) $\alpha=0.6$; 其他参数 Other parameters: $c_1 = 0.8$, $c_2 = 0.8$, $c_{p1} = 0.2$, $c_{p2} = 0.7$, $e_1 = 0.2$, $e_2 = 0.15$, $e_p = 0.1$, $\mu_1 = 0.1$, $\mu_2 = 0.25$, $D = 0.1$

模拟结果显示:当 $\alpha=0$ 时(图 4a),猎物 1、猎物 2、捕食者的斑块数分别为 1368、533、7,当 $\alpha=0.3$ 时(图 4b),相应值分别为 1284、554、15,当增大到 $\alpha=0.6$ 时(图 4c),猎物 1、猎物 2、捕食者的斑块占据比例分别为 1221、589、10。从这些数值上,不但验证了图 1 所得到的一些结果,还可以发现:在遭到一定破坏的生境斑块上,多食者(图 4b 和图 4c 中捕食者斑块数为 15、10)比单食者(图 4a 中捕食者斑块数为 7)更有利于生存,这与“非高生产力的环境有利于多食者”的说法^[15]一致;猎物 2 的区域(黑色)越破碎,而猎物 1 的区域(白色)越聚集,因此捕食者对猎物偏爱度的增加不利于该猎物的聚集性分布,反而会加剧该猎物生境斑块的破碎化程度(图 4)。

5 讨论

目前对于生境破坏的研究表明,生境破坏对系统的影响,不仅依赖于景观构造的特性,而且与集合种群的生物特性密切相关。在生态特性中,侵占率、灭绝率、捕食率、营养级水平、Allee 效应等备受学者关注,但是选择性、偏爱性和适口性的研究并不普遍,特别是在理论生态学研究领域。

两营养级水平上的竞争模型结果表明高营养级的物种对于生境破坏比低营养级的物种要敏感的多,但是通过改变捕食者对各猎物的偏爱程度能够有效的改变生境破坏对高营养级物种的影响程度;李自珍等的研究表明在捕食者存在的条件下,适当的生境破坏能改善劣势猎物的生存处境,这一结果在本文中也得到了证实(图 2)。同时也可以发现适当地改变偏爱度也能改善劣势猎物的生存条件,因为捕食者对优势猎物(猎物 1)偏爱度的增加,有利于劣势猎物的生存(图 1 和图 3);Allee 效应和生境破坏一样,对集合种群的续存和等级排序有负面影响^[19],同样增大捕食者对猎物的偏爱度也不利于该猎物的续存;尽管适当的生境破坏有助于劣势物种的续存^[10],但本研究结果表明,捕食系统内的物种在高破坏的生境上不会共存(图 2c),并且也不利于各种偏爱的捕食系统共同存在(比较图 2a~2c),这从侧面说明了生境破坏不利于物种的多样性。

由于人类干扰和环境恶化,生境破坏和生境隔离已成为普遍的生态现象,而由此造成的生态“反效应”和相应的保护策略正成为理论生态工作者关心的课题。本文的研究结果不但反映了斑块破坏对捕食系统的影响,更重要的是揭示了偏爱度对捕食系统的影响和偏爱度与斑块破坏之间的作用关系,所得的结果在保护生态和可持续发展上有一定的启发和指导意义。

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] Liu H Y, Lin Z S, Wen T, Liang R J. The mechanism of species extinction under habitat destruction at different rates. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(6): 2410—2418.
- [5] Levins R. Extinction. *Lect. Notes Math*, 1970, 2: 75—107.
- [6] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull Entomol Soc Am*, 1969, 15: 237—240.
- [7] Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- [8] Tilman D, May R M, Lehman C L and Nowak M A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature (London)*, 1994, 371: 65—66.
- [9] Bascompte J, Solé R V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *J Anim Ecol*, 1996, 65: 145—146.
- [10] Li Z Z, Su M, Zhang Y Y, Han X Z. Indirect effects of habitat destruction on model ecosystems. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*. 2007, 43(3): 19—52.
- [11] May R M. *The effect of spatial scale on ecological questions and answers//Large-scale Ecology and Conservation Biology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994.
- [12] Bascompte J, Solé R V. Effects of habitat destruction in a prey-predator metapopulation model. *J Theor Biol*, 1998, 195: 383—393.
- [13] Holt R D, Lawton J H. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, 25: 495—520.
- [14] Zhang Y X, Ma K M, Niu S K. Metapopulation dynamic models: A novel approach to fragmented landscape dynamics. *Acta Ecologica Sinica*,

2003, 23(9): 1877—1890.

- [15] Ge F. Modern Ecology. Beijing: Science Press, 2005. 137—146.
- [16] Li J S, Song Y L, Zeng Z G. Food Selectivity and Influencing Factors in Ruminants. *Acta Theriologica Sinica*. 2003, 23(1): 66—73.
- [17] Rhodes O E, Chesser R K, Smith M H. Population Dynamics in Ecological Space and Time. Chicago: Chicago University Press, 1996.
- [18] Mcglade J M. Advanced Ecological Theory: Principles and Applications. Oxford: Blackwell Science, 1991.
- [19] Chen L L, Lin Z S, Chen C Z, Liang R J. Competitive dynamics of two-metasppecies subject to the Allee-like effect. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 645—655.

参考文献:

- [4] 刘会玉, 林振山, 温腾, 梁仁君. 不同生境毁坏速度下的物种灭绝机制. *生态学报*, 2007, 27(6): 2410~2418.
- [10] 李自珍, 苏敏, 张彦宇, 韩晓卓. 集合种群受生境破坏影响的新模型及其生态效应研究. *兰州大学学报自然科学版*, 2007, 43(3): 19~52.
- [14] 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): 1878~1890.
- [15] 戈峰. 现代生态学. 北京: 科学出版社, 2005. 137~146.
- [16] 李俊生, 宋延龄, 曾治高. 反刍动物的食物选择及其影响因素. *兽类学报*, 2003, 23(1): 66~73.
- [19] 陈玲玲, 林振山, 陈成忠, 梁仁君. 似 Allee 效应对 2-物种集合种群竞争动态的影响. *生态学报*, 2002, 8(2): 645~655.