

应用中性理论分析局域群落中的 物种多样性及稳定性

张立敏^{1,2}, 陈 斌¹, 李正跃^{1,*}

(1. 农业生物多样性与病虫害控制教育部重点实验室, 生物多样性研究与应用技术国家工程中心,
云南农业大学植物保护学院, 云南昆明 650201; 2. 云南农业大学基础与信息工程学院, 云南昆明 650201)

摘要: 如何解释群落中物种的丰富与稀少, 并对物种多样性和群落稳定性进行合理的量化评价是群落生态学研究中的一个热点问题。20 世纪中期, MacArthur 将影响自然群落稳定性的因素归结为物种数量多少以及物种间相互作用的大小, 20 世纪末 Doak 等学者提出群落的容纳能力和物种间的维持机制是决定群落稳定性的关键因素。同时对群落结构及物种间维持机制的研究也有了新的突破, Hubbell 提出“生物多样性与生物地理学统一的中性理论 (Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography)”为群落生态学研究提供了新的思路和方法。从群落中性理论的基本假设出发, 对 Hubbell 中性理论中局域群落的物种多度动态模型进行分析, 归纳得出群落中性理论中物种多样性与群落稳定性之间的量化关系。封闭的局域群落中, 出现物种灭绝或单物种独占的时间与群落大小及物种相对多度成正比, 物种多样性程度的增加可延长物种灭绝或独占的时间; 开放的局域群落中, 物种多度期望值与局域群落大小、物种在集合群落中的物种相对多度成正比, 周围群落中物种的灭绝会引起局域群落中相应物种的灭绝, 最终导致整个生态群落物种多样性的降低; 群落中物种多度的方差与局域群落大小、迁移率、物种在集合群落中的物种相对多度相关, 局域群落物种多度的波动幅度随着群落间生态隔离的减弱或物种多样性程度的增加而减小。由此, 集合群落物种多样性是影响局域群落物种多样性的重要因素, 生态隔离程度的减弱及物种多样性的增加都将增强群落的稳定性。

关键词: 群落中性理论; 物种多样性; 群落稳定性; 局域群落; 集合群落; 马尔可夫链

Analysis of the species diversity and community stability in local-community using the Neutral Theory

ZHANG Limin^{1,2}, CHEN Bin¹, LI Zhengyue^{1,*}

1 Key Laboratory of Agro-biodiversity and Pest Management of Education Ministry of China, Yunnan Agricultural University; The National Center for Agro-Biodiversity, Yunnan Agricultural University; College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

2 College of Basic Science and Information Engineering, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

Abstract: How to explain the causations of the diversity and the rarity, and how to measure the relations reasonably between the species diversity and the community stability are still the controversial problems in the community ecology. MacArthur contributed the factors affecting community stability to the species abundance and the interactions inside the community. In 1990s, researchers including Doak put forward that the community population capacity and the maintain mechanism are the crucial factors influencing the community stability. At the same time, great advances had been achieved in the study on the structure and the maintain mechanism of the community. In 2001, Hubbell and other ecologists introduced a new neutral theory (Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography) to explain the species co-existing in community; this theory provided a new quantifiable way to measure the relations between the species diversity and the community stability. This paper analyzed the dynamics model of the species abundance in local community

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 资助项目 (2006CB100204); 国家“十一五”科技支撑计划资助项目 (2006BAD10A14); 云南省教育厅科学研究基金资助项目 (08C0071)

收稿日期: 2009-03-12; 修订日期: 2009-05-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Lizhengyue@263.net

according to Hubbell's neutral theory based on the neutral hypothesis of the community theory, concluded that the ecological quantify relations between the species diversity and the community stability in neutral theory. Firstly, the time to extinction or mono-dominance of the species is positively related with the community size and the relative species abundance in the isolated local community from meta-community. Thus, the time to extinction or mono-dominance of the species in the local community will be prolonged and the community stability will be improved when the community diversity increased. Secondly, in the local community that open to immigration from the meta-community, the expected abundance of an arbitrary species is positively related with the local community size and its relative species abundance in the meta-community. So the species extinction in the meta-community will provoke the extinction of the same species in local community and finally will reduce the community diversity. The abundance variance is related with the local community size, immigration, and the relative species abundance in the meta-community. So, the community stability will be improved with the decrease of the abundance variance while the ecology isolation is weakened or the community diversity is increased. Therefore, species diversity of the meta-community is one of the factors affecting the species diversity of the local community, the decrease of the ecology isolation and the increase of the species diversity are factors affecting the community stability.

Key Words: community neutral theory; species biodiversity; community stability; local community; meta-community; Markov Chain

群落生态学期长期关注的热点问题在于如何解释群落中物种丰富或稀少的原因,如何评价不同物种多样性程度下群落的稳定性问题。群落中物种丰富程度及物种的分布格局是否会对群落的稳定性构成影响?如果他们之间存在一定的关联,那么这些相关性又是由什么原因所引起的?自从 1955 年 MacArthur 首次提出物种多样性和群落稳定性之间的关系以来,该问题就一直存在着争论。MacArthur 研究发现群落的物种多度(物种的丰富程度)并不相同,由此,他把一定时期内物种多度保持不变的群落称为“稳定群落”,而把另外一些物种多度表现出很大变化的群落称为“不稳定群落”。他还将影响自然群落稳定性的因素归结于两方面:一是物种数量的多少,二是物种间相互作用的大小^[1-2]。围绕这两个主要因素,对“多样性-稳定性”相互关系的研究可分为 3 个阶段。第一阶段为 20 世纪 70 年代以前的相关研究,此期间以 MacArthur, Elton 为代表的学者通过大量的田间调查发现群落中物种数量和种群数量是影响群落稳定性的主要因素,并且群落中物种越丰富其结构就越稳定^[1-6]。第二阶段为 20 世纪 70 年代至 20 世纪末期之间的相关研究,以 May 为代表的学者在认同物种数量决定群落稳定性的基础上提出了相反的观点,他们用数学推理的方法得出物种相对简单的群落才更加稳定^[7-11]。第三阶段开始于 20 世纪末,Doak 等学者提出,群落的容纳能力和物种间的维持机制是决定群落稳定性的关键因素^[12-16]。群落的容纳能力即对群落物种多度的衡量,物种间的维持机制即对物种共存机制的研究,因此对“物种多度”及“种间共存机制”的研究是探寻“多样性-稳定性”相互关系的一个重要途径。生态学家们分别提出不同的多样性统计量和生态学模型将“物种多度”和“种间共存机制”量化,如:香浓维纳指数、辛普森指数、Q 统计量、对数级数模型、对数正态模型、基于生态位理论的几何级数模型和“断点(Broken-stick)”模型以及基于中性理论的“零和多项式(zero-sum multinomial)”模型^[17-22]。

针对目前群落生态学中尚存争议的物种多样性的评价方法及其与群落稳定性间的关系问题,本文从 Hubbell 提出的群落中性理论中两个基本假设出发,对局域群落的物种多度动态模型进行分析,利用中性理论局域群落动态模型解释物种多样性及群落稳定性的影响因素。

1 群落中性理论动态模型的生态学假设

Hubbell 提出的群落中性理论基本假设是:(1) 群落内生物的个体总量固定,群落中某一物种数量的增加必然伴随着其它一个或多个物种个体数量同等程度的减少;(2) 群落中所有物种的个体都具有完全一致的出生率、死亡率和扩散率^[22]。在这些假定条件下,Hubbell 定义局域群落是指生活在局域空间中竞争相似或相

同有限资源的同一营养级的物种集合,局域群落物种的分布和变化取决于个体的出生、死亡、以及迁移;集合群落是指许多局域群落通过迁移连接而成的网络,同时允许在更大的生物地理学空间尺度和进化时间尺度上发生的过程,集合群落物种的分布和变化取决于个体的出生、死亡及新物种的形成(包括以随机裂变或点突变的方式形成新物种)^[22-27]。

若单位时间内死亡的个体数 $D = 1$, 则局域群落物种多度变化的假设可以由图 1 表示^[21]。

如图 1 所示,局域群落具有一定的容纳能力(保持个体总数为 J),单位时间间隔内($t_{n-1} \rightarrow t_n$)群落受干扰后死亡 1 个个体,同时群落内将随机产生 1 个新个体取代死亡个体,群落状态由 $X_{t_{n-1}}$ 变化为 X_{t_n} , 且 X_{t_n} 包含 3 种可能出现的状态。状态 $X_{t_{n1}}$, $X_{t_{n2}}$ 表示新增个体来自该群落中剩余个体的后代,状态 $X_{t_{n3}}$ 表示新增个体通过迁移从外界(集合群落中)进入群落。倘若由状态 $X_{t_{n-1}}$ 的物种多度分布可得出 X_{t_n} 每一状态发生的概率,那么就可由 t_{n-1} 时刻的物种分布来推测 t_n 时刻的物种分布状况^[22,31-32]。

马尔可夫过程是一种具有无后效性的特殊的随机过程。记一个随机运动的个体 t 时刻的位置为 x_t , 将时

刻 t_{n-1} 规定为“现在”,则 t_n 属于“将来”, $t_1, t_2, \dots, t_{n-2}$ 属于“过去”。于是条件概率 $P(x_{t_n} \in A | x_{t_1}, \dots, x_{t_{n-1}}) = P(x_{t_n} \in A | x_{t_{n-1}})$ 表示:已知过去及现在的条件下,将来事件发生的条件概率只依赖于现在发生的事件^[31]。

由于中性理论假定局域群落物种的分布和变化只取决于个体的出生、死亡及迁移,并且局域群落中的个体满足“零和”动态变化。群落的“将来”状态(X_{t_n})不受“过去”状态影响而只与“现在”状态($X_{t_{n-1}}$)相关(图 1)。因此,可借助马尔可夫过程中的数学量化关系来推导局域群落在某一时间间隔后出现某个多度分布的概率^[22,31-32]。

2 局域群落动态模型

根据 Hubbell 群落中性理论的思想,将局域群落中物种生灭过程的动态变化分为两种情况。其一,假设局域群落与集合群落相互隔离,局域群落与集合群落间无物种迁移(迁移率 $m = 0$);其二,假设局域群落与集合群落相互联系,集合群落中的个体通过迁移改变局域群落的物种多度结构(迁移率 $m > 0$)^[22,28-30]。两种假设中,后者是自然群落中普遍存在的情况。

2.1 封闭的局域群落中物种多度动态模型

假设局域群落中个体总数为 J , 其中物种 i 含有 N_i 个个体, 即 $J = \sum_{i=1}^r N_i$ (r 表示局域群落中物种数), 局域群落中每一个体在单位时间间隔内具有相同的出生率 u 和死亡率 v 。若单位时间间隔内有且只有一个个体死亡(即死亡率 $v = 1$, 死亡个体数 $D = 1$), 则物种多度 N_i 的变化有 3 种可能: 减少一个个体 ($N_i \rightarrow N_i - 1$), 增加一个个体 ($N_i \rightarrow N_i + 1$) 或减少一个个体的同时又新增加一个个体 ($N_i \rightarrow N_i$)。以上 3 种情况出现的概率分别为:

$$Pr(N_i - 1 | N_i) = v \frac{N_i}{J} \frac{[(J-1) - (N_i-1)]}{J-1} = v \frac{N_i}{J} \frac{(J-N_i)}{J-1};$$

$$Pr(N_i + 1 | N_i) = v \frac{J-N_i}{J} \frac{N_i}{J-1} = v \frac{N_i}{J} \frac{(J-N_i)}{J-1};$$

$$Pr(N_i | N_i) = 1 - v + v \frac{N_i}{J} \frac{N_i-1}{J-1} + v \frac{J-N_i}{J} \frac{J-N_i-1}{J-1}。$$

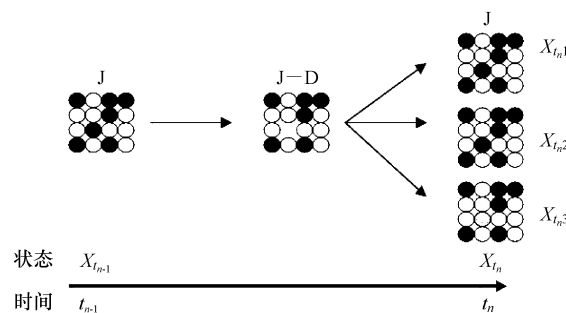


图 1 局域群落中性理论基本假设图示 (仿 Hubbell 2001)

Fig. 1 The simulated diagram for the hypothesis of the neutral theory in local community (after Hubbell 2001)

则马尔可夫生灭矩阵:

$$p = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{2J(J-2)}{J(J-1)} & \frac{J(J-1)-4(J-2)}{J(J-1)} & \frac{2J(J-2)}{J(J-1)} & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & \frac{\binom{J-2}{K-1}}{\binom{J}{k}} & \frac{\binom{J}{k}-2\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \frac{\binom{J-2}{k-1}}{\binom{J}{k}} & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \cdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & \frac{1}{J} & \frac{J-2}{J} & \frac{1}{J} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}_{(J+1) \times (J+1)}$$

矩阵 p 中, 每一行对应物种 i 在 t 时刻的物种多度; 每一列对应物种 i 在 $t+1$ 时刻的物种多度^[22,30-31]。

如果 $N(t)$ 表示物种 i 在 t 时刻的物种多度为 $N_i \in (0, J)$ 时的概率向量, 即:

$$N(t) = (Pr(N_0=0), Pr(N_1=1), \cdots, Pr(N_J=J)), \text{ 则 } (N(t+1) = N(t) \cdot P_{(J+1) \times (J+1)}) \quad (1)$$

由(1)式可预测任一时间间隔后的多度分布直至该随机过程收敛。对于封闭的局域群落(迁移率 $m=0$), 随机过程收敛于群落中出现任意一个物种 i 灭绝($N_i=0$)或独占($N_i=J$)。

生灭矩阵 P 必可通过初等变换简化为与之等价的标准阵(即封闭局域群落在收敛状态下的马尔可夫链标准矩阵), 生灭矩阵 P 的标准阵可求出局域群落中的某一物种 i 到达收敛状态时的基础阵, 进而再由此基础阵可分别求得物种 i 由最初状态下的物种多度 N_i 达到其灭绝或独占局域群落前可能出现的出生、死亡总量^[22,31]。若群落在单位时间间隔内仅有一个个体死亡, 则物种 i 由 N_i 个个体变化到小于或等于 N_i 个个体时所需的平均时间以及物种 i 由 N_i 个个体变化到大于 N_i 个个体时所需的平均时间:

$$T(N_i) = (J-1) \left[(J-N_i) \sum_{k=1}^{N_i} (J-K)^{-1} + N_i \sum_{k=N_i+1}^{J-1} k^{-1} \right] \quad (2)$$

由(2)式知, 群落中物种出现灭绝或独占的时间取决于群落大小(J)和该物种在群落中的物种多度(N_i)

所以, 在完全封闭的群落中, 如果群落受一次干扰后仅有一个个体死亡, 则通过生态漂移达到物种的局部灭绝或独占需要经历较长时间。而当单位时间间隔内死亡个体 $D \gg 1$ 时, 通过生态漂移达到物种的局部灭绝或独占所需的时间会大大缩短, 即在封闭的局域群落中高死亡率会加速物种的永久性灭绝。同时, 若群落中的物种足够丰富(r 足够大), 则群落出现物种灭绝或单物种独占的时间必然延长^[22,28-31]。

2.2 开放的局域群落中物种多度动态模型

封闭的局域群落是最为理想的群落动态过程, 是群落动态变化过程中的一种极端情况, 但绝大多数的现实群落是开放的群落。因此, 探讨开放的局域群落中的物种多度动态模型更有价值。开放的局域群落是指局域群落与它自身以外的群落(集合群落)之间没有完全隔离, 集合群落中的物种个体可以通过迁移影响局域群落的物种多度结构^[22]。集合群落与局域群落之间的迁移率 $m > 0$ 时, 集合群落对于局域群落而言就类似于一个可以提供不同物种个体的多样性资源库。当局域群落中的某一个体死亡后, 新增个体有 $(1-m)$ 的概率来自于局域群落中同一物种再生或其他物种再生出现。同时有 m 的概率来自于局域群落之外(集合群落中)同一物种再生或其他物种再生出现。此时, 由于迁移作用随机过程不再收敛于物种的灭绝或独占, 而是具有遍历性的马尔可夫链^[22,28-31]。

开放的局域群落中, 统计学平衡状态下的物种多度期望和方差是用于衡量物种多样性和群落稳定性间相互作用的重要方法^[22,31]。当时间 $t \rightarrow \infty$ 时, 设 ψ 为群落中各物种多度从 $0 \rightarrow J$ 变化时的物种多度特征向量, B 为群落经历各态时的转移矩阵, 有 $\psi^T B \equiv \psi^T$, 且 $\sum_{n=0}^J \psi(n) = 1$ 。则种 i 物种多度 N_i 的理论期望和理论方差分

别为:

$$E(N_i) = \sum_{n=1}^J n \cdot \psi(n), \text{Var}(N_i) = \sum_{n=1}^J (n - E(N_i))^2 \cdot \psi(n)$$

由此,个体总数为 J (且 $J > 1$) 的群落中,若单位时间内死亡的个体数为 D ,物种多度 N_i 的理论期望和理论方差有以下两种情形。

2.2.1 $D = 1$ 时的遍历性局域群落

个体总数为 J 的遍历性局域群落中,物种多度 N_i 的理论期望为:

$$E(N_i) = \sum_{k=0}^J \psi(k) \cdot k = JP_i \quad (3)$$

由(3)式可知,平衡状态下局域群落中任意一个物种 i 的物种多度期望与局域群落大小 J ,物种 i 在集合群落中的物种相对多度 P_i 正相关。

种 i 物种多度 N_i 的理论方差为:

$$\text{Var}(N_i) = \sum_{k=1}^J (k - E(N_i))^2 \cdot \psi(k) = \frac{\sum_{k=0}^J [C(J, m, P_i, k) \cdot \prod_{x=1}^{k-1} H(J, m, P_i, k) \cdot \prod_{x=1}^{J-2} G(J, m, P_i, k)]}{\prod_{x=1}^{J-2} (J-1) - x(1-m)} \quad (4)$$

$$\text{其中, } C(J, m, P_i, k) = \begin{cases} \binom{J}{k} (JP_i)^2 (1 - P_i) (1 - mP_i) & k = 0 \\ \binom{J}{k} (k - JP_i)^2 (1 - P_i) mP_i & k = 1, 2, \dots, J-1 \\ \binom{J}{k} (k - JP_i)^2 P_i [1 - m(1 - P_i)] & k = J \end{cases}$$

$$\prod_{x=k-1}^{k-1} H(J, m, P_i, x) = 1, \prod_{x=J-1}^{J-1} G(J, m, P_i, x) = 1$$

由(4)式可知,平衡状态下局域群落中任一物种 i 物种多度的方差与局域群落大小 J ,物种迁移率 m ,以及物种 i 在集合群落中的物种相对多度 P_i 相关。结合 Hubbell 的模拟研究可知,如果保持局域群落大小 J 和集合群落物种相对多度 P_i 不变,迁移率 m 减小时物种多度方差增大,群落稳定性则降低;如果保持迁移率 m 和集合群落物种相对多度 P_i 不变,局域群落大小 J 增大时, N_i 的取值范围增加(即群落中有更多的物种多度状态可以被物种占据),物种多度变化范围相应扩大,物种多度方差增大,群落稳定性也降低。但在个体含量较高的局域群落中如果物种足够丰富(增加 r ,即增加 N_i 的可取值的个数),物种多度的变化范围相应减小,群落稳定性则相应增强^[22, 28-31]。

然而,自然群落在一段时期内会受到一次或几次较严重的干扰,所以自然群落中普遍存在的状态是物种在单位时间间隔内死亡个体数大于 1。因此,有必要研究局域群落中死亡个体数 $D > 1$ 时具有遍历性马尔可夫链的数量特征。

2.2.2 $D > 1$ 时的遍历性局域群落

当 $D = 2, 2 \leq N_i \leq J - 2$ 时,群落在一个时间间隔内减少或增加 2 个个体。则有 $Pr(N_i - 2 | N_i) = Pr(\text{由外部迁入 2 个非物种 } i) + Pr(\text{由外部迁入 1 个非物种 } i) \times Pr(\text{群落中新生 1 个非物种 } i) + Pr(\text{群落中新生 2 个非物种 } i)$,类似地可分别计算 $Pr(N_i - 1 | N_i), Pr(N_i | N_i), Pr(N_i + 1 | N_i), Pr(N_i + 2 | N_i)$ ^[22],同理可推导出不同干扰程度($1 \leq D \leq J$)下的条件概率。将遍历性局域群落受干扰后由于死亡减少个体的死亡过程和由于出生或迁移增加个体的取代过程相分离。若令物种 i 的净死亡个体数为 d ($d \leq D$),则上述动态过程简化为死亡和取代两个过程^[22, 31-32]。

(1) 群落中物种个体减少的死亡过程

假设死亡总数 D 中有 x 个物种 i 的个体,有 $D-x$ 个其他物种的个体。物种 i 有 x 个个体死亡的概率分布服从超几何分布,

$$\mu(x) = Pr(x|N_i) = \frac{\binom{N_i}{x} \binom{J-N_i}{D-x}}{\binom{J}{D}}, \text{ 且 } \mu(x) = \begin{cases} Pr(x|N_i) & x \leq N_i \\ 0 & x > N_i \end{cases}$$

群落在遭受干扰后物种 i 净死亡 d 个个体,则一次干扰后物种 i 的最小死亡数为 d ,有 $d \leq x \leq D$ 。当 $x = d$ 时,用于取代死亡个体的物种均来自于物种 i 以外的其他物种;当 $x > d$ 时,用于取代死亡个体的物种有 $(x-d)$ 个个体来自于物种 i ,其余的 $(D-x+d)$ 个个体来自于物种 i 以外的物种^[22]。

(2) 群落中物种个体增加的取代过程

取代过程包含两种方式(图2):由集合群落中的迁移个体取代或由局域群落中的新生个体取代。但无论是哪一种取代方式都可能产生物种 i ,或物种 i 以外的其他物种,也无论取代的死亡个体是否属于物种 i ,取代个体总数必须与死亡个体总数一致,即当 $x > d$ 时, $(x-d)$ 个个体来自物种 i , $(D-x+d)$ 个个体来自物种 i 以外的物种^[22]。

当 $d \leq D$ 时,有 $Pr(N_i - d|N_i)$ 、 $Pr(N_i + d|N_i)$ 及 $Pr(N_i|N_i)$ 成立,表示一般情况下局域群落物种多度变化的条件概率

单位时间间隔内局域群落中死亡个体数 D 增加后,群落维持统计学平衡态的时间减少。因此,凡是物种多度小于单位时间间隔内死亡数量 ($N_i \leq D$) 的物种都有可能在一次干扰中局部灭绝。换言之,若自然群落在一个时间间隔内受到足够强的干扰,任一个物种都有灭绝的可能^[22]。

生态漂移作用下物种 i 在单位时间间隔内的物种多度的变化率可以记为:

$$\frac{dN_i}{dt} = \frac{(J-N_i)}{J} \left[mP_i + (1-m) \frac{N_i}{J-1} \right] - \frac{N_i}{J} \left[m(1-P_i) + (1-m) \frac{J-N_i}{J-1} \right]$$

令 $\frac{dN_i}{dt} = 0$, 解出 $N_i^* = JP_i$, 其中, N_i^* 表示在遍历性的随机过程中物种 i 的平衡多度。

单位时间间隔内物种 i 的多度变化率 $\frac{dN_i}{dt}$ 相对不同物种多度 N_i 的变化率 $\left(\frac{\partial(dN_i/dt)}{\partial N_i} \right)$ 可以衡量物种 i 在不同多度水平下的稳定性。因此,可由 $\left(\frac{\partial(dN_i/dt)}{\partial N_i} \right)_{N_i=N^*} = m(1-J)$ 衡量物种 i 到达平衡点 ($N_i = N_i^*$) 时的稳定性。对于一切 $J > 1$ 的群落,有 $\left(\frac{\partial(dN_i/dt)}{\partial N_i} \right)_{N_i=N^*} = m(1-J) < 0$, N^* 是 N_i 的极大值,群落的平衡状态保持稳定^[22, 28-32]。

3 小结与讨论

3.1 封闭的局域群落

当迁移率 $m = 0$ 时,局域群落与外界完全隔离,局域群落中物种多度变化不受群落外界物种的影响。在中性理论的假设前提下,封闭的局域群落中物种多度的变化只依赖于群落中个体的出生和死亡。根据马尔可

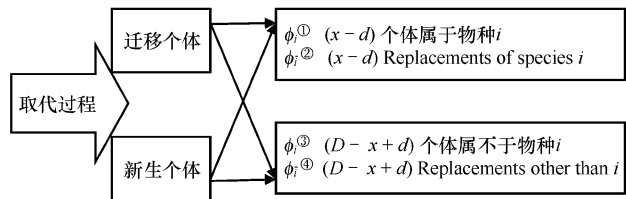


图2 开放的局域群落中取代过程示意图

Fig. 2 The frame diagram of the replacement in open local community

① $\phi_i = mP_i$ 表示从集合群落中通过迁移进入局域群落的个体是物种 i 的概率; ② $\phi_i = m(1-P_i)$ 表示从集合群落中通过迁移进入局域群落的个体不是物种 i 的概率; ③ $\lambda_i(x) = (1-m) \left(\frac{N_i-x}{J-D} \right)$ 表示局域群落中新生个体是物种 i 的概率; ④ $\lambda_i(D-x) = (1-m) \left(\frac{J-N_i-D+x}{J-D} \right)$ 表示局域群落中新生个体不是物种 i 的概率

夫链生灭过程的分析,可由公式 1 计算出群落在一时间间隔内受到干扰后物种多度的变化。封闭的局域群落中任一物种经过一段时间“出生-死亡”的取代变化后最终走向两个极端——灭绝或独占整个群落。通过收敛的马尔可夫链分析,可由公式 2 计算出物种到达收敛状态的时间向量 $T(N_i)$ 。

由 $T(N_i)$ 计算公式知,封闭的局域群落中物种 i 灭绝或独占群落所需的时间取决于群落大小 J 和该物种在群落中的物种多度 N_i 。单位时间间隔内,若生态隔离严重的局域群落受到人为或自然干扰作用较弱,则仅靠单纯的生态漂移就需要很长时间才会出现某个物种的灭绝或独占;若生态隔离严重的局域群落所受干扰较强,则某个物种灭绝或独占群落所需的时间将缩短,即封闭的局域群落中高死亡率会加速物种的永久性灭绝;若该局域群落中的物种足够丰富,即物种生灭过程转移矩阵的维数增加,向量 $T(N_i)$ 的累加迭代数量增加,则群落出现某物种灭绝或独占的时间将相应延长,群落稳定性也就相应增强。

3.2 开放的局域群落

迁移率 $m \neq 0$ 时,局域群落可通过迁移的方式从外界(集合群落)获取新个体。在中性理论的假设前提下,开放的局域群落中物种多度的变化依赖于群落中个体的出生、死亡和迁移之间的动态平衡。因此,任何一个开放的局域群落都可能受到新物种的入侵,群落中任一物种的灭绝或独占都只是暂时的。借助具有遍历性的马尔可夫链分析,可由群落中物种多度的期望和方差分析群落结构及其稳定性。

若单位时间间隔内,开放的局域群落受到的人为或自然干扰较弱,由公式 3 可知,任一物种的物种多度期望值与局域群落大小 J 、物种 i 在集合群落中的物种相对多度 P_i 成正比。因此,集合群落中物种的灭绝必然引起局域群落中相应物种的灭绝。由公式 4 可知,群落中物种多度的方差与局域群落大小 J 、迁移率 m 、物种 i 在集合群落中的物种相对多度 P_i 有关。保持局域群落大小 J 和集合群落物种相对多度 P_i 不变,迁移率 m 减小时物种多度方差增大,则群落稳定性降低;保持迁移率 m 和集合群落物种相对多度 P_i 不变,局域群落大小 J 增大时物种多度方差也将增大,群落稳定性也相应降低,但如果在个体含量较高的局域群落中物种足够丰富,物种多度的变化范围相应减小,则群落稳定性相应提高^[22]。

综上所述,本文从群落中性理论的两个基本假设出发,结合马尔可夫随机过程的数量关系,对中性理论局域群落物种动态模型进行分析后得出:

(1) 集合群落物种多样性是影响局域群落物种多样性的重要因素

封闭的局域群落中一旦出现物种灭绝或单物种独占,其结果将不可逆转,而开放的局域群落中理论上不会出现物种的永久性灭绝或独占,因为凡是集合群落中存在的个体都可以通过迁移进入局域群落,因此,集合群落中物种的灭绝将引起局域群落中相应物种的灭绝,最终将导致整个生态群落中物种多样性的丧失。所以,对物种多样性的保护不是一个局部的独立问题,而是在整体大尺度下的一个长期过程。

(2) 生态隔离程度的减弱是增强群落稳定性的重要因素

封闭的局域群落遭受严重干扰(恶劣的自然条件、流行性疾病、人为破坏等)后,出现物种灭绝或单物种独占的时间将急剧缩短,并且封闭的局域中如果出现物种灭绝或单物种独占将是永久性的,所以封闭的生态群落抗干扰能力差,稳定性较弱;开放的局域群落中,生态隔离的增加将引起单位时间内群落中物种多度波动幅度的增大,使其稳定性降低。因此,群落间的生态隔离程度是影响群落稳定性的重要因素,栖息地的破碎和隔离将对群落的稳定性均构成极大的威胁。要增强群落稳定性,提高群落的抗干扰能力,必须尽量减少人为因素对自然群落栖息地的破坏和隔离。

(3) 物种多样性的增加是增强群落稳定性的重要因素

封闭的局域群落中提高物种多样性在一定程度上可延长物种灭绝或独占的时间,增强群落的稳定性;开放的局域群落中提高物种多样性可减缓各物种多度的波动幅度,增强群落的稳定性。因此,保护生物多样性也是提高群落稳定性的重要策略之一,这与 MacArthur 通过大量的田间调查所得到的结论一致——群落中物种越丰富其结构就越稳定。当生态学模型的推导结果与实际调查结果一致时,可逆向推导该模型建立的生态学假设所反映的物种共存机制对群落稳定性的影响。而与传统生态位理论的解释不同,群落中性理论认为生

态学上相同的物种可以共存,物种多度的变化是随机的,局域群落中共存的物种数量取决于迁移与随机灭绝之间的动态平衡。随着对群落物种多样性及稳定性研究的深入,群落的容纳能力和物种间的维持机制被认为是决定群落稳定性的关键因素,而群落中性理论对如何衡量群落的容纳能力并解释物种间的维持机制提供了新的理论和方法。

References:

- [1] MacArthur R H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36: 533-536.
- [2] Ge F. *Modern Ecology*. Beijing: Science Press, 2002: 251-258.
- [3] Elton C S. *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen, 1958.
- [4] Odum E P. *Fundamentals of ecology*. (2nd ed.) 1959//Sun R Y, Qian G Z, Lin H R, Zhu J, Li Z Y, Lu H J translated. *Fundamentals of Ecology*. Beijing: People Education Press 1981.
- [5] Pimentel D. Species diversity and insect population outbreak. *Annals of Entomological Society of America*, 1961, 54: 76-86.
- [6] Margalef R. Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence//Diversity and stability in ecological systems. New York: Brookhaven symposium in biology 22. Brookhaven National Laboratory, 1969: 25-37.
- [7] May R M. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton: Princeton University Press, 1973.
- [8] Goodman D. The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quarterly Review of Biology*, 1975, 50: 237-266.
- [9] McNaughton S J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 1977, 111: 515-525.
- [10] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, 307: 321-326.
- [11] Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 1996, 77: 350-363.
- [12] Doak D F, Bigger D, Harding E K, Marvier M A, O'Malley R E, Thomsom D. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in the community ecology. *The American Naturalist*, 1998, 151 (3): 264-276.
- [13] Lehman C L, Tilman D. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist*, 2000, 156 (5): 534-552.
- [14] McCann K S, Hastings A, Huxel G R. Weak tropic interactions and the balance of nature. *Nature*, 1998, 395: 794-798.
- [15] McCann K S. The diversity-stability debate. *Nature*, 2000, 405: 228-233.
- [16] Adler P B, HilleRisLambers J, Levine J M. A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 2007, 10: 95-104.
- [17] Magurran A E. *Ecological diversity and its measurement*. London: Croom Helm Limited, 1988. 7-80.
- [18] Southwood T R E. *Ecology Methods—with particular reference to the study of insect populations*. 1978. (1st ed.) 1978. Luo Q H, Zhou C Q, Liu F S translated. Beijing: Science Press, 1984: 346-388.
- [19] Purvis A, Hector A. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 2000, 405: 212-219.
- [20] Zhang L M, Li Z Y, Chen B. Review on the researches on methods for the evaluation of insect species diversity pattern. *Journal of Yunnan University (Natural Science Edition)*, 2008, 30(S1): 130-134.
- [21] Robert E R. *The Ecology of Nature*. 2001. (5th ed.) 2001. Sun R Y, Shang Y C, Li Q F, Dang C L translated. *The Ecology of Nature*. Beijing: Higher Education Press, 2004: 365-456.
- [22] Hubbell S P. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 2001: 1-151.
- [23] Chave J. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7: 241-253.
- [24] Alonso D, Etienne R S, McKane A J. The merit of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21 (8): 451-457.
- [25] Zhou S R, Zhang D Y. Neutral theory in community ecology. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(5): 868-877.
- [26] He F L and Hu X S. *The neutral theory of biodiversity and diversity patterns//Lectures in Modern Ecology III-Advances and Key Topics*. Wu J G ed. Beijing: Higher Education Press, 2007: 29-44.
- [27] McGill B J, Maurer B A, Weiser M D. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, 2006, 87(6): 1411-1423.
- [28] Caswell H. *Community structure: a neutral model analysis*. *Ecological Monographs*, 1976, 46: 327-354.
- [29] McKane A J, Alonso D, Sole R V. A mean-field stochastic theory for species-rich assembled communities. *Physical Review*, 2000, 62: 8466-8484.
- [30] McKane A J, Alonso A D, Sole R V. Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics. *Theoretical Population Biology*, 2004, 65: 67-73.
- [31] Wang Z K, Yang X Q. *Birth-death processes and Markov Chain*. (2nd ed.) Beijing: Science Press, 2005.
- [32] Lin Z S. *Population dynamics*. Beijing: Science Press, 2006.

参考文献:

- [2] 戈峰. 现代生态学. 北京: 科学出版社, 2002: 251-258.
- [4] 奥德姆. 生态学基础. 1959. 孙儒泳, 钱国桢, 林浩然, 朱靖, 李祖荫, 陆厚基, 译. 北京: 人民教育出版社, 1981.
- [18] 索思伍德. 生态学研究方法——适用于昆虫种群的研究. (第一版) 1978. 罗河清, 周昌清, 刘复生, 译. 北京: 科学出版社 1984: 346-388.
- [20] 张立敏, 李正跃, 陈斌. 昆虫物种多样性格局评价方法研究进展. *云南大学学报(自然科学版)*, 2008, 30(S1): 130-134.
- [21] 罗伯特. 生态学. (第五版) 2001. 孙儒泳, 尚玉昌, 李庆芬, 党承林, 译. 北京: 高等教育出版社, 2004: 365-456.
- [25] 周淑荣, 张大勇. 群落生态学的中性理论. *植物生态学报*, 2006, 30(5): 868-877.
- [26] 何方良, 胡新生. 生物多样性的中性理论与多样性格局. 郭建国主编//现代生态学讲座Ⅲ——学科进展与热点讨论. 北京: 高等教育出版社, 2007: 39-44.
- [31] 王梓坤, 杨向群. 生灭过程与马尔可夫链. 第二版. 北京: 科学出版社, 2005.
- [32] 林振山. 种群动力学. 北京: 科学出版社, 2006.