

生境破坏的模式对集合种群动态和续存的影响

宋卫信¹, 张 锋^{1,*}, 刘荣堂²

(1. 甘肃农业大学理学院 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学草业学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 构建了空间关联的集合种群模型, 该模型不但包含了种群的空间结构信息, 而且引入了破坏生境的全局密度和局部密度两个指标, 它们描述了破坏生境的模式。模型揭示了破坏生境的空间分布格局复杂地影响了集合种群的动态和续存, 破坏和未破坏生境斑块的均匀混合不利于集合种群的增长和续存, 而生境类型聚集分布可以促进集合种群的快速增长和长期续存; 对于两种斑块类型相对均匀混合的生境来说, 均匀场假设可能会高估集合种群的续存, 对于相对斑块类型高度聚集的生境, 均匀场假设可能会低估集合种群的续存; 物种的迁移范围也会影响集合种群的续存, 迁移范围越大的物种越容易抵御生境的破坏而免遭灭绝。这意味着在生物保护中不能仅仅考虑生境的恢复和斑块质量的改善, 生境结构的构建也是很重要的, 加强生境斑块之间的连通性也有利于物种的长期续存。

关键词: 关联模型; 空间分布; 种群灭绝; 集合种群

文章编号: 1000-0933(2009)09-4815-05 中图分类号: Q14 文献标识码: A

The effect of habitat destruction pattern on the dynamics and persistence of metapopulation

SONG Wei-Xing¹, ZHANG Feng^{1,*}, LIU Rong-Tang²

¹ College of Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

² College of Prataculture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(9): 4815 ~ 4819.

Abstract: A spatial correlated model for metapopulation has been constructed, which not only includes population information about spatial structutre, but also introduces the global density and local density of distructed habitat. Model reveals the spatial distribution pattern of destructed habitat profoundly effect the dynamics and persistence of metapopulation. The mixed distribution of two habitat types makes against metapopulation increase and persistence and mean-field assumption may overestimate the persistence of metapopulation in mixed habitat, but clustering distribution will promote its increase and persistence and mean-field assumption may underestimate the persistence of metapopulation in clustering habitat. Metapopulation persistance is also affected by species migration. The longer migration distance, the more possibly species resists extinction from habitat destruction. All the resluts show that not only the number of destructed habitat is a main cause incurring metapopulation extinction but also the spatial distribution pattern of destruct landscape profoundly effect the dynamics and persistence of metapopulation. All these results show that it is important to costruct the connectivity among patches although habitat restoration and habitat quality improvement is necessary.

Key Words: spatial correlated model; spatial distribution; population extinction; metapopulation

集合种群概念自 Levins^[1,2]介绍以来, 为研究破碎生境中种群动态以及生境破坏对物种续存影响提供了一个非常有用的理论框架^[3~8]。Lande^[9]、Nee 和 May^[10]、Lawton 等^[11]、以及 Nee^[12] 为了研究生境破坏对集合

基金项目: 世界银行/全球环境基金资助项目(052456 CHA)

收稿日期: 2009-03-26; 修订日期: 2009-05-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fengzhang@gsau.edu.cn

种群续存的影响,他们假设了一定比例的生境斑块永久性的被破坏,在此假设下修改过的 Levins 集合种群模型预测了在集合种群灭绝以前未被占有的适宜斑块的比例保持常数(由侵占率和局域种群的灭绝率决定),这意味着破坏生境的比例不能低于该常数,是集合种群续存的必要条件,这一结果称为 Levins 原理^[4,13]。然而,由于生境破坏的方式的差异,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,可见生境毁坏具有非随机的空间异质性^[4,7]。本文通过考虑破坏生境的聚集度,区分了其 3 种分布模式,即随机分布、聚集分布和均匀分布,整合集合种群的空间结构信息,构建了空间关联的集合种群模型,系统地研究了生境破坏的空间分布模式对集合种群动态和续存的影响。

1 空间关联模型

经典的集合种群模型假设了一个由无限斑块构成的生境,局域种群迁出的个体等可能地到达任何斑块,这种均匀场假设意味着每个斑块和其它任何斑块都具有相同的连通性。空间关联模型更现实地考虑了每个斑块只能和其相邻的 n 个斑块相连,对斑块的邻体进行了定义,通常 $n=4$ 称为冯诺依曼邻体, $n=8$ 称为摩尔邻体。如果假设一些生境斑块被永久性的破坏,在均匀场假设下用破坏斑块的全局密度(用 p_E 表示)就可以足够描述生境的属性,而在关联模型假设下,还必须用其局部密度(用 $q_{E|E}$ 表示)才能描述景观的属性特征。全局密度指的是破坏斑块的比例,也可以解释为随机选择一个斑块为破坏斑块的概率。局部密度给出破坏斑块的邻体中破坏斑块的平均比例,也可以解释为随机选择一个破坏斑块的邻体中的斑块也为破坏斑块的条件概率。局部密度描述了生境类型的聚集程度,当 $p_E = q_{E|E}$,表示破坏和未破坏的两种斑块随机地混合,即随机分布;当 $p_E < q_{E|E}$,表示生境斑块更倾向于同类型相邻,即聚集分布;当 $p_E > q_{E|E}$,表示两种斑块更倾向于均匀混合,即混合分布。对于集合种群而言局域种群只能占据未破坏斑块,那么每个斑块或被局域种群占据(O)、或是空的未破坏斑块(H)、或是破坏斑块(E)。假设局域种群只能在它的邻体范围内迁移,空斑块的再侵占是相邻局域种群迁移的后果。空间关联模型考虑相邻两斑块状态频率在时间上的动态演化^[14]。如果假设对称性和景观指标(p_E 和 $q_{E|E}$),那么在九种可能的相邻斑块状态中我们只需考虑 OO 、 HO 、 HH 、 EO 、 EH 5 种即可,其频率的动态演化可以由下面的微分方程描述:

$$\begin{aligned}\frac{dp_{OO}}{dt} &= 2c(\phi + (1-\phi)q_{O|HO})p_{OH} - 2ep_{OO} \\ \frac{dp_{HH}}{dt} &= 2ep_{OH} - 2c(1-\phi)q_{O|HH}p_{HH} \\ \frac{dp_{HO}}{dt} &= ep_{OO} + c(1-\phi)q_{O|HH}p_{HH} - ep_{OH} - c(\phi + (1-\phi)q_{O|HO})p_{HO} \\ \frac{dp_{EO}}{dt} &= c(1-\phi)q_{O|HE}p_{EH} - ep_{EO} \\ \frac{dp_{EH}}{dt} &= ep_{EO} - c(1-\phi)q_{O|HE}p_{EH}\end{aligned}\quad (1)$$

其中,参数 c 是侵占率, e 是灭绝率, $\phi = 1/n$, 变量 $p_{\Omega\Omega'}$ 表示的是状态为 $\Omega\Omega'$ 的相邻斑块的频率,也可以解释为随机选择两个相邻斑块状态为 $\Omega\Omega'$ 的概率;变量 $q_{\Omega|\Omega'}$ 给出了随机地选择一个在相邻斑块 $\Omega'\Omega''$ 中和 Ω' 相邻的斑块状态为 Ω 的条件概率。根据概率论的有关知识有 $q_{\Omega|\Omega'} = p_{\Omega\Omega'}/p_{\Omega'}$, 所以方程(1)不是封闭的系统。偶对近似方法假设了条件概率 $q_{\Omega|\Omega'}$ 独立于状态 Ω'' , 也就是发现状态 Ω' 的相邻状态 Ω 的概率独立于状态 Ω' 的其它相邻状态 Ω'' , 这一假设直接导致了结果 $q_{\Omega|\Omega'} = q_{\Omega|}$, 这里 $q_{\Omega|}$ 表示随机地指定状态为 Ω' 的斑块的一个相邻斑块,其状态为 Ω 的条件概率。再根据概率论的原理可知:

$$q_{\Omega|\Omega'} = \frac{p_{\Omega\Omega'}}{p_{\Omega'}} \quad p_{\Omega} = \sum_{\Omega'} p_{\Omega\Omega'} \quad (2)$$

所以偶对近似可以使系统(1)封闭,而且通过方程(1)和(2)可以得到集合种群的全局密度(p_O)、局域密度($q_{O|O}$)、与破坏斑块相邻的局域种群的密度($q_{O|E}$)。如果再假设斑块的状态与其邻体的状态独立,也就是

均匀场假设,这样得到结果 $q_{O|O} = q_O$ 和 $q_{O|E} = q_O$,由方程(1)和(2)可以得到方程:

$$\frac{dp_O}{dt} = cp_O(1 - p_E - p_O) - ep_O \quad (3)$$

此方程即为 Levins 模型^[1],这说明这里的关联方程模型包含了均匀场假设下的 Levins 模型,而后者仅仅是前者的特殊情况。

2 结果分析

由于方程(1)的高维性和高度非线性,通过解析分析的方法研究有一定的困难,用数值方法研究了该模型,采用的软件是 Matlab2008b,算法是欧拉法。大量的模拟结果揭示了集合种群的复杂动态行为,全局密度和局域密度表现为不同步性,全局密度的增长较慢,局部密度刚开始有一个非常迅速的增长,之后进入一个相对稳定的阶段,过了这一阶段又进入一个增长期,直至达到系统的平衡状态(图1)。同时发现破坏生境的聚集度也深远地影响了集合种群的动态,随着破坏生境聚集度的提高,总体上全局密度和局部密度的增长速度和平衡大小都有明显的增加(图1)。尽管局域密度开始时增加非常迅速,生境类型的均匀混合终究不能使集合种群的全局和局域密度超过均匀场假设的集合种群大小(图1a),随着破坏生境聚集度的增加,局域密度可以超越均匀场假设的集合种群大小,但全局密度仍然偏低(图1b, c),然而破坏生境的高度聚集可以使集合种群的全局和局域密度都高于均匀场假设的集合种群大小(图1d)。这说明两种生境类型倾向于混合时,均匀场假设可能高估了集合种群的大小,当生境类型倾向于聚集分布时,均匀场假设可能低估了集合种群的大小。图2给出了集合种群续存的有关结果,不难发现,局域种群的灭绝和侵占率之比不超过一个阈值是集合种群续存的必要条件,该阈值除了受生境破坏量的影响,还受到破坏生境的聚集度和个体的迁移范围(由斑块的邻体大小描述)的影响,生境类型的聚集度越高该阈值越大,个体的扩散范围越大该阈值越大,这说明在

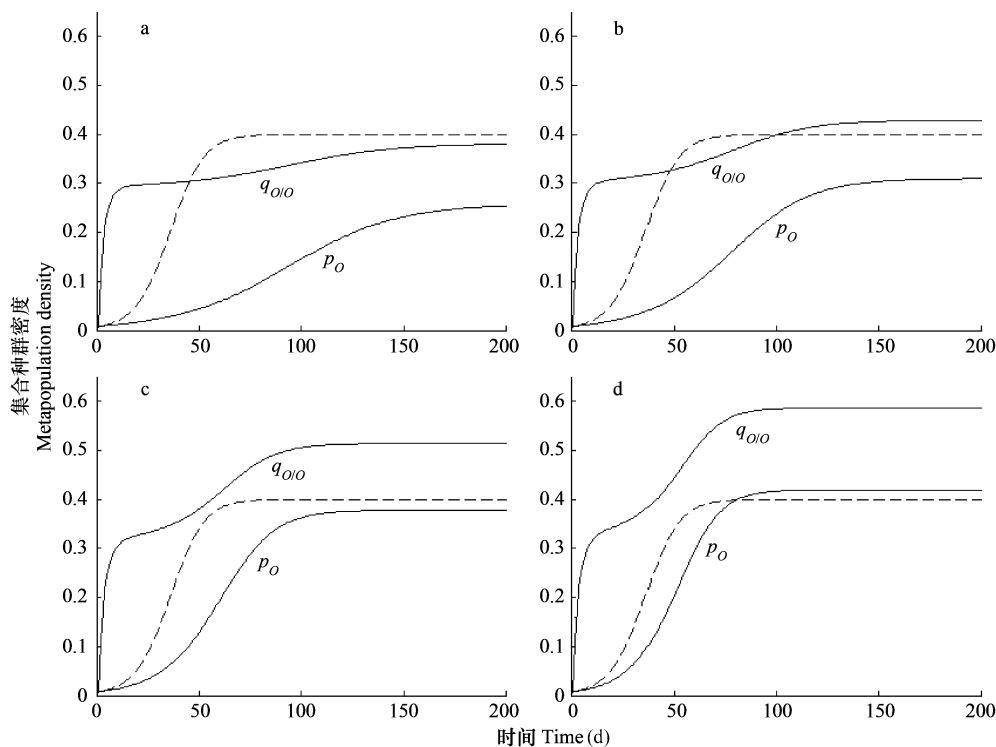


图1 关联方程描述的集合种群全局密度和局部密度的动态行为

Fig.1 Dynamic behavior of global density and local densities of metapopulation described by correlated function

虚线是均匀场假设的情况,参数为 $e/c = 0.3$, $n = 1/4$, $p_E = 0.3$, (a) $q_{E|E} = 0.1$, (b) $q_{E|E} = 0.25$, (c) $q_{E|E} = 0.5$, (d) $q_{E|E} = 0.7$ Dotted lines indicate the situation with mean-field assumption. Parameters are $e/c = 0.3$, $n = 1/4$, $p_E = 0.3$, and $q_{E|E} = 0.1$ for (a), $q_{E|E} = 0.25$ for (b), $q_{E|E} = 0.5$ for (c), and $q_{E|E} = 0.7$ for (d)

生境类型的聚集式分布有利于集合种群的续存,善于迁移的物种在集合种群中可能不太容易灭绝。

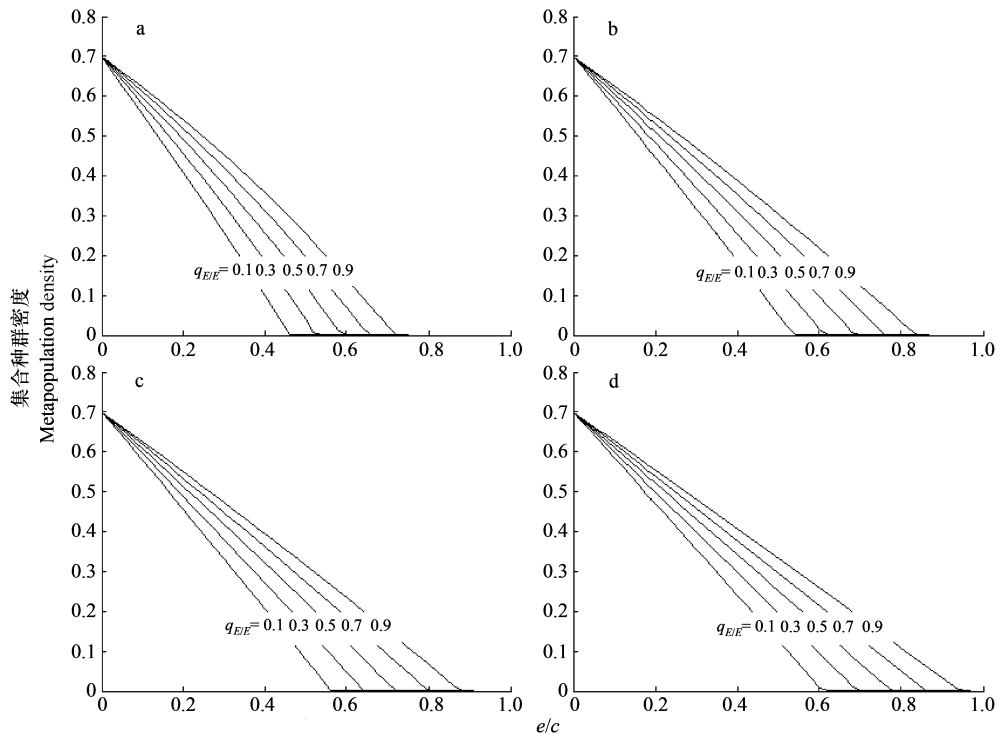


图2 物种参数和生境破坏的模式对集合种群续存的影响参数

Fig. 2 The effect of species parameter (e/c) and habitat destruction pattern (reflected by $q_{E|E}$) on metapopulation persistence

$p_E = 0.3$; (a) $n = 4$, (b) $n = 8$, (c) $n = 12$, (d) $n = 100$ Parameter $p_E = 0.3$. Neighborhood size $n = 4$ for (a), $n = 8$ for (b), $n = 12$ for (c), and $n = 100$ (d)

3 讨论

生境破坏是导致物种灭绝的主要原因,在均匀场假设下的数学模型通常对生境的处理只考虑散失斑块的数量,而忽略了生境的结构属性,这可能是出于数学处理的方便。基于偶对近似的关联方程模型巧妙地整合了生境的结构以及局域种群之间的关联,即简化了空间复杂性,又包含了一定的空间和种群结构信息,是目前生态学界处理空间动态比较流行的方法^[15]。用关联方程模型,研究了生境破坏的模式对集合种群的动态和续存的影响,结果进一步揭示,生境的破坏是威胁集合种群续存的主要原因^[3,16],不但生境斑块的散失对集合种群的续存会产生较深远的影响,而且破坏生境的结构都复杂地影响了集合种群的动态和续存。我们的模型预测了破坏和未破坏生境斑块的均匀混合不利于集合种群的增长和续存,而生境类型聚集分布可以促进集合种群的快速增长和长期续存,对于两种斑块类型相对均匀混合的生境来说,均匀场假设可能会高估集合种群的续存,对于相对斑块类型高度聚集的生境,均匀场假设可能会低估集合种群的续存;物种的迁移范围也会影响集合种群的续存,迁移范围越大的物种越容易抵御生境的破坏而免遭灭绝。模型仍然忽略了生境斑块的许多属性,比如斑块的大小和具体位置,所以这些结果只具有指导性的作用,要想应用到实际的集合种群时还需要进一步的研究。

上述研究结果对于保护生物学有重要的启迪作用,在实际的生物保护中不能仅仅考虑生境的恢复和斑块质量的改善,生境结构的构建也是很重要的,加强生境斑块之间的连通性也有利于物种的长期续存。另外,生物保护中注意研究被保护物种自身的特性也是至关重要的,比如物种的迁移和生存能力,因为生境的连通性和质量是相对与它们而言的,这一结果暗示了生境的破坏可能会诱导物种向着扩散力强的方向进化。

References:

- [1] Levins R. Some demographic and genetic consequence of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 1969, 15: 237 — 240.
- [2] Levins R. Extinction. *Lecture Notes in Mathematics*, 1970, 2: 75 — 107.
- [3] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, 396: 41 — 49.
- [4] Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- [5] Zhang F, Li Z Z, Hui C. Spatiotemporal dynamics and distribution patterns of cyclic competition in metapopulation. *Ecol. Model.*, 2006, 193: 721 — 735.
- [6] Gao Z X, Chen S, Li D M, Xu R M. Origin and essence of island biogeography and metapopulation theory. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(1): 0304 — 0313.
- [7] Liu H Y, Lin Z S, Liang R J, Wen T. Metapopulation dynamics response to the spatial heterogeneity of habitat destruction. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3286 — 3293.
- [8] Han X Z, Zhang Y Y. Dynamical analysis of niche construction in n-population metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3271 — 3277.
- [9] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial population. *Am. Nat.*, 1987, 130: 624 — 635.
- [10] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulation: habitat destruction and competitive coexistence. *J. Anim. Ecol.*, 1992, 61: 37 — 40.
- [11] Lawton J H, Nee S, Letcher A J, Harvey P H. Animal distributions: pattern and process. In P. J. Edwards and R. M. May eds. *Large-scale Ecology and Conservation Biology*. Oxford: Blackwell Scientific Press, 1994. 41 — 58.
- [12] Nee S. How populations persist. *Nature*, 1994, 367: 123 — 124.
- [13] Hanski I, Gilpin M. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. London: Academic Press, 1996.
- [14] Rand D A. Correlation equations and pair approximations for spatial ecologies. In: McGlade, J. M. eds. *Advanced ecological theory: principles and applications*. Oxford: Blackwell Science, 1999. 101 — 143.
- [15] Dieckmann U, Law R, Metz J A J. *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [16] Zhao S Q. Theoretical basis for species conservation: from the theory of island biogeography to metapopulation dynamic theory. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(7): 1171 — 1179.

参考文献:

- [6] 高增祥, 陈尚, 李典谟, 徐汝梅. 岛屿生物地理学与集合种群理论的本质与渊源. *生态学报*, 2007, 27(1): 0304 ~ 0313.
- [7] 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.
- [8] 韩晓卓, 张彦宇. 基于生态位构建的 n -种群集合种群动态分析. *生态学报*, 2008, 28(7): 3271 ~ 3277.
- [16] 赵淑清. 物种保护的理论基础——从岛屿生物地理学理论到集合种群理论. *生态学报*, 2001, 21(7): 1171 ~ 1179.