

集聚效应下的集合种群动力模式

林振山^{1,2,*}, 何亮^{1,2}

(1. 南京师范大学地理科学学院, 江苏 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: 引入种群集聚度和集聚效应的概念, 通过建立物种的集聚效应模型, 结合经典的 Tilman 集合种群模式, 创建了集聚效应下的集合种群动力模式。通过大量的数值模拟分析栖息地未毁坏下的集合种群演化规律与集聚效应的关系, 得到: (1) 即使生境没有毁坏, 种群的集聚效应也会影响种群的演化。(2) 集合种群系统中不同种群对集聚效应反应有异同, 相同点是各种群都要经历一段准周期波动才达到平衡态。不同点是不同种群对集聚效应反应的强度不一致, 竞争能力越强的种群准周期波动的振幅越大, 频率越低。竞争能力越弱的种群准周期波动的振幅越小, 频率越高。(3) 不同的群落对集聚效应的响应也不一致。优势种群相对明显的群落对集聚效应的响应幅度相对较小。(4) 在优势种群明显的群落中, 集聚效应对弱物种非常不利, 弱物种很有可能由于集聚效应而灭绝。(5) 群落或 n 集合种群里的各种群的集聚效应和建群种(或最优势种)的强弱是决定景观生态序的最为重要的 2 个因素。(6) 每个物种对不同的不适集聚程度的响应不一致。不适集聚程度越大, 物种演化波动幅度越大, 频率越高。

关键词: 集聚效应; 集合种群; 动力模式

Research on the dynamical model for metapopulation with the aggregation effect

LIN Zhenshan^{1,2,*}, HE Liang^{1,2}

1 The College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing, Jiangsu 210046, China

2 Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing, Jiangsu 210046, China

Abstract: Species distribution plays an important role in both the intraspecies competition and the interspecies competition. In order to assess the ecological effect due to the species distribution, this paper establishes the aggregation effect model by combining the Tilman's metapopulation model on the basis of introducing the ecological concepts of the population aggregation index and the aggregation effect and constructing the metapopulation dynamical model with the aggregation effect. And then, through a bulk of numerical simulations, it analyzes the relationship between the metapopulation evolution law and its aggregation effect on condition that the habitat is not destroyed. Accordingly, it obtains the following interesting results. Firstly, even if the habitat was not destroyed, the evolution of the population could be affected by the aggregation effect. Secondly, different species of the metapopulation bear different reactions to the aggregation effect. The habitat occupied rate of every species displays quasi-periodic fluctuation to the equilibrium. However, the stronger the species is, the longer the vibrating period and the higher relative fluctuation amplitude of the habitat occupied rate. In contrast, the weaker the species is, the shorter the vibrating period and the lower relative fluctuation amplitude of habitat occupied rate. Thirdly, different communities also have different reactions to the aggregation effect. When dominated by superior population, the community tends to be less affected by the aggregation effect. Fourthly, in the community dominated by the superior population, the aggregation effect is proved to be very adverse to the weak population. They are most likely to go extinct due to such effect. Fifthly, the aggregation effect and the habitat occupied rate of the constructive species in the community are the two key factors that essentially determine the landscape ecological sequence. Finally, every species has different reactions to the different discomfortable aggregation index. The larger the aggregation index, the higher the

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40871083); 江苏省高校自然科学基金研究计划资助项目(08KJB170001)

收稿日期: 2009-09-08; **修订日期:** 2009-12-31

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

fluctuation amplitude of the habitat occupied rate and the fluctuation frequency.

The above results make sense to the theory of species conservation. Generally speaking, the ecological sequence of community is determined by the individuals' competitive strength, breeding rate and mortality rate as well as the interspecific competitive strength. But, our research shows that it is actually the two key factors, i. e., the habitat occupied rate of the constructive species in the community and the aggregation effect, that finally determine the landscape ecological sequence. For some endangered species, the ability to aggregate in the most comfortable aggregation index will directly determine whether it will become extinct or not. When the share of the occupied habitat of the constructive species changes, the best coping strategy for the weak species should be their prompt adjustment to the most comfortable aggregation index. At present, the share of the occupied habitat of the constructive species has been immensely increased in the synthetic ecosystem. Thus, from the numerical simulations in this paper, those weak species will inevitably go extinct in this superior species dominated community due to the very adverse aggregation effect. Therefore, both ecologists and the government should make joint efforts to carry out the following two measures. Firstly, to create advantageous conditions for the endangered or weak species to enable them gather in the most comfortable aggregation index; and secondly, to appropriately reduce the share of the occupied habitat of the constructive species in the synthetic ecosystems. Otherwise, we will get half result with twice the effort.

Key Words: aggregation effect; metapopulation; dynamical model

种群的空间分布格局是种群重要的结构特征,它反映了种群和环境之间的相互关系及其种群在群落中的作用和地位^[1]。由于种群栖息地(生境地)内生物和非生物环境的相互作用,就造成了种群在一定空间内的扩散分布方式,即种群的空间分布格局^[2]。有关研究表明,种内竞争的效应及其强度不仅依赖于该种群的数量,而且依赖于该种群的空间分布图式^[3]。物种的空间过程越来越多地受到生态学研究的重视,人们已经意识到个体、种群和群落的空间结构对于生态过程的重要性^[4]。

为了研究种群的空间分布图式对种内竞争的影响,引入种群集聚度的概念。物种在固定栖息地(生境地)的分布状况可以用种群集聚的程度来描述,种群分布越聚集,集聚度越高;种群分布越分散,集聚度越低。对于任意一个种群都有自己的最佳种群集聚度,即:任意种群都有最适合生存的空间分布图式,最适空间分布图式时的集聚度就是最佳集聚度。当种群处在最佳集聚度时,种群内部个体能够很好地协调资源,并且共同抵御外来的干扰。相反,当种群的空间分布图式不是最佳集聚度时,即处于不适集聚度的时候,这种不适的空间分布图式必定会对种群的演化与发展产生不利的影响,定义这种由于不同的空间分布集聚度而对种群产生的生态作用叫集聚效应。

鉴于此,本文所提出的问题是:集聚效应将对 n 种集合种群动态及其物种的多度产生怎样的影响? 物种或者种群之间的竞争是共存还是灭绝? 共存和灭绝的生态序又是怎样? 由于人类活动造成的生境变化(毁坏或者恢复)将如何影响具有集聚效应的 n 种集合种群多样性及多度? 它们的动力学机制和过程又是怎样? 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^[5]。目前,在基于 Levins 模型^[6]的基础上,不同学者提出了不同物种数量的模型,包括单物种模型、2 物种模型和多物种模型^[7-16]。也有学者提出了人类活动影响下的非自治种群演化动力学模型^[17-19]。这些模型如 Rhodes 等^[20]指出,可以把它们分为两种类型:基于斑块占据模型的空间隐含模型和模拟种群空间模式的空间显含模型,这些模型都在讨论栖息地的毁坏对集合种群物种的演化规律。但是关于集聚效应对 n 种集合种群演化的影响研究较少。本文在以往学者的基础上,构建了种群集聚度和集聚效应模型,结合 Tilman 多物种集合种群模型^[9-10],尝试用数学模型的方法探讨种群集聚效应对 n 种集合种群动态的影响。

1 模型

1.1 种群集聚度和集聚效应模型

根据上述集聚度的定义,假设 g_i 表示种群 i 在生境上的集聚度, G_i 表示在集聚度为 g_i 下产生的集聚效

应, α_i 表示种群 i 的最佳集聚度。其中设定 $0 \leq g_i \leq 1$, g_i 值越靠近 1, 集聚度越大, 种群分布越聚集; g_i 值越靠近 0, 集聚度越小, 种群分布越分散。那么, 可以建立以下非线性模式来描写种群集聚度和集聚效应的关系。

$$G_i = -(g_i - \alpha_i)^2 + 1 \quad (1)$$

在(1)式中, $0 \leq \alpha_i \leq 1$, 则 $0 \leq G_i \leq 1$, G_i 值越靠近 1 集聚效应越大, 越有利于种群发展。对于不同的种群就有不同的最佳集聚度 α_i , 不同的集聚度对不同的物种产生的集聚效应也不一样。从图 1 可知: 种群集聚度越靠近最佳集聚度的时候, 集聚效应越大, 越利于种群发展。图 1a 描写的是最佳集聚度为 0.2 的种群, 这类种群称之为分散性种群, 种群分布相对分散有利于种群发展; 图 1d 描写的种群最佳集聚度为 0.8, 属于聚集性种群, 种群分布越聚集越利于种群发展; 图 1b, c 种群处于 a, d 物种之间, 属于中间型种群。

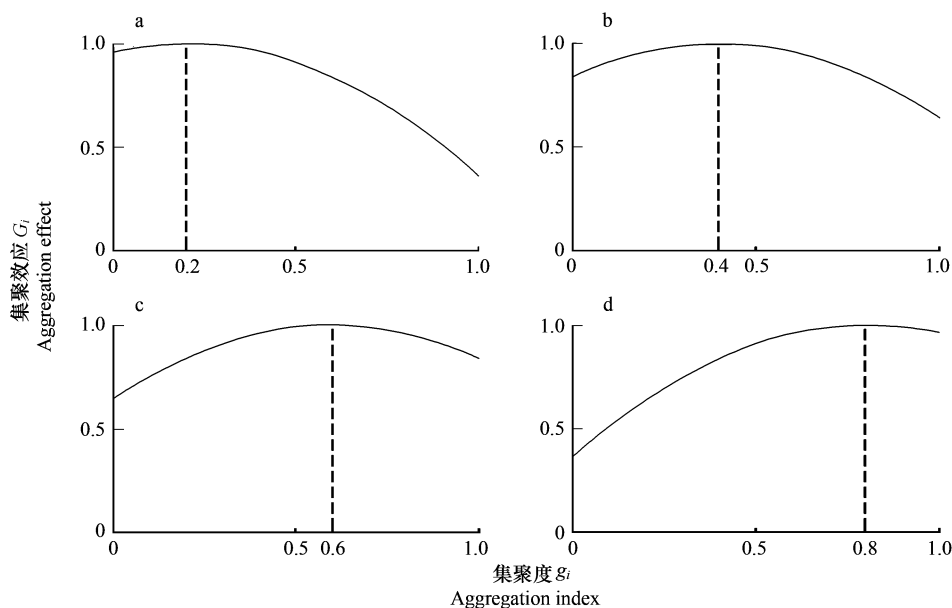


图 1 集聚度和集聚效应 其中参数 a: $\alpha_i = 0.2$, b: $\alpha_i = 0.4$, c: $\alpha_i = 0.6$, d: $\alpha_i = 0.8$

Fig. 1 The aggregation index and the aggregation effect

1.2 集聚效应下的集合种群动力模型

为研究栖息地毁坏而导致的物种灭绝, Tilman 等人提出了多物种集合种群竞争模式^[9-10]。假设生境里的各物种严格按照竞争能力来排序, 群落里集合种群的共存是由于种群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栖息地(生境)里存活。模式为:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} (p_i c_j p_j) \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (2)$$

在(2)式中, n 为群落的物种数; i 为某种群依照竞争能力在群落中的排序; p_i 为种群 i 对栖息地(生境地)占有的比率; c_i 为种群 i 的迁移率; m_i 为种群 i 的平均死亡率; D 为被毁坏的栖息地(生境地)占总的栖息地(生境地)的比率。模式(2)充分考虑了种间竞争和生境对物种的影响。

模式(2)右边的 3 项分别表示: 种群 i 对栖息地(生境地)的成功占有、种群 i 死亡引起的栖息地(生境地)丧失、由于竞争(强物种入侵)而导致弱物种对栖息地(生境地)占有的减少。考虑种群的集聚效应, 一方面集聚效应要影响种群本身对栖息地(生境地)斑块的成功占用, 不适的种群集聚度将减小种群对栖息地(生境地)斑块的占有; 另一方面也要影响种群之间的竞争, 不适的种群集聚度减弱了种群的竞争能力。于是将(1)式与(2)式结合, 得到集聚效应下的种群动力模式:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i [1 - (g_j - \alpha_j)^2] p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} \{p_i c_j p_j [1 - (g_j - \alpha_j)^2]\}, \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (3)$$

在(3)式中, $c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) [1 - (g_i - \alpha_i)^2]$ 为种群集聚效应下种群 i 对栖息地(生境地)的成功占有, $m_i p_i$ 为种群 i 死亡引起的栖息地(生境地)丧失, $\sum_{j=1}^{i-1} \{p_i c_j p_j [1 - (g_j - \alpha_j)^2]\}$ 为种群集聚效应下由于竞争(强物种入侵)而导致弱物种对栖息地(生境地)占有的减少;当各种群 i 的集聚度都分别为各自最佳集聚度 α_i 时,(3)退化为(2)式。所以,本模式(3)包含了 Tilman 模式。由于 i 表示集合种群内的任意种群,所以, Tilman 模式仅仅是本模式在所有种群的集聚度都分别为各自最佳集聚度下的一种特例。

为了模拟研究的方便,先依然采用 Tilman 的经典假设,系统里各种群具有相等的死亡率 m ,而没有受到破坏的生境地上平衡态时各种群占有的比率 p_i^0 和迁移率 c_i 均为几何级数分布。即: $m_i = m$; $p_i|_{D=0} = q(1 - q)^{i-1}$; q 为最强物种的栖息地占有率; $c_i = m_i / (1 - q)^{2i-1}$ 。

假设系统的各种群在生境上的初始集聚度都相同,即, $g_i = g$ 。各种群最佳集聚度随着种群的竞争能力减弱而增大,因为竞争能力越弱的物种,更需要高集聚来提高种群抵御外来干扰的能力。所以假设:

$$\alpha_i = \alpha + \beta(i - 1) \quad \beta > 0 \quad (4)$$

其中 α 为群落中竞争能力最强种群的最佳集聚度, β 为系统最佳集聚度递增系数。

1.3 平衡态分析

对于模式(3),也可简略写成以下模式:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) G_i - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j p_j G_i \quad i \neq j = 1, 2, \dots, n \quad (5)$$

模式(5)中 G_i 为集聚效应,其它参数说明与模式(3)一样。模式(5)是一个高阶的非线性微分动力系统。如果集合种群包含有 n 个种群,模式(5)则由 n 个微分方程组成的高阶非线性微分方程组。如果 n 很大,理论上可以进行解析解,不过十分复杂。在此对模式(5)求其平衡态,令:

$$c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) G_i - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i c_j G_i = 0 \quad (6)$$

从(6)式中求得定态解为:

$$p_i^e = \begin{cases} \hat{p}_i = 1 - D - \frac{m_i}{c_i G_i} - \sum_{j=1}^{i-1} p_j^e \left(1 + \frac{c_j G_j}{c_i G_i}\right), \left[1 - D - \frac{m_i}{c_i G_i} - \sum_{j=1}^{i-1} p_j^e \left(1 + \frac{c_j G_j}{c_i G_i}\right)\right] > 0 \\ 0, \left[1 - D - \frac{m_i}{c_i G_i} - \sum_{j=1}^{i-1} p_j^e \left(1 + \frac{c_j G_j}{c_i G_i}\right)\right] \leq 0 \end{cases} \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (7)$$

式(7) p_i^e 为平衡态时种群 i 对栖息地的占有率, p_j^e 为平衡态时种群 j 对栖息地的占有率。已有研究^[21]证明平衡态解(7)是全局大范围吸引的,当 c_i 、 m_i 、 G_i 的波动很小时,群落的平衡态可以维持在原平衡态附近。式子(7)也是集合种群共存的基本条件。

2 模拟与比较

为了初步研究模拟方便,在此假设栖息地没有毁坏,即 $D = 0$,随机模拟几种不同类型的群落情况(在此选取 $q = 0.05, q = 0.1, q = 0.18, q = 0.25$ 4 种群落)。其它共同参数为:群落中有 $n = 30$ 个种群,各种群死亡率为 $m = 0.02/a$,最强种群最佳集聚度 $\alpha = 0.6$,最佳集聚度递增系数 $\beta = 0.003$ 。为了研究集合种群中不同的种群特性,根据集合种群中各种群栖息地占有率多少分成强竞争能力种群,中等竞争能力和弱竞争能力种群 3 类。以下模拟都由 Matlab 软件完成。

2.1 不适集聚度下的种群演化

经过大量的数值模拟,总结其规律如图 2 中(a1)、(b1)、(c1)、(d1)所示,当生境没有受到毁坏,且各物种都处在最佳的集聚度时,集合种群系统长期处于稳定的平衡态。图 2 中(a2)、(b2)、(c2)、(d2)中,当初始集聚度处于不适状态时(图中模拟了初始集聚度为 $g_i = 0.3$,最佳集聚度为 $\alpha_i = 0.6 + 0.003(i - 1)$ 的情况),生境虽然没有受到毁坏,但是由于集聚效应的影响,种群的演化出现了波动,各种群经过了一个复杂的准周期

波动后才处于平衡状态,并且平衡态时各种群的生态序也发生了变化。在达到平衡态的准周期波动的过程中,集合种群演化呈现以下规律:(1)系统中竞争能力越强的种群波动的振幅越大,频率越低,而越弱的种群波动的振幅越小,但频率越高。竞争能力越强的种群在平衡态时的栖息地占有率与初始的栖息地占有率相差越大。(2)不同的群落对不适集聚度的反应有相同点也有不同点。相同点就是,如图 2 中(a2)、(b2)、(c2)、(d2)所示,无论哪种群落($q = 0.05, q = 0.1, q = 0.18, q = 0.25$)在不适集聚度的情况下都要经历准周期波动后才归于平衡。不同点就是,首先,在优势种群相对明显的群落中,如图 2 中(c2)($q = 0.18$)、(d2)($q = 0.25$),强物种和中等物种的波动相对于优势种群不明显的群落,如图 2 中(a2)($q = 0.05$)、(b2)($q = 0.1$),波动的幅度和频率都低些,但是对于弱物种而言,不适集聚度使它们几乎趋向灭绝,如图 2 中 c2、d2 的 n23、n24 物种。其次,不同的群落受相同集聚效应影响后,平衡态的生态序也不相同。如图 2 中(a2)、(b2)、(c2)、(d2)和表 1 所示(由于模拟种群数目较多,为了不影响图的美观,所以将平衡态时的详细生态序用表列出),在 $q = 0.05$ 的群落中最终平衡态的生态序为:…n4, n3, …n14, n13, …n24, n23…,出现了“奇偶互换”的规律。在 $q = 0.1$ 的群落中最终平衡态的生态序为:…n4…n14…n24…n3…n13…n23…,呈现原来排序为偶数的物种成为强物种,原来排序为奇数的物种成为弱物种的“偶强奇弱”的局面。在 $q = 0.18$ 和 $q = 0.25$ 的群落中最终平衡态的生态序为:…n4, n3…n14, n13…n24, n23…,出现了“奇偶互换”的规律。由此可见,集合种群平衡态时的生态序不仅受集合种群中建群种(或最优势种)的强弱的影响,而且受到集聚效应的影响。即建群种(或最优势种)的强弱和种群集聚效应是决定景观生态序的最为重要的 2 要素。

由此得出以下结论:(1)即使生境没有毁坏,物种在栖息地的分布状况即物种的集聚度也会影响物种的演化。(2)集合种群系统中不同的物种对集聚效应反应有相同点和不同点,相同点是都要经历一定的准周期波动才达到平衡态。不同点是不同的物种反应的强度不同,越强的物种波动的振幅越大,频率越低,而越弱的物种波动的振幅越小,但频率越高。越强的物种平衡态时的栖息地占有率与初始的占有率相差越大。由此可见,集合种群中强物种对集聚效应反应更加的明显,这是由于强物种有比较低的迁移率引起的。(3)不同的群落对集聚效应的响应也具有相同点和不同点。优势种群相对明显的群落较优势种群不是很明显的群落对集聚效应的响应幅度要小些。(4)在优势种群明显的群落中,集聚效应对弱物种非常不利,弱物种很有可能由于集聚效应而灭绝。(5)建群种(或最优势种)的强弱和种群集聚效应是决定景观生态序的最为重要的二个因素。

表 1 平衡态时的生态序

Table 1 The ecological sequence in the equilibrium

	平衡态时的生态序 The ecological sequence in the equilibrium
图 2(a2) Fig. 2(a2)	n2, n1, n4, n3, n6, n5, n8, n7, n10, n9, n12, n11, n14, n13, n16, n15, n18, n17, n20, n19, n22, n21, n24, n23, n26, n25, n28, n27, n30, n29
图 2(b2) Fig. 2(b2)	n2, n4, n6, n8, n10, n12, n14, n16, n18, n20, n22, n24, n26, n28, n30, n1, n3, n5, n7, n9, n11, n13, n15, n17, n19, n21, n23, n25, n27, n29
图 2(c2) Fig. 2(c2)	n2, n1, n4, n3, n6, n5, n8, n7, n10, n9, n12, n11, n14, n13, n16, n15, n18, n17, n20, n19, n22, n21, n24, n23, n26, n25, n28, n27, n30, n29
图 2(d2) Fig. 2(d2)	n2, n1, n4, n3, n6, n5, n8, n7, n10, n9, n12, n11, n14, n13, n16, n15, n18, n17, n20, n19, n22, n21, n24, n23, n26, n25, n28, n27, n30, n29

2.2 不同集聚度的种群演化

上面模拟了不同群落对相同的不适集聚度下的响应。那么,在不同的集聚度下,集合种群的反应又是怎么样?在其它参数不变的情况下,模拟群落 $q = 0.1$ 在不同的集聚度下的演化情况。总结其规律如下:如图 3 所示,无论是种群中的强物种(图 3(a)中的 n3)、中等物种(图 3(b)中的 n14)和弱物种(图 3(c)中的 n25)在不同的集聚度下响应的程度不一致。各物种在最佳集聚度时物种保持起初的平衡态无变化,而在不适集聚度的影响下物种演化出现波动,且不适集聚程度(初始集聚度与最佳集聚度之差的绝对值,即 $|g_i - \alpha_i|$)越大,波动的越明显,即波动幅度越大,频率越高。不同的物种对不同集聚度的响应有所不同,强物种和弱物种在很低

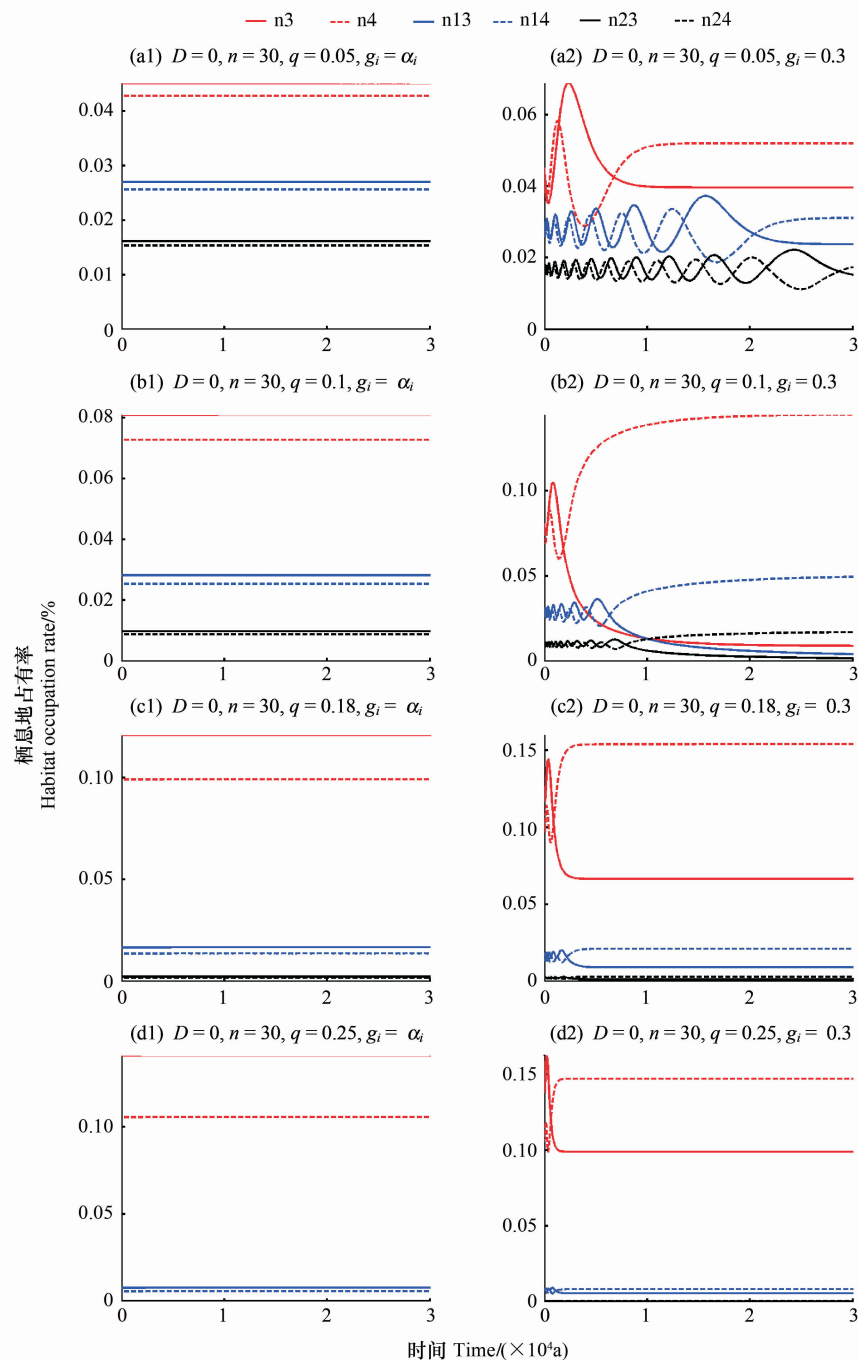


图2 模式(3)在不同参数下的数值模拟

Fig. 2 The dynamical simulation of Model (3) with different parameters

D 、 n 、 q 、 g_i 、 α_i 分别为栖息地毁坏率、种群数、最强种栖息地占有率、种群 i 的集聚度和种群 i 的最佳集聚度; (a1) $q = 0.05$, $g_i = \alpha_i$; (a2) $q = 0.05$, $g_i = 0.3$; (b1) $q = 0.1$, $g_i = \alpha_i$; (b2) $q = 0.1$, $g_i = 0.3$; (c1) $q = 0.18$, $g_i = \alpha_i$; (c2) $q = 0.18$, $g_i = 0.3$; (d1) $q = 0.25$, $g_i = \alpha_i$; (d2) $q = 0.25$, $g_i = 0.3$; n_3 、 n_4 、 n_{13} 、 n_{14} 、 n_{23} 、 n_{24} 分别为种群 3、种群 4、种群 13、种群 14、种群 23、种群 24

的不适集聚度下在平衡态时的栖息地占有率要上升,而中等物种在很低的不适集聚度下在平衡态时的栖息地占有率要下降。

3 讨论

本文引进物种的集聚度和集聚效应概念,并建立了物种集聚效应模型,结合 Tilman 的集合种群动力模

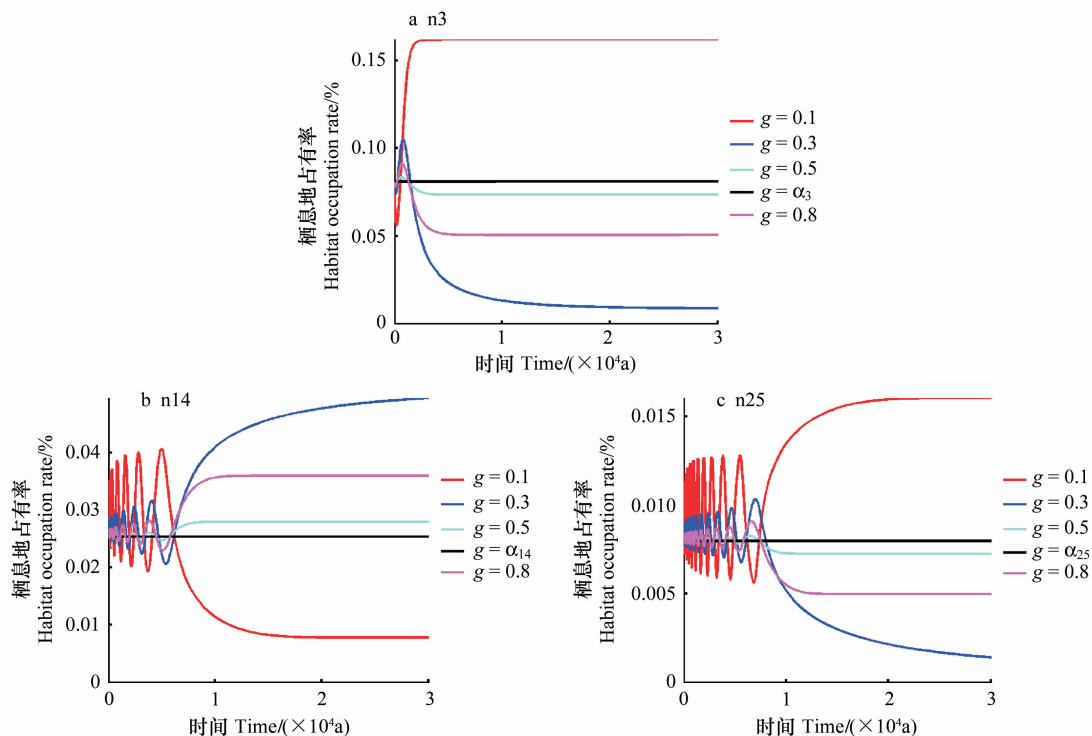


图3 集合种群在不同的集聚度下的模拟

Fig. 3 The dynamical simulation of metapopulation in different aggregation indices

(a) 强物种: n_3 ; (b) 中等物种: n_{14} ; (c) 弱物种: n_{25}

型,提出集聚效应下的种群动力模式,经过大量的数值模拟研究了在栖息地没有破坏的情况下,物种集聚效应对集合种群的演化规律。得到:(1)即使物种的栖息地没有受到破坏,物种的集聚效应对物种的演化也会产生影响,不适的物种集聚度对物种演化会产生一定程度的干扰。并且不同的群落和群落中不同的物种对集聚效应的响应不一样。(2)集合种群中物种对集聚效应的响应程度与不适集聚程度相关,不适集聚程度越大,物种对集聚效应的响应越明显。

传统的生态学认为群落里的生态序取决于各物种单体的竞争力、繁殖率和死亡率以及各种之间的相对竞争力。本研究结果认为,群落或 n 集合种群里的各物种的集聚效应和建群种(或最优势种)的强弱是决定景观生态序的最为重要的2要素。对于濒危或弱小的某些种群其种群能否以最佳的集聚度聚集将直接决定其是否灭绝。当建群种或集合种群里最优势种所占有景观(或栖息地)的份额发生变化时,弱小物种要及时调整其最佳集聚度,这是最重要的适应策略。当前大量的人造生态系统都极大地提高了最优势种所占有景观(或栖息地)的份额,从本文的模拟结果看来,优势种群明显的群落,集聚效应对弱物种极其不利,对大量弱小种群而言,灭绝是不可避免。因此,为某些特定的濒危或弱小物种保留或创造某些有利于其能达到最佳集聚度的条件以及适当地抑制人造生态系统最优势种(或建群种)所占有景观(或栖息地)的份额尤为重要。

本文从理论上描述了由于物种的空间分布形式而引起的一种生态效应即集聚效应。并且在经典的Tilman集合种群模式下,研究了集聚效应对物种演化的影响,得到了一些理论上的结论,推广了Tilman的集合种群模式。本文只对栖息地没有破坏的情况下进行了模拟。随着人类社会经济的发展,生态环境的破坏,地球上没有破坏的生物栖息地已经很少,因此,开展栖息地破坏下的种群集聚效应的研究对现实的生态保护更有意义。

References:

- [1] Wang Z F, An S Q, Zhu X L, Yang X B. Distribution pattern of tree populations in tropical forest and comparison of its study methods. Chinese

- Journal of Applied Ecology, 1998, 9 (6): 575-580.
- [2] Zhang W Y, Li M G, Liang S C, Wang B S, Zan Q J, Wang Y J. Study on distribution pattern of *Mikania micrantha* population. *Guihaia*, 2003, 23(4): 303-306.
- [3] Xu R M. Density-dependent mortality vs. crowding-dependent. *Acta Ecologica Sinica*, 1985, 5(3): 257-263.
- [4] Zhang D Y. *Researches on Theoretical Ecology*. Beijing: Higher Education Press, 2000: 119-121.
- [5] James S C, Carpenter S, Barber M, Collins S, Dobson A, Foley J, Lodge D, Pascual M, Jr R P, Pizer W, Pringle C, Reid W, Rose K, Sala O, Schlesinger W, Wall D, Wear D. Ecological Forecasts: An Emerging Imperative. *Science*, 2001, 293: 657-660.
- [6] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Ecological Society of American*, 1969, 15: 237-240.
- [7] Holt R D, Lawton J H. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, 25: 495-520.
- [8] Holt R D. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 1977, 12: 197-229.
- [9] Tilman D, May R M, Lehman C L, Nowak M A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, 371: 65-66.
- [10] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *The American Naturalist*, 1997, 149: 407-435.
- [11] Bascompte J, Solé R V. Effects of habitat destruction in a prey-predator metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, 195: 383-393.
- [12] Lin Z S, Qi X Z, Li B L, 2005. Can best competitors avoid extinction as habitat destruction? *Ecological Modelling*, 2005, 182: 107-112.
- [13] Lin Z S, Liu H Y. How species diversity responds to different kinds of human-caused habitat destruction. *Ecological Research*, 2006, 21: 100-106.
- [14] Lin Z S, Wang S G. Study on the relation between the animal species extinction and habitat destruction. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (4): 535-540.
- [15] Lin Z S. The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 480-485.
- [16] Lin Z S. Simulating unintended effects restoration. *Ecological Modelling*, 2003, 164: 169-175.
- [17] Lin Z S, Liu H Y, Liu H Y. Nonautonomous 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.
- [18] Liu H Y, Lin Z S, Zhang M Y. Response of species diversity to human periodic activities and its forecast. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (7): 1635-1641.
- [19] Liu H Y, Lin Z S, Zhang M Y. Species responses to different types of human caused habitat degradation. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29 (3): 429-435.
- [20] Rhodes O E, Chesser R K, Smith M H. *Population dynamics in ecological space and time*. Chicago: Chicago University Press, 1996: 122-123.
- [21] Hu Y X, Mu S M, Hao D Y. The long term behaviour of species of plant community under the competitive superior order. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMongol*, 2002, 33 (3): 247-252.

参考文献:

- [1] 王峥峰, 安树青, 朱学雷, 杨小波. 热带森林乔木种群分布格局及其研究方法的比较. *应用生态学报*, 1998, 9(6): 575-580.
- [2] 张伟银, 李鸣光, 梁士楚, 王伯荪, 咎启杰, 王勇军. 外来杂草薇甘菊种群分布格局研究. *广西植物*, 2003, 23(4): 303-306.
- [3] 徐汝梅. “密度制约死亡率”抑或“拥挤度制约死亡率”. *生态学报*, 1985, 5(3): 257-263.
- [4] 张大勇. *理论生态学研究*. 北京: 高等教育出版社, 2000: 119-121.
- [14] 林振山, 汪曙光. 栖息地破坏与动物物种灭绝关系的模拟研究. *生态学报*, 2002, 22(4): 535-540.
- [15] 林振山. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响. *生态学报*, 2003, 23(3): 480-485.
- [17] 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——以丹顶鹤为例. *生态学报*, 2005, 25(5): 945-951.
- [18] 刘会玉, 林振山, 张明阳. 人类周期性活动对物种多样性的影响及其预测. *生态学报*, 2005, 25 (7): 1635-1641.
- [19] 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破坏的响应. *植物生态学报*, 2005, 29 (3): 429-435.
- [21] 胡彦霞, 穆淑梅, 郝敦元. 群落种群在竞争优势排序下的长期动态. *内蒙古大学学报: 自然科学版*, 2002, 33 (3): 247-252.