

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

## Acta Ecologica Sinica



第31卷 第15期 Vol.31 No.15 2011

中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报 (SHENTAI XUEBAO)

第31卷 第15期 2011年8月 (半月刊)

## 目 次

地面条节肢动物营养类群对土地覆被变化和管理扰动的响应.....	李锋瑞,刘继亮,化伟,等 (4169)
两种书虱微卫星富集文库的构建及比较.....	魏丹舟,袁明龙,王保军,等 (4182)
菲律宾蛤仔EST-SSRs标记开发及不同地理群体遗传多样性.....	闫喜武,虞志飞,秦艳杰,等 (4190)
菲律宾蛤仔大连群体不同世代的遗传多样性.....	虞志飞,闫喜武,杨霏,等 (4199)
玻璃温室与田间栽培小麦幼穗分化的比较.....	姜丽娜,赵艳岭,邵云,等 (4207)
施用有机肥环境下盐胁迫小麦幼苗长势和内源激素的变化.....	刘海英,崔长海,赵倩,等 (4215)
黄土高原半干旱区气候变化对春小麦生长发育的影响——以甘肃定西为例.....	
	姚玉璧,王润元,杨金虎,等 (4225)
不同耕作模式下稻田水中氮磷动态特征及减排潜力.....	冯国禄,杨仁斌 (4235)
大田环境下转Bt基因玉米对土壤酶活性的影响.....	颜世磊,赵蕾,孙红炜,等 (4244)
短期淹水培养对水稻土中地杆菌和厌氧粘细菌丰度的影响 .....	朱超,Stefan Ratering,曲东,等 (4251)
气候变化背景下广东晚稻播期的适应性调整.....	王华,陈新光,胡飞,等 (4261)
长期封育对不同类型草地碳贮量及其固持速率的影响 .....	何念鹏,韩兴国,于贵瑞 (4270)
黄土丘陵区两种主要退耕还林树种生态系统碳储量和固碳潜力.....	刘迎春,王秋凤,于贵瑞,等 (4277)
植物叶表面的润湿性及其生态学意义 .....	石辉,王会霞,李秧秧 (4287)
长白山北坡主要森林群落凋落物现存量月动态.....	郑金萍,郭忠玲,徐程扬,等 (4299)
古尔班通古特沙漠及周缘52种植物种子的萌发特性与生态意义 .....	刘会良,宋明方,段士民,等 (4308)
吉首蒲儿根的繁殖生态学特性及其濒危成因 .....	邓涛,陈功锡,张代贵,等 (4318)
栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值影响的迭代算法 .....	时培建,戈峰,杨清培 (4327)
喷施多效唑提高麻疯树幼苗耐盐性的生理机制 .....	毛轶清,郑青松,陈健妙,等 (4334)
阿尔山落叶松主要蛀干害虫的种群空间生态位 .....	袁菲,骆有庆,石娟,等 (4342)
2009年云南省白背飞虱早期迁入种群的虫源地范围与降落机制 .....	沈慧梅,吕建平,周金玉,等 (4350)
中华稻蝗长沙种群的生活史及其卵滞育的进化意义 .....	朱道弘,张超,谭荣鹤 (4365)
“518”油桃主要害虫与其捕食性天敌的关系 .....	施晓丽,毕守东,耿继光,等 (4372)
青藏东缘若尔盖高寒草甸中小型土壤动物群落特征及季节变化 .....	张洪芝,吴鹏飞,杨大星,等 (4385)
青海可鲁克湖水鸟季节动态及渔鸥活动区分析 .....	张国钢,刘冬平,侯韵秋,等 (4398)
排放与森林碳汇作用下云南省碳净排放量估计 .....	刘慧雅,王铮,马晓哲 (4405)
北京城市生态占水研究 .....	柏樱岚,王如松,姚亮 (4415)
<b>专论与综述</b>	
植物水分传输过程中的调控机制研究进展 .....	杨启良,张富仓,刘小刚,等 (4427)
环境介质中的抗生素及其微生物生态效应 .....	俞慎,王敏,洪有为 (4437)
自然生态系统中的厌氧氨氧化 .....	沈李东,郑平,胡宝兰 (4447)
<b>研究简报</b>	
山东半岛南部海湾底栖动物群落生态特征及其与水环境的关系 .....	张莹,吕振波,徐宗法,等 (4455)
新疆乌伦古湖浮游甲壳动物的季节演替及与环境因子的关系 .....	杨丽丽,周小玉,刘其根,等 (4468)
不同施肥与灌水量对槟榔土壤氨挥发的影响 .....	卢丽兰,甘炳春,许明会,等 (4477)
<b>学术信息与动态</b>	
水土资源保持的科学与政策:全球视野及其应用——第66届美国水土保持学会国际学术年会述评 .....	
	卫伟 (4485)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q \* 1981 \* m \* 16 \* 320 \* zh \* P \* ¥ 70.00 \* 1510 \* 34 \* 2011-08



封面图说:塞罕坝地处内蒙古高原南缘向华北平原的过渡带,地势分为坝上、坝下两部分。解放初期,这里是“飞鸟无栖树,黄沙遮天日”的荒原沙丘,自1962年建立了机械化林场之后,塞罕坝人建起了110多万亩人工林,造就了中国最大的人工林林场。这是让人叹为观止的落叶松人工林海。

彩图提供:陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

时培建, 戈峰, 杨清培. 栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值影响的迭代算法. 生态学报, 2011, 31(15): 4327-4333.

Shi P J, Ge F, Yang Q P. Iterative algorithm for analyzing the influence of the proportion of permanently destroyed sites on the equilibrium abundances of species. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(15): 4327-4333.

## 栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值影响的迭代算法

时培建<sup>1</sup>, 戈 峰<sup>1,\*</sup>, 杨清培<sup>2</sup>

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100101; 2. 江西农业大学江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 南昌 330045)

**摘要:**为了分析栖息地破坏程度对集合群落中物种多度稳定值的影响, 基于 Tilman 等提出的多物种竞争的集合群落模型, 设计了一种通用的迭代算法用以分析栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响。针对 Tilman 等提出的物种多度与其扩散能力或者与其竞争能力相互关系的 4 种模型, 也即:(1)物种竞争力越强则其多度稳定值越大, 所有物种死亡率相同;(2)所有物种不论竞争力如何, 其多度稳定值相同、死亡率也相同;(3)物种竞争力越弱则其多度稳定值越大, 所有物种死亡率相同;(4)物种多度的稳定值相同, 但物种竞争力越弱其死亡率越高。先前的研究已经阐明了在前 2 种模型中栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响;而对于模型 3, 因为其数学表达式较为复杂, 先前的研究者不得不使用模型 3 的简化式来考察栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响;而对于模型 4, 由于其数学表达式更为复杂, 栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响未能被以往的研究所阐明。本文所使用的迭代算法可以阐明四种模型中任何一种模型条件下栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响。我们发现对于模型 1 和 2 迭代算法所得到的物种多度稳定值与通过数学解析式分析的结果完全一致, 同时通过使用迭代算法还阐明了模型 4 中栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响。假设栖息地永久性破坏的比例达到了能够导致第  $s$  个物种灭绝的水平, 起初幸存物种竞争力的排序为  $s+1 \sim s+3 \sim s+5 \sim \dots \sim s+6 \sim s+4 \sim s+2$ , 但是随着栖息地永久性破坏的比例不断增大, 当其快达到(但还未达到)能够导致第  $s+1$  个物种灭绝的水平, 物种竞争力的排序将变为  $s+2 \sim s+4 \sim s+6 \sim \dots \sim s+5 \sim s+3 \sim s+1$ 。模型 4 中栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响与模型 2 中栖息地永久性破坏程度对物种多度稳定值的影响几乎一致, 唯一不同是模型 2 中所有物种栖息地稳定值的曲线有一个共同的交点, 而模型 4 中所有物种栖息地稳定值的曲线交点不唯一。此外, 还使用迭代算法考対比了模型 3 原始数学表达式和简化式两种情况下栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响, 发现结果略有不同。

**关键词:**集合群落; 栖息地永久性破坏的比例; 多度; 迭代算法

### Iterative algorithm for analyzing the influence of the proportion of permanently destroyed sites on the equilibrium abundances of species

SHI Peijian<sup>1</sup>, GE Feng<sup>1,\*</sup>, YANG Qingpei<sup>2</sup>

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

**Abstract:** We developed a general iterative algorithm for analyzing the influence of habitat destruction on the equilibrium abundances of species in a competitive metacommunity exposed to habitat destruction, based on the multi-species competitive model proposed by Tilman et al. We focus on the four cases put forward by Tilman et al. that reflect different relationships between the equilibrium abundances of species in an intact habitat and their dispersal or competitive abilities: (1) best competitors most abundant and equal mortality; (2) equally abundant species and equal mortality; (3) poorer

基金项目:973 资助项目(2009CB119200); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD19B0102); 国家自然科学基金资助项目(30970510, 31030012); 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KSCX2-EW-Z-6)

收稿日期:2010-07-09; 修订日期:2010-11-22

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gef@ioz.ac.cn

competitors more abundant and equal mortality; (4) equally abundant but poorer competitors with higher mortality. For cases 1 and 2, the previous studies have clearly elucidated the impacts of habitat destruction on the equilibrium abundances of species under these two cases. Case 3 has a complex mathematical formulation. Thus, the previous investigators had to replace case 3 by a simplified formulation during exploring the impact of habitat destruction on the equilibrium abundances of species. For case 4, the influence of habitat destruction on the equilibrium abundances of species was not analyzed because the mathematical formulation of case 4 is more complex. The iterative algorithm of the current study can be used to analyze the impacts of habitat destruction on the equilibrium abundances of species for all four cases. We find that the relationship between habitat destruction and equilibrium abundance of any species is linear between two adjacent proportions of permanently destroyed sites which can drive one species to extinction. Our results by using the iterative program accord with the conclusions by analytical methods for cases 1 and 2. We also find the effect of habitat destruction on the equilibrium abundances of species for case 4, which has not been reported by previous research. Let  $s$  be the number of extinct species for case 4. If  $s$  is an odd number, species  $s+1$  is the best competitor and occupies the most sites around the critical proportion of permanently destroyed sites, which drives species  $s$  to extinction. However, the abundance of species  $s+1$  will gradually descend with the proportion of permanently destroyed sites increasing. When the proportion of permanently destroyed sites approximates to (but less than) the level which can drive species  $s+1$  to extinction, species  $s+2$  is the best competitor and species  $s+1$  is the worst competitor. The order of the equilibrium abundances is  $s+2 \sim s+4 \sim s+6 \sim \cdots \sim s+5 \sim s+3 \sim s+1$ . This conclusion still holds for case 4 when  $s$  is an even number. We find that the impact of habitat destruction on the equilibrium abundances of species for case 4 is very similar to that of case 2. For case 2, the equilibrium abundance lines of species between two adjacent critical proportions of permanently destroyed sites, which can drive one species to extinction, have a common intersection; however, for case 4, the equilibrium lines do not have a common intersection. In addition, we compare the results using the original and simplified formulations of case 3. We find that there is a slight difference in the impacts of habitat destruction on the equilibrium abundances of species between using the original and simplified formulations.

**Key Words:** metacommunity; proportion of permanently destroyed sites; abundance; iterative algorithm

由于气候变化和人类活动的影响,物种赖以生存的栖息地正面临着严重的破坏,Tilman 等<sup>[1-2]</sup>基于 Nee 和 May<sup>[3]</sup>的研究提出了栖息地永久性破坏过程中多物种竞争的集合群落模型。尽管这个模型在生态学界引起了很大的争议,但是迄今仍然是解释栖息地破坏对竞争群落影响的重要理论工具<sup>[4-5]</sup>。

为了分析便利,Tilman 等<sup>[2]</sup>提出了 4 种关于物种多度与其扩散能力或者与其竞争能力相互关系的模型。Lin<sup>[6]</sup>使用数值模拟的方法,研究了在模型 1 下栖息地破坏程度对物种多度稳定值变化的影响。Morozov 和 Li<sup>[5]</sup>、时培建等<sup>[7]</sup>分别推导出前 3 种模型下物种多度稳定值的精确数学表达式,但是对于模型 4,因为死亡率不同的假设引起数学推导上的困难,栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响尚不清晰。本文从 Tilman 等<sup>[1-2]</sup>推导的系统平衡解的迭代式入手,使用迭代计算的方法考察了栖息地破坏过程中物种多度稳定值的变化,并且与模型 1、模型 2 的结论进行了对比,为这个理论模型的进一步研究提供参考。

## 1 多物种竞争的集合群落模型

Nee 和 May<sup>[3]</sup>曾研究了栖息地破坏程度对 2 个具有不同竞争能力物种多度稳定值的影响,假设竞争力强的物种可以再侵占竞争力弱的物种已经占据的斑块,而后者不能占据前者已经占据的斑块,当 2 个物种的死亡率相同时,前者的扩散率较后者的扩散率小,得出了竞争力强的物种在栖息地破坏增长过程中最先灭绝的结论。Tilman 等<sup>[1-2]</sup>把 Nee 和 May<sup>[3]</sup>提出的模型扩展到任意个物种构成的集合群落中:

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

式中, $p_i$ 表示物种*i*的多度(即物种*i*占据的斑块数量在所有可用斑块数量中比例); $c_i$ 表示物种*i*的扩散率; $m_i$ 表示物种*i*的死亡率; $D$ 表示栖息地永久性破坏的比例(即已破坏的斑块数量在所有可用斑块数量中比例),“永久性破坏”系指已破坏的斑块不可恢复,下文的栖息地破坏均指栖息地的永久性破坏; $n$ 表示群落中物种的种数。

Tilman 等<sup>[1-2]</sup>通过推导,得到公式(1)的系统平衡解为:

$$\hat{p}_i = 1 - D - \frac{m_i}{c_i} - \sum_{j=1}^{i-1} \hat{p}_j \left(1 + \frac{c_j}{c_i}\right) \quad (2)$$

式中,字母上的小尖号表示稳定值。这是一个关于物种多度稳定值的迭代式,其中 $\hat{p}_1 = 1 - D - m_1/c_1$ ,其余物种多度的稳定值由此可以得到,它们只与栖息地破坏的比例、扩散率和死亡率有关,而当扩散率和死亡率已知时,物种多度的稳定值就成为 $D$ 的线性函数。但是当*n*很大时,物种多度的稳定值和 $D$ 的关系很难通过公式(2)直接反映出来。

当物种的死亡率相同时,令 $m_i = m$ ,Klausmeier<sup>[8]</sup>通过数学归纳法推导出当栖息地破坏的程度小于一定临界值时(不引起物种灭绝时的栖息地破坏比例),群落中物种多度稳定值的函数为:

$$\hat{p}_{i \text{ odd}} = \frac{c_1 c_3 \cdots c_{i-2}}{c_2 c_4 \cdots c_{i-1}} (1 - D) - \frac{c_2 c_4 \cdots c_{i-1}}{c_1 c_3 \cdots c_{i-2}} \frac{m}{c_i} \quad (3)$$

$$\hat{p}_{i+1} = \frac{c_1 c_3 \cdots c_i}{c_2 c_4 \cdots c_{i+1}} (D - 1) + \frac{c_2 c_4 \cdots c_{i-1}}{c_1 c_3 \cdots c_{i-2}} \frac{m}{c_i} \quad (4)$$

式中, $i$  odd 表示*i*是奇数,则*i*+1 就表示偶数。

Morozov 和 Li<sup>[5]</sup>、时培建等<sup>[7]</sup>分别扩展了 Klausmeier<sup>[8]</sup>的研究,推导出栖息地破坏比例取任意有实际意义值时(即当 $0 \leq D \leq 1$ 时)物种多度函数。

假设有*s*个物种灭绝,如果*s*为奇数,则有:

$$\hat{p}_{i \text{ odd}} = \frac{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_{i-1}}{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_i} (D - 1) + \frac{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_{i-2}}{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_{i-3}} \frac{m}{c_{i-1}} \quad (5)$$

$$\hat{p}_{i+1} = \frac{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_{i-1}}{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_i} (1 - D) - \frac{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_i}{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_{i-1}} \frac{m}{c_{i+1}} \quad (6)$$

假设有*s*个物种灭绝,如果*s*为偶数,则有:

$$\hat{p}_{i \text{ odd}} = \frac{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_{i-2}}{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_{i-1}} (1 - D) - \frac{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_{i-1}}{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_{i-2}} \frac{m}{c_i} \quad (7)$$

$$\hat{p}_{i+1} = \frac{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_i}{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_{i+1}} (D - 1) + \frac{c_{s+2} c_{s+4} \cdots c_{i-1}}{c_{s+1} c_{s+3} \cdots c_{i-2}} \frac{m}{c_i} \quad (8)$$

## 2 物种多度与其扩散能力或者与其竞争能力相互关系的4种模型

为了分析栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响,Tilman 等<sup>[2]</sup>提出了物种多度与其扩散能力或者与其竞争能力相互关系的4种模型:

$$c_i = \frac{m}{(1 - z)^{2i-1}} \quad (9)$$

$$c_i = \frac{m}{(2i-1)[z(i-1)-1]} \quad (10)$$

$$c_i = 2m \frac{2 - zi(i-1)(1-m)}{[2 - zi(i-1)][2 - zi(i+1)]} \quad (11)$$

$$c_i = \frac{iv[1 - \frac{1}{2}z(i-1)]}{(1 - zi)[1 - z(i-1)]} \quad (12)$$

式中, $z$ 表示物种1多度的稳定值。其中前3种模型中物种的死亡率都相同。而模型4中物种的死亡率不同,

弱竞争力物种具有更高的死亡率,  $m_i = iv$ , 死亡率  $v$  表示物种 1 的死亡率。前 3 种模型中栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响, 可以使用公式(5—8)推导求得, Morozov 和 Li<sup>[5]</sup> 已经做了完整的研究, 时培建等<sup>[7]</sup> 也对模型 1 的情况进行了详细的研究。但是对于模型 4, 由于物种的死亡率被假设为不同的, 求解有一定难度, 精确的数学表达式尚未求出。

在模型 4 中, 对于任意正整数  $k$ , 如果要使  $m_k/c_k > m_{k+1}/c_{k+1}$ , 则一个必要条件是  $z < 1/k$ , 因为群落中物种的最大值为  $n$ , 所以要求  $z < 1/n$ 。

### 3 栖息地破坏程度对物种多度影响的迭代计算

#### 3.1 迭代的原理

根据公式(2), 任何物种的多度都可以表示为  $D$  的线性函数, 因为在迭代过程中, 不存在  $D$  的连乘关系, 所以  $D$  的幂最大为 1。而 Tilman 等<sup>[2]</sup> 的研究显示:

$$D_1 < D_2 < \cdots < D_n \Leftrightarrow 1 - \frac{m_1}{c_1} < 1 - \frac{m_2}{c_2} < 1 - \frac{m_3}{c_3} < \cdots < 1 - \frac{m_n}{c_n} \quad (13)$$

式中,  $D_i$  表示引起物种  $i$  灭绝的栖息地破坏比例 ( $0 \leq D_i \leq 1$ )。这就意味着当公式(13)右边项成立时, 物种将按照竞争力强弱依次灭绝。假设已经灭绝了  $s$  个物种, 下一个灭绝的将是物种  $s + 1$ 。根据公式(2), 物种  $s + 1$  到物种  $n$  在区间  $[D_s, D_{s+1}]$  上多度稳定值的线性递减曲线就应当为:

$$\hat{p}_i = 1 - D - \frac{m_i}{c_i} - \sum_{j=s+1}^{i-1} \hat{p}_j \left(1 + \frac{c_j}{c_i}\right) \quad (s+1 \leq i \leq n) \quad (14)$$

(14) 式与公式(2)类似, 只是上式迭代的初值是  $\hat{p}_{s+1} = 1 - D - m_{s+1}/c_{s+1}$ , 而不是  $\hat{p}_1 = 1 - D - m_1/c_1$ , 因为  $\sum_{j=1}^s \hat{p}_j (1 + c_j/c_i) = 0$ 。

#### 3.2 迭代的算法

栖息地破坏程度对物种多度稳定值影响的迭代算法(计算机语言)

```

for D=0:step :1- $\frac{m(1)}{c(1)}$ 
     $\hat{p}(1)=1-D-\frac{m(1)}{c(1)}$ ;
    for k=2:1:n
         $\hat{p}(k)=1-D-\frac{m(k)}{c(k)}-\sum_{q=1}^{k-1} \hat{p}(q)\left(1+\frac{c(q)}{c(k)}\right)$ ;
    end
    plot(D,  $\hat{p}$ )
end

```

```

for j=2:1:n
    for D=1- $\frac{m(j-1)}{c(j-1)}$ :step :1- $\frac{m(j)}{c(j)}$ 
        for i=1:1:j-1
             $\hat{p}(i)=0$ ;
        end
         $\hat{p}(j)=1-D-\frac{m(j)}{c(j)}$ ;
        if j<n
            for k=j+1:1:n

```

```

 $\hat{p}(k) = 1 - D - \frac{m(k)}{c(k)} - \sum_{q=1}^{k-1} \hat{p}(q) \left(1 + \frac{c(q)}{c(k)}\right);$ 
end
end
plot(D, p)
end
end

```

算法中,step 表示设定的步长,取值范围为(0, 1); $\hat{p}(i)$  是 $\hat{p}_i$  的数组表示,是为了方便编程而作的变化, $\hat{p} = [\hat{p}(1) \hat{p}(2) \hat{p}(3) \dots \hat{p}(n)]$ ;plot 是作图命令。注意到算法中仍然存在 $\Sigma$ 的符号,在实际编程时刻采用下边的程序进行处理:

```

total = 0;
for q = 1:1:k-1
    total = total +  $\hat{p}(q) \left(1 + \frac{c(q)}{c(k)}\right)$ ;
end
 $\hat{p}(k) = 1 - D - \frac{m(k)}{c(k)} - total;$ 

```

#### 4 对模型 4 的迭代计算结果

通过迭代计算,发现模型 4 中物种多度稳定值的变化和模型 2 中物种多度稳定值的变化惊人的相似,但不同的是前者变化更为复杂,因为模型 4 中物种多度稳定值曲线在 $(D_k, D_{k+1})$ 上的交点不唯一,而根据 Morozov 和 Li<sup>[5]</sup>的研究,模型 2 中物种多度稳定值曲线在 $(D_k, D_{k+1})$ 上的交点唯一(图 1b 和图 1c)。其中图 1b 展示的物种多度稳定值变化与 Morozov 和 Li<sup>[5]</sup>对模型 2 的研究结果完全一致。图中的 $x^*$  表示剩余可供使用的斑块比例,即 $1 - D - \sum_{i=1}^n \hat{p}_i$ ,主要参照 Nee 和 May<sup>[3]</sup>的文献而引入。

如图 1c 所示,随着栖息地破坏比例的增加,物种多度的大小不仅与已经灭绝的物种竞争力序号奇偶性有关,还与群落中物种的种数奇偶性有关。

令已灭绝的物种竞争力序号为 $s$ ,当 $s$  为奇数时,在 $D_s$  处,当 $n$  为偶数时,物种多度从大到小排序分别为:

$$s+1 \sim s+3 \sim \dots \sim n-2 \sim n \sim n-1 \sim n-3 \sim \dots \sim s+4 \sim s+2$$

随着栖息地破坏比例增加到非常接近 $D_{s+1}$  处,则物种多度从大到小排序分别为:

$$s+2 \sim s+4 \sim \dots \sim n-3 \sim n-1 \sim n \sim n-2 \sim \dots \sim s+3 \sim s+1$$

当 $s$  为偶数时,在 $D_s$  处,当 $n$  为偶数时,物种多度从大到小排序分别为:

$$s+1 \sim s+3 \sim \dots \sim n-3 \sim n-1 \sim n \sim n-2 \sim \dots \sim s+4 \sim s+2$$

随着栖息地破坏比例增加到非常接近 $D_{s+1}$  处,则物种多度从大到小排序分别为:

$$s+2 \sim s+4 \sim \dots \sim n-2 \sim n \sim n-1 \sim n-3 \sim \dots \sim s+3 \sim s+1$$

如果 $n$  是奇数,只要将上述多度排序中的 $n$  替换为 $n+1$ ,再除去 $n+1$  这一序号即可。

此外,还发现一个有趣的结果就是剩余可供使用的斑块比例 $x^*$  表现为减少—稳定—再减少—再稳定的循环,最终在 $D=1$  处降低为 0,与 Nee 和 May<sup>[3]</sup>的研究结果一致。本文附带性地对模型 1(图 1a)和模型 3(图 2a)进行了迭代计算,发现随着栖息地破坏比例的增加, $x^*$  都呈相似的变化趋势,但由于群落中物种的扩散率、灭绝率和物种 1 多度的稳定值(即 $z$ )不同, $x^*$  下降的幅度不同。在 $[D_k, D_{k+1}]$  上,当 $k$  是奇数时, $x^*$  稳定;当 $k$  是偶数时, $x^*$  下降。

#### 5 讨论

Tilman 等<sup>[2]</sup> 提出物种多度与其扩散能力或者与其竞争能力相互关系的 4 种模型都是理想化的,模型的假

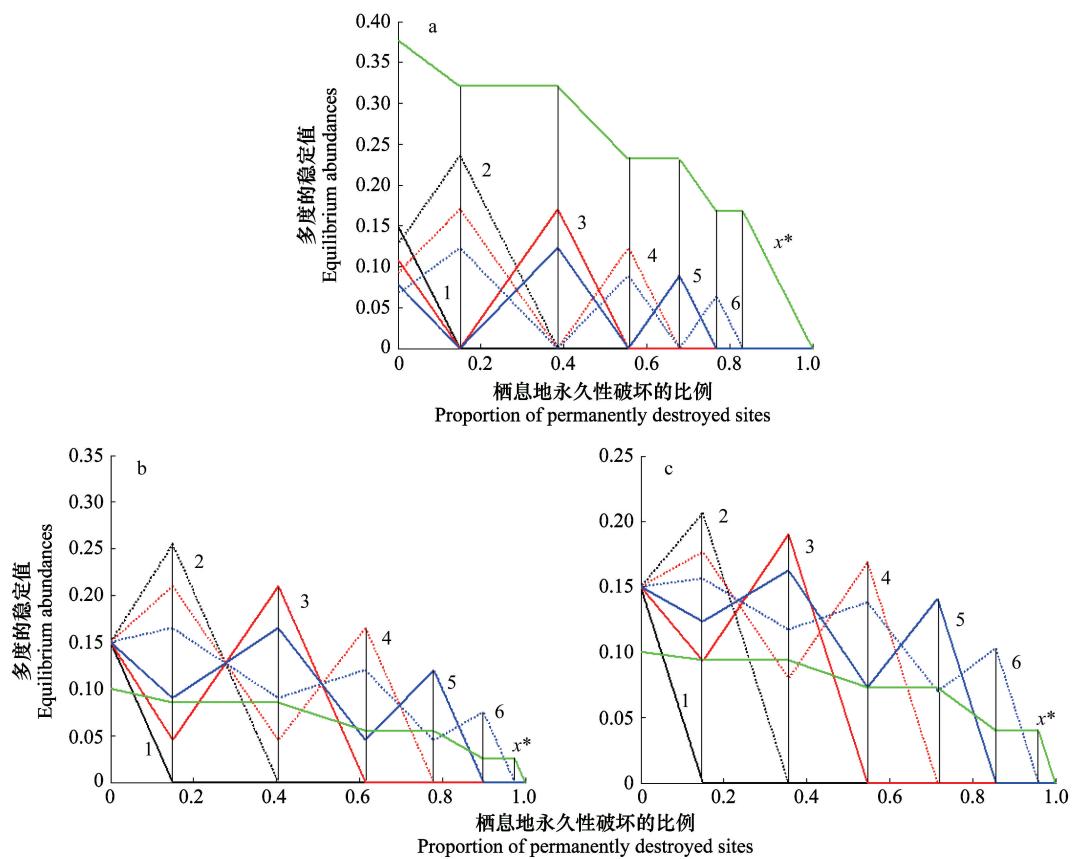


图1 栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响

Fig. 1 Influence of the proportion of permanently destroyed sites on the equilibrium abundances of species

a: 模型 1,  $z=0.15, m=0.01$ ; b: 模型 2,  $z=0.15, m=0.01$ ; c: 模型 4,  $z=0.15, v=0.01, m_i=iv$ ; 线上数字代表各个物种序号;  $x^*$  表示剩余可供使用的斑块比例

设不同,得出的结果自然就会不同。但是这4种模型中除模型3外其余3种模型都得出一个相同的结论,即如果第 $s$ 个物种灭绝,起初将会是物种 $s+1$ 成为多度稳定值最大的物种,但随着栖息地破坏比例的增加,在第 $s+1$ 个物种灭绝前,物种 $s+2$ 将成为多度稳定值最大的物种(图1)。但是对于其它存活物种的多度稳定值的大小排序,模型1与模型2、模型4截然不同,这受到模型假设的重要影响。

Lin<sup>[6]</sup>使用了数值模拟方法分析了模型1下栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响,但是研究结果与Morozov和Li<sup>[5]</sup>、时培建等<sup>[7]</sup>的研究结果不一致,后2项研究对于模型1下栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响分析结果完全一致。林振山和Li<sup>[9]</sup>通过若干次数值模拟发现了奇偶协同变化规律,模型1中在 $D < z$ 的条件下当栖息地破坏比例达到一个临界值时奇数序物种多度稳定值的排序会退化为偶数序物种多度稳定值的排序这个规律。本文迭代计算程序验证了这个结论,图1a显示了当 $D < z = 1 - m/c_1$ 时,竞争力奇偶排序的直线在一定栖息地破坏比例值上同时相互交叉,即奇偶协同变化。如果需要求出其临界值,可以在迭代程序中设置存储函数将此时的 $D$ 值存储即可,实现非常简单,不再赘述。但迭代程序较推导出的数学解析式而言,只是起到一种替代作用,后者更为精确;同时迭代程序可以和数值模拟方法相互补充、相互验证。目前对模型4的数学推导比较困难,本文提出的迭代程序具有现实的分析价值,解决了模型4下栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响。其实仅就模型3而言,公式(11)十分复杂,Morozov和Li<sup>[5]</sup>提出了一个对模型3的简化式:

$$c_i = \frac{4m}{[2 - zi(i-1)][2 - zi(i+1)]} \quad (15)$$

而迭代程序并不需要做这样的简化处理,直接可以根据公式(11)进行迭代计算得到结果。图2给出了根据公式(11)和公式(15)迭代计算得到的在栖息地破坏过程中物种多度稳定值变化的比较。两个公式迭代计算得到的物种多度稳定值的变化趋势不太相同,因为Morozov和Li<sup>[5]</sup>提出的简化模型只有在z很小而m较大时,2种公式得到的物种多度稳定值的变化趋势才会相近,比如将参数m增大到0.9,2种公式迭代计算得到的物种多度稳定值的变化趋势就基本相同了,而此时导致物种*i*灭绝的栖息地破坏比例也几乎相等。

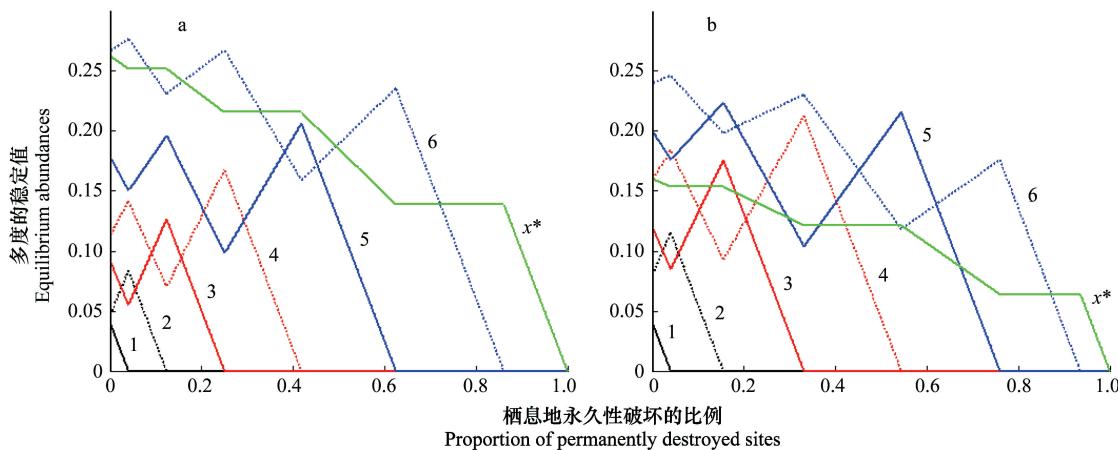


图2 模型3中两个公式的比较

Fig. 2 Comparison of two formulae for case 3

a: 通过公式(11)(即Tilman等<sup>[2]</sup>提出的模型3)得到的物种多度稳定值,z=0.04,m=0.1;b: 通过公式(15)(即Morozov和Li<sup>[5]</sup>提出的简化式)得到的物种多度稳定值,z=0.04,m=0.1;线上数字代表各个物种序号;x\*表示剩余可供使用的斑块比例

此外还需要指出,当需要扩展物种多度与其扩散能力或者与其竞争能力的模型时,即新创建其他满足公式(13)的模型时,迭代程序在分析栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响时仍然十分有效,这就意味着研究者可以自己设计新的模型用以分析栖息地破坏程度对集合群落的影响。

**致谢:**美国密歇根州立大学Christopher Klausmeier博士润色英文摘要,特此致谢。

## References:

- [1] Tilman D, May R M, Lehman C L, Nowak M A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, 371(6492): 65-66.
- [2] Tilman D, Lehman C L, Yin C J. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *The American Naturalist*, 1997, 149(3): 407-435.
- [3] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 1992, 61(1): 37-40.
- [4] Loehle C, Li B L. Habitat destruction and the extinction debt revisited. *Ecological Applications*, 1996, 6(3): 784-789.
- [5] Morozov A, Li B L. Abundance patterns in multi-species communities exposed to habitat destruction. *Journal of Theoretical Biology*, 2008, 251(4): 593-605.
- [6] Lin Z S. The ecological order of persisting species during habitat destruction. *Ecological Modelling*, 2005, 184(2/4): 249-256.
- [7] Shi P J, Xue F S, Wang J G. Ecological order of persisting species revisited. *Jiangxi Plant Protection*, 2008, 31(2): 57-62.
- [8] Klausmeier C A. Extinction in multispecies and spatially explicit models of habitat destruction. *The American Naturalist*, 1998, 152(2): 303-310.
- [9] Lin Z S, Li L. The evolution characters of the best competitor of metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1731-1736.

## 参考文献:

- [7] 时培建,薛芳森,王建国.再回顾幸存物种生态序.江西植保,2008,31(2):57-62.
- [9] 林振山,Larry Li.集合种群强物种种群的演化特性.生态学报,2003,23(9):1731-1736.

**ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31 ,No. 15 August, 2011( Semimonthly)**  
**CONTENTS**

Trophic group responses of ground arthropods to land-cover change and management disturbance .....	LI Fengrui, LIU Jiliang, HUA Wei, et al (4169)
Construction and comparative analysis of enriched microsatellite library from <i>Liposcelis bostrychophila</i> and <i>L. entomophila</i> genome .....	WEI Dandan, YUAN Minglong, WANG Baojun, et al (4182)
Development of EST-SSRs markers and analysis of genetic diversities among different geographical populations of Manila clam <i>Ruditapes philippinarum</i> .....	YAN Xiwu, YU Zhifei, QIN Yanjie, et al (4190)
Genetic diversity of different generations of the Dalian population of Manila clam <i>Ruditapes philippinarum</i> through selective breeding ...	YU Zhifei, YAN Xiwu, YANG Fei, et al (4199)
Comparative study of spike differentiation in wheat in the glasshouse and field .....	JIANG Lina, ZHAO Yanling, SHAO Yun, et al (4207)
Effects of organic fertilizer on growth and endogenous hormone contents of wheat seedlings under salt stres .....	LIU Haiying, CUI Changhai, ZHAO Qian, et al (4215)
Impacts of climatic change on spring wheat growth in a semi-arid region of the Loess Plateau: a case study in Dingxi, Gansu Province .....	YAO Yubi, WANG Runyuan, YANG Jinhu, et al (4225)
Dynamic changes in nitrogen and phosphorus concentrations and emission-reduction potentials in paddy field water under different tillage models .....	FENG Guolu, YANG Renbin (4235)
Effects of planting and straw returning of transgenic Bt maize on soil enzyme activities under field condition .....	YAN Shilei, ZHAO Lei, SUN Hongwei, et al (4244)
Effects of short-term flooding on <i>Geobacteraceae</i> spp. and <i>Anaeromyxobacter</i> spp. abundance in paddy soil .....	ZHU Chao, Stefan Ratering, QU Dong, et al (4251)
Adaptative adjustments of the sowing date of late season rice under climate change in Guangdong Province .....	WANG Hua, CHEN Xinguang, HU Fei, et al (4261)
Carbon and nitrogen sequestration rate in long-term fenced grasslands in Inner Mongolia, China .....	HE Nianpeng, HAN Xingguo, YU Guirui (4270)
Ecosystems carbon storage and carbon sequestration potential of two main tree species for the Grain for Green Project on China's hilly Loess Plateau .....	LIU Yingchun, WANG Qiufeng, YU Guirui, et al (4277)
Wettability on plant leaf surfaces and its ecological significance .....	SHI Hui, WANG Huixia, LI Yangyang (4287)
Seasonal dynamics of litter accumulation in major forest communities on the northern slope of Changbai Mountain, Northeast China .....	ZHENG Jinping, GUO Zhongling, XU Chengyang, et al (4299)
A comparative study of seed germination traits of 52 species from Gurbantunggut Desert and its peripheral zone .....	LIU Huiliang, SONG Mingfang, DUAN Shimin, et al (4308)
The reproductive ecological characteristics of <i>Sinosenecio jishouensis</i> (Compositae) and its endangerment mechanisms .....	DENG Tao, CHEN Gongxi, ZHANG Daigui, et al (4318)
Iterative algorithm for analyzing the influence of the proportion of permanently destroyed sites on the equilibrium abundances of species .....	SHI Peijian, GE Feng, YANG Qingpei (4327)
Physiological mechanism of foliage spraying pacllobutrazol on increasing salt tolerance of <i>Jatropha curcas</i> seedlings .....	MAO Yiqing, ZHENG Qingsong, CHEN Jianmiao, et al (4334)
Spatial ecological niche of main insect borers in larch of Aershan .....	YUAN Fei, LUO Youqing, SHI Juan, et al (4342)
Source areas and landing mechanism of early immigration of white-backed planthoppers <i>Sogatella furcifera</i> (Horváth) in Yunnan, 2009 .....	SHEN Huimei, LÜ Jianping, ZHOU Jinyu, et al (4350)
Life history and the evolutionary significance of egg diapause in Changsha population of the rice grasshopper, <i>Oxya chinensis</i> (Orthoptera: Catantopidae) .....	ZHU Daohong, ZHANG Chao, TAN Ronghe (4365)
Relationships between main insect pests and their predatory natural enemies in "518" nectarine orchard .....	SHI Xiaoli, BI Shoudong, GENG Jiguang, et al (4372)
Dynamics of soil meso- and microfauna communities in Zoigê alpine meadows on the eastern edge of Qinghai-Tibet Plateau, China .....	ZHANG Hongzhi, WU Pengfei, YANG Daxing, et al (4385)
Seasonal changes in waterbirds population and movements of Great Black-headed Gull <i>Larus ichthyaetus</i> at Keluke Lake of Qinghai, China .....	ZHANG Guogang, LIU Dongping, HOU Yunqiu, et al (4398)
Predictions of net carbon emissions based on the emissions and forest carbon sinks in Yunnan Province .....	LIU Huiya, WANG Zheng, MA Xiaozhe (4405)
Ecological water depletion by human use in Beijing City .....	BAI Yinglan, WANG Rusong, YAO Liang (4415)
<b>Review and Monograph</b>	
Research progress on regulation mechanism for the process of water transport in plants .....	YANG Qiliang, ZHANG Fucang, LIU Xiaogang, et al (4427)
Antibiotics in environmental matrices and their effects on microbial ecosystems .....	YU Shen, WANG Min, HONG Youwei (4437)
Anaerobic ammonium oxidation in natural ecosystems .....	SHEN Lidong, ZHENG Ping, HU Baolan (4447)
<b>Scientific Note</b>	
Ecological characteristics of macrobenthic communities and their relation to water environmental factors in four bays of southern Shandong Peninsula .....	ZHANG Ying, LÜ Zhenbo, XU Zongfa, et al (4455)
Seasonal succession of crustacean zooplankton in relation to the major environmental factors in Lake Ulungur, Xinjiang .....	YANG Lili, ZHOU Xiaoyu, LIU Qigen, et al (4468)
Effect of different fertilization and irrigation practices on soil ammonia volatilization of Areca nut ( <i>Areca catechu</i> L.) .....	LU Lilan, GAN Bingchun, XU Minghui, et al (4477)

# 2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊\*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

\*《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次, 全国排名第 1; 影响因子 1.812, 全国排名第 14; 第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊; 中国精品科技期刊

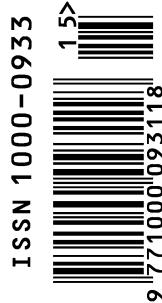
编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生态学报  
(SHENGTAI XUEBAO)  
(半月刊 1981 年 3 月创刊)  
第 31 卷 第 15 期 (2011 年 8 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA  
(Semimonthly, Started in 1981)  
Vol. 31 No. 15 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址: 北京海淀区双清路 18 号 邮政编码: 100085 电话: (010) 62941099 www. ecologica. cn shengtaixuebao@ rcees. ac. cn	Edited by Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010) 62941099 www. ecologica. cn Shengtaixuebao@ rcees. ac. cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址: 北京海淀区双清路 18 号 邮政编码: 100085	Sponsored by Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科学出版社 地址: 北京东黄城根北街 16 号 邮政编码: 100717	Published by Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科学出版社 地址: 东黄城根北街 16 号 邮政编码: 100717 电话: (010) 64034563 E-mail: journal@ cspg. net	Distributed by Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010) 64034563 E-mail: journal@ cspg. net
订 购	全国各地邮局	Domestic All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址: 北京 399 信箱 邮政编码: 100044	Foreign China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号	



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元