

复合种群动态研究进展

黄世能¹, 王伯荪²

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东广州 510520; 2. 中山大学生命科学学院, 广东广州 510275)

摘要: 复合种群动态研究是当今保护生物学和生态学中最热门的课题之一。在此较为详细地介绍了复合种群动态的有关概念和术语、经验研究和理论探索的最新进展以及相关的预测模型, 对我国开展相关研究有参考价值。

关键词: 复合种群; 动态; 保护生物学; 生境破碎化; 预测模型

中图分类号: Q948.12⁻¹ **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2001)01-0021-11

Advances in studies on metapopulation dynamics

HUANG Shi-neng¹, WANG Bo-sun²

(1. *The Research Institute of Tropical Forestry, The Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China;*
2. *School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China*)

Abstract: Study of metapopulation dynamics is one of the most important subjects in modern conservation biology and ecology. In this paper, the key metapopulation terms, advances in empirical and theoretical approaches and predictive models in relation to metapopulation dynamics as well as their implications for biological conservation practices were outlined.

Key words: Metapopulation; dynamics; conservation biology; habitat fragmentation; predictive models

虽然在生态学的发展史上种群和群落的空间结构一直得到重视,但在不同时期,生态学家对于空间在构成生态格局和塑造生态过程中所起作用的认识却十分不同^[1]。在本世纪60、70年代,理论生态学研究几乎只侧重于“空间动态(spatial dynamics)”以外的问题^[2],但也有例外^[3]。生态学家的野外工作也有类似的倾向^[4]。今天,空间正处于前沿,并被以不同的方式频繁地引入到生态学和种群生物学的研究领域中。无论是

从基因或个体,还是从种群或群落的水平来研究生态过程,空间结构(spatial structure)都被普遍认为是更好和更具活力的生态学理论的重要组成部分,而涉及空间的经验性研究工作也被认为是最富于挑战性的^[5]。

复合种群理论(metapopulation theory)的提出,便是空间概念在生态学中日益得到重视的佐证。在1991年以前,即Gilpin & Hanski的《复合种群动态:经验和理论研究(Metapopulation Dynam-

收稿日期: 1999-10-09

作者简介: 黄世能(1963-),男,博士,副研究员,植物种群和群落生态学专业。

基金项目: 高等学校博士学科点专项科研基金资助课题(RFDP)(980055808)

ics; Empirical and Theoretical Investigations)》^[5]一书出版以前,“复合种群”对于大多数生物学家来说仍是一个十分陌生的概念。自那以后,国际上有关复合种群的理论探索和经验研究的文献数量一直呈指数增长^[6](图1)。在国内,虽然有邹春静等人^[7]的初步研究工作证明东北的长白松以复合种群的形式存在,但对复合种群的有关理论探索和经验研究仍为空白。现有的一些文献全都集

中于对国外有关研究的介绍,而且不同的作者所使用的中文译名也各不相同,例如,玛他种群^[5]、异质种群^[9]、集合种群或复合种群^[6],以及中西合璧的 Meta-种群^[11]等等。尽管称谓不一,但对复合种群的理论意义和应用前景的认识是一致的。如今,复合种群的概念已经在生态学和种群生物学中牢固地树立起来,其理论已被广泛接受,并成为保护生物学最重要的理论基础之一。

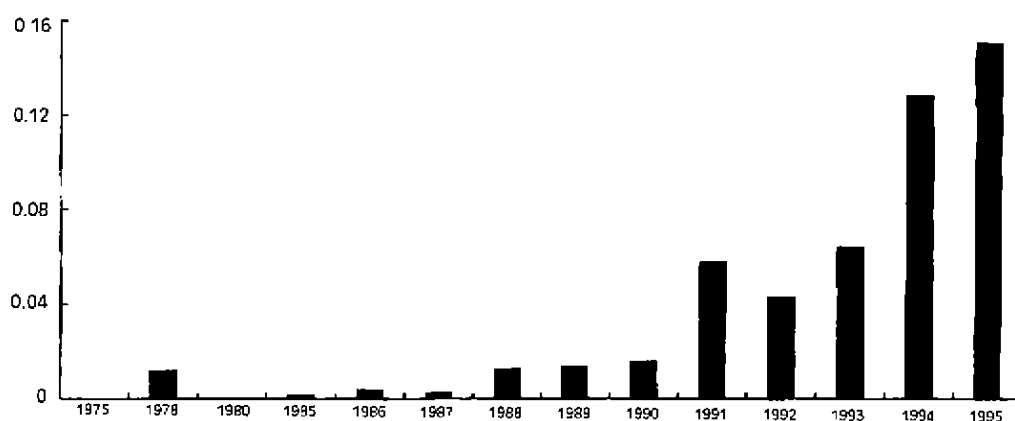


图1 1975~1995年“复合种群”为关键词的文献占 BIOSIS 数据库文献总数的比例^[4]

Fig. 1 Numbers of citations to the key word 'metapopulation' in the BIOSIS data base in 1975~1995, standardised by the total number of papers in the data base.

目前,关于复合种群的研究主要集中于复合种群动态的研究。实际上,现有的绝大部分“复合种群研究(metapopulation studies)”文献,都是有关种群动态方面的研究报道,部分原因可能是考虑到保护生物学的需要。复合种群动态成为整个复合种群生物学研究中最活跃的领域,这一领域的研究主要以理论探索或者说是以建立用于模拟复合种群动态的数学模型为主。本文将在简要描述复合种群的概念及相关的术语、回顾其发展历史的基础上,较为详细地介绍有关动态研究方面的进展及其应用前景,以期对我国尽早开展相应的研究有所裨益。

1 复合种群的概念及其发展

“复合种群(metapopulation)”作为一个生态学学术语首先由 Richards Levins^[12,13]提出,其含义是“一个种群的种群(a population of

populations)。”但与 Levins 所描述的现象相关的发现却可以追溯到本世纪初期。在进化生物学研究中, Sewall Wright^[14,15]意识到空间结构化种群(spatially structured populations)可能进化更快,特别是有局域灭绝和重建现象存在时更是如此。Wright 的观点导致了本世纪前 50 年对空间结构化种群研究的热潮,最典型的例子是 Boycott^[16]、Diver^[17]和 Lamotte^[18]对蜗牛种群生态学和遗传学的研究。此外, Ross^[19]与 Kermack & McKendrick^[20]对流行病学的数量化研究,无论是从概念上还是理论上看来都与现今的复合种群研究极为相似,但这种联系也直到现在才为人们所注意^[21,22]。

有关复合种群概念的生态学含义,在 1954 年 Andrewartha 和 Birch 著名的动物生态学著作问世以前从没有人讨论过^[12]。根据他们大量的昆虫种群生态学研究结果, Andrewartha 和 Birch^[23]认

为有关“密度相关因子的教条(the dogma of density-dependant factors)”是不能接受的。他们强调的是种群的波动和局域灭绝问题,同时也注意到了种群在空白斑块重建的可能性,认为局域种群的灭绝是一种普遍现象^[21]。遗憾的是,Andrewartha 和 Birch 有关种群空间动态的观点在 50、60 年代几乎完全被生态学界所遗忘,Hanski 等^[4]认为这其中的原因与他们拒绝当时流行的“密度相关种群调节”概念有关。MacArthur 和 Wilson^[31]的岛屿生物地理学动态理论与复合种群的概念有许多共同之处,尽管这一理论主要考虑的是多物种的群落。

1969 年,Levins^[12]首次在其著作中使用“复合种群”这一术语,他对复合种群最基本的假设是“空间是离散的,并有可能将适合于某一物种生存的生境斑块与其余斑块区分开来。”Levins 对理想的复合种群的另外 3 个假设是:1)生境斑块具有相等的面积和隔离度;2)复合种群中的局域种群具有完全独立的动态;3)局域种群间的个体交换率很低,以至于迁移对现存种群的局部动态没有真正的影响。事实上,没有一个复合种群能完全满足这 3 个假设条件。因此,Hanski 和 Gilpin^[24]将“种群灭绝—重建现象(population turnover)”和“局域灭绝与殖民现象(local extinctions and colonisations)”作为“真复合种群(true metapopulation)”的特点。Hanski 和 Simberloff^[4]进而将“复合种群”定义为:一相对独立地理区域内各局域种群的集合,各局域种群通过一定程度的个体迁移而使之连为一体。为鉴别哪些物种适于复合种群研究,Hanski 等^[25]曾结合对芬兰西南部 Åland 岛一种濒危蝴蝶 *Melitaea cinxia* 的研究结果,建议如果一个系统满足下列 4 个标准,就可以说它是一个典型的复合种群:

(1) 适宜的生境以离散斑块形式存在。这些离散斑块可被局域繁育种群(local breeding populations)占据。

(2) 即使是最大的局域种群也有灭绝风险。否则,复合种群将会因最大局域种群的永不灭绝而可以一直存在下去、从而形成自然界中普遍存在的大陆—岛屿型复合种群(mainland-island

metapopulation)^[26,27]。

(3) 生境斑块不可过于隔离而阻碍局域种群的重新建立。否则,我们看到的将是稳定趋于消失的非平衡复合种群(non-equilibrium metapopulation)。

(4) 各个局域种群的动态不能完全同步。如果完全同步,那么复合种群不会比灭绝风险最小的局域种群续存更长的时间。这种异步性足以保证在目前环境条件下不会使所有的局域种群同时灭绝。

一个物种的种群空间动态过程都是长期适应生境变化的结果,不同的物种对生境的变化也会有不同的反应。在不同情况下必须选择不同方法去理解和认识种群动态。因而,不是任何物种都具有复合种群结构。事实上,和许多快速发展的科学领域一样,复合种群研究在其最近十年来取得辉煌成绩的背后也孕育着许多不可忽视的问题,其中最明显的是概念的模糊性和常常被滥用^[4]。例如,一些在一定空间和时间尺度上具有某种斑块性特征的种群也被称作复合种群。Harrison^[26,27]和 Harrison 和 Taylor^[28]对这种倾向提出了警告。为这一研究领域的健康发展,Hanski 和 Gilpin^[24]对复合种群研究的有关概念和术语赋予了明确的定义。1997 年,Hanski 和 Simberloff^[4]又对这些概念和术语作了进一步的补充和规范化(表 1)。

2 复合种群动态理论研究

2.1 经典复合种群动态:Levins 模型

Levins 模型^[12,13]被称为“复合种群模型之母”^[29],它为研究满足以上 4 种条件的系统提供了十分有意义的理论框架。该模型假定有大量的离散生境斑块,它们大小相同,而且相互之间通过个体的迁移使各局域种群均等地连结在一起^[12,13]。在 Levins 模型中,生境斑块只分为已被定居和未被定居 2 种,而局域种群的真实大小则忽略不计。它假定所有种群有恒定的灭绝风险,种群建立的概率与斑块有种群定居的比例(P)及当前未被定居斑块比例($1-P$)成正比。按以上假定, P 的变化速率为:

表 1 复合种群理论中的术语^[4, 21]
Table 1 Metapopulation terminology

术语 Term	同义词和定义 Synonyms and definition
斑块 Patch	同义词: 生境斑块, (生境)岛, (种群)定居地, 局部性 定义: 具有某个局域种群的续存所必需的资源的一个空间区域, 它通常被一些不适合该局域种群生存的其他斑块所分隔(在一定时间, 一个斑块可能为种群所占据, 也可能空缺)
局域种群 Local population	同义词: 种群, 亚种群, 同类群 定义: 生活于同一生境斑块并产生相互作用的同一个种的个体集合; 尤指那些生存于小的生境斑块中, 共享相同环境资源的“种群”
复合种群 Metapopulation	同义词: 种群复合体, 种群集合, 种群(当局域种群被称为亚种群时) 定义: 在一个较大区域内的局域种群的集合, 尤其是当一个局域种群向其他斑块移民成为可能时(但请参见: 非平衡复合种群)
复合种群结构 Metapopulation structure	同义词: 复合种群类型 定义: 被某一复合种群占据的生境斑块网络, 这种网络具有一定的斑块面积分布和斑块间移民率
Levins 复合种群	同义词: 经典复合种群 定义: Levins 模型所假定的复合种群, 即大量相似生境斑块的集合, 斑块内动态变化较复合种群动态变化快; 广义地说, 是具有较高灭绝风险的大小不一的局域种群的集合
大陆—岛屿性复合种群 Mainland-island metapopulation	同义词: Boorman-Levitt 复合种群 定义: 位于一个大生境斑块(岛屿)的传播范围内的许多生境斑块(岛屿)的集合, 且大斑块中局域种群永不灭绝, 因此, 大陆—岛屿性复合种群不会灭绝
源地—汇地复合种群 Source-sink metapopulation	定义: 源地—汇地复合种群是这样一类复合种群, 其中某些斑块的增长率在低密度和没有迁入时是负的, 而其他一些斑块在低密度时也具有正增长率
非平衡复合种群 Nonequilibrium metapopulation	定义: 指长期灭绝率大于重建率的复合种群, 极端的例子是局域种群间距离很远, 以至相互之间没有迁移, 更没有重建的可能
灭绝—重建现象 Turnover	同义词: 灭绝—重建活动(或动态) 定义: 局域种群的灭绝和现存局域种群通过迁移而在空白斑块上建立新局域种群的现象
复合种群续存时间 Metapopulation persistence time	同义词: 复合种群的期望生活期 定义: 一个复合种群的所有局域种群都灭绝时所经历的时间
斑块模型 Patch model	同义词: 占据模型, 存/亡模型 定义: 只考虑被局域种群占据的的斑块数量(比例)而忽略局域种群大小的复合种群模型
Levins 模型 Levins model	定义: Levins 提出的复合种群模型
结构化复合种群模型 Structured metapopulation model	定义: 模拟复合种群中局域种群大小的模型
关联函数模型 Incidence function model	定义: 考虑占据和未占据斑块间静态转换概率的模型, 通常假设转换概率是斑块大小和隔离度的函数
空间不确定的复合种群模型 Spatially implicit metapopulation model	同义词: 岛屿模型 定义: 所有局域种群都有相等联系机会的复合种群模型
空间确定的复合种群模型 Spatially explicit metapopulation model	同义词: 网格模型, 网格控制模型, 脚踏石模型 定义: 考虑与距离相关、通常仅限于相邻斑块的迁移的复合种群模型; 斑块就是网格中同质的格子, 并且只考虑格子中物种的存在与否
空间现实的复合种群模型 Spatially realistic metapopulation model	同义词: 空间确定的复合种群模型 定义: 与现实斑块网络一致的, 并包含斑块质量和空间位置信息的复合种群模型; 空间现实的复合种群模型包括仿真模拟模型和关联函数模型

$$\frac{dP}{dt} = Cp(1 - P) - eP \quad (1)$$

$$\dot{P} = 1 - \frac{e}{c} \quad (2)$$

其中 c, e 分别为侵占和灭绝参数。P 的平衡值为:

根据 Levins 模型, 在平衡状态时被定居的生境斑块比例将随 e/c 比值的减少而上升。只要 e/c

< 1 , 复合种群将能持续生存下去 ($P > 0$)。除了简单之外, Levins 模型还抓住了典型复合种群动态的一个关键属性: 复合种群若要持续生存, 局域种群的重建速率必须高到足以补偿灭绝速率, 并使复合种群大小在很小时能够增长。具体地说, $e/c < 1$ 或 $c/e > 1$ 表明一个被空白斑块包围的局域种群在其生存期 ($1/e$) 内必须至少建立一个新种群才能使复合种群持续生存下去。

Levins 模型预言: 物种在某一生境定居的比例 P 随生境斑块平均大小及密度的下降而下降^[29]。

2.2 最小可存活复合种群

最小可存活种群 (Minimum Viable Population; MVP) 概念在种群生物学及自然保护生物学中已为广为接受。MVP 是指能够成功地存活相对较长时间种群所需的最少个体数, 例如种群以 95% 概率至少存活 100 a 所需要的个体数量^[30]。尽管 MVP 在实际中难以应用^[31], 但它对定量分析种群灭绝风险是一个有用的概念。对由有灭绝可能 (extinction-prone) 的局域种群所构成的“Levins 型复合种群” (Levins-type metapopulation) 而言, 也有一个类似于 MVP 的最小可存活复合种群 (Minimum Viable Metapopulation; MVM)。它被定义为“复合种群长期续存所需具有相互作用的局域种群的最低数量”^[32]。除 MVM 外, 我们还应考虑复合种群续存所需的最少适宜生境量 (Minimum Amount of Suitable Habitat; MASH), 这是因为对于一个处于局域灭绝与重建平衡状态的复合种群而言, 并非所有的适宜生境都被局域种群同时所占据 (即 P 通常小于 1)^[32]。Levins 模型无法回答 MVM 的问题, 因为方程 (1) 是一个确定性模型, 只能应用于较大的生境斑块网络。在这样的网络里, 局域种群的灭绝与重建的随机性因大种群数量而降低。现实中, 许多复合种群生存于小的斑块网络里。当所有的局域种群恰好同时灭绝时, 复合种群也就灭绝了。这种现象称为种群的灭绝—重建随机性^[33]。

Gurney 和 Nisbet^[34] 分析了 Levins 模型的一种随机形式, 并得到了复合种群灭绝的预期时间

(TM) 的近似值:

$$T_m = T_L e^{[H(P+P)^{-2}]-P} \quad (3)$$

其中 T_L 为局域灭绝的预期时间, H 为适宜的生境斑块数, 为随机稳定态下被占领的斑块比例。如果将复合种群长期续存定为 $T_M > 100 T_L$, 对于较大的 H 由方程 (3) 可得出如下条件^[34]:

$$\hat{P} \sqrt{H} \geq 3 \quad (4)$$

方程 (4) 意味着, 对于一个优秀的迁移定居者 (P 值相当大), 最小的斑块数也在 10 个左右。Hanski 等^[35] 以濒危蝴蝶 *Melitaea cinxia* 为例对 Levins 模型随机形式的数值研究支持了 Gurney 和 Nisbet^[34] 的这一结论, 并指出 MVM 和 MASH 的概念不能独立应用, 因为复合种群续存的条件包含了种的特征 (反映在 P 值中) 和生境特性 (即斑块数量 H)。方程 (3) 对复合种群动态变化的反应不敏感, 因为作为动态指标的 P 值在此成了条件的一部分^[36]。迁移受空间限制越多, 殖民率 c 和 P 值将越小, 复合种群更难以存活。如果斑块稀疏地分布在很大区域内, 那么再大的斑块数量也不足以保证复合种群的续存。上述方程 (3) 和 (4) 只包含了灭绝—重建的随机性, 并没有考虑环境随机性和区域随机性 (在空间上相关的环境随机性)。如果考虑这些随机性, 那么复合种群持续生存所需的斑块数将会更多。

2.3 复合种群动态预测模型

复合种群生物学者最感兴趣的问题是: 物种 X 在某些特定的生境斑块集合 Y 中能否作为复合种群续存下去? 从保护生物学的观点看, 生境斑块集合 Y 通常是更大数量的大斑块集合的一部分。那么, 生态学家将被要求回答这样的问题: 生存于当前斑块网络中的种 X 能否在某些斑块被除去或其面积减小时仍然能够续存下去?^[29] 有关复合种群动态的解析模型 (analytical models), 不管是简单的还是复杂的, 都不能回答以上问题, 因为它们只研究种群的灭绝与建立之间的平衡, 并不考虑斑块质量及空间位置的信息。在这种情况下需用空间现实的复合种群模型 (spatially realistic metapopulation models)^[37]。目前这类模型有 3 种主要类型: (1) 空间现实的模拟模型 (spatially realistic simulation models); (2) 状态

转换模型(state transition models):(3)关联函数模型(incidence function model)。

2.3.1 空间现实的模拟模型 这是一类归纳多个局域种群动态的数学模型。这类模型通常将每一个局域种群的动态单独模拟,然后通过迁移率的特定假设将多个模型综合起来。这类模型可以和地理信息系统(GIS)结合起来,对不同的景观斑块进行描述。目前比较成功的例子有 McKelvey 等^[37]、Lahaye 等^[36]和 Lamberson^[37]对加利福尼亚斑点猫头鹰的复合种群研究和 Hanski 等^[38]、Hanski 和 Thomas^[39]对芬兰蝴蝶复合种群的研究。这类模拟模型通常不受“现实”数量(the amount of “realism”)的限制,唯一“现实”的是模型所包含的假设条件、变量太多,以至于没有足够的人力和财力来完成预定的工作。不管怎么说,空间现实的模拟模型可以提供最有效的模拟手段,尤其是对诸如脊椎动物这样通常需要更多的变量信息用于建模和占据较少的生境斑块的大型动物种群更为有效^[39]。

2.3.2 状态转换模型 和 Levins 模型相似,状态转换模型和关联函数模型均属于“斑块占据模型”,它们只考虑物种在斑块中的存在与否,两类模型都属于离散时间随机模型(discrete time stochastic models)。两者只是在实际操作上有所区别,状态转换模型通常直接用观测到的灭绝率和殖民率建模,而关联函数模型则用占据斑块的格局建模。毫无疑问,后者的数据要比前者更容易得到,因而实际应用的例子也较多^[39]。有了这些回归参数,复合种群的动态就可以通过将某一世代的具体斑块的灭绝和殖民的概率与斑块占据状况相结合进行模拟。这种模拟方法的优点是可以直接体现斑块质量对灭绝率和殖民率的影响。最大的缺点在于模型是基于实际观测的灭绝率和殖民率,因此在实际应用中只能限于那些具有明显的“灭绝—重建现象”的大的复合种群,而所观测的灭绝和殖民的概率通常又是随时间而变化的,即受区域随机性的影响。例如,假如灭绝概率恰恰是在有很多种群灭绝的时间段里观测到的,那么模型所预测的灭绝概率要比将来实际上要灭绝的概率高很多。这就是为什么越来越多

的人更愿意用关联函数模型的原因。

2.3.3 关联函数模型 关联函数模型是一个基于单个生境斑块的一阶线性马尔可夫链模型,其中的生境在定居与未被定居状态间有恒定的转换概率。如果斑块 i 在当前是空白的,设其单位时间(实际应用中为 $1/a$)内它被重新定居的概率为 C_i ;如果斑块 i 在当前是被定居的,设种群在单位时间内灭绝的概率为 E_i 。按以上假设,斑块 i 被占领的静态概率(stationary probability)可称为该种在斑块 i 的关联 J_i :

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i} \quad (5)$$

从这里开始,我们可以分三个步骤来说明关联函数模型的具体应用。

(1)首先,对景观结构对灭绝和殖民概率影响作一些特定的假设。通常说来,灭绝概率取决于斑块面积(因为灭绝概率依赖于种群大小,而种群大小依赖于斑块面积),但并不依赖于斑块间的隔离度。适合于这种关系的一个方便的函数形式如下:

$$E_i = \min\left[\frac{\mu}{A_i^x}, 1\right] \quad (6)$$

其中 A_i 是斑块 i 的面积, μ, x 是两个参数。在这个公式中存在一个最小斑块面积 A_0 ;当面积小于或等于 A_0 时斑块内物种灭绝概率为 1。将灭绝概率与斑块面积联系起来是为了方便起见,因为斑块面积的数据比较容易得到。虽然我们感兴趣的是种群的大小,但种群大小与面积之间通常存在一种线性或其他简单相关关系,因此用面积代替种群大小是合适的。

定居概率 C_i 是单位时间内到达斑块 i 迁人者数量 M_i 的递增函数。在大陆—岛屿型复合种群中因存在永久的“大陆”种群^[4,40],函数形式可以简化为:

$$C_i = \beta e^{-\alpha d_i} \quad (7)$$

其中 d_i 是斑块(岛屿) i 与大陆间的距离, α 和 β 为两个参数。对常见种来说它可以立即重新定居一个几乎没有隔绝的斑块(d_i 接近零),因此在方程(7)中可设 $\beta=1$ 加以简化。

在没有大陆种群的复合种群中, M_i 为来自周围现存种群的迁移个体的总和。将这些种群的大

小和距离考虑在内,我们可以有:

$$M_i = \beta S_i = \beta \sum_{j=1}^n P_j e^{-\alpha d_{ij}} A_j, j \neq i \quad (8)$$

其中在被占领斑块 $p_j=1$, 在空白斑块 $p_j=0$, d_{ij} 为斑块 i 和 j 间的距离, α, β 为两个参数(同方程 7)。为方便起见,用 S_i 代表方程(8)中的求和。如果在新种群定居过程中迁入者之间无相互作用, C_i 将随 M_i 呈指数增长。但,通常情况下新种群成功定居的概率与繁殖体(propagule)的大小呈非线性关系^[41,42],在这种情况下 C_i 随 M_i 呈“S”形增长:

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2} \quad (9)$$

其中 y 是一个新参数[注意:当将方程(8)代入方程(9)时,仅参数组合 $y' = y/\beta$ 可以测定]。当斑块占据格局(p_j 值)发生变化时,殖民概率将随之改变。但当复合种群处于稳定状态时,这种变化对公式(5)的假设没有什么影响^[43]。

对 C_i 和 E_i 的表达形式做些变换是可以的,比如我们可以将除面积外的其它斑块特性融入模型中^[44]。只是此时方程(5)将变成一种表现斑块某种实际状态的参数化模型。如果考虑到拯救效应(rescue effects)^[43],将方程(6)和(9)的 E_i, C_i 代入方程(5),可得到关联度的表达式如下:

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i - C_i E_i} = \frac{1}{1 + \mu' / (S_i^2 A_i^2)} \quad (10)$$

其中,对于斑块面积大于最小面积 A_0 , $\mu' = \mu y'$ 。

(2)其次,计算模型的参数 α, x, μ 和 y' , 这些参数可以通过非线性最大似然回归(non-linear maximum likelihood regression)或其它方法估计。对于一个处于稳定状态的复合种群,通常需要以下数据:斑块面积 A_i 、斑块的空間排序(计算斑块距离成对值 d_{ij})和斑块在某一时间点上的状态(p_j 值)。模型的不同参数所代表的意义如下: μ 指单位面积里一个斑块在单位时间内的灭绝概率; x 代表随斑块面积增加而变化的灭绝概率的变化率; y 代表殖民效率; β 是一个综合参数,包括迁出率和种群密度[注意:如果采用斑块占据一类的数据, y 和 β 不能单独计算,见方程(10)]。

在考虑拯救效应时,如方程(10)所示, μ 值和

y' 值不能独立计算^[43]。这时,应该采用两年或两年以上种群间周转率的数据,或通过估计(或猜测)最小面积 A_0 [那么 $\mu = A_0^2, y' = \sqrt{(\mu' / A_0^2)}$]来计算。后一种办法将影响灭绝率和殖民率的预测结果,但不影响 J_i 和稳定状态下复合种群面积的大小。

(3)在完成模型参数的计算后,就可以对相同斑块网络或不同斑块网络的复合种群动态进行模拟。Hanski^[29]、Hanski 和 Thomas^[19]等在芬兰对濒危蝴蝶 *Melitaea cinxia* 复合种群动态的模拟均取得良好的结果。

2.4 多物种复合种群动态模型

以上涉及的复合种群动态模拟模型,都是所谓的单一物种模型(single-species model)。实际上,在自然界里,由单一物种完全占据相同或不同的生境斑块网络,这种现象并不多见,尤其是植物更是如此。在单物种复合种群中,灭绝是由外部干扰造成的。迁移率的增大通常有益于复合种群的持续生存,因为迁移率的提高促进了局域种群的重建。在多物种的复合种群中,种间相互作用影响了迁移率、灭绝率及定居率,并因此改变了物种的复合种群动态。灭绝至少是部分地由局域物种间相互作用所造成,迁移率的增大导致了同步性的增加,从而可能破坏系统的稳定性^[26]。

在多物种复合种群动态的模拟方面,目前研究较多的是基于寄生或捕食者—被捕食者现象的“两物种复合种群模型(two-species metapopulation models)”。这些模型同样基于单物种的经典 Levins 模型。例如,假设有两个相互竞争的种 A 和 B 占据相同的生境斑块,种 A 为强竞争者,它强到足以完全地将弱竞争者种 B 排挤到它所占据的生境之外。不过,种 B 还是可以与种 A 共存,因为它具有高的殖民率——即所谓的杂草对策——或低的局部灭绝率。设斑块网络中空白斑块的比例为 x ,种 A 占据的比例为 y ,种 B 占据的比例为 z ;种 A 和 B 的殖民率分别为 C_A 和 C_B ,灭绝率为 E_A 和 E_B 。根据 Levins 模型及上述假设,可得到如下公式^[44]:

$$\frac{dx}{dt} = -C_A x y + E_A y - C_B x z + E_B z.$$

$$\frac{dy}{dt} = C_{Ay}(x+z) - E_{Ay}, \quad (11)$$

$$\frac{dz}{dt} = C_{Bz}x - E_{Bz} - C_{Az}y$$

在正常情况下 $x + y + z = 1$ 。当斑块受到破坏时, $x + y + z = h$, h 为网络中现存适于物种生存的斑块比例。至此, 我们便可以根据单物种复合种群动态模型的模拟过程, 对两物种复合种群动态进行模拟。然而, 到目前为止, 这方面的研究大多停留在理论探索阶段, 成功的经验研究并不多^[10]。

3 复合种群动态理论与保护生物学实践

Hanski 和 Simberloff^[4] 声称, 复合种群理论已经基本取代了岛屿生物地理学动态平衡理论在保护生物学中的地位, 并认为这是保护生物学一种明显的“范式转移 (paradigm shift)”, 尽管他们也承认这种“非此即彼”的改变并没有多少客观的和科学的理由^[4]。但有些评论则对将复合种群理论用于自然保护持批评态度^[37]。事实上, 复合种群理论经常是在尚未弄清是否满足了其基本假设的情况下被使用的。但是, 自 80 年代以来, 随着许多珍贵野生动植物的灭绝或濒临灭绝, 人们自然地吧注意力集中在保护濒临灭绝的某些野生动物上, 而岛屿生物地理学动态平衡理论并没有提供保护和有效管理具体某一个物种种群的理论依据, 因此, 以研究破碎生境中物种种群动态变化为主的复合种群理论得到重视也是自然的。至少复合种群动态理论在具体物种的保护和管理方面能给我们予如下启示^[39]。

(1) 现有景观中复合种群的生存可能具有欺骗性。许多景观受人类活动的影响很大, 近期变化太快, 以至于生活于其中的复合种群远未达到平衡状态。在最糟糕的情况是, 当前的斑块网络可能已经过于破碎, 无法再支撑一个有活力的复合种群。这时除非生境的丧失及破碎得以逆转, 否则复合种群将会很快灭绝。Hanski 和 Kuussaari^[41] 发现生活于芬兰的 94 种蝴蝶中, 就有 10 种是属于这种趋于灭绝的非平衡状态。因此自然保护

学者应当放弃这样一个错误的信条: 即保护物种现在所处的景观就足以保证物种长期存活。事实上我们很难确定某一具体复合种群是否处于随机平衡状态下, 所以也就不知道目前破碎景观中到底有多少局域种群以后还可以续存。

(2) 复合种群的长期续存需要 10 个以上的生境斑块。如果要建立一个由小生境片断组成的网络来保护某些物种, 一个很自然的问题就是要创造或保留多少个适宜生境片断? 一个显然是不够的。英国的小的蝴蝶保护区的失败就是一个例证^[45]: 几十个相互隔离的珍稀和濒危蝴蝶种群在 20 a 里均趋于灭绝, 其中 3 个种已完全灭绝。

从最小可存活复合种群的适宜斑块数量的模拟结果和对芬兰的蝴蝶进行研究的初步结果看^[47], 一个成功的由小生境片断组成的网络应当至少有 10~15 个联结良好的斑块。如果环境随机性很强且局部动态密切与空间相关 (spatially correlated), 那么这一数量可能还不够。值得指出的是, 即使只剩下一个种群也还是有希望的。在复合种群处于灭绝边缘的情况下, 以规划再侵占的方式进行干预就成为必要且广为接受的管理形式。

(3) 生境片断的理想间隔是一个折衷方案。如果斑块之间的距离太远以至于重建及通过迁入避免种群灭绝的拯救效应都难于实现的话, 那么即使有大量的小生境片断也无法保证复合种群长期存活下去。斑块密度增加有利于重建, 因而对复合种群的长期续存是有益的。但如果生境片断之间的距离太近则可能导致局域动态的空间同步性上升, 而这对复合种群的长期续存有负作用。理论上, 一系列联结良好的生境片断通常比紧密的斑块簇更有利于物种的长期续存。

(4) 生境质量的空间变异是有益的。造成种群动态空间同步性的一个主要原因是空间相关的天气影响^[47]。但这还不是事情的全部, 因为天气的影响经常与生境斑块的属性相互作用。例如, 对蝴蝶 *M. cinxia* 来说, 植被低矮的干草甸通常对幼虫的生长和存活有利。而在很干燥的夏季, 最干燥草地上的寄主植物可能会枯萎, 造成幼虫死亡率激增^[47]。因此除了具有较大的预期种

群大小外,大生境片断中种群灭绝风险较小的一个重要原因很可能是因为大斑块生境质量的异质性比小斑块高。

实质性地改变斑块内的异质性通常是不可能做到的,但选择多一些保存区将保证斑块质量有一定的变异性。因此,尽管提高保护区的“质量”很吸引人,但仍有理由保留多种生境类型;这样可以缓冲环境和区域随机性对复合种群造成的负面影响^[47],也能维持较高的遗传多样性^[48]。

4 结 语

生境的消失、退化与破碎化是目前公认的导致物种灭绝的根本原因。如何保护破碎生境中的生物多样性,是当今全球面临的重要任务。由于复合种群理论从物种的生境质量及其空间动态的角度探索物种灭绝和重建的机制,成功地运用复合种群动态理论,可望从生物多样性演化的生态与进化过程上寻找保护珍稀濒危物种的规律。

到目前为止,种群在破碎生境中持续生存的许多基础性生态学问题已经得到解决,但对复合种群的遗传学和适应性进化的研究才刚刚起步^[49,50]。Sewall Wright^[51]的漂变平衡理论(shifting balance theory)一直是对适应进化的一个有力隐喻,但破碎环境中的进化学说将是怎样呢?人们已经习惯求助于生态学、遗传学及进化生物学的统一,但目前尚未取得明显的进展。而且,与岛屿生物地理学的发祥类似,复合种群理论也是基于对动物特别是小型动物的研究发展起来的,它在濒危植物保护中的应用前景如何?珍稀濒危植物有多少是以复合种群的状态存在?能否利用现有的动态理论进行预测?诸如此类的问题仍有待进一步调查和研究。

资料的一部分收集工作得到北京大学生态与环境学系雷光春博士的帮助,谨此致谢。

参考文献:

- [1] McIntosh R P. Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology [A]. In: Kolasa J, Pickett S T A. Ecological Heterogeneity [C]. Ecological Studies 86. Berlin: Springer-Verlag, 1991. 24~46
- [2] May R M (ed.). Theoretical Ecology: Principles and Applications [M]. Oxford: Blackwell, 1976
- [3] MacArthur R M, Wilson E O. The Theory of Island Biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- [4] Hanski I, Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation [A]. In: Hanski I, Gilpin M. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution [C]. New York: Academic Press, 1997. 5~26
- [5] Kareiva P. Population dynamics in spatially complex environments: Theory and data. In: Hassell M P, May R M (eds.). Population Regulation and Dynamics [C]. London: Royal Society, 1990. 53~68
- [6] Gilpin M E, Hanski I. Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations [C]. London: Academic Press, 1991.
- [7] 邹春静,卜军,徐文铎. 长白松种群针叶性状及其变异的研究[J]. 生态学杂志, 1995, 14(2): 18~22
- [8] 徐宏发,陆厚基,王小明. 玛他种群: 种群生态学理论应用于保护生物学实践的新范例[J]. 生态学杂志, 1998, 17(1): 47~53
- [9] 王祖望,黄大卫. 宏观动物学研究现状和未来十五年发展趋势[J]. 动物学报, 1995, (1): 1~11
- [10] 王伯荪,彭少麟. 植被生态学——群落与生态系统 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 1997. 273~275
- [11] 钱迎倩,马克平(主编). 生物多样性研究的原理与方法 [C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1992
- [12] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control [J]. *Bull Entomol Soc Am*, 1969, 15: 237~240
- [13] Levins R. Extinction [A]. In: Gerstenhaber M. Some Mathematical Problems in Biology [C]. Providence: American Mathematical Society, 1970, 75~107
- [14] Wright S. Evolution in Mendelian populations [J]. *Genetics*, 1931, 16: 97~159
- [15] Wright S. Breeding structure of populations in relation to speciation [J]. *Am Nat*, 1940, 74: 232~248
- [16] Boycott A E. A re-survey of the fresh-water mollusca of the parish of Aldenham after ten years with special

- reference to the effect of drought [J]. *Trans Herts Nat Hist Soc.* 1930. **19**: 1~25
- [17] Diver C. Aspects of the study of variation in snails [J]. *J Conchol.* 1938, **21**: 91~142
- [18] Lamotte M. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepæa nemoralis* (L.) [J]. *Bull Biol Fr Belg, Suppl* 35. 1951
- [19] Ross R. The Prevention of Malaria [M]. London: Murray. 1909
- [20] Kermack W O. McKendrick A G. A contribution to the mathematical theory of epidemics [J]. *Proc R. Soc London, Ser A.* 1927, **115**: 700~721
- [21] May R M. The role of ecological theory in planning reintroduction of endangered species [J]. *Symp Zool Soc London.* 1991. **62**: 145~163
- [22] Lawton J H, Nee S, Letcher A J, et al. Animal distributions; Patterns and process [A]. In: Edwards P J, May R M, Webb N R. Large-scale Ecology and Conservation Biology [C]. Oxford: Blackwell, 1994. 41~58
- [23] Andrewartha H G, Birch L C. The Distribution and Abundance of Animals [M]. Chicago: University of Chicago Press. 1954
- [24] Hanski I, Gilpin M. Metapopulation dynamics; Brief history and conceptual domain [A]. In: Gilpin M, Hanski I. Metapopulation Dynamics; Empirical and Theoretical Investigations [C]. London: Academic Press, 1991. 3~16
- [25] Hanski I, Pakkala T, Kuussaari M, et al. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape [J]. *Oikos*, 1995, **72**: 21~28
- [26] Harrison S. Local extinction [A]. In: Gilpin M, Hanski I. Metapopulation Dynamics; Empirical and Theoretical Investigations [C]. London: Academic Press, 1991. 73~88
- [27] Harrison S. Metapopulation and conservation [A]. In: Edwards P J, May R M, Webb N R. Large-scale Ecology and Conservation Biology [C]. Oxford: Blackwell, 1994. 111~128
- [28] Harrison S, Taylor A D. Empirical evidence for metapopulation dynamics [A]. In: Hanski I, Gilpin M. Metapopulation Biology; Ecology, Genetics and Evolution [C]. New York: Academic Press, 1997. 27~69
- [29] Hanski I. Metapopulation dynamics [A]. In: Hanski I, Gilpin M. Metapopulation Biology; Ecology, Genetics and Evolution [C]. New York: Academic Press, 1997. 27~69
- [30] Soulé M E. Thresholds for survival; Maintaining fitness and evolutionary potential [A]. In: Soulé M E, Wilcox B A. Conservation Biology; An Evolutionary-Ecological Perspective [C]. Sunderland: Sinauer Assoc, 1980. 111~124
- [31] Soulé M E (ed.). Viable Populations for Conservation [C]. New York: Cambridge University Press, 1987
- [32] Hanski I. Habitat destruction and metapopulation dynamics [A]. In: Pickett S T A, Ostfeld R S, Shachak M et al. Enhancing the Ecological Basis of Conservation; Heterogeneity, Ecosystem Function and Biodiversity [C]. New York: Chapman & Hall, 1996
- [33] Hanski I. Single-species metapopulation dynamics [A]. In: Gilpin M, Hanski I. Metapopulation Dynamics; Empirical and Theoretical Investigations [C]. London: Academic Press, 1991. 17~38
- [34] Gurney W S C, Nisbet R M. Single species population fluctuations in patchy environments [J]. *Am Nat*, 1978. **112**: 1075~1090
- [35] McKelvey K, Noon B R, Lamberson R H. Conservation planning for species occupying fragmented landscapes; The case of the Northern Spotted Owl [A]. In: Kareiva P M, Kingslover J G, Huey R B. Biotic Interactions and Global Change [C]. Sunderland: Sinauer Assoc, 1993. 424~250
- [36] Lahaye W S, Gutierrez R J, Akcakaya H R. Spotted owl metapopulation dynamics in Southern California [J]. *J Anim Ecolo.* 1994. **63**: 775~785
- [37] Lamberson R H, Noon B R, Voss C, et al. Reserve design for territorial species; The effects of path size and spacing on the viability of the northern spotted owl [J]. *Cons Biol*, 1994. **8**: 185~195

- [38] Hanski I, Kuussaari M, Niemine M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*[J]. *Ecology*, 1994, **75**: 746~762
- [39] Hanski I, Thomas C D. Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies[J]. *Biol Conserv*, 1994, **68**: 167~180
- [40] Hanski I, Gyllenberg M. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis[J]. *Am Nat*, 1993, **142**: 17~41
- [41] Schoener T W, Schoener A. The time to extinction of a colonizing propagule of lizards increases with island area[J]. *Nature*(London), 1983, **302**: 332~334
- [42] Ebenhard T. Colonization in metapopulation: A review of theory and observations[J]. *Biol J Linn Soc*, 1991, **42**: 105~121
- [43] Hanski I. A practical model of metapopulation dynamics[J]. *J Anim Ecol*, 1994, **63**: 151~162
- [44] Nee S, May R M, Hassell M P. Two-species metapopulation models[A]. In: Hanski I, Gilpin M. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*[C]. New York: Academic Press, 1997. 123~147
- [45] Hanski I, Kuussaari M. Butterfly metapopulation dynamics[A]. In: Cappuccino N, Price P W. *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*[C]. San Diego: Academic Press, 1995. 149~172
- [46] Warren M S. The conservation of British butterflies [A]. In: Dennis R L H. *The Ecology of Butterflies in Britain*[C]. Oxford: Oxford University Press, 1992. 246~274
- [47] Thomas C D, Hanski I. Butterfly metapopulation[A]. In: Hanski I, Gilpin M. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*[C]. New York: Academic Press, 1997. 359~386
- [48] Hoffman A A, Parsons P A. *Evolutionary Genetics and Environmental Stress*[M]. Oxford: Oxford University Press, 1991
- [49] Hedrick P W, Gilpin M E. Genetic effective size of a metapopulation[A]. In: Hanski I, Gilpin M. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*[C]. New York: Academic Press, 1997. 166~182
- [50] Barton N H, Whitlock M C. The evolution of metapopulations [A]. In: Hanski I, Gilpin M. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*[C]. New York: Academic Press, 1997. 183~214
- [51] Wright S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution[J]. *Proc 6th Int Congr Genet*, 1932, (1): 356~366