

集合种群动态:理论与应用*

张大勇

(北京师范大学生态研究所, 北京 100875)

雷光春

(北京大学生态与环境生物学系, 北京 100871)

ILKKA HANKI

(芬兰赫尔辛基大学生态与系统学系)

摘要 集合种群是指一相对独立地理区域内各个局域种群的集合,这些局域种群通过一定程度的个体迁移而连结在一起。集合种群理论是生态学最新分支领域——空间生态学的主要研究途径之一;它关注的是局域种群之间个体迁移的动力学后果,以及具有不稳定局域种群物种的区域续存的条件。本文较为全面地介绍了集合种群理论的基本内容,并展望其应用前景。

关键词 关联函数模型,集合种群,空间生态学,物种保护

Metapopulation dynamics: theory and applications/ZHANG Da-Yong¹⁾, LEI Guang-Chun²⁾, ILKKA HANSKI³⁾

Abstract A metapopulation refers to a set of local populations within some larger area, where typically migration from one local population to at least some other patches are possible. As one of the three main approaches to spatial ecology, metapopulation biology is concerned with the dynamic consequences of migration among local populations and the conditions of regional persistence of species with unstable local populations. This article comprehensively reviews the theoretical framework and the spread of the metapopulation concept to conservation biology and applications.

Key words incidence function model, metapopulation, spatial ecology, species conservation

Author's address 1) Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875

2) Department of Ecology and Environmental Biology, Peking University, Beijing 100871

3) Department of Ecology & Systematics, Division of Population Biology, University of Helsinki, FIN-00014, Finland

1 引言

在不同时期,生态学者对“空间”在构成生态格局(pattern)和塑造生态过程中所起作用的认识是不相同的^[1]。在本世纪的60、70年代,理论生态学基本上忽略了空间动态(spatial dynamics)^[2];但也有例外,如MacArthur和Wilson^[3]。而今天,有关“空间”(space)的研究正处于前沿,生态学的一个新领域——空间生态学已经建立。

空间生态学认为:个体、种群及群落的空间位置与种群统计学、种间竞争和捕食者-猎物相互作用等具有同等的重要性。越来越多的人认识到种群和群落的空间结构是构成生态学理论至关重要的组成成分。种群及群落空间动态的经验性研究也是极富于挑战性的^[4]。越

来越多的人已经痛苦地意识到:自然生境正在加速丧失和破碎化^[5]。这种栖息地的丧失和破碎化过程必然影响越来越多物种的种群动态。因此,空间生态学^[6,7]的应运而生是毫不奇怪的。

空间生态学有三种不同的研究途径。首先是集合种群(metapopulation)研究。集合种群生物学对研究对象的主要提炼是将空间看成由生境岛屿构成的网络^[8]。其次是理论生态学家采用的大量数学模型研究。这类研究大多考虑连续空间内有局部相互作用和有限运动(restricted movements)的生物个体^[9]。它们假定空间不仅是连续的而且还是均一的,但困难在于无法证明种群动态过程是导致复杂动态和空间模式出现的唯一原因。更具挑战性的任务——将这些模型应用于自然种群——现在仅刚刚开始。最后是景观生态学。景观生态学家从与理论生态学家相反方向来研究种群和群落的空间生态学。他们强调环境的复杂物理结构^[10],对复杂景观中个体(及物质)的运动进行描述、分析和建模,并探求不同空间尺度上异质物理环境所产生的种群、群落与生态系统水平上的生态后果。

在这三种空间生态学不同研究途径中,景观生态学由于假定了最复杂的环境条件而使其理论基本上仍停留在文字描述阶段。理论模型则存在着相反的问题,即因过多的参数而几乎无法应用于自然种群。集合种群生态学——本文将要讨论的内容,其建模条件介于二者之间,是迄今为止使理论应用于实际种群方面最为成功的。

在过去5年内,集合种群动态及其在破碎景观中的续存(persistence)等概念已在生态学中牢固地树立起来^[11-15,8]。许多研究都证实:生存于很小生境片段中的小种群具有很高的灭绝风险^[16,17,14]。因此,如果只有小生境片段被保留下来,种群的长期续存必然变成区域性课题。目前,关于集合种群动态的文献有很多^[18,14,19-27,11]成功的经验性研究也为数不少^[28-37]。然而,我们对于破碎景观中真实集合种群动态的了解仍然是非常有限的^[38]。这主要是因为很难在一个足够大空间范围内进行经验性研究。

本文将介绍集合种群理论的基本内容,并展望其应用前景。为了便于读者更好地了解什么是集合种群,我们首先从鉴别经典集合种群的四个条件谈起。

2 集合种群的概念

集合种群是指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^[39]。Metapopulation也被译为异质种群。为了更好地抓住这一概念空间动态的本质,突出一定空间上局域种群的种群(a population of populations)这一核心,我们建议将metapopulation译为集合种群。当然,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。在不同情况下必须选择不同方法去理解和认识种群动态。不同的物种对栖息地的变化会作出不同的反应。因而,不是任何物种都具有集合种群结构。

为了便于鉴别哪些物种适于集合种群研究,我们曾建议如果一个系统满足下列四个标准,就可以说它是一个典型的集合种群^[34]:

- 条件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。
- 条件2:即使是最大的局域种群也有灭绝风险。否则,集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,从而形成大陆-岛屿型集合种群。
- 条件3:生境斑块不可过于隔离而阻碍局域种群的重新建立。如果生境斑块过于隔绝,

就会形成不断趋于集合种群水平上的灭绝(metapopulation-wide extinction)的非平衡集合种群(non-equilibrium metapopulation)。

· 条件 4 :各个局域种群的动态不能完全同步。如果完全同步 ,那么集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。

3 集合种群动态理论

3.1 Levins 模型

Levins 模型假定有大量的离散生境斑块 ,并假定它们大小相同 ,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^[40,41]。在 Levins 模型中 ,生境斑块只分为已被定居和未被定居两种 ,而局域种群的真实大小则忽略不计。因此 ,该模型最适合应用于斑块相对较小 ,局域种群可以迅速达到“ 容纳量” 的系统。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 ,迁移源)及当前未被定居斑块比例($1 - P$,迁移目标)成正比。按以上假定 , P 的变化速率为 :

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

其中 c 、 e 分别为侵占和灭绝参数。 P 的平衡值为 :

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

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 $e/c < 1$,集合种群将能持续生存下去($P > 0$)。

Levins 模型虽然简单 ,但它抓住了典型集合种群动态的一个关键属性 :集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 ,并使集合种群大小在很小时能够增长。另外 $e/c < 1$ 或 $c/e > 1$ 表明一个被空白斑块包围的局域种群(当 P 很小时)在其生存期($1/e$)内必须至少建立一个新种群才能使集合种群持续生存下去。这一重要的阈值条件类似于能够使一个寄生者在寄主种群中扩散的条件。事实上 ,集合种群理论与流行病学理论非常相似^[42]。 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。如果斑块“ 太 ”小或彼此相距“ 太 ”远 ,集合种群都会灭绝($P = 0$)。

3.2 最小可存活集合种群

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 年所需要的个体数量^[43]。 尽管 MVP 在实际中难以应用^[44,45] ,但它对定量分析种群灭绝风险是一个有用的概念。

对由易遭灭绝(extinction-prone)的局域种群所构成的集合种群来说也有一个类似于 MVP 的最小可存活集合种群(minimum viable metapopulation ;MVM)。 它可以定义为集合种群长期续存所需的相互作用的最少局域种群数目^[46]。除 MVP 外 ,我们还应考虑集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再建立平衡状态的集合种群而言 ,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。

Levins 模型无法回答 MVM 的问题 ,因为方程(1)是一个确定性模型 ,只能应用于较大数

目的生境斑块网络。在这样网络里,局域种群的灭绝与再建立的随机性因大种群数量而降低。事实上,许多集合种群生存于斑块较少的网络中。当所有的局域种群恰好同时灭绝时,这时集合种群也就灭绝了。这种现象可被称为种群的灭绝-建立随机性^[47]。

Gurney 和 Nisbet^[48]以及 Nisbet 和 Gurney^[49]分析了 Levins 模型的一种随机形式,并得到了集合种群灭绝的预期时间(T_m)的近似值:

$$T_m = T_L \exp[HP^2/2(1-P)], \quad (3)$$

其中 T_L 为局域灭绝的预期时间, H 为适宜的生境斑块数, P 为随机稳定态下被占领的斑块比例。如果将集合种群长期续存定为 $T_m > 100T_L$, 对于较大的 H 由方程(3)可得出如下条件^[48]:

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

例如,若有 50 个生境斑块,由方程(4)可知,若要使集合种群续存 $100T_L$ 以上的时间,则必须满足 $P > 0.42$ 。对一个优秀的迁移定居者来说,因 c 值较大,那么最少斑块数应在 10 个左右(但对较小的 H , 近似值不够好)。Hanski 等人^[46]的数值研究支持了这些结论。

应当强调,灭绝-建立随机性对较小的集合种群所造成的威胁和种群统计学中随机性对小局域种群造成的威胁是非常类似的^[3,50,51]。它们都需假定集合种群内的局域种群或种群内的个体的动态是独立的。当存在相关随机性时,在集合种群中称区域随机性;在单种群中称环境随机性^[47],种群持续生存所需的斑块数或个体数都迅速增加,使阈值概念变得越来越模糊。

3.3 关联函数模型

集合种群生物学者最感兴趣的课题是:物种 X 在某些特定的生境斑块集合 Y 中能否作为集合种群续存下去?保护生物学者会问,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^[14]?

前面所讨论的集合种群动态的解析模型,只是研究种群的灭绝与建立之间的平衡,并不含有斑块质量及空间位置的信息,因而也就不能用于预测特定集合种群的动态。在这种情况下需用空间现实的集合种群模型(spatially realistic metapopulation models)。目前这类模型有三种主要类型:n-种群模拟模型、状态转换模型(state transition models)和关联函数模型(incidence function model)^[14]。在所有这些模型方法中,关联函数模型(IFM)最简单,并在许多情形下是最有用的。

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 :

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

将拯救效应(rescue effect)考虑在内,换句话说就是将因迁入造成的局域种群灭绝率下降考虑在内,我们可得到^[52]:

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i(1 - C_i)} \quad (6)$$

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,但并不特别依赖于斑块间的孤立程度。适合于这种关系的一个方便的函数形式如下:

$$E_i = \min[e/A^x, 1] \quad (7)$$

其中 A_i 是斑块 i 的面积, e, 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。

定居概率 C_i 是单位时间内到达斑块 i 迁入者数量 M_i 的递增函数。在大陆 - 岛屿型集合种群^[22, 39]中因存在永久的“大陆”种群,函数形式可以简化为:

$$C_i = \beta e^{-\alpha d_i} \quad (8)$$

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(8)中可设 $\beta = 1$ 。在经典集合种群中, 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:

$$M_i = \beta S_i = \beta \sum_{j=1}^n p_j e^{-\alpha d_{ij}} A_j \quad (9)$$

其中 p_j 在被占领斑块取值为 1,在空白斑块取值为 0。 d_{ij} 为斑块 i 和 j 间的距离, α, β 为两个参数(同方程 8)。为方便起见,用 S_i 代表方程(9)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 指数增长。但通常情况下新种群成功定居的概率依赖于传播体(propagule)的大小^[53, 54],在这种情况下 C_i 随 M_i “S”形增长:

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2} \quad (10)$$

其中 y 是一个新参数注意:当将方程(9)代入方程(10)时只剩下参数组合 y/β ,以下用 y 表示。将方程(7)和(10)的 E_i, C_i 代入方程(6),得到关联度的如下表达式:

$$J_i = \frac{1}{1 + \frac{ey^2}{S_i^2 A_i^x}} \quad (11)$$

模型的参数 α, x, e 和 y 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^[14]。

3.4 多物种集合种群

两个或多个种可能生存于同一生境斑块网络中,并且彼此的集合种群间没有任何相互作用。更有意义的是,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集合种群动态。集合种群间的相互作用可能增加局域动态中的异步性,因而可促进集合种群的持续生存。本质上讲,这是因为发生在各生境斑块中的种间关系是彼此独立的。两个或多个相互作用集合种群动态的一个重要并反复出现的主题是物种空间聚集分布(甚至在没有任何环境异质性的情况下)的产生和维持。在单物种集合种群中,灭绝是由外部干扰造成的。迁移率的增大通常有益于集合种群的持续生存,因为迁移率的提高促进了种群的再建立。相反,在相互作用的集合种群中,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^[38, 35-37]。

生境片段化对具有不同竞争能力的物种所产生的生态学后果可能是完全不同的。Nee 和 May^[55]和 Tilman^[25]等的研究表明:生境破坏对物种造成的负影响与物种竞争能力成正比,即最先受生境片段化影响的物种是竞争能力最强的物种。这一理论预测是建立在逃命共存(fugitive coexistence)机制上的。自然界中,许多物种以较强的移动扩散能力来补偿其在竞争力方面的弱势,而扩散能力越强的物种抗生境碎化能力越强。

4 应用前景

本节中我们将讨论五个集合种群理论对自然保护的一般启示。要想更好地了解这方面的内容参见 Schwartz^[6]、McCullough^[7]及 Hanski 和 Simberloff^[39]的文章。有些评论对将集合种群理论用于自然保护持批评态度^[13 56]。我们同意如下这样的观点:集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。这样使用任何理论都应受到劝阻。但是,实际上有数不清的物种生活在高度破碎的景观中,它们的种群空间结构符合集合种群理论的前提条件,因而是可以对它们使用集合种群理论的。五个一般启示如下:

4.1 集合种群的长期续存需要 10 个以上的生境斑块

假设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/保留多少个适宜生境片断?很明显,一个是不够的。一个成功的由小生境片断组成的网络应当至少有 10~15 个连结良好的斑块。如果环境随机性很强且局部动态在空间上密切相关 (spatially correlated),那么这一数量可能还不够。需要强调的是,即使只剩下 1 个种群也还是有希望的。在集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。

4.2 生境片断的理想间隔应是一个折衷方案

如果斑块之间的距离太远以至于再侵占及通过迁入、避免种群灭绝的拯救效应都难于实现的话,那么即使有大量的生境片断也无法保证集合种群长期存活下去。对集合种群长期续存所需的最低斑块密度这个问题的尝试性回答来自 Levins 模型(方程 1)。为了给出生境丧失的模型,假设被永久破坏了的生境斑块比例为 $1-h$,侵占率因适宜的空白斑块密度由 $1-P$ 降至 $h-P$ 而降低。模型这时变为^[55-61]:

$$\frac{dP}{dt} = cP(h-P) - eP \quad (12)$$

在平衡态时,空白斑块所占的比例(包含被破坏的斑块在内的所有斑块)为:

$$h-P = \frac{e}{c} \quad (13)$$

因此只要集合种群不灭绝(当 $h < e/c$ 时),空白斑块在全部斑块中所占的比例就保持不变。这似乎是一个很有用的结果,因为它用很有限的信息就可以给出最小斑块密度这一关键数据的估计值。也就是说无需知道集合种群动态的详细信息,只用现存集合种群生活地区中空白斑块的数量就可以进行预测了^[58]。但是在实际应用中由于这一方法比较粗糙,所以容易造成对斑块密度这个关键值的低估,有时甚至是严重低估。这种情况的出现是由于拯救效应,小斑块网络中的侵占-灭绝随机性,以及非平衡集合种群动态等几方面的原因所导致的^[46]。斑块密度增加有利于侵占,因而对集合种群的长期续存是有益的。但如果生境片段之间的距离太近则可能导致局域动态的空间同步性上升,而这对集合种群的长期续存有负作用。理论上讲,一系列连结良好的生境片段通常比紧密的斑块簇更有利于物种的长期续存。但是,这个结果很少能用于实际工作当中。我们的主要建议是:将生境片段密度保持在再侵占能在几代内发生的水平上。如果侵占率之低令人担忧,人们就应当考虑对再侵占进行有规划的管理。

4.3 空间现实的集合种群模型可用于对破碎景观中的物种进行实际预测

我们应当使用空间现实的集合种群模型,而不是依赖像方程(1)那样高度抽象的模型。许多复杂模拟模型是可行的,包括 VORTEX^[61]、GAPPS^[62]、ALEX^[63]和 RAMAS/Space^[64]等普

适模型。有关这些模型的综述参见 Lindenmayer 等人^[65]。但这类模型的普遍问题是它们的复杂性,大量难于估计的参数和难于验证的假设。因此我们更喜欢简单的模型,例如关联函数模型。对许多种来说,关联函数模型都可以被很现实地赋与参数值并且可以用经验数据进行验证。应当承认,关联函数模型或任何其它空间现实的集合种群模型在预测绝对灭绝风险时,总会存在有大量的不确定性。存在这种不确定性的一个重要原因就是环境结构的不断变化。或许人们可以现实地期望集合种群模型、最有用的贡献是对不同景观结构及不同管理方案进行比较^[52]。在这方面集合种群模型可以发挥其重要作用。

4.4 较高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^[66]。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,对网蛱蝶(*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(host plant)可能会枯萎,造成幼虫死亡率激增。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。但当有多个保留地时,被选定生境斑块的质量就可能包含或多或少的变化。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集合种群造成的负面影响^[66],并可以保持较高的遗传多样性^[67]。

4.5 现在景观中集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,近期变化很快,以至于生活于其中的集合种群远未达到平衡态^[46]。在最糟糕的情况下,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集合种群。这时除非生境的丧失及破碎得以逆转,否则集合种群将会很快灭绝。我们曾将这样的物种称为“活着的死者”(living dead)^[68]。自然保护学家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集合种群是否处于随机平衡状态下,因此也就不知道目前破碎景观中到底有多少“活着的死者”。或许最好的忠告是:如果近期环境变化很大,就应当想到许多集合种群处于不平衡中。它们按照现有分布来看可能是“太”常见,因为它们正在从“上面”向新平衡态(甚至是灭绝)靠近。

栖息地的消失、退化与碎化是目前公认的导致物种消失的根本原因。据估计,67%的珍稀、濒危动物因为栖息地的破坏而濒临灭绝^[69]。中国是一个具有几千年文明历史的国家。我国的历史发展实际上是一部改造自然、利用自然的历史,是一个人类与自然长期作用的过程。毁林开荒,围湖造田,过度放牧等历史性错误,使得自然生态系统受到了严重的破坏。据估计,约70%的天然林,50%以上的湿地已经消失。可以说我国是全球栖息地的碎化程度最严重的国家之一。如何保护生存于这一破碎生境中生物多样性,是当今全球面临的重要任务。由于集合种群理论从物种生存的栖息地的质量及其空间动态的角度探索物种灭绝及物种分化的机制,成功地运用集合种群动态理论,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。

5 结束语

集合种群生态学是空间生态学的一个特殊分支。生态学家惯于考虑一系列相互作用的实体,如种群中的个体,但通常并不明确地考虑空间的作用。空间生态学的新颖之处就在于它认

为个体、种群和群落的空间位置可以象种群统计学、竞争和捕食作用等那样对系统动态产生重要的影响。空间生态学是近年来生态学和种群生物学最显著的进展。但是,强调空间的重要性却对传统的生境与有机体关系提出了挑战。人们普遍认为,物种经历漫长进化已经适应了其所处的环境,其个体的空间分布应能够反映环境与物种生态需要之间的吻合。与这种观念正好相反,空间生态学则预计,即使在均匀一致的环境中物种也可能表现出非常复杂的空间模式,物种可能在有利的环境中灭绝,也可能出现在不利的环境条件下。象对其它信条的挑战一样(如对多样性-稳定性范式的挑战),我们应当认识到生态现象的多样化本质和尺度依赖性。空间生态学并没有声称非洲的大象比中国的大象数量多是由于某些微妙的种群动态过程所致。但空间生态学会说随着生境的丧失及破碎,物种可能会非常突然地灭绝。

到目前为止,种群在高度破碎景观中持续生存的许多基础性生态学问题已经被解决了。但是对集合种群的遗传学和适应性进化的研究还只是刚刚起步。空间结构种群的经典遗传学模型(如岛屿模型)落后于生态学两步。目前和今后的工作可能会改变我们的看法。Sewall Wright^[70]的漂移平衡理论(shifting balance theory)一直是对适应进化的一个有力隐喻,但它可能也只不过是个隐喻。破碎环境中的进化学说将会是什么呢?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。恳求归恳求,进展则是要等到时机成熟时或找到了新的突破时才会产生。尽管如此,对破碎环境中种群所进行的不断深入的生物学研究其前景是十分光明的。

参 考 文 献

- 1 McIntosh R P. Concept and terminology of homogeneity and heterogeneity in ecology. In: Kolasa J, Pickett S T A (eds.), *Ecological Heterogeneity*. *Ecological Studies* 86, Berlin: Springer-Verlag, 1991, 24 ~ 46
- 2 May R M. Models for single populations. In: May R M (ed.), *Theoretical Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1976, 5 ~ 29
- 3 MacArthur R M, Wilson E, O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press, 1967
- 4 Kareiva P. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. In: Hassell M P, May R M (eds.), *Population Regulation and Dynamics*, London: Royal Society, 1990, 53 ~ 68
- 5 Morris D W. Earth's peeling veneer of life. *Nature*, 1995, **373**: 25
- 6 Schwartz M W (ed.). Conservation in highly fragmented landscapes. New York: Chapman & Hall, 1997
- 7 McCullough D R (ed.). Metapopulations and wildlife conservation. Washington D C: Island Press, 1996
- 8 Hanski I, Gilpin M E (eds.). Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution. San Diego: Academic Press, 1997
- 9 Tilman D, Kareiva P (eds.). Spatial ecology. Princeton: Princeton University Press, 1997
- 10 Forman R T T, Gordon M. Landscape ecology. New York: John Wiley & Sons, 1986.
- 11 Hastings A, Harrison S. Metapopulation dynamics and genetics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1994, **25**: 167 ~ 188
- 12 May R M. The effects of spatial scale on ecological questions and answers. In: Edwards P J, May R M, Webb N R (eds.), *Large-scale Ecology and Conservation Biology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994, 1 ~ 18.
- 13 Harrison S. Metapopulations and conservation. In: Edwards P J, May R M, Webb N R (eds.), *Large-Scale Ecology and Conservation Biology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1994, 111 ~ 128
- 14 Hanski I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *TREE*, 1994a, **9**: 131 ~ 135
- 15 Kareiva P, Wennergren U. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 1995, **373**: 299 ~ 302
- 16 Schoener T W, Spiller D A. Effect of lizards on spider populations: manipulative reconstruction of a natural experiment. *Science*, 1987, **236**: 949 ~ 952
- 17 Kindvall O, Ahlen I. Geometrical factors and metapopulation dynamics of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* Philippi (Orthoptera: Tettigoniidae). *Cons. Biol.*, 1992, **6**: 520 ~ 529.
- 18 Hanski I. Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology*, 1985, **66**: 335 ~ 343
- 19 Hanski I. A practical model of metapopulation dynamics. *J. Anim. Ecol.*, 1994b, **63**: 151 ~ 162

- 20 Gilpin M , Hanski I (eds.). Metapopulation dynamics : empirical and theoretical investigations. London : Academic Press , 1991.
- 21 Hastings A. Structured models of metapopulation dynamics. In : Gilpin M , Hanski I (eds.) , *Metapopulation Dynamics : Empirical and Theoretical Investigations*. San Diego : Academic Press , 1991 , 57 ~ 71
- 22 Hanski I , Gyllenberg M. Two general metapopulation models and the core-satellite species hypothesis. *Am. Nat.* , 1993 , **142** : 17 ~ 41
- 23 Hanski I , Zhang D Y. Migration metapopulation dynamics and fugitive coexistence. *J. Theor. Biol.* , 1993 , **163** : 491 ~ 504
- 24 Hastings A , Higgins K. Persistence of transients in spatially structured models. *Science* , 1994 , **263** : 1133 ~ 1136
- 25 Tilman D , May R M , Lehman C L et al. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* , 1994 , **371** : 65 ~ 66
- 26 Hassell M P , Comins H N , May R M. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature* , 1994 , **370** : 290 ~ 292
- 27 Durrett R , Levin S. The importance of being discrete (and spatial). *Theor. Pop. Biol.* , 1994 , **46** : 363 ~ 394.
- 28 Nachman G. An acarine predator-prey metapopulation system inhabiting greenhouse cucumbers. *Biol. J. Linn. Soc.* , 1991 , **42** : 285 ~ 303
- 29 Harrison S. Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* , 1991 , **42** : 73 ~ 88
- 30 Whitlock M C. Temporal fluctuations in demographic parameters and the genetic variance among populations. *Evolution* , 1992b , **46** : 608 ~ 615
- 31 Thomas C D , Harrison S. Spatial dynamics of a patchily-distributed butterfly species. *J. Anim. Ecol.* , 1992 , **61** : 437 ~ 446
- 32 Bengtsson J. Interspecific competition and determinants of extinction in experimental populations of three rock-pool *Daphnia* species. *Oikos* , 1993 , **67** : 451 ~ 464
- 33 Hanski I , Kuussaari M , Nieminen M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* , 1994 , **75** : 747 ~ 762
- 34 Hanski I , Pakkala T , Kuussaari M et al. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* , 1995a , **72** : 21 ~ 28
- 35 Lei G , Hanski I A. Metapopulation structure of *Cotesia melitaeorum* , a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia*. *Oikos* , 1997 , **78** : 91 ~ 100
- 36 Lei G , Hanski I A. Spatial dynamics of two competing specialist parasitoids in a host metapopulation. *J. Anim. Ecol.* , 1998 , **67** : 422 ~ 433
- 37 Lei G , Camara M D. Behaviour of a specialist parasitoid , *Cotesia melitaeorum* : from individual behaviour to metapopulation processes. *Ecol. Entom.* , 1999
- 38 Harrison S , Taylor A D. Empirical evidence for metapopulation dynamics. In : Hanski I , Gilpin M (eds.) , *Metapopulation Biology : Ecology , Genetics and Evolution* , San Diego : Academic Press , 1997 , 27 ~ 42
- 39 Hanski I , Simberloff D. The metapopulation approach , its history , conceptual domain and application to conservation. In : Hanski I , Gilpin M E (eds.) , *Metapopulation Biology : Ecology , Genetics and Evolution* , San Diego : Academic Press , 1997 , 5 ~ 26
- 40 Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Amer.* , 1969 , **15** : 237 ~ 240
- 41 Levins R. Extinction. *Lect. Notes Math* , 1970 , **2** : 75 ~ 107
- 42 Finkenstädt B , Grenfell B. Empirical determinants of measles metapopulation dynamics in England and Wales. *Proc. R. Soc. Lond. , Ser. B : Biol. Sci.* , 1998 , **265** (1392) : 211 ~ 220
- 43 Soule M E. Thresholds for survival : maintaining fitness and evolutionary potential. In : Soule M E , Wilcox B A (eds.) , *Conservation Biology : an Evolutionary-Ecological Perspective*. Sunderland , Mass : Sinauer , 1980 , 111 ~ 124
- 44 Soule M E (ed.). Viable populations for conservation. New York : Cambridge University Press , 1987
- 45 Lande R. Genetics and demography in biological conservation. *Science* , 1988 , **241** : 1455 ~ 1460
- 46 Hanski I , Moilanen A , Gyllenberg M. Minimum viable metapopulation size. *Am. Nat.* , 1996 , **147** : 527 ~ 541
- 47 Hanski I. Single-species metapopulation dynamics : concepts , models and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* , 1991 , **42** : 17 ~ 38
- 48 Gurney W S C , Nisbet R M. Single species population fluctuations in patchy environments. *Am. Nat.* , 1978 , **112** : 1075 ~ 1090
- 49 Nisbet R M , Gurney W S C. Modelling fluctuating populations. New York : John Wiley & Sons , 1982

- 50 Goodman D. The demography of change extinction. In : Soule M E (ed.) , *Viable Populations for Conservation*. Cambridge : Cambridge University Press , 1987 , 11 ~ 34
- 51 Lande R. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.* , 1993 , **142** : 911 ~ 927
- 52 Hanski I A. *Metapopulation ecology*. Oxford : Oxford University Press , 1998
- 53 Schoener T W , Schoener A. The time to extinction of a colonizing propagule of lizards increases with island area. *Nature* , 1983 , **302** : 332 ~ 334
- 54 Ebenhard T. Colonization in metapopulations : a review of theory and observations. *Biol. J. Linn. Soc.* , 1991 , **42** : 105 ~ 121
- 55 Nee S , May R M. Dynamics of metapopulations : habitat destruction and competitive coexistence. *J. Anim. Ecol.* , 1992 , **61** : 37 ~ 40
- 56 Doak D F , Mills L S. A useful role for theory in conservation. *Ecology* , 1994 , **75** : 615 ~ 626
- 57 May R M. The role of ecological theory in planning reintroduction of endangered species. *Symp. Zool. Soc. London* , 1991 , **62** : 145 ~ 163
- 58 Nee S. How populations persist. *Nature* , 1994 , **367** : 123 ~ 124
- 59 Lawton J H , Nee S , Letcher A J et al. Animal distributions : pattern and process. In : Edwards P J , May R M , Webb N R (eds.) , *Large-scale ecology and conservation biology*. Oxford : Blackwell Scientific Publications , 1994 , 41 ~ 58
- 60 Moilanen A , Hanski I. Habitat destruction and coexistence of competitors in a spatially realistic metapopulation model. *J. Anim. Ecol.* , 1995 , **64** : 141 ~ 144
- 61 Lacy R C. VORTEX : a computer population simulation model for population viability analysis. *Wildlife Research* , 1993 , **20** : 45 ~ 65
- 62 Harris R B , Metzger L H , Bevin C D. GAPPS. Version 3.0 Montana Co-operative Research Unit. Missoula : University of Montana , 1986
- 63 Possingham H P , Davies I , Noble I R et al. A metapopulation simulation model for assessing the likelihood of plant and animal extinctions. *Math. Comput. Simul.* , 1992 , **33** : 367 ~ 372
- 64 Akcakaya H R , Ferson S. RAMAS/Space user manual : Spatially structured population models for conservation biology. New York : Applied Biomathematics , 1992
- 65 Lindenmayer D B , Burgman M A , Akcakaya H R et al. A review of the generic computer programs ALEX , RAMAS/space and Vortex for modelling the viability of wildlife populations. *Ecol. Mod.* , 1995 , **82** : 161 ~ 174
- 66 Thomas C D , Hanski I A. Butterfly metapopulations. In : Hanski I A , Gilpin M E (eds.) , *Metapopulation Biology : Ecology , Genetics and Evolution*. San Diego : Academic Press , 1997 , 359 ~ 386
- 67 Hoffman A A , Parsons P A. Evolutionary genetics and environmental stress. Oxford : Oxford University Press , 1991
- 68 Hanski I. Metapopulation biology : from concepts and observations to predictive models. In : Hanski I , Gilpin M E (eds.) , *Metapopulation Biology : Ecology , Genetics and Evolution*. San Diego : Academic Press , 1997 , 69 ~ 92
- 69 Prescott-Allen R , Prescott-Allen C. Sourcebook for a world conservation strategy : threatened vertebrates. General Assembly Paper GA. 78/10 Addendum 6. IUCN , Gland , Switzerland , 1978
- 70 Wright S. The roles of mutation , inbreeding , crossbreeding and selection in evolution. *Proc. Sixth Int. Cong. Genet.* , 1932 , **1** : 356 ~ 366