

岛屿生物地理学与集合种群理论的本质与渊源

高增祥¹ 陈 尚² 李典谟³ 徐汝梅^{1,*}

(1. 北京师范大学生命科学学院,北京 100875 2. 国家海洋局第一海洋研究所,青岛 266061;
3. 中国科学院动物研究所,农业虫害综合治理研究国家重点实验室,北京 100080)

摘要 :岛屿生物地理学和集合种群理论是目前生物多样性保育所依赖的主要生态学理论。人们通常强调这两种理论的区别,对它们之间的关联却很少注意到。事实上,这两种理论是同根同源的。以经典集合种群理论的创始者 R. Levins 对他与岛屿生物地理学的创始者 R. H. MacArthur 的合作过程以及岛屿生物地理学对他提出集合种群理论的影响的回顾为基础,分析比较了岛屿生物地理学、经典集合种群理论、以 Hanski 为代表的现代集合种群理论的基本假设、研究范式和核心思想的异同,简要介绍了多物种集合种群与集合群落研究的差异,最后分析了岛屿生物地理学和集合种群理论在生物多样性保育实践中的应用和存在问题。

关键词 :岛屿生物地理学,集合种群,保护生物学,范式

文章编号 :1000-0933 (2007) 01-0304-10 中图分类号 :Q145,Q16 文献标识码 :A

Origin and essence of island biogeography and metapopulation theory

Gao Zengxiang^{1,2}, Chen Shang², Li Dianmo³, Xu Rumei^{1,*}

1 College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 First Institute of Oceanography, State Oceanic Administration, Qingdao 266061, China

3 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (1) 0304 ~ 0313.

Abstract : MacArthur & Wilson's equilibrium theory of island biogeography and modern metapopulation theory are the two main theories applied in biodiversity conservation and reserve planning. The difference between the two theories was usually noticed. However, it was seldomly regarded that the conceptions of the two theories were tangibly connected, and the two theories had the same origin. Because there were frequent and close contacts between Levins and MacArthur, we wrote a letter to R. Levins, the creator of metapopulation theory, in August, 2005, and requested him to retrospect his cooperative process with R. H. MacArthur and what effects the theory of island biogeography brought to him to put forward the idea of metapopulation. Levins gave us a detailed answer. Based on this, we compared the assumptions, main models and essences between island biogeography, classical and modern metapopulation theory. Mutispecies metapopulations and metacommunities were introduced. The application and limitation of island biogeography and metapopulation theory in conservation biology were also analyzed.

基金项目 :中国博士后科学基金资助项目,国家 908 重大专项资助项目 (908-02-04-03)

收稿日期 :2005-11-03 ;修订日期 :2006-06-11

作者简介 :高增祥 (1967 ~) 男,河北人,博士。主要从事种群生态学和保护生物学研究。E-mail :gao-zx@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :xurumei@bnu.edu.cn, lidm@ioz.ac.cn

Foundation item :The project was financially supported by a grant from Chinese Post-Doctor Science Foundation ;SOA-funded National Program, China (No. 908-02-04-03)

Received date 2006-11-30 ;**Accepted date** 2006-06-11

Biography :Gao Zengxiang, Ph. D., mainly engaged in population ecology, conservation biology.

Key Words : island biogeography ; metapopulation ; conservation biology paradigm

岛屿生物地理学和集合种群理论是目前在生物多样性保育中应用广泛的两种生态学理论。人们通常将这两种理论并列,强调这两种理论的区别,但对它们之间的内在关联却很少注意到^[1,2]。事实上,岛屿生物地理学和经典集合种群理论的创始者曾经有频繁的接触和合作^[3-5]。为了解这两个理论创始者的合作初衷和他们企图构造的理论架构,2005年8月,曾致信经典集合种群理论的创始者 R. Levins,请他回顾他与岛屿生物地理学的创始者 R. H. MacArthur 的合作过程,以及岛屿生物地理学对他提出集合种群理论的影响。本文以 Levins 的回答为基础,分析岛屿生物地理学和集合种群理论的基本假设、主要模型和核心思想之间的关联,以及这两种理论在濒危物种保护和生物多样性保育中应用中的问题。

1 岛屿生物地理学和经典集合种群理论

在 MacArthur 和 Wilson 提出岛屿生物地理学的动态平衡理论之前,生物地理学的研究基本是描述性的^[6]。当然,早期的研究者也提出了大陆动物区系在科分类水平上的替代与平衡问题^[7]。作为一个传统的生物地理学家,Wilson 收集了大量的群岛上的动物(特别是蚂蚁)分布和生态的资料。1960 年他找到数学家 MacArthur 寻求合作,于是开始了他们试图建立基于物种水平的普适的定量化的生物地理学理论的探索^[6,8]。

MacArthur、Wilson 以及 Levins 在讨论建立生物地理学理论的途径时,都认为岛屿是最合适的对象——因为岛屿有明确的边界,小岛屿上的物种可以完全调查清楚^[6,11]。当然,MacArthur 等人也注意到选择岛屿的现实意义——原来连续的自然生境不断丧失和破碎化^[6]。他们作了如下分工,MacArthur 和 Wilson 负责研究什么原因决定了一个岛屿上的物种数量,Levins 负责研究被某一物种所占据的岛屿的数量^①。他们希望通过 对岛屿的透彻研究,最终建立陆地尺度上的定量的生物地理学理论^[6,11]。然而,这是一项未完成的工作。由于 MacArthur 的英年早逝,和 Levins 与 Wilson 对社会生物学的分歧,这项研究工作没能进行下去^①。留下的是他们的初步成果,即现在所谓的岛屿生物地理学和经典集合种群理论。

1.1 岛屿生物地理学

MacArthur 和 Wilson^[6,9]的岛屿生物地理学的核心思想是物种动态平衡理论。对于生物地理学的 3 个基本过程:迁入、灭绝和进化,MacArthur 和 Wilson^[6,9]先不考虑进化过程,假定岛屿上的物种数量或丰度 (richness) 主要取决于两个过程:新物种的迁入和原来占据岛屿的物种的灭绝 (图 1)。由于任何岛屿上的生态位或栖息地空间有限,已定殖 (colonization) 的物种越多,新迁入的物种成功定殖的可能性就越小,而已定殖的物种的灭绝的概率就越大。因此,对于某一岛屿而言,迁入率和灭绝率将随岛屿物种丰度的增加而分别呈下降和上升趋势。就不同的岛屿而言,迁入率随其与大陆种库的距离而下降,这种现象称为“距离效应”。另一方面,岛屿面积

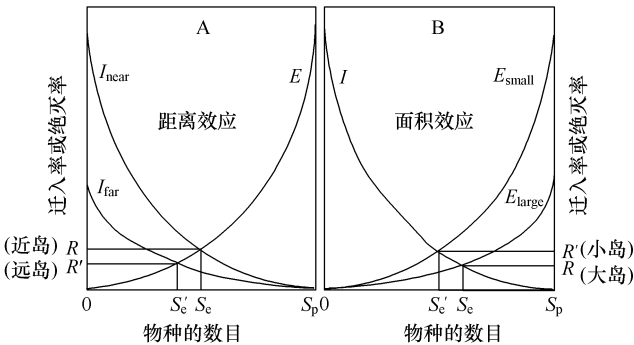


图 1 MacArthur 和 Wilson 岛屿生物地理学动态平衡理论的图示模型^[10]

Fig. 1 The chart model of MacArthur & Wilson 's equilibrium theory of island biogeography^[10]

岛屿上的物种数目由两个过程决定:物种迁入率和灭绝率,离大陆越远的岛屿的物种迁入率越小(距离效应,A);岛屿的面积越小,灭绝率越大(面积效应,B)。因此,面积较大而距离较近的岛屿比面积较小而距离较远的岛屿的平衡态物种数目(S_e)要大。面积较小和距离较近的岛屿分别比大而遥远的岛屿的平衡态物种周转率(R)要高。 I , 迁入率(下标 far、near 分别指岛屿离大陆的远近); E , 灭绝率(下标 large、small 分别指岛屿的大小); R , 平衡点物种周转率; S_e , 平衡点的物种数目; S_p , 定居库中的物种数目 The species richness of an island is determined by two progresses: immigration rates and extinction rates; An increase in distance (near to far) lowers the immigration curve, while an increase in island area (small to large) lowers the extinction curve; I , immigration rate; E , extinction rates; R , species turnover at equilibrium; S_e , the species richness at equilibrium; S_p , number of species in the species pool

① 与 Levins 的个人通讯

越小,种群数量也越小,随机因素引起的物种灭绝率将会增加,这种现象称为“面积效应”。当迁入率和灭绝率相等时,岛屿物种丰度达到动态的平衡状态,即物种的丰度相对稳定,但物种的组成却不断变化和更新。由于没考虑进化的作用,这种平衡只能是一种半平衡态(quasi-equilibrium):物种数随时间缓慢上升,其上限由区域气候和地理条件决定^[7],也即由群落演替的顶极决定。MacArthur 和 Wilson^[6,9]进一步考虑了微观和宏观的进化过程,相应地对需对原来的模型作出修改。当物种丰度达到平衡时:迁入数 + 新物种形成数 = 灭绝数。不过,MacArthur 和 Wilson^[6,9]岛屿生物地理学理论在进化尺度上的研究相对不足,该理论主要限定在种群动态的尺度^[11]。

MacArthur 和 Wilson 的岛屿生物地理学理论作了如下基本假设:(1)物种间具有独立性和等同性(identical),除了两个关键变量面积和空间隔离度外,岛屿也具有均一性;(2)灭绝仅由面积决定,迁入仅由隔离度决定;(3)最重要的是,迁入率和灭绝率非常高,物种多样性及其组成的瞬时格局取决于动态平衡。后来的相关研究和争论的焦点主要在于这些基本假设的可靠性方面。然而,尽管有种种的批评,MacArthur 和 Wilson 提出的岛屿生物地理学研究范式直到现在仍然深刻影响着生物地理学和生态学的研究。经过几十年的发展,岛屿生物地理学尽管有了更详尽和复杂的研究,但基本结构仍然合理^[8]。

1.2 Levins 经典集合种群理论

Levins^[12,13]将集合种群(metapopulation)定义为“种群的种群(a population of populations)”,也即一个相对独立的区域内各局域种群(local population)的集合,各局域种群通过一定程度的个体迁移成为整体^[14]。集合种群研究的核心是将空间看成是由栖息地斑块(habitat patch)构成的网络,探讨这些斑块网络中的各局域种群间的灭绝与再定殖的动态变化。

Levins 经典集合种群模型假定所有局域种群有恒定的灭绝风险,局域种群建立的概率与斑块被局域种群占据的比例(P)及当前未被占据斑块比例($1 - P$)成正比。即:

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

式中 c 、 e 分别为定殖和灭绝参数。 P 的平衡值为:

$$\hat{P} = 1 - \frac{e}{c}$$

Levins 模型表明,集合种群若要持续存在,再定殖(recolonization)率必须高到足以补偿灭绝。由于种群灭绝的风险随岛屿(或斑块)面积的增大而减小,定殖的概率随岛屿(或斑块)隔离度的增加而减小^[15]。因此,依据 Levins 模型,被占领的岛屿(或斑块)的比例 P 随岛屿(或斑块)的平均大小及密度的下降而下降。如果岛屿(或斑块)“太”小或者彼此的距离“太”远,集合种群将会灭绝。与 MacArthur 和 Wilson 的岛屿生物地理学不同,在 Levins 模型中,岛屿间没有大小之分,所有岛屿的隔离程度也是相同的,因而“距离效应”和“面积效应”在 Levins 模型中是“隐形”的。

Levins 对他从事岛屿生物地理学和集合种群研究起因的回顾,有助于进一步认识经典集合种群理论。Levins 说,“他在 Puerto Rico 大学时,应动物生态学家 Harold Heatwole 的邀请,参加野外考察。在一个大雨滂沱的夜晚,无法入睡的他们一边沿着海滩缓行,一边讨论研究岛屿生物地理学的可能性。他们注意到,可以很容易地到达包含多种生境的 150 多个岛屿,这些岛屿大部分是未被占据的。由于这些岛屿间的距离很近,岛屿的面积又很小,灭绝和再定殖可以很快地发生。于是,他们展开了对两栖类、爬行类、蛛形类、节肢动物等类群的调查。Levins 将他们的工作告诉了 Wilson, Wilson 请 Levins 帮他收集蚂蚁的材料。这项开始只是替同事简单收集资料的工作,不久便成了 Levins 研究岛屿生物地理学的主要工作”^①。

Levins 认为,这次经历是他从事岛屿生物地理学和集合种群理论研究的决定性原因^①。显然,与有些研究者的看法相反,Levins 不可能没有意识到局域种群间的动态关系以及迁徙(migration)对局域种群动态的影

① 与 Levins 的个人通讯

响,或者他作了局域种群间的动态几乎完全独立、局域种群间的迁移率很低的假定。只是就 Levins 模型所关注的对象来说,其局域种群的动态比集合种群的动态在时间上至少快一个数量级,所以在集合种群的尺度上,可以忽略迁徙对局域种群的动态影响,或者说迁徙仅在局域种群灭绝后发生再定殖时才起作用。再者,注意到 Levins 并没有将岛屿生物地理学和集合种群理论分开。

2 现代的集合种群理论

MacArthur 逝世后,由于 Levins 与 Wilson 对社会生物学的分歧,他们的合作没能进行下去,Levins 本人也没有再深入研究集合种群的问题^①。经过 20 余年的沉寂后,由于自然生境的加速丧失和破碎化,以及由此带来的对许多物种长期续存的威胁等原因,Levins 提出的集合种群思想重新引起了人们的重视,并赋予了崭新的研究内容。

1995 年,Hanski^[6]对集合种群重新作出了如下定义,典型的集合种群需要满足以下 4 个条件:(1)适宜的栖息地以离散斑块形式存在,这些离散斑块可以被局域繁育种群(local breeding population)占据;(2)即使是最大的局域种群也有灭绝风险;(3)栖息地斑块不可过于隔离而阻碍局域种群的重新建立;(4)各个局域种群的动态不能完全同步。较 Levins 经典集合种群理论,现代集合种群的研究涵盖了生态、遗传和进化等领域。

但是,就集合种群动态的理论研究而言,大量的工作依然基于 Levins 模型,主要途径是放弃 Levins 模型中的一些不符合实际的假设。主要的研究方向包括以下几方面的内容:

局域种群动态 Levins 模型忽略了局域种群大小的分布,放弃该假设,建立了基于个体层次过程的“结构”集合种群模型——或者将种群大小分为 3 种状态^[7,18],或者考虑种群大小的分布^[9~22]。

灭绝-定殖的随机性 Levins 模型假定栖息地斑块的数量无限多,因此采用确定性的微分方程模型。如果栖息地斑块的数量相对中等,比如几十个,灭绝-定殖的随机性就可能对模型的预测产生深远的影响,这种随机性就不能再忽略。随机的 Levins 模型用来研究集合种群的灭绝时间如何依赖于栖息地斑块的数量^[23,24],或者一个现实的集合种群的生存力问题。

斑块网络的空间结构 真实的斑块网络在斑块的面积、质量和连接度等方面存在着很大的差异^[1,25],要定量地认识集合种群的动态,考虑空间异质性是必要的。这方面最有影响工作是 Hanski^[26]提出的关联函数模型。该模型可以用实际的集合种群(具有变异的面积和连接度)的数据加以参数化^[1,27~29],在保护生物学中具有重要意义。栖息地质量对集合种群动态的影响也越来越受到关注^[30~32],也有不少研究试图将它纳入到改进的关联函数模型中^[33,34]。此外,Hanski 和 Ovaskainen^[35](2000)、Ovaskainen 和 Hanski^[36](2001)也分析了现实空间的 Levins 模型。他们用破碎景观中的集合种群承载力(它考虑了栖息地斑块的空间配置)取代栖息地斑块的总量,发现该模型仍然成立。

结构模型假设 Levins 模型假设空白斑块的定殖率随已定殖斑块的比率呈线性增加,而已占斑块的灭绝率与栖息地斑块网络无关。对一个实际的集合种群来说,这两个假设都存在问题。例如,许多有性繁殖的生物体在定殖上可能表现出阿里效应,到达某一空白斑块的个体数量如果低于某一阈值,定殖成功的机率非常低。同样,灭绝过程也受到拯救过程的影响。Ovaskainen 和 Hanski^[36](2001)提出了分析确定性的现实空间集合种群模型的统一框架:在该框架中,依据模型的平衡态将结构可变的模型簇(family of models)分成不同性质的 3 类。

灭绝率(以及定殖率)的关联 许多研究证实了很多物种的种群动态存在着区域同步(regional synchrony)现象^[37,38]。就经典集合种群来说,局域种群动态的空间同步导致灭绝率(以及定殖率)的空间关联。区域同步可能归因于外界因子,例如天气或气候条件。区域同步也可能源于集合种群动态本身,例如,一个已定殖的斑块更有助于增加其相邻斑块的定殖率——较距之较远的斑块,导致定殖过程的空间相关。

灭绝率和定殖率的时间变异 绝大多数集合种群的理论研究都假定灭绝率和定殖率不随时间改变,但

① 与 Levins 的个人通讯

是,物种对环境条件随时间变异的反应显然对其种群动态有深远的影响^[39]。一个相对常见的物种的灭绝风险更可能由特别不利的环境条件的出现概率决定,而不是通常的“平均”动态决定^[40]。由于异常条件很少发生,很难获得其发生频率和强度的可靠数据。因此,当前对自然种群的管理系统地低估了灭绝风险^[41]。Pimm 和 Redfearn^[42]分析了 100 多种鸟类、哺乳动物和昆虫的长时间序列数据,表明种群密度时间变异的强度随调查年份的增长而增加。

当然,近来也有研究试图在集合种群的理论研究中,同时放弃上面所列 5 个假设^[24],但总的来说,这仅仅是一个开始。

现代集合种群研究的一个重要的成果是现实空间的集合种群理论 (spatially realistic metapopulation theory, SMT),它融合了岛屿生物地理学、经典集合种群理论、景观生态学、包含年龄或大小结构的矩阵种群模型的思想或方法^[43]。该理论的核心数学模型是随机斑块占据模型 (stochastic patch occupancy models, SPOMs)。如同 Levins 模型,SPOMs 假定有一个栖息地斑块网络,每个斑块只有两个状态:被目标种 (focal species) 占据或空白。SPOMs 的最大好处在于,可以用实际观测到的斑块占据格局和动态的数据,对模型的参数作出严格的估计。这类模型在回答一些保护生物学的具体问题方面比较有用^[26,44]。

3 岛屿生物地理学和集合种群理论的比较

3.1 岛屿生物地理学和单物种的集合种群理论

对岛屿生物地理学和集合种群理论的基本假设、研究范式和核心思想作一比较 (表 1)。首先,这两种理论都基于岛屿视角 (island perspective)——不管是真实的岛屿还是栖息地岛屿。两者都把景观空间划分为离散的两部分,一部分是适于目标种 (focal species) 生存的 (栖息地) 岛屿,余下部分是该物种不能生存或不宜生存的环境基底 (matrix)。在岛屿生物地理学中,最大的栖息地“斑块”是大陆,“大陆种群”不仅不会灭绝,而且所有迁徙个体都只能来自于“大陆种群”。在集合种群理论中,即使最大的斑块都有灭绝的可能,灭绝斑块的再定殖可以来自整个集合种群中的任何局域种群。

其次,两种理论都关注相同的过程:物种的迁入并建立新的局域种群以及局域种群的灭绝。虽然 MacArthur 和 Wilson^[6,9]也设想考虑了进化过程,但其理论主要限定在种群动态尺度^[11]。对集合种群适应性进化的研究也只是刚刚起步。可见,两种理论现在主要构筑在生态尺度。此外,无论是预测岛屿的物种丰度还是集合种群的动态,两种理论都基于系统处于半平衡态的前提 (集合种群的半平衡态指斑块网络中周转事件的发生数或被占据斑块的比例保持相对稳定^[1,45]),对迁入、再定殖和周转的测度都应在一个合理的时间跨度较小的范围内进行^[6]。

再次,都采用了面积-隔离度范式。尽管岛屿生物地理学和集合种群理论基于不同的研究目的,可以采用不同的模型,或为微分方程,或为统计或随机过程模型。但影响迁入、灭绝过程的因子主要有两个:岛屿或栖息地斑块的面积和隔离度。不过在两种理论中面积的含义不同。在岛屿生物地理学中,面积越大,意味着包含的栖息地的种类和数量也越多。在集合种群理论中,面积则指适宜目标种生存的栖息地面积。由于集合种群理论假定种群大小依赖于斑块面积,所以这里的面积代表了对种群大小的一种测度。从这一点看,即使对于同一群岛或自然景观,着眼于群落还是物种,斑块网络结构可能有所不同。

最后,岛屿生物地理学关注的是物种丰度与岛屿 (或栖息地斑块) 的面积和隔离程度的动态关系,集合种群理论关注的是基于局域种群灭绝和空斑块再定殖 (或局域种群重建) 间的随机平衡的集合种群的续存问题。表面上,集合种群理论关注单个物种,岛屿生物地理学关注群落,但若假定组成群落的物种的动态相互独立 (如 MacArthur 和 Wilson 的岛屿生物地理学动态平衡理论),这就不是最根本的区别。集合种群理论区别岛屿生物地理学的一个地方在于,在同一景观中,前者允许每个物种拥有自身独特的斑块网络,这反映了不同物种栖息地选择的差异^[43]。另外,注意到 MacArthur、Wilson 和 Levins 3 人最初的分工,以及他们最终的研究目标,两种理论的区别也许就不象原来那么突出。

3.2 多物种集合种群和集合群落

近来,集合种群研究的一个重要方面是多物种集合种群^[1]。其主题是:在环境同质条件下,物种空间集

群分布的产生和维持机制。在多物种集合种群中,种间竞争、捕食等不稳定的相互作用会影响各物种的迁移率、灭绝率和再定殖率,继而调节各物种的集合种群动态。局域水平上的种间相互作用也许会提高局域种群的灭绝率,但是也会由于提高局域种群动态间的异步性而延长集合种群的续存。在单物种集合种群中,灭绝是外部干扰造成的,迁移会促进再定殖,从而有利于续存。与之相反,在多物种集合种群中,灭绝至少是部分由于局域种群相互作用造成的,迁移率增大会导致同步性的增加,从而加快灭绝。

表 1 岛屿生物地理学和集合种群理论基本结构的比较

Table 1 The basic structure comparison between MacArthur & Wilson’s equilibrium theory of island biogeography and metapopulation theory

	岛屿生物地理学 Island biogeography	Levins 模型 Levins model	关联函数模型 Incidence function mode
基本假设 Basic assumption	1. 景观空间划分为两部分,一部分为岛屿,不同岛屿的气候条件相同,岛屿间没有质量的差异;另一部分是作为环境的海水 2. 存在一个所谓的“大陆”,并且在这个大陆上的“大陆种群”不仅不会灭绝,而且所有迁移个体都只能来自于“大陆种群”	1. 景观空间划分为离散的两部分,一部分是适于目标种(focal species)生存的岛屿或栖息地斑块,另一部分是作为环境的基底(matrix) 2. 有无限多的栖息地斑块;栖息地斑块的大小、隔离度相同;局域种群间的动态几乎完全独立,局域种群间的迁徙率很低,迁徙对局域种群的动态影响很低	1. 景观空间划分与 Levins 模型相同 2. 栖息地斑块数量确定;栖息地斑块的大小、隔离度各异;灭绝斑块的重新占据可以来自整个集合种群中的任何局域种群;即使最大的斑块都有灭绝的可能
基本过程和范式 Basic progress and paradigm	1. 迁入、灭绝和进化 ^① 2. 面积-隔离度范式:隔离度决定迁入,面积决定灭绝	1. 迁入、灭绝 2. 面积、距离以潜在的方式影响集合种群的侵占与灭绝	1. 迁入、灭绝 2. 面积-隔离度范式:隔离度决定迁入,面积决定灭绝
核心问题和思想 Essence	1. 岛屿(栖息地斑块)上的物种丰度与面积和隔离度的关系 2. 对物种丰度的预测基于系统处于半平衡态的前提	1. 集合种群的续存问题 2. 假定系统处于平衡态;只能应用于斑块数量很多的栖息地网络	1. 集合种群的续存问题 2. 预测基于系统处于半平衡态的前提,适用于景观高度破碎化后形成的集合种群;大陆-岛屿集合种群是一个特例

① 岛屿生物地理学对进化的研究较少,主要限定于种群动态尺度

现代生物地理学则主要关注群落组成和进化格局的多样性问题——这种格局由作用在不同时空尺度上的过程相互作用产生^[46]。其中,与集合种群相对应的一个概念是集合群落(metacommunities),它指占据离散的生境场所,通过物种迁徙联结在一起的群落集^[47]。集合群落研究的最基本问题是同一系统中多物种共存的机理、多样性的形成原因与维持机制,强调多物种的长期共存需要在某种尺度上体现出其重要生物学或生态学特征的权衡(trade-off)^[48,49],或者说,权衡是群落理论的基石(cornerstone)。群落动态的决定因子是迁徙和栖息地的异质性,其稳态与灭绝率和再定殖率无关。

比较来看,多物种集合种群和集合群落虽然研究的主题相似,但强调的重点和研究途径不同。前者基于种群角度,强调种间作用,其物种数一般为两个,不超过3个。集合群落基于群落角度,强调进化在群落组成中的作用,其物种数量没有限制。Wilson^[50]曾从理论上提出局域种群动态和集合群落动态对多样性形成的作用相反,但包括更加复杂的种间作用的多物种集合种群以及验证物种间权衡作用的实验研究都比较少,还不能验证其假说。

3.3 岛屿生物地理学依然重要

MacArthur 和 Wilson 在对未来生物地理学的展望中写到:“未来的生物地理学要重点考虑种群的空间结构,因为它与物种的适应策略、再定殖行为和进化有重要的关联。未来的生物地理学应根据种群生态学和种群遗传学的基本原理重新表述。同时,种群生态学和群落生态学应加强对进化问题的研究”^[6]。应该说,自 MacArthur 和 Wilson 提出岛屿生物地理学理论之后,种群生态学、群落生态学、生物地理学的研究都取得了长足的进步。但是,现实的研究还远未达到 MacArthur 和 Wilson 设想的目标。尽管动态平衡理论的假设过于简单,与自然现实不太符合^[46],尽管该理论自提出以来,就面临着种种争议,生态学的发展也呼唤采取集当代研究成果的新的岛屿生物地理学范式^[46,51],但是动态平衡理论在群落生态学和生物地理学中的基本地位还没

有动摇。几年前,Hanski^[4]曾认为“岛屿生物地理学已经衰落,保护生物学的生态学范式由岛屿生物地理学转变到了集合种群理论”。但在 Hanski 的新著^[43]中,他没有重提这个看法,相反,他说:“直到现在,岛屿生物地理学被引用的频率仍然很高”。

4 岛屿生物地理学、集合种群理论与保护生物学

4.1 岛屿生物地理学和集合种群理论在保护生物学中的应用和问题

MacArthur 和 Wilson 提出的岛屿生物地理学理论本来是作为建立陆地尺度的定量的生物地理学理论的“踏脚石”^[46]。然而,自然生境不断破碎化的现实,使得岛屿生物地理学理论在保护生物学中得到了广泛的应用,被称为“保护生物学的中心法则”^[52]。Diamond^[53]基于该理论提出了保护最大物种多样性的自然保护区设计原则:(1)大保护区比小保护区好;(2)同质生境的保护区,应尽可能少地分成几个不相连的小保护区,如果要分成几个不相连的小保护区,这些保护区应尽可能地靠近;(3)不相连的保护区应等距离排列,用廊道把它们连接起来;(4)保护区应尽可能接近圆形,以缩短保护区内物种扩散距离,等。现代集合种群理论的研究,则为物种保护提供了新的范式^[54]。Hanski 对庆网蛱蝶 (*Melitaea cinxia*) 的研究对自然保护有以下启示^[55]:(1)濒危物种的长期续存至少需要 10~15 个连结良好的栖息地斑块;(2)栖息地斑块的理想间隔应是折衷的;(3)栖息地质量要有较高的空间变异;(4)当前集合种群的生存可能具有欺骗性。

但是,将这两种理论应用于自然保护也受到了批评和质疑^[56~58]。在保护生物学中,通常将生境破碎化后的景观划分成适宜目标种生存的栖息地斑块和不适宜的环境基底两部分。这种抽象的正确与否,取决于研究对象的生物学特性、生境的类型、研究区域的空间尺度和空间格局、以及群落的演替阶段等因子。有研究表明,基底可在资源的获得方面起补偿作用^[59],不同的基底质量对种群扩散动态的影响也有差异^[60],自然生境破碎化后形成的栖息地斑块与真正的岛屿的功能并不相同^[59~61]。因此,基于岛屿推导出的结果,可能并不适用于栖息于陆地生境破碎化所形成的斑块上的物种。

两种理论都假定系统处于半平衡态,但是平衡态在整个生态-进化的时空连续体中^[62]只占很小的一部分^[46,51]。除了面积和隔离度外,影响岛屿(或斑块)物种多样性、群落组成以及集合种群动态的因子还包括气候、栖息地质量与异质性、人类干扰、环境扰动以及生态演替等^[1,46,51,63,64]。对某些集合种群的研究表明,栖息地质量对种群的续存起重要的决定作用^[30,65~68],Thomas 等^[32]建议将栖息地质量作为决定集合种群动态的第 3 个参数。

4.2 再论岛屿或斑块面积

无论是岛屿生物地理学和集合种群理论,还是具体的保护实践,面积都是一个非常重要的指标,但是其含义明显不同。在岛屿生物地理学中,面积对应着栖息地的种类和数量。可是,栖息地多样性的有些测度并不随面积的增加而增加^[69],Martin 等^[64]对加拿大 Queen Charlotte 群岛上鸟类多样性的研究发现,栖息地结构变化是决定鸟类群落组成的关键因子,只考虑面积对物种分布格局的影响,其结果非常粗浅。其实,MacArthur 和 Wilson^[6]也希望在关于物种多样性最终的理论中不出现这个参数——因为面积极少对物种的存在与否有直接影响,只不过在没有一个关于栖息地多样性好的信息测度的时候,采用了面积指标。如何更好地测度栖息地多样性(或异质性)而不用面积来代表依然是一个需长期探索的目标。

在集合种群理论中,面积代表了对种群大小的测度。Thomas^[32]对 3 种蝴蝶 (*Melitaea cinxia*, *Polyommatus bellargus*, *Thymelicus acteon*) 集合种群动态的研究发现,斑块面积大小与蝴蝶的局域种群大小无关。对金堇蛱蝶 (*Euphydryas aurinia*) 集合种群的研究也表明,局域种群大小与斑块面积无关^[70]。可见,如何准确地估计局域种群的大小是以一个值得继续深入探讨的工作。

在具体的保护实践中,与面积有关的基本问题有两个。其一,建立一个大型自然保护区,还是总面积与此相等的多个小型保护区?这是早期保护生物学界的一个有争议的问题,也即“SLOSS”辩论^[53,71,72]。现在对下列问题的认识已趋于一致:①对于扩散、迁移和定殖能力强的物种,当几个小保护区的面积之和等于一个大保护区时,小保护区拥有的物种可能较多,而对于扩散、迁移和定殖能力很弱的物种,大保护区拥有的物种

可能较多 ;②因为生境破碎是不可逆过程 ,特别是一些物种 (如大型脊推动物)在小的保护区内容易灭绝 ,因此 ,在可能的情况下以建立大保护区为好。不管是大保护区还是小保护区 ,首先必须确定保护区的最小面积。这需要在充分了解目标种或关键种的行为、扩散方式、与其它物种的相互关系和在生态系统中的地位等的基础上才能进行。

其二 ,保护物种现在所处的景观是否就足以保证物种的长期存活 ? 人类活动的影响可能已经导致有些景观过度破碎化 ,就种群水平而言 ,当前的斑块网络可能已无法支撑一个有生存力的集合种群 ,集合种群将会很快灭绝^[5] ,就群落水平而言 ,现在的栖息地斑块上的物种多样性已超过了现有面积的承载力 ,现在的物种数反映的是破碎化前的状态^[73]。也就是说 ,现在景观中的有些物种是“活着的死者”(living dead)^[44] ,最终将局域灭绝 ,直至区域灭绝。因此 ,建立保护区 ,需要强调面积和栖息地类型的保护两方面。

4.3 生物多样性保育的实践期待新的生态学理论

由以上讨论 ,不难理解岛屿生物地理学和集合种群理论在自然保护应用中所受到的批评和质疑。其实 ,即使 MacArthur 和 Wilson 本人也不赞成直接将岛屿生物地理学的理论直接应用于自然保护的实践^[1] , Hanski^[1,54]也坚决反对在尚未弄清是否满足集合理论基本假设的情况下就使用该理论。

物种濒危以及生物多样性丧失的原因是复杂的。仅就理论层面而言 ,除了从个体、种群水平研究小种群的保护策略外 ,还必须考虑到自然生态系统的复杂性、遗传和系统发育的多样性、生态和进化过程。这需要遗传学、种群生物学、生态学等相关学科的合作和融合。如前所言 ,岛屿生物地理学只是 MacArthur 和 Wilson 试图建立的理论体系的一个起点。现代生态学对生物多样性的形成与维持机制的研究 ,虽有众多假说 ,但均未形成完善的理论体系。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。现实期待着生物多样性理论的突破 ,也许只有那时 ,生物多样性保育的实践才能建立在一个可靠的理论基础上。

References :

- [1] Hanski I. Metapopulation Ecology. Oxford :Oxford University Press ,1999.
- [2] Margules C R ,and Pressey R L. Systematic conservation planning. Nature ,2000 ,405 :243 —253.
- [3] MacArthur R H ,and Levins R. Competition ,habitat selection ,and character displacement in a patchy environment. Proceedings of the National Academy of Science ,USA ,1964 ,51 :1207 —1210.
- [4] MacArthur R H ,and Levins R. The limiting similarity ,convergence ,and divergence of coexisting species. American Naturalist ,1967 ,101 :377 —385.
- [5] Fretwell S D. The impact of Robert MacArthur on ecology. Annual Review of Ecology and Systematics ,1975 ,6 :1 —13.
- [6] MacArthur R H ,and Wilson E O. The theory of island biogeography. Princeton :Princeton University Press ,1967.
- [7] Darlington P J. Carabidae of mountains and islands :data on the evolution of isolated fauna ,and on atrophy of wings. Ecological Monographs ,1943 ,13 :37 —61.
- [8] Wilson E O. Preface to the Princeton landmarks in biology edition. In :MacArthur R H ,and Wilson E O. The theory of island biogeography. Princeton :Princeton University Press ,2001.
- [9] MacArthur R H ,and Wilson E O. An equilibrium theory of insular zoogeography. Evolution ,1963 ,17 :373 —397.
- [10] Wu J ,Vankat J L. Island biogeography :theory and applications. In :Nierenberg W A ,ed. Encyclopedia of Environmental biology ,San Diego :Academic Press ,1995.
- [11] Whittaker R J. Scale ,succession and complexity in island biogeography :are we asking the right question ?Global Ecology & Biogeography ,2000 ,9 :75 —85.
- [12] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of Entomological Society of America ,1969 ,15 :237 —240.
- [13] Levins R. Extinction. Lecture Notes on Mathematics ,1970 ,2 :75 —107.
- [14] Hanski I ,and 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.
- [15] Hanski I. Single-species metapopulation dynamics :concepts ,models and observations. Biological Journal of the Linnean Society ,1991 ,42 :17 —38.

- [16] Hanski I, Pakkala M, Kuussaari M, *et al.* Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 1995, 72 :21—28.
- [17] Hanski I. Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology*, 1985, 66 :335—343.
- [18] Hanski I, Zhang D Y. Migration, metapopulation dynamics and fugitive coexistence. *Journal of Theoretical Biology*, 1993, 163 :491—504.
- [19] Hastings A, Wolin C W. Within-patch dynamics in a metapopulation. *Ecology*, 1989, 70 :1261—1266.
- [20] Gyllenberg M, Hanski I. Single-species metapopulation dynamics : a structured model. *Theoretical Population Biology*, 1992, 72 :35—61.
- [21] Casagrandi R, Gatto M. A mesoscale approach to extinction risk in fragmented habitats. *Nature*, 1999, 400 :560—562.
- [22] Lande R, Engen S, Sæther B E. Spatial scale of population synchrony : environmental correlation versus dispersal and density regulation. *American Naturalist*, 1999, 154 :271—281.
- [23] Hernández-Suárez C M, Marquet P A, Velasco-Hernández J X. Threshold parameters and metapopulation persistence. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1999, 61 :341—353.
- [24] Ovaskainen O. The quasi-stationary distribution of the stochastic logistic model. *Journal of Applied Probability*, 2002, 38 :898—907.
- [25] Vos C C, Verboom J, Opdam P F M, and Ter Braak C J F. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist*, 2001, 157 :24—41.
- [26] Hanski I. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 1994a, 63 :151—162.
- [27] Moilanen A, Smith A T, and Hanski I. Long-term dynamics in a metapopulation of the American pika. *American Naturalist*, 1998, 152 :530—542.
- [28] Moilanen A. Patch occupancy models of metapopulation dynamics : efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology*, 1999, 80 :1031—1043.
- [29] Moilanen A. The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *Journal of Animal Ecology*, 2000, 69 :143—153.
- [30] Verboom J, Schotman A, Opdam P, Metz J A J. European nuthatch metapopulations in a fragmented agricultural landscape. *Oikos*, 1991, 61 :149—156.
- [31] Klok C. and DeRoos A M. Effects of habitat size and quality on equilibrium density and extinction time of *Sorex araneus* populations. *Journal of Animal Ecology*, 1998, 67 :195—209.
- [32] Thomas J A, Bourn N A D, Clarke R T, *et al.* The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London, B*. 2001, 268 :1791—1796.
- [33] Moilanen A, Hanski I. Metapopulation dynamics : effects of habitat quality and landscape structure. *Ecology*, 1998, 79 :2503—2515.
- [34] Verheyen K, Vellend M, Calster H V, *et al.* Metapopulation dynamics in changing landscapes : a new spatially realistic model for forest plants. *Ecology*, 2004, 85 :3302—3312.
- [35] Hanski I, Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 2000, 404 :755—758.
- [36] Ovaskainen O, Hanski I. Spatially structured metapopulation models : metapopulation capacity and threshold conditions for persistence. *Theoretical Population Biology*, 2001, 60 :281—302.
- [37] Baars M A, Van Dijk T H. Population dynamics of two carabid beetles at a Dutch heathland. I. Subpopulation fluctuations in relation to weather and dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 1984, 53 :375—388.
- [38] Thomas C D. Spatial and temporal variability in a butterfly population. *Oecologia*, 1991, 87 :577—580.
- [39] Lundberg P, Ranta E, Ripa J, Kaitala V. Population variability in space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 2000, 15 :460—464.
- [40] Sutcliffe O L, Thomas C D, Yates T J, Greatorex-Davies J N. Correlated extinctions, colonizations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation. *Oecologia*, 1997, 109 :235—241.
- [41] Ludwig D, Hilborn R, Walters C J. Uncertainty, resource exploitation and conservation : lessons from history. *Science*, 1993, 260 :17, 36.
- [42] Pimm S L, Redfearn A. The variability of population-densities. *Nature*, 1988, 334 :613—614.
- [43] Hanski I, Gaggiotti O E. Metapopulation Biology : Past, Present, and Future. In : Hanski I, Gaggiotti O E, eds. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, 2004.
- [44] Hanski I. Patch occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, 9 :131—135.
- [45] Moilanen A. The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *Journal of Animal Ecology*, 2000, 69 :143—153.
- [46] Brown J H, Lomolino M V. Concluding remarks : historical perspective and the future of island biogeography theory. *Global Ecology & Biogeography*, 2000, 9 :87—92.
- [47] Gilpin M E, Hanski I, eds. *Metapopulation Dynamics : Empirical and Theoretical Investigations*. New York : Academic Press, 1991.
- [48] Chesson P L. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 2000, 31 :343—366.

[49] Leibold M A , Miller T E. From Metapopulations to Metacommunities. In : Hanski I , Gaggiotti O E , eds. Ecology , Genetics , and Evolution of Metapopulations. Elsevier Academic Press ,2004.

[50] Wilson D S. Complex interactions in metacommunities , with implications for biodiversity and higher levels of selection. Ecology ,1992 ,73 :1984 — 2000.

[51] Lomolino M V. A call for a new paradigm of island biogeography. Global Ecology & Biogeography ,2000 ,9 :1 — 6.

[52] Soulé M E , and Simberloff D S. 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserve ?Biological Conservation ,35 :19 — 40.

[53] Diamond J M. The island dilemma : lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. Biological Conservation ,1975 ,7 : 129 — 146.

[54] Merriam G. Corridors and connectivity : Animal populations in heterogenous environments. In : Saunders D A , Hobbs R J , eds. Nature Conservation 2 : The Role of Corridors. Surry Beatty & Sons , Chipping Norton , NSW , Australia , 1991.

[55] Hanski I. Metapopulation dynamics : theory and application. In : Zhang D Y. Researches on Theoretical Ecology. Beijing : Higher Education Press , 2000.

[56] Harrison S. Metapopulation and conservation. In : Edwards P J , *et al.* ed. Large-scale Ecology and Conservation Biology. Oxford : Blackwell Scientific Press , 1994.

[57] Doak D F , Mills L S. A useful role for theory in conservation. Ecology ,1994 ,75 :615 — 626.

[58] Baguette M. The classical metapopulation theory and the real natural world : a critical appraisal. Basic and Applied Ecology ,2004 ,5 :213 — 224.

[59] Brotons L , Mönkkönen M , Martin J L. Are fragments islands ? landscape context and density-area relationships in boreal forest birds. American Naturalist ,2003 ,162 :343 — 357.

[60] Rosenberg D K , Noon B R , Meslow E C. Biological corridors : form , function , and efficacy. BioScience ,1997 ,47 :677 — 687.

[61] Norton M R , Hannnon S J , Schmiegelow F K A. Fragments are not islands : patch vs landscape perspectives on songbird presence and abundance in a harvested boreal forest. Ecography ,2000 ,23 :209 — 223.

[62] Haila Y. Toward an ecological definition of an island : a northwest European perspective. Journal of Biogeography ,1990 ,17 :561 — 568.

[63] Fox B J , Fox M D. Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates : habitat diversity , disturbance , species interactions and guild assembly rules. Global Ecology & Biogeography ,2000 ,9 :19 — 37.

[64] Martin J L , Gaston A J , Hitier S. The effect of island size and isolation on old growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotte Islands , Canada). Oikos ,1995 ,72 :115 — 131.

[65] Harrison S. Local extinction in a metapopulation context : an empirical evaluation. Biological Journal of the Linnean Society ,1991 ,42 :73 — 88.

[66] Klok C , DeRoos A M. Effects of habitat size and quality on equilibrium density and extinction time of *Sorex araneus* populations. Journal of Animal Ecology ,1998 ,67 :195 — 209.

[67] Fleishman E , Ray C , Sjögren-gulve P , *et al.* Assessing the roles of patch quality , area , and isolation in predicting metapopulation dynamics. Conservation Biology ,2002 ,16 :706 — 716.

[68] Chen J J , Wang Y F , Lei G C , *et al.* Impact of habitat quality on metapopulation structure and distribution of two melitaeine butterfly species. Acta Entomological Sinica ,2004 ,47 (1) :59 — 66.

[69] Williamson M. The MacArthur and Wilson theory today : true but trivial. Journal of Biogeography ,1989 ,16 :3 — 4.

[70] Wang Y F , Chen J J , Lei G C , *et al.* Difference in metapopulation structure and dynamics of two species of coexistent melitaeine butterflies. Chinese Science Bulletin ,2003 ,48 (12) :1239 — 1246.

[71] Simberloff D , Abele L G. Island biogeography theory and conservation practice. Science ,1976 ,191 :286 — 289.

[72] Simberloff D , Abele L G. Refuge design and island biogeographic theory : effects of fragmentation. American Naturalist ,1982 ,120 (1) :41 — 50.

[73] Helm A , Hanski I , Pärtel M. Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. Ecology Letters ,2006 ,9 :72 — 77.

参考文献 :

[55] Hanski I. 集合种群动态 理论与应用. 见 张大勇 等. 理论生态学研究. 北京 : 高等教育出版社 ,2000.

[68] 陈洁君 ,王义飞 ,雷光春 ,等. 栖息地质量对两种网蛱蝶集合种群结构和分布的影响. 昆虫学报 ,2004 ,47 (1) :59 ~ 66.