

两种共存网蛱蝶的不同集合种群结构及动态

王义飞^① 陈洁君^① 王戎疆^② 雷光春^② 徐汝梅^{①*}

(^①北京师范大学生物多样性生态工程教育部重点实验室, 北京 100875; ^②北京大学生命科学学院, 北京 100871.)

* 联系人, xurumei@bnu.edu.cn)

摘要 在 1998 ~ 2002 年, 对河北省赤城县闫家坪村周边地区的两种网蛱蝶进行了全面的野外调查. 利用该地区 1 : 10000 的地形图, 结合 GPS 获得的数据, 经过 GIS 处理及 SPSS 分析, 得出以下结论: (1) 两种网蛱蝶有不同的种群结构, 大网蛱蝶是源-汇集合种群, 金堇蛱蝶是经典集合种群, 支持前人遗传分析的结果; (2) 两种网蛱蝶有不同的种群动态, 大网蛱蝶源-汇集合种群很不稳定, 并且种群数量一直较小, 因此有逐渐灭绝的趋势; 而金堇蛱蝶经典集合种群比较稳定, 并且一直维持较大的种群数量, 因此可能会长期续存; (3) 两种网蛱蝶的被占据斑块及局域种群的大小显著相关; (4) 隔离度对两种网蛱蝶的集合种群都有显著影响, 符合经典理论的观点. 斑块面积对两种网蛱蝶的集合种群都没有显著影响, 与经典理论不一致, 应该考虑其他因素, 如栖息地质量对集合种群的影响等.

关键词 集合种群 结构 动态 共存 大网蛱蝶 金堇蛱蝶

栖息地破碎化被认为是物种灭绝及物种多样性丧失的最主要原因之一^[1,2]. 随着人类活动的增加, 自然生态环境比以往更加迅速地破碎化, 栖息地斑块也变得越来越小, 彼此之间也越来越孤立^[3,4]. 栖息地破碎化明显地改变了许多物种的种群结构及动态, 其中在破坏比较严重的景观中生存的一些物种可能会以集合种群(metapopulation)的形式续存^[5].

集合种群的理论和研究方法是在 20 世纪后期建立并迅速发展的^[6~12]. 许多经验性例证已经证明, 集合种群理论比较适于研究在破碎化景观中生存的种群的空间结构及动态^[13~20]. 目前越来越多的生态学家认为, 自然种群应该从集合种群的水平上来研究^[12,21]. 此外, 集合种群理论在预测破碎化景观中的种群的续存方面具有可靠性. 因此, 集合种群理论在保护生物学中也有很重要的地位^[22]. 我国是世界上栖息地破碎化程度最严重的国家之一. 因此对中国的许多珍稀濒危物种从集合种群的水平上进行研究是必要且可行的.

集合种群结构及动态的研究是集合种群生态学的核心. 研究发现, 集合种群有多种形式的集合种群结构^[5]. 多数关于集合种群的研究主要针对某一物种^[5], 也有一些研究是同时针对几种相近物种^[23]. 但对在同一研究区域内共存的相近物种具有不同集合种群结构及动态的研究尚未见发表. 因此, 研究在同一区域内相近物种具有不同集合种群结构及动态的形成原因以及其他相关问题是有意义的.

目前在国际上, 集合种群的理论探索及经验性研究是生态学领域的研究热点, 发表文章较多. 但在我国, 有关集合种群的文章主要是综述和理论探讨^[24,25], 而有关集合种群的系统的实验性研究至今尚未见发表. 在国际上, 蝴蝶已经被作为一种用来研究集合种群结构及动态以及机制的理想的研究对象, 并且蝴蝶也已经被认为是研究其他无脊椎动物保护策略的潜在的“伞保护群(umbrella group)”^[26,27]. 但是, 在我国, 研究蝴蝶种群结构及动态的文献很少. 本文试图以网蛱蝶为例, 提供集合种群研究在我国的一个经验性例证, 并进一步探讨集合种群理论的一些关键问题. 我们的研究从 1998 年春开始.

1 研究方法

(i) 研究地点. 研究地点位于北京市西北 150 km 左右的河北省赤城县闫家坪村. 研究区域大约 10 km² (北纬 40.522° ~ 40.543°, 东经 115.716° ~ 115.748°), 海拔为 1300 ~ 1600 m. 这个研究区域具有盆地特征, 在盆地中央是闫家坪村. 村民主要以农业以及畜牧业为生. 正是这两种人为活动使这个区域形成了由耕地、干草地、灌丛和稀疏树林构成的马赛克景观. 距离此地最近的村庄在 5 km 以外. 由于此研究区域具有盆地特征, 并且在周边 3 km 的范围内没有其他适宜网蛱蝶生存的生态环境, 因此, 此研究区域可以被认为是相对封闭的, 研究区域外的蝴蝶的活动对此区域内蝴蝶种群的结构及动态的影响基

本可以忽略. 没有旅游和工业等对生境破坏较大的其他人为活动.

(ii) 研究对象. 预先调查发现此区域内有 5 种网蛱蝶共存. 它们分别是大网蛱蝶(*Melitaea phoebe* Denis & Schiffermüller)、金堇蛱蝶(*Euphydryas aurinia* Rottemburg)、斑网蛱蝶(*Melitaea didymoides* Eversmann)、罗网蛱蝶(*Melitaea romanovi* Grun-Greshimailo)和网蛱蝶(*Melitaea protomedia* Ménétriés). 其中, 大网蛱蝶和金堇蛱蝶是优势物种, 我们主要研究这两种网蛱蝶的种群结构及动态.

大网蛱蝶一年一代, 成虫 6 月末出现, 并一直延续到 7 月末, 平均翅展 6 cm. 雌虫把卵块(每个卵块大约有 120 粒卵)产在专一宿主植物祁州漏芦(*Stemmacantha uniflora*(L.) Ditrich)的叶片背面. 卵在 8 月中孵化, 孵化后幼虫马上在宿主植物的叶片上结网, 并聚集在网内取食宿主叶片. 幼虫在 10 月发育到 4 龄, 此时幼虫组吐丝结成致密的越冬网, 并在网内滞育越冬. 在第 2 年 4 月, 幼虫滞育结束后, 分散并独自取食. 在 5 月末幼虫化蛹.

金堇蛱蝶也是一年一代. 金堇蛱蝶的生活史与大网蛱蝶的相似, 但是金堇蛱蝶的发育要比大网蛱蝶早 1 个月左右. 从 6 月初到 7 月初, 都可以看到金堇蛱蝶成虫, 平均翅展 4.5 cm. 雌虫把卵块(每个卵块大约有 180 粒卵)产在专一宿主植物华北兰盆花(*Scabiosa tschiliensis* Grün)的叶片背面. 卵在 7 月中旬孵化, 孵化后幼虫的发育及越冬方式与大网蛱蝶相似, 但在第 2 年 5 月中幼虫化蛹.

(iii) 野外研究. 在 1998 年, 对此区域进行普查, 最后确定 38 个栖息地斑块. 栖息地斑块是生长有网蛱蝶宿主植物的干草地, 斑块间是大片连续的农田、灌丛和稀疏树林. 斑块间的最近边缘距离为 20 m 左右, 最近中心点距离为 80 m 左右. 每个斑块都用 GPS(GARMIN 12XL)测定边界. 每年的 8 月末和 9 月初进行幼虫组发生情况的调查, 并且对每一个幼虫组都用 GPS 定位. 在调查过程中, 记录生态环境的变化以及放牧情况. 从 2000 年开始, 每年的 5 月末到 7 月末, 对网蛱蝶进行标记重捕. 每只被第一次捕捉到的蝴蝶都用 0.4 mm 的 STAEDTLER 防水标记笔在其后翅背面标记一个阿拉伯数字, 然后在捕捉位置立即释放, 或者集中在一起, 在晚上找一个合适的位置一起释放. 只要天气允许, 每天都有 2~3 人作此项

工作. 在蝴蝶活动比较频繁的斑块, 最多每隔一天就要调查一次. 其他斑块每隔 3 ~ 4 天调查一次. 每次调查都纪录所捕到蝴蝶的种类、性别、翅膀破损程度和标记的序号等, 并用 GPS 定位.

(iv) 数据处理. GPS 收集的斑块数据, 结合 1 : 10000 的地形图, 经过 GIS 处理, 计算出每个斑块的面积、周长、坡度和隔离度等特征. 根据斑块的地理位置及景观特征, 划分成东、南、西、北 4 个亚区(图 1). 数据分析使用 SPSS 软件.

(v) 隔离度指标. 本文采用 Hanski 等人^[28]的两个隔离度指标:

$$Ii1 = \min_{k=1}^m (C_{ik}) \quad (C_{ik} \text{ 示斑块 } i \text{ 到被占据斑块 } k \text{ 的距离})$$

$$Ii3 = -\sum_{j=1}^n \exp(-D_{ij}) \quad (D_{ij} \text{ 示斑块 } i \text{ 到斑块 } j \text{ 的距离})$$

$Ii1$ 是一个斑块到最近被占据斑块的距离, 显示拯救效应的影响; $Ii3$ 是一个斑块在整个斑块网络中的位置, 显示斑块空间格局的影响.

2 结果

2.1 斑块占据情况

在 1998 ~ 2002 年间, 有 18 个斑块被大网蛱蝶至少占据过一次. 被占据斑块主要集中在北区(图 2(a)). 被占据斑块的数量随时间交替增减(图 2(c)).

在 1998 ~ 2002 年间, 有 18 个斑块被金堇蛱蝶至少占据过一次. 被占据斑块主要集中在北区和东区(图 2(a)和(b)). 被占据斑块的数量先是减少, 然后保持在一个比较稳定的水平(图 2(d)).

2.2 种群动态

在 1998 ~ 2002 年间, 大网蛱蝶的幼虫组主要集中在北区(图 3(a)). 其数量随时间交替增减(图 3(c)). 大网蛱蝶的灭绝率和再殖率都随时间交替增减, 不过趋势正好相反, 并且灭绝率远大于再殖率(图 4).

在 1998 ~ 2002 年间, 金堇蛱蝶的幼虫组主要集中在北区和东区(图 3(b)). 其组数量先是急剧下降, 然后迅速上升, 接着又持续下降(图 3(d)). 在 1998 年, 曾经拥有最大幼虫组数量的斑块, 其幼虫组数量从 1998 年的 13 个减少到 1999 年的 3 个. 在 1998 ~ 2001 年, 金堇蛱蝶的灭绝率持续下降, 而再殖率有上升的趋势, 但在 2001 ~ 2002 年, 其灭绝率有所回升, 而没有再殖发生(图 4).

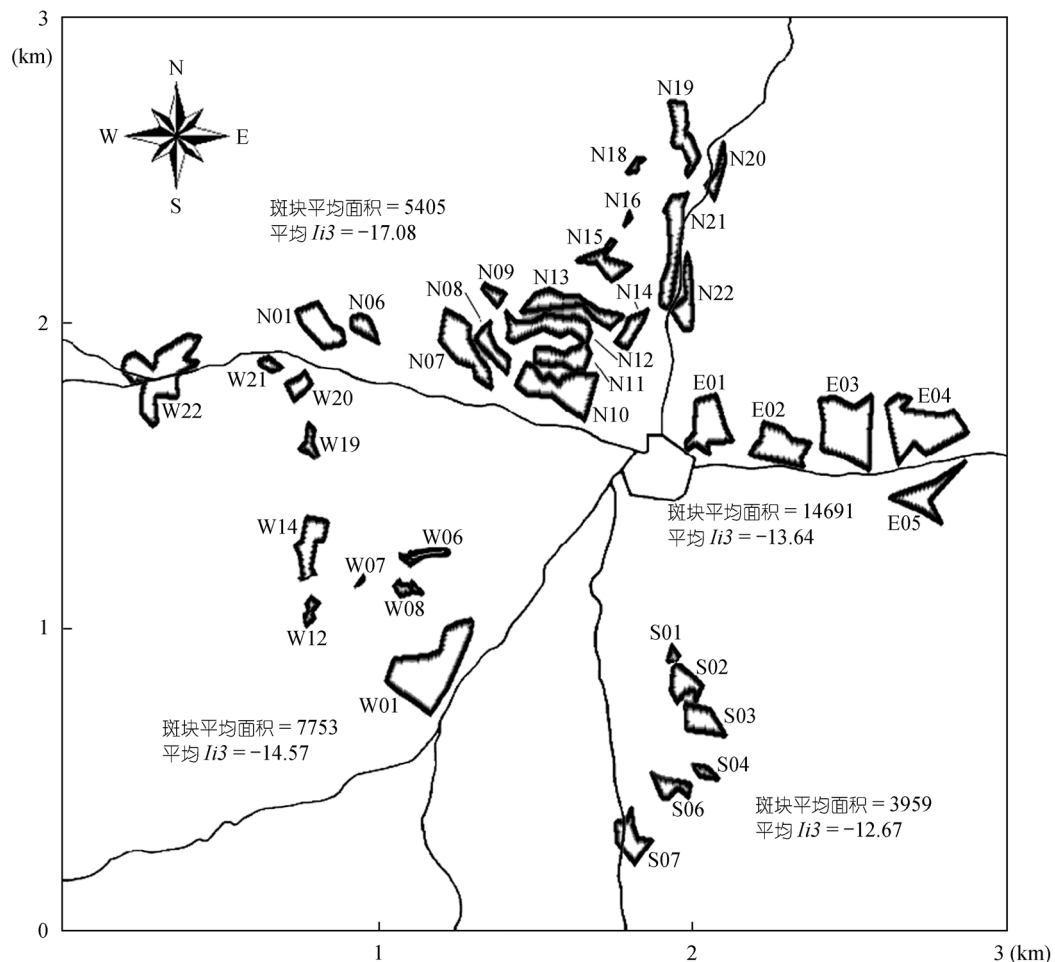


图 1 研究区域内的斑块分布及其地形地貌特征

细线表示道路，中间的村子是王家坪村，四周的不规则图形表示确定的 38 个斑块。根据斑块的地理位置及景观特征，划分成东 (E)、南(S)、西(W)、北(N)4 个亚区。图中面积单位是 m^2 ，距离单位是 m

2.3 迁飞能力

在 2000 年，共捕捉到 74 只大网蛱蝶和 389 只金堇蛱蝶。大网蛱蝶的最大迁飞距离是 1300 m，平均迁飞距离是 284 m。金堇蛱蝶的最大迁飞距离是 1051 m，平均迁飞距离是 147 m。

2.4 斑块面积和隔离度对斑块占据情况及局域种群大小的影响

影响大网蛱蝶斑块占据情况的主要是 $Ii3$ 。 $Ii1$ 和斑块面积在整个 5 年中都对大网蛱蝶的斑块占据情况没有显著影响； $Ii3$ 在 5 年中有 3 年(1998, 1999 和 2002 年)对大网蛱蝶的斑块占据情况有显著影响。这说明斑块的空间格局对大网蛱蝶的空间分布有重要作用。影响金堇蛱蝶斑块占据情况的主要是 $Ii1$ 和 $Ii3$ 。

$Ii1$ 在 1999, 2000 和 2001 年都对金堇蛱蝶的斑块占据情况有显著影响； $Ii3$ 在 5 年中有 4 年(1999, 2000, 2001 和 2002 年)对金堇蛱蝶的斑块占据情况有显著影响；在整个 5 年中，斑块面积只在 1998 年对金堇蛱蝶的斑块占据情况有显著影响。这说明不但斑块的空间格局对金堇蛱蝶的空间分布有重要作用，而且临近斑块的拯救效应也有重要作用(表 1)。

影响大网蛱蝶局域种群大小的主要是 $Ii3$ 。 $Ii1$ 只在 1999 和 2000 年和大网蛱蝶局域种群的大小显著相关； $Ii3$ 在 5 年中有 4 年(1998, 1999, 2000 和 2002 年)和大网蛱蝶局域种群的大小显著相关；斑块面积在整个 5 年中都和大网蛱蝶局域种群的大小不显著相关。影响金堇蛱蝶局域种群大小的主要是 $Ii1$ ， $Ii1$ 在

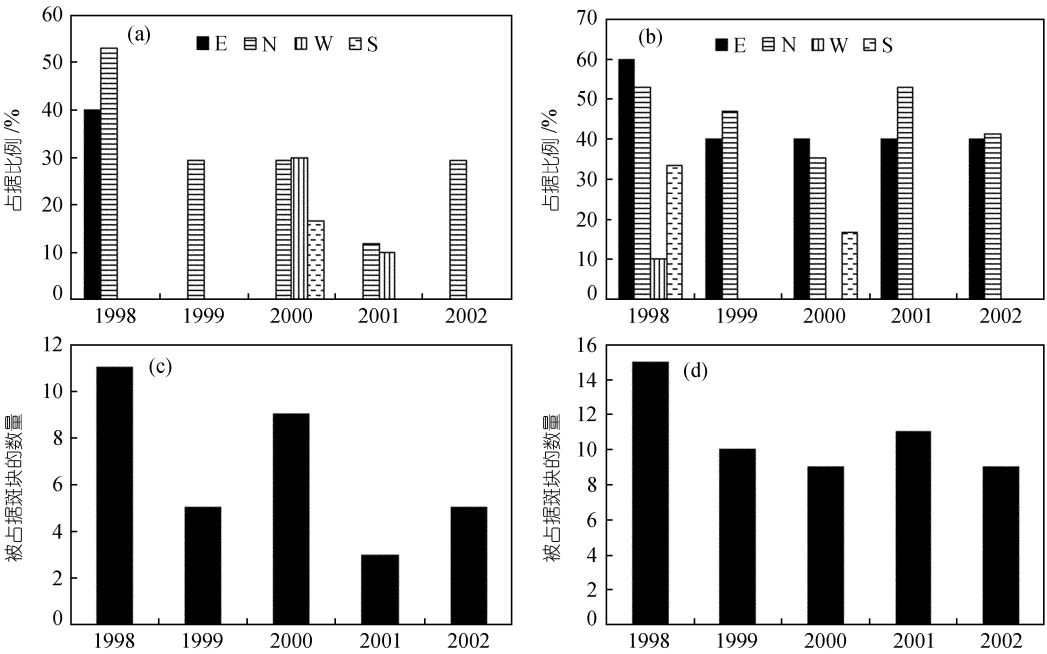


图 2 被占据斑块的分布及动态

(a)和(b)各个亚区内被占据斑块的比例; (c)和(d)每年整个区域内被占据斑块的数量; (a)和(c)为大网蛱蝶; (b)和(d)为金堇蛱蝶

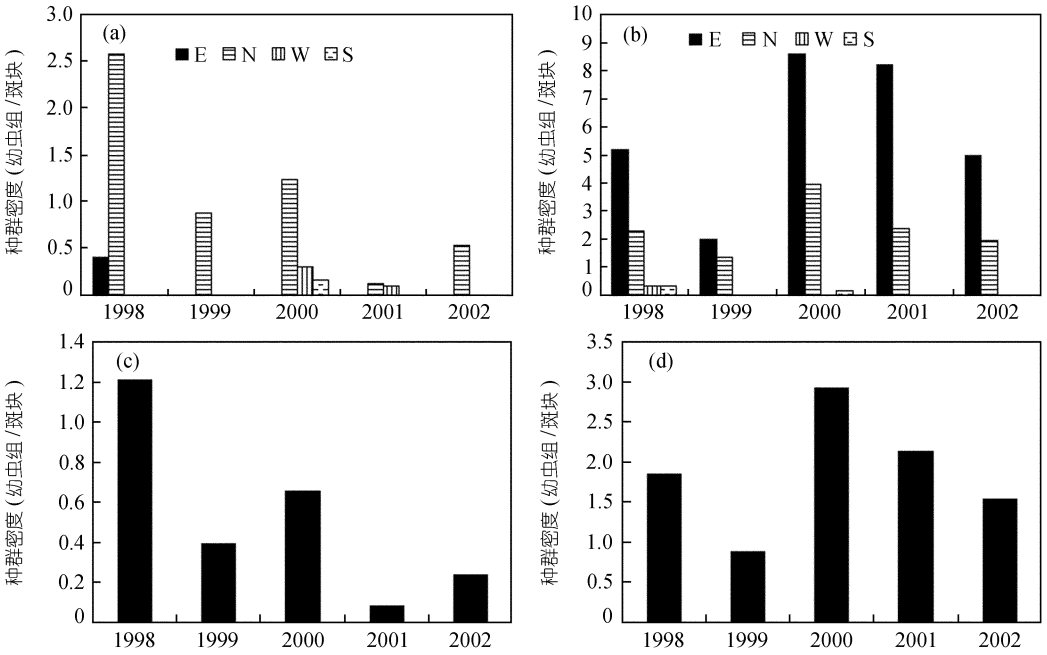


图 3 局域种群的分布及动态

(a)和(b)在各个亚区内幼虫组的平均数量; (c)和(d)每年整个区域内幼虫组的平均数量; (a)和(c)为大网蛱蝶; (b)和(d)为金堇蛱蝶

1999, 2000 和 2002 年和金堇蛱蝶局域种群的大小显著相关; *Ii3* 只在 1999 年和金堇蛱蝶局域种群的大小显著相关. 斑块面积在整个 5 年中都和金堇蛱蝶局域种群大小不显著相关(表 2).

2.5 两种网蛱蝶的关系

在 1998 ~ 2002 年分别有 8, 5, 5, 2 和 4 个斑块有大网蛱蝶和金堇蛱蝶同时发生. 除 2001 年以外, 两种网蛱蝶的被占据斑块及局域种群的大小呈正相关(表 3).

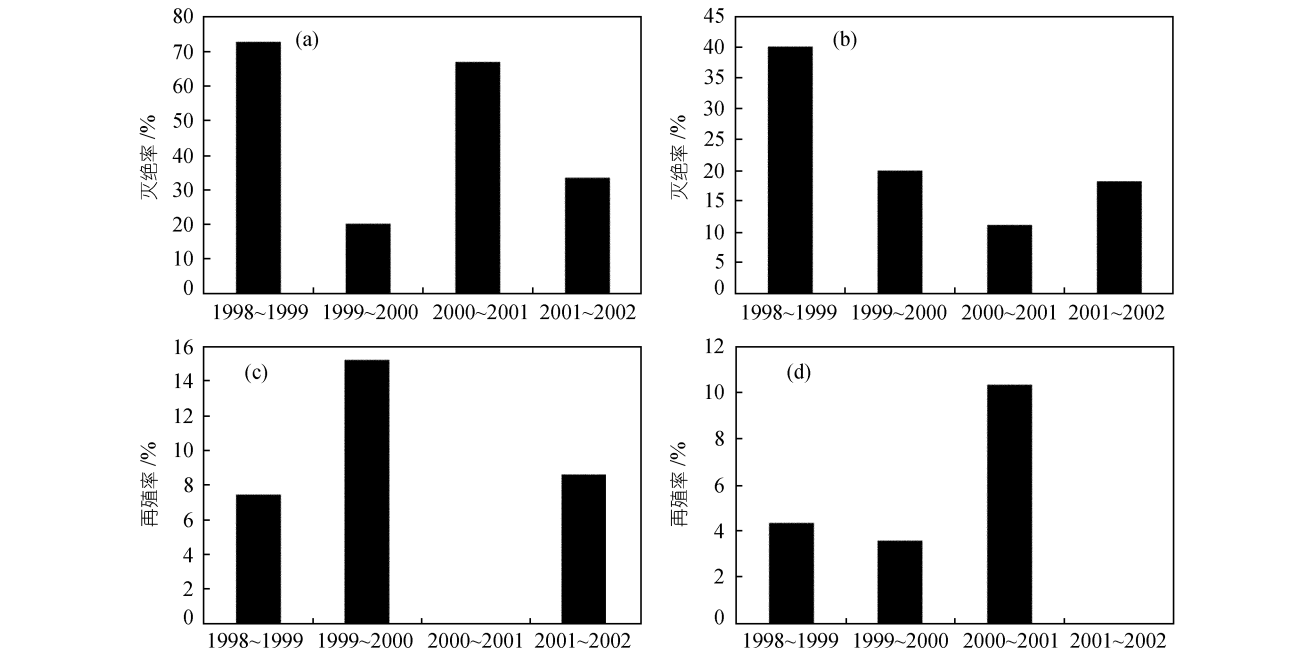


图 4 局域种群的灭绝与再殖

(a)和(c)为大网蛱蝶; (b)和(d)为金堇蛱蝶. 灭绝率指在下一年变成空斑块的被幼虫占据的斑块与所有被占据斑块的比例. 再殖率指在下一年被幼虫占据的斑块的空斑块与所有空斑块的比例

表 1 斑块面积和隔离度对斑块占据情况的影响(logistic regression)^{a)}

	大网蛱蝶						金堇蛱蝶					
	<i>Ii1</i>		<i>Ii3</i>		ln area		<i>Ii1</i>		<i>Ii3</i>		ln area	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
1998			− 0.688	0.004**	0.686	0.088			− 0.289	0.069	0.864	0.032*
1999	− 0.022	0.100	− 0.925	0.027*	0.000	1.000	− 0.100	0.047*	− 0.689	0.006**	0.212	0.541
2000	− 0.001	0.455	− 0.253	0.158	0.355	0.345	− 0.005	0.045*	− 0.511	0.002**	0.470	0.231
2001	− 0.005	0.297	− 0.566	0.131	− 0.033	0.950	− 0.007	0.022*	− 0.622	0.006**	0.551	0.146
2002	− 0.008	0.053	− 1.063	0.026*	0.139	0.756	− 0.014	0.072	− 0.724	0.007**	0.480	0.223

a) Ii1 指上一年某个斑块到最近被占据斑块的距离, 即拯救效应对下一年这个斑块占据情况的影响. Ii3 指某个斑块到所有斑块的平均距离, 即斑块的分布格局对这个斑块占据情况的影响. ln area 指斑块面积以 e 为底的对数值. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

表 2 斑块面积和隔离度对局域种群大小的影响(泊松相关)

	大网蛱蝶						金堇蛱蝶					
	<i>Ii1</i>		<i>Ii3</i>		ln area		<i>Ii1</i>		<i>Ii3</i>		ln area	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
1998			− 0.541	0.000**	− 0.001	0.996			− 0.219	0.186	0.252	0.127
1999	− 0.373	0.021*	− 0.473	0.003**	− 0.050	0.765	− 0.385	0.017*	− 0.427	0.007**	− 0.071	0.670
2000	− 0.353	0.030*	− 0.425	0.008**	− 0.021	0.901	− 0.416	0.009**	− 0.312	0.057	0.014	0.934
2001	− 0.178	0.286	− 0.272	0.098	− 0.088	0.599	− 0.302	0.065	− 0.111	0.507	0.142	0.395
2002	− 0.270	0.101	− 0.392	0.015*	− 0.046	0.784	− 0.362	0.026*	− 0.215	0.194	0.068	0.685

a) Ii1 指上一年某个斑块到最近被占据斑块的距离, 即拯救效应对下一年这个斑块上幼虫组多少的影响. Ii3 指某个斑块到所有斑块的平均距离, 即斑块的分布格局对这个斑块上幼虫组多少的影响. ln area 指斑块面积以 e 为底的对数值. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

3 讨论

3.1 两种网蛱蝶具有不同的集合种群结构

对两种网蛱蝶进行的遗传分析表明,金堇蛱蝶应该是经典集合种群,大网蛱蝶应该是源-汇集合种群^[29]. 本文的结果进一步证实了这个结论.

金堇蛱蝶是经典集合种群,符合 Hanski 等人^[30]提出的 4 个前提条件: (1) 适宜的生态环境以离散斑块的形式存在,这些离散斑块可被局域繁育种群占据. 遗传分析也表明,局域种群间有一定的遗传分化^[29]; (2) 即使是最大的局域种群也有灭绝的风险. 在 1998 年,曾经拥有最大幼虫组数量的斑块,其幼虫组数量从 1998 年的 13 个减少到 1999 年的 3 个; (3) 斑块不过于隔离,因而局域种群可以重新建立. 斑块间的最近边缘距离有 20 m 左右,最近中心点距离有 80 m 左右. 金堇蛱蝶的最大迁飞距离超过 1 km,并且曾经有距离最近被占据斑块 883 m 的空斑块被占据; (4) 各个局域种群的动态不完全同步. 从整体来看,金堇蛱蝶的幼虫组数量先是减少,然后迅速增加,接着持续下降. 但是在幼虫组数量普遍下降的年份,有些局域种群数量上升,并且有再殖发生. 而在幼虫组数量普遍上升的年份,有些局域种群数量下降,并且有局域灭绝发生.

大网蛱蝶是源-汇集合种群: (1)遗传分析表明,各个局域种群间没有明显的遗传分化^[29],这说明整个研究区域内的大网蛱蝶都来源于同一个源种群; (2) 在 5 年中,大网蛱蝶都主要分布在北区 4 个相邻的斑块内,并且这 4 个斑块的幼虫组数量占有所有斑块的幼虫组数量总和的 74.5%; (3) 较强的迁飞能力可以保证大网蛱蝶在短时间内能迁飞到此研究区域内的任何斑块. 并且每年被占据斑块的分布波动比较大,这说明大网蛱蝶占据斑块具有随机性,任何一个

斑块的相对重要性都是低的,这是源-汇集合种群的特征^[31,32]; (4) 除了北区 4 个相邻的斑块外,其他斑块内的局域种群都很小,最多不超过 3 个幼虫组,不足以保证局域种群的长期续存.

3.2 两种网蛱蝶具有不同的集合种群动态

大网蛱蝶的被占据斑块的分布及数量每年的变化比较大,而且在分布比较集中的北区 4 个相邻的斑块内,种群数量也较少. 此外,大网蛱蝶的灭绝率远大于再殖率. 因此,在此区域内,大网蛱蝶源-汇集合种群有逐渐灭绝的趋势. 金堇蛱蝶的被占据斑块的分布及数量每年的变化不大,只是幼虫组的数量每年的变化相对较大. 但是每年的种群数量都比较大. 因此,在此区域内,金堇蛱蝶经典集合种群更可能会长期续存.

两种网蛱蝶的被占据斑块及局域种群的大小呈正相关. 在如此小的区域内,两种网蛱蝶共存并具有不同的集合种群结构及动态是非常罕见的.

导致和影响集合种群结构及动态的原因有很多. 最重要的是生态环境破碎化加剧了栖息地在时空上的斑块性及异质性,使种群原有的结构及动态有所改变. 此外,物种本身的生物学特征(迁飞等)、栖息地质量、栖息地斑块的地形地貌特征、天敌、人为干扰(土地利用和放牧等)等也有重要作用. 这些问题在进一步的研究及总结中.

3.3 斑块面积对集合种群的影响

集合种群理论的经典观点认为,斑块面积和隔离度是集合种群能否续存的决定性因素^[28]. 我们的研究表明,隔离度对集合种群的影响是显著的,但是斑块面积的影响是不显著的. 这个结果和经典集合种群理论不一致. 样本数量较小可能是造成斑块面积对集合种群影响不显著的原因之一,但其他因素,如栖息地质量,也可能是造成这种结果的原因. 在集

表 3 两种网蛱蝶的斑块占据情况及局域种群大小的关系^{a)}

	斑块占据情况(泊松卡方检验)		局域种群大小(线性回归)		
	χ^2	P	r	F	P
1998	7.165	0.007**	0.435	11.429	0.002**
1999	16.121	0.000**	0.356	14.691	0.000**
2000	6.628	0.010*	0.112	7.641	0.009**
2001	2.253	0.133	0.004	0.307	0.583
2002	10.102	0.001**	0.083	7.339	0.010*

a) 斑块占据情况指某个斑块是否被两种网蛱蝶同时占据. 局域种群大小指在某个斑块上两种网蛱蝶的幼虫组多少的关系. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

合种群研究中, 栖息地质量一直被考虑在内, 并日益受到重视^[33~37]. 这个问题我们将进行详细的讨论.

致谢 本工作得到张大勇教授的指导以及蒋南青副教授、黄英同学和黄新凯同学的帮助, 尤其要感谢徐雨清博士和张军博士在制图方面给予的巨大帮助. 本工作为国家自然科学基金重大资助项目(批准号: 39893360)和教育部资助项目(批准号: 272007).

参 考 文 献

1 MacArthur R H, Wilson E O. The theory of island Biogeography: New Jersey: Princeton University Press, 1967

2 Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. The American Naturalist, 1987, 130: 624 ~ 635

3 Ehrlich P R. The structure and dynamics of butterfly populations. In: Vane-Wright R I, Ackery P R, eds. The Biology of Butterflies. New Jersey: Princeton University Press, 1984. 25 ~ 40

4 Warren M S. The ecology and conservation of the health fritillary butterfly, *Melitica athalia*. III. Population dynamics and the effect of habitat management. Journal of Applied Ecology, 1987, 24: 499 ~ 513

5 Hanski I, Gilpin M. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Extinction. London: Academic Press, 1996

6 Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Entomology Society of America, 1969, 15: 237 ~ 240

7 Levins R. The effect of random variation of different types on population growth. Proc Natl Acad Sci USA, 1969, 62: 1061 ~ 1065

8 Levins R, Gerstenhaber M. Extinction: Some Mathematical Problems in Biology. American Mathematical Society. Rhode Island: Providence, 1970, 77 ~ 107

9 Hanski I. A practical model of metapopulation dynamics. Journal of Animal Ecology, 1994a, 63: 151 ~ 162

10 Hanski I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. Trends in Ecology and Evolution, 1994b, 9: 131 ~ 135

11 Hanski I. Spatial scale, patchiness and population dynamics on land. Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Ser B, 1994c, 343: 19 ~ 25

12 Hanski I. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulation in dynamic landscapes. Oikos, 1999, 87: 209 ~ 219

13 Collins S L, Glenn S M. Importance of spatial and temporal dynamics in species regional abundance and distribution. Ecology, 1991, 72: 654 ~ 664

14 Hanski I, Thomas C D. Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies. Biological Conservation, 1994, 68: 167 ~ 180

15 Moilanen A, Smith A T, Hanski I. Long-term dynamics in a Metapopulation of the American pika. The American Naturalist, 1998, 152: 530 ~ 542

16 Nieminen M, Hanski I. Metapopulations of moths in islands: A test of two contrasting models. Journal of Animal Ecology, 1998, 67: 149 ~ 160

17 Hanski I, Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. Nature, 2000, 404: 755 ~ 758

18 Briers R A, Warren P H. Population turnover and habitat dynamics in *Notonecta* (Hemiptera: Notonectidae) metapopulations. Oecologia, 2000, 123: 216 ~ 222

19 Carlsson A, Kindvall O. Spatial dynamics in a metapopulation network: Recovery of a rare grasshopper *Stauroderus scalaris* from population refuges. Ecography, 2001, 24: 452 ~ 460

20 Johst K, Brandl R, Eber S. Metapopulation persistence in dynamic landscapes: The role of dispersal distance. Oikos, 2002, 98: 263 ~ 270

21 Hastings A, Harrison S. Metapopulation dynamics and genetics. Annual Review of Ecology and Systematics, 1994, 25: 167 ~ 188

22 Wahlberg N, Moilanen A, Hanski I. Predicting the occurrence of species in fragmented landscapes. Science, 1996, 273: 1536 ~ 1538

23 Wahlberg N, Klemetti T, Selonen V, et al. Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. Oecologia, 2002, 130: 33 ~ 43

24 张大勇, 雷光春, Hanski I. 集合种群动态: 理论与应用. 生物多样性, 1999, 7(2): 81 ~ 90

25 徐汝梅. 通过网蛱蝶的例证研究试论集合种群的理论和方法. 昆虫学报, 2000, 43: 8 ~ 12

26 Launer A E, Murphy D D. Umbrella species and the conservation of habitat fragments: A case of a threatened butterfly and a vanishing grassland ecosystem. Biological Conservation, 1994, 69: 145 ~ 153

27 New T R. Are Lepidoptera an effective umbrella group for biodiversity conservation? Journal of Insect Conservation, 1997, 1: 5 ~ 12

28 Hanski I, Kuussaari M, Nieminen, M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. Ecology, 1994, 75(3): 747 ~ 762

29 Wang R J, Wang Y F, Lei G C, et al. Genetic Differentiation with Metapopulations of *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe* in China. Biochemical Genetics, 2003, 41: 107 ~ 118

30 Hanski I, Kuussaari M. Butterfly metapopulation dynamics. In: Cappuccino N, Price W, eds. Population Dynamics: New Approaches and Synthesis. San Diego: Academic Press, 1995, 149 ~ 171

31 Harrison S. Local extinction in a metapopulation context: An empirical evaluation. Biological Journal of Linnean Society, 1991, 42: 73 ~ 78

32 Nash D R, Agassiz D J L, Godfray H C J, et al. The small-scale spatial distribution of an invading moth. Oecologia, 1995, 103: 196 ~ 202

33 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

34 Moilanen A. Implications of empirical data quality to metapopulation model parameter estimation and application. Oikos, 2002, 96: 516 ~ 530

35 Moilanen A, Hanski I. Metapopulation dynamics: Effects of habitat quality and landscape structure. Ecology, 1998, 79: 2503 ~ 2515

36 Thomas J A, Bourne N A D, Clarke R T, et al. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscape. Proceedings of the Royal Society of London, Ser B, 2001, 268: 1791 ~ 1796

37 Vandermeer J, Carvajal R. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. The American Naturalist, 2001, 158: 211 ~ 220

(2003-01-09 收稿, 2003-03-19 收修改稿)