

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¹, 戈峰^{1,*}, 杨清培²

(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, 还使用迭代算法考对比了模型 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 Peijian¹, GE Feng^{1,*}, YANG Qingpei²

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 $s + 2 \sim s + 4 \sim s + 6 \sim \dots \sim s + 5 \sim s + 3 \sim s + 1$. 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^[1-2]基于 Nee 和 May^[3]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^[4-5]。

为了分析便利,Tilman 等^[2]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^[6]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^[5]、时培建等^[7]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^[1-2]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^[3]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^[1-2]把 Nee 和 May^[3]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^[1-2]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^[8]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 $i \text{ odd}$ 表示 i 是奇数,则 $i + 1$ 就表示偶数。

Morozov 和 Li^[5]、时培建等^[7]分别扩展了 Klausmeier^[8]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^[2]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^[5] 已经做了完整的研究, 时培建等^[7] 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^[2] 的研究显示:

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

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 - m(1)/c(1)
    p(1) = 1 - D - m(1)/c(1);
    for k=2: 1: n
        p(k) = 1 - D - m(k)/c(k) - sum(p(q) * (1 + c(q)/c(k)), q=1:k-1);
    end
    plot(D, p)
end

for j=2: 1: n
    for D=1 - m(j-1)/c(j-1): step: 1 - m(j)/c(j)
        for i=1: 1: j-1
            p(i) = 0;
        end
        p(j) = 1 - D - 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, \hat{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, $\hat{p} = [\hat{p}(1) \hat{p}(2) \hat{p}(3) \cdots \hat{p}(n)]$; $plot$ 是作图命令。注意到算法中仍然存在 Σ 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^[5] 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^[5] 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^[3] 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:

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

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:

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

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:

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

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:

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

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^[3] 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^[2] 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

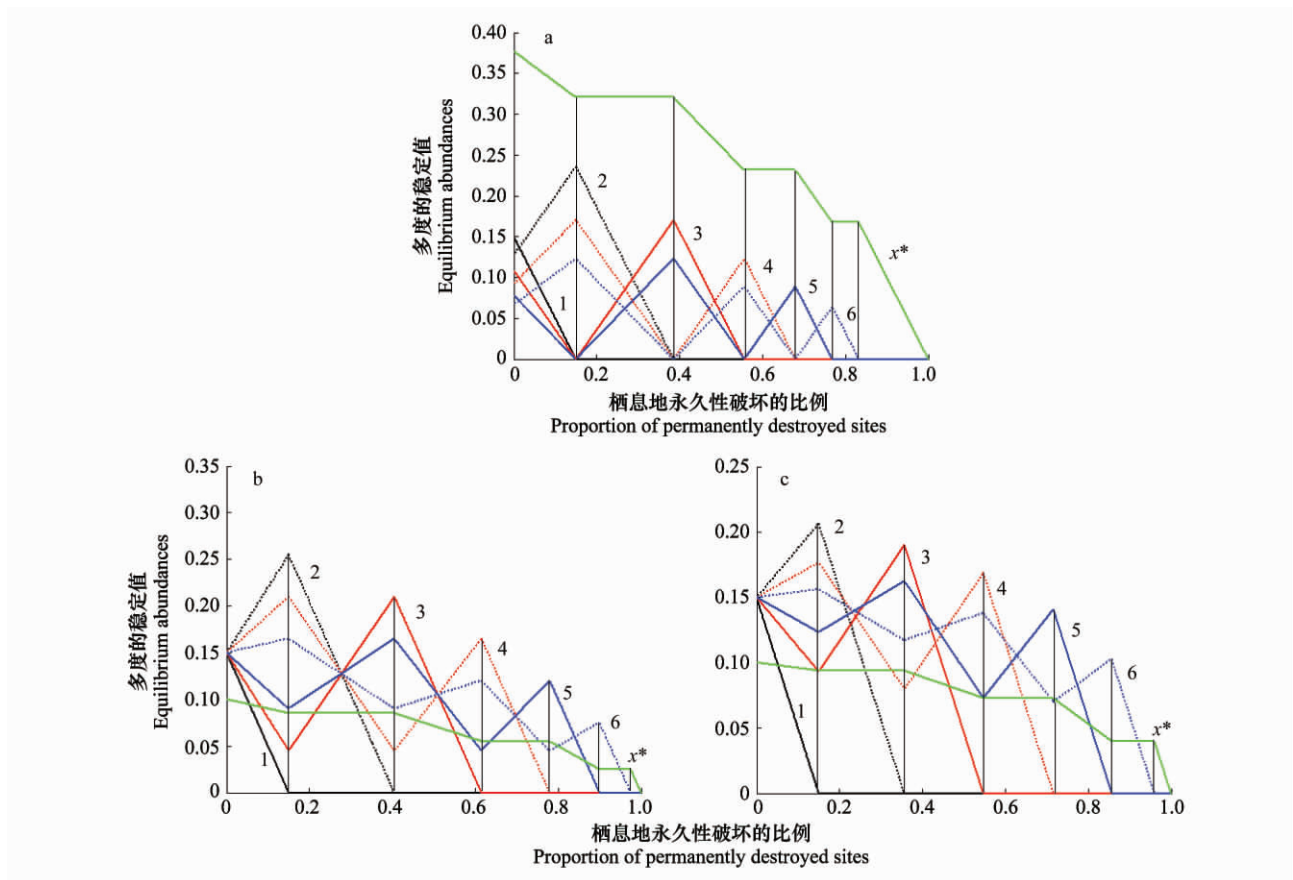


图1 栖息地永久性破坏的比例对物种多度稳定值的影响

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

a: 模型1 $\bar{z}=0.15$ $m=0.01$; b: 模型2 $\bar{z}=0.15$ $m=0.01$; c: 模型4 $\bar{z}=0.15$ $v=0.01$ $m_i=i*v$; 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^[6]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^[5]、时培建等^[7]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^[9]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物种多度稳定值的排序会退化为偶数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^[5]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^[5]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。

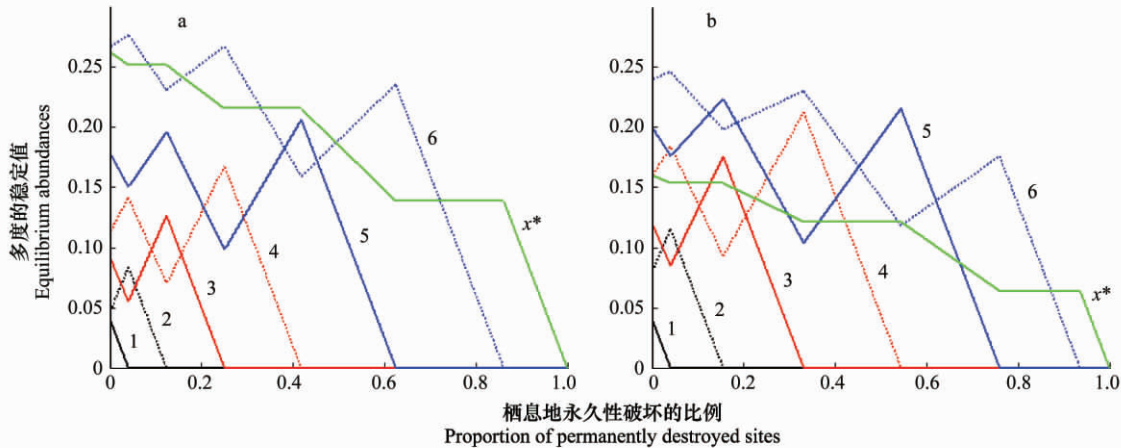


图2 模型3中两个公式的比较

Fig. 2 Comparison of two formulae for case 3

a: 通过公式(11)(即Tilman等^[2]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^[5]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.