

# 动物栖息地片断化效应以及集合种群研究现状<sup>1)</sup>

葛宝明 鲍毅新 郑祥

(浙江师范大学, 金华, 321004)

**摘要** 由于人为因素或环境的改变,导致了景观中面积较大的自然栖息地不断地被分割成片断而降低了生态功能,从而对动物产生了诸如异质效应、边缘效应、斑块格局效应、面积效应、隔离效应、干扰效应、遗传效应和种间竞争效应等影响。针对片断化结果造成的动物生境的破坏,使原来同一个动物群体之间有了空间隔离,但还存在一定联系,即分散在不同栖息片断的局部种群间个体迁移又使得“灭绝—重建”的过程得以实现,论述了片断化效应、集合种群以及两者之间的微妙关系。可以认为:自然种群的空间分布形式是占据斑块状的栖息地,并且不断地转换栖息地,不断进行局部的灭绝和重建的过程。

**关键词** 栖息地;片断化;集合种群

**分类号** Q958.12

**Effects of Habitat Fragmentation on Animals and Research Situation of Metapopulation**/Ge Baoming, Bao Yixin, Zheng Xiang (College of Life and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, P. R. China) //Journal of Northeast Forestry University. - 2004, 32(1). - 35 ~ 38

The natural habitats of animals with large areas were gradually cut up into fragments due to changes of environment and effects of human actions, which led to the debasement of ecological function. The influence of habitat fragmentation on animals include heterogeneity effect, edge effect, area effect, isolation effect, disturbance effect, genetic effect, competition effect, and so on. The destroyed animal habitats by fragmentation resulted in separated individuals in the same population, but they still kept in touch with each other to a certain extent, thereby typical migration of individuals from one patch to some other patches made "extinction - recolonization" be realized. Based on these, the authors discourse upon the effects of fragmentation and the metapopulation as well as the relationships between fragmentation and metapopulation. The animal population in nature is likely to occupy the little habitats, and then they continually switch to patches one after another, which is a process of "extinction - recolonization".

**Key words** Habitat; Fragmentation; Metapopulation

随着人类活动的加强,生态环境的破坏,动物栖息地片断化愈演愈烈,由此导致生物多样性的丧失加剧,为此,开展动物栖息地片断化影响的研究,加强生物物种的保护已引起生态学家的高度重视。笔者综合动物栖息地片断化的研究成果,主要论述片断化对动物种群的影响和近年来兴起的集合种群理论以及它们之间的联系。

## 1 动物栖息地片断化及其影响

### 1.1 片断化及其动力来源

栖息地片断化是由于人为因素或环境改变而使得景观中较大面积的自然栖息地不断地被分割成片断或降低生态功能而造成的。主要有两个方面的表现:(1)形态上的片断化:一方面,随着人类活动的增强而导致景观中片断栖息地增加,其对应结果是适宜于生物生存的栖息地面积减少,在相当程度上降低了栖息地保护物种的生态功能;另一方面,随着斑块形状(栖息地)的复杂化(片断化),导致斑块边缘效应增强,致使自然栖息地核心区面积减少,在极大程度上减弱了栖息地保护生物多样性的功能。(2)生态功能的片断化:指栖息地(斑

块)内部的片断化,主要是由于气候条件、人为活动的影响而导致栖息地内生态环境质量下降,或是由于自然环境因子在空间组合上的不匹配而导致栖息地适宜性降低或在空间分布上的片断化<sup>[1]</sup>。许多动物正面临着自然栖息地片断化—丧失—隔离—完全丧失—灭绝的连锁反应。

栖息地片断化的动力来源主要来自两个方面:(1)自然力的破坏,如盐碱地的扩大或盐碱度的增加,使环境不适合某些植物的生长;天然火灾使大面积的森林和草原遭到破坏;旱灾、水灾、蝗灾、风灾、火山爆发或地震等在一定程度上破坏了动物的生活空间,使其栖息地片断化。(2)人为的活动,如森林的砍伐、农田开垦、滩涂围垦、修建道路房屋和放牧等活动。在这样的两个原因中,人类的活动起的作用越来越大。总的来说,栖息地片断化在一定程度上对于所有物种都有影响,特别是那些种群数量少、生活环境要求相当严格的濒危和脆弱物种,受栖息地片断化的影响会更加明显。许多大型的兽类就是因为其栖息地不断片断化而使得其更加容易受到其他环境因素的影响。栖息地片断化使鸟类可利用的栖息地更加少,由于其取食地、夜宿地和繁殖地等不断减少,鸟类种群不断变小,从而造成小种群的基因多样性丧失,近亲繁殖又进一步使其生存能力下降直至灭绝。因此,动物栖息地片断化问题已经引起人们的广泛关注<sup>[2,3]</sup>。

### 1.2 栖息地片断化对动物的影响

栖息地片断化对动物的影响主要包括异质效应、边缘效应、斑块格局效应、面积效应、隔离效应、干扰效应、遗传效应和种间竞争效应等<sup>[4~6]</sup>。

1) 浙江省自然科学基金资助项目(301029)。

第一作者简介:葛宝明等,男,1981年11月生,浙江师范大学生命与环境科学学院,硕士研究生。

通讯作者:鲍毅新。

收稿日期:2003年1月7日。

责任编辑:张建华。

### 1.1.1 异质效应

异质效应是各个景观斑块中栖息地的植被类型、植被特征不同或不均一而引起物种对不同栖息地斑块所采取的选择效应。栖息地自然片断化和人类的各种生产、生活活动常导致原来比较均一的栖息地异质化,对物种分布及其种群的动态产生一定的影响。

### 1.2.2 边缘效应

边缘效应是指栖息地片断化导致斑块边缘变长。这个变化有利于边缘种的生存,因为栖息地片断化对它来说反而扩大了其栖息地范围,从而对种群增长有利。然而,栖息地斑块的边缘对于内部种来说不是适宜的栖息地,所以当栖息地片断化后,由于边缘扩大,斑块内部栖息地就大幅减少,对内部种的生存会产生巨大压力。

### 1.2.3 斑块格局效应

斑块格局效应是斑块布局不同而引起的各个景观中物种分布和种群大小及动态的差异。斑块格局有:(1)斑块呈线状排列,非相邻斑块中的个体必须经过中间的若干斑块后才能到达目的斑块,而且只有一条通道,中间的斑块有一定的走廊效应;(2)斑块呈大陆岛屿型分布,中间是一个较大的斑块,四周有较小的斑块;(3)随机散布型分布,即斑块呈较为均匀的离散分布,非相邻斑块中的个体可能有很多不同的路径通往目的斑块。不同的斑块格局对于种群的基因交流、个体的扩散以及整个物种的稳定有不同的影响。

### 1.2.4 面积效应

面积效应是由于栖息地片断化后导致种群活动空间(包括取食地、繁殖地、夜宿地等)的面积减少而增加了种群内部的生存压力,影响了物种内部对食物、配偶以及领域等资源的竞争,进而导致种群波动。

### 1.2.5 隔离效应

隔离效应是栖息地片断化过程中产生的大量小面积斑块,这些斑块之间有不同程度的不适宜带隔离,个体在其中活动的死亡率比较高。栖息地片断化产生的隔离带,一方面使斑块中种群压力大的部分个体无法扩散到相邻的斑块,而且,在斑块内种群下降或者灭绝时不能从临近斑块得到支援;另一方面,片断化后的隔离会使各斑块中的种群因为种群太小而产生严重的近亲衰退现象,如果一直不能得到支援而增加基因多样性,这样的小种群会因为基因交流受阻而使种群走向灭绝。隔离效应主要是从动物迁移活动受到外来因素限制的角度来进行阐述的。

### 1.2.6 干扰效应

干扰效应是栖息地片断化过程中各种人类活动(如修建公路、耕作、捕猎、砍伐和兴修水利等)对动物的影响。它一方面可能直接导致个体的死亡,另一方面可能破坏了动物的生活环境,干扰斑块中种群个体的取食、夜宿和繁殖等活动进而影响其生存。干扰效应主要是从人类活动的角度来看片断化对动物所造成的影响。

### 1.2.7 遗传效应

遗传效应是栖息地片断化导致栖息地面积减少和分离,使种群个体滞留在面积小、隔离度大的斑块内,斑块间个体不能进行交流而导致近亲繁殖,使种群的基因多样性丧失,遗传漂变的几率会大大增加,从而引起遗传上的不稳定,使种群的生存能力下降甚至灭绝。

### 1.2.8 种间竞争效应

种间竞争效应使栖息地片断化后导致斑块内资源短缺,

由于具有相似生态位的物种间竞争加剧,迫使物种之间生态位的分化加剧或者可能使某些竞争力不强的物种遭到强烈排挤而灭绝。在资源利用竞争中,不同种生物之间一般没有直接的干涉和斗争,只是在资源稀少时,一种对其他种会因为利用率的不同而产生存活、生殖和生长的间接影响。一般来说,在栖息地未片断化时,栖息地内资源相对丰富,这些物种通过分化生态位而利用不同资源,这时候的竞争不会表现得很强烈。

上述影响都是由于栖息地片断化后所引起的一系列效应,并综合作用于片断化栖息地斑块中的种群,对其动态和生存产生影响。过去,有关栖息地片断化对动物作用的研究多集中在迁徙鸣禽,特别是繁殖季节的食虫鸟等种类,而对其他类型动物的栖息地片断化作用问题研究较少,尤其是那些易受到栖息地片断化影响的地栖性鸟类以及大型兽类中的濒危物种。

## 2 集合种群理论

人们在研究生物灭绝现象时,发现很多生物的灭绝过程是栖息地先行破碎,连续分布的种群分裂成斑块状种群,然后逐个斑块内的种群灭绝,最后导致整个种群的灭绝。也可能在片断化过程中,一些斑块中(栖息地合适,但由于竞争干扰等因素的影响)的种群退缩回到较大的中心斑块,并在这种大的斑块中继续生存。也有的种群在栖息地分裂成斑块状后,局部小种群因为其他斑块的个体不断迁入而能长期生存,甚至局部种群灭绝后形成的“真空”空间也可能被来自临近斑块的迁入占领而得到恢复。现代的种群理论认为:自然种群的空间分布形式是占据斑块状的栖息地,并且不断地转换栖息地,不断进行局部的灭绝和重建的过程<sup>[7-9]</sup>。

### 2.1 集合种群

集合种群是指在相对独立的地理区域内,由空间上相互隔离,但又有功能联系(一定程度的个体迁移)的两个或两个以上的局部种群组成的种群镶嵌系统<sup>[10,11]</sup>。集合种群生物学的概念最初可追溯到 Wright 的遗传漂变理论<sup>[12,13]</sup>。1954年,Andrewartha 和 Birch 在大量昆虫种群生物学实验的基础上,发现种群控制理论中密度制约学说存在某些问题,因为他们发现局域物种的灭绝是一种普遍现象,同时,他们也认识到在空白栖息地物种重建的可能性。但是当时人们忽视了他们的看法,直到 1969~1970 年 Levins 在讨论有关灭绝的数学模型时,用 metapopulation 这个单词来表示有“灭绝—重建”可能的一个种群的斑块状分布结构系统,这就是集合种群(也译作异质种群),它被用来表示一组斑块状分布的各个局域种群的集合<sup>[8]</sup>。Levins 从一个全新的角度研究了种群有局部灭绝以及重建这一问题,为集合种群的发展奠定了坚实的基础,集合种群的研究也迅速发展起来。经过多年的研究,这个概念的内涵有了较大延伸,现在这个概念一般指生活在栖息地破裂、呈斑块状分布的且有功能联系的各个局域种群的集合。

Hanski 指出,集合种群的局部种群之间的迁移,可以使各局部种群根据环境的变化调整种群内部的密度以及在栖息地内的分布模式,以有利于整个生物种群的生存。由栖息地斑块组成一种物种分布网络,物种通过迁移相互联系在一起,并在不同的斑块上形成局部种群。种群个体的相互作用及与环境之间的复杂动态关系,体现在斑块内的局部种群动态上<sup>[8,9]</sup>。

如何判定一个种群系统是否为集合种群,Hanski 等建议,

如果一个系统满足下列四个条件,即可认为是一个典型的集合种群:

适宜的生境(栖息地)以离散的斑块状形式存在,这些离散的斑块被局域繁殖种群(local breeding populations)所占据。

所有的局域繁殖种群都有灭绝的风险,否则,种群会一直存在下去,将会形成“大陆—岛屿”型的集合种群。

适宜栖息地之间的隔离程度不能过大,否则,种群的重建将是不可可能,这样导致在斑块内的分散种群水平灭绝,这将是一个非平衡集合种群(non-equilibrium metapopulation)。

各个局域种群的动态不能完全同步,如果完全同步,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。

这样的系统是符合典型集合种群的一般概念的,也是比较容易理解的。

## 2.2 集合种群理论及其模型

从一个物种系统能称为集合种群的判定条件可以看出:一个集合种群要长期生存,各组成的局部种群间的迁入率必须大于各自的灭绝率;集合种群越大(即组成该集合种群的局部种群越多),种群生存的时间越长;集合种群的稳定性由局部种群之间的迁移来维持,局部种群之间迁移率越高,集合种群的动态稳定性越高;组成集合种群的局部种群,其生存的栖息地对集合种群的生存有重要作用。在不同栖息地中生活的局部种群,会因为环境不同而导致遗传结构上的不一致,当这些属于不同群体的个体互相迁移时,往往会带来遗传上更多的丰富度,即可以增加基因的多样性,从而抵制近亲繁殖带来的种种弊端及减少遗传漂变带来的不利影响,使种群的遗传更为稳定,提高种群的生存能力<sup>[9]</sup>。因为构成集合种群的局部种群之间的空间距离,以及动物的扩散能力是扩散率的直接影响因素,所以这两个因素对于集合种群的维持有很大的影响。集合种群理论主要关注局部种群之间个体迁移的动态以及物种的续存条件<sup>[9]</sup>。Levins 认为,集合种群若要维持生存,局部种群的重建(recolonization)速率必须高到足以补偿灭绝速率,并使集合种群在很小的时间能够增长<sup>[8]</sup>。

由集合种群理论而产生的研究集合种群的各种模型有很多,但主要的是以下几种:(1)“灭绝—重建”平衡模型,包括 Levins<sup>[17,18]</sup>的单个种群模型和关联函数模型;(2)生态学模型,常用的如单一物种模型,这种模型可以模拟组合集合种群的局部种群的动态,模型把相互间有个体迁移的局部种群综合为一个种群来模拟,产生种群长期生存所需要的数量阈值,在阈值之上,种群就得到长期的生存,在阈值之下,种群就走向灭绝<sup>[9]</sup>;(3)遗传学模型,这个模型的目的是研究集合种群维持种群遗传多样性的作用,在每一个局部种群中,近亲繁殖是一个很重要的考虑因素<sup>[20]</sup>。在实际应用中,各种模型都可以根据不同的野外实际情况,通过增加模型的参数或改变参数之间的相互关系,从而产生各种结果,以尽可能地反映实际种群的变化。

到目前为止,国内外已有不少学者探讨过几个物种的集合种群动态,在研究中应用最多的是关联函数模型。Hanski 应用关联函数模型研究网蛛蝶集合种群动态及种群预测<sup>[17,21]</sup>;Molinen 等用加入栖息地质量和景观结构的关联函数模型来研究豹纹蝴蝶集合种群动态<sup>[22]</sup>;Gona 等用它开展了伊利亚亚猯的种群动态和生存能力的研究<sup>[23]</sup>。

关联函数表明,斑块的栖息地质量与有效栖息地面积有重要关系,栖息地质量越高,则斑块有效栖息地面积越大,而有效栖息地斑块面积越大,局部种群相对也越大<sup>[24]</sup>。Aendern 等从栖息地片断化过程中栖息地斑块变小对种群动态的影响现象中发现,斑块变小对不同类型的森林鸟类的影响是不同的:对于常见种,栖息地的缩小仅仅是因为其生活面积变小而引起种群下降;对于边缘种,片断化程度增加,栖息地相对边缘加长,因此种群下降的影响比仅考虑面积效应时小的多;而对于在森林内部的种群则又是不同的情况,种群下降要比仅仅考虑面积效应所引起的种群下降大得多<sup>[5]</sup>。斑块周围的景观结构以不同程度的隔离对集合种群动态产生作用,而隔离程度则通过影响斑块间迁移率和迁移死亡率来影响交流和局部种群的“灭绝—重建”动态。隔离度越大,则迁移率相对就小,迁移过程的风险也就越大。

## 2.3 集合种群应用的前景

相对于迁移能力弱、种群数量不高的物种来说,栖息地片断化有格外的影响作用,栖息地片断化造成种群分布的隔离,除了直接对动物个体产生不利影响外,还会引起种群交流受阻,势必阻碍种群的基因流动和杂交,久而久之,近亲繁殖增加,导致种群生存能力下降、种群退化,物种有走向灭绝的可能。采用集合种群理论对种群数量小且其栖息地已经片断化的珍贵濒危物种进行片断化效应的研究,了解其栖息地受胁的现状,对于珍稀濒危物种的保护、维护生物多样性和保持生态平衡方面都有重要的现实意义,在种群生态学的数学模型、遗传学的遗传漂变和生物进化论方面有重大的理论意义<sup>[25,26]</sup>。总的来说,关于集合种群的研究前景是非常广阔的。

## 3 栖息地片断化与集合种群的联系

在实践运用上来看,集合种群建立的前提条件,是局部种群斑块状分布在分离开的栖息地环境中,栖息地片断化就产生了这样的格局,使得集合种群有了实践的基础。如果栖息地的破坏程度不断地增加,斑块间的交流就不能实现,依据我们现在所掌握的资料来分析,会有两种结果:局部种群太小或可利用资源太少,不能维持这个种群的存在,导致局部种群的灭绝;局部种群有足够的资源,且在遗传上有足够大的多样性,局部种群就能继续存在。

在第 2 种可能中还有以下两种可能性:

隔离不消除,种群可能沿着自己独立的进化方向前进,从地理隔离到生殖隔离,从严格的意义上说就是形成了新的物种;

隔离消除,由于环境的改善,片断化得到了减弱等原因,从而使局部种群间的个体交流变为可能,动物的迁移使得斑块中的局部种群成为一个整体——集合种群。但是隔离机制的产生需要好几十代的时间,由于一般的大型兽类的生活史很长,好多种类的动物在没有生成隔离机制前就灭绝了。

在理论上说,集合种群理论可以预测一些物种在栖息地片断化时的种群动态,并可以利用模型估计种群存在的条件,这些相对于原来所用的经验数据等来说是更加可靠的。可以认为,方法和理论以及理论的创新,可以推动种群生态学及空间生态学新的发展。

## 4 结论

到目前为止,种群在片断化栖息地中持续生存的许多基础性生态学问题已经被解决了,片断化对种群影响方面的研

究也有了很大的进展。Bright 在研究栖息地片断化对英国兽类的影响时,认为促使种群数量减少的主要因素有:(1)比较低的种群密度;(2)低扩散率或扩散距离大于其扩散能力;(3)栖息地特化,不适宜其生存发展;(4)种群随机波动和低增长率;(5)外源因素影响超过其调节能力。而促使种群数量增加的因素是:(1)利用临时栖息地或边缘栖息地的能力提高;(2)对镶嵌栖息地有较强依赖;(3)竞争(包括种间和种内)松弛<sup>[27]</sup>。动物种群对于栖息地片断化的反应可能遵循3种假设:(1)种群数量逐渐减少,当栖息地片断化达到某一阈值时,随之快速绝灭;(2)起初小种群增加,然后逐渐减少,而后在某一阈值绝灭;(3)种群数量明显增加,但随之而来的是种群逐渐衰退<sup>[2]</sup>。一般说来,栖息地片断化以及环境压力(如污染、过度利用)使种群数量受到严重限制或急剧下降。

研究栖息地片断化和集合种群的一个很大的运用就是在动物保护上,栖息地较小程度的片断化可能对种群没有多大的影响,但片断化程度过高,集合种群内部就可能不在栖息地斑块中进行“灭绝—重建”。目前对栖息地片断化与集合种群有关的许多方面的研究还是较少,但集合种群理论的应用前景还是让人乐观的。不过,集合种群的应用还有一些问题需要解决,突出的一点是:集合种群理论认为,只有在局部种群栖息地斑块不能过小导致过高的物种绝灭率,也不可过于隔离而阻碍局部种群的重新建立的前提下,集合种群模型预测的结果才会使物种可能长期保存<sup>[28]</sup>。

#### 参 考 文 献

- 1 陈利顶,刘雪华,傅伯杰.卧龙自然保护区大熊猫生境破碎化研究.生态学报,1999,19(3):191~197
- 2 刘志霄,盛和林.栖息地片断化与隔离对兽类种群的影响.生物学通报,1998,33(7):18~21
- 3 李义明,李典漠.舟山岛自然栖息地的变化及其对兽类物种绝灭影响的初步研究.应用生态学报,1994,5(3):269~275
- 4 Simberloff D, Abele L G. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragment. Am Nat,1982,120:41~50
- 5 Andern H. Effect of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat. Oikos, 1994, 71:355~366
- 6 Gilbert F S. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? J Biogeogr, 1980, 7:209~235
- 7 Harrison S, Quinn J F. Correlated environments and the persistence of meta-populations. Oikos, 1989, 56:293~298
- 8 Levins R. Extinction. Lect Notes Math, 1970, 2:75~107
- 9 Hanski I. Metapopulation dynamics. Nature, 1998, 396:41~49
- 10 Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull Entomol Soc Am, 1969a, 15:237~240
- 11 Levin R. The effect of random variation of different types of on population growth. Proc Natl Acad Sci USA, 1969b, 62:1061~1065
- 12 Wright S. Breeding structure of populations in relation to speciation. Nature, 1940, 74:232~248
- 13 Wright S. Evolution in Mendelian populations. Genetics, 1931, 16:97~159
- 14 Andrewartha H G, Birch L C. The Distribution and Abundance of Animals. Princeton, Newjersey: University of Chicago Press, 1954
- 15 Hanski I. Single-species spatial dynamics may contribute to long-rarity and commonness. Ecology, 1985, 66:335~343
- 16 Hanski I, Gilpin M E. Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution. San Diego: Academic Press, 1997
- 17 Hanski I, Kuussaari M, Niemien M. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. Ecology, 1994, 75:747~762
- 18 Hanski I. Single species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. Biol J Linn Soc, 1991, 42:17~38
- 19 Edwards P J, Webb N R, May R M. Large scale Ecology and Conservation Biology. Oxford: UK Oxford, Blackbell Press, 1994
- 20 郑向忠,徐宏发,陆厚基.动物种群遗传异质性研究进展.生物多样性, 1999, 5(3):210~216
- 21 Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford: UK Oxford University Press, 1999
- 22 Moilanen, Harrison S. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and scap structure. Ecology, 1998, 79:2503~2515
- 23 Gaona P, Ferreras P. Dynamics and viability of metapopulation of endangered *Iberian Lynx*. Ecological monographs, 1998, 68:349~370
- 24 Hanski I. Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same? Trends in Ecology and Evolution, 1989, 12:257~267
- 25 张大勇,雷光春,Ilkka Hanki.集合种群动态:理论与应用.生物多样性, 1999, 7(2):81~90
- 26 张大勇.集合种群与生物多样性保护.生物学通报, 2002, 37(2):1~4
- 27 Bright P W. Habitat fragmentation - problem and predictions for British mammals. Mammal Review, 1993, 23(3/4):101~111
- 28 赵淑清,方精云,雷光春.物种保护的理论基础——从岛屿生物地理学理论到集合种群理论.生态学报, 2001, 21(7):1171~1180