

第七章

集合群落地理景观下的集合种群和生物多样性

郑杰 2010. 4. 25

岛屿生物地理学在近些年受到一些批评，因为它没有考虑到种群（population）的碎片性质（fragmented nature）以及他们所处的生境（habitat）。也许这些批评在应用于传统理论中提出的经典岛屿-大陆问题时有一定的正确性。但公平起见，MacArthur 和 Wilson 已经认真考虑了群岛和生境的生物地理学中的复杂问题。自从他们的专题文章在30年前发表后，在理解和数学表征复杂地理景观方面已经获得了巨大进步。确实，那个时代还没有完整的分形几何学（fractal geometry）；但原则上没有任何理由为什么这个理论不能包括分形地理景观和集合种群生物学。也许融合集合种群的视角，其最重要的原因在于**生态保护**的实践。**尽管自然生境总是能被不断修复，但对自然生境的人为破坏加剧了生境碎片化的问题，碎片化已经成为人类生存所面对的现实问题。**

那么生境碎片化是如何影响我们前几章所得到的结论的呢？相对物种多度中的集合群落均衡分布是如何随着碎片化地理环境而变化？在中性理论下，生境碎片化如何影响物种个体的预期灭绝时间？

这些都是当前乃至未来工作中亟待解决的问题。然而，我们还是可以从现有的理论中挖掘分析一些基本问题。首先从一个单物种种群角度考察：在生态漂变（ecological drift）和随机扩散（random dispersal）机制下，一个局域群落中物种产生、消亡的概率，以及作为一个局域群落尺度下的函数，物种迁移以及物种在集合群落中相对多度的概率？其次从群岛或生境的角度考察：在岛屿或生境斑块（habitat patches）间，第*i*个物种多度分布的协方差（covariance）。最后，我从集合群落角度考察：生物多样性是如何清晰的随空间分布在一个连续的集合群落地理景观之中。

第一节

对于特定物种如何保护的问题中，一个关键问题在于分析该物种在一个给定斑块（patch）中出现的概率。正常情况下它相当于该物种占有生境斑块的相应时间。我们可以从第四章零和生态漂变（zero-sum ecological drift）中单物种的动力学理论模型中考察其影响函数（*incidence function*）。该函数将描述物种存在于局域群落中的平均碎片时间，由当 $N_i \geq 1$ 时特征向量 $\Psi(n)$ 之和给出（见第四章）。同时提高 m 和 P_i 将增加物种*i*在局域群落中的影响力。从图7.1 中获得一个重要的推论，即：**一个特定物种的高迁移率或其在集合群落中高的相对多度并不会给其带来在局域群落中出现的高概率。**但是，很明显的是 - 迁移率 m 必须不为零，同时必须存在一个集合群落，使得迁移得以发生。

N_i : 物种*i*的个体数；

m : 迁移率，以概率 m 从外部的集合群落中输入新个体占据局域群落种的资源空位，该过程对应着物种的迁移；

P_i : 物种*i*在集合群落中的比例；

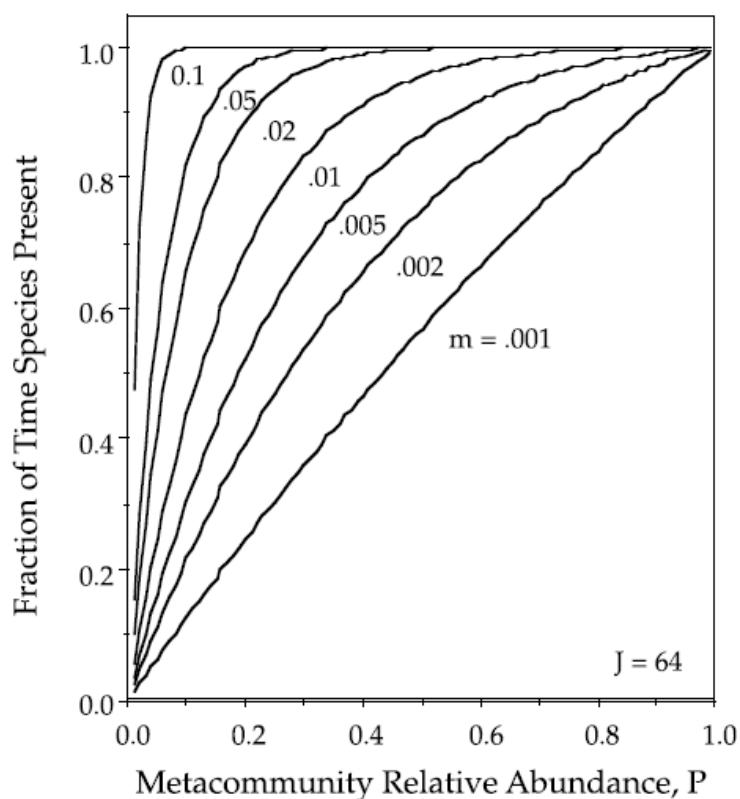


Fig. 7.1. Equilibrium incidence functions for the i th species in an ergodic community undergoing zero-sum drift, as a function of probability of immigration m , and metacommunity relative abundance P_i for a local community of size $J = 64$.

这个结论是第4、5章中理论所隐含的，它假定了一个迁移者得以获得的稳态集合群落，通过大数定律（the law of large numbers）得以推断。

增加斑块的大小同样会增加一个物种在该斑块或局域群落中出现的概率（见图7.2）。例如：若一个斑块或局域群落的大小 J 为 10^5 ，则迁移率为 10^{-3} 时可以得到：一个稀有的集合群落物种（集合群落中的比例不高于 1%）出现的概率达此事达到 100%。群落趋大也会降低物种的灭绝率。因为大的群落允许有大的种群尺寸去发展，从而必然导致局域种群灭绝时间的推迟。这个发现导致 MacArthur 和

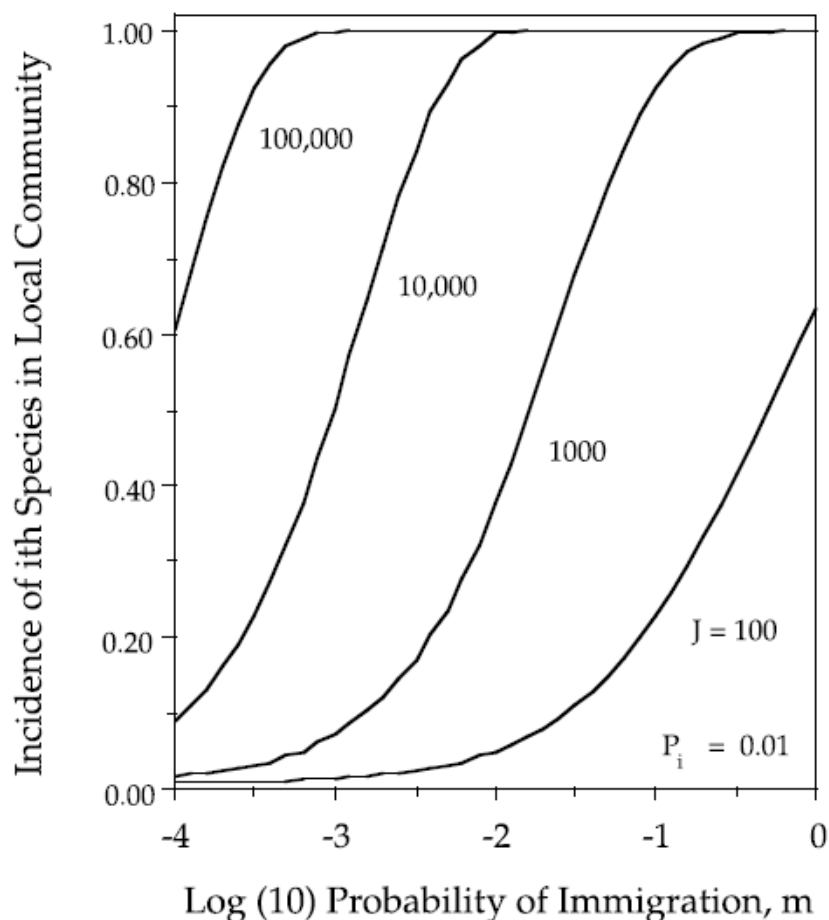


Fig. 7.2. Equilibrium incidence functions for the i th species in an ergodic community undergoing zero-sum drift, as a function of probability of immigration m , and a metacommunity relative abundance $P_i = 0.01$, for four orders of magnitude variation in local community of size.

Wilson 去画了灭绝率曲线，作为岛屿尺寸的一个方程。更小的群落尺寸或个体生境斑块，会更容易导致种群的消亡和一个群落中物种组成的变化。同时，从 MacArthur 和 Wilson 的理论来看，一个被隔离的群落将更容易导致一个给定的物种的消失。

另一个观点可以从计算存续函数 (persistence function) 获得。该函数给出了从多度 i 到多度 j 之间的物种的平均存续时间 (mean passage time)。一个非常重要的存续函数 -

描述了局域群落或岛屿中的物种在发生和灭绝事件之间的平均存续时间。到灭绝的最短平均存续时间将在多度较低的物种中被发现。当然，如果一个物种在一个群落中趋向于变得普及(成为常见物种)，其期望存续时间(expected passage time)将增加。如同以下案例一样，各态历经的群落可以通过计算获得平均存续时间。对于一个各态历经(ergodic process)过程，被定义为：每一个状态都可以从任何一个其它的状态作为开始并最终抵达，因此在最开始的时候存在一个从多度*i*到达多度*j*的平均步数的矩阵 $T = \{t_{ij}\}$ ，矩阵 T 给出如下：

$$T = W - W_{dg}$$

$$W = \{I - E + CE_{dg}\}D,$$

其中 I 是单位矩阵， E 是各态历经过程的基础矩阵， C 为一个具有统一入口的矩阵， W_{dg} 和 E_{dg} 是与矩阵 W 和矩阵 E 在主对角线上具有相同元素，但其它位置都是 0 的矩阵， D 是一个对角线矩阵，他的主对角线上各数值等于 $1/C_j$ 。基础矩阵 E 由以下公式给出：

$$E = \{I - B + \Psi\}^{-1},$$

这里的 B 是各态历经过程中的转移概率矩阵， C 是一个每一行元素为 Ψ_i 的矩阵（见第四章）。

当**个体数为 $J = 1$** 时，到灭绝的平均存续时间很容易被推导出为：

$$T_{N_i=1 \rightarrow N_i=0} = \frac{1}{m(1 - P_i)}.$$

以上公式可见，**每个斑块或局域群落的存续时间与迁移率和集合群落中除物种*i*之外的其它物种集的相对多度成反比**。随着物种*i*在集合群落中相对多度的增加并趋向于成为一个主宰物种时，($P_i \rightarrow 1$)，物种*i*会趋向于永久存续。($T_{N_i=1} \rightarrow \infty$)。注意如果没有迁移率的情况 ($m = 0$) 下，这个位置 (site) 将被物种*i*永久占有。存续时间和迁移率之间呈反比关系也许违反直觉。然而，重新回顾 MacArthur 和 Wilson 的传统模型的迁移率适用于所有物种，并不只是给定的特定物种。因此，**增加迁移率将导致斑块和局域群落中的物种流动性，现有的物种将被从集合群落中迁移来的其它物种所替代**。

当 $N_i = 1$ 时到灭绝的平均存续时间最短。当初始多度 $N_i > 1$ 时，平均存续时间变长，同时存续函数在 $J > 1$ 的局域群落中将变得十分复杂。图 7.3 显示了一个斑块或局域群落尺寸 $J = 16$ 的案例。存续函数呈 U 字形。在迁移率很低和很高的情况，存续时间将高于迁移率处于中间位置的情况。当迁移率低时，没有动力驱使物种的流动。**在非常高迁移率的情况下，迁移成为斑块中物种的补充，这种补充延迟了局域群落中物种*i*的灭绝。这是中性理论对“拯救效应” (“rescue effect”) 的一次有效的证明。**吸收态的平行线在第4章中已讨论。

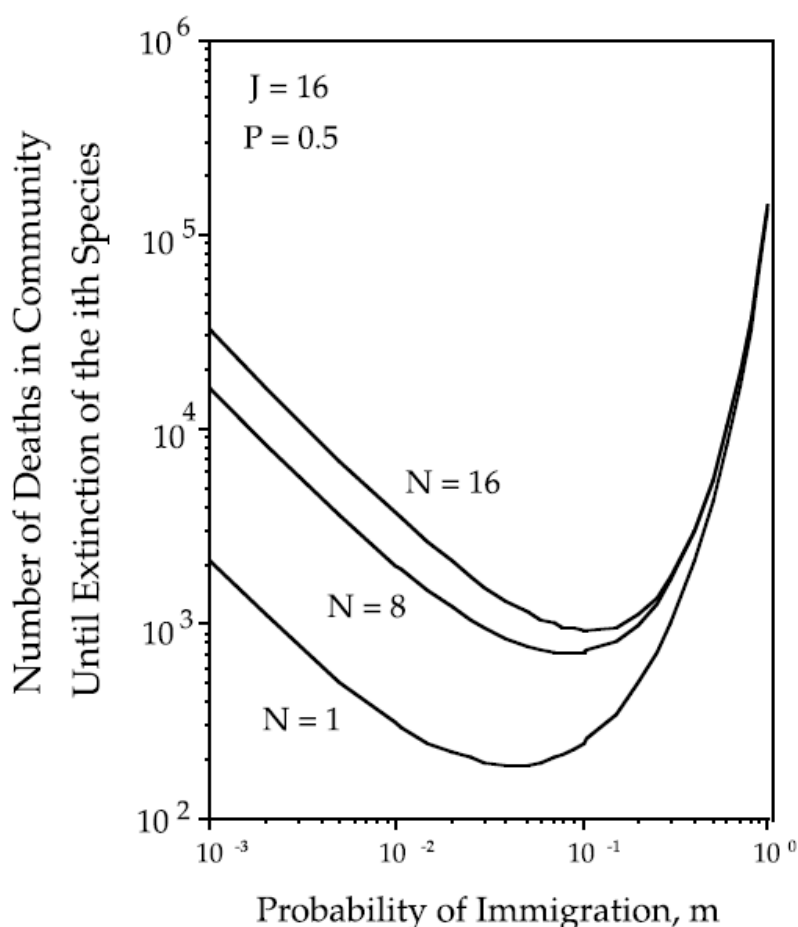


Fig. 7.3. Persistence functions (number of deaths in the patch or local community until extinction) of the i th species in the patch, as a function of the probability m and the initial population size, N_i , in a patch of size 16, and for a focal species with a relative abundance in the metacommunity P_i of 0.5.

在吸收态时，物种灭绝的时间长度将随着群落尺寸和初始多样度的增大而迅速增长。而且，集合群落的迁移概率丰富了存续函数的表现行为。

存续函数的方差也可以被计算。从多度 i 到多度 j 的矩阵方差由以下给出：

$$\text{Var}(T) = W\{2E_{dg}D - 1\} + 2\{EW - C(EW)_{dg}\}.$$

在 $\text{Var}(T)$ 元素中, 是从任何开始的多度到灭绝的存续时间的方差。就像第四章中的吸收态, 在各态历经群落中局域灭绝时间接近于 Gamma 分布。

第二节

现在考察物种 i 在两个分离的生境斑块、岛屿或局域群落之间多度的协方差。想象一个由生境斑块或岛屿组成的群岛, 并让他拥有一个背景的迁移率。现在考察两个岛屿, 想象他们之间的联系有来自背景集合群落迁移, 以及仅仅他们之间的迁移。物种 i 在这两个生境斑块或尺寸为 J 的岛屿上的总多度为 $2JP_i$ 。然而, 物种在这些生境斑块上的多度是怎样成为迁移率倒数的函数的? 可能的情况是, 物种 i 在两个互相紧密比邻的局域群落上的多度比两个彼此分离很远距离的局域群落更相近。这些局域群落都随比邻的另一个局域群落而变化, 这种联系的强度取决于彼此交换的迁移者, 局域群落的大小, 以及基本的生物多度。物种 i 在这样两个局域群落中的协方差可以被分析。

考察以第四章中可各态历经的群落作为背景, 物种 i 的变化。现在, 让我们假设 m' 为这两个局域群落之间的迁移率; m 为每个局域群落从集合群落来的迁移率。 m' 有时比 m 大, 但大多数时候, m' 比 m 小, 因为集合群落一般来说总比单个的局域群落更大,

所以他有更高的“增量效应” (“mass effect”)。让 N_i 和 O_i 分别代表物种 i 在这两个局域群落中的多度，两个局域群落的尺寸都是 J 。为了简化，假设 $D=1$ 。现在我们可以写出物种 i 在两个比邻局域群落中的转移概率。

$$\begin{aligned}
 & \Pr\{N_i - 1, O_i | N_i, O_i\} \\
 &= \frac{N_i}{2J} \left[m(1 - P_i) + (1 - m)m' \left(\frac{J - O_i}{J} \right) \right. \\
 & \quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{J - N_i}{J - 1} \right) \right] \\
 & \Pr\{N_i, O_i - 1 | N_i, O_i\} \\
 &= \frac{O_i}{2J} \left[m(1 - P_i) + (1 - m)m' \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \right. \\
 & \quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{J - O_i}{J - 1} \right) \right] \\
 & \Pr\{N_i, O_i | N_i, O_i\} \\
 &= \frac{N_i}{2J} \left[mP_i + (1 - m)m' \left(\frac{O_i}{J} \right) \right. \\
 & \quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{N_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \frac{J - N_i}{2J} \\
 & \quad \times \left[m(1 - P_i) + (1 - m)m' \left(\frac{J - O_i}{J} \right) \right. \\
 & \quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{J - N_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \frac{O_i}{2J} \\
 & \quad \times \left[mP_i + (1 - m)m' \left(\frac{N_i}{J} \right) \right. \\
 & \quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{O_i - 1}{J - 1} \right) \right] + \frac{J - O_i}{2J} \\
 & \quad \times \left[m(1 - P_i) + (1 - m)m' \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \right. \\
 & \quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{J - O_i - 1}{J - 1} \right) \right]
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Pr\{N_i + 1, O_i | N_i, O_i\} &= \\ &\frac{J - N_i}{2J} \left[mP_i + (1 - m)m' \left(\frac{O_i}{J} \right) \right. \\ &\quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{N_i}{J-1} \right) \right] \\ \Pr\{N_i, O_i + 1 | N_i, O_i\} &= \\ &\frac{J - O_i}{2J} \left[mP_i + (1 - m)m' \left(\frac{N_i}{J} \right) \right. \\ &\quad \left. + (1 - m)(1 - m') \left(\frac{O_i}{J-1} \right) \right]. \end{aligned}$$

注意，这些方程与单个各态历经群落从其他局域群落中获得迁移不同。每个概率都被乘以一半。因为设置了 $D = 1$ 的条件，在同一时刻两个局域群落中，只有一个是死的会发生，相当于 0.5 的概率。

我们可以再次计算这个系统方程的特征向量。在最简的模式下，即：两个局域群落，尺寸 $J = 1$ 时，特征向量为：

$$\begin{aligned} \Psi_1(N_i, O_i) &= \begin{pmatrix} N_i = 0, O_i = 0 \\ N_i = 1, O_i = 0 \\ N_i = 0, O_i = 1 \\ N_i = 1, O_i = 1 \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} (1 - P_i)(1 - mP_i) \\ (1 - P_i)mP_i \\ (1 - P_i)mP_i \\ P_i[1 - m(1 - P_i)] \end{pmatrix} \end{aligned}$$

当两个局域群落被联合考虑时，在 $J = 1$ 时，从集合群落来的迁移概率 m 不再是独立的了。

但是, $J = 1$ 的情况下, 从一个局域群落到另一个的迁移概率 m' 是独立的。注意, 当 $m \rightarrow 1$ 时, $\Pr\{0, 0\} \rightarrow (1 - P_i)^2$ 且 $\Pr\{1, 1\} \rightarrow P_i^2$ 。当 $P_i \rightarrow 1$ 时, $\Pr\{0, 0\} \rightarrow 0$ 且 $\Pr\{1, 1\} \rightarrow 1$; 相反, 当集合群落的多度 $P_i \rightarrow 0$ 时, $\Pr\{0, 0\} \rightarrow 1$ 且 $\Pr\{1, 1\} \rightarrow 0$ 。

当 $J > 1$ 时, 特征向量将变得异常混乱, 但也是可以计算的。从这个特征向量, 我们可以直接计算物种 i 在两个局域群落中的多度的协方差。

$$\text{Cov}\{N_i, O_i\} = \sum_{N_i=1}^J \sum_{O_i=1}^J (N_i - JP_i)(O_i - PJ_i)\Psi_J(N_i, O_i).$$

图 7.4 描绘了在一个局域群落尺寸 $J=8$ 的情况下, 物种 i 多度的协方差与其所在集合群落的基础迁移概率 m , 以及与其他局域群落之间的迁移率 m' 之间的函数关系。这个协方差展示了 m 与 m' 之间关系的对比。增加集合群落的迁移率会降低局域群落中多度之间的协方差, 另一方面, 增加两个局域群落之间的迁移率, 会增加协方差。当 $m = 1$ 且 $m' = 0$ 时, 两个局域群落之间的协方差为 0。相反, 当 $m \rightarrow 0$ 且 $m' = 1$ 时, 协方差达到最大, 即: $(JP_i)^2$ 。

我们现在可以回答, 物种 i 在两个局域群落中的多度, 作为他们之间互相迁移互相作用的一个函数。我们可以测量两个具有相同尺寸 J (以 $\sqrt{J/\rho}$ 为单位) 的局域群落之间的距离。

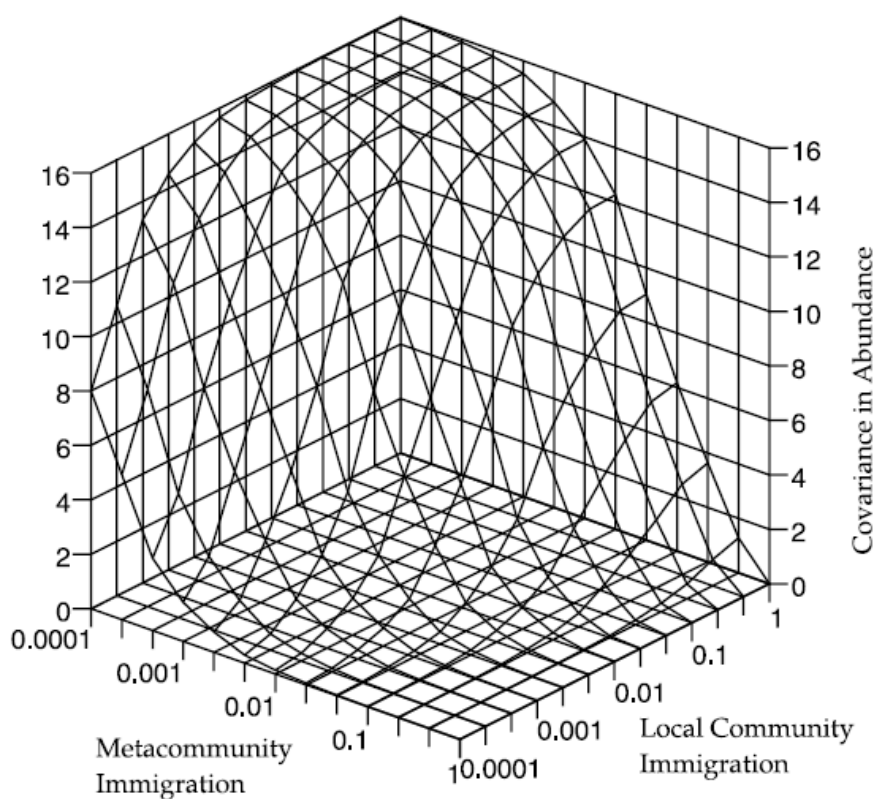


Fig. 7.4. Covariance of the abundance of the i th species in two habitat patches or islands as a function of the probability of immigration from the metacommunity, m , and from the other local community, m_* . In this example, local community size $J = 8$ and metacommunity abundance $P_i = 0.5$.

在上一章，我们知道，在本地空间尺度，从集合群落中来的一个局域群落的迁移概率近似于一个局域群落尺寸的幂函数 $m(J) = J^{-\omega}$ 。假设来自于集合群落的背景迁移率 m 并不受两个局域群落空间分割的影响，因为 J 随着面积线性增长，于是我们可以仅仅计算协方差作为一个函数： $m' = n(J/\rho)^{-\omega'/2}$ ，这里 ω' 以实验测量为准， $n=1, 2, 3, \dots$

这种过程分析很适合于那些碎片化的地理景观或群岛（有清晰边界的）。我还没有弄出两个局域群落互相内嵌情况下的模型。

这样的协方差模型将变得十分复杂。这是另一个留给未来的中性理论的有趣问题。

第三节

现在回来考虑在一个集合群落的地理景观下的总生物多样性的分布问题。尽管已经有了一些在明确空间分割下的案例分析结果,许多模拟的结果给出了一些重要的定性结论(与第四章中描述的结果一致)。如同我们在第六章中看到的,趋于稳定状态的物种-面积关系是被基础生物多样性参数 θ 和扩散概率 m 所控制的。这个暗示了,物种的形成和有限度扩散($m < 1$)将影响在一个零和生态漂变的区域尺度下生物多样性的分布和维持,以及群落物种组成在空间上的自相关。我们可以通过一些实验的结果来举例说明一些最重要的结论,模拟一个集合群落,由一个 $101 * 101$ 的局域群落组成,每个尺寸 $J=16$ 。以物种为一个个体进行多样性初始化,运行模拟经过100,000次生死循环,每个局域群落每次循环杀死4个,在这个集合群落中产生了25,000次完成的流动。在这个案例中,基本生物多样性参数 θ 被设为14,一个有一定依据的值。让每一步的扩散被限制在 Moore 邻居的范围。

现在考察两个情况:情况I,迁移率非常低, ($m=0.005$),局域群落都非常孤立;情况II,迁移率在两个相邻群落之间非常高 ($m=0.5$),局域群落紧密相连。

在情况II下，每 2 个新物种诞生中，有 1 个成功迁移，在情况 I 中，每个 200个新物种诞生中，有 1 个成功迁移。

我们能从中性理论中的集合群落的物种数量的空间结构获得些什么？回顾第四章中在严格的有限扩散条件下的分析结果，一个特定物种最后或多或少要么局域灭绝，或者单一占领。这个暗示着在低迁移率和完全孤立环境下，局域群落总是变得低多样性，丧失物种和独占可能性的增加。如果扩散率低，则一些物种经过生态漂变会趋向于本地多度提高，从长久来说统治这个斑块。相反，如果扩散率高，那么局域群落将获得更多的物种，单一占领的这种可能性会降低。在图 7.5，我展示了一个情况I 的样本结果（在低扩散率下），我把分布切成小块，建立一个 21*21 小格的局域群落，在一个 101 * 101 的集合群落中。两个常见物种、一个中等多度的物种和一个稀有物种。

情况 I下，当扩散率很低时，格子空间相对比较干净。常见和稀有物种都显示出独占他们所在格子的倾向。因此，低迁移率将大大降低局域群落物种的多样性，并增加了局域统治的可能。注意哪些单一占有的局域群落的周边相邻的群落中偶尔会有零星的物种，但很少多于 1-2 个个体数。因此，就像预测的一样，强的扩散限制降低了局域群落物种的多样性，提高了局域群落中出现“占领”的可能性。当 $m \rightarrow 0$ 时，这个效应显得十分强烈。

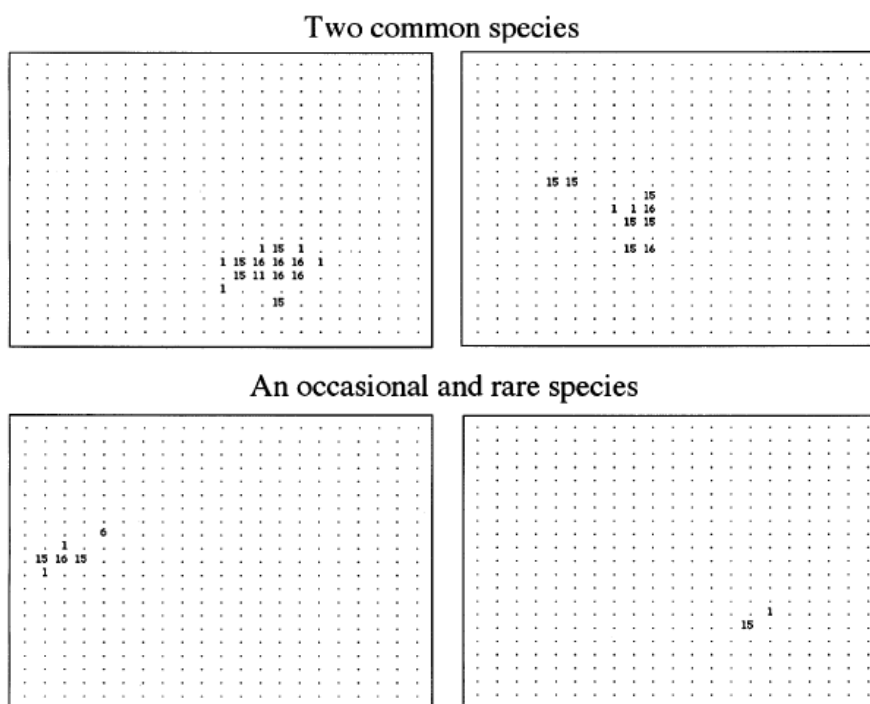


Fig. 7.5. case I: Local communities are very isolated ($m = 0.005$). Typical species distribution maps at steady-state under spatially explicit ecological drift in the central block of 21×21 local communities each of size $J = 16$. The numbers in the grids are the local abundances of the given species. Fundamental biodiversity number in the grids are the local abundances of the given species. Fundamental biodiversity number $\theta = 14$. The species in the top two panels are maps of two common species; the bottom two panels are an occasional (*left*) and a rare species (*right*), respectively. Note that all species form patches of partial to complete local monodominance producing a mosaic metacommunity. Total metacommunity size is 101×101 local communities.

但在图 7.6 的情况 II 下，物种的空间分布变得完全不一样。

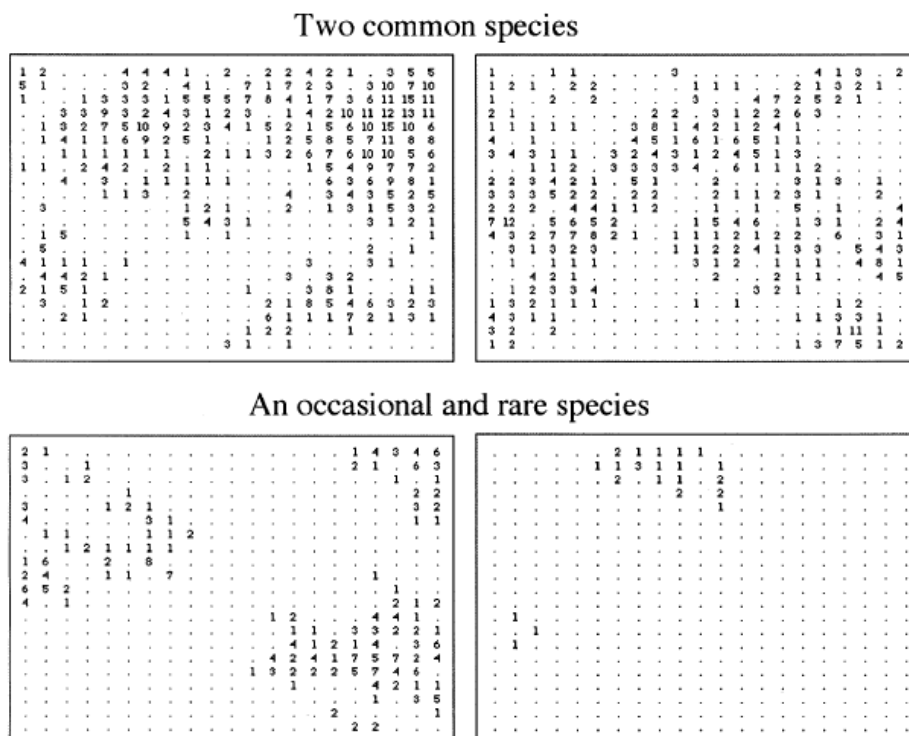


Fig. 7.6. case II: Local communities are highly coupled by migration ($m = 0.5$). Typical species distribution maps at steady-state under spatially explicit ecological drift in the central block of 21×21 local communities each of size $J = 16$. Numbers in the grids are the local abundances of the given species. Fundamental biodiversity number $\theta = 14$. The species in the top two panels are maps of two common species; the bottom two panels are an occasional (*left*) and a rare species (*right*), respectively. Note that species are much more diffuse in dispersion patten, and much more intermingled in local communities than in case I. Total metacommunity size is 101×101 local communities.

我们发现个体物种在集合群落中的数量分布会碎化成一些孤立的群，有些像集合种群。有趣的是，这样的现象在扩散率高时反而会增加。

这些模拟的空间模型仅仅夸张的展现了自然界实际群落的更复杂的行为，但他们还是不足以获得以下重要的一般观点。

在低扩散率下，在一个生境中，物种类型的多度不高，但单一物种的的局域多度高；在高扩散率下，于此相反。

图7.7 展示了，高扩散率下，局域群落的多样性变大但集合群落的多样性变小；相反当扩散率低时，局域群落的多样性变小，但集合群落的多样性变大。

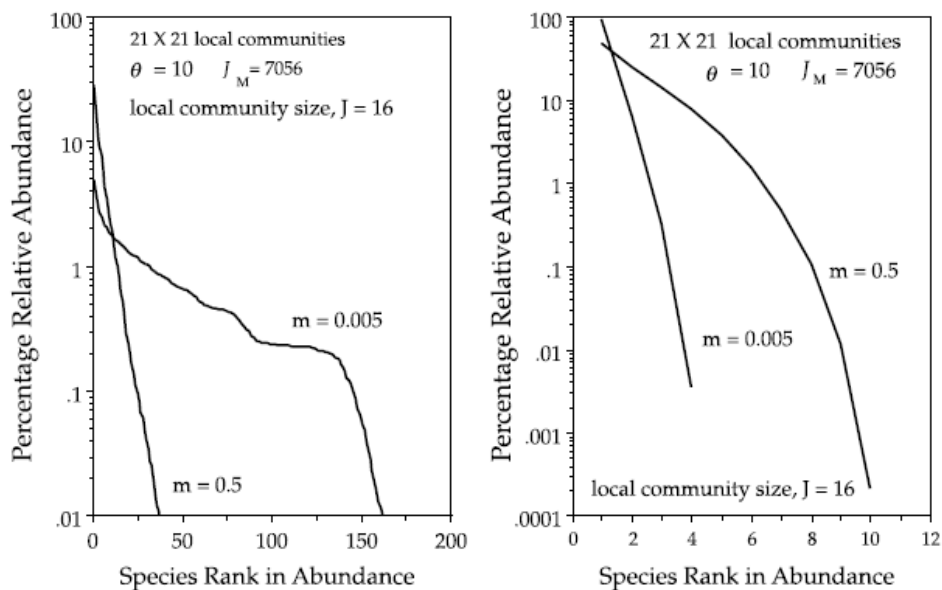


Fig. 7.7. Comparison of the steady-state dominance-diversity curves that arise under strong dispersal limitation (case I: $m = 0.005$), and under strong dispersal coupling (case II, $m = 0.5$) among local communities of size $J = 16$. *Left*: Metacommunity dominance diversity. *Right*: Local community dominance diversity. Dominance diversity curves were computed for the central block of 21×21 local communities in a metacommunity of 101×101 local communities after 100,000 birth-death cycles, and four deaths in each local community per cycle.

第四节

现在我们考虑：在一个集合群落的地理景观下，群落随距离变化中的相似性问题。当两个生态群落之间距离增加时，许多生态和进化的过程会造成相似性的降低。我们已经看到第六章中性理论预测了物种数量与地域面积之间的关系，因此同样，我们也能**预测群落相似性随着距离的衰减效应。**

随着对生物地理学和生态学中相似性的距离衰减效应的深入分析，Nekola 和 White 对一些植物的集合群落的相似性衰减数据进行了分析。也许他们数据中最接近中性理论检验的数据来自于北阿普兰白云杉森林。这个数据集由从纽芬兰到阿拉斯加横贯大陆的一个横切面，长达6000公里，34个9公顷的地块。这些地块包含了561 个植物物种。为了测量群落的相似性，。。。。

通过这些数据集，Nekola和White得以提出一些基本的问题，包括：

首先，这些距离衰减曲线的函数形式是什么？

其次，这些曲线受限于植物群落的元素组成吗，例如：树木、灌木、草本？

第三，衰减曲线会受到不同集合群落多度的影响吗？

第四，距离衰减与扩散率模型的关系如何？

这些树、小灌木、草本的相似性衰减曲线如图7.8。

第一个问题，他们发现这些衰减曲线都非常好的符合负指数函数；

第二个问题，曲线的陡峭度与植物的生长型有关，树木的陡峭度最小，随着植物生长型（尺寸）的变小，陡峭度加大；

第三个问题，多度高及扩散程度大的物种比中等多度的物种有更平缓的曲线；

第四个问题，扩散模型会影响到相似性的衰减。动物迁徙类的，肉果类的扩散的物种，比风播或孢子类扩散的物种，有更平缓的曲线。

这些结果与第六章中对巴拿马树群所做的物种数-地域面积关系的分析结果非常一致。

中性理论的定性预测与Nekola和White的结果完整一致，但在衰减曲线的预测函数形态上有些微小的区别。

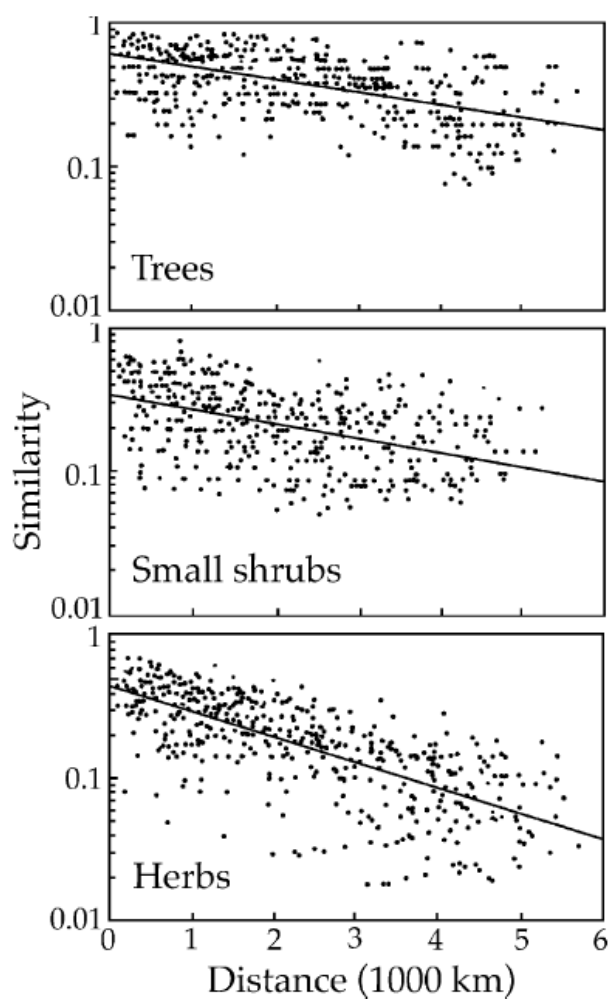


Fig. 7.8. Distance decay in Jaccard's Index of Similarity for three components of upland white spruce forest from Newfoundland to Alaska over nearly 6000 km. Three components of the vascular plant community are shown: trees (*top*), small shrubs (*middle*) and herbs (*bottom*). Slopes of semilog plots are as follows: trees, -0.19 ; small shrubs, -0.28 ; and herbs, -0.40 . After Nekola and White (1999).

因为所期望的曲线不是非常完美的指数型。因为集合群落中物种的多度及扩散度不同，每一类的物种都有不同的指数形式。

从中性理论获得的典型曲线如图7.9 和 7.10 。7.10 中显示了随着所采样面积的增大，曲线变得越来越平缓，因为采样小的时候，一些稀有的和随机的物种占有较高的比例，随着采样面积的扩大，那些多度和扩散度高的物种，所占比例会增大。

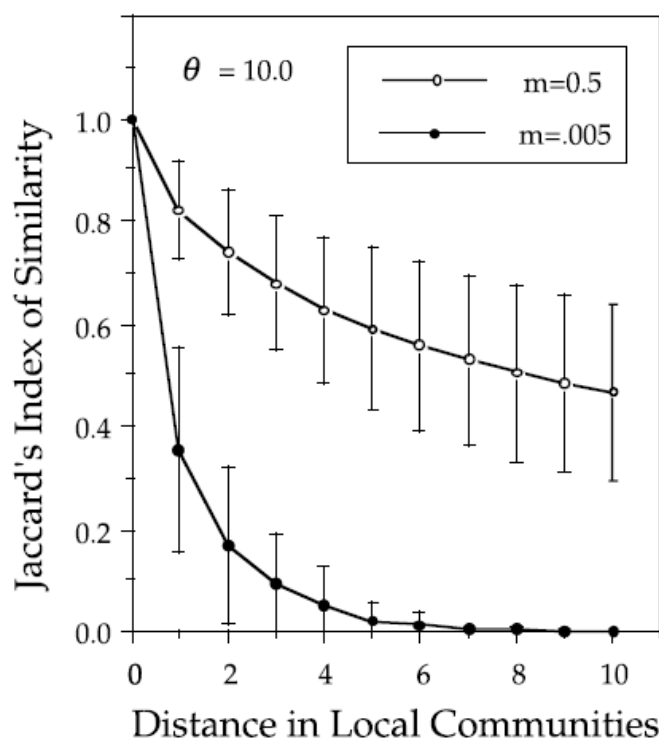


Fig. 7.9. Distance decay in community similarity according to Jaccard's Index. Decay in similarity is much faster for low rates than for high rates of dispersal. These curves were averages over one hundred simulations of a 101×101 metacommunity, with a local community size of $J = 8$ and a fundamental biodiversity number θ of 10. The curves are drawn for the central 21×21 community region in the middle of the metacommunity. Error bars are one standard deviation of the mean. These curves appear exponential on an arithmetic plot, but they are actually compound exponential.

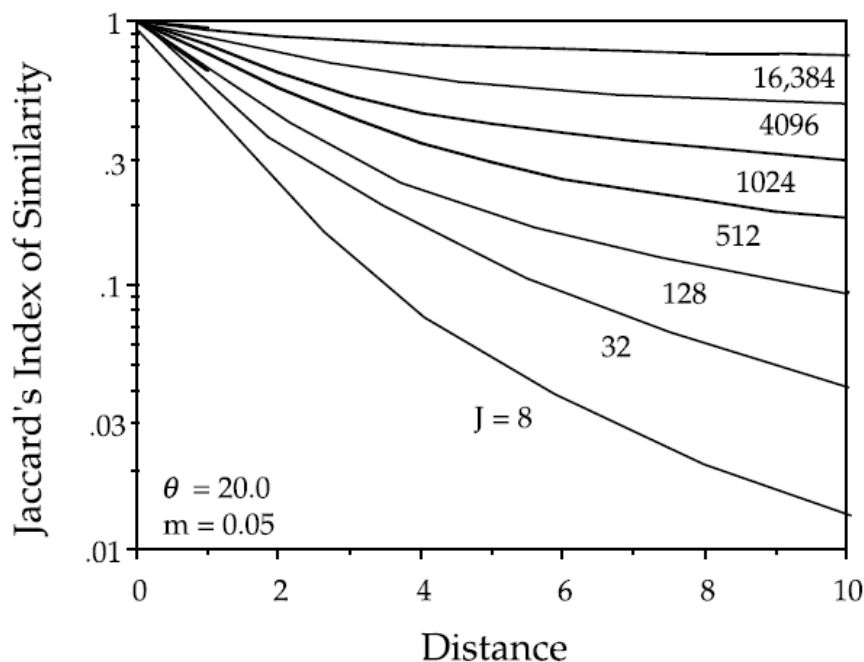


Fig. 7.10. Semilog plot of the distance decay of Jaccard's Index of Similarity, revealing the compound exponential nature of the decay curves. The curvilinearity is easier to detect when using a small sampling "grain size" or local community (i.e., small J) rather than large J , and when the decay curves are plotted semilogarithmically. Distance is measured in number of local communations.

注意到距离衰减曲线非常受集合群落平均扩散率（迁移率）的影响（图7.9）。高扩散率防止了由于生态漂变使局域群落之间互相变得不同。相反，低扩散率允许更多的本地局域群落组成发生变化，从而使距离衰减曲线变得更陡。同样，这个结论与第四章分析的完全一致。

取 \log 之后，当 J 比较小的时候，距离衰减的曲线性更明显。**其曲率取决于集合群落中相对物种多度的分化程度，也就是依赖于基本生物多样性参数 θ 和扩散率 m 。**

α 和 β 多样性中的扩散效应强烈暗示需要生物保护战略。平均扩散率的变化将导致总生物多样性空间分布和本地物种分布的变化。

中性理论要求充分理解有限度的扩散对集合群落的影响，以及有限度的扩散如何被地理景观的碎片化所影响。

因此，我们需要获得更多 扩散能力 以及物种在集合群落地理景观上实际移动的信息。不管如何，我们可以定性的说，更多的扩散限制和集合群落的碎片化，看起来需要更多的保护措施去拯救本地物种的特殊性。（如同方言逐渐消失一样）。

Tilman 在此背景下讨论了受限扩散和竞争能力之间的平衡。他们讨论了好的竞争者，是那些有能力守住地盘，但一般都不是好的扩散者，但他们会比优秀扩散者受到更多碎片化的影响。中性理论没有做出这样的预测。他仅预测了那些常见的但有扩散能力的物种能更好的抵抗碎片化。因此，中性理论断言决定那些能长期生存的物种的最关键的因素是他在集合群落中的多度和分布。我们已经看到高扩散能力的物种具有更好的“竞争力”，他们比稀有物种能坚持更长时间，甚至能加速稀有物种的灭绝，如果扩散率增加的化。从这个意义上，碎片化能通过降低扩散率让本地稀有物种长期存在。

然而，本地种群往往并不在常见物种之列，即使在已经碎片化孤立的区域里，他们也竞争不过常见集合种群物种而会被移除。

作为结论，在中性理论和生态漂变下的集合群落的地理景观分布是十分复杂和多样的。在这个模型的景观下，尤其是从中到高扩散率的物种种群常常碎化为或多或少多度的亚群，在定性分析中，自然界的集合种群的模式非常接近于图 7.5 和 7.6。然而在物种级别下，常见物种具有更高的竞争力，因为他们有更高的多度并容易在集合群落中坚持下去，这使得他们在高扩散率下相比于稀有物种有更大优势。因此，在高扩散率下，稀有物种会被推向灭绝，被普通物种所替代。在中性理论下的集合群落中的常见和稀有物种截然不同的命运，更进一步说明了基于个体级别的中性假说的重要性，而不是基于物种级别。

最后用一些文字讲一讲在中性理论下集合群落生物多样性的均衡行为。

碎片化的关键问题不在于碎片本身，而在于他影响了平均扩散率以及斑块或岛屿间连通性，也影响了独立斑块和局域群落中生物随机多样性的有限扩散的交互作用。

因为扩散的有限性是普遍存在的，一个碎片化大陆景观生境的精确空间结构和他们的连通性一直以来都是十分重要的。最近几年，用新的数学工具来描述斑块化的大陆已经有了一些新的革命，例如：分形。查看这些迅速增长的子领域，虽然已经超过了现有工作的范围，但十分清晰的是，在这些新的方向，存在非常多的空间进行理论上进一步富有成效的开发。

小 结

- 1、中性理论提出，只要有与集合群落之间存在一个小量的扩散连接，就足够维持一个局域群落中给定物种的存在。前提是这个物种在集合群落有足够的多度。
- 2、物种在一组局域群落中的存在以及出现的频率随着局域群落尺寸的增大而迅速提高。
- 3、在两个岛屿上的物种的多度的协方差，不仅受集合群落迁移率的影响，也受两个岛屿之间迁移者交换的影响。当后者大于前者时，协方差最大。
- 4、在中性理论下，一个集合群落生物多样性的稳态分布，受基础生物多样性参数 θ 和扩散率 m 的控制。
- 5、当扩散率很高时，独立物种的个体数将变得十分混乱；当扩散率很低时，物种趋向于出现在一些独立的斑块中，并具有很高的本地多度。
- 6、集合群落以及局域群落中 α 和 β 多样性以及扩散率之间存在交互作用。当扩散率高时，本地多样性高，但集合群落多样性却是低的，因为一般集合物种移除了稀有本地物种。相反，当扩散率低时，本地多样性低，但集合群落的多样性增大。**这种情况下，存在一个消减扩散的力量会导致本地物种的消失。**
- 7、在生态漂变和随机扩散下的群落组成相似性的距离衰减呈复合指数模式。因为集合群落物种的高多度和扩散性将比低多度的许多本地分布物种使得衰减曲线显得更平。如果一个集合群落内由一个高扩散率互相连接，距离衰减率也将变得更慢。

郑杰 2010.4.25