

哺乳动物种群系统时空变异性透视

刘季科¹, 刘震¹, 聂海燕¹, 张堰铭², 边疆晖¹, 刘思慧¹

(1. 浙江大学生命科学院, 杭州 310012; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 综述了数学和统计学对哺乳动物种群系统生态学过程与环境随机过程交互作用的研究进展, 以及种群波动同步性的 Moran 原理及效应。自然种群最普遍的现象是其数量在时间和空间上的变异性。在不同种群之间, 种群大小的波动方式存在显著的差异。阐明和理解这种差异, 探讨其随环境条件而改变的潜在规律, 是种群和群落生态学的主要挑战之一。种群变异性存在空间分量, 在相对大的距离内, 种群的波动常同步发生。对种群内部密度制约过程与诸如环境变异性等外部因子交互作用的检验正在成为哺乳动物种群系统生态学领域关注的论题。

关键词: 哺乳动物; 种群系统; 时空变异性; 同步动态; Moran 效应

文章编号: 1000-0933(2005)06-1413-09 中图分类号: Q 145, Q 581. 1, Q 958 文献标识码: A

A perspective of temporal and spatial variability in mammalian population system

LIU Ji-Ke¹, LIU Zhen¹, NIE Hai-Yan¹, ZHANG Yan-Ming², BIAN Jiang-Hui¹, LIU Si-Hui¹ (1. College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China; 2. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(6): 1413~ 1421

Abstract In this paper, we briefly review the progress in the way of temporal and spatial variability in mammalian population system, and Moran's theorem and Moran's effect to the synchronization of population fluctuations. One of the most universal phenomena of all natural populations is their variability in numbers in space and time. However, there are distinguishable differences among populations in the way the population size fluctuates. One of the major challenges in population and community ecology is to explain and understand this variety and to find possible rules that might be modified from case-to-case. Population variability also has a spatial component because fluctuations are synchronized over relatively large distances. Recently, this has led to growing interest in how internal processes such as density-dependent interact with external factors such as environmental variability.

Key words: mammalian; population system; temporal and spatial variability; synchronous dynamics; Moran's effect

在 20 世纪, 现代生态学发展之初, Elton^[1] 为北半球某些哺乳动物种群波动的规律性所震惊, 旅鼠 (*Lemmus*) 种群波动的周期性现象迅速成为最受生态学家青睐的论题。Elton 认为, 种群周期性波动是哺乳动物种群生态学研究的基石。此后, 种群周期性成为理论生态学及实验生态学的主要领域^[2]。Elton 指出, 在大的地理范围, 加拿大猞猁 (*Lynx canadensis*) 与美洲兔 (*Lepus americanus*) 种群有规律地波动是同步的。种群统计学家 Moran^[2] 指出, 若地方种群 (local population) 承受相同的密度制约结构 (density-dependant structure) 及同等的环境变异性 (environmental variability), 种群波动 (population fluctuation) 的同步发生 (synchronization) 是可能的。因此, 在种群统计学 (population demography) 与环境的随机波动 (random fluctuation) 之间存在重要的交互作用, 并影响种群的增长速率。目前, 此种论点已为越来越多实验数据所验证^[3], 而传统的理论生态学仍停留在对种群和群落的确定性模型 (deterministic model) 的研究上。在 20 世纪 70 年代初期, May^[4] 虽提出随机过程 (stochastic process)

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39970133, 30270242)

收稿日期: 2004-03-03; 修订日期: 2004-10-26

作者简介: 刘季科 (1940~), 男, 陕西人, 教授, 从事种群生态学及进化生态学研究。E-mail: liujike_228@163.com

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 39970133, 30270242)

Received date: 2004-03-03; Accepted date: 2004-10-26

Biography: LIU Ji-Ke, Professor, mainly engaged in population ecology and evolutionary ecology.

的理论解释,但直到快速、低廉、便于数值模拟的计算机出现后,对随机过程的研究才陡然增长;20世纪80年代,对保护生物学,特别是对物种灭绝过程研究的增加,进一步促进了对此过程的探讨。本文旨在简要地述评数学和统计学对哺乳动物种群生态学过程与环境随机过程交互作用的研究进展及发展趋势,期望对我国哺乳动物种群系统生态学的发展有所裨益。

1 种群动态的同步性

1.1 Moran 原理及效应

假设有两个空间隔离的、由恒等更新过程(renewal process)控制的种群。令此二种群承受同等的随机环境,以使其在时间上彼此完全相关,则有

$$N_1(t+1) = f[N_1(t)] + \epsilon_1(t) \quad (1)$$

$$N_2(t+1) = f[N_2(t)] + \epsilon_2(t) \quad (2)$$

式中, N_i 为地点*i*的种群大小, f 为描述从时刻*t*到*t+1*种群密度变换的线性更新函数(linear renewal function), ϵ_i 为两个地点的环境变异性。Moran^[2]原理认为,若此两个种群受相同*f*的控制,则两种群大小间的对射函数 ρ 恒等于环境变异性间的变换, $\rho(N_1, N_2) = \rho(\epsilon_1, \epsilon_2)$ 。若更新函数不恒等或为非线性, Moran 原理仅近似地成立^[2,4]。种群间的对射与环境变异性间的变换的多种关联,称为 Moran 效应(Moran effect)^[3]。

1.2 检验 Moran 效应的模型

Leslie^[5]建立了探讨 Moran 效应的矩阵模型。该模型假定,分别有 4 个年龄组,栖息在有限环境的两个互不连接的种群,在经受强度近似且相同的外部随机因子和非密度制约(density-independent)因子的作用条件下,能产生同步波动;并以鄂毕环颈旅鼠(*Dicrostonyx torquatus*)的种群数据,迭代两个独立的种群系统,发现两个种群最初波动的相位不一致,但随着外部随机因子的干扰,两个种群的初始异相波动迅速变为同步动态(synchronous dynamics)。

2 种群调节与单种种群动态

2.1 种群调节与因子间的交互作用

探讨种群变异性(population variability)的核心在于对种群调节(population regulation)概念的理解。种群调节的定义为,若种群增长存在密度制约的负反馈(negative density-dependent feedback),种群受到调节。当种群密度高时,死亡率大于出生率,种群衰减;而密度较低时,则相反。由于没有种群能无限增长,因此,此论点看似平凡^[6],然而,却受到大量实验数据的挑战^[7]。其论点是,种群虽非无限增长,但在调节过程发生之前,除密度制约外的其它因子已在起作用。此类其它因子为诸如气候等随机的非生物变量。虽然,有关种群调节的这种争论已过时,但它却突出了环境的随机过程与种群内源性密度制约(endogenous density-dependent)过程之间存在重要的交互作用,通常,此类交互作用被忽略。因此,理解种群变异性的实质在于检验所有因子间的交互作用(mutual interactions)。有关哺乳动物种群动态调节理论多因子交互作用的评述将另文报道。

2.2 种群动态与种群更新过程

单种种群动态(single-population dynamics)过程包括内部反馈(internal feedback)与外部可变因子作用的过程。种群的更新过程(population renewal process)可简要地表示为:

$$N_t = f(N_{t-1}, \epsilon_t) \quad (3)$$

式中, N_t 是时刻*t*的种群密度; ϵ_t 代表环境随机性(environmental stochasticity),为偏离平均值 0 的随机误差; f 为种群密度和环境随机性对时刻*t+1*种群大小变换的函数,常为非线性。当加入密度制约及>1的时滞(time lag)变量时,函数*f*更精确,且更有意义。分析此类模型的常用方法是解决模型的线性逼近(linear approximation)。虽大多数生态过程具有明显的非线性,但在大部分时间,系统则处于近稳态,因之,其线性逼近值已足够准确^[8]。如方程(3),对离散时间模型(discrete time model),可调整函数*f*指定的参数,以便从渐进的稳定动态(asymptotically stable dynamics)扩展至周期性波动和混沌(chaos)的确定性动态(detem inistic dynamics)^[6]。然而,由于环境随机性能掩盖确定性动态,使之难以从时间序列中找出内源性信号(endogenous signal),且能强化潜在的动态,因此,使阻尼振荡(dampened oscillation)持久地变为有规律的周期性波动^[6]。

2.3 环境噪音与种群时间序列

就环境随机性论,环境噪音(environmental noise)具有因动态而产生偏差的特性。在时间上,由于自相关噪音(autocorrelation noise)能更好地描述真实环境的变异性,因此,受到广泛的关注。

在环境噪音与种群时序(population time series)间,存在复杂的交互作用^[9]。受环境噪音作用的种群是噪音信号(noise signal)的滤波器^[10]。白色环境噪音(white environment noise)常导致显信号(out signal)红色种群(red population)的时序^[11],其过程主要决定于受随机因子作用的群落组分,以及嵌入群落的种群反馈(密度制约型)结构^[8,12-14]。在试图重建种群时序动态的主要特征时,需进一步阐明环境变异性与种群的密度制约结构间的交互作用。Roughgarden^[10]及 Royama^[15]指出,在统计学上,具时滞密度制约结构(即时刻*t*种群密度依赖于时刻*t-1*及时刻*t-2*的密度)、且受白色环境噪音作用的种群,其时间序列与

不具时滞密度制约, 且经受具时滞结构环境作用的种群恒等。此两个种群时间序列的恒等问题仍是不可解的。因此, 在简单的单种种群模型中, 以何种方式证明不同稳定状态的二重性(ambiguity)是解析此类问题的关键^[16]。

环境噪音的性质还能决定种群的持久性(population persistence)^[17-19]。与弱的白噪音比较, 自相关的环境噪音能增加种群的灭绝风险(extinction risk)^[18]。对连续时间模型(continuous time model), 当种群的内禀增长率 r 与自相关测度的环境对射时间(environmental correlation time)的乘积 > 1 时, 灭绝风险将增大^[20]。Ripa 和Lunberg^[19]及其后的研究者^[21,22]则认为, 灭绝风险是环境噪音性质、种群密度制约结构与环境空间结构之间交互作用的结果。

此外, 环境随机性还有群落效应。Caswell 和Cohen^[23]提出, 在有空间结构的红色环境(red environment)中, 多物种共存的可能性较小。

2.4 种群动态模型的线性化

种群动态常为非线性随机过程(nonlinear stochastic process)。在构建随机解析模型及分析数据时, 非线性处理过于复杂化。由于线性模型(linear model)的数学及统计学分析有较多的展开且更易处理, 因此, 以线性模型近似地替代非线性模型。假定种群过程可描述为:

$$N_t = f(N_{t-1}, \epsilon) \quad (4)$$

式中, N_t 是时刻 t 的种群密度, ϵ 为具相同分布(平均值和方差)随机变量的级数。函数 f 为将后退一时间步长的种群密度加环境随机变量 ϵ 变换为当前时间的步长。

假设种群的平稳值(stationary value)为 N^* , 且 ϵ 的平均值为 ϵ^* 。方程(4)在 N^* 附近的线性逼近则为:

$$x_t = ax_{t-1} + b\phi \quad (5)$$

其中: $x_t = N_t - N^*$, $a = ff(N^*, \epsilon^*)/fN$, $b = ff(N^*, \epsilon^*)/f\epsilon$, $\phi = \epsilon - \epsilon^*$

方程(5)是方程(4)的 Taylor 展开式, 且省略了二阶及更高阶的项。方程(5)的统计学性质是共知的^[24], 且已用于模型拟合(model fitting)与解析研究中。参数 a 和 b 直接的生物学意义为: a 是决定种群确定性动态平衡时补充函数(recruitment function) f 的斜率, b 为种群对环境变异性(ϵ)的灵敏度。

3 种群波动的空间尺度

3.1 空间尺度与同步动态的行波

种群波动存在于各种空间尺度。给定地点的波动可转化为景观、地域甚至大陆范围的动态格局^[2,25]。最显著的大尺度现象是地理上隔离的种群间趋于联合波动, 在进一步分离的种群间, 此类同步动态呈衰减趋势。这种现象涉及的物种类群, 不仅包括哺乳类、鸟类、鱼类及昆虫, 还有原生动植物、病毒和植物^[2,6]。

与种群间同步动态相关的现象是穿越较大地理区域的行波(travelling wave)^[26]。Neubert^[27]及 Shigesada^[28]在有关传染病传播的理论模型中, 论述了种群同步动态的行波; 随后, 探讨由迁移耦合的地方种群间多物种间的交互作用, 以及行波的作用。

行波的存在表明, 在时间和空间上, 高密度与低密度的地方种群明显以一种有组织的方式波动。在区域上, 不同相位共有的密度制约过程(common density-dependent process)是产生种群波(population waves)的原因。这是由于地域单元间的空间联系、物种间的交互作用、全球和区域的噪音对亚单元的不同作用, 或所有分量的联合效应所致。真行波(true travelling waves)与横越景观的单波波面(single wave front)之间有大的差异。单波波面常出现在疾病传播的初始阶段, 或外来物种进入新区域之后, 而真行波则为长期现象^[29]。就同步种群动态和行波的研究而论, 更强调迁移的相对重要性, 以及空间自相关噪音 Moran 效应的分析。

3.2 个体扩散和迁移与种群同步动态

在任意定界或定位的地方种群中, 个体的扩散对区域动态和全球动态能产生总的和即时的后果。在全球尺度上, 迁移可增强同步性, 此效应已为理论和实验所验证^[6,30]。Holyoak 和Lawler^[31]的实验发现, 在彼此相连的容器内, 原生动植物和细菌种群间的扩散可产生同步动态。在区域尺度上, 迁移作为外来干扰过程, 可使原有的稳定动态变为不稳定。因此, 迁移对地方种群波动的直接效应, 已成为理论生态学关注的论题。

虽然, 迁移使大多数自然种群相互接合, 但亦有例外。在相关环境的 Moran 效应的独立作用条件下, 相互隔离且地理分布相邻的两个土耳其盘羊(*Ovis aries*)种群能产生同步波动; 通过同步性对距离的观测, 可进一步阐明迁移与共同经受的噪音环境之间的交互作用; 当种群间距离增大时, 种群密度间的相关性降低, 同时, 可用距离制约扩散(distance-dependent dispersal)或自相关的环境变异性来解释^[6]。

4 种群变异性的测定

4.1 种群同步波动的时序序列

测定种群变异性需对种群密度或丰富度进行长期的估计。然而, 与确定合理时空尺度的困难性比较, 此类测定的难度则是

次要的。当遇到大地理范围的种群同步波动时,则出现大量的恒定的特性。无论将加拿大如何进行地理划分,经典的加拿大猞猁数据集仍保持其基本特征。在生态学上,任意地选择加拿大省份,以更严密的模拟模型,任意几何中点能相等地产生相同的距离-同步性模式^[16]。为描述观测种群的时间序列,除平均值及方差外,选择其它统计学方法并非是无价值的。在揭示种群时滞的研究中,由于全部时间所有样本的非独立性,致使以自相关函数 (autocorrelation function, ACF) 和偏自相关函数 (partial autocorrelation function, PACF) 对时间序列周期性组分的分析更为困难。频率领域的谱分析 (spectral analysis) 或许能减少此类问题引起的困扰,然而,这种定性的解释又产生新的疑点^[2]。Blarer 和 Doebli^[14] 提出的颜色指数 (colour index) 并非时间序列自相关结构的严格测定。

测定种群变异性的全部问题,不可避免地测定事物的目标这一哲学议题有关。传统的论点认为,在噪音影响的背后,隐藏着密度制约出生和死亡的真实生态学过程。当种群一旦脱离噪音的影响,即可揭示此类过程,此即时间序列分析的全部内容,而其关键在于能否从噪音中完全分析出生物信号 (biotic signal)。由于物种从其出生到其死亡一直受外部环境随机因子的干扰,难以分离生态过程与环境随机过程,实际上,生态学家仅能证明种群通过其时间序列的表现形式。鉴于随机性是所有生物学系统固有的特征,因之,仅有的分析是对其误差的测定。对生态学,此论点为研究随机系统开辟了新的途径,且强调在分析此类数据时,需要将确定性的数据与随机模拟进一步的组合^[32]。

4.2 时间序列的谱分析

时间序列的谱分析是将其序列解析为频率分支 (frequency components) 的分解^[2]。将时间序列作为可见光,可理解其含义。白色光是所有颜色的混合体,每种颜色代表特定的波长,波长的倒数为频率,蓝光有相对较短的波长,为高频光。通常,自然种群的时间序列是多种频率的混合。若低频的长波占优势,称为红色的种群 (red population); 短波占优势,则称为蓝色的种群 (blue population); 若时间序列存在强的周期性分支,则与循环周期相对应的某波长占优势。

在时间序列的分析中,离散时间序列 $x(t)$, $t = 0, 1, 2, \dots, L-1$ (L 为序列的长度) 具有周期图 (periodogram) P_x :ⁱ

$$P_x(f) = 1/L |X(f)|^2 \quad (6)$$

式中, f 为频率, $X(f)$ 是时间序列的离散傅立叶变换 (discrete Fourier transform), $|\dots|^2$ 是转换模 (modulus of transform) 的平方。

周期图可用于随机过程功率谱 (power spectrum) 的估计。周期图或功率谱表示每一频率对时间序列方差的贡献,指明以样本的时间序列计算的周期图; 功率谱是随机过程的统计学特征,且能描述期望的周期图。不论时间序列的长度,任何单一的周期图常与功率谱有大的偏差。对给定功率谱更实际的估计,周期图的噪音常是妨碍其如何变得平滑的原因。在生态学的文献中,周期图与功率谱两个术语常被混淆。

5 种群动态模型的检验

生态学理论为各种环境条件下种群的变异性提供合理的解释,而面临的真正挑战在于数据的处理。在过去的文献中,出现过两种主要的方法。种群时间序列的统计分析是常用的一种方法。标准的线性时序模型 (standard linear time-series model), 亦即自回归模型 (autoregressive model, ARM) 常用于周期性种群,以及由于时间序列密度制约调节产生的时滞。近来,各种非线性模型更为普遍,如 Turchin^[33, 34] 采用的反应曲面 (response surface) 技术。现已出现更精确的方法^[35]。与所有线性的和非线性的标准方法相似,分段线性模型 (piecewise linear model) 即 SETAR^[36, 37], 已用于处理生态学过程的非线性。然而,在开始构建机制模型的探讨中,并未采用数据的统计描述。相反,诸如每个体的出生和死亡一样,显种群过程 (explicit population process) 的分析可用于自然种群的动态现象 (如周期性)。此后,以独立的数据估计模型参数,并将获得的动态与真实的时间序列进行比较。Kendall 等^[38] 的评述是所有方法综合的范例。

在上述讨论的方法中,需谨慎地处理误差。由于来自测量误差的模型不能解释其方差,不能说明环境随机性或种群统计随机性 (demographic stochasticity)。若环境或种群统计的随机性为模型自身的积分部分 (integral part), 则能部分地减少此类问题,但仍有风险。重要的是,生态学家需要获得这些过程的可靠数据,及其与个体生态交互作用的机制^[39]。

在未来的种群动态研究中,解决此类问题至关重要。生态学家需要精确地将随机的、统计的与机制的模拟方法进行综合。鉴于此类研究的长期性和艰巨性,作为种群生态学的核心领域,它将备受关注。

6 我国哺乳动物种群时空动态研究主要进展

20 世纪 50 年代中期以来,我国生态学家采用统计学和数学方法对哺乳动物种群时空变异性及环境随机性的研究获得了显著的进展。

6.1 种群时空动态格局与模型

植食性小哺乳动物种群数量的波动具有明显的时空变异性。北方物种的种群数量季节性波动呈单峰型,一次繁殖物种的数量高峰多在夏季,而多次繁殖者则在秋末和初冬; 南方物种者为双峰型,其两个数量高峰分别在春季及秋季,而数量低峰则在夏

季及冬季^[40]。Xia等^[41]在分析带岭林区小型啮齿动物种群数量的年间变动规律中,发现棕背鼠兔(*Clethrionomys rufocanus*)种群数量呈3a的周期性波动格局,并以其年波动周期,首次在我国建立了具有时滞结构的Logistic增长模型。

刘季科和聂海燕^[42]以高寒草甸高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)种群生命率(vital rate)与其种群非密度制约及密度制约反馈的分析,构建了自然种群动态的生命率非密度制约及密度制约的动态数学模型;提出在非密度制约的条件下,种群呈指数增长,在密度制约存在时,种群增长趋于平衡状态;发现存活率密度制约较繁殖率密度制约对种群大小的作用更显著;存活率密度制约与非密度制约的年龄结构为Leslie分布;受繁殖率密度制约作用的种群年龄分布更稳定,由模型的参数可决定平衡状态种群的大小。张彬彬等^[43]在分析河北农田大仓鼠(*Cricetulus triton*)繁殖生态过程,及其幼体性成熟历期及生殖时滞等参数的基础上,采用Boxcar方法模拟其发育过程,构建出种群季节动态模拟模型;发现其种群的成熟历期,性比及胎仔数对繁殖及种群增长有显著的作用。朱盛侃和陈安国^[44]根据天山北麓农田小家鼠(*Mus musculus*)种群统计数据,模拟其高、中及低数量年份种群统计特征的变异格局,组建了种群动态的矩阵模拟模型。夏武平等^[45]分析内蒙古草原长爪沙鼠(*Meriones unguiculatus*)种群动态及其空间差异。Zeng等^[46]采用时间序列,分析川西平原大足鼠(*Rattus nitlidus*)种群密度的季节和年间变动模式。

在化学药剂控制条件下,高寒草甸的高原鼠兔和高原鼯鼠(*Myospalax fontanierii*)残留种群的数量呈Logistic增长^[47];而灭杀后,内蒙古草原达乌尔黄鼠(*Citellus dauricus*)种群数量的Logistic增长则为分段的模式,即其种群增长为分段Logistic模型(logistic piecewise model)^[48]。

就大型哺乳动物和珍稀濒危物种论,李义明^[49]、蒋志刚^[50]及张先锋^[51]依据种群出生率及不同年龄组的死亡率,采用VORTEX模型对种群生存力(population viability)的分析,分别模拟海南坡鹿(*Cervus eldi hainanus*)、大熊猫(*Ailuropodamelanoleuca*)、普氏原羚(*Procapra przewalskii*)及白暨豚(*Lipotes vexillifer*)种群数量变动格局及绝灭趋势。

然而,大多数研究则集中于种群生态学过程与种群密度的自相关及回归分析,以生命表参数和生活史特征,内禀增长率及生存力的分析,提出特定地域不同物种地方种群动态的确定性及其统计学模型。此类分析涉及的大型哺乳动物主要为:野生大熊猫^[52,53]、海南坡鹿^[54]、短尾猕猴(*Macaca thibetana*)^[55]、麝鹿(*Elaphurus davidianus*)^[56]、羚牛(*Budorcas taxicolor*)^[57]及江豚(*Neophocaena phocaenoides*)^[58];小型哺乳动物主要有:小家鼠^[44,59]、黄毛鼠(*R. rottoides*)^[60]及黑线姬鼠(*Apodemus agrarius*)^[61]等。

张堰铭等^[62]在系统地分析种群密度及繁殖指数时间序列格局的基础上,建立了地下栖息物种高原鼯鼠自然种群动态回归模型。何森等^[63]采用三次指数平衡(triple exponential smoothing)法结合季节指数法修正误差,建立板齿鼠(*Bandicota indica*)种群动态的时间序列模型。

6.2 种群动态与环境随机性

20世纪60年代中期至今,我国生态学家就哺乳动物种群数量变动与环境因子的关联,以及种群数量的预测进行了一系列的研究。

通过对环境的生物因子与动物种群动态的相关分析,建立了相应的数学模型。Liu等^[64]根据猎物-捕食者系统理论,以动物种群动态与栖息地植物生物量时间序列的分析,建立了植物-高原鼠兔系统动态的一阶非线性常微分方程组(nonlinear ordinary differential set of the first order)数学模型,并以模型预测高原鼠兔种群动态。周立^[65]以模糊聚类(fuzzy cluster)分析灰鼠(*Sciurus vulgaris*)种群数量年波动与其所食植物种籽产量的动态关系,提出预测种群数量变动的数学模型。

在此领域,许多研究以种群统计参数对气候因子的反应模式,探讨环境的气候因子对种群数量变动的作用。夏武平^[66]以棕背鼠兔、红背鼠兔(*C. rutilus*)及大林姬鼠(*A. speciosus*)种群数量与降水和冬季雪被的相关分析,提出预测3个物种种群数量变动的多元回归方程。李典谟等^[67]以温度、降水及雪被厚度与小家鼠种群数量年变动的统计分析,采用灰色系统(gray system)GM(1,1)模型,提出预测种群数量中长期动态模拟模型,并应用随机序列分析(random sequence analysis)校正模型的剩余项。

在检验环境气候因子对种群统计参数及其数量的重要性中,主要以回归分析及逐步回归分析(stepwise regression analysis)选择对种群数量有显著贡献率的因子,并以关键因子预测种群动态趋势。此类研究的典型物种为黑线姬鼠^[68,69]、黑线仓鼠(*C. barabensis*)^[70,71]及大足鼠^[72]等。李仲来和张万荣^[73]以7个气象因子对长爪沙鼠种群密度的多元线性回归分析(multiple linear regression analysis),给出气象因子与种群密度的最优回归子集(optimal regression subset)模型及标准回归(standard regression)模型,发现降水与种群密度有显著的偏相关关系,提出降水与种群密度的非线性回归模型。

6.3 种群调节与种群暴发机制

种群调节及其机制是生态学的重大理论,而包括种群内部因子与外部因子交互作用对种群动态调节的复合因子理论(multifactorial theory, MFT)则是我国哺乳动物种群生态学关注的重要论题。

刘季科等^[74,75]、聂海燕等^[76],以及Nie and Liu^[77]采用重复的析因实验设计(factorial experiment design),在野外围栏条件下,探讨外部因子捕食和食物可利用性(food availability)与内部因子空间行为(spacing behavior)交互作用对根田鼠

(*M. oeconomus*) 种群动态调节的效应, 提出和验证了食物和捕食对田鼠亚科啮齿动物种群波动具有独立和累加效应的假设; 提出食物为限制因子, 捕食和空间行为为调节因子; 建立了内部因子与外部因子交互作用对种群动态调节的模型。相应地, 分析了外部因子捕食、食物及种间竞争与内部因子空间行为交互作用对东方田鼠(*M. fortis*) 种群动态调节的格局。上述研究为 MFT 的探讨和发展提供了新的证据。

就环境的非生物因子与内部因子对种群动态调节的综合作用而言, 一些研究分析了种群内部密度制约反馈过程与外部随机气候因子对长爪沙鼠^[45]及小家鼠^[44]种群动态调节的综合效应。类似地, 尚有内部密度因子对布氏田鼠(*M. brandti*) 种群动态调节作用的探讨^[78]。

我国生态学家对种群暴发的动态(eruptive dynamics)理论进行了新的探索性的研究。张知彬和王祖望^[79]首次提出啮齿动物种群暴发的厄尔尼诺-南方涛动(El Niño/Southern Oscillation, ENSO)成因假设, 认为与 ENSO 关联的气候变化可在特定地区大的空间尺度形成有利于种群暴发的外部环境条件。张知彬^[80]报道, 欧洲的欧旅鼠(*Lemmus lemmus*)、棕背鼯鼠、红背鼯鼠、黑田鼠(*M. agrestis*)、根田鼠及田鼠(*M. spp.*) 的种群暴发与南方涛动指数(southern oscillation index, SOI)有关联, 且地理隔离的地方种群暴发有明显的同步性; 提出与 ENSO 关联的气候或食物可能是引起啮齿动物种群暴发的关键因子。Zhang 等^[81]探讨了种群密度制约过程与 ENSO 关联的气候因子及植被对我国布氏田鼠种群暴发的作用, 发现 SOI 与其种群暴发动态有显著的相关关系, 验证了 ENSO 成因假设。

6.4 展望

展望我国哺乳动物种群动态研究的进展, 在未来的研究中, 需要在更大的时空尺度探讨种群波动及其同步性的格局, 进一步检验种群密度制约反馈及其与之相关的行为、遗传及生理相互制约的生态学过程与气候关联的环境随机过程交互作用对种群动态的交互互效应至为重要; 将随机的、统计的与机制的数学模拟方法进行整合, 探讨种群动态调节及其机制则是此领域的最大挑战之一。

References

- [1] Elton C. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects *Br. J. Exp. Biol.*, 1924, **2**: 119~ 163
- [2] Moran P A P. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle I. Structure and prediction *Aust. J. Zool.*, 1953, **1**: 163~ 173
- [3] Ripa J. Analysing the Moran effects and dispersal: their significance and interaction in synchronous population dynamics *Oikos*, 2000, **89**: 175~ 187.
- [4] May R M. *Stability and Complexity in Model Ecosystems* Princeton University Press, 1972
- [5] Leslie P H. The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factor on a number of such populations *Physiol. Zool.*, 1959, **32**: 151~ 159.
- [6] Royama T. *Analytical Population Dynamics* Chapman & Hall, 1992
- [7] Den Boer P J and Reddingius J. *Regulation and Stabilization Paradigms in Population Ecology*. Chapman & Hall, 1996
- [8] Kaitala V and Ranta E. Red/blue chaotic power spectra *Nature*, 1996, **381**: 198~ 199.
- [9] Mode C J and Jacobson M E. A study of the impact of environmental stochasticity on extinction probabilities by Monte Carlo integration *Math. Biosci.*, 1987, **83**: 105~ 125.
- [10] Rougharden J. A simple model for population dynamics in stochastic environments *Am. Nat.*, 1975, **109**: 713~ 736
- [11] McArdle B H. Bird population densities *Nature*, 1989, **338**: 628
- [12] Lawton J L. More time means more variation *Nature*, 1988, **334**: 563
- [13] Ives A R. Measuring resilience in stochastic systems *Ecol. Monogr.*, 1995, **65**: 217~ 233
- [14] Blaer A and Doebe M. In the red zone *Nature*, 1996, **380**: 589~ 590
- [15] Royama T. Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics, with particular reference to univoltine species *Ecol. Monogr.*, 1981, **51**: 473~ 493
- [16] Ranta E, Kaitala V and Lundberg P. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations *Science*, 1997, **278**: 1621~ 1623
- [17] Wissel C and Stoker S. Extinction of population by random influences *Theor. Popul. Biol.*, 1991, **39**: 315~ 328
- [18] Halley J M. Ecology, evolution and 1/f noise *Trends Ecol. Evol.*, 1996, **11**: 33~ 38
- [19] Ripa J and Lundberg P. Noise color and the risk of population extinctions *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 1996, **263**: 1751~ 1753
- [20] Strelbel D E. Environmental fluctuations and extinction-single species *Theor. Popul. Biol.*, 1985, **27**: 1~ 26
- [21] Ripa J and Heino M. Linear analysis solves two puzzles in population dynamics: the route to extinction and extinction in coloured environments *Ecol. Lett.*, 1999, **2**: 219~ 222

- [22] Johst K and Wissel C. Extinction risk in a temporally correlated fluctuating environment *Theor. Popul Biol*, 1997, **52**: 91~ 100
- [23] Caswell H and Cohen J E. Red, white and blue: environmental variance spectra and coexistence in metapopulations *J. Theor. Biol.*, 1995, **176**: 301~ 316
- [24] Box G E P and Jenkins G M. *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. Prentice Hall, 1976
- [25] Koenig W D and Knops J M H. Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature*, 1998, **396**: 225~ 226
- [26] Bjørnstad O N, Ims R A and Lambin X. Spatial population dynamics: analysing patterns and processes of population synchrony. *Trends Ecol. Evol.*, 1999, **14**: 427~ 434
- [27] Neubert M G and Kot M. The subcritical collapse of predator populations in discrete-time predator-prey models *Math. Biosci.*, 1992, **110**: 45~ 66
- [28] Shigesada N and Kawasaki K. *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford University Press, 1997.
- [29] Ranta E and Kairala V. Traveling waves in vole population dynamics *Nature*, 1997, **390**: 456
- [30] Haydon D and Steen H. The effects of large- and small- scale random events on the synchrony of metapopulation dynamics: a theoretical analysis *Proc. R. Soc. London Ser. B*, 1997, **264**: 1375~ 1381.
- [31] Holyoak M and Lawler S P. Persistence of an extinction-prone predator-prey interaction through metapopulation dynamics *Ecology*, 1996, **77**: 1867~ 1879.
- [32] Stenseth N C, Chan K S, Tong H, *et al*. Common dynamics structure of Canada lynx populations within three climatic regions *Science*, 1999, **285**: 1071~ 1073
- [33] Turchin P. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*, 1990, **344**: 660~ 663
- [34] Turchin P. Chaos and stability of rodent population dynamics: evidence from non-linear time series analysis *Oikos*, 1993, **68**: 167~ 182
- [35] Box G E P and Draper N R. *Empirical model-building and response surface*. John Wiley & Sons, 1987.
- [36] Tong H. *Non-linear Time Series: A Dynamical Systems Approach*. Clarendon Press, 1990
- [37] Stenseth N C and Chan K S. Non-linear sheep in a noise world *Nature*, 1998, **394**: 620~ 621.
- [38] Kendall B E. Why do population cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches *Ecology*, 1999, **80**: 1789~ 1805
- [39] Ripa J and Lundberg P. The route to extinction in variable environments *Oikos*, 2000, **90**: 89~ 96
- [40] Xia W. Progress in mammalian ecology in China *Acta Theriol Sinica*, 1984, **4**(3): 223~ 238
- [41] Xia W, Wei S, Zhou L, *et al*. A long-term oscillation in the population of the vole *Clethrionomys rufocanus* at Dailing, Lesser Khingan Mountains *Acta Zool. Fennica*, 1983, **173**: 103~ 105
- [42] Liu J and Nie H. Studies on the population productivity ecology of plateau pika III trend of population dynamics in plateau pika with density-independent and density-dependent vital rates *Acta Theriol Sinica*, 1992, **12**(2): 130~ 146
- [43] Zhang Z, Zhu J, Yang H, *et al*. Modelling of seasonal dynamics of *Cricetus triton* population in Hebei, China *Acta Zool Sinica*, 1990, **36**(2): 136~ 142
- [44] Chu S and Chen A. *Ecological characteristic and prediction of house mouse*. Beijing: Science Press, 1993
- [45] Xia W, Liao C, Zhong W, *et al*. On the population dynamics and regulation of *Meriones unguiculatus* in agricultural region north to Yin Mountains, Inner Mongolia *Acta Theriol Sinica*, 1982, **2**(1): 51~ 71.
- [46] Zeng Z, Ding W and Yang Y, *et al*. Population ecology of *Rattus nitidus* in the Western Sichuan Plain I. population dynamics and body size *Acta Theriol Sinica*, 1996, **16**(3): 202~ 210
- [47] Liang J, Zhou L, Wei S, *et al*. Mathematical models for recovery of the number of remnant rodent population *Acta Ecologica Sinica*, 1984, **4**(1): 88~ 98
- [48] Li Z, Liu L and Zhang Y. Fluctuation and succession of population of rodents in Chahaer Hills, Inner Mongolia *Acta Theriol Sinica*, 1997, **17**(2): 118~ 124
- [49] Li Y. Population viability analysis in conservation biology: precision and uses *Biodiversity Science*, 2003, **11**(4): 340~ 350
- [50] Jiang Z, *et al*. *Przewalski's gazelle in China*. Beijing, China Forestry Publishing House, 2004 147~ 154
- [51] Zhang X, Wang D and Wang K. Vortex model and its application on the management of Chinese River Dolphin (*Lipotes vexillifer*) population *Biodiversity Science*, 1994, **2**(3): 133~ 139
- [52] Xia W and Hu J. On the trend of population dynamics in giant panda based on age structure *Acta Theriol Sinica*, 1989, **9**(2): 87~ 93
- [53] Wei F, Feng Z and Hu J. Population viability analysis computer model of giant panda population in Wuyipeng, Wolong Natural Reserve, China *Int. Conf. Bear Res. and Manage.*, 1997, **9**(2): 19~ 23
- [54] Song Y and Li S. A preliminary analysis on relationship between population dynamics of Hainan eld's deer and food resources in enclosure *Acta Theriol Sinica*, 1993, **13**(3): 161~ 165

- [55] Li J, Wang Q and Li M. Studies on the population ecology of Tibetan monkeys (*Macaca tibetana*) III age structure and life table of Tibetan monkeys *Acta Theriol Sinica*, 1995, **15**(1): 31~ 35
- [56] Yu C, Liang C, Lu J, et al Population growth and management of pere david's deer in Dafeng Reserve *Acta Theriol Sinica*, 1996, **16**(4): 259~ 263
- [57] Wu S, Wei F and Hu J. Preliminary study on population dynamics and stability of takin (*Budorcas taxicolor tibetana*) in Tangjiahe Reserve *Journal of Central China Normal University (Nat Sci)*, 1998, **32**(4): 461~ 469
- [58] Yang G, Zhou K, Gao A, et al A study on the life table and dynamics of three finless porpoise population in Chinese waters *Acta Theriol Sinica*, 1998, **18**(1): 1~ 7
- [59] Yan Z and Zhong M. The prediction to fluctuations in home mouse (*Mus musculus*) population and studies of mechanism. *Acta Theriol Sinica*, 1984, **4**(2): 139~ 146
- [60] Hong C, Yan G and Zheng B. The population dynamics and prediction to numbers of *Rattus rattoides* *Acta Theriol Sinica*, 1989, **9**(2): 137~ 145
- [61] Zhu S and Q in Z. On the population dynamics of striped field mouse in rural area of Northern Huaihe River, Anhui *Acta Theriol Sinica*, 1991, **11**(3): 213~ 219
- [62] Zhang Y, Zhou W, Fan N, et al Population dynamics and number prediction of plateau zokor. In: Liu J and Wang Z eds *Alpine Meadow Ecosystem*. Fasc 3 Beijing: Science Press, 1991. 175~ 179
- [63] He M, Li J and Wang W. The medium and long term forecasting of population on *Bandicota indica* with time series models *Acta Theriol Sinica*, 1996, **16**(4): 297~ 302
- [64] Liu J, Zhou L, Wei S, et al A mathematical model for the dynamics of the plant and plateau pika system. In: Takeo Kawamichi ed, *Contemporary Mammalogy in China and Japan*. Osaka, Japan: Published by the Mammalogical Society of Japan, 1985. 59~ 63
- [65] Zhou L. Using a fuzzy clustering method to analyze the relationship between oscillation in the population of squirrel (*Sciurus vulgaris*) and the production of pine (*Pinus koraiensis*) seed and a prediction of the squirrel numbers *Acta Theriol Sinica*, 1985, **5**(1): 41~ 55
- [66] Xia W. Population dynamics of small rodents Dailing Forest Region, Lesser Khing-An Mountains II. the influences of climatological factors on the numbers of rodents. *Acta Zool Sinica*, 1966, **15**(1): 8~ 20
- [67] Li D, Chen X, Chen A, et al On the prediction of mid-long term dynamics of house mouse (*Mus musculus*) population. *J. Biomath.*, 1991, **6**(1): 69~ 73
- [68] Wang D and Ye Z. Studies on predictive model establishment of rodent population number by means of stepwise regression method *Acta Theriol Sinica*, 1991, **11**(3): 238~ 240
- [69] Wang Y, Chen A, Guo C, et al Forecasting the population density of striped field mouse in the rice area in the Dongting Lake region. *Acta Theriol Sinica*, 1997, **17**(2): 125~ 130
- [70] Lu H, Li Y and Zhang X. Age determination, age structure and population dynamics of striped hamster *Acta Theriol Sinica*, 1987, **7**(1): 28~ 34
- [71] Jiang Y, Lu H, Li Y, et al Studies on forecasting the population sizes of *Cricetulus barabensis* in Yanggu County, Shandong Province *Acta Theriol Sinica*, 1994, **14**(3): 195~ 202
- [72] Yang Y, Zeng Z, Luo M, et al Nonlinear model and stepwise regression of population dynamics of *Rattus nitidus* *Acta Theriol Sinica*, 1994, **14**(2): 130~ 137
- [73] Li Z and Zhang W. A analysis on the relation between population of *Meriones unguiculatus* and factors of meteorological phenomena. *Acta Theriol Sinica*, 1993, **13**(2): 131~ 135
- [74] Liu J, Su J, Liu W, et al Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: an analysis of effects of food availability and predation on population dynamics of root vole. *Acta Theriol Sinica*, 1994, **14**(2): 117~ 129
- [75] Liu J, Su J, Liu W, et al Studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: effects of food and predation on population dynamics and spacing behavior of root voles. In: China Zoological Society eds *Sixtieth Anniversary of the Founding of China Zoological Society, Memorial Volume Dedicated to the Hundredth Anniversary of the Birthday of the Late Prof. Z. Chen*. Beijing, China Science and Technology Press, 1994. 409~ 420
- [76] Nie H, Liu J and Su J. Field experimental studies on the multifactorial hypothesis of population system regulation for small rodents: the effect pattern of food availability and predation on spacing behavior of root voles and the function of spacing behavior in population regulation *Acta Theriol Sinica*, 1995, **15**(1): 41~ 52
- [77] Nie H and Liu J. Regulation of root vole population dynamics by food supply and predation: a two-factor experiment *Oikos*, 2005, **109**:

387~ 395

- [78] Zhou Q, Zhong W and Wang G. Density factor in the regulation of Brandt's vole population. *Acta Theriol Sinica*, 1992, **12**(1): 49~ 56
- [79] Zhang Z and Wang Z. ENSO and biological disasters. *Bull Chinese Acad. Sci*, 1998, **13**: 34~ 38
- [80] Zhang Z. Relationship between El Niño/Southern Oscillation (ENSO) and population outbreaks of some lemmings and voles in Europe. *Chinese Sci Bull*, 2001, **46**(3): 197~ 204
- [81] Zhang Z, Pech R, Davis S, et al. Extrinsic and intrinsic factors determine the eruptive dynamics of Brandt's voles *Microtus brandti* in Inner Mongolia, China. *Oikos*, 2003, **100**: 299~ 310

参考文献:

- [40] 夏武平. 中国兽类生态学的进展. 兽类学报, 1984, **4**(3): 223~ 238
- [42] 刘季科, 聂海燕. 高原鼠兔种群生产量生态学研究. III. 高原鼠兔死亡率非密度制约与密度制约的种群动态趋势. 兽类学报, 1992, **12**(2): 13~ 146
- [43] 张知彬, 朱靖, 杨荷芳, 等. 大仓鼠种群季节动态的模拟模型. 动物学报, 1990, **36**(2): 136~ 142
- [44] 朱盛侃, 陈安国. 小家鼠生态特征与预测. 北京: 科学出版社, 1993
- [45] 夏武平, 廖崇惠, 钟文勤, 等. 内蒙古阴山北部农业区长爪沙鼠的种群动态及其调节的研究. 兽类学报, 1982, **2**(1): 51~ 71
- [47] 梁杰荣, 周立, 魏善武, 等. 高寒草甸灭鼠后鼠兔和鼢鼠数量恢复的数学模型. 生态学报, 1984, **4**(1): 88~ 98
- [48] 李仲来, 刘来福, 张耀星. 内蒙古察哈尔丘陵啮齿动物种群数量的波动和演替. 兽类学报, 1997, **17**(2): 118~ 124
- [49] 李义明. 种群生存力分析: 准确性和保护应用. 生物多样性, 2003, **11**: 340~ 350
- [50] 蒋志刚, 等. 中国普氏原羚. 北京: 中国林业出版社, 2004. 147~ 154
- [51] 张先锋, 王丁, 王克雄. 漩涡模型及其在白暨豚种群管理中的应用. 生物多样性, 1994, **2**(3): 133~ 139
- [52] 夏武平, 胡锦涛. 由大熊猫的年龄结构看其种群发展趋势. 兽类学报, 1989, **9**(2): 87~ 93
- [54] 宋延龄, 李善元. 海南坡鹿围栏种群动态与食物资源关系的初步分析. 兽类学报, 1993, **13**(3): 161~ 165
- [55] 李进华, 王岐山, 李明. 短尾猴种群生态学研究. III. 年龄结构和生命表. 兽类学报, 1995, **15**(1): 31~ 35
- [56] 于长青, 梁崇歧, 陆军, 等. 大丰麋鹿种群的增长与管理. 兽类学报, 1996, **16**(4): 259~ 263
- [58] 杨光, 周开亚, 高安利, 等. 江豚生命表和种群动态的研究. 兽类学报, 1998, **18**(1): 1~ 7
- [59] 严志堂, 钟明明. 小家鼠 (*Mus musculus*) 种群动态预测及机制探讨. 兽类学报, 1984, **4**(2): 139~ 146
- [60] 洪朝长, 袁高林, 郑本栋. 黄毛鼠种群动态研究及数量预测的意见. 兽类学报, 1989, **9**(2): 137~ 145
- [61] 朱盛侃, 秦知恒. 安徽淮北农区黑线姬鼠种群动态分析. 兽类学报, 1991, **11**(3): 213~ 219
- [62] 张堰铭, 周文扬, 樊乃昌, 等. 高原鼢鼠种群动态及数量预测预报. 见: 刘季科, 王祖望主编. 高寒草甸生态系统 (第3集), 北京: 科学出版社, 1991. 175~ 179
- [63] 何森, 林继球, 翁文英. 板齿鼠种群数量中长期预测的时间序列模型. 兽类学报, 1996, **16**(4): 297~ 302
- [65] 周立. 用模糊聚类方法分析灰鼠种群数量年间变化与松籽产量的关系并预报灰鼠种群数量. 兽类学报, 1985, **5**(1): 41~ 55
- [66] 夏武平. 带岭林区小形鼠类数量动态的研究. II. 气候条件对种群数量的影响. 动物学报, 1966, **15**(1): 8~ 20
- [67] 李典谟, 陈晓峰, 陈安国, 等. 小家鼠种群中长期预测——灰色系统模型及随机序列分析. 生物数学学报, 1991, **6**(1): 69~ 73
- [68] 汪笃栋, 叶正襄, 龙丘陵, 等. 用逐步回归法建立鼠类数量预测模型的探讨. 兽类学报, 1991, **11**(3): 238~ 240
- [69] 王勇, 陈安国, 郭聪, 等. 洞庭湖稻区黑线姬鼠种群数量的预测. 兽类学报, 1997, **17**(2): 125~ 130
- [70] 卢浩泉, 李玉春, 张学栋. 黑线仓鼠种群年龄组成及数量季节消长的研究. 兽类学报, 1987, **7**(1): 28~ 34
- [71] 姜运良, 卢浩泉, 李玉春, 等. 山东谷阳黑线仓鼠种群数量预测预报. 兽类学报, 1994, **14**(3): 195~ 202
- [72] 杨跃敏, 曾宗永, 罗明澍, 等. 大鼠种群动态的非线性模型及逐步回归分析. 兽类学报, 1994, **14**(2): 130~ 137
- [73] 李仲来, 张万荣. 长爪沙鼠种群数量与气象因子的关系. 兽类学报, 1993, **13**(2): 131~ 135
- [74] 刘季科, 苏建平, 刘伟, 等. 小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论的野外实验研究: 食物可利用性和捕食对根田鼠种群动态作用的分析. 兽类学报, 1994, **14**(2): 117~ 129
- [75] 刘季科, 苏建平, 刘伟, 等. 小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论的野外实验研究: 食物和捕食对根田鼠种群密度和空间行为的作用. 见: 中国动物学会编. 中国动物学会成立60周年: 纪念陈桢教授诞辰100周年论文集, 北京: 中国科学技术出版社, 1994. 409~ 420
- [76] 聂海燕, 刘季科, 苏建平. 小型啮齿动物种群系统调节复合因子理论的野外实验研究: 食物可利用性和捕食对根田鼠种群空间行为的作用模式及其对种群调节的探讨. 兽类学报, 1995, **15**(1): 41~ 52
- [78] 周庆强, 钟文勤, 王广和. 密度因素在布氏田鼠种群调节中的作用. 兽类学报, 1992, **12**(2): 49~ 56
- [79] 张知彬, 王祖望. ENSO现象与生物成灾. 中国科学院院刊, 1998, **13**(1): 34~ 38
- [80] 张知彬. 欧洲的旅鼠和田鼠种群暴发与厄尔尼诺——南方涛动的关系研究. 科学通报, 2001, **46**(3): 197~ 204