

Metapopulation (复合种群) 究竟是什么?

邬建国

(美国 亚利桑那州立大学 生命科学系)

摘要 Metapopulation 是种群生态学、景观生态学和保护生物学诸领域中的一个重要概念。近年来, 有关 metapopulation 的中文文章频繁地出现在生态学杂志和书籍中。这一现象很好地反映了国内外华人生态学者对有关 metapopulation 的问题愈来愈感兴趣, 但对同一英文词出现的多种中文译法不免给读者造成了一些概念上的混乱, 同时似乎也反映了作者们对 metapopulation 这一概念在理解上的差异。因此, 本文拟对 metapopulation 及其有关概念的涵义和发展加以讨论, 并对现有的几种译文的确切性作一分析, 以与生态学同行商榷。

关键词 复合种群 缀块 复合种群类型

WHAT IS METAPOPOPULATION, REALLY?

WU Jian-Guo

(Department of Life Sciences, Arizona State University West, PO Box 37100, Phoenix, AZ 85069, USA)

Abstract Metapopulation is an important concept in several ecological fields, including population ecology, landscape ecology, and conservation biology. Recently, the term, metapopulation, has increasingly appeared in Chinese journal papers and book chapters in ecology. However, the multiple and distinctive Chinese translations of the term have inevitably caused confusion, and also seem to reflect differences in the understanding of the term, metapopulation, by the authors. Thus, this paper examines the definition of metapopulation and its evolution, and then discusses the appropriateness of the different Chinese translations.

Key words Metapopulation, Patch, Metapopulation types

近年来, 中文生态学杂志和书籍中出现了大量的外来词, 即由外文原词翻译过来的中文“新词”。自古科学无国界, 学术思想可共享(当须严循学术规范)。生态学外来词的频繁出现正是反映了中国生态学频繁吸取国际生态学中新概念和新思想的现实, 这也是势在必行。与此同时, 我们也注意到对同一外文词出现多种中文译法的现象。这或许也是势在必行, 但不免给读者造成了一些概念上的混乱。除此之外, 这似乎也反映了不同作者对同一概念在理解上的差异。严谨的科学须有清晰的概念。生态学者有必要, 也有责任加强相互交流, 力图对同一外文词能有统一的译法, 以减少混乱。对于那些错译了的词, 必须加以摒弃。为了实现这个目标, 并与生态学同行共勉, 我拟就 metapopulation 及其有关概念的中文译文、涵义和发展加以讨论。

1 Metapopulation 的经典定义

在比较几种不同中文译文的确切性之前, 让我

们先对 metapopulation 原词的涵义作一简单讨论。有关 metapopulation 的文献很多, 自1991年以来, 至少已有数本专著问世 (Gipin & Hanski, 1991; McCullough, 1996; Hanski & Gipin, 1997; Hanski, 1999)。这里, 我只想对 metapopulation 的定义及其密切相关的概念略加叙述。

关于种群的空间异质性 (Spatial heterogeneity) 及其遗传学效应, 早在二十世纪四十年代就已有深入研究 (Wright, 1940)。其后, Andrewartha 和 Birch (1954) 以及 MacArthur 和 Wilson (1967) 也对空间异质性与种群生活史特征及动态作了精辟的论述。然而, 是美国生态学家 Richard Levins 在1970年创造了复合种群 (Metapopulation) 一词, 并加以明确定义, 即“由经常局部性绝灭, 但又重新定居而再生的种群所组成的种群”。换言之, 复合种群是由空间上彼此隔离, 而在功能上又相互联系的两个或两个以上的亚种群 (Subpopulations) 或局部种群 (Local populations) 组成的种群缀块系统 (Systems of patch

populations)。著名的Levins模型即为:

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep$$

式中, p 表示有种群占据的生境缀块的比率(简称缀块占有率), c 和 e 分别表示与所研究物种有关的定居系数和绝灭系数。显而易见, Levins模型与MacArthur和Wilson(1967)的岛屿生物地理学平衡模型在数学上以及概念上均有相似之处。理所应当, Levins对复合种群的定义成为生态学界普遍认可的经典定义。这一概念强调种群必须表现出明显的局部种群周转(Local population turnover), 即局部生境缀块中生物个体全部消失, 但后又重新定居, 如此反复的过程。因此, 复合种群须满足两个条件: 一是频繁的亚种群水平的局部性绝灭, 二是亚种群之间存在有生物繁殖体或个体的交流(迁移和再定居过程)。这样, 复合种群动态往往涉及到两个空间尺度: 1) 亚种群尺度或缀块尺度(Subpopulation or patch scale), 2) 复合种群或景观尺度(Metapopulation or landscape scale)。

2 Metapopulation 的几种译文

根据Levins的定义, metapopulation一词应译为什么呢?翻译, 无论是对文学作品还是对科技文章而言, 都应追求信、达、雅。基于笔者的粗浅认识, 信是指译文含义准确, 忠实于原文; 达是指译文容易理解, 见文而知义; 而雅则是讲译文具可读感, 有语言艺术色彩。一些现已司空见惯的生态学术语, 例如, 演替(Succession), 生态位(Niche), 生态型(Ecotype)等, 可称信、达、雅之作。然而, 作为一个生态学者, 我时而感到要同时做到这三点并非容易, 甚至是很不容易。在近年来发表的大量生态学中文文章中, 对不少外文生态学术语翻译的“异质性”就反映了这个问题, metapopulation一词就是一个例子。其它还有emergent property, patch, guild, biome, 等。即使如此, 我仍认为我们亦应保证“信”, 力图“达”, 奢求“雅”。

笔者在1992年将metapopulation译为复合种群或“超种群”, 并随后在一系列中文文章中沿用了复合种群一词(邬建国, 1992; 1996; 1999; 邬建国等, 1992)。基于有限的文献检索, 我尚未能查到1992年之前发表的对该词的译文(若有, 作者深表歉意)。此后, metapopulation被不同的作者译为如下种种: 异质种群, meta-种群和集合种群(钱迎倩等, 1994)。Meta, 作为构词成分, 有“超越”, “玄”, “变形”和“变

化”之意。将metapopulation译为“超种群”显然有形而上学(Metaphysics)色彩之嫌, 因此, 笔者自1992年后弃之而未用(但(见McIntosh, 1995短评)在不断涌现的meta生态学术语中还确有颇具形而上学色彩的, 如metaphysical ecology的表观意思不就是形而上学生态学吗?!)。后来, 有人将metapopulation译为异质种群。异质种群听来入耳, 读来顺口, 但它的英文词是heterogeneous population。在不注明英文原词的情况下, 异质种群究竟是指metapopulation还是heterogeneous population恐难以判断。另外, heterogeneous population并不一定是metapopulation。Heterogeneous population的生境在空间上可以是连续的(Levin, 1976, 权威性综述), 而metapopulation的生境则是空间上非连续的。因此, 将metapopulation译为异质种群似乎给人以张冠李戴之感, 故而不妥。另有人将metapopulation译为meta-种群。这种译法可谓是解决一些外文术语翻译难问题的一个简单而省力的途径, 但非中非英, 信达雅皆不可谈。

近来, 又有人将metapopulation译为集合种群。集合种群不具有上述的问题, 故较前两种译法都要好。集合, 作为一个数学术语而言, 正是表达多个元素组成的整体。但是, “集合”似乎隐含“整体”无非是所有组成元素的“总和”。而metapopulation不是包含若干相互无作用的亚种群的简单组合, 它最重要的意义就在于亚种群之间的相互作用。也就是说, 对于复合种群而言, 整体往往大于总和。亚种群之间的功能联系主要是生境缀块间的繁殖体(如植物种子、孢子)或生物个体的交流。亚种群出现在生境缀块中, 而复合种群的生境则对应于景观缀块镶嵌体。必须指出, metapopulation的生境非连续性是表观的, 而其生态学过程(如生物个体迁移)体现出来的功能上的连续性才反映了其实质。“复合”一词正强调了这种空间复合体特征。

那么, 将metapopulation译为复合种群就实现了信、达、雅了吗?不然。把population译为“种群”就很难说是信、达、雅。种群的字面意思更象是“不同物种所组成的群体”。但是, 有什么词更好呢?恐难以想象。复合种群一词似乎也属这种情形。

3 Metapopulation 概念的拓延和发展

近些年来, 不少学者推崇广义的复合种群概念, 即所有占据空间上非连续生境缀块的种群集合体, 只要缀块之间存在个体或繁殖体交流, 不管是否存

在局部种群周转现象, 都称为复合种群 (Hanski & Gilpin, 1997)。Harrison 和 Taylor (1997) 将复合种群分为五种类型 (或称五种复合种群结构类型另见 Harrison, 1991): 1) 经典型或 Levins 复合种群 (Classic or Levins metapopulations) 由许多大小和生态特征相似的生境缀块组成。这类复合种群的主要特点是, 每个亚种群具有同样的绝灭概率, 而整个系统的稳定必须来自缀块间的生物个体或繁殖体交流, 并且随生境缀块的数量变大而增加; 2) 大陆-岛屿型复合种群 (Mainland-island metapopulations) 或核星-卫星复合种群 (Core-satellite metapopulations)

由少数很大的和许多很小的生境缀块所组成, 大缀块起到“大陆库”的作用, 因此基本上不经历局部灭绝现象; 3) 缀块性种群 (Patchy populations) 由许多相互之间有频繁个体或繁殖体交流的生境缀块组成的种群系统, 一般没有局部种群绝灭现象存在; 4) 非平衡态复合种群 (Nonequilibrium metapopulations) 在生境的空间结构上可能与经典型或缀块性复合种群相似, 但由于再定居过程不明显或全然没有, 从而使系统处于不稳定状态; 5) 中间型 (Intermediate type) 或混合型 (Mixed type) 复合种群 以上四种类型在不同空间尺度上的组合。例如, 一个复合种群由核心区 (即中心部分相互密切耦合的缀块复合体) 和若干边远小缀块组成, 而核心区又可视为一个“大陆”或“核星”种群。

上述五类种群结构相互之间有一定关系。就生境缀块之间种群交流强度而言, 非平衡复合种群最弱或等于零, 而缀块性复合种群最强。因此, 它们代表了两个极端, 而经典型和大陆-岛屿型复合种群居中。从生境缀块大小分布差异或亚种群稳定性差异来看, 大陆-岛屿复合种群则居首位, 而其它类型并无显著区别。不同结构的复合种群具有不同的动态特征, 因此, 在应用复合种群概念和理论时, 应该对其结构类型加以区别。如, 根据经典型复合种群发展

的理论和预测一般不适用于其它类型的复合种群。

上述分类一方面反映了自然界中种群空间结构的多样性和复杂性, 另一方面也反映了复合种群的概念被应用的如此广泛, 甚至达到混乱的程度。具有以上五类空间结构的种群都应称为复合种群吗? Hanski 和 Gilpin, (1997) 也指出, 缀块性种群 (Patchy populations) 其实并不是复合种群 (Hanski & Gilpin, 1997)。实际上, 许多异质种群 (Heterogeneous populations) 不是复合种群 (如生境梯度中分布的种群, 以及其它连续性生境中非均匀分布的种群)。而生境的非连续性是复合种群概念及其理论的根本假设之一。进而言之, 如果复合种群的概念无限推展, 其独特性和重要性就会逐渐消失, 这样就不会有利于其理论的发展。强有力的理论往往始于严谨的定义。有趣的是, Hanski (1999) 在其刚出版的 (无疑也是相当权威性的) 《复合种群生态学》专著中却故意对复合种群一词不加定义, 只是简单地提及 Levins 的经典概念。他认为, 种群生活在充满缀块性的世界里, 对于它们的研究, 重要的不在于如何把物种分成若干类型, 而是在寻求能够理解其生物学特征, 预测其动态的途径。因此, 他强调复合种群代表了一种研究途径, 而最根本的问题在于检验这一途径在研究实际种群动态时是否真正有效。Hanski 进而指出, 要回答这个问题就必须对下面几个有关复合种群的假设进行检验: 1) 空间非连续性; 2) 生态学过程发生在两个尺度上 (即局部和复合种群); 3) 空间上非连续的生境单元足够大, 能够维持具有繁殖力的局部种群至少连续几代不绝灭。

显然, metapopulation 在英文文献中也是一词有多义 (即, 并不“达”)。就连复合种群生态学的集大成者们在使用这一术语时也似乎难以保证一如既往。表1是与复合种群概念密切相关的一些术语, 也一并列出, 愿与生态学同行商榷。

表1 复合种群的有关概念 (根据 Hanski 和 Simberloff, 1997)

名 词	定 义
缀块 (Patch)	又称生境缀块或生境岛。指空间上连续的, 具有种群生存所需资源的地理单元, 被非生境基底与其它缀块相隔离, 在某一时刻缀块可能有种群定居, 也可能没有。
局部种群 (Local population)	又称亚种群 (Subpopulation), 或同类群 (Deme)。指居住在同一生境缀块中某一物种的所有个体; 亚种群中的个体之间存在有频繁的相互作用和交流 (如竞争, 繁殖行为等)。
复合种群 (Metapopulation)	又称种群复合体 (Composite population) 或 (亚) 种群组成的种群。指某一地理区域内同一物种的亚种群的集合; 通常缀块间存在一定的个体交流 (但非平衡态复合种群例外)。
复合种群结构 (Metapopulation structure)	或称复合种群 (结构) 类型。指具有不同缀块面积分布和缀块间个体交流特征的生境缀块网络类型。

续表1

名 词	定 义
Levins 复合种群 (Levins metapopuation)	又称经典复合种群。由许多特征相似的小缀块组成; 每个缀块都经历绝灭过程; 亚种群动态比复合种群的动态快得多。
大陆-岛屿型复合种群 (Mainland-island metapopulation)	又称Boorman-Levitt 复合种群。由一个大缀块(其种群永不绝灭)和许多小缀块(其种群频繁绝灭)组成; 再定居过程是单向的, 即从大缀块到小缀块。
源-汇复合种群 (Source-sink metapopulation)	由高质量和低质量两种生境缀块组成; 高质量缀块中亚种群的增长率总是大于零(即不经历绝灭过程), 而低质量缀块中亚种群增长率在没有来自高质量缀块的个体流的情况下总是小于零(即趋于局部绝灭)。故而有“源”缀块和“汇”缀块之称。显然, 在功能上源-汇复合种群与大陆-岛屿复合种群很相似。
非平衡态复合种群 (Nonequilibrium metapopulation)	由于长期尺度上绝灭率大于再定居率而造成的不断衰减的复合种群。极端的(但又很普遍的)一个例子就是景观破碎化后形成的, 由彼此远离, 几乎无任何交流的残留缀块组成的复合种群。相反, 如果再定居率长期大于绝灭率, 则会导致复合种群的不断增加, 这可以认为是非平衡态复合种群的另一种表现。
种群周转 (Population turnover)	或称定居-绝灭动态(Colonization-extinction dynamics)。指局部种群消失和空缀块上新种群定居的过程。
复合种群持续时间 (Metapopulation persistence time)	或称复合种群的期望寿命(Expected life-time)。指复合种群从其产生(或现在)直到所有局部种群绝灭的时间。

4 结 语

复合种群是种群生态学、景观生态学和保护生物学诸领域中的一个重要概念(Gipin & Hanski, 1991; Wu & Levin, 1994; Wu & Loucks, 1995; Hanski, 1999)。对于像 metapopulation 这样的外文术语有一个统一的中文译法应该是颇有益处的。本文对该词的涵义、发展以及几种不同中文译文作了简单讨论, 旨在与生态学同行商榷。我希望这篇短文能够起到抛砖引玉的作用, 以促进生态学者就一系列外来词的涵义和译文频繁交流, 多加斟酌。

5 致 谢

我衷心感谢韩兴国、马克平、黄建辉以及其他生态学同行和朋友们多年来与我在一系列生态学问题上的交谈(当然包括复合种群在内!), 并帮助和促使我对国内生态学的发展能够保持有所了解。

参 考 文 献

- Andrewartha, H. G. & L. C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. Chicago: University of Chicago Press
- Gipin, M. & I. Hanski. 1991. Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. London: Academic Press
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford University Press
- Hanski, I. A. & M. E. Gipin. 1997. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. San Diego: Academic Press
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. In: Gipin, M. E. & I. Hanski eds. Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations. London: Academic Press. 73~ 88
- Harrison, S. & A. D. Taylor. 1997. Empirical evidence for metapopulation dynamics. In: Hanski, I. A. & M. E. Gipin eds. Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. San Diego: Academic Press. 27~ 42

- Levin, S. A. 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. Annual Review of Ecology and Systematics, 7: 287~ 310
- Levins, R. 1970. Extinction. In: Gerstenhaber, M. ed. Some mathematical problems in biology. American Mathematical Society. Rhode Island, USA: Providence. 77~ 107.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press
- McCullough, D. R. 1996. Metapopulations and wildlife conservation. Washington: Island Press. 429.
- McIntosh, R. P. 1995. Metaecology. Bulletin of Ecological Society of America, 76(3): 155~ 158
- Qian, Y. Q. (钱迎倩) & K. P. Ma (马克平). 1994. Principles and methods in biodiversity research. Beijing: Chinese Science and Technology Press
- Wright, S. 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. American Naturalist, 74: 232~ 248
- Wu, J. G. (邬建国). 1992. Nature conservation and conservation biology: concepts and models. In: SinoECO ed. Beijing: Advances in Modern Ecology Science and Technology press. 174~ 186 (in Chinese)
- Wu, J. G. (邬建国). 1996. An overview of paradigm shift in ecology. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 16(5): 449~ 460. (in Chinese)
- Wu, J. G. (邬建国). 1999. Landscape ecology. In: Li, B. ed. Ecology. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- Wu, J. G. (邬建国), B. L. Li (李百练) & Y. G. Wu (伍业刚). 1992. Patchiness and patch dynamics: I. Concepts and mechanisms. Chinese Journal of Ecology (生态学杂志), 11(4): 41~ 45. (in Chinese)
- Wu, J. G. & S. A. Levin. 1994. A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. Ecological Monographs, 64(4): 447~ 464
- Wu, J. G. & O. L. Loucks. 1995. From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. Quarterly Review of Biology, 70: 439~ 466

责任编辑: 周玉荣