

# 集合种群的延时效应\*

李江城 梅冬成†

(云南大学物理科学技术学院, 昆明 650091)  
(2008 年 4 月 30 日收到, 2008 年 5 月 29 日收到修改稿)

用简化的延时率函数模型对集合种群的稳定性和平均灭绝时间进行研究. 对集合种群的定态概率分布函数和平均首通时间的分析和计算, 发现: 1) 延迟时间增大将使集合种群在斑块中占有率减小; 2) 随延迟时间增大, 集合种群的灭绝时间将会减小.

关键词: 集合种群, 延时效应, 灭绝时间

PACC: 0540, 0250

## 1. 引言

地球上大多数的物种只能生存在一些零散的像斑块一样的区域中, 而小环境中的物种因受环境的影响, 非常容易灭绝. 为了研究这种奇特的生态环境, Levins 在 1969 年提出集合种群 (metapopulation) 一词, 而且定义为由经常局部性绝灭, 但又重新定居而再生的种群所组成的种群<sup>[1,2]</sup>, 也就是说, 集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) 组成的种群斑块系统 (systems of patches). 并且 Levins 也给出了生态学上有深远影响的 Levins 模型.

自从 Levins 把集合种群的概念提出之后, Lincoln 等扩展了 Levins 模型, 进一步完善集合种群理论<sup>[3-12]</sup>. 特别是 Hanski 等<sup>[4]</sup>建立了一个比较理想的模型, 这个经典的模型满足以下四点: 1) 适宜的生境以离散斑块形式存在; 2) 即使是最大的局域种群也有灭绝风险存在; 3) 生境斑块不可过于隔离而阻碍了重新侵占的发生; 4) 各个局域种群的动态不能完全同步. 经典集合种群模型的建立, 使得现实种群的研究得到极大的简化. 现在, 对于生态学来说, 集合种群理论是一个研究集合种群和其生存环境间关系的强有力的工具<sup>[13]</sup>.

目前对于集合种群理论的研究, 更多的是关注

在集合种群动态行为的研究. 集合种群动态行为成为整个集合种群生物学研究中最活跃的领域, 这一领域的研究主要以理论探索或者是以建立用于模拟集合种群动态的数学模型为主. 众多的研究者建立了多种集合种群动态的理论模型. 十多年来, 研究者不只是关注种群的生灭过程, 更多地开始考虑斑块质量及空间位置的信息问题, 而空间现实的集合种群模型 (spatially realistic metapopulation models)<sup>[14]</sup>也正是这样被提出来. 目前这类模型有 3 种主要类型: 1) 空间现实的模拟模型 (spatially realistic simulation models); 2) 状态转换模型 (state transition models); 3) 率函数模型 (incidence function model, IFM).

其中 IFM<sup>[12]</sup>是一个基于单个生境斑块的一阶线性马尔可夫链模型, 其中的生境在占领与未被占领状态间有恒定的转换概率, 而 IFM 可表示为<sup>[15,16]</sup>

$$\frac{dx_i}{dt} = C_i(x_i(t))(1 - x_i(t)) - E_i x_i(t), \quad x_i \in [0, 1], \quad (1)$$

和

$$C_i = \frac{S_i^2}{S_i^2 + 1/2},$$
$$E_i = \frac{e}{A_i},$$
$$S_i = \sum_{j \neq i} A_j e^{-ad_{ij}} x_j(t), \quad (2)$$

其中  $x_i(t)$  表示在  $t$  时刻集合种群占有第  $i$  个斑块的概率,  $C_i(x_i(t))$  表示集合种群迁移到空斑块的概

\* 国家自然科学基金 (批准号: 10865006) 资助的课题.

† E-mail: meidch@ynu.edu.cn

率,  $S_i$  代表第  $i$  斑块与其他斑块之间的种群动力学连通性,  $E_i$  是第  $i$  斑块中现存种群的死亡率,  $d_{ij}$  为斑块  $i$  和  $j$  间的距离,  $A_i$  是斑块  $i$  的面积,  $1/\alpha$  给出集合种群的平均迁移路程,  $c$  和  $e$  是种群侵占率和灭绝率参数.

为了抓住集合种群斑块动力学的精髓,对以上模型做简化处理.如果斑块的空间非均匀性结构被考虑的话,那么,以上的率函数模型处理就要涉及相当复杂的计算.因此,理论上做以下假设:

1) 斑块的空间结构满足耦合映像格子模型<sup>[17]</sup>所要求的条件;

2) 这些斑块都具有相同的结构特征和同样的栖息品质,也就是说,  $A_i = A$ ,  $d_{i,i+1} = d$ , 在任何时间它们被占据的概率是相等的,即  $x_i(t) = x(t)$ .

方程 (1) 就可以理想地化为<sup>[18]</sup>

$$\frac{dx}{dt} = \frac{(x(t))^\gamma(1-x(t))}{(x(t))^\beta + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b}x(t),$$

$$x \in [0, 1], \quad (3)$$

式中  $y = 1/(fc^{1/2})$ ,  $f$  是表示板块结构的一个参数,  $f = \sum_{j \neq i} e^{-\alpha d_{ij}}$ . 方程 (3) 便是简化的 IFM 模型. 从方程 (3) 分析中可发现该系统存在一个非平庸的平衡态. 如果不受外界环境和内部涨落影响, 集合种群将长久地生存下去. 然而, 实际情形并非如此. 众所周知, 在地质学时间尺度上, 物种从生物圈中消失是一件非常普通的事件. Bak 等人<sup>[19]</sup> 和 Bennett<sup>[20]</sup> 对此赋予了极大的关注, 试图用物种间竞争和外界环境的涨落来解释化石上的记载. Sole 等人认为, 物种灭绝的根本原因在于  $1/f$  噪声下的系统内在非线性动力学<sup>[21]</sup>. De Blasio 却把它归因于环境色噪声<sup>[22]</sup>.

文献 23 研究了高斯白噪声对此集合种群系统的影响. 在方程 (3) 中引入两类噪声来体现系统的随机性质: 一类是加性噪声, 另一类是乘性噪声. 加性噪声表达内部因素涨落对系统的影响, 外部环境涨落对系统的影响用乘性噪声来描述. 当加性噪声和乘性噪声是同源时, 它们之间是关联的. 如果加性噪声和乘性噪声是非同源的, 但由于外部环境的涨落可以影响内部因素的涨落, 所以加性噪声和乘性噪声就不再是独立的, 它们之间也存在关联. 这样, 方程 (3) 的随机形式就可以用下列朗之万方程来表示:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{(x(t))^\gamma(1-x(t))}{(x(t))^\beta + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b}x(t) - x(t)\epsilon(t) + \eta(t), \quad x \in [0, 1], \quad (4)$$

$\epsilon(t)$  和  $\eta(t)$  是高斯白噪声, 这两个噪声满足

$$\eta(t)\eta(t') = \epsilon(t)\epsilon(t') = 0, \quad (5)$$

$$\epsilon(t)\epsilon(t') = 2D\delta(t-t'), \quad (6)$$

$$\eta(t)\eta(t') = 2\alpha\delta(t-t'), \quad (7)$$

$$\epsilon(t)\eta(t') = 2\lambda\sqrt{D\alpha}\delta(t-t'), \quad (8)$$

其中  $D$  和  $\alpha$  分别是乘性噪声和加性噪声强度,  $\lambda$  是  $\epsilon(t)$  和  $\eta(t)$  的交叉关联强度.

文献 23 利用方程 (4) 通过数值计算系统的定态概率分布和随机模拟物种平均灭绝时间, 研究了集合种群系统的稳定性. 结果表明, 乘性噪声强度和加性噪声强度及它们之间的关联强度在决定集合种群的稳定性上起着非常重要的作用.

由于信息、能量和物质等的传输速度有限, 所以在随机系统中引入时间延迟能真实地反映自然规律. 特别是生物系统对环境的反应存在一定的延时, 例如人的神经系统<sup>[24]</sup>, 瞳孔对光线的反应<sup>[25]</sup>等. 对 IFM 模型, 其延时效应值得进行分析. 本文对延时率函数模型的影响进行研究.

## 2. 延时率函数模型

假设集合种群的死亡对环境反应有着一定的延时, 这样便是要把简化的 IFM 模型, 即方程 (4) 变为一个延时的随机微分方程

$$\frac{dx}{dt} = \frac{(x(t))^\gamma(1-x(t))}{(x(t))^\beta + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b}x(t-\tau) - x(t)\epsilon(t) + \eta(t), \quad x \in [0, 1], \quad (9)$$

其中  $\tau$  表示延迟时间, 其余符号意义和方程 (4) 相同. 利用文献 26 中的方法, 可以定义一个新高斯白噪声  $\eta'(t)$ , 即

$$\eta'(t) = \eta(t) - \lambda\sqrt{\alpha/D}\epsilon(t). \quad (10)$$

把方程 (10) 代入方程 (9) 中, 可以得到新的延时朗之万方程

$$\frac{dx}{dt} = \frac{(x(t))^\gamma(1-x(t))}{(x(t))^\beta + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b}x(t-\tau) - (x(t) - \lambda\sqrt{\alpha/D})\epsilon(t) + \eta'(t),$$

$$x \in [0, 1], \quad (11)$$

在方程 (11) 中  $\epsilon(t)$  和  $\eta'(t)$  是相互独立的, 它们满足

$$\eta'(t)\eta'(t') = \epsilon(t)\epsilon(t') = 0, \quad (12)$$

$$\eta'(t)\eta'(t') = 2\alpha(1-\lambda^2)\delta(t-t'). \quad (13)$$

由方程 (11) 可得到延时 Fokker-Planck 方程<sup>[27]</sup>:

$$\frac{\partial P(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[ \left( \frac{x^2(1-x)}{x^2 + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b}x_\tau + Dx - \lambda\sqrt{D\alpha} \right) P \right]$$

$$\begin{aligned} & \times P(x, t; x_\tau, t - \tau) dx_\tau \\ & + \int \frac{\partial^2}{\partial x^2} g(x) P(x, t; x_\tau, t - \tau) dx_\tau \\ & = -\frac{\partial}{\partial x} A_{\text{eff}}(x) P(x, t) + \frac{\partial^2}{\partial x^2} B(x) P(x, t) \end{aligned} \quad (14)$$

其中  $x_\tau = x(t - \tau)$ ,  $P(x, t; x_\tau, t - \tau)$  代表联合概率密度函数,  $P(x, t)$  是概率密度函数. 而  $A_{\text{eff}}(x)$  为漂移项,  $B(x)$  为扩散项, 分别为

$$A_{\text{eff}}(x) = \int A(x(t), x(t - \tau)) \times P(x_\tau, t - \tau | x, t) dx_\tau, \quad (15a)$$

$$B(x) = g(x)^2, \quad (15b)$$

方程 (15) 中的  $P(x_\tau, t - \tau | x, t)$  是条件概率分布函数,  $g(x) = \sqrt{Dx^2 - 2\lambda \sqrt{D\alpha}x + \alpha}$ , 而

$$\begin{aligned} & A(x(t), x(t - \tau)) \\ & = \frac{x^2(1-x)}{x^2 + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b} x_\tau + Dx - \lambda \sqrt{D\alpha} \\ & = A\alpha(x) - \frac{e}{A^b} x_\tau, \end{aligned} \quad (16)$$

$$A\alpha(x) = \frac{x^2(1-x)}{x^2 + y^2/A^2} + Dx - \lambda \sqrt{D\alpha}. \quad (17)$$

文中主要研究的是简化的 IFM 模型的定态概率密度分布函数  $P_{\text{st}}(x)$  则有  $\frac{\partial P(x, t)}{\partial t} = 0$  而方程 (14) 也可变化为

$$A_{\text{eff}}(x) P_{\text{st}}(x) = \frac{d}{dx} B(x) P_{\text{st}}(x). \quad (18)$$

在小时间延迟近似条件下, 利用微扰理论, 把  $A(x(t), x(t - \tau))$  对于  $\tau$  展开,

$$\begin{aligned} & A(x(t), x(t - \tau)) \\ & = A^{(0)}(x) + R(x(t), x(t - \tau)), \end{aligned} \quad (19)$$

其中  $A^{(0)}(x)$  是  $A(x(t), x(t - \tau))$  对  $\tau$  展开的零阶项,  $R(x(t), x(t - \tau))$  为微扰项. 而且  $A^{(0)}(x)$  为

$$\begin{aligned} & A^{(0)}(x) = \frac{x^2(1-x)}{x^2 + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b} x \\ & + Dx - \lambda \sqrt{D\alpha}. \end{aligned} \quad (20)$$

把方程 (19) 代入方程 (15a)  $A_{\text{eff}}(x)$  可以变化为

$$\begin{aligned} & A_{\text{eff}}(x) = A^{(0)}(x) + \int R(x(t), x(t - \tau)) \\ & \times P_{\text{st}}(x_\tau, t - \tau | x, t) dx_\tau. \end{aligned} \quad (21)$$

$P_{\text{st}}(x_\tau, t - \tau | x, t)$  是定态条件概率密度函数, 再利用  $P_{\text{st}}^{(0)}(x_\tau, t - \tau | x, t)$  来代换  $P_{\text{st}}(x_\tau, t - \tau | x, t)$ , 而  $P_{\text{st}}^{(0)}(x_\tau, t - \tau | x, t)$  是  $P_{\text{st}}(x_\tau, t - \tau | x, t)$  的零阶近似, 则可以得到  $A_{\text{eff}}(x)$  的近似解  $A_{\text{eff}}^{(0)}(x)$ , 即

$$A_{\text{eff}}^{(0)}(x) = A^{(0)}(x) + \int R(x(t), x(t - \tau))$$

$$\begin{aligned} & \times P_{\text{st}}^{(0)}(x_\tau, t - \tau | x, t) dx_\tau \\ & = \int A(x(t), x(t - \tau)) \\ & \times P_{\text{st}}^{(0)}(x_\tau, t - \tau | x, t) dx_\tau. \end{aligned} \quad (22)$$

同样在小时间延迟近似条件下, 利用微扰理论可以把  $P_{\text{st}}(x)$  展开成  $P_{\text{st}}(x) = P_{\text{st}}^{(1)}(x) + O(\tau^2)$ , 其中的  $P_{\text{st}}^{(1)}(x)$  为  $P_{\text{st}}(x)$  对  $\tau$  展开的一阶展开项. 则使方程 (18) 变化为如下的方程:

$$A_{\text{eff}}^{(0)}(x) P_{\text{st}}^{(1)}(x) = \frac{d}{dx} B(x) P_{\text{st}}^{(1)}(x). \quad (23)$$

由方程 (23), 可以求得定态概率密度分布函数的一阶近似解

$$P_{\text{st}}^{(1)}(x) = \frac{N}{B(x)} \exp\left(\int_0^x \frac{A_{\text{eff}}^{(0)}(x')}{B(x')} dx'\right), \quad (24)$$

方程 (24) 中的  $N$  是归一化常数, 而  $P_{\text{st}}^{(0)}(x_\tau, t - \tau | x, t)$  为<sup>[28]</sup>

$$\begin{aligned} & P_{\text{st}}^{(0)}(x_\tau, t - \tau | x, t) \\ & = \sqrt{\frac{1}{2\pi B(x)\tau}} \exp\left(-\frac{[x_\tau - x - A^{(0)}(x)\tau]^2}{2B(x)\tau}\right). \end{aligned} \quad (25)$$

因而由方程 (15) 和方程 (25),  $A_{\text{eff}}^{(0)}(x)$  可以求得如下:

$$\begin{aligned} & A_{\text{eff}}^{(0)}(x) = \sqrt{\frac{1}{2\pi B(x)\tau}} \int A(x(t), x(t - \tau)) \\ & \times \exp\left(-\frac{[x_\tau - x - A^{(0)}(x)\tau]^2}{2B(x)\tau}\right) dx_\tau \\ & = A\alpha(x) - \frac{e}{A^b} \sqrt{\frac{1}{2\pi B(x)\tau}} \int x_\tau \\ & \times \exp\left(-\frac{[x_\tau - x - A^{(0)}(x)\tau]^2}{2B(x)\tau}\right) dx_\tau \\ & = A\alpha(x) - \frac{e}{A^b} (x + A^{(0)}(x)\tau) \\ & = \left(1 - \frac{e}{A^b\tau}\right) A^{(0)}(x). \end{aligned} \quad (26)$$

相应的方程 (24) 也变化为

$$\begin{aligned} & P_{\text{st}}^{(1)}(x) = \frac{N}{B(x)} \exp\left(\left(1 - \frac{e}{A^b\tau}\right) \int_0^x \frac{A^{(0)}(x')}{B(x')} dx'\right) \\ & = \frac{N}{g^2(x)} \exp(-\phi(x)), \end{aligned} \quad (27)$$

方程 (27) 中  $\phi(x)$  是势函数, 其表达如下:

$$\begin{aligned} & \phi(x) \\ & = -\int_0^x \frac{A_{\text{eff}}^{(0)}(x')}{B(x')} dx' = -\left(1 - \frac{e}{A^b\tau}\right) \\ & \times \int_0^x \frac{\left(\frac{x'^2(1-x')}{x'^2 + y^2/A^2} - \frac{e}{A^b} x' + Dx' - \lambda \sqrt{D\alpha}\right)}{Dx'^2 - 2\lambda \sqrt{\alpha} Dx' + \alpha} dx'. \end{aligned} \quad (28)$$

### 3. 灭绝时间

对于集合种群理论来说,种群的灭绝时间也是一个重要的研究对象<sup>[20 29-34]</sup>.以物种占有率斑块最大的时间开始算起,直到物种在斑块灭绝的这段时间作为物种的灭绝时间  $T_{\text{ex}}$ .而从物理的角度理解,相空间内一个初始位置为使  $P_{\text{st}}^{(1)}(x)$  为极大值的  $x_0$  的相粒子逃逸到 0 的平均第一通量时间  $\mathcal{T}(x_0)$ .对于  $x_0$ ,当  $0 < x_0 < 1$  时,  $x_0$  可以由  $A_{\text{eff}}^{(0)}(x) - B(x) = 0$  得到

$$\left(1 - \frac{e^{-\lambda\tau}}{A^b\tau}\right) \left(\frac{x_0^2(1-x')}{x_0^2 + y^2/A^2} - \frac{e^{-\lambda\tau}}{A^b}x_0 + Dx_0 - \lambda\sqrt{D\alpha}\right) - 2Dx_0 + 2\lambda\sqrt{D\alpha} = 0, \quad x_0 \in (0, 1). \quad (29)$$

若  $x_0$  不能从方程 (30) 中求得,则可以比较  $x_0 = 0$  和  $x_0 = 1$  时的  $P_{\text{st}}^{(1)}(x)$  的大小,来确定  $x_0$ .

而相空间内一个初始位置为  $x_0$  的相粒子在区域  $[0, 1]$  间,首次逃逸到 0 的  $\mathcal{T}(x_0)$ ,可以由以下方程给出<sup>[35]</sup>:

$$A_{\text{eff}}^{(0)}(x_0) \mathcal{D}_{x_0} \mathcal{T}(x_0) + B(x_0) \mathcal{D}_{x_0}^2 \mathcal{T}(x_0) = -1. \quad (30)$$

对于上面的率函数模型来说,  $x$  作为种群在斑块的占有率是不可能大于 1 的,因而从  $x = 1$  状态开始的灭绝时间便为极大值;同时  $x = 1$  时种群在斑块是处于存在的状态,则可以认为相空间内的  $x = 1$  是反射壁.而  $x = 0$  时,种群在斑块是处于灭绝的状态,则可以认为相空间内的  $x = 0$  是吸收壁.由此可得边界条件为  $\mathcal{T}(0) = 0$  和  $\mathcal{T}'(1) = 0$ ,由上面方程 (27) 到方程 (30) 可得到种群在斑块中最佳存在状态 ( $x = x_0$ ) 到种群在斑块中灭绝的状态 ( $x = 0$ ) 的平均第一通量时间为

$$\begin{aligned} &\mathcal{T}(x_0 \rightarrow 0) \\ &= \int_{x_0}^0 \frac{dy}{B(y)P_{\text{st}}^{(1)}(y)} \int_{1.0}^y P_{\text{st}}^{(1)}(z) dz, \quad (31) \end{aligned}$$

如此物种的灭绝时间也就由  $T_{\text{ex}} = \mathcal{T}(x_0 \rightarrow 0)$  求得.

### 4. 结果分析

为了直观的研究延时时间  $\tau$  和交叉关联噪声对集合种群稳定性和灭绝时间的影响,分别作出  $P_{\text{st}}^{(1)}(x)$  和  $T_{\text{ex}}$  作为延时时间  $\tau$ ,交叉关联噪声强度  $\lambda$ ,加性噪声强度  $\alpha$  和乘性噪声强度  $D$  间的函数关系图.

通过方程 (27),可以得到定态概率密度随  $x$  和  $\tau$  的变化关系的图.从图 1 中,可以发现:1) 无论是图 1(a) 中  $\lambda = 0$  时,或者图 1(b) 中  $\lambda \neq 0$  时,图形曲度没有随着  $x$  和  $\tau$  变化而发生大的变化,也就是说,小延时时间对  $P_{\text{st}}(x)$  的影响微弱,小延时对种群的稳定性的影响很微小.2) 从图中可以看到,无论是图 1(a) 中  $\lambda = 0$  时,或者图 1(b) 中  $\lambda \neq 0$  时,  $P_{\text{st}}$  的峰值随  $\tau$  的增大,向着  $x = 0$  移动,也就是说延迟时增大,会使得集合种群对斑块的占有率减小,延时时间对集合种群对斑块的占有率的影响较大.

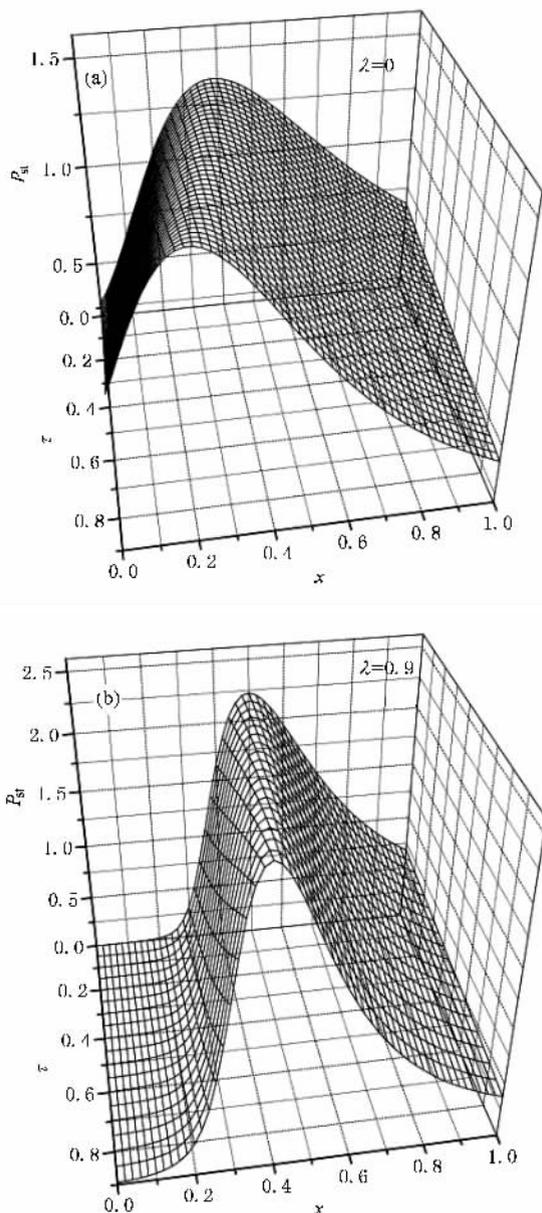


图 1 由方程 (27) 得到的,定态概率密度随  $\tau$  和  $x$  的变化(其中  $D = 1.0, a = 0.1, e = 0.8, b = 0.2, y = 0.01, A = 5$ ,而且(a)中  $\lambda = 0.0$ 和(b)中  $\lambda = 0.9$ )

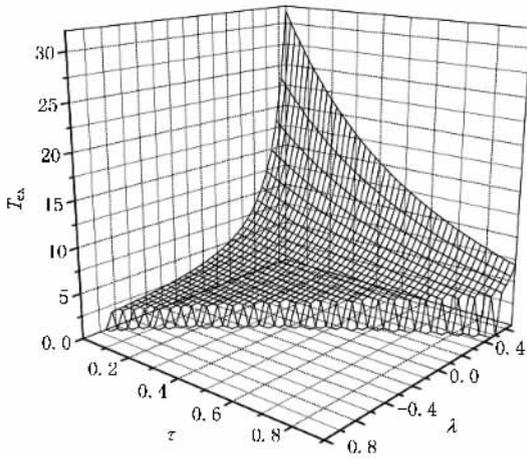


图 2 由方程(29)和方程(31)得到的,灭绝时间  $T_{ex}$  随  $\tau$  和  $\lambda$  的变化(其中  $D=1.0, a=0.1, e=0.8, b=0.2, \gamma=0.01, A=5$ )

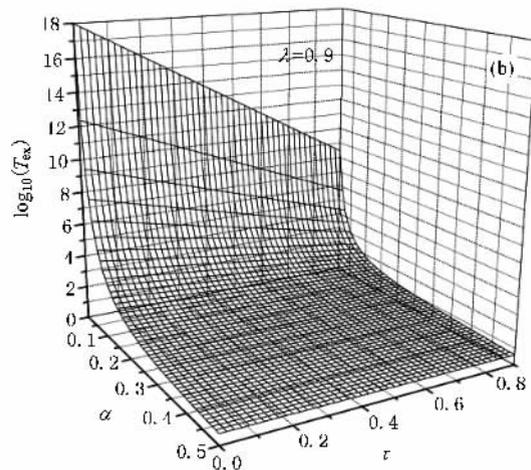
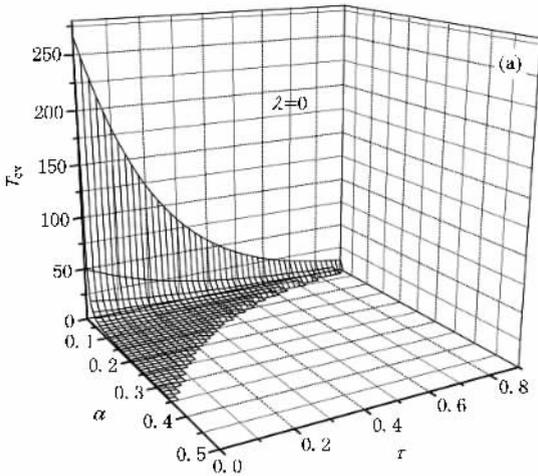


图 3 由方程(29)和方程(31)得到的,灭绝时间  $T_{ex}$  随  $\tau$  和  $\alpha$  的变化(其中  $D=1.0, a=0.1, e=0.8, b=0.2, \gamma=0.01, A=5$ ,而且(a)中  $\lambda=0.0$ 和(b)中  $\lambda=0.9$ )

利用方程(29)和方程(31),可以通过数值计算得到灭绝时间  $T_{ex}$ .为了分析延时时间和交叉关联噪声对灭绝时间的作用,分别作出灭绝时间  $T_{ex}$  为  $\tau, \lambda, \alpha$  和  $D$  的函数图(如图2至图4).其中图2表示交叉关联噪声强度  $\lambda$  和小延时时间  $\tau$  对灭绝时间  $T_{ex}$  的影响.从中可以看到,随着小延时  $\tau$  的增大,  $T_{ex}$  逐渐变小,这一性质不受  $\lambda$  的变化而改变.图3表示加性噪声强度  $\alpha$  和小延时时间  $\tau$  对灭绝时间  $T_{ex}$  的影响.可以看到无论是图3(a)中  $\lambda=0$  时,或者图3(b)中  $\lambda \neq 0$  时,灭绝时间  $T_{ex}$  都会随着小延时  $\tau$  的增大,逐渐变小,而且加性噪声强度也不能改变这一性质,也就是说集合种群的内部因素变化,不能改变小延时  $\tau$  对斑块中种群灭绝加速的趋势.

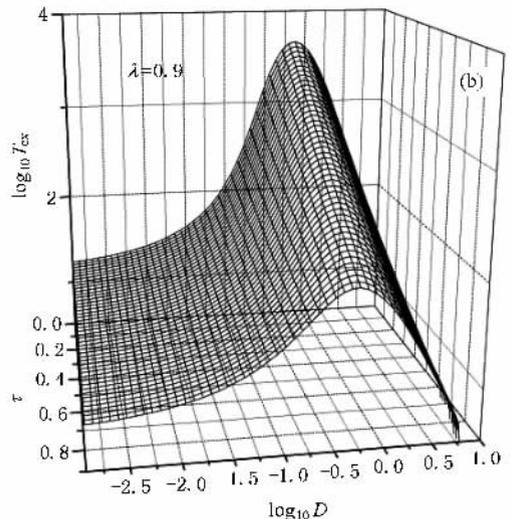
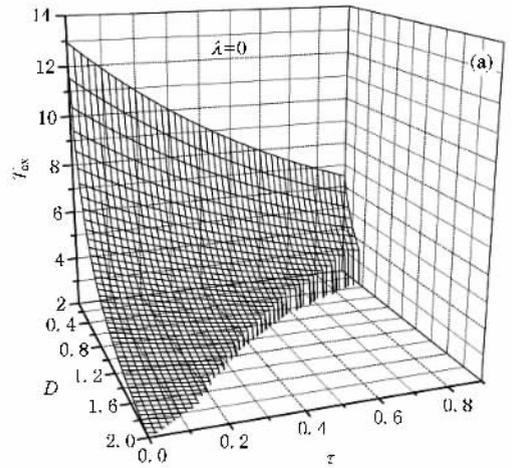


图 4 由方程(29)和方程(31)得到的,灭绝时间  $T_{ex}$  随  $\tau$  和  $D$  的变化(其中  $a=0.1, e=0.8, b=0.2, \gamma=0.01, A=5$ ,而且(a)中  $\lambda=0.0$ 和(b)中  $\lambda=0.9$ )

同样能从图 4 中发现和图 2 图 3 中一样的性质,乘性噪声强度也不能改变小延时时对增大加速斑块中种群灭亡的性质.而且从图 4(b)中,发现随着小延时的增大,文献 [22] 中的最佳的乘性噪声强度(即最佳的外部环境)对斑块中种群的延缓作用也变得越来越小了.

## 5. 结 论

本文在简化的 IFM 模型中引入延时时间和交

叉关联噪声,重点讨论了小延时时间对集合种群的稳定性和灭绝时间的影响.结论为

1. 小延时时间增大将驱使集合种群在斑块中占有率减小.也就是说,斑块中种群的死亡时间有小的增量时,会减少种群在斑块中的数量,当对斑块中种群的稳定性作用不大.

2. 无论外部环境,或者内部因素怎么变化,斑块中种群死亡时间的小延时增大,会加速斑块中种群的灭亡,而且还会减弱最佳外部环境的作用.

- [ 1 ] Levins R 1969 *Bull Entomol. Soc. Am.* **15** 237
- [ 2 ] Levins R 1970 *Lect. Notes. Math.* **2** 75
- [ 3 ] Lincoln R L *et al* 1982 *A dictionary of ecology, evolution and systematic* ( Cambridge University Press )
- [ 4 ] Gilpin M E ,Hanski I 1991 *Metapopulation Dynamics :Empirical and Theoretical Investigations* ( London : Academic Press )
- [ 5 ] Hanski I ,Simberloff D 1997 *The metapopulation approach , its history , conceptual domain and application to conservation* ( *Metapopulation Biology : Ecology , Genetics and Evolution* , Academic Press ,London ,UK ) pp5—26
- [ 6 ] Hanski I ,Pakkala T ,Kuussaari M ,Lei G 1995 *Oikos* **72** 21
- [ 7 ] Moilanen A ,Hanski I 1998 *Ecology* **79** 2503
- [ 8 ] Hastings A ,Harrison S 1994 *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **25** 167
- [ 9 ] Harrison S 1991 *Biol. J. Linn. Soc.* **42** 73
- [ 10 ] Ovaskainen O ,Sato K ,Bascompte J ,Hanski I 2002 *J. Theor. Biol.* **215** 95
- [ 11 ] Bascompte J 2001 *J. Theor. Biol.* **209** 373
- [ 12 ] Hanski I A 1994 *J. Animal Ecol.* **63** 151
- [ 13 ] May R M 1981 *Theoretical Ecology : Principles and Applications* ( Blackwell ,Oxford )
- [ 14 ] Hanski I 1997 *Metapopulation dynamics* . in : *Hanski I ,Gilpin M. Metapopulation Biology : Ecology , Genetics and Evolution* ( New York : Academic Press ) pp27—69
- [ 15 ] Wahlberg N ,Klemetti T ,Hanski I 2002 *Ecography* **25** 224
- [ 16 ] Ovaskainen O ,Hanski I 2001 *Theor. Popul. Biol.* **60** 281
- [ 17 ] Sole R V ,Bascompte J ,Valls J 1992 *J. Theor. Biol.* **159** 469
- [ 18 ] Mackey M ,Milton J 1995 *Physica D* **81** 1
- [ 19 ] Bak P ,Sneppen K 1993 *Phys. Rev. Lett.* **71** 4083
- [ 20 ] Bennett K D 1997 *Evolution and Ecology—The Pace of Life* ( Cambridge Univ. Press )
- [ 21 ] Sole R V ,Manrubia S C ,Benton M ,Bak P 1997 *Nature* **388** 764
- [ 22 ] De Blasio F V 1998 *Phys. Rev. E* **58** 6877
- [ 23 ] Nie L R ,Mei D C 2007 *Physics Letters A* **371** 111
- [ 24 ] Sompolinsky H ,Golomb D ,Kleinfeld D 1991 *Phys. Rev. A* **43** 6990
- Niebur E ,Schuster H G ,Kammen D M 1991 *Phys. Rev. Lett.* **67** 2753
- Rosenblum M G ,Pikovsky A S 2004 *Phys. Rev. Lett.* **92** 114102
- [ 25 ] Longtin A ,Milton J G ,Bos J E ,Mackey M C 1990 *Phys. Rev. A* **41** 6992
- [ 26 ] Budini A A ,Caceres M O 2004 *Phys. Rev. E* **70** 046104
- [ 27 ] Frank T D 2005 *Phys. Rev. E* **71** 031106
- Frank T D 2005 *Phys. Rev. E* **72** 011112
- [ 28 ] Risken H 1989 *The Fokker-Planck Equation : Methods of Solution and Applications* ( Berlin :Springer )
- [ 29 ] Bak P ,Sneppen K 1993 *Phys. Rev. Lett.* **71** 4083
- [ 30 ] Mackey M ,Milton J 1995 *Physica D* **81** 1
- [ 31 ] Grasman J 1996 *Bull. Math. Biol.* **58** 555
- [ 32 ] Grasman J ,Hille Ris Lambers R 1997 *Ecol. Modelling* **103** 71
- [ 33 ] Ovaskainen O ,Hanski I 2001 *Theor. Popul. Biol.* **60** 281
- [ 34 ] Wahlberg N ,Klemetti T ,Hanski I 2002 *Ecography* **25** 224
- [ 35 ] Gardiner C W 1983 *Handbook of Stochastic Methods* ( Berlin : Springer-Verlag )

# The time-delay effect of a metapopulation<sup>\*</sup>

Li Jiang-Cheng Mei Dong-Cheng<sup>†</sup>

(*School of Physical Science and Technology, Yunnan University, Kunming 650091, China*)

(Received 30 April 2008 ; revised manuscript received 29 May 2008)

## Abstract

The simplified incidence function model with small delay time was employed to study the stability and mean extinction time of a metapopulation. By numerically computing the mean passage time and analyzing the stationary probability distribution function of the metapopulation, we found that: 1) As delay time increases, the probability that patches are occupied by a metapopulation decreases; 2) As delay time increases, the mean extinction time of a metapopulation decreases.

**Keywords** : metapopulation, time-delay effect, extinction time

**PACC** : 0540, 0250

---

<sup>\*</sup> Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 10865006).

<sup>†</sup> E-mail: meidch@ynu.edu.cn