

草原生态食物链对人类活动干扰的响应

陈玲玲, 林振山, 梁仁君

(南京师范大学地理科学学院, 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 江苏 南京 210097)

[摘要] 运用非线性动力学方法, 建立在人类活动干扰下, 草原生态食物链上肉食种群-草食种群-草地资源三者的微分动力系统模型, 并对平衡态进行数值模拟, 研究草原生态食物链对人类活动的干扰随时间变化作出的响应. 研究表明: ① 系统达到平衡时, 草地资源密度与草食对肉食种群的转化率成正比, 与自身退化率、草食种群的消费率成反比, 表明三者间的密度调节与制约机制; ② 草地资源的退化率 m_3 大于生长率 r_a 时, 草地资源密度先迅速下降继而迅速上升; 草食种群与肉食种群均逐步灭绝, 表明人类应充分保护草地资源, 更要限制牲畜放牧的强度, 选择合理的捕杀强度是维持食物链生态平衡和保证生产效益的关键. 在此基础上, 文章对协调人类活动与草原生态环境的健康发展提出了建议.

[关键词] 生态食物链, 人类干扰, 动力学模式, 数值模拟

[中图分类号] F316.3 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1001-4616(2006)04-0117-06

The Respond of Ecological Food Chain to the Disturbance of Human Activity in Grassland

Chen Lingling, Lin Zhenshan, Liang Renjun

(School of Geographical Science, Nanjing Normal University, Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210097, China)

Abstract: Nonlinear dynamic means is utilized in this paper and a nonlinear dynamic model of the ecological food chain is established to describe the relationship among the predator, herbivore and meadow resource under the disturbance of human activity, which are the three most important elements lying in the ecological food chain. On the base of such a model, the steady state is numerical simulated and the respond of food chain to the disturbance of human activity along with the time is analyzed through simulation. The results show that: (1) When the system comes to balance, the density of meadow resource has a positive relationship with transition rate between herbivore and predator and a negative relation with its own degradation rate, also the consumption rate of herbivore, which indicates the mechanism of density accommodation and restriction among the three elements; (2) When the degradation rate of meadow resource is bigger than its growth rate, the density of meadow resource falls quickly and then rises rapidly, while herbivore and predator becomes dying out step by step and predator ones will die out in just forty years which indicate human beings must not only protect meadow resource, but also control the intention of depasture dumb things, and the rational intention is a key factor of guarantee of ecological balances and human benefits. On the base of such numerical simulation, some suggestions are put forward to harmonize the human activity and healthy development of grassland environment.

Key words: ecological food chain, human disturbance, dynamic model, numerical simulation

0 引言

草原是一个开放而特殊的生态系统, 看似结构单调、功能简化, 实则繁复多样、变化莫测. 在草原生态

收稿日期: 2005-04-10.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40371108)、国家“十五”“211”工程资助项目.

作者简介: 陈玲玲, 女, 1982—, 博士生, 主要从事资源、生态的学习与研究. E-mail: cllha@163.com.

通讯联系人: 林振山, 1955—, 教授, 博士生导师, 主要从事气候-环境-地理领域的教学与研究. E-mail: linzhenshan@njnu.edu.cn

系统中,肉食动物、草食动物与草地资源之间通过捕食与被捕食作用形成食物链(网)结构.肉食动物在草原生态食物链中通常占有顶级捕食者的地位,其种群的规模和动态,对草食动物具有控制作用,进而对牧草有保护作用,并对整个生态系统的结构和功能具有一定程度的调节作用^[1].肉食动物、草食动物与草地资源之间相互制约、相互作用,共同维护自然草原生态系统的动态平衡.而一旦“人”这样一个特殊的维度加入其中,系统原有的和谐格局就可能发生扰动.

事实确实如此,人类长期超载放牧以及对草地资源的不合理利用,草地退化十分严重,并改变了植物群落的组成、结构、功能以及土壤理化性质等^[2];人为干扰的不断加剧,极大地破坏了草原生态系统的平衡阈限,从而引起整个生态系统退化.目前,众多研究者在这一问题上已详尽阐述了人类不合理的干扰活动引起了草地资源退化并且提出恢复和保护草地资源的有效办法^[3-7,8].Marten 则从实验和模型上证明生态系统平衡态的微小变化也许短期内不会有太大危害,但超过一定阈值就会引起生态系统的突变^[9],这也警醒人类应减少不合理的干扰活动或降低干扰强度,以防草原生态系统的突变,维护系统的可持续发展.

综观以往的研究,学者较多的关注通过实践和观察对草原生态系统作定性描述,并提出生态问题的解决办法,但相对缺少过程和动力机制分析;同时,对草地资源^[7,10,11]这一草原生态食物链上的典型要素给予了较多关注,而很少涉及系统内各要素相互作用机制和演化方向预测的研究.生态系统中生态食物链的多平衡态问题关系到生态多样性,但由于生态食物链复杂的非线性过程,使得该问题的理论研究困难重重^[12],对草原生态系统内食物链上各要素的相互作用、相互制约机制的研究更是少之又少.非线性科学发展至今,量化研究和动力学机制的研究已深入到众多领域^[13],这类研究能给出动态方程从而对系统做出全面定量描述,擅长于动态的时间研究.草原食物链的生态平衡问题关系整个生态系统平衡及其功能的稳定和健康发展,研究食物链上重要营养级的相互影响和依赖关系就成为研究草原生态系统的重要组成部分.本文正是通过建立在人类活动干扰下,草原生态食物链上肉食动物(种群) - 草食动物(种群) - 草地资源的非线性模式来定量研究各要素之间相互作用的机制、变化规律及不同的人为活动干扰强度下,食物链随时间变化作出的响应,即食物链演化的速率和方向以及生物多样性的变化等,以为将来政府制定草原生态系统恢复及保护政策等提供科学依据,并为草原生态问题的深入研究打开新视角和提供新方法.

1 模式

用 N_1 表示草食种群(如羊,或称种群 1)在草地资源 R_a 上的大小(密度); k_{1a} 表示草地资源对草食种群的供养能力或种群平均每个个体对草地资源的消费率; v_{1a} 表示草食种群个体生存平均所需要消费资源 R_a 的量; $k_{1a}/v_{1a} = T_{1a}$ 表示草地资源 R_a 对物种 1 的转化率, $(k_{1a}R_a/v_{1a})$ 表示资源 R_a 对种群 1 的承载力, $(k_{1a}R_a/v_{1a})$ 是小于等于 1 的参数.用 p_1 表示种群 1 的净增长率(出生率与自然死亡率之差), m_1 表示人为活动干扰下对种群 1 的捕杀率.

N_2 表示肉食种群(如狼,或称种群 2)在草地资源 R_a 上的大小(密度); k_2 表示种群 1 对种群 2 的供养能力或种群 2 平均每个个体对种群 1 的消费率; v_2 表示种群 2 个体生存平均所需要消费 N_1 的量, $k_2/v_2 = T_2$ 表示草食种群对肉食种群的转化率.与种群 1 类似,用 p_2 表示种群 2 的净增长率, m_2 表示人类对种群 2 的捕杀率.

那么在草原生态系统中,草食种群密度 N_1 和肉食种群密度 N_2 有以下的动力方程:

$$\frac{dN_1}{dt} = p_1 N_1 (k_{1a} R_a) / v_{1a} - m_1 N_1 - N_2 k_2 N_1 \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = p_2 N_2 (k_2 N_1) / v_2 - m_2 N_2 \quad (2)$$

假设草地资源属于线性增长资源,增长系数为 r_a ,所以在没有承载任何种群之前,草地资源增长方程为:

$$\frac{dR_a}{dt} = r_a \quad (3)$$

草食动物种群所消费的草地资源率为 $N_1 k_{1a}$,人类不合理的活动造成的草地资源退化率为 m_3 ,那么草

地资源增长方程应为:

$$\frac{dR_a}{dt} = r_a - (N_1 k_{1a})R_a - m_3 R_a \quad (4)$$

草原生态系统是一个不断面临环境及人为活动胁迫的动态变化系统,这种变化过程是非线性的,方程(1)、(2)和(4)也就是我们所提出的草原生态食物链上肉食动物种群-草食动物种群-草地资源竞争共存的非线性模式,该模式的深入讨论将有助于研究草原生态系统的生态平衡问题.

2 关于平衡态的讨论

方程(1)、(2)和(4)的右边等于零则可以方便地求得草原生态系统的平衡态:

$$A \left(N_{10} = \frac{m_2}{p_2(k_2/v_2)}, N_{20} = \frac{r_a k_{1a} p_1 p_2}{v_{1a}(m_2 v_2 k_{1a} + m_3 p_2 k_2)}, R_{a0} = \frac{r_a(k_2/v_2)}{(m_2/p_2)k_{1a} + m_3(k_2/v_2)} \right) \quad (5)$$

从平衡态(5)可以看出:

(1) 系统达到平衡时,草食动物的种群密度 N_1 与肉食动物的被捕杀率成正比,与肉食动物的净增长率以及种群1对种群2的转化率 $k_2/v_2 = T_2$ 成反比(图1).

图1可以看出,肉食种群的净增长率 p_2 越大,需要消耗的草食动物数量 N_1 越多,使得草食动物数量越小;草食动物对肉食动物的转化率 T_2 越强或者肉食动物平均每个个体对草食动物的消费率越高,草食动物数量也越小.

(2) 系统达到平衡时,肉食动物的密度 N_2 与种群1、2的净增长率以及草地资源的增长率成正比,与种群1和2的消费率及草地资源的退化率成反比(图2).

图2描写了种群2的密度与草地资源生长率呈线性正相关关系,与草地资源在人类活动干扰下的退化率呈非线性负相关关系.草地资源增长率越高,所能供养的草食动物种群数量越多,肉食种群数量也就越多;草地资源退化率越接近零,即草地越接近原始的状态而没有受到人类活动干扰,肉食种群数量达到极大值,随着人类活动干扰加剧,草地资源对草食种群供养能力下降,肉食种群数量也逐渐减少.

(3) 系统达到平衡时,草地资源的密度与自身生长率以及种群1对种群2的转化率 $k_2/v_2 = T_2$ 成正比,与种群1的消费率及自身退化率成反比.种群1对种群2的转化率越高,即肉食种群对草食种群的消费率越高,保护了草食种群生存需要消费的草地资源,从而体现了顶级捕食者对牧草的保护及对生态系统的调节作用(图3).

3 不同人类活动干扰强度下,草原生态食物链及生态系统的演化方向

参数选取遵循生态食物链中能量分布呈“金字塔”的原则,营养级越高,物种数量越少,我们取: $k_{1a} = 0.5$, $k_2 = 0.2$, $v_{1a} = 0.6$, $v_2 = 0.3$, $N_1(0) = 0.2$, $N_2(0) = 0.02$, $R_a(0) = 0.5$; $p_1 = 0.15$, $p_2 = 0.1$, $r_a = 0.1$, $m_1 = m_2 = m_3 = 0.05$. 根据草地资源-草食-肉食种群的竞争共存模式,图4给出100年的数值模拟结果.

图4可以看出,肉食动物密度一直保持在较低的平衡态值上;草地资源密度先上升,10年左右达到峰值,而后逐渐下降至平衡态;草食种群的密度一直上升至60年左右趋于稳定.草食种群与草地资源密度的

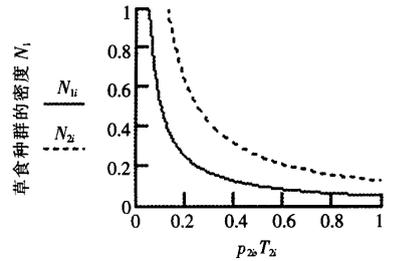


图1 种群1的密度与种群2的净增长率、种群1对种群2的转化率之间的非线性递减关系

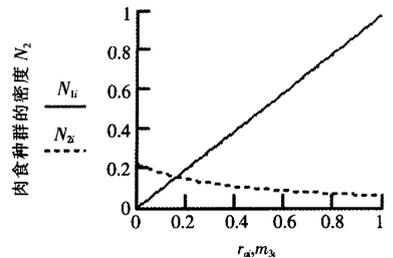


图2 种群2的密度与草地资源增长率及退化率的关系

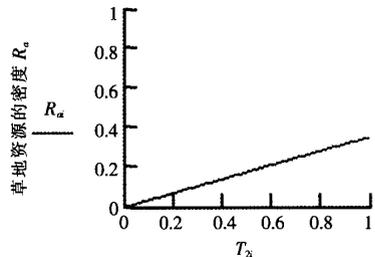


图3 草地资源的密度与种群1对2的转化率成正比

趋势出现不一致是因为时间的滞后性造成的,早期种群 1 的密度随资源密度升高而升高,一旦种群 1 的密度升高之后,导致资源大量消耗,使资源密度下降,由于种群 2 的密度减少,导致种群 1 密度继续增大,进而使资源密度迅速下降,反之又约束了种群 1 的继续增长,这正体现了生态系统的自调节机制以及顶级捕食者对牧草的保护作用。

3.1 人类过高的捕杀强度,打破了草原生态食物链原有的平衡

人类对肉食动物的捕杀强度日益增大,最典型的情况就是肉食种群在人类过高的捕杀强度下全部灭绝(即 $p_2 = 0$),此时草原生态食物链原有的平衡将被彻底打破,草原的生物多样性受到危害(如图 5)。

从图 5 看出,肉食动物灭绝后,生态食物链原有的肉食-草食-草地资源的平衡被打破,草食动物和草地资源构成单一的生态食物链结构。草食动物随着时间变化,在人类的捕杀活动干扰下, N_1 不断上升直至达到平衡态。草地资源却并没有因草食种群数量的下降而无限制增长,这是因为草原对草地资源的生态承载力是有限的。

在自然草原中,肉食动物的灭绝被我们视为生态食物链平衡被打破,而在有人类活动或居住区周边的草原中,肉食动物密度本身就很低,此时的生态食物链便可看作是草地资源与草食动物的单一联结。这种情况下人类

活动干扰的强度(对草食动物的捕杀强度)则是决定草食动物密度的重要因素。滥捕滥杀将导致草食种群维持在非常低的平衡态上,生态系统稳定性必然受损,过低的捕杀强度或零捕杀又影响了人类的生产效益,因此对草食种群的合理捕杀是维持食物链的生态平衡并保证草食种群的最大收获量^[14](人类生产效益的最大化)的关键。综合以上不难发现,人类对草食种群和肉食种群的捕杀都应在一个合理的范围之内,否则将以整个食物链的生态平衡和人类自身的生产效益为代价。

3.2 人类放牧强度增大加速草场退化,引起草畜矛盾

人类对草食动物(羊、牛等)皮毛需求日益增加,使得人类放牧的数量和强度不断增大,也就是草原地区草食动物净增长率越来越大。据统计,目前我国大多数省区的天然草地都存在着超载过度放牧的问题^[15],由于放牧区牲畜数量的剧增,草场压力加剧,草原得不到恢复,造成草原退化,最终引起土地沙漠化的蔓延。图 6 说明了其他环境条件不变,仅当人类放牧强度增大,即种群 1(草食动物)的净增长率增加时,种群 1 的密度迅速增加,食物链作用使种群 2 的密度不断增加,从较低的平衡态值逐渐变大;而草地资源

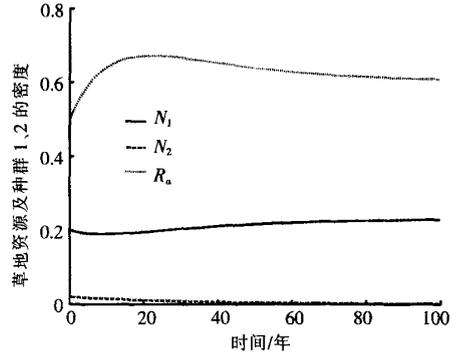


图 4 草地资源及种群 1、2 的密度随时间的变化趋势

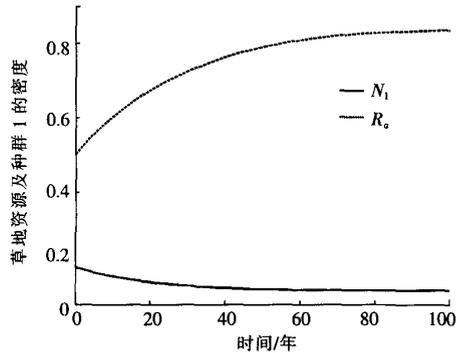
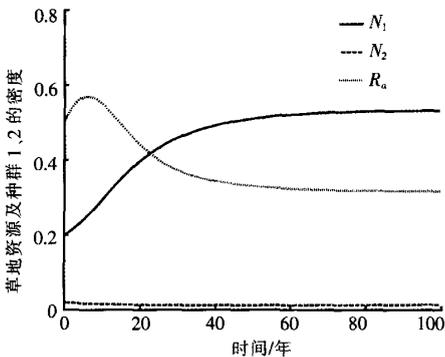
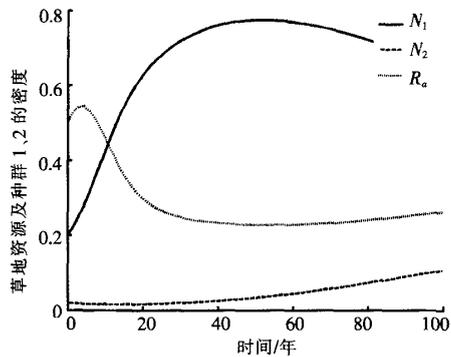


图 5 肉食动物灭绝对草地资源及种群 1 密度变化的影响



(a) $p_1=0.2$



(b) $p_1=0.3$

图 6 p_1 的变化对草地资源和种群 1、2 密度的影响

的密度与原先相比迅速下降,草原压力加大.当人类的放牧强度超过草原自然生产力的承载极限时,就会加速草场的退化和草原荒漠化,造成草畜矛盾,形成恶性循环.

3.3 草地资源净增长率 r_0 、退化率 m_3 的变化对草原生态的影响

人类过度放牧以及对草原的开垦强度比以往不断加大,草地植被得不到休养生息,产草量下降,导致草地生产力即净增长率降低;同时沙漠化加剧,草场退化率增高,图7给出了当草地资源净增长率降低,退化率增高后草原生态系统的变化.

从图7看出,当草地资源净增长率小于其退化率时,草地资源密度并非一直下降,而是先迅速下降而后迅速上升,

这是因为草食动物的密度因草地资源的锐减而下降,草食种群数量的减小很大程度上缓解了草地资源的压力,使资源密度再次增大;同时,肉食种群在40年左右的时间内就全部灭绝,草食种群也逐渐灭绝,说明草原生态食物链已经严重失衡.食物链是生态系统中最为重要的一个环节,食物链失衡必将导致系统功能的萎缩与紊乱.

从调查的情况来看,我国20世纪70年代草地退化面积占10%,80年代初占20%,90年代中期占30%,目前已上升到50%以上,而且仍以每年200万 hm^2 的速度发展^[16].总体上草地恶化的态势逐年加剧,已构成了资源与环境及社会经济的重大问题之一.

数值模拟与现实都证明了人类过度放牧以及对草原的无节制开垦导致草场退化率的急剧增大必将最终导致草原生态系统退化和功能紊乱.

4 结论

(1)通过建立肉食种群-草食种群-草地资源的非线性模式以及对平衡态的模拟与定量分析,证明当系统达到平衡时,草地资源的密度与种群1对种群2的转化率成正比,与自身退化率、种群1的消费率成反比.草食种群消费草地资源越少,肉食种群消费的草食种群越多,则草地资源消耗越少,体现了肉食-草食-草地资源三者相互之间的密度调节与制约作用,同时表明草食种群数量越多,对草地资源影响越大.

(2)人类对草地资源及生态食物链上各要素的干扰及其方式变化的多样,强度也越来越大.人类过度放牧引起草食种群净增长率增加,草场压力加剧,草场退化并且生态系统的功能减退.当草地资源的退化率大于增长率时,草地资源密度先迅速下降而后迅速上升,而草食与肉食种群都逐步灭绝,草地资源在食物链乃至整个生态系统中有着不可忽视的重要作用.人类不仅仅要保护草地资源,更应限制牲畜放牧的强度,在此基础上还应选择合理的捕杀强度,才能保证生态食物链的平衡及人类生产效益的最大化.

(3)目前我国草原地区的人口、资源与环境的矛盾已经突现,但处于国家全面进行经济建设的关键时期,难以做到大幅度的减少牲畜数量来保护草地,并且我国草地畜牧业生产力低而潜力大,因此,将传统的畜牧方式向现代化畜牧转变,发展生态畜牧业是必然选择^[6,17,18].在保护和建设草原生态环境的前提下,稳定发展草地畜牧业,不能追求暂时的经济效益,将精力集中在增加牲畜数量上,而要以草为本,考虑草地资源的承载能力,达到资源永续利用^[17,19].草地资源的保护和建设是保护草原生态环境的关键,应加强草地生态的保护和建设,从根本上减小天然草地的承载负担,实现生态效益和经济效益的结合.

(4)本文仅从影响草原生态食物链的最主要因素——人类活动干扰出发,探讨受到人类活动干扰的生态食物链上草地资源-草食-肉食种群相互作用的动力学机制及随时间变化对干扰作出的响应.自从人类对生态系统的干扰方式多样化以来,生态系统已从以生态食物链为主的链式结构转变为复杂的网状结构,因此对生态系统动力模型的建立需要考虑的因子就不仅限于生态食物链上的各要素.草原生态系统的退化其实是自然因素(如气候)、生物因素和人为因素三者共同作用的结果,今后可以考虑加入自然和生物等主要因素的影响来对草原生态系统的演化做数值模拟研究,应当会更加完善.

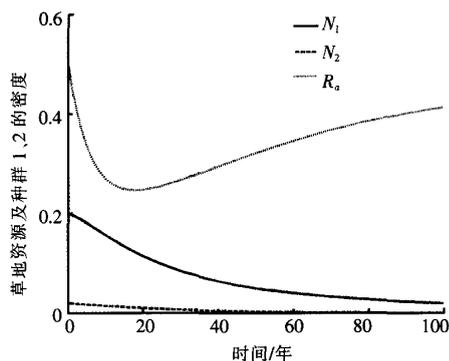


图7 $m_3 > r_0$ ($r_0=0.03, m_3=0.06$)时,草地资源,种群1,2密度的变化趋势

[参考文献]

- [1] 李德志,朱志玲,王绪平,等. 维系草原生态和谐的启迪与实证[J]. 生态学杂志,2004,24(6):612-690.
- [2] 李俊生,宋延龄,王学志,等. 放牧压力条件下荒漠草原小型哺乳动物群落多样性的空间格局[J]. 生态学报,2005,25(1):51-58.
- [3] 高英志,韩兴国,汪诗平. 放牧对草原土壤的影响[J]. 生态学报,2004,24(4):790-797.
- [4] 李金花,潘浩文,王刚. 内蒙古典型草原退化原因的初探[J]. 草业科学,2004,21(5):49-51.
- [5] 周华坤,赵新全,周立,等. 层次分析法在江河源区高寒草地退化研究中的作用[J]. 资源科学,2005,27(4):63-70.
- [6] 董孝斌,张新时. 我国草地的发展观[J]. 生态经济,2005(10):70-73.
- [7] 李博. 中国北方草地退化及其防治对策[J]. 中国农业科学,1999,30(6):1-8.
- [8] 宗锦耀,李维薇. 转变畜牧业生产方式是草原生态保护建设的有效途径[J]. 中国草地,2005,27(3):71-74.
- [9] Marten Scheffer, Stephen R Carpenter. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2003,18(12):648-656.
- [10] 刘黎明,张凤荣,赵英伟. 2000-2050年中国草地资源综合生产能力预测分析[J]. 草业学报,2003,11(1):1-3.
- [11] 曹晔,王钟建. 中国草地资源可持续利用问题研究[J]. 中国农村经济,1999(7):19-22.
- [12] 林振山, Li Larry. 水生态食物链多平衡态问题的理论研究[J]. 生态学报,2003,23(10):2066-2072.
- [13] 林振山. 非线性科学及其在地理学中的应用[M]. 北京:气象出版社,2003:6-18.
- [14] 谢正磊,林振山,齐相贞. 可再生资源非线性收获的策略研究[J]. 中国人口,资源与环境,2005,15(1):8-11.
- [15] 李瑜琴,赵景波. 过度放牧对生态环境的影响与控制对策[J]. 中国沙漠,2005,25(3):404-408.
- [16] 王堃,韩建国,周禾. 中国草业现状及发展战略[J]. 草地学报,2002,10(2):293-297.
- [17] 赵永泉,吴建民,沈贵林. 保护天然草地资源发展生态畜牧业[J]. 内蒙古草业,2005,17(2):52-53.
- [18] 许志信. 草地建设与畜牧业可持续发展[J]. 中国农村经济,2000(3):32-34.
- [19] 孙磊,魏学红,郑维列. 藏北高寒草地生态现状及可持续发展对策[J]. 草业科学,2005,22(10):10-12.

[责任编辑:陆炳新]