

不同竞争力的外来种入侵对栖息地毁坏的响应

刘会玉^{1 2} 林振山^{1 2} 齐相贞^{1 2} 沈 竟^{1 2}

(1. 南京师范大学地理科学学院, 江苏 南京 210046)

(2. 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 江苏 南京 210046)

[摘要] 初步建立了一个不同竞争力外来种入侵的动力模型,并模拟了外来种的竞争力对入侵的影响,以及不同竞争力外来种入侵对栖息地毁坏的响应过程. 研究表明:(1) 外来种入侵首先威胁的是与其竞争力相邻的弱本地种;(2) 在外来种成功入侵之后,将导致比其弱的本地种从强到弱依次灭绝;(3) 不同竞争力的外来种入侵对栖息地毁坏的响应是随其竞争等级的奇偶性而发生分异,栖息地毁坏对外来种入侵的影响受外来种竞争力和栖息地毁坏程度共同影响.

[关键词] 竞争力 扩散力 外来种入侵 栖息地毁坏

[中图分类号] Q141 **[文献标志码]** A **[文章编号]** 1001-4616(2011)03-0111-07

Responses of Exotic Invasions With Different Competitive Abilities to Habitat Destruction

Liu Huiyu^{1 2} ,Lin Zhenshan^{1 2} ,Qi Xiangzhen^{1 2} ,Shen Jing^{1 2}

(1. School of Geography Science ,Nanjing Normal University ,Nanjing 210046 ,China)

(2. Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction ,Nanjing 210046 ,China)

Abstract: Invasive alien species are increasingly being recognized as important drivers of ecological change. We have advanced a dynamical model of exotic invasion based on competition and dispersal trade on. The effects of the competition and dispersal abilities on invasion ,and the responses of exotic invasion to habitat destruction have been simulated in this paper. The results show that: (1) The introductions of alien species will threaten the species with similar competition first ,and then the poorer competitors. (2) The order of extinction induced by invasive species will rank from the best to the poorest. (3) The responses to habitat destruction will vary according to the odd-ranked and even-ranked species.

Key words: competition ,dispersal ability ,exotic invasion ,habitat destruction

外来种入侵不仅给当地经济和人类健康带来了严重后果,同时,为本地群落和生态系统带来显著影响,严重地威胁着物种多样性^[1,2]. 目前,针对每一个物种每一次入侵进行管理已远远超过管理者和科学家的能力范围. 因此,预防外来种入侵,从整个栖息地(景观)或者整个生态系统层次进行管理,要比针对某单个物种的行为更为经济有效^[3]. 尽管已有部分专家开始研究栖息地对植物入侵的影响,但是更多的是强调栖息地的性质、类型和空间结构等对外来种入侵的影响^[4-9],而较少研究栖息地毁坏与入侵行为的关系. 不断加剧的人类活动所导致的栖息地毁坏是当前物种多样性丧失的首要因素之一^[10]. 因此,只有将植物入侵与生境毁坏结合起来进行研究,才能有效地控制植物入侵和保护生境,并互相促进,从而更好地保护物种多样性,实现生态安全. 尽管已有研究发现栖息地毁坏对外来种入侵的促进作用^[3,11],但较少研究栖息地毁坏与外来种入侵之间的相互作用,以及它们对物种多样性的相互影响^[2,11]. 同时也较少考虑外来种不同的竞争力的影响^[5]. 但是,已有研究发现竞争在外来种入侵初期十分重要,影响到外来种的建群

收稿日期: 2010-12-10.

基金项目: 国家自然科学基金(40901094)、教育部博士点新教师基金(20093207120009)、江苏省高校自然科学基金(08KJB170001)、江苏高校优势学科建设工程资助项目.

通讯联系人: 刘会玉, 博士, 副教授, 研究方向: 集合种群生态学. E-mail: liuhuiyu@njnu.edu.cn

和传播^[12,13];而对外来种在其入侵初期阶段进行控制和根除相对经济有效.因此,研究外来种对栖息地毁坏的响应及其影响机制有利于在其入侵初期进行控制.与传统的实验研究相比,模型可以将入侵过程的不同影响因子综合起来进行模拟,因此很适合用来预测和控制外来入侵^[5].国内学者在 Tilman 模型^[14,15]的基础上,引入外来种,建立了外来种入侵的多物种竞争共存的模型^[16,17].然而,他们没有考虑外来种的不同竞争力.本文在充分考虑不同外来种的竞争力的基础上,建立了有关外来种入侵的动力模型,系统地模拟研究了栖息地毁坏对不同竞争力的外来种入侵的影响.

1 模型

在与环境的长期适应过程中,不同物种之间通过竞争-扩散均衡,逐渐形成了多物种的竞争共存,而栖息地毁坏则可以破坏这种平衡,用 Tilman 模型^[14,15]加以说明:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_j c_j p_j \quad i = 1, 2, 3, \dots, n, \quad (1)$$

式中 i 表示该物种在群落里的竞争力排序为第 i 强, p_i , c_i 和 m_i 分别代表物种 i 对栖息地的占有率(即物种多度)、扩散率和灭绝率, n 表示物种总数, D 为栖息地毁坏率.同时,强物种可以占据弱物种所在斑块和空白斑块,而弱物种则不能占据强物种所在斑块,只能占据更弱的物种所在斑块和空白斑块,即强弱物种之间是完全竞争排斥关系.方程(1)右边的第一项表示物种 i 对栖息地的成功占有;第二项表示物种 i 个体的死亡;第三项表示物种 i 被竞争力强的物种 j 取代.

为使强弱物种能竞争共存, Tilman 等^[14,15]提出了以下假设,并通过一些藻类和草类的观察实验证明了这种假设的合理性^[18,19].

$$m_i = m; p_i^0 |_{D=0} = q(1 - q)^{i-1} \quad c_i = m_i / (1 - q)^{2i-1}, \quad (2)$$

其中 q 代表最强物种对栖息地占有率的初始值, p_i^0 为栖息地尚未毁坏时不同物种对栖息地的占有率,以几何级数形式递减.由(2)式可见,物种竞争力越强,其多度越大,但是其扩散力越弱,从而使得不同物种在没有栖息地毁坏情况下,通过竞争-扩散均衡而达到竞争共存,使物种多度达到平衡态^[14,15].

Tilman 等^[15]根据模型(1)和假设(2)研究发现,在栖息地毁坏时,强物种将会按照强弱顺序依次灭绝,并且奇数强和偶数强物种的响应特征将发生分异.同时一旦栖息地毁坏满足以下条件,物种 i 将会灭绝:

$$D_i = 1 - (1 - q)^{2i-1}. \quad (3)$$

假设外来种在群落里的竞争力排序为 $i = K$ 在式(1)的基础上,外来种的种群动态以下式表示:

$$\frac{dp_{\text{exotic}}}{dt} = c_{\text{exotic}} p_{\text{exotic}} (1 - D - \sum_{j=1}^{K-1} p_j - p_{\text{exotic}}) - m_{\text{exotic}} p_{\text{exotic}} - \sum_{j=1}^{K-1} p_j c_j p_{\text{exotic}}, \quad (4)$$

其中 p_{exotic} , c_{exotic} 和 m_{exotic} 分别为外来种对栖息地的占有率、扩散率和死亡率.由(4)式可见,外来种在引入之后,将受到竞争力比其强的本地种 $i = 1, 2, 3, \dots, K - 1$ 的竞争排斥,并由于竞争力强的本地种的替代而丧失部分栖息地.同时,其只能入侵竞争力比其弱的本地种所占斑块和空白斑块.

因此,在考虑外来种引入及其竞争力的条件下,模式(1)被扩展为有关外来种入侵的动力模型:

$$\begin{cases} \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_j c_j p_j & i < K, \\ \frac{dp_{\text{exotic}}}{dt} = c_{\text{exotic}} p_{\text{exotic}} (1 - D - \sum_{j=1}^{K-1} p_j - p_{\text{exotic}}) - m_{\text{exotic}} p_{\text{exotic}} - \sum_{j=1}^{K-1} p_j c_j p_{\text{exotic}}, \\ \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - D - \sum_{j=1}^i p_j - p_{\text{exotic}}) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_j c_j p_j - p_i c_{\text{exotic}} p_{\text{exotic}} & i \geq K, \end{cases} \quad i = 1, 2, 3, \dots, n. \quad (5)$$

由式(5)可见,原竞争力排序为 $i = 1, 2, \dots, K - 1$ 的本地种,竞争力比外来种强,因而不受外来种影响;原竞争力排序为 $i = K, \dots, n$ 的本地种,因竞争力比外来种弱,将无法侵占外来种所在斑块,同时,其部分栖息地将被外来种入侵.由式(5),我们可以计算出外来种的平衡态:

$$\hat{p}_{\text{exotic}} = 1 - D - \frac{m_{\text{exotic}}}{c_{\text{exotic}}} - \sum_{j=1}^{k-1} \hat{p}_j \left(1 + \frac{c_j}{c_{\text{exotic}}} \right), \quad (6)$$

其中 \hat{p}_{exotic} \hat{p}_j 分别为外来种和比外来种竞争力强的本地种 j 的平衡态多度(计算过程见 [15])。外来种平衡态多度主要受比其强的本地种的平衡态影响。

在本文中,假设外来种原始多度 $p_{\text{exotic}}^0 = 0.005$,那么,外来种要入侵成功的话,平衡态多度要大于等于其原始多度,即:

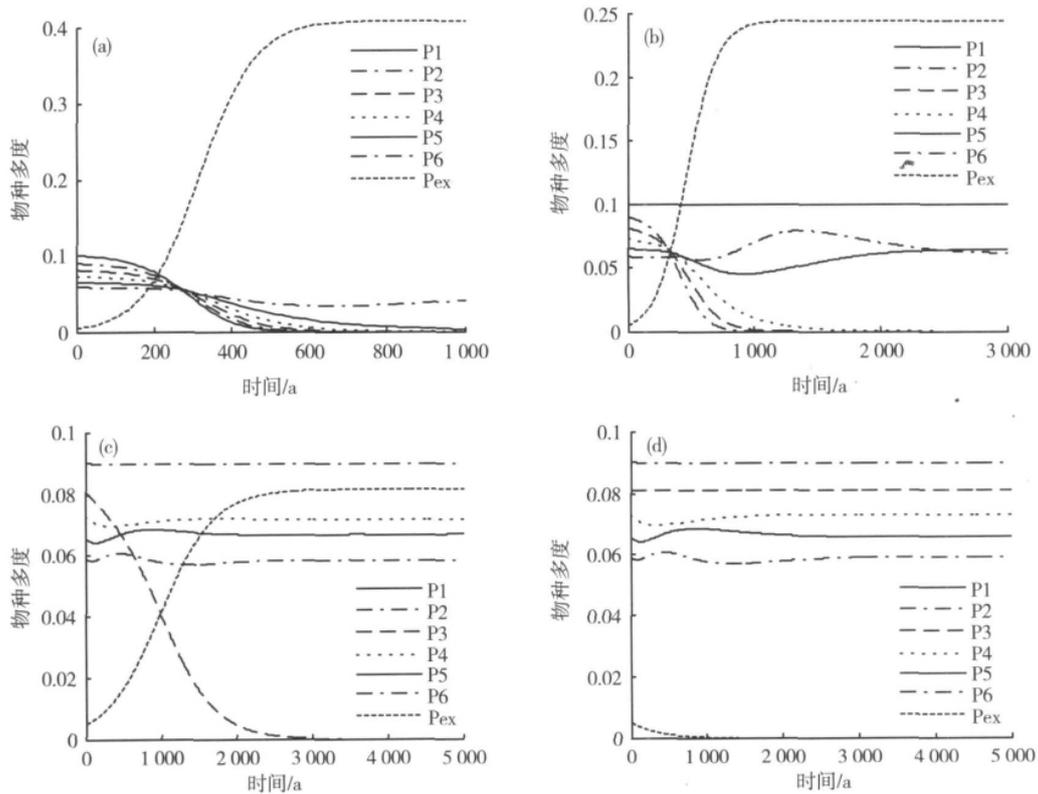
$$\hat{p}_{\text{exotic}} \geq p_{\text{exotic}}^0 = 0.005. \quad (7)$$

迁移繁殖率与竞争力是影响外来种入侵性的重要因素^[20],因此,本文主要研究扩散力和竞争力对种群的影响,而假设所有物种的死亡率相同,即: $m_i = m_{\text{exotic}} = 0.02/a$ 。同时,为了研究方便,本文假设栖息地中仅有 6 个本地种(即 $n = 6$)。所有模拟都是在 matlab2007 程序中进行的。

2 模拟结果

2.1 栖息地未受毁坏时 ($D = 0$)

图 1 是 $q = 0.1$ 时,不同竞争力的外来种入侵的过程($c_{\text{exotic}} = 0.0399$)。当 $q = 0.1$,本地种 1,2,3,4,5 和 6 的扩散力分别为:0.0222,0.0274,0.0339,0.0418,0.0516,0.0637。可见,外来种的扩散力强于本地种 1 和 2,而弱于其他本地种。



$q=0.1, c_{\text{exotic}}=0.0399$, (a) $K=1$, (b) $K=2$, (c) $K=3$, (d) $K=4$

图 1 不同竞争力的外来种入侵

Fig.1 The invasion process of exotic species with different competitive abilities

从图 1 见,在外来种竞争能力最强时,由于扩散力较强,大于本地种 1 和 2,外来种迅速入侵成功,除了物种 6 由于扩散力强而幸存外,其他本地种按强弱顺序依次灭绝。而当竞争力为第 2 强时,导致竞争力相邻的本地种 2 首先灭绝,随之,本地种 3 和 4 依次灭绝。而弱物种 5 和 6 由于强物种的灭绝,竞争压力大幅减小,同时,其扩散力比外来种强,在短暂衰退后反而得到了进一步壮大。而当外来种竞争力为第 3 强时,外来种的入侵仅导致竞争力相邻的物种 3 灭绝,而其他物种由于扩散力比外来种强而影响较小。当外来种竞争力为 4 时,由于扩散力和竞争力较弱,最终入侵失败。

扩散力对预测外来种的传播十分重要^[20]. 那么在不同竞争力下, 外来种的扩散率如何影响入侵呢? 图2是根据式(6)和式(7)计算出的不同竞争力外来种平衡态多度随扩散率的变化.

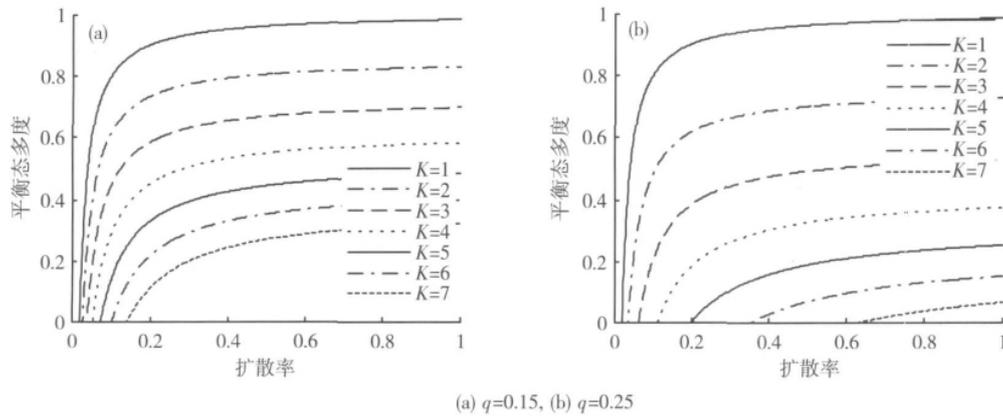


图2 不同竞争力的外来种平衡态多度随扩散率的变化

Fig.2 The equilibrium abundances of exotic species change with dispersal rates

从图2可见, 外来种的扩散力对成功入侵十分重要, 必须达到一定程度, 才能入侵成功, 并且, 竞争力越强, 成功入侵所需达到的扩散率越小. 同时, 外来种平衡态多度随扩散力的增长先是快速增长, 随后逐渐平缓.

2.2 不同竞争力的外来种入侵对栖息地毁坏的响应(D > 0)

在栖息地遭受毁坏时, 将会改变群落里不同物种之间的平衡, 从而使得不同物种抵御外来种入侵的能力发生改变. 那么, 栖息地毁坏是如何影响外来种入侵的呢? 图3是 q = 0.1 时, 不同竞争力的外来种入侵对栖息地毁坏的响应(D = 0.3).

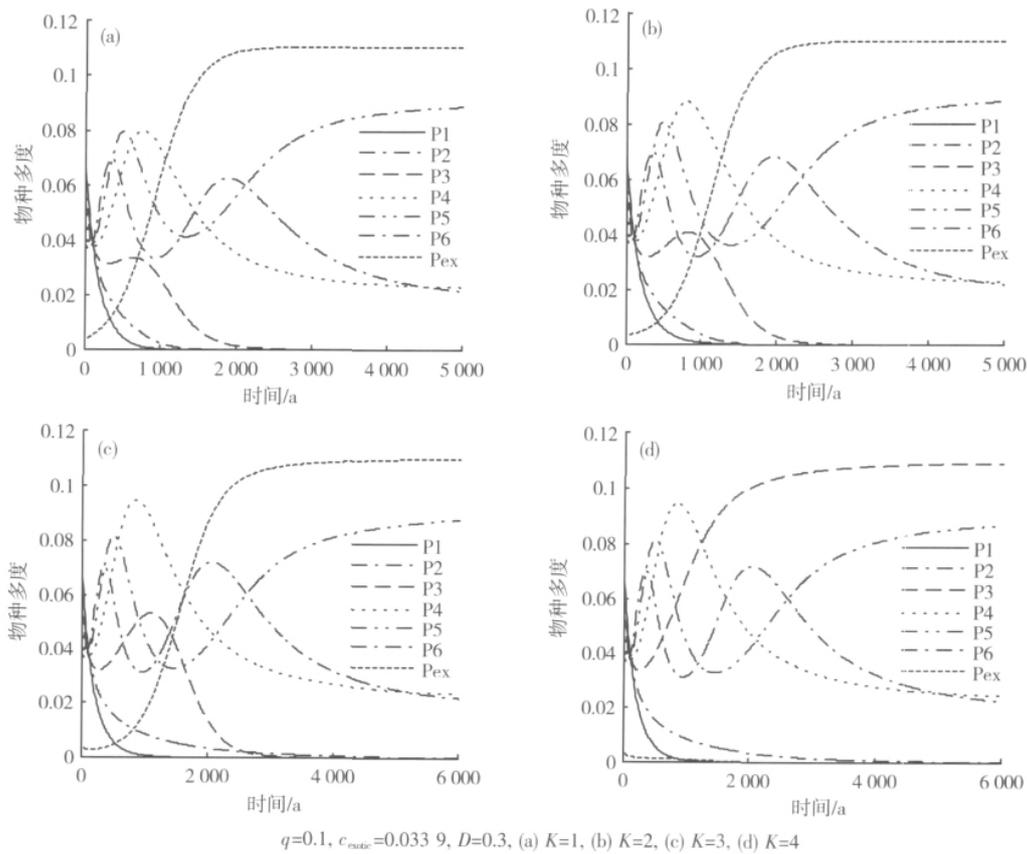


图3 外来种入侵对栖息地毁坏的响应

Fig.3 The response of exotic invasion to habitat destruction

根据式(3) 当 $D = 0.3$ 时, 没有外来种的情况下, 物种 1 和 2 依次灭绝. 从图 3a 和图 1a 可见, 在栖息地毁坏或外来种入侵时, 物种 1 和 2 都会灭绝. 在栖息地毁坏和外来种入侵的共同影响下, 物种 1、2 和 3 的灭绝时间大大延迟, 本地种 4 和 5 能幸存下来. 同时, 外来种入侵成功的时间滞后了几百年, 且物种多度远小于栖息地未毁坏时. 可见, 由于栖息地毁坏, 抑制了外来种入侵, 使得本地种所受竞争压力减小, 从而使得本地种 1、2 和 3 灭绝时间滞后, 而物种 4 和 5 得以存活. 从图 3b 和图 1b 可见, 在 $K = 2$ 时, 外来种受到栖息地毁坏的抑制, 多度大幅减小, 使得本地种 2 和 3 竞争压力减小, 灭绝时间延迟, 而本地种 4 得以幸存. 而从图 3c 和图 1c 可见, 物种 1 和 2 尽管不受外来种影响, 但是由于栖息地毁坏而灭绝, 并使得外来种的竞争压力减小, 从而促进了其增长. 从图 3d 和 1d 可见, 栖息地毁坏下, 外来种快速灭绝.

由此可见, 栖息地毁坏对不同竞争力的外来种入侵的影响是不一样的, 既有促进作用, 亦有抑制作用. 那么不同程度栖息地毁坏对外来种的入侵影响是否相同呢? 图 4 模拟了不同程度栖息地毁坏对外来种入侵的影响 ($q = 0.3, K = 4$).

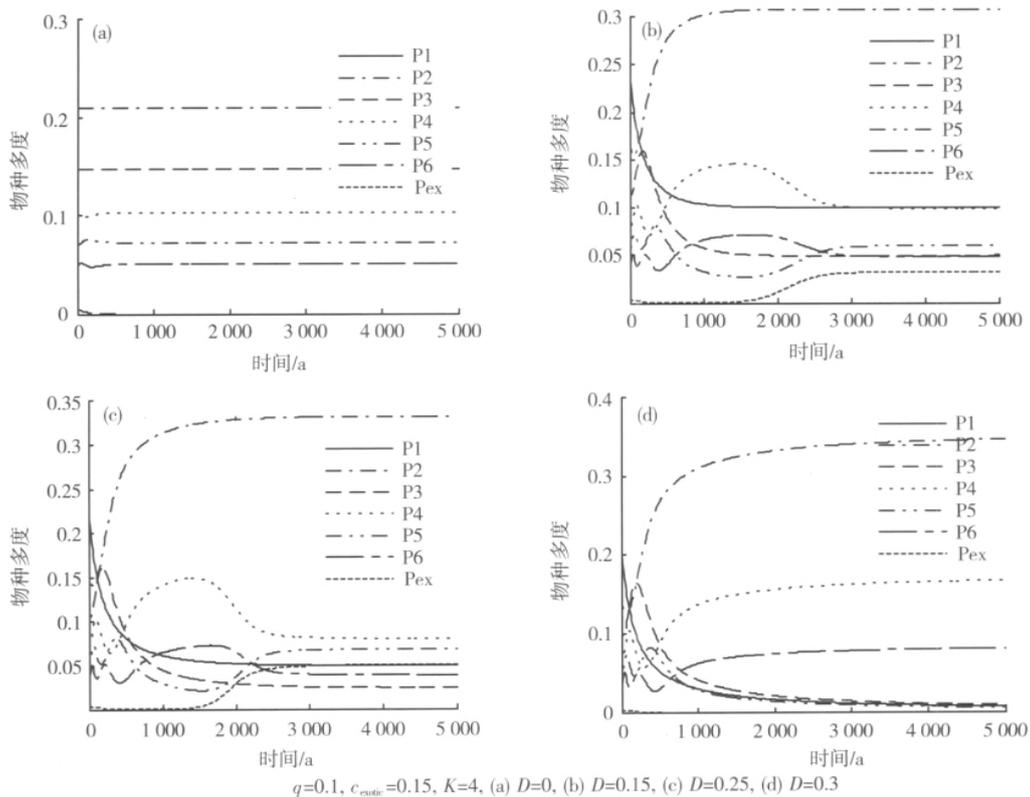


图 4 外来种入侵对不同程度栖息地毁坏的响应

Fig.4 Responses of the invasion of exotic species to habitat destruction

由图 4 可见, 在栖息地尚未被破坏下, 外来种无法成功入侵. 而 $D = 0.15$ 时, 由于栖息地毁坏导致奇数强的本地种衰退, 尤其是与外来种竞争力相邻本地种 3 的衰退, 使其所受到的竞争压力减少, 从而使其能在新的群落里续存下来. 当 $D = 0.25$ 时, 奇数强的本地种衰退更为厉害, 使得外来种成功入侵, 并且其多度要大于 $D = 0.15$ 时. 而当 $D = 0.3$ 时, 栖息地毁坏过度, 导致外来种入侵失败. 因此, 适度的栖息地毁坏可以促进外来种入侵成功.

图 5 模拟了不同程度栖息地毁坏下, 不同竞争力外来种的平衡态多度. 其中横坐标 $D = 0.2, 0.49, 0.67, 0.79$ 和 0.87 是根据式(3) 计算的物种 1、2、3、4 和 5 灭绝所需的最小栖息地毁坏率^[15].

从图 5 可见, 由于栖息地毁坏导致本地种群演化发生了奇偶的分异^[21], 使得不同竞争力外来种对栖息地毁坏的响应也发生了奇偶的分异. 对于奇数强的外来种而言, 由于栖息地毁坏时, 将会首先导致偶数强的本地种壮大, 而奇数强的本地种衰退, 使得奇数强的外来种由于相邻的偶数强的本地种的壮大, 使其竞争压力大幅增加, 而受到抑制. 而偶数强的外来种则由于相邻的奇数强的本地种的衰退, 竞争压力减

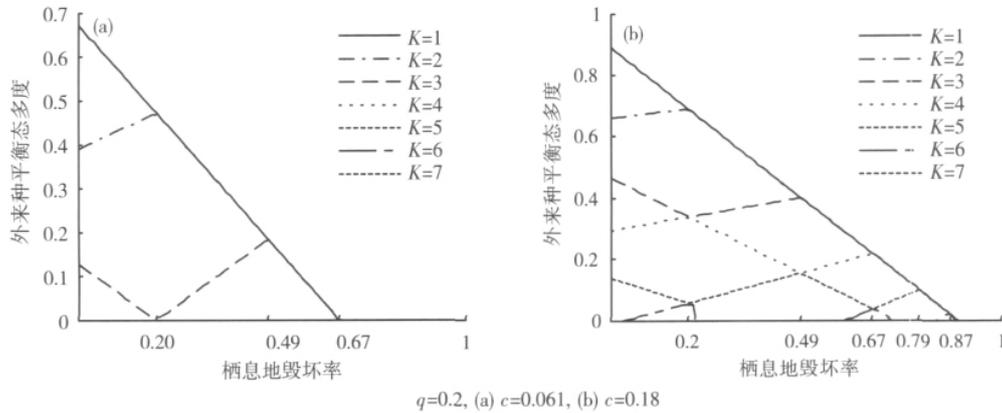


图 5 不同竞争力外来种平衡态多度随栖息地毁坏的变化

Fig.5 The response of exotic invasion with different competitive abilities to habitat destruction

小而得到促进. 而后 随着最强物种的灭绝, 偶数强的物种达到了增长的最高点, 而奇数强物种达到了最低点, 从而使得奇数强的外来种多度达到谷值, 而偶数强外来种多度达到峰值. 因此, 随着更多本地种的灭绝, 使得外来种的多度发生波动起伏. 最终, 当栖息地毁坏过大时, 外来种将无法成功入侵. 因此, 栖息地毁坏对奇数强的外来种首先是抑制作用, 而后是抑制和促进交替作用, 如图 5a 的外来种竞争力为 1 和 3, 图 5b 的外来种竞争力为 1, 3 和 5. 而对于偶数强的外来种, 栖息地毁坏先是促进, 之后是抑制和促进作用相互交替. 尤其是, 在 $c = 0.18$ 时, 竞争力排序为 6 的外来种, 在栖息地未毁坏时, 无法成功入侵, 但是随着栖息地毁坏的加重, 却能成功入侵. 当扩散力较小, 并且竞争力也很小时, 外来种无法入侵成功, 而栖息地毁坏对其既无促进, 也无抑制作用. 如 $c = 0.061$ 时, 外来种竞争力为 4, 5, 6 和 7.

3 讨论与结论

李乐等^[22] 研究温州地区黑荆树入侵群落的竞争与动态时发现, 在黑荆树没有优势甚至处于劣势时, 对其他物种影响较小, 并最终能稳定共存, 而对那些竞争力不强的物种则存在较大的排斥. 而本文的模型亦假设了外来种对竞争力比其强的本地种没有影响, 而仅影响到竞争力比其弱的本地种, 尤其是竞争力与其相邻的物种. 这是因为竞争力相近的两个物种之间的竞争最为激烈. 同时, 外来种入侵, 将可能导致比其弱的本地种由强到弱依次灭绝, 这是因为弱物种的扩散力较强, 将比其竞争力较强的物种更容易逃逸外来干扰^[14, 15].

栖息地毁坏如同其他干扰一样被认为是促进植物入侵的一个重要因子^[3-6]. 然而, 栖息地毁坏并不一定在所有情形下都会促进外来种入侵^[23]. 我们的研究发现, 不同竞争等级的外来种入侵对栖息地毁坏的响应发生了奇偶分异: 奇数强的外来种入侵, 随着栖息地毁坏, 首先受到抑制, 之后随着更强的本地种的灭绝, 其抑制和促进作用交替. 而对于偶数强的外来种, 栖息地毁坏首先可以一定程度促进其入侵, 之后随着更强的本地种的灭绝促进与抑制作用交替. Marvier 等^[3] 认为保护栖息地将对抵御外来种入侵十分有效. 然而通过我们的研究发现, 不同程度的栖息地毁坏对不同竞争等级的外来种的影响是非常复杂的, 因而针对不同竞争力的外来种入侵, 应该采取不同的栖息地保护策略. 栖息地毁坏对外来种的影响, 不仅受外来种的扩散力影响, 同时还受其竞争力强弱的影响. 同时, 不同程度的栖息地毁坏改变了本地种群落物种的构成, 从而影响着外来种入侵的成功与否.

影响外来种入侵成功与否的因素既包括了竞争力、扩散力等生物特性, 也包括了栖息地面积、形状、空间结构和性质等特征^[23]. 然而本文仅仅研究了外来种的竞争力和扩散力对外来种入侵成功与否的影响, 而对栖息地性质的研究, 也仅仅研究了栖息地面积丧失的影响. 因此, 在未来的工作中, 我们将进一步考虑更多的因素.

[参考文献]

- [1] Sakai A K , Allendorf F W , Holt J S et al. The population biology of invasive species [J]. *Annu Rev Ecol Syst* ,2001 32: 305-332.
- [2] Drury K L S , Drake J M , Lodge D M , et al. Immigration events dispersed in space and time: Factors affecting invasion success [J]. *Ecol Model* ,2007 206(10) : 63-78.
- [3] Marvier M , Kareiva P , Neubert M G. Habitat destruction , fragmentation , and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation [J]. *Risk Anal* ,2004 24(4) : 869-878.
- [4] Goslee S C , Peters D P , Beck K G. Spatial prediction of invasion success across heterogeneous landscapes using an Individual-Based Model [J]. *Biol Invas* ,2006 8(2) : 193-110.
- [5] Cannas S A , Marco D E , Páez S A. Modelling biological invasions: species traits , species interactions , and habitat heterogeneity [J]. *Math Biosci* ,2003 183(1) : 93-110.
- [6] Simonova D , Lososova Z. Which factors determine plant invasion in man-made habitats in the Czech Republic Perspectives in plant ecology [J]. *Evolution and Systematic* ,2008 10(2) : 89-100.
- [7] 陈国奇 郭水良 印丽萍. 外来入侵种植物学性状和环境因子间关系的典范对应分析 [J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版* ,2008 34(5) : 571-577.
- [8] 崔清国 彭华 李仁强 等. 生境类型对入侵植物肿柄菊 (*Tithonia diversifolia*) 种群和个体水平特征的影响 [J]. *生态学报* ,2007 27(11) : 4 671-4 677.
- [9] 董世魁 崔保山 刘世梁 等. 滇缅国际通道沿线紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum*) 的分布规律及其与环境因子的关系 [J]. *环境科学学报* ,2008 28(2) : 278-288.
- [10] 刘会玉 林振山. 物种多样性对栖息地破坏时间异质性的响应 [J]. *生态学杂志* ,2007 26(5) : 765-770.
- [11] Alofs K M , Fowler N L. Habitat fragmentation caused by woody plant encroachment inhibits the spread of an invasive grass [J]. *J Appl Ecol* ,2010 47(2) : 338-347.
- [12] Branch G M , Steffani C N. Can we predict the effects of alien species? A case-history of the invasion of South Africa by *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) [J]. *J Exp Mar Biol Ecol* ,2004 300(1/2) : 189-215.
- [13] Corbin J D , D' Antonio C M. Competition between native perennial and exotic annual grasses: implications foran historical invasion [J]. *Ecology* ,2004 85(5) : 1 273-1 283.
- [14] Tilman D , May R M , Lehman C L et al. Habitat destruction and the extinction debt [J]. *Nature* ,1994 371: 65-66.
- [15] Tilman D , Lehman C L , Yin C J. Habitat destruction , dispersal and deterministic extinction in competitive communities [J]. *Am Nat* ,1997 149(3) : 407-435.
- [16] 齐相贞 林振山. 外来种入侵的不确定性动态模拟 [J]. *生态学报* ,2005 25(9) : 2 434-2 439.
- [17] 陈玲玲 林振山. 不同栖息地状态下外来种入侵及对本地种生存影响的模拟 [J]. *生态学报* ,2008 28(4) : 1 366-1 375.
- [18] Tilman D , Wedin D. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a Nitrogen gradient [J]. *Ecology* ,1991 72(2) : 685-700.
- [19] Wedin D , Tilman D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition [J]. *Ecol Monogr* ,1993 63(2) : 199-229.
- [20] Didham R K , Tylianakis J M , Germell N J , et al. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline [J]. *Trends in Ecology & Evolution* ,2007 22(9) : 489-496.
- [21] Klausmeier C A. Extinction in multispecies and spatially explicit models of habitat destruction [J]. *Am Nat* ,1998 152(2) : 303-310.
- [22] 李乐 骆争荣 李琼 等. 温州地区黑荆树入侵群落的竞争与动态 [J]. *生态学报* ,2009 29(12) : 6 622-6 629.
- [23] Inderjit. Plant invasions: Habitat invasibility and dominance of invasive plant species [J]. *Plant and Soil* ,2005 277(1/2) : 1-5.

[责任编辑: 丁 蓉]