

非 A llee 与 A llee 竞争种群系统的动力学研究

陈玲玲, 林振山

(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 210046)

[摘要] 将 A llee 效应引入 2- 竞争种群系统, 建立了具有 A llee 效应的 2- 竞争种群演化动态模型, 对非 A llee 与 A llee 竞争种群系统演化进行动力学研究. 模拟结果表明: ①A llee 效应导致两竞争种群系统具有多个平衡态. ②A llee 效应使竞争共存物种无法续存甚至全部灭绝, 最终平衡态值随初始斑块占有率变化而变化. ③A llee 效应可能使竞争排斥物种共同灭绝, 且效应越强, 物种存活时间越短; 但 A llee 效应不会增强物种的竞争优势, 反而可能使强物种变弱, 弱物种变强, 其具有与栖息地破坏类似的影响种群竞争等级排序的作用. ④A llee 效应对种群续存是极不稳定的干扰因素, 微小的变化都将引起系统平衡态的剧变. 然而较高的初始斑块占有率也可能使原本濒于灭绝或竞争排斥的物种继续存活.

[关键词] A llee 效应, 2- 竞争种群, 平衡态, 竞争共存, 竞争排斥

[中图分类号] P942 [文献标识码] A [文章编号] 1001-4616(2008)02-0124-06

Dynam ic Study on the Non-A llee and A llee System of Two-competitive Species

Chen L ingling L in Zhenshan

(School of G eographic Sciences Nanjing Normal University, Jiangsu Key Laboratory of
Enviromental Change and Ecological Construction, Nanjing 210046 China)

Abstract A llee effect is introduced into the two-competitive species system to establish a two-species dynam ic model subject to the A llee effect, and the non-A llee and A llee system of two-competitive species are individually simulated. Numerical simulation results show that: (1) The A llee effect could lead to multiple stable states in the two-species competitive system. (2) It causes the coexistence impossible and even extinction of both species. Ultimate equilibrium will be changed with initial patch occupancies. (3) With competitive exclusion, the A llee effect could cause all species to go extinction. The stronger the A llee effect is, the shorter the species' survival period would be. It degrades the superior species to be inferior and upgrades the inferior superior, similar in habitat destruction affecting the species ecological order. (4) As a destabilizing factor in stability and in species persistence in the evolvement, it will significantly affect the equilibrium even if it is slightly changed. Moreover, high initial patch occupancies may help persistence of those going extinction, which demonstrates A llee effect must be fully considered in the process of rare animals protection.

Key words A llee effect, two competitive species, equilibrium, competitive coexistence, competitive exclusion

如果一个种群受到 A llee 效应^[1]影响, 其密度低于某一阈值时, 物种将会灭绝, 原因是种群密度过于稀疏时, 种群个体将难以找到配偶或近亲繁殖等因素导致出生率减小, 死亡率增加, 从而使种群密度出现负增长^[2]. 具有 A llee 效应的局域种群动态及实证研究已成为种群生态学研究关注的热点之一^[3-5].

在局域种群动态研究中, 种群竞争是决定生态系统结构和功能的关键生态过程之一, 也是生态研究的焦点. 国内外学者对种群的竞争进行了大量的研究, 如林振山等^[6-7]、Hansk i 等^[8-9]、Ovaskainen 等^[10]从栖息地毁坏及景观异质性的角度研究了集合种群的竞争共存、排序和竞争优势排序下的种群长期动态. 但是, 以往研究往往忽视了 A llee 效应对种群动态的影响, 那么 A llee 效应系统中的竞争种群能够继续共存还是死亡? 竞争种群系统对 A llee 效应的响应机制如何? 特别是那些濒危种群更易受到 A llee 效应的影

响, 在人们生态环境保护意识日益强烈的今天, 对这些问题进行深入探讨和研究尤为重要。

本文通过建立具有 Allee 效应的 2- 竞争物种演化动态模型, 利用平衡态分析与数值模拟相结合的方法, 从动力学上开展 Allee 效应影响下竞争种群动态的模拟与预测。旨在揭示 Allee 效应对竞争种群演化的生态作用以及 Allee 效应影响下的竞争种群的演化动态规律。

1 模型的建立

设甲乙两个种群, 独自生存时密度增长均遵从 Logistic 规律。当其共存于同一环境时, 必然会对有限资源产生竞争作用。记 x, y 是两竞争种群数量, r_1, r_2 分别是它们的内禀增长率, N_1, N_2 分别是最大环境容量。那么两种群争夺有限资源的竞争模式^[11] 为:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= r_1 x \left(1 - \frac{x}{N_1} - b_1 \frac{y}{N_2} \right), \\ \frac{dy}{dt} &= r_2 y \left(1 - \frac{y}{N_2} - b_2 \frac{x}{N_1} \right),\end{aligned}\quad (1)$$

对于种群甲来说, 竞争效应与种群乙的数量 y (相对于 N_2 而言) 成正比, 与 N_2 成反比; 比例系数 b_1 表示单位数量乙 (相对 N_2 而言) 消耗的供养甲的食物量为单位数量甲 (相对 N_1) 消耗的供养乙的食物量的 b_1 倍。类似地, 甲的存在也同样影响了种群乙的增长^[11]。

将 Allee 效应引进模型, 提出具有 Allee 效应的 2- 物种种群竞争模型:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= r_1 x \left(1 - \frac{x}{N_1} - b_1 \frac{y}{N_2} \right) \left(\frac{x}{N_1} - B_1 \right), \\ \frac{dy}{dt} &= r_2 y \left(1 - \frac{y}{N_2} - b_2 \frac{x}{N_1} \right) \left(\frac{y}{N_2} - B_2 \right),\end{aligned}\quad (2)$$

B_1, B_2 分别表示种群甲、乙的 Allee 效应系数, 使种群的增长率 r_1, r_2 分别下降为 $r_1 \left(\frac{x}{N_1} - B_1 \right)$ 、 $r_2 \left(\frac{y}{N_2} - B_2 \right)$ 。不难看出, $b_1 > 1$ 表示在消耗供养甲的资源中, 乙的消耗多于甲; $b_2 > 1$ 表示在消耗供养乙的资源中, 甲的消耗多于乙。本文讨论 b_1, b_2 相互独立的情形。

2 未受 Allee 效应影响的 2- 竞争种群系统演化

通过 matlab 对非 Allee 系统的 2- 竞争物种模型 (1) 进行数值求解, 得到 4 个平衡态: $A(0, 0)$; $B(N_1, 0)$; $C(0, N_2)$; $D\left(N_1 \frac{b_1 - 1}{b_1 b_2 - 1}, N_2 \frac{b_2 - 1}{b_1 b_2 - 1}\right)$ 。平衡态 (定态) 的稳定性将决定系统的演化方向和趋势^[12], N_1, N_2, b_1, b_2 的微小改变都将导致系统稳定性及发展方向发生变化。

2.1 平衡态稳定性分析

平衡态 $A(0, 0)$, $\omega_1 = r_1 > 0$, $\omega_2 = r_2 > 0$ 为不稳定的结点。平衡态 $B(N_1, 0)$, $\omega_1 = -r_1 < 0$, $\omega_2 = r_2(1 - b_2)$, 如果 $b_2 < 1$ B 为不稳定的鞍点; 如果 $b_2 > 1$ B 为稳定的结点。平衡态 $C(0, N_2)$, $\omega_1 = -r_2 < 0$, $\omega_2 = r_1(1 - b_1)$, 如果 $b_1 < 1$ C 为不稳定的鞍点; 如果 $b_1 > 1$ C 为稳定的结点。平衡态 $D\left(N_1 \frac{b_1 - 1}{b_1 b_2 - 1}, N_2 \frac{b_2 - 1}{b_1 b_2 - 1}\right)$, $\Delta = r_1 r_2 (b_1 - 1)(b_2 - 1) / (1 - b_1 b_2)$, 如果 $b_1, b_2 > 1$ 则 $\Delta < 0$ D 为鞍点; 如果 $b_1, b_2 < 1$ 则 $\Delta > 0$ D 为稳定的结点或焦点。

2.2 数值模拟

图 1 展示了不同的参数变化导致 2- 竞争种群系统可能的生态后果: 稳定共存、物种甲排斥乙、物种乙排斥甲以及两物种先共存而后其中一物种被排斥, 参数 b_1, b_2 的变化将直接导致系统发展方向的改变。当种群对彼此的资源消耗均小于供养对方的资源时 (即 $b_1 < 1, b_2 < 1$), 两竞争种群能够稳定共存, 系统向稳定的平衡态 D 演化 (图 1a)。当消耗供养乙的资源时, 甲的消耗多于乙 (即 $b_1 < 1, b_2 > 1$), 意味甲在竞争中强于乙, 于是种群乙终将灭绝, 种群甲逐渐达到平衡状态 (图 1b)。当消耗供养甲的资源时, 乙的消耗多于甲 (即 $b_1 > 1, b_2 < 1$), 意味着乙在竞争中强于甲, 于是种群甲最终灭绝 (图 1c)。当种群对彼此的资源消耗

均大于供养对方的资源时(即 $b_1 > 1, b_2 > 1$), 种群系统的演化方向具有不确定性, 并且对甲乙种群的初始多度非常敏感, 如图 1d 在最初 20 年内, 甲乙种群多度均有所增长, 能够共存; 而后种群甲多度迅速下降直至灭绝, 种群乙继续上升直至稳定平衡态值, 原本共存种群不再共存; 根据不同的初始多度, 竞争物种必然无法继续共存.

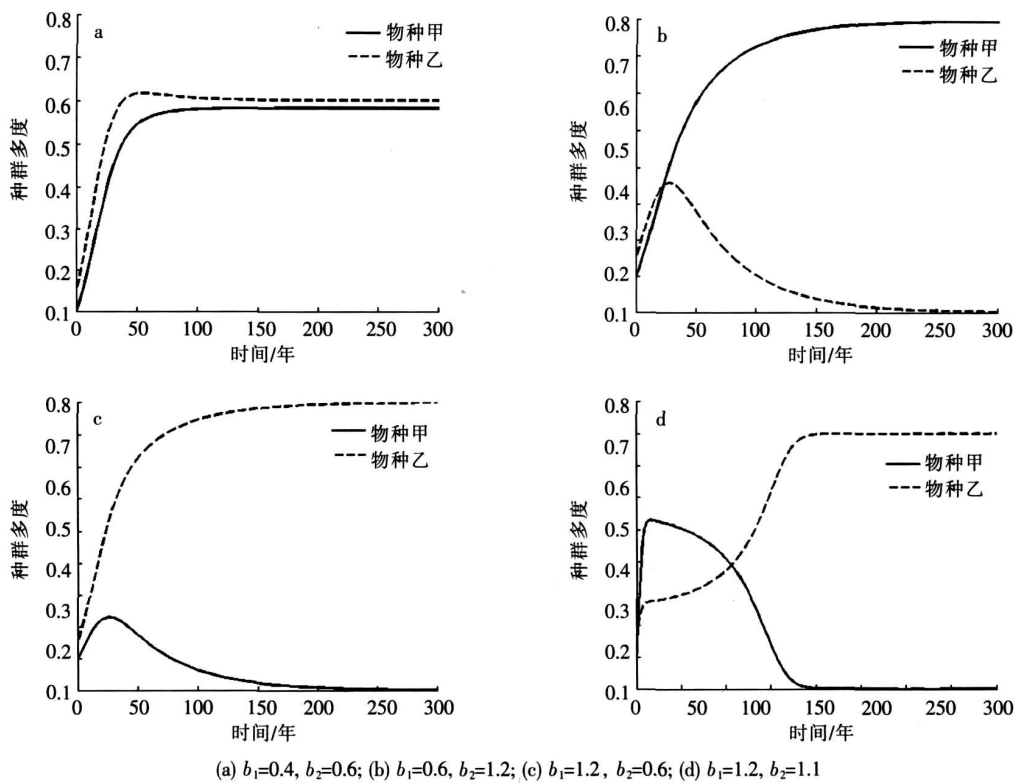


图 1 未受似 Allee 效应影响的 2-种群竞争的 4 种可能结果
Fig.1 The outcomes of competition of two-species without the Allee effect. $N_1=0.9, N_2=0.8, r_1=0.1, r_2=0.1$

3 具有 Allee 效应的 2- 竞争种群演化动态

通过 matlab 对模式 (2) 求解, 发现系统演化至 9 个平衡态. 分别是一个共同灭绝平衡态值 $A(0, 0)$, 2 个物种甲排斥乙的平衡态值 $B(N_1, 0), C(B_1N_1, 0)$, 2 个物种乙排斥物种甲的平衡态值 $D(0, N_2), E(0, B_2N_2)$, 4 个种群共存的平衡态值 $F(B_1N_1, B_2N_2), G(B_1N_1, N_2(1 - b_2B_1)), H(N_1 - b_1N_1B_2, B_2N_2), I(N_1(b_1 - 1)(b_1b_2 - 1), N_2(b_2 - 1)(b_1b_2 - 1))$. Allee 效应极大的影响了系统稳定性, 对竞争种群的稳定与续存是一个潜在的干扰因素.

3.1 Allee 效应影响下的竞争共存种群动态

根据不同初始斑块占有率和 Allee 效应系数的数值模拟, 共存的竞争种群将产生 4 种生态后果: 竞争物种继续稳定共存、竞争物种都灭绝、物种甲灭绝或乙灭绝 (图 2 及表 1).

表 1 数值模拟两稳定共存物种在 Allee 效应影响下的演化

Table 1 The evolution of two species that competitive coexistence under Allee effect by numerical simulation					
种群甲 增长率 r_1	种群乙 增长率 r_2	Allee 效应 系数 B_1	Allee 效应 系数 B_2	初始斑块 占有率 $p_1(0), p_2(0)$	物种演化情况
0.3	0.1	0.2	0.2	0.2 0.2	两物种稳定共存. 改变初始斑块占有率, 将改变平衡态值
0.3	0.1	0.2	0.28	0.2 0.2	种群甲稳定, 种群乙灭绝; B_1 增大, 两物种均灭绝
0.3	0.1	0.3	0.3	0.2 0.2	两物种均灭绝, 种群甲先灭绝
0.3	0.1	0.3	0.4	0.2 0.4	种群甲灭绝, 乙达到平衡态; 若 $p_1(0)$ 增大, 物种仍可共存

图 2 及表 1 的数值模拟表明两物种构成的竞争共存系统中, Allee 效应及不同初始斑块占有率可以导致多个平衡态, 系统演化表现出明显扰动和复杂性. Allee 效应系数较小时, 原本竞争共存物种可以继续共存, 但达到平衡态的驰豫时间要比未受 Allee 效应影响长得多, 前者用了 80 年左右的时间, 后者却需要

350年, Allee 效应使共存物种的演化变得复杂而缓慢 (图 2a). 当种群乙的 Allee 效应增强, 种群甲所受影响较小时, 种群甲有可能完全取代种群乙达到稳定状态, 并且种群甲平衡态值随其初始斑块占有率增大而上升 (图 2b). Allee 效应增强将导致共存物种无法继续共存并共同灭绝, 即使两者具有相对较高的初始斑块占有率 (图 2c). 当种群甲所受的 Allee 效应较强时, 种群乙完全可以战胜种群甲并占有斑块 (图 2d). 模拟还发现, 当物种乙的初始值很大, 对斑块占有绝对优势时, 即使 Allee 效应影响很大, 物种甲仍有可能被物种乙替代获得竞争胜利; 当两物种初始斑块占有率同时增大时, 两物种在 Allee 效应影响下也可能继续共存, 说明竞争物种的初始斑块占有率及 Allee 效应的微小变化都可能导致系统演化方向发生质的变化 (表 1).

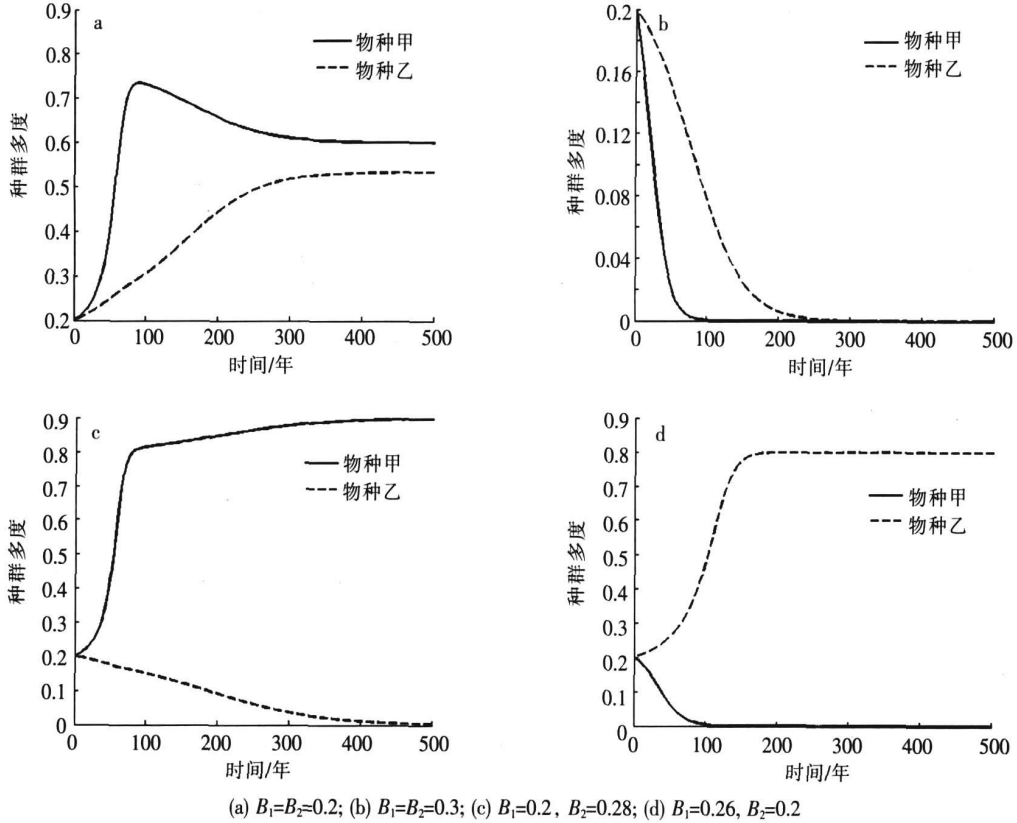


图 2 Allee 效应影响下的 2-共存种群演化的 4 种可能结果

Fig.2 The impact of Allee effect on the two-species that competitive coexistence. $N_1=0.9, N_2=0.8, r_1=0.3, r_2=0.1$.

3.2 Allee 效应影响下的竞争排斥种群动态

当消耗供养对方的资源时, 甲/乙的消耗多于乙/甲, 意味着甲/乙在竞争中强于对方, 于是甲/乙将逐步达到平衡稳定状态, 竞争种群将被排斥并最终灭绝 (图 1b 图 1c). 我们以物种甲竞争排斥物种乙为例 (即物种甲的竞争能力强于乙, 图 1b) 进行模拟后发现, 若两物种均受 Allee 效应影响, 甲乙种群很可能一同灭绝, 其中弱物种先灭绝, 且 Allee 效应越强, 物种存活的时间越短 (图 3a); 当 Allee 效应对种群甲影响较小 (B_1 较小) 时, 才可能维持原来种群甲对种群乙的竞争排斥状态 (图 3b), 这说明 Allee 效应在强物种排斥弱物种的竞争过程中不利于强物种保持原有的竞争优势.

尽管未受 Allee 效应影响时, 物种乙被竞争强的物种甲排斥, 但在 Allee 效应影响下, 竞争力弱的种群乙也可能战胜种群甲获得竞争优势 (图 3c). 然而, 当种群甲的初始斑块占有率增大时, 两物种可能不再是竞争排斥, 而是竞争共存并最终共同达到平衡态 (图 3d).

综上所述, 物种甲竞争排斥物种乙的过程在 Allee 效应影响下转变为 4 个平衡态 (Allee 效应影响下物种乙排斥物种甲的演化与此完全类似, 本文不再赘述). Allee 效应不会增强物种甲 (强物种) 对物种乙的排斥强度, 反而使强物种失去原有的竞争优势, 甚至与弱物种一同灭绝. Allee 效应越强, 竞争物种存活时间越短. 强弱物种所受 Allee 效应不同, 会导致强物种继续排斥弱物种或弱物种战胜强物种的不同生态后果; 种群的初始斑块占有率对种群能否续存起很关键的作用, 可能使原本竞争排斥的种群向稳定共同续存

方向发展.

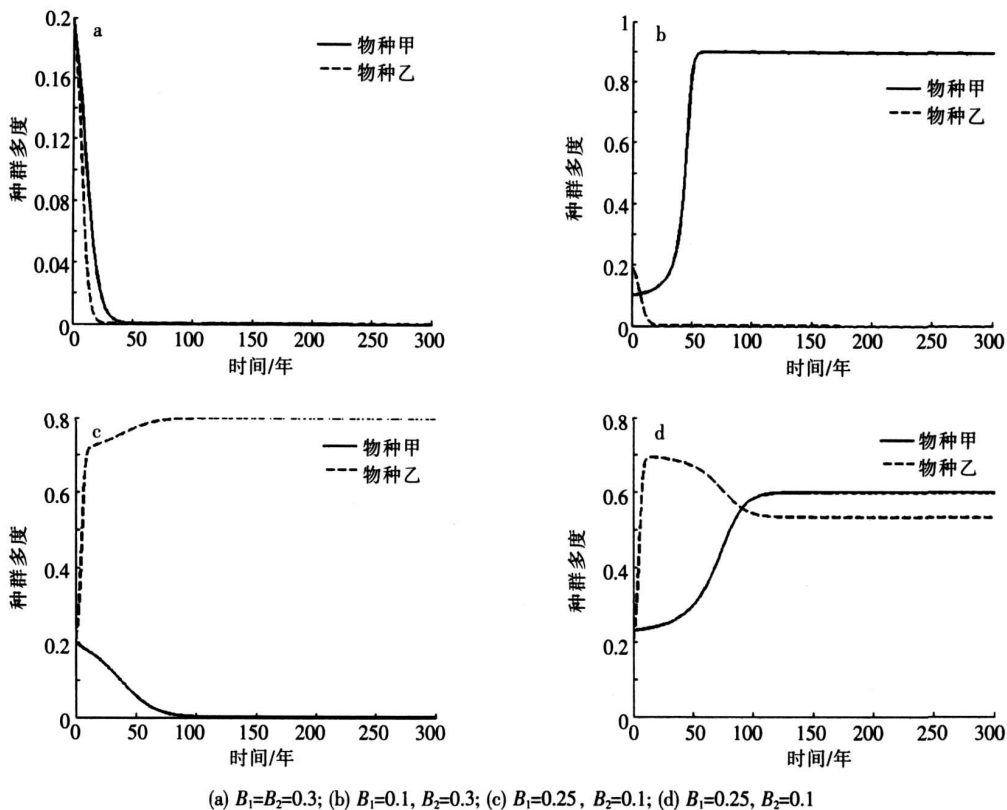


图 3 Allee 效应影响下的 2-竞争排斥种群演化

Fig.3 The impact of Allee effect on the two-species that competitive exclusion. $N_1=0.9, N_2=0.8, r_1=0.6, r_2=1.2$.

4 讨论

本文运用非线性动力学方法,建立了具有 Allee效应的 2-竞争物种演化动态模型. 经过平衡态分析及数值模拟我们发现, Allee效应导致两竞争共存的物种构成的系统具有多个平衡态(图 1a 图 2), 并且最终平衡态值随种群初始斑块占有率变化而改变, 这对种群管理与保护具有重要的启示意义. 例如不受 Allee效应影响的两竞争物种(方程 2)侵占一个空斑块时, 如果它们可以通过竞争达到稳定共存, 两物种各自占有斑块的一定比例, 群落的构成与侵占顺序及初始斑块占有率无关. 如果两竞争共存的物种均受 Allee效应影响, 就将有 4 种不同的群落构成: (a) 两物种继续竞争共存, 但达到共存的驰豫时间要比不受 Allee效应时长得多; (b)、(c) 只有竞争力强的物种生存或只有竞争力弱的物种生存, 即 Allee效应导致共存物种彼此竞争排斥; (d) 两物种均灭绝. 这说明 Allee效应对物种灭绝的影响是很明显的, 种群系统演化过程也表现出显著的扰动和复杂性. 因此, 在对具有 Allee效应的物种, 特别是濒危物种进行管理与保护时, 要充分考虑 Allee效应.

在未受 Allee效应影响的竞争种群演化过程中, 竞争能力强的物种可能排斥弱物种并夺取生境斑块(图 1b 图 1c). 在 Allee效应影响下, 两物种很可能都灭绝, 且效应越强, 灭绝时间越早. Allee效应还可能导致强物种竞争排斥弱物种的过程向完全相反的方向发展, 使弱物种变为强物种, 强物种变为弱物种, 这与 Nee 和 May 在研究栖息地破坏对两竞争物种影响的结果相同^[13], 栖息地破坏降低了强物种的平衡态多度, 同时增加了弱物种多度, 说明 Allee效应具有与栖息地毁坏同样的影响集合种群续存和等级排序的负面作用. 此外, 初始斑块占有率对物种能否续存起很大作用, 即使在 Allee效应影响下, 较高的初始斑块占有率也可使原本濒于灭绝或竞争排斥的物种继续存活, 并逐渐达到平衡状态(表 1 图 3d).

本文运用动力学建模及数值模拟, 分析了具有非 Allee 与 Allee 竞争种群系统的演化动态. 自然界中物种相互竞争的物种更多, 并且在集合种群演化中似 Allee效应对物种续存也是极大的干扰因素. 那么, 具有 Allee效应的 n -种群如何演化以及集合种群对似 Allee效应影响又有怎样的响应将是下一步深入研

究的方向.

[参考文献]

[1] Allee W C. Animal Aggregations: A Study in General Sociology[M]. Chicago: University of Chicago Press, 1931: 431.

[2] McCarthy M A, Lindemayer D B, Dreschler M. Extinction debts and risks faced by abundant species[J]. Conservation Biology, 1997(11): 221-226.

[3] Wang G, Li X G, Wang F Z. The competitive dynamics of population subject to an Allee effect[J]. Ecological Modelling, 1999, 124(4): 183-192.

[4] Zhou S R, Li Y F, Wang G. The stability of predator-prey systems subject to the Allee effects[J]. Theoretical Population Biology, 2005(67): 23-31.

[5] Kuussaari M, Saccheri I, Camara M, et al. Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly[J]. Oikos, 1998(82): 384-392.

[6] Lin Z S, Xie Z L. Does habitat restoration cause species extinction[J]. Biological Conservation, 2004(21): 1-6.

[7] Lin Z S. The ecological order of persisting species during habitat destruction[J]. Ecological Modelling, 2005(184): 249-256.

[8] Hanski I, Heino M. Metapopulation-level adaptation of insect host plant preference and extinction-colonization dynamics in heterogeneous landscapes[J]. Theor Popul Biol, 2003(64): 281-290.

[9] Hanski I, Ovaskainen O. Metapopulation theory for fragmented landscapes[J]. Theor Popul Biol, 2003(64): 119-127.

[10] Ovaskainen O, Sato K, Bascompte J, et al. Metapopulation models for extinction threshold in spatially correlated[J]. J Theor Biol, 2002(215): 95-108.

[11] 林振山. 种群动力学[M]. 北京: 科学出版社, 2006: 54-60.

[12] 林振山. 非线性科学及其在地学中的应用[M]. 北京: 气象出版社, 2003: 8-18.

[13] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence[J]. J Anim Ecol, 1992(61): 37-40.

[责任编辑: 孙德泉]