

# 不同栖息地状态下物种竞争模式及模拟研究与应用

梁仁君<sup>1,2,3</sup>, 林振山<sup>1,2,\*</sup>, 陈玲玲<sup>1,2</sup>

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210097; 2. 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京 210097;

3. 山东临沂师范学院地理与旅游学院, 临沂 276005)

**摘要:**物种竞争是影响生态系统演化的重要生态过程之一。而物种在受人类影响出现不同程度毁坏的栖息地上的演化又是非常复杂的,因此研究物种演化对栖息地毁坏的响应是非常必要的。在 Tilman 研究工作的基础上,将竞争系数引入集合种群动力模式,建立了多物种集合种群竞争共存的数学模型,并对 5-物种集合种群在不同栖息地状态下的竞争动态进行了计算机模拟研究。结果表明:(1)不同结构的群落( $q$  值不同),物种之间的竞争排斥作用强度不同,优势物种明显的群落,物种之间的排斥强度大;(2)随着栖息地毁坏程度的增加,对优势物种的负面影响逐渐减小,而对弱势物种的负面影响逐渐增加;(3)随着栖息地恢复幅度的增加,优势物种和弱势物种之间的竞争越强烈,优势物种受到的竞争排斥加大,而弱势物种逐渐变强,出现了强者变弱、弱者变强的格局;(4)物种竞争排斥与共存受迁移扩散能力和竞争能力影响很大,竞争共存的条件是其竞争能力与扩散能力呈非线性负相关关系;(5)竞争共存的物种的强弱序列发生了变化。

**关键词:**栖息地;物种竞争;迁移扩散能力;竞争能力;模型与模拟

**文章编号:**1000-0933(2006)10-3308-09 **中图分类号:**Q11,Q141,Q145 **文献标识码:**A

## The competition model of species at different types of habitat and simulation studies and applications

LIANG Ren-Jun<sup>1,2,3</sup>, LIN Zhen-Shan<sup>1,2,\*</sup>, CHEN Ling-Ling<sup>1,2</sup> (1. College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China; 2. Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210097, China; 3. College of Geography and Tourism, Linyi Normal University, Linyi 276005, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(10): 3308 ~ 3316.

**Abstract:** Human activities are affecting the habitat, which decrease the number of habitats and recede the quality. The biggest threat to species diversity worldwide is the loss of suitable habitat. Human activities affect species dynamics and further influence species diversity by changing habitat. Species competition is one of the most important ecological courses that affects the evolution of ecosystem. Species evolution at different types of habitat is very complex, so there is an urgency to understand species responses to human-caused habitat degradation. On the basis of Tilman's research and model, a competing coefficient is introduced into dynamical model of metapopulation and a mathematical model of competition among the metapopulation species is established, at the same time, the competing trends of five metasppecies at different types of habitat are simulated by means of computer research. The results of simulation show that: (1) The competing exclusion intensity among the species is distinct in different structure of communities (different  $q$  values), the competing exclusion intensity of species is bigger in community which includes superior species than that which has inferior species. The dispersal ability of species plays a definite role in species competition. (2) With the level of habitat degradation increased, the negative influence on superior competitors become smaller, while bigger on inferior ones. (3) With the increasing of habitat restoration extent, competition between the superior and inferior

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(40371108, 40371044)

**收稿日期:**2005-05-25; **修订日期:**2006-05-14

**作者简介:**梁仁君(1963~),男,山东威海人,博士生,副教授,主要从事生态资源研究。E-mail:liangrenjun@163.com

\* **通讯作者** Corresponding author. E-mail:linzhenshan@njnu.edu.cn

**Foundation item:** The project was supported by China NSF (No. 40371108, 40471003)

**Received date:** 2005-05-25; **Accepted date:** 2006-05-14

**Biography:** LIANG Ren-Jun, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology and resource. E-mail:liangrenjun@163.com

species becomes more fierce. The effect of competing exclusion on superior species increases, while the inferior ones becomes stronger, the complexion emerges that the superior one becomes weak and the inferior one becomes strong. (4) The competitive and dispersal ability have a profound effect on the competing elimination and coexistence of species, the condition of species competition and coexistence is the competitive ability have a nonlinear minus correlation with dispersal power. (5) The ecological orders of superior and inferior species will change.

**Key words:** habitat; species competition; dispersal ability; competitive ability; model and simulation

生态学是研究生物有机体与环境之间相互关系的科学<sup>[1]</sup>,其研究的基本问题是物种竞争共存与排斥的机制及生物多样性<sup>[2]</sup>,生物多样性是人类社会赖以生存和发展的基础。但是,由于人类不合理的经济活动,对生物栖息地产生巨大的威胁,造成栖息地严重破碎化,从而使大量物种灭绝,生物多样性锐减。因此,物种竞争共存与排斥及生物多样性的研究又是当今研究的热点问题。不少学者对此进行了大量研究,提出了不同物种数量的模型<sup>[3]</sup>,包括单物种模型<sup>[4~6]</sup>,2-物种模型<sup>[7~11]</sup>和多物种模型<sup>[12~23]</sup>。这些模型都是在 Levins<sup>[24]</sup>模型的基础上扩展而来的。最近,林振山等<sup>[3,6,20]</sup>首次提出了人类活动影响下的非自治种群演化动力学模式。不论是那种形式的模型,所有研究的焦点仍然是:不同物种或种群之间的竞争是共存,还是灭绝?共存和灭绝的顺序又如何? Rhodes 等<sup>[25]</sup>指出,集合种群的理论研究主要分为两类,一类是基于斑块占据模型的微分动力系统模型(也称空间隐含的模型),它能对集合种群做出全面定量的描述,擅长于动态的时间研究;第二类是模拟模型(也称空间显含的模型),根据生境类型(均质和异质),模拟方法可分为栅格模型和确定性模型,这类模型可模拟种群的空间模式及相关问题。在以往的研究中都是基于栖息地的毁坏来讨论集合种群物种的演化规律,而在景观保护和栖息地恢复(或面积增加)的情况下运用数学模型来研究物种竞争演化规律的很少,特别是那些濒危珍稀的物种怎样通过栖息地的改变来加以保护?在人们生态环境保护意识日益强烈的今天,提出此问题并做进一步的探讨尤为重要。

本文将在前人研究的基础上,通过建立数学模型,进一步研究多物种集合种群在双向竞争的前提下(即强弱物种之间彼此都存在一定的竞争影响),在不同竞争能力和扩散能力条件下,基于栖息地毁坏和恢复的不同状态物种竞争机制及序列变化动态,并进行计算机数字模拟。这种探讨对退化栖息地恢复中物种演替行为及生物多样性保护具有一定的指导意义。

## 1 多物种集合种群竞争模型

为研究栖息地毁坏而导致的物种灭绝, Tilman 等人<sup>[12,13]</sup>提出了以下多物种竞争共存模式:

$$d p_i / dt = c_i p_i \left( 1 - D - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_j c_j p_j \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (1)$$

式中,  $p_i$ 、 $p_j$  为物种  $i$ 、 $j$  对栖息地的占有率(种群密度),  $c_i$  为物种  $i$  的迁移扩散率,  $D$  为毁坏栖息地占总栖息地的比率。  $m_i$  为物种  $i$  的平均死亡率。 Tilman 运用模式(1)模拟了栖息地毁坏对热带雨林和温带森林哺乳动物的影响,结果显示,栖息地毁坏将导致群落里竞争能力强的物种先灭绝,物种灭绝的时间大约为 50 ~ 400a。在此基础上,林振山等人<sup>[14,15,22]</sup>补充了 Tilman 的一些假设并进行了数值模拟,结果表明,群落里不同物种的演化与栖息地减少的关系十分复杂。

徐彩琳等<sup>[11]</sup>在研究斑块生境中两个物种的动态过程时提出逃亡共存模型为:

$$d p_i = c_i p_i (1 - p_i - a_j p_j) - m_i p_i - c_j p_j a_j \quad i, j = 1, 2, i \neq j \quad (2)$$

式中,  $a_j$  为物种  $j$  的竞争能力系数,其它变量的含义同模式(1)。

结合以上两个模式,提出以下物种竞争共存模式:

$$\frac{d p_i}{d t} = c_i p_i \left( 1 - D - p_i - \sum_{j=1}^i a_j p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_j c_j a_j \quad i = 1, 2, \dots, n \quad (3)$$

模式(3)中右边第1项是种  $i$  个体对斑块的侵占速率,第2项为种  $i$  群体死亡率,第3项是种  $i$  所占斑块被种  $j$  个体侵占的速率。

根据 Tilman 的假设,集合种群中各物种具有相等的死亡率  $m$ ,最优物种对栖息地的占有率为  $q$ (不同的  $q$  代表不同结构的集合种群),栖息地未受到破坏时平衡态上各物种占有栖息地的比率  $p_i^0$  和迁移扩散率  $c_i$  呈几何级数分布:

$$m_i = m; p_i^0 |_{D=0} = q(1 - q)^{i-1}, c_i = m_i / (1 - q)^{2i-1} \tag{4}$$

对于模式(3),求其平衡态的解,令:

$$c_i p_i \left( 1 - D - p_i - \sum_{j=1}^i a_j p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j a_j = 0 \tag{5}$$

得到该方程的解为  $p_i = 0$  或  $p_i = \frac{1}{c_i} \left[ c_i - c_i D - m_i - \sum_{j=1}^i a_j p_j - \sum_{j=1}^{i-1} c_j a_j p_j \right]$ , 其中  $p_j$  表示模式(3)中第  $j$  个方程的平衡点。当  $c_i - c_i D - m_i - \sum_{j=1}^i a_j p_j - \sum_{j=1}^{i-1} c_j a_j p_j = 0$  时,  $p_i = 0$ 。特别当  $p_i < 0$  时无实际意义,这样就得到模式(3)平衡态的解为:

$$p_i = \begin{cases} \frac{1}{c_i} \left[ c_i - c_i D - m_i - \sum_{j=1}^i a_j p_j - \sum_{j=1}^{i-1} c_j a_j p_j \right], & \text{当 } c_i - c_i D - m_i - \sum_{j=1}^i a_j p_j - \sum_{j=1}^{i-1} c_j a_j p_j > 0 \\ 0, & \text{当 } c_i - c_i D - m_i - \sum_{j=1}^i a_j p_j - \sum_{j=1}^{i-1} c_j a_j p_j = 0 \end{cases} \tag{6}$$

模式的平衡态解(6)是全局大范围吸引的;当  $c_i$ 、 $m_i$  的波动很小时,群落的平衡状态可维持在原平衡态附近。解(6)也就是集合种群物种共存的基本条件<sup>[26]</sup>。

## 2 计算机模拟分析

为了研究方便,取  $n = 5$  来进行计算机模拟集合种群物种的动态变化。

### 2.1 不考虑栖息地的毁坏与恢复 ( $D = 0$ )

为了对比分析,取  $m_i = m = 0.02/a$ ,并设  $a_i = 0.3$ ,  $q$  分别取 0.1 和 0.3(两种不同的集合种群群落),模拟集合种群物种动态变化情况见图 1 和表 1<sup>[12,13]</sup>。从模拟的结果看,弱势物种竞争排斥优势物种(对栖息地的初始占有率大的)。因为根据式(4),相同的  $q$  值,由优势物种到弱势物种迁移扩散能力是逐渐加强的,即优势物种对应的是低的迁移扩散能力,弱势物种对应的是高的迁移扩散能力,所以物种 4、5 强烈排斥其它 3 个物种,致使物种 1、2、3 灭绝,并且物种优势越明显,灭绝的时间越短,符合 Tilman 的模拟结论。 $q$  值越大,群落

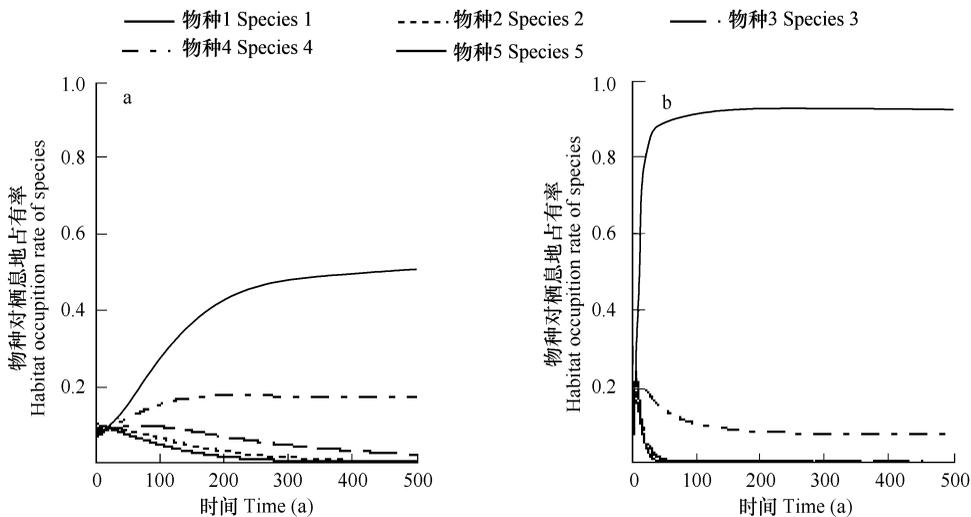


图 1 不考虑栖息地毁坏与恢复情况下物种竞争结果

Fig. 1 The results of species competition without destruction and restoration of habitat

参数值为:  $D = 0, m = 0.02/a, a = 0.3$ , (a)  $q = 0.1$ , (b)  $q = 0.3$  The parameters are respectively  $D = 0, m = 0.02/a, a = 0.3$ , (a)  $q = 0.1$ , (b)  $q = 0.3$

中优势物种对栖息地占有率越大,越接近于单一物种群落,这时群落处于不稳定状态,优势物种容易受到迁移扩散能力强的弱势物种的竞争排斥作用,直至使其灭绝,而原来的弱势物种对栖息地的占有率逐渐增大,最终成为新的优势物种。由于系统本身稳定性的持续作用,在前 17a ( $q = 0.1$ ) 和 8a ( $q = 0.3$ ) 的时间内物种排列顺序没有发生变化,之后由于系统本身的自组织作用,物种排列顺序与前段时间相反,形成  $n_5 \ n_4 \ n_3 \ n_2 \ n_1$  的次序 ( $n_i$  代表  $i$  物种)。若以 Tilman 的模式对物种竞争进行模拟,其结果是物种 5 对其它 4 个物种的排斥作用更强,灭绝时间缩短,最终只有物种 5 续存下来,而且其对栖息地的占有率明显增大,不利于物种多样性的保持。因此,通过该模拟,可以得出:(1) 不同结构的群落 ( $q$  值不同),物种之间的竞争排斥作用强度不同,优势物种明显的群落,物种之间的排斥强度大;(2) 物种的迁移扩散能力对物种的竞争起决定性作用;(3) 要保持物种的多样性,不宜增加物种之间的竞争能力。

表 1 物种竞争灭绝时间及平衡态值

Table 1 The time of extinction and equilibrium value of species competition

	物种 1 Species 1	物种 2 Species 2	物种 3 Species 3	物种 4 Species 4	物种 5 Species 5
	灭绝时间 Extinction time (a)			平衡态值 Equilibrium values	
$q = 0.1$	774	1133	2731	0.175	0.518
$q = 0.3$	79	89	129	0.071	0.928

2.2 仅考虑栖息地的毁坏 ( $D > 0$ )

取  $q = 0.2$ ,  $D$  分别取 0.1 和 0.3,其它参数不变。模拟结果见图 2 和表 2。从模拟的结果看,总的趋势是随着栖息地毁坏率的增大,物种对栖息地的占有率逐渐减小,但在不同的栖息地毁坏率下,对强弱物种的影响是不同的。较小的栖息地毁坏率,对弱势物种(如物种 5)更有利,由于其较高的迁移扩散能力,对栖息地的占有率迅速增大。而对优势物种来说,较小的栖息地扰动会使其灭绝时间缩短。分析其原因,是因为优势物种已经适应了稳定的环境,一旦栖息地有较小的扰动,将对其产生较大的影响。经过多次模拟,发现随着栖息地毁坏率的增大,优势物种(物种 1、2、3)对栖息地的占有率缓慢增加,灭绝时间延长,而弱势物种对栖息地的占有率明显减小。也就是说,优势物种慢慢适应了栖息地的变化,而弱势物种对强烈的栖息地扰动比较敏感。

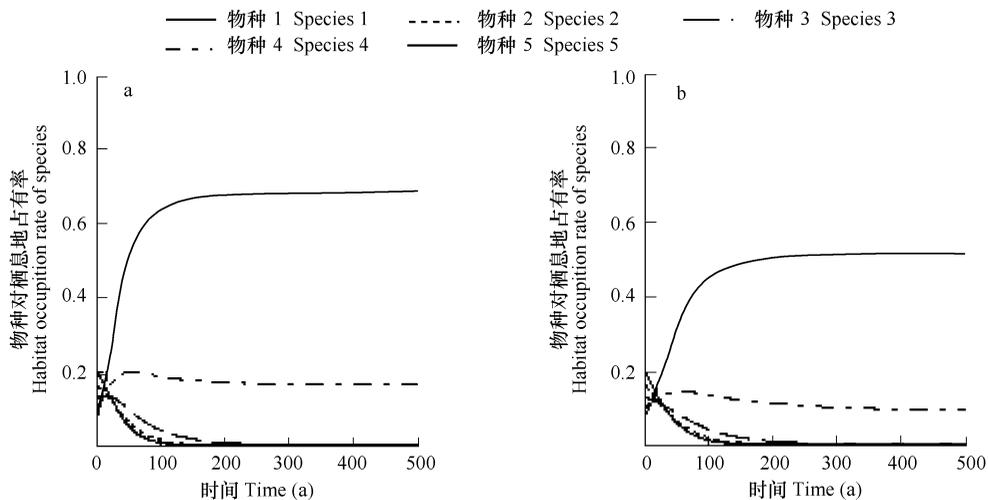


图 2 栖息地毁坏情况下物种竞争结果

Fig. 2 The results of species competition under destruction of habitat

参数值为:  $q = 0.2, m = 0.02/a, a = 0.3$ , (a)  $D = 0.1$ , (b)  $D = 0.3$  The parameters are respectively  $q = 0.2, m = 0.02/a, a = 0.3$ , (a)  $D = 0.1$ , (b)  $D = 0.3$

当然, 栖息地的毁坏率也不是越大, 对优势物种越有利, 经过无数次的模拟, 发现当  $D = 0.866$ , 在千年尺度上 5 个物种将全部灭绝。由此可以得出: (1) 在栖息地毁坏的初期, 对优势物种影响较大, 而对弱势物种反而有利, 随着栖息地毁坏率的增加, 对优势物种有利而对弱势物种又不利; (2) 在一定限度内, 适当增加栖息地的扰动, 对物种多样性保护有利, 李自珍等<sup>[27]</sup>的研究也验证了该论点。

表 2 物种竞争灭绝时间及平衡态值

Table 2 The time of extinction and equilibrium value of species competition

	物种 1 Species 1	物种 2 Species 2	物种 3 Species 3	物种 4 Species 4	物种 5 Species 5
	灭绝时间 Extinction time (a)			平衡态值 Equilibrium values	
$D = 0.1$	269	340	617	0.164	0.685
$D = 0.3$	315	391	670	0.089	0.522

### 2.3 栖息地得到恢复 ( $D < 0$ )

栖息地破坏是物种灭绝的主要原因, 以往对此机理的研究颇多, 但对栖息地恢复后对物种竞争的影响及其结果的研究相对少些, 林振山等<sup>[18, 21]</sup>对此作了研究。参考其它文献, 设  $m_i = m = 0.02/a$ ,  $a_i = 0.3$ ,  $q = 0.2$ , 取  $D = -0.1$  和  $D = -0.25$ , 结果见图 3 和表 3。与模拟 1 比较, 总的趋势是一样的, 即随着栖息地恢复率的增加, 弱势物种 (物种 4、5) 对栖息地的占有率增大, 分别由 0.238 和 0.849 增加到 0.294 和 0.971, 而优势物种对栖息地的占有率减小, 灭绝时间缩短, 出现了两极分化现象。因此, 栖息地恢复幅度越大, 强弱物种之间的竞争越强烈, 加剧了其分化过程, 其结果是原来的优势物种, 由于其迁移能力较低而受到的竞争排斥较大, 原来的弱势物种, 由于其迁移能力较大而逐渐变强, 即出现了强者变弱、弱者变强的格局, 比如大米草的成功入侵即是如此。形成这种现象的机理可以解释为原来的优势物种对毁坏了的栖息地已经充分的适应了, 突然恢复栖息地对优势物种来讲反而不适应, 需要一个慢慢的适应过程。

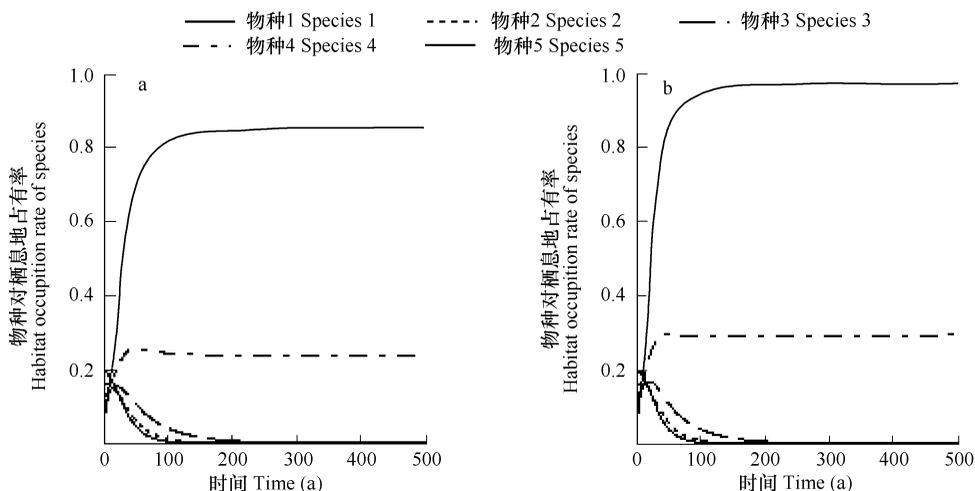


图 3 考虑栖息地恢复情况下物种竞争结果

Fig. 3 The results of species competition with restoration of habitat

参数值为  $q = 0.2$ ,  $m = 0.02/a$ ,  $a = 0.3$ , (a)  $D = -0.1$ , (b)  $D = -0.25$  The parameters are respectively  $q = 0.2$ ,  $m = 0.02/a$ ,  $a = 0.3$ , (a)  $D = -0.1$ , (b)  $D = -0.25$

### 2.4 考虑竞争系数 ( $a$ ) 的差异

设  $m_i = m = 0.02/a$ ,  $q = 0.2$ ,  $D = -0.25$ ,  $a_1 = 0.5$ ,  $a_2 = 0.4$ ,  $a_3 = 0.3$ ,  $a_4 = 0.2$ ,  $a_5 = 0.1$ , 模拟结果见图 4。与图 3(b) 模拟的结果相比较, 有 3 个特点: 一是物种 1、2 灭绝的驰豫时间延长了; 二是物种 3、4 对栖息地的占有

率增加了,特别是物种 4 对栖息地的占有率增加非常明显;三是物种 5 对栖息地的占有率明显下降。可以得出以下结论:在物种的迁移扩散能力与竞争能力达到妥协后,随着栖息地的逐渐恢复,物种共存的时间延长,对栖息地的占有率增加,这将有利于竞争物种的共存。该结论可以推广到区域尺度的栖息地,在小斑块的局域尺度上竞争排斥的物种,可以通过迁移扩散作用在区域尺度的大斑块栖息地得以共存,即所谓的逃亡共存。

表 3 物种竞争灭绝时间及平衡态值

Table 3 The time of extinction and equilibrium value of species competition

	物种 1 Species 1	物种 2 Species 2	物种 3 Species 3	物种 4 Species 4	物种 5 Species 5
	灭绝时间 Extinction time (a)			平衡态值 Equilibrium values	
$D = - 0.1$	235	301	570	0.238	0.849
$D = - 0.25$	215	277	539	0.294	0.971

### 3 实例与应用

物种竞争共存与排斥理论已运用到生态环境保护的诸多领域。中国科学院沙坡头沙漠实验研究站从 20 世纪 50 年代中期开始在宁夏中卫县的沙坡头地区进行沙漠治理,建植了大量的人工植被,以治理沙漠化的生态环境,恢复生态系统的服务功能。栽植的植物主要有灌木柠条 (*Caragana korshinskii*)、花棒 (*Hedysarum scoparium*)、半灌木油蒿 (*Artemisia ordosica*)、籽蒿 (*Artemisia sphaerocephala*) 和沙拐枣 (*Calligonum arborescens*) 等,使栖息地得以恢复。然而,人工固沙植物营建以后,由于沙区严酷的自然条件的限制和地表结皮的形成,栖息地退化,不适合于人工栽植植物的续存,固沙植物群落已发生逆行演替,向其地带性的顶极状态衰退。优势物种对栖息地的占有率下降,如花棒在演替 12a 左右达到盛期,重要值为 32 左右,之后重要值逐渐降低,到 45a 时已下降为 7.86。柠条、油蒿等也有类似的变化趋势。在人工植物群落演替的中、后期,随着深根灌木的衰退,出现了大量 1 年生草本植物,如小画眉草 (*Eragrostis poaeoides*)、虎尾草 (*Chloris virgata*)、狗尾草 (*Setaria viridis*)、刺蓬 (*Salsola ruthenica*)、雾冰藜 (*Bassia dasyphylla*) 等。这些浅根 1 年生的物种由于具有快速的迁移扩散能力,加上适合的环境条件,其对栖息地的占有率缓慢增加,在群落中占据越来越重要的生态地位,在演替后期逐渐成为固沙植物群落的主体。例如,雾冰藜在演替到 45a 时的重要值上升到 18 左右<sup>[28]</sup>。这种由多年生的灌木、半灌木群落结构演变为 1 年生的草本植物占优势的草本-半灌木结构固然与水分和栖息地状况发生变化有关以外,与物种的竞争能力和迁移扩散能力也有很大的关系。但是,这样的群落结构抗干扰的能力相对较弱,因此,利用生态学相关理论从恢复生态学 and 入侵生态学角度积极引进优良的抗干扰固沙植物是当务之急。同时应积极开展相关方面的研究,如适当的人为干扰(破坏地表结皮)对群落演替、植被覆盖度及物种多样性的作用等,为改善生态环境提供理论指导<sup>[28]</sup>。李自珍等<sup>[29]</sup>研究了在竞争作用下多物种集合种群竞争共存问题,指出物种丰富度与覆盖度之间呈现单峰关系,并且当物种数目为 5 时,集合种群群体具有最大的空间覆盖率 0.73。因为在不同的物种数目下,即优势物种对栖息地的初始占有率不同( $q$  不同),物种之间的竞争不同。因为在物种丰富度较小时( $< 5$ ),生境空间没有得到充分的利用,因而生境上的平均覆盖率较小。

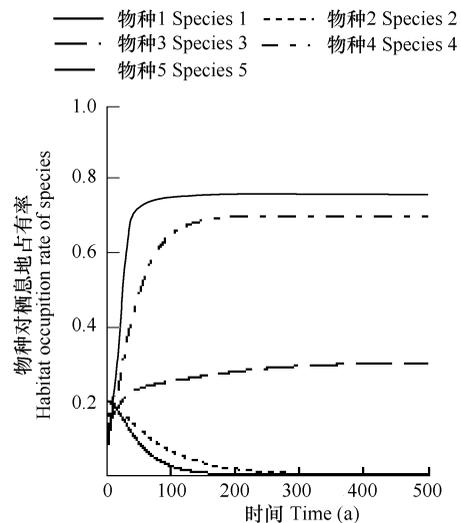


图 4 不同竞争力下物种竞争结果

Fig. 4 The results of species competition based on different competitive ability

参数值为  $m_i = m = 0.02/a, q = 0.2, D = - 0.25, a_1 = 0.5, a_2 = 0.4, a_3 = 0.3, a_4 = 0.2, a_5 = 0.1$  The parameters are respectively  $m_i = m = 0.02/a, q = 0.2, D = - 0.25, a_1 = 0.5, a_2 = 0.4, a_3 = 0.3, a_4 = 0.2, a_5 = 0.1$

当物种丰富度大于5时,生境空间虽得到充分利用,但竞争作用产生相互妨害,从而覆盖率也不高,只有在中等丰富度的情况下,生境空间得到充分的利用,竞争妨害作用小,平均覆盖率最大。这对于采用多物种建植人工防沙植被具有一定的参考价值。再如,大米草(*Spartina anglica*)在江苏盐场的入侵,仅江苏省新滩盐场滩面上,就生长着1300hm<sup>2</sup>的大米草。对当地盐农的走访和实地调查发现,在四周设置人为隔离带的盐场(相当于一个独立栖息地斑块),当大米草入侵后对本地以芦苇为优势物种的群落产生竞争排斥作用,由于隔离带的作用使得被排斥的物种无法逃离,最后逐渐灭绝。随着盐场的废弃,其中的隔离带逐渐消失,数个盐场连成一片,栖息地恢复,斑块面积扩大,被排斥的物种得以逃亡,在3~5a内在更大的空间尺度范围内大米草和芦苇等其它物种能竞争共存。所以,控制大米草入侵带来的危害,关键是控制其迁移扩散的速率,以减弱其对其它物种的竞争排斥作用。陈中义等<sup>[30]</sup>对长江口崇明东滩湿地互花米草(*Spartina alterniflora*)的引种及入侵机制的大量实验研究表明,互花米草被人工种植在以海三棱藨草为优势物种的群落中,经过3个生长季节,随着互花米草克隆的扩散,互花米草的多度和盖度不断增加,从而导致海三棱藨草群落的多度、盖度、地上生物量、种子数和球茎数显著降低,面积减少,这表明在野外条件下,互花米草对本地群落海三棱藨草群落发生了竞争取代。所以,互花米草种间竞争能力强是其在长江口海三棱藨草群落成功入侵的重要机制之一。竞争的结果是最后形成大片单一物种组成的互花米草群落。

栖息地由于人为和自然的原因(更主要的是人为原因)正在日益加速地丧失和破碎化,对物种造成很大的威胁。据估计,67%的珍稀、濒危动物因为栖息地的破坏而濒临灭绝,人类面临着生态恢复、自然资源保护和合理开发的挑战。因此,集合种群理论已成为目前数学生态学、理论生态学和保护生物学的一个主要研究前沿和热点。但由于物种的演化具有广域性、长期性(百年或千年尺度)、复杂性等特点,用野外考察和考古方法进行研究存在很大的局限性,因此,当物种处于破碎化的生境中时,集合种群模型能够真实地模拟物种之间、景观与物种之间相互作用的关系,并对此做出较为准确的预测,所以建立数学模型对物种动态进行模拟和预测是集合种群理论研究的一种主要手段。本研究是基于上述理论,建立动力模型,模拟多物种集合种群长时间序列的动态变化情况。在参数的选取上,借鉴了Tilman的参数并做了大量的调试,先后做了多个方案的模拟,选择的参数和模拟的结果也是客观的,建立的模型和模拟的结果具有普适性,对生态恢复和物种多样性的保护具有一定的指导意义。当然,正像惠苍等认为的那样,集合种群的空间原理和预测往往不能在实验中得到明确的空间显含的验证,在集合种群的理论研究和实验操作之间存在很大的差异<sup>[31]</sup>。究其原因,一是集合种群理论、模型等的复杂性,二是在长时间(百、千年尺度)大空间范围内实验验证的艰难性。另外在运用模型进行模拟时,尺度是必须考虑的一个问题,不同的尺度,拥有的资源数量不同,对物种竞争产生的结果必然有所差异。Hanski<sup>[32]</sup>和Wilson<sup>[33]</sup>等认为,在空间破碎的栖息地上,共存于局域时间尺度上是短暂的,但区域共存是可以通过迁移和斑块动态变化得以维持的,所以时空尺度是生态学的核心问题。

#### 4 讨论

本文通过建立数学模型,模拟和预测了栖息地破坏前后物种竞争动态,从模拟的结果看,物种竞争对不同的栖息地状态的响应是复杂的。在栖息地恢复前,不同结构的群落,物种竞争共存与排斥机制是不同的。同一群落,随着栖息地毁坏率的变化,物种对栖息地的占有率及灭绝的时间也是不同的。栖息地恢复后,恢复的比率不同,强弱物种之间的相互影响也不同。若提高弱迁移扩散能力物种(优势物种)的竞争能力(系数),那么,集合种群中的物种就可以稳定共存。即斑块生境中稳定共存的物种一定满足以下条件:竞争能力强的物种其扩散能力一定相对较弱,扩散能力强的物种其竞争能力相对于其它种必定较弱,二者之间呈负相关关系,我们认为这种负相关是非线性负相关,迁移扩散能力所起的作用远大于竞争能力所起的作用。因此在斑块生境组成的群落中,扩散作用决定了物种的多样性。栖息地毁坏对物种来说是一种破坏,不科学、大规模的栖息地的恢复对已经适应于破坏后的新环境的某些物种也是一种威胁。因为某些物种种群在短时间内的大幅度增长、壮大,必将对其它物种种群的续存构成威胁,这种竞争机制与生态入侵的初始阶段类似<sup>[18]</sup>。

通过计算机模拟,可得出的结论:(1)物种竞争共存的条件是迁移扩散能力与竞争能力呈负相关关系,多

次模拟显示低的迁移扩散能力需要很高的竞争能力来补偿,才能达到共存,二者之间呈非线性关系;(2)物种竞争的结果,使得以共存的物种的强弱顺序发生变化,进行重新排序;(3)物种的迁移扩散能力在竞争中的影响强于竞争能力的影响;(4)栖息地恢复幅度越大,强弱物种之间的竞争越强烈,加剧了其分化过程,使原来的强物种,由于其迁移能力较低而受到的竞争排斥较大,原来的弱物种,由于其迁移能力较大而逐渐变强,即出现了强者变弱、弱者变强的格局。同时对栖息地恢复的幅度不宜过快过大,否则物种灭绝更快;(5)在物种的迁移扩散能力与竞争能力达到妥协后,随着栖息地的逐渐恢复,物种共存的时间延长,对栖息地的占有率增加,这将有利于竞争物种的共存。

通过该模型还可以进行以下研究:(1)当栖息地发生了不同程度的连续恢复,即在考虑栖息地破坏指数  $D(D = a + bt)$  为时间函数时,可以模拟在不同的人类活动下集合种群中物种的演化动态;(2)还可以把 Allee 效应系数、援救效应系数、物种之间的不和谐系数等引进模型中,进行不同条件下的模拟研究,所有这些研究,将在今后做进一步的探讨,当然,集合种群的物种数量还可以推广到  $n$ -物种集合种群进行模拟研究。

## References:

- [ 1 ] May R M. Theoretical Ecology: Principles and Applications. Blackwell, Oxford, 1981.
- [ 2 ] Buttel L A, Durrett R, Levin S A. Competition and species packing in patchy environments. Theor. Popul. Biol., 2002, 61: 265 ~ 276.
- [ 3 ] Liu H Y, Lin Z S, Zhang M Y. Response of species diversity to human periodic activities and its forecast. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(7): 1635 ~ 1641.
- [ 4 ] Bascompte J, Sol é R V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. J. Anim. Ecol., 1996, 65: 465 ~ 473.
- [ 5 ] Lande R. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. Am. Nat., 1987, 130: 624 ~ 635.
- [ 6 ] Lin Z S, Liu H Y, Liu H Y. Non-autonomous population dynamics model for a single species with Allee effect affected by human activities and its application: A case study of red-crowned cranes *Grus japonensis*. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(5): 945 ~ 951.
- [ 7 ] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulation: habitat destruction and competitive coexistence. J. Anim. Ecol., 1992, 61: 37 ~ 40.
- [ 8 ] Holt R D. From metapopulation dynamics to community structure. In: Hanski I & Gilpin M, eds. Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution San Diego. Academic Press, 1997. 149 ~ 164.
- [ 9 ] Bascompte J, Sole R V. Effects of Habitat Destruction in a Prey-Predator Metapopulation. J. Theor. Biol., 1998, 195: 383 ~ 393.
- [ 10 ] Swihart R, Feng Z, Slade N A, et al. Effects of habitat destruction and resource supplementation in a predator-prey metapopulation model. J. Theoret. Biol., 2001, 210: 287 ~ 303.
- [ 11 ] Xu C L, Li Z Z, Zhang J G, et al. Model of escape and coexistence and simulation with computer under patch environment. J Desert Res, 2001, 21(3): 296 ~ 298.
- [ 12 ] Tilman D, May R M, Lehman C L, et al. Habitat destruction and the extinction debt. Nature, 1994, 371: 65 ~ 66.
- [ 13 ] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competition communities. Am. Nat., 1997, 149: 407 ~ 435.
- [ 14 ] Lin Z S. Simulating unintended effects restoration. Eco. Mod., 2003, 164: 169 ~ 175.
- [ 15 ] Lin Z S, Wang S G. Study on the relations between the animal species extinction and habitat destruction. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(4): 535 ~ 540.
- [ 16 ] Lin Z S. The influence of habitat destruction on the ecological effect of metapopulation. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(3): 480 ~ 486.
- [ 17 ] Neuhauser C. Habitat destruction and competitive coexistence in spatially explicit models with local interaction. J. Theoret. Biol., 1997, 193: 445 ~ 463.
- [ 18 ] Xie Z L, Lin Z S, Qi X Z, et al. The simulation study of different population evolution in community based habitat restoration. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(6): 1397 ~ 1403.
- [ 19 ] Lin Z S, Qi X Z. Can best competitors avoid extinction as habitat destruction? Eco. Mod., 2005, 182(2): 107 ~ 112.
- [ 20 ] Liu H Y, Lin Z S, Zhang M Y. Species responses to different types of human-caused habitat degradation. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(3): 429 ~ 435.
- [ 21 ] Lin Z S, Xie Z L. Does habitat restoration cause species extinction? Biological Conservation, 2005, 123: 349 ~ 354.
- [ 22 ] Lin Z S, Li L. The evolution characters of the competitor of metapopulation. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(9): 1731 ~ 1736.
- [ 23 ] Lin Z S, Li L. Some potential orders of species extinction. Chin. J. Appl. Environ. Biol., 2003, 9(6): 651 ~ 654.
- [ 24 ] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bull. En. Soc. Am., 1969, 15: 237 ~ 240.
- [ 25 ] Rhodes O E, Chesser R K, Smith M H. Population dynamics in ecological space and time. Chicago: Chicago University Press, 1996.
- [ 26 ] Hu Y X, Mu S M, Hao D Y. The long term behaviour of species of plant community under the competitive superior order. Acta Scientiarum Naturalium

- Universitatis NeiMongol ,2002 ,33(3) :247 ~ 252.
- [27] Li Z Z, Hui C. Biodiversity composition and maintenance of metacommunity in Maqu alpine meadow and wetland. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin. ,2004 , 24(3) :397 ~ 403.
- [28] Xu C L, Li Z Z. Succession pattern of artificial vegetation community and its ecological mechanism in an arid desert region. Chin.J. Appl. Ecol. ,2003 ,14 (9) :1451 ~ 1456.
- [29] Li Z Z, Hui C, Xu Z M. Simulation model of metapopulations and its application to competing coexistence and species richness. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin. ,2003 ,23(2) :195 ~ 199.
- [30] Chen Z Y, Li B, Chen J K. Some growth characteristics and relative competitive ability of invasive *Spartina alterniflora* and native *Scirpus mariqueter*. Biodiversity Science ,2005 ,13(2) :130 ~ 136.
- [31] Hui C, Li Z Z, Han X Z, *et al.* Theoretical framework of metapopulation and progress in application. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin. ,2004 ,24(3) :551 ~ 557.
- [32] Hanski I. Coexistence of competitors in patchy environments. Ecology ,1983 ,64 :493 ~ 500.
- [33] Wilson D S. Complex interactions in metacommunities , with implications for biodiversity and higher levels of selection. Ecology ,1992 ,73 :1984 ~ 2000.

### 参考文献:

- [3] 刘会玉,林振山,张明阳. 人类周期性活动对物种多样性的影响及其预测. 生态学报,2005 ,25(7) :1635 ~ 1641.
- [6] 林振山,刘会玉,刘红玉. 人类活动影响下具有 Allee 效应的非自治种群演化模式的研制及其应用——以丹顶鹤为例. 生态学报,2005 ,25(5) :945 ~ 951.
- [11] 徐彩琳,李自珍,张景光,等. 斑块生境下逃亡共存模型及其计算机模拟试验研究. 中国沙漠,2001 ,21(3) :296 ~ 298.
- [15] 林振山,王曙光. 栖息地破坏与动物物种灭绝关系的模拟研究. 生态学报,2002 ,22(4) :535 ~ 540.
- [16] 林振山. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响. 生态学报,2003 ,23(3) :480 ~ 485.
- [18] 谢正磊,林振山,齐相贞,等. 基于栖息地恢复对群落不同种群演化影响的模拟. 生态学报,2005 ,25(6) :1397 ~ 1403.
- [20] 刘会玉,林振山,张明阳. 物种演化对人类活动作用下不同性质栖息地破坏的响应. 植物生态学报,2005 ,29(3) :429 ~ 435.
- [22] 林振山,Larry Li. 集合种群强物种种群的演化特性. 生态学报,2003 ,23(9) :1731 ~ 1736.
- [23] 林振山,Larry Li. 物种灭绝的若干种可能的序. 应用与环境生物学报,2003 ,9(6) :651 ~ 654.
- [26] 胡彦霞,穆淑梅,郝敦元. 群落种群在竞争优势排序下的长期动态. 内蒙古大学学报(自然科学版),2002 ,33(3) :247 ~ 252.
- [27] 李自珍,惠苍. 玛曲高寒草甸湿地植物构成及其集合种群群落的多样性维持机理. 西北植物学报,2004 ,24(3) :397 ~ 403.
- [28] 徐彩琳,李自珍. 干旱荒漠区人工植物群落演替模式及其生态学机制研究. 应用生态学报,2003 ,14(9) :1451 ~ 1456.
- [29] 李自珍,惠苍,徐中民. 集合种群模拟模型及其在竞争共存机制与物种多样性研究中的应用. 西北植物学报,2003 ,23(2) :195 ~ 199.
- [30] 陈中义,李博,陈家宽. 互花米草与海三棱藨草的生长特征和相对竞争能力. 生物多样性,2005 ,13(2) :130 ~ 136.
- [31] 惠苍,李自珍,韩晓卓,等. 集合种群的理论框架与应用研究进展. 西北植物学报,2004 ,24(3) :551 ~ 557.