

似 Allee 效应对 2-物种集合种群竞争动态的影响

陈玲玲^{1,2}, 林振山^{1,2,*}, 陈成忠^{1,2}, 梁仁君^{1,2}

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

摘要:集合种群具有与局域种群 Allee 效应相似的现象被称为似 Allee 效应。将似 Allee 效应引入 2-竞争物种集合种群系统, 建立了具有似 Allee 效应的 2-物种集合种群演化动态模型。大量的数值模拟表明: (1) 似 Allee 效应导致集合种群水平上两竞争物种构成的系统具有多个平衡态; (2) 似 Allee 效应使竞争共存物种无法续存甚至全部灭绝, 即使种群具有很高的初始斑块占有率, 并且最终平衡态随初始斑块占有率变化而改变; (3) 似 Allee 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; 但似 Allee 效应不会增强强物种对弱物种的排斥强度, 反而可能使强物种变为弱物种, 弱物种变为强物种, 其具有与栖息地毁坏类似的影响种群竞争等级排序的作用; (4) 似 Allee 效应对竞争集合种群续存是一个不稳定的干扰因素, 微小的变化都将引起系统平衡态的剧变。但对于已经达到平衡态的集合种群系统, 似 Allee 效应对强弱种群多度起到调节与制约的作用, 有助于平衡态集合种群的稳定与共存, 这一结论更完整的揭示了似 Allee 效应在竞争集合种群系统发展的不同阶段所起的不同作用。以上这些结论对物种保护及集合群落的管理具有重要的指导意义。

关键词:似 Allee 效应; 2-物种集合种群; 数值模拟; 平衡态; 竞争共存与排斥

文章编号: 1000-0933(2008)02-0645-11 中图分类号: Q145 文献标识码: A

Competitive dynamics of two-metasppecies subject to the Allee-like effect

CHEN Ling-Ling^{1,2}, LIN Zhen-Shan^{1,2,*}, CHEN Cheng-Zhong^{1,2}, LIANG Ren-Jun^{1,2}

1 Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210097, China

2 College of Geographic Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 0645 ~ 0655.

Abstract: The Allee-like effect in metapopulation is similar to local population subject to the Allee effect. It is introduced into the two-competitive metasppecies system to establish a two-metasppecies dynamic model subject to the Allee-like effect. Numerical simulation results show that: (1) The Allee-like effect could lead to multiple stable states in the two-metasppecies 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 Allee-like effect could cause all species to go extinction. The stronger the Allee-like effect is, the shorter the species' survival period will 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 metasppecies persistence in the evolvement, it will significantly affect the equilibrium even if it is slightly changed. As to a stable system, the Allee-like effect regulates the abundance of both metasppecies instead of reducing their equilibrium values, which reveals its influence on competitive metasppecies' dynamics

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40371108); 国家“十五·211”工程重大资助项目

收稿日期:2006-11-13; **修订日期:**2007-04-29

作者简介:陈玲玲(1982~), 女, 江苏淮安人, 博士生, 主要从事生态资源研究. E-mail: cllha@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. Email: linzhenshan@njnu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40371108) and National “211” Key Project of China; The Environmental Evolution and Ecological Construction on Multi-spatio-temporal Scales

Received date:2006-11-13; **Accepted date:**2007-04-29

Biography: CHEN Ling-Ling, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology and resource. E-mail: cllha@163.com

varies in different periods. The above conclusions mean a great deal to species conservation and metacommunity management.

Key Words: Allee-like effect; two-metasppecies; numerical simulation; equilibrium; competitive coexistence and exclusion

在局域种群动态研究的 Logistic 模型中,个体平均增长率会随着种群密度的减小而增大,种群在低密度时增长速率很快直至达到最大环境容量。如果一个局域种群受到 Allee 效应^[1]的影响,其密度低于某一阈值时,物种将会灭绝,这是因为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]。关于具有 Allee 效应的局域种群动态及实证研究成为种群生态学研究关注的热点之一^[3~7]。

集合种群是指一相对隔离地理区域内各局域种群的集合,各局域种群通过一定程度的个体迁移而使之连为一体^[8]。在集合种群水平上,几乎所有的集合种群理论都是从 Levins 的斑块占据模型出发的^[8,9]。在 Levins 模型中,当集合种群的斑块占有率减小时,单位增长率就增加,使得集合种群在较低斑块侵占率时能够增长。但是集合种群如果受到似 Allee 效应的影响,当斑块占有率低于一阈值时,即使栖息地非常充足,集合种群也将走向灭绝^[10,11]。

集合种群尺度上发生似 Allee 效应,原因有二:一是建群困难,二是扩散损失。当集合种群过小时,迁移个体数量也很小,这些个体在迁移过程中会有死亡风险,使达到空斑块的数量降低,在斑块内就发生传统意义上的 Allee 效应。集合种群的似 Allee 效应,可以说是众多局域种群上 Allee 效应在区域尺度上的综合表现^[12]。目前已有很多实证研究表明集合种群中存在似 Allee 效应,波罗的海岛屿岩石池塘中的水蚤(*Daphnia*)种群,在岩石池塘很少的小岛上不会出现^[13],在小于 10 个适宜生境的地区很难发现英格兰银点叩头虫(*Hesperia comma*)和银点蝴蝶(*Plebejus argus*)^[14]。对部分种群的观察表明,斑块占有呈现两极分化,大多数斑块要么是空的,要么全部或接近占有全部的斑块,这强有力地说明在区域尺度上,当斑块占有率低时,存在集合种群灭绝的临界值^[15]。

Allee 效应会极大的增加局域种群的死亡风险,这一现象已引起生态学家的重视^[2,3,15~17],具有 Allee 效应的自然种群的实证研究也有很多积累^[7,18]。似 Allee 效应对集合种群续存的影响虽有相关研究^[11,19,20],但并未引起普遍关注,这方面需要更加深入的理论与实证研究。此外,竞争集合种群动态对栖息地毁坏的响应机制研究已较为成熟^[21~23],但似 Allee 效应影响下的竞争集合种群动态研究却少之甚少。那么,竞争集合种群对似 Allee 效应的响应机制如何?似 Allee 效应是否具有与栖息地毁坏相似的导致物种灭绝的作用?这些都是需要深入研究的问题。

本文在 2-物种等级竞争的集合种群模型基础上将强弱物种的似 Allee 效应引入模型,建立具有似 Allee 效应的 2-竞争物种集合种群演化动态模型,通过平衡态分析与数值模拟相结合的方法,从动力学上开展似 Allee 效应影响下竞争集合种群动态的模拟与预测研究,旨在揭示似 Allee 效应对集合种群演化的生态作用以及似 Allee 效应影响下的竞争集合种群的演化动态规律。

1 模型的建立

经典的 Levins 模型^[24]对生存在生境斑块中的单物种种群进行了简单的动态描述,其方程是:

$$\frac{dp}{dt} = mp(1-p) - ep \quad (1)$$

式中, m , e 分别为侵占和灭绝参数。

假定方程(1)描述的两种物种共同构成一个竞争系统,假设物种 1 的竞争力大于物种 2,竞争力强的物种不仅可以占有空斑块,还可以侵占竞争力弱的物种 2 的斑块。由方程(1)可以得到 2-竞争物种集合种群动态方程:

$$\frac{dp_1}{dt} = m_1 p_1 (1 - p_1) - e_1 p_1 \quad (2)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = m_2 p_2 (1 - p_1 - p_2) - e_2 p_2 - m_1 p_1 p_2 \quad (3)$$

方程(2)与(1)是相同的,物种 2 不对物种 1 的动态产生任何影响;方程(3)说明物种 2 只能占有未被物种 1 占有的空斑块。将似 Allee 效应因子 $(p/(p+a))$ ^[20]分别引入强弱物种动态中,得到以下具有似 Allee 效应的 2-竞争物种集合种群动态模型:

$$\frac{dp_1}{dt} = m_1 p_1 (1 - p_1) \left(\frac{p_1}{p_1 + a_1} \right) - e_1 p_1 \quad (4)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = m_2 p_2 (1 - p_1 - p_2) \left(\frac{p_2}{p_2 + a_2} \right) - m_1 p_1 p_2 \left(\frac{p_1}{p_1 + a_1} \right) - e_2 p_2 \quad (5)$$

式中, a_1, a_2 分别为物种 1 和 2 的似 Allee 效应系数。 a_1, a_2 越大,似 Allee 效应越明显。若 $a_1 = a_2 = 0$,则与方程(2)、(3)相同。 e_1, e_2 为斑块被成功占有后的灭绝率,与似 Allee 效应无关; m_1, m_2 为物种的成功迁移率,似 Allee 效应影响物种对斑块的成功占有,使其下降到 $m_1(p_1/(p_1 + a_1)), m_2(p_2/(p_2 + a_2))$ 。

1.1 平衡态分析

通过 matlab 对方程组(2)和(3)进行数值求解,得到 4 个平衡态: $A\left(1 - \frac{e_1}{m_1}, \frac{m_2 e_1 - e_2 m_1 - m_1^2 + m_1 e_1}{m_1 e_1}\right), B\left(1 - \frac{e_1}{m_1}, 0\right), C\left(0, 1 - \frac{e_2}{m_2}\right), D(0, 0)$ 。平衡态(定态)的稳定性将决定了系统的演化方向和趋势,根据平衡态稳定性理论^[25], m_1, m_2, e_1, e_2 的微小改变都将导致系统稳定性及发展方向发生变化。平衡态数值结果表明未受似 Allee 效应影响的两物种集合种群系统中,物种演化的 4 种生态后果为:稳定共存、物种 1 排斥物种 2、物种 2 排斥物种 1 以及两物种均灭绝(图 1a~图 1d)。

数值模拟清晰表明不同的参数取值导致不同的生态后果。图 1 展示了集合种群未受似 Allee 效应影响时,两竞争物种演化产生的 4 个平衡态。在数值模拟过程中发现,无论两物种的初始斑块占有率是多少,只有当物种 1 的侵占率 m_1 小于弱物种侵占率 m_2 时,才可能保证两竞争物种的稳定共存(图 1a);当物种 1 的侵占率逐渐变大,尤其是大于物种 2 的侵占率时,竞争结果必定是物种 1 逐渐达到平衡态,物种 2 走向灭绝(图 1b);由于物种 1 的竞争力强于物种 2,其侵占率必须远小于物种 2 时,才可能导致强物种 1 灭绝,弱物种 2 趋于稳定(图 1c)。数值模拟表明两竞争物种稳定共存、强物种排斥弱物种或弱物种排斥强物种的竞争排斥过程均与种群的初始斑块占有率无关。图 1d 展现了两物种共同灭绝的情况,种群初始斑块占有率起决定性作用,且当强物种初始占有率 $p_1(0)$ 远小于弱物种初始占有率 $p_2(0)$ 时,才有可能强弱物种共同灭绝。

2 似 Allee 效应对 2-竞争共存与竞争排斥的集合种群动态的影响

2.1 似 Allee 效应影响下的竞争共存集合种群动态

竞争力弱的集合种群,要想在整个区域上实现稳定共存,必须在侵占能力上强于物种 1(图 1a)。如果原本竞争共存的强弱集合种群均受似 Allee 效应的影响,根据不同的初始斑块占有率和似 Allee 效应系数的数值模拟,共存集合种群又将产生 4 种生态后果:强弱物种继续稳定共存、强弱物种都灭绝、强物种灭绝或弱物种灭绝(图 2a~图 2d 及表 1)。

图 2 及表 1 给出了似 Allee 效应影响下竞争共存物种的动态演化。大量的数值模拟表明似 Allee 效应系数较小时,原本竞争共存的强弱物种可以继续稳定共存,但达到平衡态的驰豫时间要比未受似 Allee 效应影响长的多,前者用了 300a 左右的时间,后者却需要 900a,说明似 Allee 效应使共存物种的演化变的复杂而缓慢(图 2a)。当弱物种的似 Allee 效应较强,强物种所受影响较小时,强物种有可能取代弱物种达到稳定状态,并且强物种平衡态值随初始斑块占有率增大而上升(图 2b)。

似 Allee 效应增强将导致共存物种无法继续共存并共同灭绝,即使两物种具有很高的初始斑块占有率,

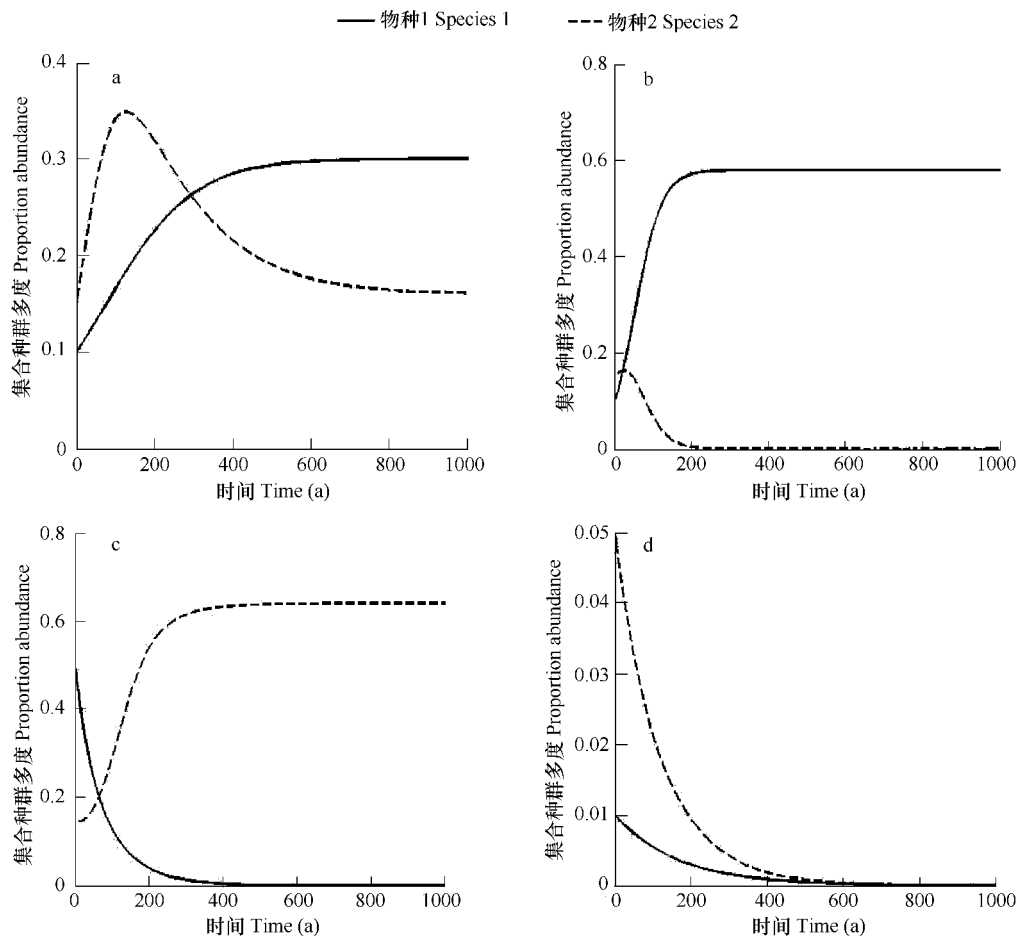


图1 未受似 Allee 效应影响的两集合种群竞争的4种可能结果

Fig. 1 The four possible outcomes of two-metapopulations' competition without the Allee-like effect

参数值 Parameter values: (a) $m_1 = 0.03, m_2 = 0.05, e_1 = 0.021, e_2 = 0.018$; (b) $m_1 = 0.05, m_2 = 0.04, e_1 = 0.021, e_2 = 0.018$; (c) $m_1 = 0.01, m_2 = 0.05, e_1 = 0.021, e_2 = 0.018$; (d) $m_1 = 0.015, m_2 = 0.01, e_1 = 0.021, e_2 = 0.018$

且强物种比弱物种先灭绝(图2c)。当弱物种的似 Allee 效应系数 ≤ 0.1 ,且初始斑块占有率大于10%时,才可能导致强物种灭绝,弱物种逐渐上升直至平衡态(图2d),表明强弱物种都受到似 Allee 效应影响时,弱物种的侵占能力不但要强,而且所受似 Allee 效应的影响要远小于强物种时,才有可能战胜强物种并占有斑块(图2d)。

图2表明,集合种群水平上,两强弱物种构成的竞争共存系统中,似 Allee 效应及不同的初始斑块占有率可以导致多个平衡态。微弱的似 Allee 效应可以保证竞争共存物种继续稳定共存,但达到稳定的驰豫时间要长的多。似 Allee 效应逐渐增强,必将导致共存物种无法继续共存并全部灭绝,即使种群拥有较高的初始栖息地占有率以及充足的可占据斑块,而且强物种比弱物种先灭绝,说明强物种对似 Allee 效应的敏感度更强。似 Allee 效应对各物种影响程度不同,可导致一物种在竞争过程中取代另一物种,并且达到稳定的物种的平衡态值随似 Allee 效应增强而下降。竞争共存的强弱种群系统演化在似 Allee 效应的影响下表现出明显扰动和复杂性。

2.2 似 Allee 效应影响下的竞争排斥集合种群动态

在未受似 Allee 效应影响的集合种群演化过程中,若强物种侵占率大于弱物种,在竞争选择过程中,竞争力强的物种1必定替代弱物种2占有斑块(图1b)。有趣的是,若两物种均受似 Allee 效应影响,强物种很可能与弱物种一同灭绝,且似 Allee 效应越强,物种存活的时间越短(图3a);当似 Allee 效应对强物种影响较小(a_1 很小)时,才可能维持原来强物种对弱物种的竞争排斥状态(图3b),这说明似 Allee 效应在强物种排斥弱

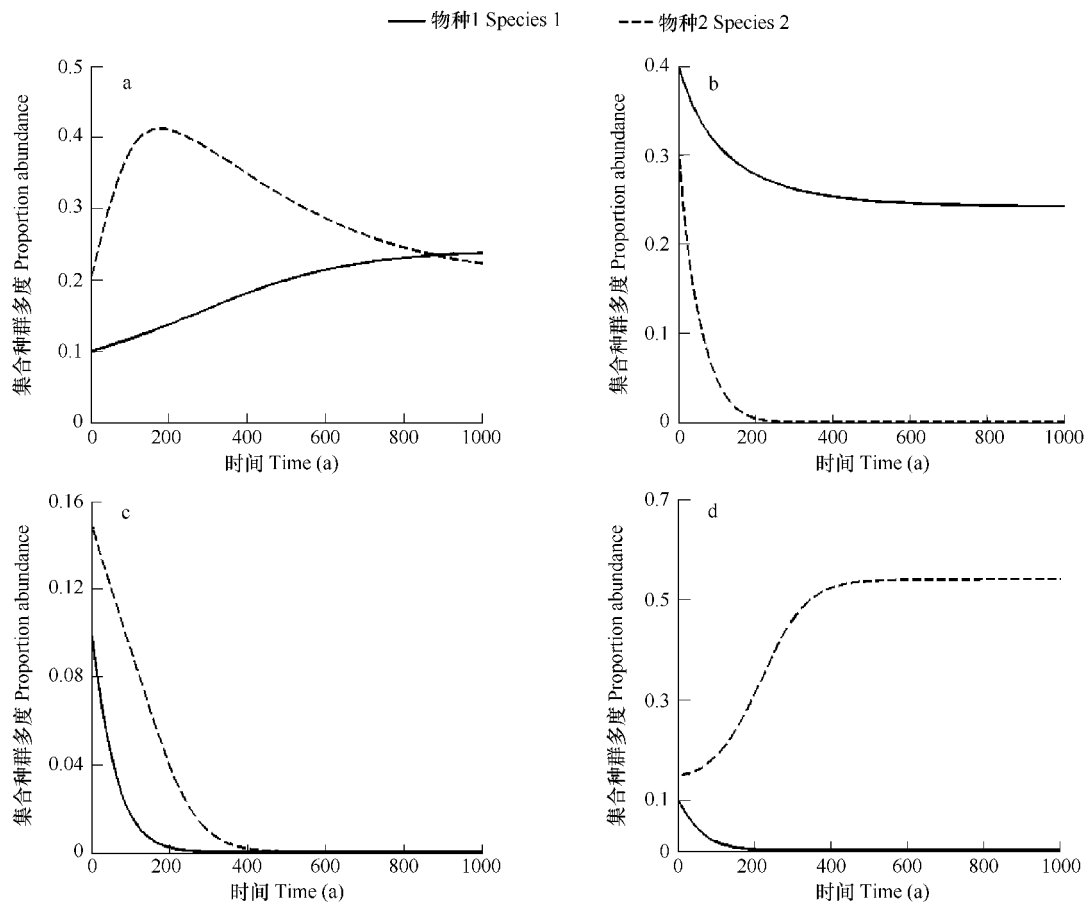


图 2 似 Allee 效应影响下稳定共存物种的演化动态

Fig. 2 The dynamics of two-metasppecies that competitive coexistence subject to Allee-like effects

参数值为 Parameters values: $m_1 = 0.03, m_2 = 0.05, e_1 = 0.021, e_2 = 0.018$, (a) $a_1 = 0.02, a_2 = 0.025$, (b) $a_1 = 0.02, a_2 = 0.2$, (c) $a_1 = 0.35, a_2 = 0.25$, (d) $a_1 = 0.35, a_2 = 0.15$

物种的竞争过程中不利于强物种保持原有的竞争优势。

不受似 Allee 效应影响的 2-物种集合种群竞争排斥也可能是弱物种排斥强物种(图 1c),在似 Allee 效应影响下,弱物种在竞争过程中仍可能继续排斥强物种(图 3c)。然而,当弱物种似 Allee 效应增强或强物种初始斑块占有率增大时,还是可能导致强弱物种共同灭绝,且强物种比弱物种先灭绝(图 3d、表 2)。

综上表明,强弱集合种群的竞争排斥过程由两个平衡态发展为受似 Allee 效应影响后的 3 个平衡态。似 Allee 效应不会增强强物种对弱物种的排斥强度,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。似 Allee 效应在一定阈值范围内,弱物种可以维持原状继续排斥强物种,一旦似 Allee 效应增强仍将迫使两物种共同灭绝,且强物种先于弱物种灭绝。说明对于竞争排斥的强弱物种,似 Allee 效应不会有利于任何原先竞争排斥过程中占有优势的一方,似 Allee 效应变化导致的直接结果就是强弱物种共同绝灭,并且强物种对似 Allee 效应的变化更为敏感。

3 平衡态集合种群多度对似 Allee 效应变化的响应

通过 matlab 获得方程(2)与(3)的解析解,得出未受似 Allee 效应影响时,2-竞争集合种群系统具有四个平衡态,似 Allee 效应影响下,系统演化至 9 个平衡态值,分别是一个共同灭绝平衡态值 $A(0,0)$ 、两个强物种排斥弱物种的平衡态值、两个弱物种排斥强物种的平衡态值、4 个稳定共存平衡态值。平衡态是否稳定以及平衡态集合种群多度的变化均受到似 Allee 效应参数的影响,充分说明似 Allee 效应对竞争集合种群的稳定与续存是一个潜在的干扰因素。

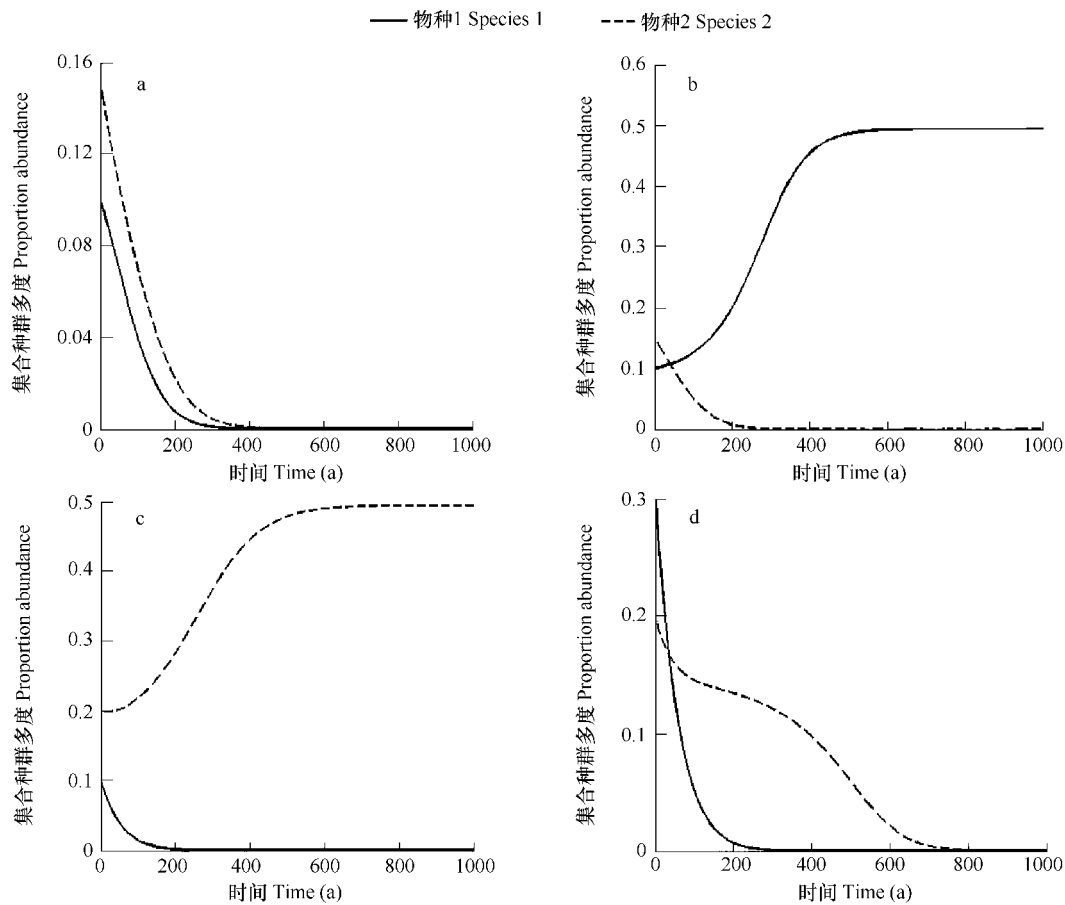


图3 竞争排斥物种在似 Allee 效应影响下的演化动态

Fig. 3 The dynamics of metasppecies competitive exclusion subject to Allee-like effects

参数值 Parameter values: (a) $m_1 = 0.05, m_2 = 0.04, a_1 = 0.2, a_2 = 0.2, p_1(0) = 0.1, p_2(0) = 0.15$, (b) $m_1 = 0.05, m_2 = 0.04, a_1 = 0.1, a_2 = 0.2, p_1(0) = 0.1, p_2(0) = 0.15$, (c) $m_1 = 0.01, m_2 = 0.05, a_1 = 0.2, a_2 = 0.2, p_1(0) = 0.1, p_2(0) = 0.2$, (d) $m_1 = 0.01, m_2 = 0.05, a_1 = 0.2, a_2 = 0.2, p_1(0) = 0.3, p_2(0) = 0.2$

强物种排斥弱物种的两个平衡态值为:

$$B_1 \left(\frac{m_1 - e_1 + \sqrt{(m_1 - e_1)^2 - 4m_1 e_1 a_1}}{2m_1}, 0 \right) \text{ 和 } B_2 \left(\frac{m_1 - e_1 - \sqrt{(m_1 - e_1)^2 - 4m_1 e_1 a_1}}{2m_1}, 0 \right)$$

平衡态 B_2 是不稳定的结点, 扰动将随时间增加而增大, 解远离平衡点; B_1 为稳定的结点, 其动力学行为是扰动随时间增加而减小, 最终趋于零, B_1 是有实际意义的平衡态。图4展现了强物种排斥弱物种并达到稳定的平衡态 B_1 后, 种群动态对似 Allee 效应的响应。由于弱物种已经灭绝, 似 Allee 效应只影响强物种在平衡态时的种群多度, 在强物种排斥弱物种的稳定平衡态下, 似 Allee 效应将显著的非线性减少强物种在平衡态的种群多度。

弱物种排斥强物种的两个平衡态值为:

$$C_1 \left(0, \frac{m_2 - e_2 + \sqrt{(m_2 - e_2)^2 - 4m_2 e_2 a_2}}{2m_2} \right) \text{ 和 } C_2 \left(0, \frac{m_2 - e_2 - \sqrt{(m_2 - e_2)^2 - 4m_2 e_2 a_2}}{2m_2} \right)$$

根据平衡态的稳定性理论, C_1 为稳定的结点, 是具有实际意义的平衡态; C_2 为不稳定的结点, 扰动不断增大。图5展现了弱物种竞争排斥强物种并达到稳定的平衡态 C_1 后种群动态对似 Allee 效应变化的响应。因为强物种已被弱物种排斥灭绝, 多度不受影响, 随似 Allee 效应增大, 弱物种在平衡态时的种群多度将近似线性减小。

表 1 数值模拟两稳定共存的集合种群物种在似 Allee 效应影响下的演化

Table 1 The dynamics of the two-coexisting metasppecies subject to Allee-like effects

强物种 侵占率 m_1 Colonization rate of species 1	弱物种 侵占率 m_2 Colonization rate of species 2	似 Allee 效应 系数 a_1 The Allee-like effect of species 1	似 Allee 效应 系数 a_2 The Allee-like effect of species 2	初始斑块占有率 $p_1(0), p_2(0)$ The initial patch occupancies	物种演化情况 Species evolvement
0.03	0.05	0.02	0.025	0.1, 0.2	强弱物种稳定共存。改变初始斑块占有率, 将改变物种再次达到稳定的平衡态值①
0.03	0.05	0.02	0.2	0.4, 0.3	强物种稳定, 弱物种灭绝; a_1 增大, 强弱物种均灭绝; $p_1(0)$ 减小, 强物种平衡态值减小②
0.03	0.05	0.35	0.35	与初始值无关 Any values	强弱种群均灭绝, 强物种先灭绝③
0.03	0.05	0.35	0.25	与初始值无关 Any values	强弱种群均灭绝, 强物种先灭绝④
0.03	0.05	0.35	0.15	0.1, $p_2(0) > 0.12$	强物种灭绝、弱物种稳定; a_2 减小, 弱物种平衡态值增大; $p_1(0)$ 增大或 $p_2(0) < 0.1$, 两物种将共同灭绝⑤
0.03	0.05	0.35	0.1	0.1, $p_2(0) > 0.1$	强物种灭绝, 弱物种稳定 The inferior species will exclude the superior one
0.03	0.05	0.25	0.25	与初始值无关 Any values	强弱物种均灭绝 Both species will go extinct
0.03	0.05	0.15	0.25	与初始值无关 Any values	强弱物种均灭绝 Both species will go extinct

①Species will coexist with each other, and the equilibrium values will change with initial patch occupancies; ②The superior species will exclude the inferior one, but both species will go extinct if the Allee-like effect of superior species becomes more severe; The smaller the initial patch occupancy of superior species, the smaller the equilibrium value will be; ③Both species will go extinct, and the superior one will go extinct first; ④Both species will go extinct, and the superior one will go extinct first; ⑤The inferior species will exclude the superior one, and the equilibrium value decrease as the Allee-like effect of the inferior species becomes more severe; Both species will go extinct if the patch occupancy of superior species increase or the occupancy rate of the inferior one is less than 0.1

表 2 似 Allee 效应对集合种群竞争排斥物种演化动态的影响

Table 2 The dynamics of two-metasppecies that competitive exclusion subject to Allee-like effects

强弱物种侵占率 Colonization rate	未受似 Allee 效应影响 The competition dynamics without Allee-like effects	强弱物种均受似 Allee 效应影响 The competition dynamics of both species subject to Allee-like effects			物种演化情况 The species evolvement
		a_1	a_2	初始值 The initial values	
$m_1 = 0.05$ $m_2 = 0.04$	强物种排斥弱物种 The superior species exclude the inferior species	0.2	0.2	0.1, 0.1	强弱物种均灭绝, 似 Allee 效应系数越大, 物种存活时间越短①
		0.1	0.2	0.1, 0.1	强物种继续排斥弱物种②
$m_1 = 0.01$ $m_2 = 0.05$	弱物种排斥强物种 The inferior species exclude the superior species	0.2	0.2	0.1, 0.2	弱物种继续排斥强物种③
		0.2	0.2	0.3, 0.2	强弱物种均灭绝。强物种 421a 左右灭绝, 弱物种 750a 左右灭绝④
		0.2	0.26	0.2, 0.2	强弱物种均灭绝。强物种 410a 左右灭绝, 弱物种 611a 左右灭绝⑤

① Both species will go extinct; The severer the Allee-like effect is, the shorter the extinction period will be; ② The superior species go on excluding the inferiors; ③The inferior species go on excluding the superiors; ④Both species will go extinct. The superior species will extinct in 421 years, while the inferiors 750 years; ⑤Both species will go extinct; The superior species will extinct in 410 years, while the inferiors 611 years

与图 4 相比, 达到平衡态后强物种 p_1 要比弱物种 p_2 对似 Allee 效应的变化更为敏感, 种群多度递减的更为剧烈。但共同点都是似 Allee 效应的微小增大都将加剧竞争种群系统平衡态多度的减少, 影响集合种群的续存。

为简化平衡态解析解, 取参数 $m_1 = 0.03, e_1 = 0.02, m_2 = 0.05, e_2 = 0.018$, 得到似 Allee 效应影响下的 4 个

强弱物种稳定共存的平衡态解,令 $Q = \frac{1}{2(150 + 150a)}$, $W = \sqrt{(1 - 24a)}$, $T = -30214a^2 - 15000a^3 - 21728a + 4736 - 37800ba - 41400b + 3600ba^2$ 来简化 4 个平衡态,通过求解得到的 4 个平衡态值分别是:

$$D_{1and2} \left(\frac{1+W}{6}, Q(-25aW + 131a + 56 - 40W \pm \sqrt{T - 6550a^2W - 13280aW - 4480W - 9000bW - 9000abW}) \right)$$

$$D_{3and4} \left(\frac{1-W}{6}, Q(25aW + 131a + 56 + 40W \pm \sqrt{T + 6550a^2W + 13280aW + 4480W + 9000bW + 9000abW}) \right)$$

其中平衡态 D_1, D_3 为稳定的结点; D_2, D_4 为不稳定的结点,扰动随时间增加而增大,所以不予考虑。

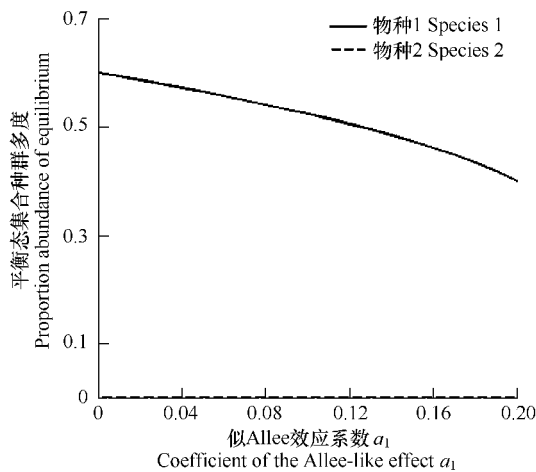


图4 强物种排斥弱物种的平衡态集合种群多度对似 Allee 效应变化所作的响应

Fig. 4 The responses of metasppecies abundances of equilibrium that superior species exclude the inferior one to the change of the Allee-like effect

$m_1 = 0.05, e_1 = 0.02$ Parameters are: $m_1 = 0.05, e_1 = 0.02$

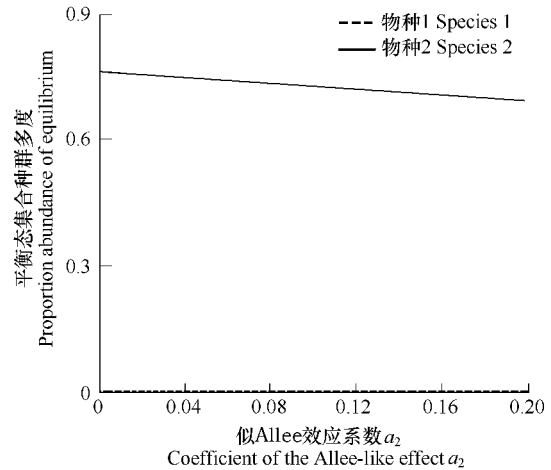


图5 弱物种战胜强物种的平衡态集合种群多度对似 Allee 效应变化所作的响应

Fig. 5 The responses of metasppecies abundance of equilibrium that inferior species exclude the superior one to the change of the Allee-like effect

图 6a、图 6b 展现了强弱物种在竞争后分别达到稳定共存的平衡态 D_1, D_3 后,种群多度对似 Allee 效应变化的响应。在不受似 Allee 效应影响时($a_1 = a_2 = 0$),平衡态 D_1 表明通过竞争强物种在种群多度上明显多于弱物种,随着似 Allee 效应系数增大,强弱种群多度均有下降,弱物种多度下降了 30% 后达到最小值,而后迅速上升,强物种种群多度则持续下降;在似 Allee 效应系数分别达到 0.045 时,似 Allee 效应不再非线性影响强弱集合种群多度,而是线性增加弱物种的种群多度,强物种的种群多度却不再对似 Allee 效应变化有任何动态响应并维持在较低的平衡态值上(图 6a)。平衡态 D_3 与 D_1 明显不同(图 6b),似 Allee 效应系数为零时,强物种完全被弱物种战胜并取代,似 Allee 效应增强,强物种种群多度增加而弱物种减少,强物种增加到一定程度后达到完全平衡状态,不受竞争以及似 Allee 效应干扰;弱物种多度下降到一定程度后逐步线性增大,说明似 Allee 效应在一定程度上有助于达到平衡态的两竞争种群共存。平衡态 D_1 与 D_3 虽然有显著不同,但强弱物种达到竞争共存的平衡态后,即使似 Allee 效应强度很小时对强弱物种多度仍有较大影响,似 Allee 效应越大,对两物种多度影响反而越小,似 Allee 效应变化不仅没有导致竞争物种无法续存,反而有助于竞争共存的种群继续稳定共存,并且无论初始平衡态强弱物种多度是多少,最终强物种多度都将保持在一定的常数,似 Allee 效应的增强只会不断线性增加弱物种的种群多度。

根据平衡态集合种群多度对似 Allee 效应变化的响应模拟,对于相互竞争排斥的两种物种,似 Allee 效应会不断减小存活物种的平衡态种群多度;而对于竞争共存的强弱物种,似 Allee 效应对达到平衡态的集合种群续存不再是一个不稳定的干扰因素,反而对强弱种群多度相互调节、相互制约,使其共同稳定续存。

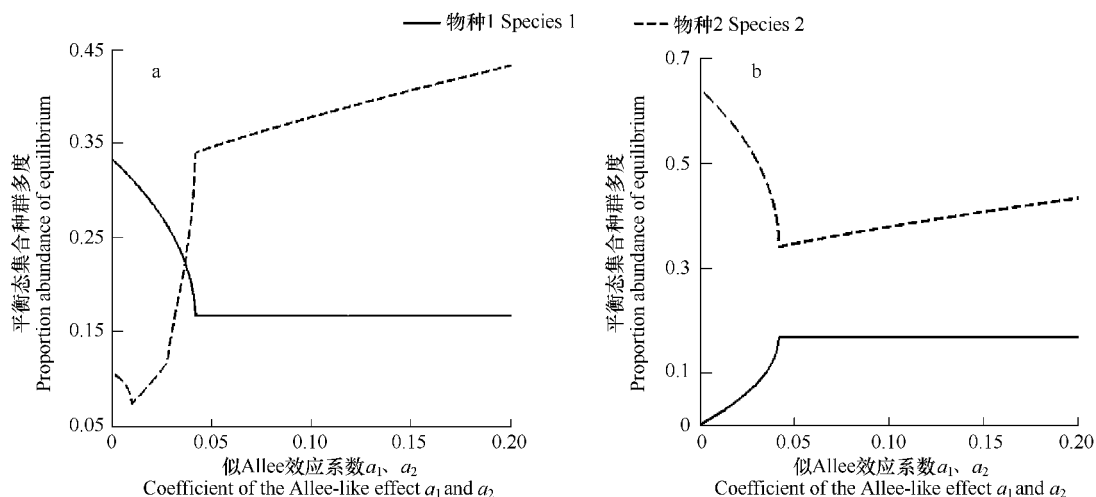


图 6 强弱物种竞争共存的平衡态集合种群多度对似 Allee 效应变化的响应

Fig. 6 The responses of metapopulation abundance of equilibrium that competitive coexistence of both the superior and inferior species to the change of the Allee-like effect

4 讨论

目前相关研究主要集中在具有 Allee 效应的局域种群动态^[3,11,26],对于集合种群水平上的似 Allee 效应还没有很深入的研究。似 Allee 效应对于集合种群续存是一个不稳定的干扰因素,生境破碎化后,似 Allee 效应还会增加集合种群物种灭绝的风险,研究具有似 Allee 效应的集合种群物种的演化对物种保护具有重要意义。

本文运用非线性动力学方法,建立了具有似 Allee 效应的 2-竞争物种集合种群的演化动态模型。经过平衡态分析及大量的数值模拟发现,似 Allee 效应导致集合种群水平上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,这对集合群落的管理与保护具有重要的启示意义。例如不受似 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似 Allee 效应影响,就将有 4 种不同的集合群落构成:a. 两物种继续竞争共存,但达到共存的驰豫时间要比不受似 Allee 效应时长得多;b、c. 只有强物种生存或只有弱物种生存,即似 Allee 效应导致共存物种彼此竞争排斥;d. 强弱物种均灭绝。这说明似 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,在对具有似 Allee 效应的物种,特别是濒危物种进行管理时,要充分考虑似 Allee 效应。

在未受似 Allee 效应影响的竞争集合种群演化过程中,若强物种侵占率大于弱物种,强物种必定排斥弱物种并夺取生境斑块(图 1b)。有趣的是,在似 Allee 效应影响下,原本竞争排斥的两物种很可能都灭绝,且似 Allee 效应越强,两物种灭绝的时间越早。强弱物种竞争过程中,似 Allee 效应非但不会增强强物种对弱物种的排斥强度,反而对弱物种有一定的保护作用,使弱物种不再弱,也就是说强物种竞争排斥弱物种的过程在似 Allee 效应影响下很可能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 & May 在研究栖息地破坏对两竞争物种影响的结果相同^[27],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,说明似 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。

更有趣的是,强弱集合种群在相互竞争及似 Allee 效应作用下达到平衡态后,似 Allee 效应对平衡态集合种群多度不再是不稳定的干扰因素,反而对强弱物种的种群多度起到调节作用,并有助于竞争种群共同稳定续存,这说明似 Allee 效应在系统演化发展的不同阶段会对群落构成有不同的影响作用。相对于以往仅从集合种群演化动态分析似 Allee 效应的干扰作用研究^[11,19],而忽略了平衡态种群多度如何响应似 Allee 效应的

变化,本文的结论将是个有效的补充,更完整的揭示了似 Allee 效应在竞争种群系统发展的不同阶段所起的不同作用。同时,数值模拟过程中也发现,无论是似 Allee 效应影响的集合种群演化动态过程,还是达到平衡态的集合种群多度,强物种集合种群对似 Allee 效应都表现的更为敏感,似 Allee 效应微小的变化都可能导致强物种失去竞争优势变为弱物种,或与弱物种共同灭绝。

本文运用动力学建模及数值模拟,分析了具有似 Allee 效应的集合种群两竞争物种的演化动态。但自然界中相互竞争的物种很多,竞争的方式更加复杂,生境破坏也是目前公认的种群灭绝的最主要原因。那么,具有似 Allee 效应的多物种集合种群如何演化以及其对不同方式及强度的生境破坏又有怎样的响应将是下一步深入研究的方向。

References:

- [1] Allee W C. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. Chicago: University of Chicago Press, 1931. 431.
- [2] McCarthy M A, Lindenmayer D B, Dreschler M. Extinction debts and risks faced by abundant species. *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. *Ecological Modelling*, 1999, 124 (4): 183 — 192.
- [4] Zhou S R, Liu Y F, Wang G. The stability of predator-prey systems subject to the Allee effects. *Theoretical Population Biology*, 2005, 67: 23 — 31.
- [5] Kunin W E. Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae). *Oecologia*, 1992, 91: 129 — 133.
- [6] Kunin W E. Sex and single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology*, 1993, 74: 2145 — 2160.
- [7] Kuussaari M, Saccheri I, Camara M, *et al.* Allee effect and population dynamics in the Glanville fritillary butterfly. *Oikos*, 1998, 82: 384 — 392.
- [8] Hanski I, Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. In: Hanski I, ed. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. San Diego: Academic Press, 1997. 5 — 26.
- [9] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the entomological Society of America*, 1969, 15 (2): 237 — 240.
- [10] Amarasekare P. Allee effects in metapopulation dynamics. *Am. Nat.*, 1998, 152 (2): 298 — 302.
- [11] Zhou S R, Wang G. Allee-like effects in metapopulations. *J. Biol. Math.*, 2002, 17: 324 — 328.
- [12] 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.
- [13] Hanski I, Ranta E. Coexistence in a patchy environment: three species of *Daphnia* in rock pools. *J. Anim. Ecol.*, 1983, 52: 263 — 279.
- [14] Thomas C D. Local extinctions, colonizations and distributions: habitat tracking by British butterflies. In: Leather S R, ed. *Individuals, Populations and Patterns in Ecology*. Intercept, Andover, 1994. 319 — 336.
- [15] Dennis B. Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Nat. Res. Model*, 1989, 3: 481 — 538.
- [16] Veit R R, Lewis M A. Dispersal, population growth, and the Allee effect: dynamics of the house finch invasion of eastern North America. *Am. Nat.*, 1996, 148: 255 — 274.
- [17] Lin Z S, Liu H Y, Liu H Y. Non-autonomous population dynamics model for 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.
- [18] Lamont B B, Klinkhamer P G L, Witkowski E T F. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii*: a demonstration of the Allee Effect. *Oecologia*, 1993, 94: 446 — 450.
- [19] Zhou S R, Liu C Z, Wang G. The competitive dynamics of metapopulation subject to the Allee-like effect. *Theoretical Population Biology*, 2004, 65: 29 — 37.
- [20] Zhou S R, Wang G. Allee-like effects in metapopulation dynamics. *Mathematical Biosciences*, 2004, 189: 103 — 113.
- [21] Tilman D, May R M, Lehman C L, *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, 371: 65 — 66.
- [22] Lin Z S, Wang S G. Study on the relation between the Animal Species Extinction and Habitat Destruction. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (4):

533—540.

- [23] Lin Z S. The influence of Habitat Destruction on the Ecological Effect of Metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 480—485.
- [24] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, 1969, 15: 237—240.
- [25] Lin Z S. *Nonlinear science and its application to earth science*. Beijing: Meteorology Press, 2003. 8—18.
- [26] Fowler M S, Ruxton G D. Population dynamic consequences of Allee effects. *J. theor. Biol.*, 2002, 215: 39—46.
- [27] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *J. anim. Ecol.*, 1992, 61: 37—40.

参考文献:

- [12] 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.
- [17] 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. *生态学报*,2005,25(5):945~951.
- [22] 林振山,汪曙光. 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.
- [23] 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.
- [25] 林振山. *非线性科学及其在地学中的应用*. 北京:气象出版社,2003. 8~18.