

基于生态位构建的 n -种群集合种群动态分析

韩晓卓¹, 张彦宇^{2,*}

(1. 广东工业大学应用数学学院, 广州 510006; 2. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘要:生态位构建是指任何有机体具有的对环境的修复作用,其可能对集合种群的动态与分布产生深刻的影响。尝试性的将生态位构建概念引入集合种群的续存与动态这一复杂问题的研究中,建立了具有生态位构建作用的多物种集合种群的数学模型。模拟结果表明:随着生态位构建能力的增强,种群的续存能力和平衡态大小都有所增加;在此过程中,生态序的变化具有一定的规律性,分别呈现灭绝数为零的 +1、+3、+5、+7 和 +9 的协同演化。

关键词:生态位构建;集合种群;生态序

文章编号:1000-0933(2008)07-3271-06 中图分类号:Q141 文献标识码:A

Dynamical analysis of niche construction in n -population metapopulation

HAN Xiao-Zhuo¹, ZHANG Yan-Yu^{2,*}

1 School of Applied Mathematics, Guangdong University of Technology, Guangzhou 510006, China

2 Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology (The Ministry of Education), Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3271 ~ 3277.

Abstract: Niche construction, a term referring to the modification of environments by organisms, can profoundly influence the dynamics and distribution of metapopulations. For the discussion of the relationship between the metapopulation persistence and its dynamics, we extended Tilman's multi-species competition model to n -population niche-construction model. We did so by introducing the feedback of populations on the environments into n -population metapopulation model. The niche fitness was introduced to measure the impact of niche construction. For conciseness, we assumed that population's competitive ability is the reciprocal of the intensity of niche construction.

The results of the simulation were: (1) when the coefficient of niche-constructing intensity is less than 1.68, metapopulation can not persist. As the intensity of niche construction is increasing to 1.95, only the populations that the ranking of population competitive ability is even numbers appeared completely, while those odd populations can not survive yet. All populations, however, coexisted until the coefficient of niche-constructing intensity reached 2.50. In this process, the populations that the sequence number is even suddenly increased from zero to five; but odd populations appeared gradually according to the ranking of their competitive ability from strong to weak. This result shows that the even populations have a same threshold of the niche-constructing intensity (1.68), while the thresholds of odd populations increase with the decreasing of competitive abilities.

(2) The magnitudes of equilibrium populations have a relationship with the niche construction intensity. With the niche-constructing intensity is enhanced (more than 2.50), the equilibriums magnitudes of populations that the sequence

基金项目:广东工业大学博士启动基金资助项目(063035)

收稿日期:2007-07-18; 修订日期:2008-05-08

作者简介:韩晓卓(1978~),女,青海西宁人,博士,主要从事数学生态学理论与生态学研究. E-mail: hanxzh03@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangy2005@lzu.cn

Foundation item: The project was financially supported by the Doctoral Foundation of Guangdong University of Technology (No. 063035)

Received date: 2007-07-18; **Accepted date:** 2008-05-08

Biography: HAN Xiao-Zhuo, Ph. D., mainly engaged in mathematical ecology and theoretical ecology. E-mail: hanxzh03@163.com

number is even decreased, whereas those of odd sequence number increased. If the coefficient of niche-constructing intensity is large enough, the equilibriums magnitudes of all populations were convergent to those in Tilman's multi-species model. Especially, the metapopulation presented coordinate evolution with +1, +3, +5, +7, +9 grade and zero extinction when reducing the intensity of niche-construction. This result suggests that niche construction also affects the ecological order of metapopulation, i. e. the sequence of populations' occupy proportion of habitat.

Key Words: niche construction; metapopulation; ecological order

集合种群是指空间中较大面积上植物和动物集合体的一种生态术语,其组成物种的长期续存依赖于局部灭绝与重新侵占之间通过破碎景观上的迁移而达到转换平衡^[1]。集合种群的经典理论^[2]已经被广泛地应用于各类生态学研究^[3~5]和相关的理论模式分析中:解释物种共存和生物多样性^[6]、模拟不断增加的物种续存^[7]、预测移动和扩散效应^[8]以及理解空间同步性^[9]等。这些模型都具有重要的意义^[10],特别是随着全球范围内的生境毁坏及破碎化情况的加剧,集合种群模型已经成为研究保护及景观生态学的基本方法^[7,11]。关于物种的空间格局、演变动态、续存条件及灭绝阈值的研究已成为理论生态学的热点问题。

1 生态位构建

生态学是关于有机体与环境相互关系的研究^[12],其中大部分研究主要集中在有机体对环境变化的响应上,试图表明有机体的存活依赖于有机体本身与其局部环境的适应程度^[7,13]。但是这些研究都只注意到有机体对环境的影响,而有机体对环境的反作用却没有得到足够地重视。近年来,有机体的生态位构建理论的发展逐渐扭转了这种情况。该理论认为:有机体不仅是自然选择的被动承受者,而且也是修复环境的主动工程师^[7]。

有机体通过他们的新陈代谢、活动以及他们的选择,能够部分地创建和部分地毁坏自身的生态位,在进化生态学中把这一过程称之为生态位构建^[14,15];体现在种群生态学上,则称之为生态系统工程(有机体对生境的物理改变、维持或者创建)^[16,17]。从深层意义上讲,有机体能够通过生态位构建活动规律性地改变环境中的生物与非生物选择源并且在进化中产生反馈信息。自然界中,有很多例子表明有机体对生境的选择和改变,甚至包括人类自身的活动,因为人类对生态系统有着最为重要的影响力^[18]。再如:蜘蛛织结网;蚂蚁通过调节他们洞穴土堆的高度和形状来调整温度^[19]等。而植物的生态位构建活动不包括对环境的营建,仅对生境起改变作用。植物能够改变土壤中的化学物质、营养循环模式、温度、湿度、肥力、酸度和盐分以及生境中的光照和阴影模式^[20]。

利用生态位构建的思想重新思考和认识诸多生态学中的问题已于近年陆续展开。正如 Vandermeer 所说的那样,到目前为止,除了双位点种群遗传模型外还没有对生态学模型引起足够地注意去发展生态位构建理论^[21]。不过,最近已有关于生态位构建对个体、种群以及集合种群动态影响的学术论文发表^[7]。在本文中,将建立具有生态位构建作用的 n 种集合种群模型,并通过数值模拟讨论生态位构建能力对多物种集合种群的动态和生态序的影响。

2 基于生态位构建的集合种群模型

栖息地破碎化是当前种群灭绝危机的主要原因之一。栖息地破碎化使原来连续分布的种群以集合种群方式生存^[22]。为了从理论上研究 n -种群集合种群(n -population metapopulation)系统,Tilman 等人^[6,23]在 Levins 集合种群模型^[2]和 Hanski 的 2 物种集合种群模型^[4,24]的基础上,提出多物种集合种群竞争模型:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j\right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j p_i \quad (1)$$

式中, i 为种群依照竞争能力在群落中的排序号, p_i 为种群 i 对栖息地占有的比率, c_i 和 m_i 分别为种群 i 的迁移率和平均死亡率。方程(1)右边第一项表示种群 i 对栖息地的成功侵占;第二项表示由种群 i 死亡引起的栖息地占有率的减少;第三项表示强竞争种群入侵导致的弱竞争种群 i 对栖息地占有率的下降。

生态位构建是指“有机体对其环境上自然选择源的改变”^[25]。将这一定义应用于集合种群模型,我们假设所有种群都具有生态位构建能力,且其生态位构建效果与被占据的栖息地比率及现实资源与最佳资源间的距离差有关。因此栖息地资源的动态变化具有如下形式:

$$\frac{dR}{dt} = \sum_{i=1}^n a_i p_i (R_{0i} - R) + \beta R + \gamma \quad (2)$$

式中, R 表示现实资源含量, α_i 是种群 i 的生态位构建系数, R_{0i} 为种群 i 的最佳资源点, β 表示资源存活率, γ 是资源独立更新系数, n 为种群总数。为了更方便地描述生态位构建效果,引入生态位适宜度(niche fitness)概念。生态位适宜度是指生态位超体积中最佳资源位点与实际资源状态之间的贴适度^[26]。假设种群的生态位构建活动影响其生态位适宜度,进而影响种群的侵占率,那么种群 i 的实际迁移率可描述为:

$$c_i = C_{0i} \exp(-\delta(R - R_{0i})^2) \quad (3)$$

式中, C_{0i} 为种群 i 的迁移常数, $1/\delta$ 代表生态位宽度系数。

为简化模拟,本文采用 Tilman 假设,即集合物种里各物种具有相等的灭绝率;若最强物种对栖息地的占有率为 q ,则迁移率系数为其几何级数分布:

$$m_i = m \quad (4)$$

$$C_{0i} = \frac{m}{(1-q)^{2i-1}} \quad (5)$$

进一步假设种群的最佳资源点大小与迁移率常数成正比,即迁移率越大的种群所对应的最佳资源点也越大,可设为如下形式:

$$R_{0i} = C_{0i}/2 \quad (6)$$

需要指出的是这种假设是极为简单,更现实的情况需要考虑到资源分布、多种资源的组合等信息^[27,28]。但简单的假设却可以较好的捕捉具有生态位构建作用的集合种群动态^[7]。另外,有机体用于生长、生命维持以及繁殖的时间、能量和其他资源总量是有限的,因此,任何有机体必须在这些可能的需要方面分配有限资源^[28]。对于集合种群,这种需求的冲突会导致构建能力与侵占能力之间的妥协(trade-off),即竞争能力越强的种群,其生态位构建能力越弱^[7]。据此假设种群 i 的构建系数为:

$$\alpha_i = \alpha_0 i/n \quad (7)$$

式中, α_0 为常数。根据方程(1)、(2)和(3)所组成的动态系统及假设(3)~(7),可以对生态位构建对多物种集合种群动态的影响进行研究。

3 计算结果

在模拟中,根据已有工作^[7, 22]选取 $n=10$, $q=0.15$, $m=0.01$, $\beta=0.3$, $\gamma=0.15$ 和 $\delta=1$ 。

3.1 生态位构建能力与种群续存

通过大量数值模拟,发现生态位构建对多物种集合种群的续存有明显的影响。当 $\alpha_0 < 1.680$ 时,集合种群无法续存(存活时间小于 1000,图 1a)。随着 α_0 的增加,偶数种群(种群 2、4、6、8 和 10)可以长期续存(存活时间大于 20000),直到 $\alpha_0 < 1.950$ 时,奇数种群(种群 1、3、5、7 和 9)仍无法长期续存(图 1b)。当 $\alpha_0 = 2.50$ 时,10 个种群可以稳定的长期共存(存活时间大于 20000)。在 α_0 从 1.680 到 2.500 增大的过程中,偶数种群的续存数从 0 突然增加到 5,爆发式出现,而奇数种群的续存则依靠竞争能力次序由强到弱出现(图 1c-g),即偶数种群长期续存的生态位构建系数阈值相同($\alpha_0 = 1.68$);而奇数种群长期续存的生态位构建系数阈值随竞争能力的减弱而增加。

3.2 生态位构建能力与种群平衡动态

根据本文模型,生态位构建能力与多物种集合种群平衡时种群大小的关系如图 2 所示。当 $\alpha_0 > 2.50$ 时,即所有种群都能长期续存(存活时间大于 20000)时,奇数种群的平衡大小随生态位构建能力增加而增加;偶数种群的平衡大小随生态位构建能力的增加而减小。随着生态位构建系数的增加,种群的平衡点大小趋近于

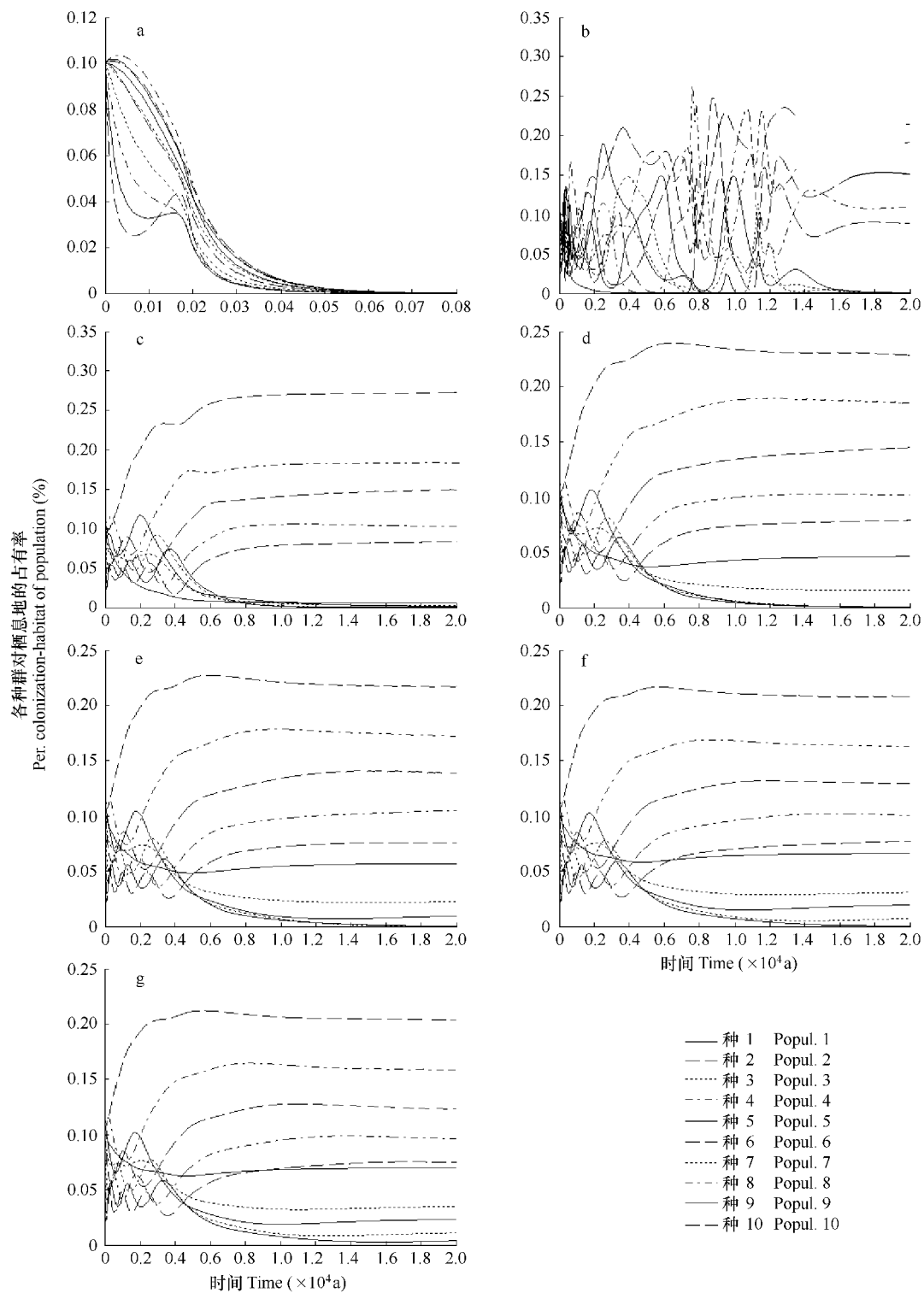


图1 不同生态位构建能力下,集合种群动态图

Fig. 1 The dynamics of metapopulation with different α_0 parameters values

参数: parameters are: $n=10, q=0.15, m=0.01, \beta=0.3, \gamma=0.15, \delta=1$ (a) $\alpha_0=1.675$, (b) $\alpha_0=1.680$, (c) $\alpha_0=1.990$, (d) $\alpha_0=2.250$, (e) $\alpha_0=2.350$, (f) $\alpha_0=2.450$, (g) $\alpha_0=2.500$, 下同 the same below

Tilman 建立的多物种竞争模型的平衡点。在生态位构建能力减小的过程中,系统依次出现了灭绝数为零的 +1、+3、+5、+7、+9 级协同演化^[22]。

4 讨论

4.1 生态位构建与集合种群续存

生态位构建理论的核心是“生态继承”^[14,15]。每一个世代的有机体能够修改它们的环境,这个环境又被其后代所继承。如果在每一个世代,每一个有机体仅仅暂时性地或不连续地改变其生存的环境,那么种群所处的环境中就不存在自然选择源的任何累计或持续性改变。然而,如果每一个有机体以同样的方式重复性地改变其自身环境,则世代种群通过重复性的生态位构建活动能够逐步的修改自然选择源,如已有的关于杜鹃鸟和蜘蛛^[29]的报道。本文研究表明,生态位构建的强弱可以直接影响自然选择源改变的速度。在初始环境较差、不适合种群长期生存的情况下,若生态位构建强度较小,自然选择压力不能在种群灭绝的驰豫时间内减小到种群能承受的范围,则种群无法长期续存;若生态位构建强度足够大,在种群灭绝前自然选择压力减小到种群能承受的范围,则种群可以长期稳定的续存。种群续存相关的生态位构建系数阈值具有较强的规律性。偶数种群具有相同的阈值,奇数种群的续存阈值,随竞争能力的减小而增加。即,随生态位构建系数增加,偶数种群同时能够续存,奇数种群按竞争能力由大到小排列依次能够续存。这种具有生态位构建种群续存的阈值现象很少有报道^[19],而这方面的研究成果表明对环境具有较强积极影响的种群(或有机体)对维持生物多样性起重要作用,同时相关工作也为保护生物学的发展做出一定的贡献。

4.2 生态位构建与生态序

生态序是指多物种集合种群平衡时,种群按占据栖息地的大小得到的排序。关于生态序的已有研究主要集中在生境破坏对生态序的影响上^[22]。根据本文的研究结果,生态位构建能力同样可以对集合种群的生态序产生影响。随着生态位构建系数的增大,奇数种群的平衡态大小单调增加,而偶数种群的平衡态大小单调减小。在此过程中,出现了灭绝数为零的 +1、+3、+5、+7、+9 级协同演化^[22]。从栖息地资源含量的角度看,生态位构建能力的增强导致栖息地资源含量的增加,即栖息地破坏的减小。因此,生态位构建能力对集合种群生态序的影响与栖息地破坏的影响具有等价性,但其影响方向是相反的。具体的,生态位构建能力的减弱或栖息地破坏程度的加大导致奇数种群的协同退化和偶数种群的协同进化;生态位构建能力的增强或栖息地破坏程度的减小导致奇数种群的协同进化和偶数种群的协同退化。生态位构建的本质是一种正反馈,必然增加集合种群续存及动态的复杂性,其也必然使 n 种群集合种群生态序的变化规律变得复杂。

集合种群的续存与动态是一个复杂的问题,本文仅探讨性的研究了具有生态位构建能力对多物种集合种群的续存与动态的影响。在以后的工作中,需要我们更为仔细的考虑影响集合种群续存与动态的多种因素。

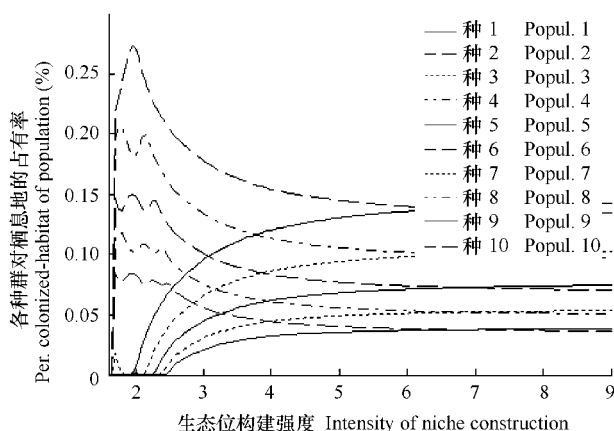


图2 不同生态位构建强度对多物种集合种群中各个物种平衡动态的影响,参数同图1

Fig. 2 The ecological order of metapopulation with different intensity of niche construction, Parameters have the same values with Fig. 1

Reference:

- [1] Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- [2] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of Entomological Society of America, 1969, 15: 237—240.
- [3] Gilpin A M, Hanski I. Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigation. San Diego: Academic Press, 1991.
- [4] Hanski I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. Trends in Ecology and Evolution, 1994, 9: 131—135.

- [5] Hastings A, Harrison S. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecological System*, 1994, 25: 167 — 188.
- [6] Tilman D. Competition and biodiversity in spatially destructed habitats. *Ecology*, 1994, 62: 472 — 481.
- [7] Hui C, Li Z, Yue D. Metapopulation dynamics and distribution, and environmental heterogeneity induced by niche construction. *Ecological Modelling*, 2004, 177: 107 — 188.
- [8] Taylor A D. Metapopulation, dispersal, and Predator-prey dynamics: an overview. *Ecology*, 1990, 71: 429 — 433.
- [9] Sutcliffe O L, Thomas C D, Moss D. Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population-dynamics. *Journal of Animal Ecological*, 1996, 65: 85 — 95.
- [10] Keeling M. Using individual-based simulation to test the Levins metapopulation paradigm. *Journal of Animal Ecological*, 2002, 71: 270 — 279.
- [11] Hui C, Li Z. Dynamical complexity and metapopulation persistence. *Ecological Modelling*, 2003, 164: 201 — 209.
- [12] May R M. Theoretical ecology: principles and applications. Oxford: Blackwell, 1981.
- [13] Molles M C. Ecology: concepts and applications. New York: McGraw-Hill, 2000.
- [14] Odling-Smee F J, Laland K N, Feldman M W. Niche construction: the neglected process of evolution. Princeton: Princeton University Press, 2003.
- [15] Odling-Smee F J, Laland K N, Feldman M W. Niche construction. *American Naturalist*, 1996, 147: 641 — 648.
- [16] Jones C G, Lawton J H. Linking Species and Ecosystems. New York: Chapman and Hall, 1995.
- [17] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, 69: 373 — 386.
- [18] Vitousek P M, Mooney H A, Lubchenco J, *et al.* Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 1997, 277: 494 — 499.
- [19] Han X, Li Z, Zhang Y, *et al.* The evolutionary implication of niche construction and its ecological or behavioral responses. *Journal of Lanzhou University*, 2007, 43(1): 46 — 51.
- [20] Willis K J, Braun M, Sumegi P, *et al.* Does soil change cause vegetation change or vice versa? A temporal perspective from Hungary. *Ecology*, 1997, 78: 740 — 750.
- [21] Vandermeer J. The importance of a constructivist view. *Science*, 2004, 303: 472 — 474.
- [22] Lin Z S. Population dynamics. Beijing: Science Press, 2006.
- [23] Tilman D, Lehman L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *American Naturalist*, 1997, 149: 407 — 435.
- [24] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, 395: 41 — 49.
- [25] Laland K N, Odling-Smee F J, Feldman M W. The evolutionary consequences of niche construction: A theoretical investigation using two-locus theory. *Journal of Evolutionary Biology*, 1996, 9: 293 — 316.
- [26] Li Z, Lin H. The niche fitness model of crop population and its application. *Ecological Modelling*, 1997, 104: 199 — 203.
- [27] DeAngelis D L. Dynamics of nutrient cycling and food webs. London: Chapman & Hall, 1992.
- [28] Silvertown J W, Doust J L. Introduction to plant population biology. Oxford: Blackwell, 1993.
- [29] Edmunds M. Defense in animals. New York: Longman, 1974.

参考文献:

- [19] 韩晓卓, 李自珍, 张彦宇, 等. 生态位构建的进化意义及其生态与行为响应. *兰州大学学报*, 2007, 43(1): 46 ~ 51.
- [22] 林振山. 种群动力学. 北京: 科学出版社, 2006.