

外来物种入侵后的多物种竞争共存的集合种群模型

时培建^{1,2}, 戈 峰^{1,*}, 王建国², 郭世权²

(1. 中国科学院动物研究所, 北京 100101; 2. 江西农业大学亚热带生物多样性实验室, 南昌 330045)

摘要: 基于多物种竞争共存模型, 提出外来物种与本地物种竞争共存途径的两种假想: 外来物种通过插队竞争与本地物种实现共存; 外来物种通过等位竞争与本地物种实现共存。并提出根据外来物种在两种竞争共存模式下占据生境斑块比例的稳定值大小来判断外来物种和本地物种的竞争共存途径。根据两种假想, 分别建立了外来物种插队竞争共存模型和等位竞争共存模型。通过应用数学软件 Mathematica 4.0 对两个模型进行了模拟, 得出以下结论: 在外来物种与本地物种竞争共存状态下, 如果外来物种通过插队竞争与本地物种实现共存, 当本地物种竞争力差异较大时, 外来物种极易对本地稀少物种构成危害。虽然外来物种不会直接造成本地稀少物种的灭绝, 但是会使本地稀少物种的生境斑块急剧减少, 增加本地稀少物种灭绝的可能性, 而当本地物种竞争力差异较小时, 外来物种对本地所有物种的影响都较小。如果外来物种通过等位竞争与本地物种实现共存, 无论本地物种竞争力差异大小与否, 外来物种只是影响到与其生态位相同的本地物种, 影响程度取决于外来物种侵入时所占据生境斑块的比例大小。

关键词: 外来物种; 斑块; 竞争共存; 插队竞争; 等位竞争

文章编号: 1000-0933(2009)03-1241-10 中图分类号: Q968 文献标识码: A

Metapopulation model of multispecies competitive coexistence given exotic species invasion

SHI Pei-Jian^{1,2}, GE Feng^{1,*}, WANG Jian-Guo², GUO Shi-Quan²

1 Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China

2 Laboratory of Subtropical Biodiversity, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1241 ~ 1250.

Abstract: Based on the model of multispecies competitive coexistence, two assumptions of the competitive coexistence patterns between the exotic species and the local species are proposed in this paper. One pattern is the queue-jumping competitive coexistence, and another pattern is the equal niche competitive coexistence. Which competitive coexistence pattern that the exotic species will take depends on the proportional abundances of the exotic species under the two kinds of patterns. Following the two assumptions, the corresponding modes are established. Then we employ Mathematica 4.0 to simulate the dynamics of multispecies competitive coexistence. We find: under the queue-jumping competitive coexistence pattern, if the differences in the competitive ability among the local species were significant, the invasion of the exotic species would be inclined to damage the local rare species; if the differences were extremely small, all the local species are inclined to be immune to the invasion. We also find: under the equal niche competitive coexistence pattern, apart from the local species whose niche is the same as the exotic species', the remaining local species are completely immune to the invasion. The extent of the effect of the invasion on the local species under the latter pattern, is subject to the preliminary proportions of the exotic species and the local species affected.

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目(973 计划)(2009CB119200); 国家公益性行业科研专项资助项目(200803005)

收稿日期: 2007-09-25; 修订日期: 2008-08-29

致谢: 本文写作过程中先后得到了周淑荣博士和杨清培博士的帮助, 特此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gef@ioz.ac.cn

Key Words: exotic species; patch; competitive coexistence; the queue-jumping competition; the equal niche competition

外来物种入侵引发了一系列问题,尤其是一些外来物种侵占本地稀少物种的栖息地,造成的生态损失问题,受到了研究者的普遍关注^[1~11]。更多的外来物种侵入后与本地物种竞争共存,成为本地的常见物种。例如,一年蓬(*Erigeron annuus*)已经成为我国大部分地区路边、农田和荒野的常见杂草^[12]。那么如何从物种间相互作用的机理上来解释这种现象呢?同样是竞争共存,有些外来物种侵入后迅速扩张,成为本地优势种,而有些只是成为本地常见种,有些则只是成为本地的稀有种,那么外来物种和本地物种竞争共存的途径有那些呢?本地物种的多样性程度与外来物种对本地物种的影响程度有没有关系呢?本文尝试从数学模型的角度来解释上述问题。

随着人类对自然的破坏景观破碎化越来越普遍,而栖息于这些破碎化景观中的局域种群从总体上构成集合种群,“如果只有小生境片断被保留下来,种群的长期续存必然变成区域性问题”^[13]。许多外来物种和本地物种也只是生存在这些小生境片断(或称为小生境斑块)上,外来物种对本地物种栖息地的侵占,也就表现为对小生境片断的侵占。因此,从集合种群的角度去分析外来物种与本地物种的竞争共存更具有现实意义。目前,国内外关于集合种群的理论研究成果颇多,国内在此领域研究的学者已经作了具有总结性和前瞻性的介绍^[13,14]。有关相互作用的集合种群(即多物种竞争的集合种群)的理论研究,周淑荣等人^[15]作了较为详细的总结概括。齐相贞和林振山^[16]首次在多物种竞争共存模型中引入外来物种干扰因素来考虑外来物种入侵的演变过程,侧重于分析外来物种入侵的成功与否。但是,从集合种群角度深入对外来物种与本地物种竞争共存途径及本地物种多样性程度与外来物种影响程度的关系的文献尚未见报道。

本文基于外来物种侵入后与本地物种竞争共存的集合种群现象,着重用多物种竞争共存模型,分析它们竞争共存的途径、作用过程和本地物种多样性程度与外来物种影响程度的关系。

1 未受外来物种入侵的多物种竞争共存的集合种群模型

Tilman 等^[17~19]基于 Levins^[20]关于单物种集合种群的模型,提出了多个物种竞争共存的数学模型(令 $D = 0$):

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

式中, p_i 表示物种 i 占据生境斑块的比例; c_i 表示物种 i 的扩散率; m_i 表示物种 i 的灭绝率; n 表示物种种数。

在多物种竞争共存的集合种群模型(以下简称为多物种竞争共存模型)中,当物种种数 $n \rightarrow +\infty$ 时,多物种实现竞争共存时的各个物种占据生境斑块比例的稳定值 $\hat{p}_i$ (以下简称为比例稳定值)之和 $\sum_{i=1}^n \hat{p}_i \rightarrow 1$, 同时 $\hat{p}_i$ ($\hat{p}_i > 0$) 在排序上有强弱之分,表现了物种存在竞争力上的强弱分化。竞争力最强的物种可以占据其余所有物种已经占据的生境斑块,竞争力次强的物种可以占据除最强物种以外的其余所有物种已经占据的生境斑块,依次类推。Tilman 与其他的学者^[21~23]对一些藻类和草类进行的观察实验证明这种假设的合理性。据此, Tilman 等构造了一个关于比例稳定值的等比数列 $\{\hat{p}_i\}$, 其中 $\hat{p}_i = q(1 - q)^{i-1}$, q 为最强物种的比例稳定值 $\hat{p}_1$; 同时他们还假设了各个物种的灭绝率是个常数,即 $m_i = m$ (m 是一个常数)。这样,根据公式(1),当 $dp_i/dt = 0$ 时,可以得到扩散率的一组等比数列 $\{c_i\}$, $c_i = m/(1 - q)^{2i-1}$ 。可以看出竞争共存物种的竞争力和扩散力是相互妥协的。公式(1)的稳定条件是 $dp_i/dt = 0$ 。此时,多物种通过竞争实现共存,均不会灭绝,各个物种的比例稳定值为:

$$\hat{p}_i = 1 - \frac{m_i}{c_i} - \sum_{j=1}^{i-1} \hat{p}_j \left(1 + \frac{c_j}{c_i}\right) \quad (2)$$

2 受外来物种入侵的多物种竞争共存的集合种群模型

2.1 外来入侵物种与本地物种实现竞争共存途径的两种假想

Tilman 等提出的多物种竞争共存的数学模型,除了考虑栖息地永久性破坏对物种的影响外,还着重强调

了多物种长期竞争形成较为稳定的共存状态,在模型中表现为各个物种的比例稳定值按 $\hat{p}_i = q(1-q)^{i-1}$ 依次排序。外来物种如果在入侵后与本地物种实现竞争共存,也要满足竞争力的强弱排序,或者至少不违背竞争共存模型要求当物种数 $n \rightarrow +\infty$ 时, $\sum_{i=1}^n \hat{p}_i \rightarrow 1$ 的目标。为了使研究更符合物种竞争共存的自然状态和可行性,本文提出 3 点基本假设:

假设 1 外来物种入侵前后,所有物种的竞争力 $\hat{p}_i = q(1-q)^{i-1}$ 从强到弱的排序规律和扩散率 $c_i = m_i/(1-q)^{2i-1}$ 的从弱到强排序规律是不变的,但是值是可以变化的;

假设 2 外来物种入侵前后,所有物种的比例稳定值之和是恒定的;

假设 3 物种进化过程中是遵循“趋利避害”的生物本能的。

当灭绝率为常数时, $\hat{p}_i$ 遵循从强到弱的排序规律和遵循弱到强排序规律正是 Tilman 等提出的数学模型能够揭示多物种竞争共存的精髓,随意地更改 m_i , 会使 $\lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^n \hat{p}_i = 1$ 的条件不能满足,于是在模型中考虑外来物种侵入因素后,可能会有 $\lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{i=1}^n \hat{p}_i > 1$, 这显然是矛盾的结论,因此假设 1 是合理的。

又因为外来物种要与本地物种实现竞争共存,暗含外来物种要想使自身生存就必须同本地物种竞争,争夺它们的栖息地,使自身占据一定的生境斑块,否则就会灭绝,谈不上竞争共存了。可见外来物种占据的生境斑块比例恰好就是本地物种所失去的,于是假设 2 也是合理的。这也符合适宜生物生存的环境是有限的,在不考虑生境破坏的前提下,可以认为竞争共存物种所占据生境斑块比例总数在外来物种侵入前后是恒定的^[19]。

各个物种在适应不同环境时会产生不同的生态对策,侵入的外来物种,为了适应竞争共存的生态环境,也会采取不同的生态对策(此处着重指竞争对策),而采取不同的生态对策是为了使自身能够占据生境斑块最大化,为种的繁衍创造良好的条件。假设 3 的提出原因正是源于这种自然选择的客观事实。

基于多物种竞争共存的模型和以上 3 点基本假设,本文提出关于侵入的外来物种与本地物种实现竞争共存模式的两种假想:

假想 1 外来物种插队竞争共存。外来物种插队进入本地物种队列中,在其位置后的物种依次降低一个序号,即外来物种通过保持对排序在其后物种的竞争绝对优势,实现竞争共存;

假想 2 外来物种等位竞争共存。外来物种专门针对某一本地物种进行竞争,抢夺它的潜在栖息地,降低它在外来物种侵入前的现实生态位,两者占据生境斑块比例稳定值之和等于侵入前这个本地物种的比例稳定值。

2.2 外来物种插队竞争共存模型

假设外来物种插在本地物种 k 之前根据假想 1 有:

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

公式(3)和公式(1)在形式上完全相同,不同的是比公式(1)多出 dp_{n+1}/dt 一项,原因在于外来物种插队进入本地物种 k 之前,使得本地物种 k 变成混合物种 $k+1$,依次类推,本地物种 n 变成混合物种 $n+1$ 。因为竞争共存物种所占据生境斑块比例总数在外来物种入侵前后是恒定的,所以有:

$$\sum_{i=1}^{n+1} \dot{p}_i = \sum_{i=1}^n \hat{p}_i \quad (4)$$

式中, $\dot{p}_i$ 表示外来物种侵入后各个混合物种的比例稳定值; $\hat{p}_i$ 表示外来物种侵入前各个本地物种的比例稳定值。根据 $\sum_{i=1}^{n+1} \dot{p}_i = 1 - (1-q_2)^{n+1}$ 和 $\sum_{i=1}^n \hat{p}_i = 1 - (1-q_1)^n$, 可得:

$$q_2 = 1 - (1-q_1)^{\frac{n}{n+1}} \quad (5)$$

式中, q_2 表示外来物种侵入后混合物种中最强物种的比例稳定值; q_1 表示外来物种侵入前本地物种中最强物种的比例稳定值。

显见,当物种种数 n 和 q_1 越大, q_2 越大,图 1 给出了直观的结果。当本地物种总数较高时,同时 q_1 较大(即本地物种间竞争力差异较大时),外来物种入侵后混合物种的最强物种的比例稳定值较大。此外,因为 q 变化, $\hat{p}_i$ 和 c_i 的值也会相应的变化。但是,根据假设 1,除插队进入的外来物种外,它们的排序规律基本没有变化。

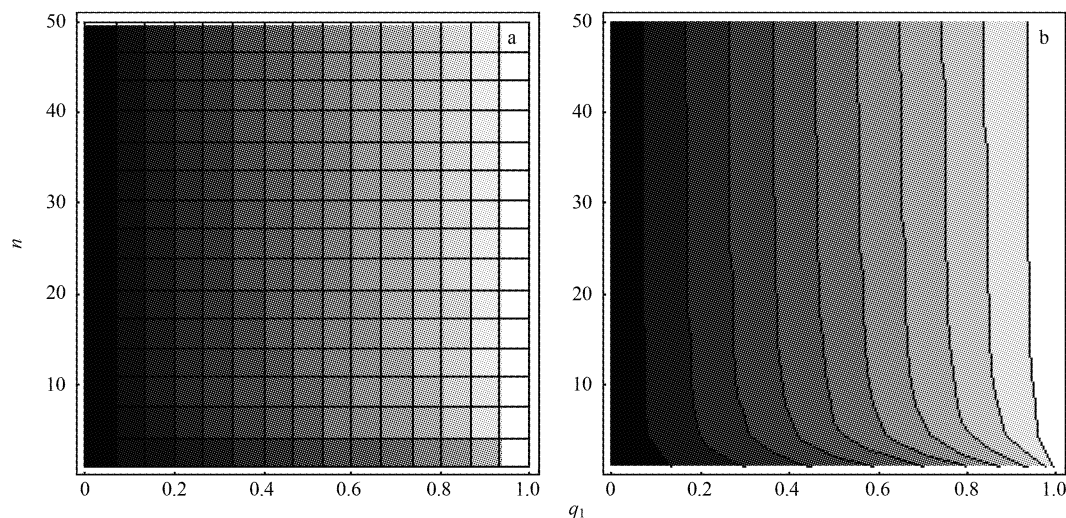


图 1 外来物种入侵后混合物种竞争力最强物种的比例稳定值 q_2 分析图

Fig. 1 Two kinds of analysis pictures of the equilibrium abundance of the best competitor among the mixed species after the invasion

a. 外来物种入侵前本地最强物种的比例稳定值 q_1 和物种种数组成的密度图,亮度越高代表 q_2 的值越大; b. 外来物种入侵前本地最强物种的比例稳定值和物种种数组成的等值图,图中任一个线条表示由不同 q_1 和 n 组合产生相同的 q_2 ; 取本地物种种数 n 从 1 种到 50 种范围变化 a. Density picture of q_2 that is a function of n and q_1 ; The brighter the color is, the higher the value of q_2 is. B. Contour picture of q_2 that is a function of n and q_1 ; The values of q_2 in any curve are identical which is formed by n and q_1 (see Eq. 5); The number of the local species, n , ranges from 1 to 50

2.3 外来物种等位竞争共存模型

假设外来物种专一与本地物种竞争实现共存,根据假想 2 有:

$$\begin{cases} \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j\right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j p_i & (i < k) \\ \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j - p_{ex}\right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j p_i & (i = k) \\ \frac{dp_{ex}}{dt} = c_i p_{ex} \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j - p_{ex}\right) - m_i p_{ex} - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j p_{ex} & (i = k) \\ \frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j - p_{ex}\right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_j p_i - c_k p_{ex} p_i & (i > k) \end{cases} \quad (6)$$

式中, p_{ex} 表示外来物种占据的生境斑块比例。在这个模型中,除了外来物种和被外来物种等位竞争的物种外,其余物种的比例稳定值与外来物种侵入前是相同的,即 $\dot{p}_i = \hat{p}_i$ ($1 \leq k \neq i \leq n$); 同时扩散率是不变的,只是外来物种与被其等位竞争的物种 i 有相同的扩散率 m_i 罢了。那么 $\dot{p}_i$ (此时 i 专指被外来物种等位竞争的物种的比例稳定值) 和 $\dot{p}_{ex}$ 各是多少呢,由公式(6)中间两项, $dp_{ex}/dp_i = p_{ex}/p_i$ 和 $dp_{ex}/dt = dp_i/dt = 0$, 可得:

$$\begin{cases} \dot{p}_i = \frac{p_i(0)}{p_i(0) + p_{ex}(0)} \hat{p}_i = \frac{p_i(0)}{p_i(0) + p_{ex}(0)} q_1 (1 - q_1)^{i-1} \\ \dot{p}_{ex} = \frac{p_{ex}(0)}{p_i(0) + p_{ex}(0)} \hat{p}_i = \frac{p_{ex}(0)}{p_i(0) + p_{ex}(0)} q_1 (1 - q_1)^{i-1} \end{cases} \quad (7)$$

式中, $p_i(0)$ 指被等位竞争的本地物种占据生境斑块的比例初值; $p_{ex}(0)$ 指外来物种占据生境斑块的比例初值。

2.4 外来物种插队竞争共存和等位竞争共存(生态对策)的判断

根据 2.1 的基本假设 3, 外来物种采取何种生态对策取决于其对生存环境的适应, 长期的自然选择造成它侵入的结果必然是“趋利避害”的。在不违背 Tilman 等提出的多物种竞争共存的模型和本文提出的 3 个基本假设的前提下, 外来物种是在插队竞争和等位竞争两种竞争策略择其一而与本地物种实现共存。如果外来物种采取前种生态对策占据的生境斑块比例的稳定值和它采取后种生态对策占据的生境斑块比例的稳定值不相同, 根据“趋利避害”的生物本能, 在长期的自然选择过程中, 外来物种会采取能使其占据生境斑块比例最大化的生态对策。于是不妨用 $A = q_2(1 - q_2)^{i-1}$ 减去 $B = q_1(1 - q_1)^{i-1} \cdot p_{ex}(0) / [p_i(0) + p_{ex}(0)]$, 即外来物种采用插队竞争与本地物种共存时的比例稳定值减去外来物种采用等位竞争与本地物种共存时的比例稳定值, 则: 如果 $A > B$, 出现插队竞争共存; 如果 $A < B$, 出现等位竞争共存; 如果 $A = B$, 竞争共存形式不确定, 两种模式均可能出现。

还可以在此基础上, 采用阻力系数(见表 1)临界值进行判断生态对策的选择。此处的阻力是一个较为抽象的概念, 即外来物种插队到第位时受到从第位到第位本地物种的阻力使插队增加了难度。之所以会产生这种阻力原因在于外来物种插队过程实质上代表它在竞争力上强于插入序列以下各物种, 能够占据这些物种业已占据的生境斑块, 表现在模型上是 $\sum_{j=i+1}^{n+1} \dot{p}_j(1 + m_i/m_j)$, 即它对排序以下所有物种生态位偏离的影响之和。当竞争共存的物种种数和越大, 外来物种的插队阻力越大。当 $A = B$ 时对应的 $1 - (1 - q_1)^{n-i+1}$ 即阻力系数的临界值 β_c 。当 $\beta < \beta_c$ 时, 外来物种和本地物种共存的模式是插队竞争共存; 当 $\beta > \beta_c$ 时, 外来物种和本地物种共存的模式是等位竞争共存。这里需要说明的是, 某一外来物种插队位置并不是可以随意的, 插队的位置是由外来物种与本地物种竞争力的大小决定的, 表 1 给出了外来物种插队的阻力系数表。

表 1 外来物种插队的阻力系数表

Table 1 Coefficient of resistance to exotic species in queue-jumping competition

插队位置 ^① The position of jumping the queue	1	...	i	...	n	$n+1$
阻力系数 ^② The coefficient of resistance	$1 - (1 - q_1)^n$	...	$1 - (1 - q_1)^{n-i+1}$	...	q_1	0

①表示不同竞争力的外来物种插队在本地物种 i 之前的位置; ②这里用 β 表示, 它实际等于外来物种序号后所有物种的比例稳定值之和, $\beta = 1 - (1 - q_1)^{n-i+1}$

3 对模型的计算机模拟及结论

3.1 模拟

为了更直观地展示本文提出的两个模型, 使用数学软件 Mathematica 4.0, 设定一定的参数, 分别对未受外来物种侵入的多物种竞争共存的集合种群模型和受外来物种侵入的多物种竞争共存的集合种群模型进行模拟。选取本地物种种数 $n = 4$, 其中本地物种占据生境斑块比例的初值分别为 $p_1(0) = 0.14$, $p_2(0) = 0.1$, $p_3(0) = 0.04$, $p_4(0) = 0.003$; 灭绝率 $m = 0.015$ 。假设只有两种外来物种侵入, 并且它们不同时侵入, 并且假设它们占据生境斑块比例的初值都是 $p_{ex}(0) = 0.058$ 。它们竞争力分别强于本地物种 1、本地物种 4, 即插队位置分别为 1 和 4。分别选取 $q = 0.2$ 作为本地物种间竞争力差异较小时的情况和 $q = 0.6$ 作为本地物种间竞争力差异较大时的情况, 分析外来物种在两种不同情况的入侵模式的选择(图 2)。

3.2 模拟的结论

3.2.1 在竞争共存状态下外来物种对本地物种影响程度

当外来物种与本地物种竞争共存的模式是插队竞争共存时, 如果外来物种竞争力很强, 插队的位置靠前, 当 q_1 很大时, 即本地物种间竞争力强弱分化程度很大时, 就会造成本地稀少物种更加罕见, 这些稀少物种在生境斑块未受破坏的前提下, 虽然不会灭绝, 但是它们不但受到本地竞争力较强物种的竞争排挤, 而且还受到外来物种的竞争排挤, 它们占据生境斑块的比例稳定值大大减少, 少的可能几乎不能为人类发觉。当 q_1 很小

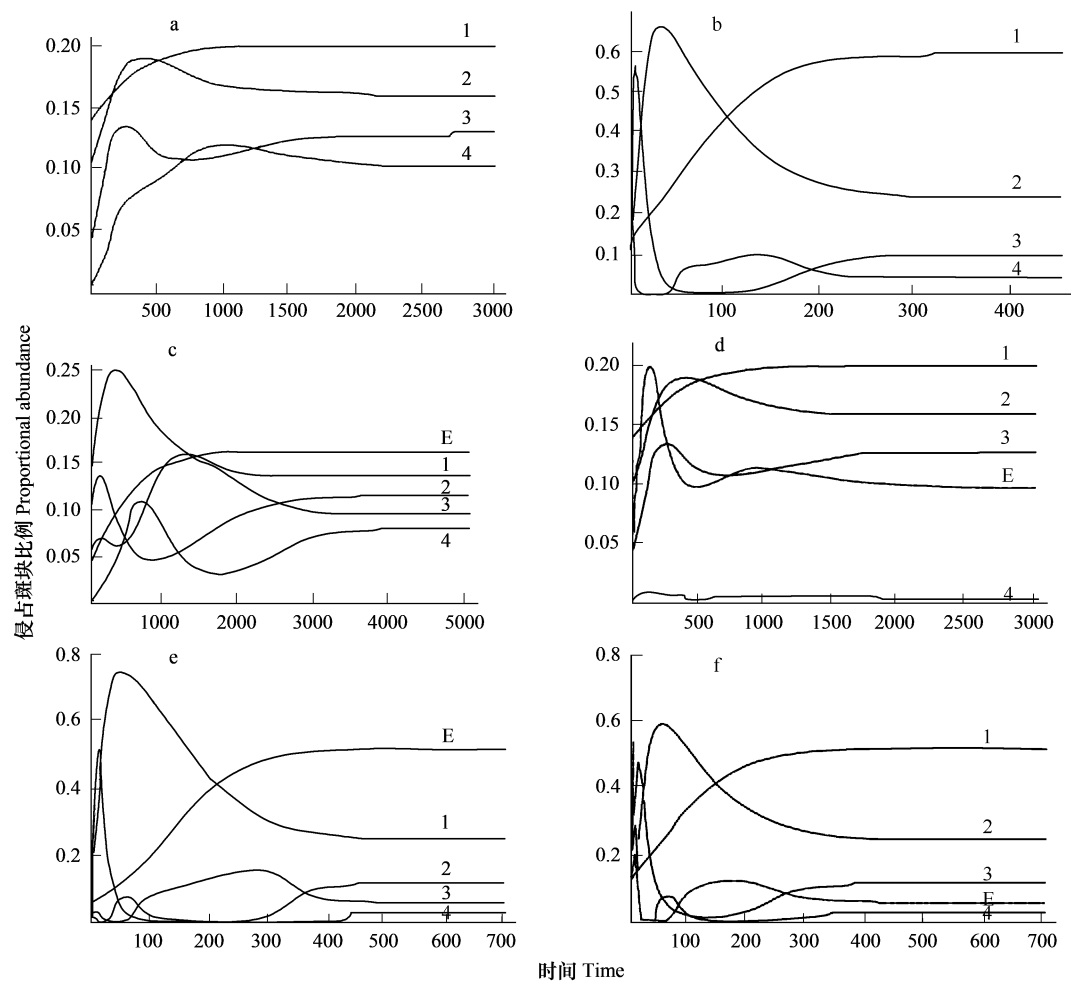


图2 外来物种入侵前后集合群落的系统动力模拟

Fig. 2 Systemic simulation of the metacommunity before and after the invasion

a. 外来物种入侵前本地物种间竞争力差异较小时的集合群落 ($q=0.2$); b. 外来物种入侵前本地物种间竞争力差异较大时的集合群落 ($q=0.6$); c. 当 $q=0.2$ 时, 外来物种 (即 E) 通过插队竞争排在本地物种 1 之前; d. 当 $q=0.2$ 时, 外来物种通过等位竞争和本地物种 4 共存; e. 当 $q=0.6$ 时, 外来物种通过插队竞争排在本地物种 1 之前; f. 当 $q=0.6$ 时, 外来物种通过插队竞争排在本地物种 4 之前。外来物种入侵时, 其选择的入侵模式取决于 $A-B$ 的大小

a. The metacommunity of little difference in competitive ability among the local species before the invasion ($q=0.2$); b. The metacommunity of more difference in competitive ability among the local species before the invasion ($q=0.6$); c. The exotic species (i. e. E) becomes the best competitor via the queue-jumping competition when $q=0.2$; d. The exotic species coexists with the local species 4 via the equal niche competition when $q=0.2$; e. The exotic species becomes the best competitor via the queue-jumping competition when $q=0.6$; f. The exotic species is more competitive than the local species 4 via the queue-jumping competition when $q=0.6$. When the exotic species invades, the competitive pattern which the exotic species takes depends on $A-B$

时, 即本地物种间竞争力强弱分化程度很小时, 外来物种插队位置无论在何处, 插队位置以下的本地物种虽受到它一定程度的影响, 但是因为 q_1 很小, q_2 也就很小, 各物种比例稳定值之间的差异就很小, 所以外来物种的影响程度就很小。外来物种成为本地的常见种, 反而增加了本地的物种的多样性。

当外来物种与本地物种竞争共存的模式是等位竞争共存时, 如果外来物种竞争力很强, 插队的位置靠前, 当 q_1 很大时, 即本地物种间竞争力强弱分化程度很大时, 外来物种就会对被等位竞争的本地物种构成影响, 影响程度取决于两者的比例初值大小, 而对本地的其它物种没有影响。外来物种插队的位置越靠后, 就越可能对本地的稀少物种构成危害。因为稀少物种的比例初值本来可能很小, 而外来物种在传播过程中初始值就很

大,于是使这些本地物种的比例稳定值变的很小,甚至于处于灭绝的边缘,如果此时稀少物种的栖息地再被破坏,它们就很可能灭绝。当 q_1 很小时,即本地物种间竞争力强弱分化程度很小时,外来物种对被等位竞争而外的本地物种不构成影响,当外来物种侵入时的比例初值很大时,同样对被等位竞争的本地物种构成很大危害。在初值条件相同时, q_1 很小时的稀少物种受到外来物种的影响相对较小。

3.2.2 物种种数、竞争力强弱分化程度和系统稳定时间的关系

外来物种侵入前,当 n 一定时, q 越小,即本地物种间竞争力强弱分化程度越小,本地各物种占据生境斑块比例都实现稳定(本文称之为系统稳定)的时间越长; q 越大,即本地物种间竞争力强弱分化程度越大,系统稳定的时间越短。当 q 一定时, n 越大,即本地物种种数越多,系统稳定的时间越长;当 q 一定时, n 越小,即本地物种种数越少,系统稳定的时间越短。外来物种侵入后,通过插队竞争与本地物种共存,使物种占据生境斑块的比例变动情况更加复杂,导致系统稳定时间延长;而通过等位竞争与本地物种共存,系统稳定时间与侵入前相同。

4 讨论

4.1 本文模型的适用范围

因为任何数学模型都不是包罗万象的,它们有一定的适用范围,本文提出的两个模型适用的物种必须存在竞争,也可以理解为多物种存在生态位重叠问题,并且它们竞争的结果必须是共存而不存在灭绝,否则难以满足 Tilman 等提出的多物种竞争共存模型的要求。虽然 Tilman 等重点讨论了稀少物种灭绝问题,但是这是有条件的,即他在多物种竞争共存模型中引入了栖息地受破坏比例 D ,在此基础上才可以分析物种灭绝现象。如果多物种竞争共存模型本身没有问题的话,并且外来物种通过竞争与本地物种实现共存,则共存途径有两种,即插队竞争共存和等位竞争共存。通过竞争实现共存,本地物种和外来物种都不会灭绝,但是当本地物种的竞争力分化程度很大时,外来物种的插队竞争会导致本地稀少物种生境斑块数量减少,灭绝风险增大。所以对于某些存在呈斑块化分的土地资源竞争的草本植物,非常适合采用本文提出的模型进行研究。最近,黄梅华和张利权^[24]的对上海九段沙互花米草(*Spartina alterniflora*)种群扩散研究从侧面证明了外来物种排队竞争共存现象的存在,通过互花米草、芦苇(*Phragmites australis*)和海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)多年的 TM 遥感影像资料,可以清晰地看出外来物种互花米草和本地物种芦苇比海三棱藨草具有较强的竞争力,后者的栖息地几乎为前两者占据,互花米草较芦苇表现出更强的扩散力,但是未出现入侵到芦苇群落的现象,而影像资料显示芦苇则缓缓入侵到互花米草的栖息地。如果把竞争共存模型的使用范围放小一点,某一地区形成的竞争共存的稳定物种由于受人为破坏某些物种变得罕见,在某些生境斑块中会出现罕见物种竞争力变强侵入其它物种的领地以实现与竞争共存,本文模型也同样适用。比如 2005 年下半年观察到位于北京海淀区北京科大校园中喜鹊(*Pica pica*)和灰喜鹊(*Cyanopica cyana*)最为常见,占据不同的生态位,间或出现红嘴蓝鹊(*Urocissa erythrorhyncha*),后者和灰喜鹊的生态位相似,当红嘴蓝鹊集群飞来时较灰喜鹊表现出较强的竞争力,但是灰喜鹊则采用集群守卫与红嘴蓝鹊进行竞争,这种共存途径很可能就是等位竞争共存。

4.2 模型的可应用性

Tilman 等提出的多物种竞争共存模型起源于 Nee 和 May^[25]提出的两个物种的竞争共存的理论模型,这些模型侧重于从理论上分析栖息地破坏(或移去斑块)对物种竞争共存的影响,本文从 Tilman 等提出的模型出发,提出的两个衍生性模型,其价值也主要是体现在理论分析上,而结合具体的物种的分析是十分困难的,不过它们都从相同的假设出发用生物数学的手段得出具有一定意义的结论。通过模型假设和理论推导,发现入侵物种和本地物种存在两种竞争共存模式,这对于分析探讨外来物种入侵后本地物种的命运具有重要的参考价值。许多外来物种入侵导致一些本地物种灭绝,如果将栖息地的破坏考虑进入模型,当栖息地比率破坏到一定程度时,本地一些物种灭绝而另一些剩余物种强则发展成为竞争力强的物种,当外来物种的竞争力排序位置正好避开灭绝的界值,外来物种很可能成为竞争力最强的物种,即占据生境斑块比例最多的物种。从这种分析上看,外来物种入侵后的本地物种的命运,除了受到本地物种自身竞争力差异影响和外来物种竞争

力强弱的影响外,还受到栖息地永久性破坏比率的影响。而栖息地永久性破坏问题又受到人为活动破坏的干扰^[26],运用模型来分析本地物种命运时需要综合考虑,尤其是人为干扰对外来物种和本地物种竞争共存的影响。建立的两个模型适合解释一些入侵物种通过竞争来占据本地物种栖息地从而成为最强物种的现象。如红火蚁(*Solenopsis invicta*)入侵使一些本地蚂蚁在数量上大为减少^[5];牛蛙(*Rana catesbeiana*)的蝌蚪能与当地蛙的蝌蚪竞争,减少它们的取食活动,有证据显示牛蛙入侵后可能对我国黑斑蛙(*Rana nigromaculata*)种群造成严重威胁^[7];克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)对我国的中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)和青虾(*Macrobrachium nipponense*)有着致命的杀伤作用,能够侵占它们的栖息地^[8],等等。这些外来物种都较本地物种具有较强的竞争力,体现为身体强壮、好斗等特征,通过竞争使本地物种的栖息地大为减少,通过模型,可以理解为是这些外来物种插队于本地物种之前,而本地物种间的竞争力很可能在入侵之前差异较大,当外来物种入侵成功后,本地物种的栖息地均遭到外来物种侵占,于是数量急剧减少。在此需要强调一点,对模型的计算机模拟所使用的参数(包括模拟各个物种的初值)是为了更好地解释模型、直观地展示而设定的,它们的设定并不影响结论的成立,换成其它参数(各个物种的初值要求大于等于零),所得的结论仍然成立。

4.3 模型的优缺点

如前所述,本文的模型建立的基础是 Tilman 等提出的多物种竞争共存模型,而后者实际上是一种空间布局非清晰性模型^[27],这源于 Levins 模型本身就是空间布局非清晰性的模型。实际上,空间布局对多物种竞争共存是有重要影响的,尤其当栖息地存在永久性破坏时^[27]。因而本文衍生的两个模型也都忽略了生境斑块的空间布局对多物种竞争共存的影响。然而作为一种研究思路,空间非清晰性模型仍然是被认可的。如果能在分析外来物种入侵的影响时考虑生境斑块空间布局的影响,模型将更具说服力。作为一种研究手段,空间元细胞机模型和结构化的栖息地图示(structured habitat maps)将在此类研究中起到重要的作用,以往的研究也表明了这些方法在此类研究中的重要性^[28~33]。相比较此类模型而言,本文建立的模型空间状况的可预测性不强,然而对外来物种入侵和本地物种命运总体趋势的分析是明确的,只要知道了物种间的竞争力强弱和扩散能力的强弱,就可以大体知道它们竞争共存的结果。另外,本文建立的两个模型都继承了 Tilman 等提出的模型的一个很重要的优点,就是能反映出物种间竞争力和扩散力的均衡妥协(trade-off)。

4.4 对多物种竞争共存模型及两个衍生模型应用于预测目的两个问题的讨论

4.4.1 时间单位的选择问题

多物种竞争共存模型及本文提出的两个衍生模型,除了可以用来解释多物种(含外来物种)竞争共存现象的集合种群相互作用的机理外,如果积累了竞争共存物种占据生境斑块比例的资料,还可以用来做预测。其实本文几幅模拟图,如果初值是实际调查得到的(而不是本文人为设定的),则它们的变化趋势图就是它们的预测值的曲线图。预测显然要考虑时间单位,而预测的基础是根据现有的一定时间调查数据拟合出模型的未知参数,在得到相对较为精确参数基础上,才能进行预测。那么获取调查数据的时间单位显然就是预测的时间单位,因此,必须在预测中强调这一点才能不会给使用者造成误导。如时培建^[34]应用集合种群的基本理论对北京城市贫民窟进行了研究,根据近 30a 的外来人口在北京常住人口的比例数据对 Levins 模型的参数进行拟合,所以预测过程是以年为时间单位的。

4.4.2 模型的求解预测问题

多物种竞争共存的模型目前应用主要是在理论的分析上,直接应用于实践预测的尚没有相关报道。这主要源于 Tilman 等人对模型假设进行了严格限定,假想共存的多物种竞争的结果是各物种比例稳定值构成一个等比数列,这有待实证研究结果的支持。那么如何在实际研究中应用多物种竞争共存的模型和两个衍生的模型进行预测呢?首先要分析出竞争共存的物种种数,根据一定的数学方法,找出竞争力最强的物种,细致采集它们占据生境斑块的比例数据,根据 Levins 模型的变形形式 Logistic 模型,拟合求解出各项参数,从而求得 c_1 和 m_1 ,再根据 $q_1 = 1 - m_1/c_1$ 求出 q_1 ,如果已对竞争共存物种的排序情况了解的话,其它各个物种的比例稳定值都可以根据 q_1 算出。当然,实证研究的结果究竟符不符合多物种竞争共存模型,是一个尚待证明的问题

了。对于本文基于它而提出的两个衍生模型的证明,也是如此。本文提出的两个衍生模型暗含的一个假设就是 Tilman 等人提出的模型本身是正确的,是在此基础上进行的理论丰富,人们企盼着相关实证研究对多物种竞争共存模型的验证。

References:

- [1] Wei S H, Qu Z, Zhang C X, *et al.* Invasive alien species giant ragweed (*Ambrosia trifida* L.) and its risk assessment. *Plant Protection*, 2006, 32 (4): 14—19.
- [2] Wang L C, Chu J J. Species association between *Solidago Canadensis* and other plants. *Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)*, 2007, 25(2): 115—119.
- [3] Han B, Piao C G, Wang L F, *et al.* Development status of pinewood nematode disease and its management strategies in China. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(2): 146—150.
- [4] Zhang M X, Yi X M, Liang B Y. *Bactrocera dorsalis* seriously damages the guavas in Wuzhou City. *Plant Quarantine*, 2006, 20(1): 46—47.
- [5] Shen P, Zhao X L, Cheng D F. *et al.* Impacts of the imported fire ant (*Solenopsis Invicta*) invasion on the diversity of native ants. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science)*, 2007, 32(2): 93—97.
- [6] Ji R, Xie B Y, Yang G H, *et al.* From introduced species to invasive species — a case study on the Italian bee *Apis mellifera* L. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(5): 70—73.
- [7] Wu Z J, Wang Y P, Li Y M. Natural populations of bullfrog (*Rana catesbeiana*) and their potential threat in the east of Zhejiang Province. *Biodiversity Science*, 2004, 12(4): 441—446.
- [8] Jiang S, Pang L, Huang C. The threat and prevention of *Procambarus clarkii*, an alien species. *Biology Bulletin*, 2007, 42(5): 15—16.
- [9] Xu R M, Ye W H. *Biological invasion: the theory and practice*. Beijing: Science Press, 2003.
- [10] Orrell T M, Weigt L. The Northern Snakehead *Channa argus* (Anabantomorpha: Channidae), a non-indigenous fish species in the Potomac River, U. S. A. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 2005, 118(2): 407—415.
- [11] Ruiz G M, Carlton J T, eds. *Invasive Species: vectors and management strategies*. Washington, D C: Island Press, 2003.
- [12] Xu H G & Qiang S. *Inventory invasive alien species in China*. Beijing: Chinese Environmental Sciences Press, 2004. 108—109.
- [13] Zhang D Y, Lei G C, Hanski I. Metapopulation dynamics: theory and applications. *Chinese Biodiversity*, 1999, 7(2): 81—90.
- [14] Hui C, Li Z Z, Han X Z, *et al.* Theoretical framework of metapopulation and progress in application. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24(3): 551—557.
- [15] Zhou S R, Li J H, Wang G. Progresses on the researches of interacting metapopulation. *Ecological Science*, 2005, 24(4): 289—294.
- [16] Qi X Z, Lin Z S. Dynamical Simulation on the uncertainty of exotic invasion. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2434—2439.
- [17] Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 1994, 75(1): 2—16.
- [18] Tilman D, May R M, Lehman C L, Nowak M A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, 371: 65—66.
- [19] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *The American Naturalist*, 1997, 149(3): 407—435.
- [20] Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 1969, 15: 237—240.
- [21] Tilman D, Sterner R W. Invasions of equilibria: tests of resource competition using two species of algae. *Oecologia (Berlin)*, 1984, 61: 197—200.
- [22] Tilman D, Wedin D. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology*, 1991, 72(2): 685—700.
- [23] Wedin D, Tilman D. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, 1993, 63: 199—229.
- [24] Huang H M, Zhang L Q. Remote sensing analysis of range expansion of *Spartina alterniflora* at Jiuduansha shoals in Shanghai, China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 75—82.
- [25] Nee S, May R M. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 1992, 61: 37—40.
- [26] Ehrlich P R, Ehrlich A H. *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species*. New York: Random House, 1981.
- [27] Klausmeier C A. Extinction in multispecies and spatially explicit models of habitat destruction. *The American Naturalist*, 1998, 152(2): 303—310.
- [28] Dytham C. Habitat destruction and competitive coexistence: a cellular model. *Journal of Animal Ecology*, 1994, 63: 490—491.
- [29] Greenberg J M, Hastings S P. Spatial patterns for discrete models of diffusion in excitable media. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 1978, 34

(3): 515—523.

- [30] Wolfram S. Cellular automata as models of complexity. *Nature*, 1984, 311: 419—424.
- [31] Tilman D, Kareiva P, eds. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1997. 3—20.
- [32] O'Neil R V, Gardner R H, Turner M G. A hierarchical neutral model for landscape analysis. *Landscape Ecology*, 1992, 7: 55—61.
- [33] Lavorel S, Chesson P. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. *Oikos*, 1995, 74: 103—114.
- [34] Shi P J. Metapopulation and the study of urban slums. *Chinese Journal of Sociology*, 2007, 27(4): 68—93.

参考文献:

- [1] 魏守辉, 曲哲, 张朝贤, 等. 外来入侵物种三裂叶豚草(*Ambrosia trifida* L.) 及其风险分析. *植物保护*, 2006, 32(4): 14~19.
- [2] 王立成, 褚建君. 加拿大一枝黄花与群落内其他植物的种间联结关系. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2007, 25(2): 115~119.
- [3] 韩兵, 朴春根, 汪来发, 等. 中国松材线虫病的发生现状及治理对策. *中国农学通报*, 2007, 23(2): 146~150.
- [4] 张木新, 易小明, 梁伯源. 橘小实蝇在梧州市番石榴上为害严重. *植物检疫*, 2006, 20(1): 46~47.
- [5] 沈鹏, 赵秀兰, 程登发, 等. 红火蚁入侵对本地蚂蚁多样性的影响. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2007, 32(2): 93~97.
- [6] 季荣, 谢宝瑜, 杨冠煌, 等. 从有意引入到外来入侵——以意大利蜂(*Apis mellifera* L.) 为例. *生态学杂志*, 2003, 22(5): 70~73.
- [7] 武正军, 王彦平, 李义明. 浙江东部牛蛙的自然种群及潜在危害. *生物多样性*, 2004, 12(4): 441~446.
- [8] 江舒, 庞璐, 黄成. 外来种克氏原螯虾的危害及其防治. *生物学通报*, 2007, 42(5): 15~16.
- [9] 徐汝梅, 叶万辉. *生物入侵——理论与实践*. 北京: 科学出版社, 2003.
- [12] 徐海根, 强胜. *中国外来入侵物种编目*. 北京: 中国环境科学出版社, 2004. 108~109.
- [13] 张大勇, 雷光春, Hanski I. 集合种群动态: 理论与应用. *生物多样性*, 1999, 7(2): 81~90.
- [14] 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.
- [15] 周淑荣, 李金花, 王刚. 相互作用的集合种群研究动态. *生态科学*, 2005, 24(4): 289~294.
- [16] 齐相贞, 林振山. 外来种入侵的不确定性动态模拟. *生态学报*, 2005, 25(9): 2434~2439.
- [24] 黄华梅, 张利权. 上海九段沙互花米草种群动态遥感研究. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 75~82.
- [34] 时培建. 集合种群与城市贫民窟研究. *社会*, 2007, 27(4): 68~93.