

生态系统优势种演替模型的定量分析

赵景柱 刘宗超[✓] 王如松

(中国科学院生态环境研究中心, 北京, 100085)

Q141

摘要

本文建立了生态系统优势种群序列 $\{X_i\}$ 演替模型, 并依据 $N_i - d_i/k_i$ 与 $N_{i+1} - d_{i+1}/k_{i+1}$ 之间关系的不同情况, 分别对种群序列演替模型的4种情况进行了详细的分析。同时对单种群和双种群的一些演替模型进行了系统和详尽的分析, 还根据定量分析和计算, 提出了划分演替时段区的理论依据。

关键词: 种群序列, 演替, 稳定性。

生态系统, 优势种, 演替模型

关于种群演替问题, 人们已经做过很多工作, 尤其是对单种群和双种群演替问题的研究比较详细, 得到了一些有意义的结果^[1-3]。本文试图通过对单种群和双种群演替模型的进一步系统的和详尽的分析, 建立起种群序列演替模型, 进而对种群序列的动态演替问题进行深入的探讨, 以丰富种群演替的理论和内容。

一、广义Logistic演替模型透析

广义Logistic模型被用于描述资源有限情况下的种群生长规律:

$$\dot{x} = Kx(N-x) - dx \quad (1)$$

其中, x 为种群数量的现存值, K 为种群出生率, N 为环境容量, d 为死亡率。

式(1)的积分曲线为

$$X(t) = (N - d/K) / (1 + ce^{-K(N-d/K)t}) \quad (2)$$

其中 c 为积分常数。由式(2)可得

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \begin{cases} 0 & N - d/K < 0 \\ (N - d/K) / (1 + c) & N - d/K = 0 \\ N - d/K & N - d/K > 0 \end{cases} \quad (3)$$

由式(1)知, 所描述的生态系统有两个定态解:

$$x = 0 \quad x = N - d/K$$

式(3)表明, 若 $N - d/K < 0$, 则定态解 $x = 0$ 是稳定的, 即种群的消失态是稳定的, 亦即种群最终将消亡。若 $N - d/K > 0$, 则定态解 $x = N - d/K$ 是稳定的, 即种群向 $x = N - d/K$ 这一定态趋移。若 $N - d/K = 0$, 则种群将维持在其初始状态 $x = (N - d/K) / (1 + c)$ 。

以上是广义Logistic演替模型的稳定性情况, 下面将对 $N - d/K > 0$ 条件下的广义Logi-

stic演替模型的变化阶段和过程进行分析。

图 1 和图 2 分别为 x 和 $\dot{x}$ 的曲线图。

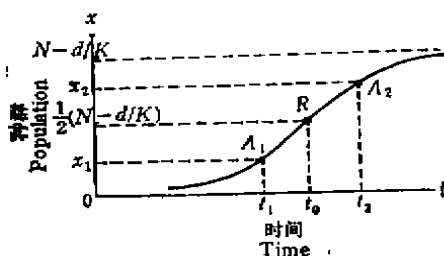


图 1 x 曲线图

Fig.1 The curve of x

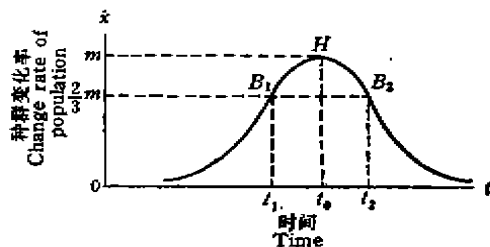


图 2 $\dot{x}$ 曲线图

Fig.2 The curve of $\dot{x}$

由式 (1) 可得:

$$\ddot{x} = K^2 \cdot x(N - d/K - x)(N - d/K - 2x) \quad (4)$$

令 $\ddot{x} = 0$ 可得曲线 x 的拐点 R 的纵坐标为 $x = (N - d/K)/2$ 。设 $x = (N - d/K)/2$ 对应的 t 值为 t_0 , 则点 $(t_0, (N - d/K)/2)$ 即为点 R 。在点 R 处种群变化率 $\dot{x}$ 达到最大值:

$$m = \max \dot{x} = \dot{x}/R = K(N - d/K)^2/4 \quad (5)$$

图 2 中 H 点对应的坐标即为 (t_0, m) 。

由式 (4) 可得

$$\ddot{x} = K^2 x(N - d/K - x)[6x^2 - 6(N - d/K)x + (N - d/K)^2] \quad (6)$$

令 $\ddot{x} = 0$ 可解得 $\dot{x}$ 曲线的两个拐点 B_1 和 B_2 所对应的 x 值分别为

$$x_1 = \frac{1}{2} \left(1 - \frac{\sqrt{3}}{3}\right) (N - d/K) \quad x_2 = \frac{1}{2} \left(1 + \frac{\sqrt{3}}{3}\right) (N - d/K)$$

在 $\dot{x}$ 曲线拐点处有

$$\dot{x} = \frac{1}{6} K(N - d/K)^2 = \frac{2}{3} m \quad (7)$$

若记 t_1 和 t_2 是 x 曲线上与 x_1 和 x_2 相对应的 t 值, 则 $(t_1, 2m/3)$ 和 $(t_2, 2m/3)$ 分别为 $\dot{x}$ 曲线的拐点 B_1 和 B_2 的坐标。 $[t_1, t_2]$ 称为 x 的持续发展期。

t_1 和 t_2 将时区 $[0, +\infty)$ 分为 3 部分 $[0, t_1]$, $[t_1, t_2]$, 和 $[t_2, +\infty)$ 。在 $[0, t_1]$ 中, 种群 x 处于初期阶段, 增长速度较慢, 但增长速度逐渐加快, 逐渐上升到 $\frac{2}{3}m$ 。在 $[t_1, t_2]$ 这

一时段里, 种群 x 处于持续发展阶段, 增长速度 $\dot{x} \geq \frac{2}{3}m$, 但加速度 $\ddot{x}$ 逐渐放慢。在 $[t_2, +\infty)$ 中, 种群 x 处于成熟阶段, 种群增长速度逐渐放慢, 以维持系统的稳定。另外, 从图 2 中可以发现, 在 $[0, t_0]$ 中, 种群增长速度逐渐增大, ($\ddot{x} > 0$), 最后在 t_0 处达到最大值 m 。之后, 在 $[t_0, +\infty)$ 时段中, 种群增长速度开始下降 ($\ddot{x} \leq 0$) 并趋于 0。种群的参数变化,

变化过程和变化趋势的数量关系, 对于控制和管理种群是颇有意义的。

二、两个种群生态系统演替模型分析

前面已经详细分析了单种群系统的演替过程、性质及特点, 下面将分析由两个种群组成的系统的演替模型。

设生态系统由两个种群 $x_1(t)$ 和 $x_2(t)$ 组成, 这两个种群利用共同资源的覆盖度为 β ($0 \leq \beta \leq 1$), 则整个系统的演替方程为:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= K_1 x_1 (N_1 - x_1 - \beta x_2) - d_1 x_1 \\ \dot{x}_2 &= K_2 x_2 (N_2 - x_2 - \beta x_1) - d_2 x_2\end{aligned}\quad (8)$$

令 $\dot{x}_1 = \dot{x}_2 = 0$, 由式 (8) 求得系统的定态解为

$$\begin{aligned}x^{(1)} &= (x_{11}, x_{12}) = (0, 0), \quad x^{(2)} = (x_{21}, x_{22}) = (0, N_2 - d_2/K_2) \\ x^{(3)} &= (x_{31}, x_{32}) = (N_1 - d_1/K_1, 0) \\ x^{(4)} &= (x_{41}, x_{42}) = \{(N_1 - d_1/K_1 - \beta(N_2 - d_2/K_2))/(1 - \beta^2), \\ &\quad [N_2 - d_2/K_2 - \beta(N_1 - d_1/K_1)]/(1 - \beta^2)\}\end{aligned}$$

若设 $f_1(x_1, x_2) = K_1 x_1 (N_1 - x_1 - \beta x_2) - d_1 x_1$, $f_2(x_1, x_2) = K_2 x_2 (N_2 - x_2 - \beta x_1) - d_2 x_2$

则该生态系统的特征方程为:

$$\begin{aligned}C(x_1, x_2) &= \begin{vmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \end{vmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \\ &= \begin{vmatrix} K_1 N_1 - d_1 - 2K_1 x_1 - K_1 \beta x_2 - \lambda & -K_1 \beta x_1 \\ -K_2 \beta x_2 & K_2 N_2 - d_2 - 2K_2 x_2 - K_2 \beta x_1 - \lambda \end{vmatrix} \\ &= 0\end{aligned}\quad (9)$$

下面将分别对定态解 $x^{(1)}$ 、 $x^{(2)}$ 、 $x^{(3)}$ 、 $x^{(4)}$ 进行分析。

(A) 在定态解 $x^{(1)}$ 处, 特征方程 (9) 为

$$C(x_{11}, x_{12}) = C(0, 0) = \begin{vmatrix} K_1 N_1 - d_1 - \lambda & 0 \\ 0 & K_2 N_2 - d_2 - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

于是得特征根

$$\lambda_1 = K_1(N_1 - d_1/K_1), \quad \lambda_2 = K_2(N_2 - d_2/K_2)$$

因此, 若 $N_1 - d_1/K_1 < 0$, $N_2 - d_2/K_2 < 0$, 则定态解 $x^{(1)}$ 是稳定的, 即两个种群都将消失, 其演替曲线见图 3(a), 其中 $x = x_1 + x_2$ 。在其它情况下 $x^{(1)}$ 都是不稳定的。

(B) 在定态解 $x^{(2)}$ 处, 可求得特征根为

$$\lambda_1 = k_1[N_1 - d_1/k_1 - \beta(N_2 - d_2/K_2)], \lambda_2 = -K_2(N_2 - d_2/K_2)$$

因此, 若 $N_1 - d_1/K_1 < \beta(N_2 - d_2/K_2)$, $N_2 - d_2/K_2 > 0$, 则定态解 $x^{(2)}$ 是稳定的, 即种群 x_1 将消失, x_2 将趋向于 $N_2 - d_2/K_2$, 其演替曲线见图 3(b)。在其它情况下, 定态解 $x^{(2)}$ 都是不稳定的。

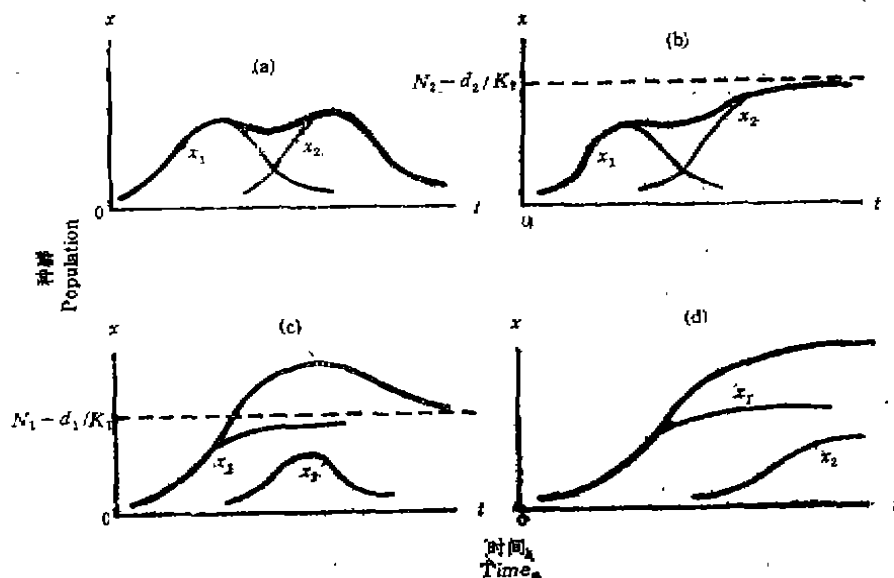


图 3 种群演替曲线图
Fig. 3 The curves of population succession

(C) 在定态解 $x^{(3)}$ 处的情况同 $x^{(2)}$ 处相似, 即当 $N_2 - d_2/K_2 < \beta(N_1 - d_1/K_1)$, $N_1 - d_1/K_1 > 0$ 时, $x^{(3)}$ 是稳定的, 即种群 x_2 将消失, 种群 x_1 向 $N_1 - d_1/K_1$ 趋近, 其演替曲线如图 3(c) 所示。

(D) 在定态解 $x^{(4)}$ 处, 应分如下三种情况进行分析。

① $\beta = 0$, 即种群 x_1 与 x_2 在资源选择上完全不同。这时有, $x^{(4)} = (N_1 - d_1/K_1, N_2 - d_2/K_2)$ 。于是由特征方程 (9) 可得特征根为

$$\lambda_1 = -(1 + K_1)(N_1 - d_1/K_1), \lambda_2 = -(1 + K_2)(N_2 - d_2/K_2)$$

因此, 若 $N_1 - d_1/K_1 > 0$, $N_2 - d_2/K_2 > 0$, 则定态解是稳定的, 即种群 x_1 和 x_2 将分别向 $N_1 - d_1/K_1$ 和 $N_2 - d_2/K_2$ 趋移, 亦即种群 x_1 与 x_2 共存, 其演替曲线见图 3(d)。其他情况下, 定态解 $x^{(4)}$ 不稳定。

② $\beta = 1$, 即两个种群在资源选择上完全相同。这时由式 (8) 可得两个定态解, $(0, N_2 - d_2/K_2)$ 和 $(N_1 - d_1/K_1, 0)$ 。根据分析 (B)、(C) 可知 (考虑到 $\beta = 1$), 当 $N_1 - d_1/K_1 < N_2 - d_2/K_2$, $N_2 - d_2/K_2 > 0$ 时, 种群 x_1 将消失, x_2 趋向 $N_2 - d_2/K_2$; 当 $N_1 - d_1/K_1 > N_2 - d_2/K_2$, $N_1 - d_1/K_1 > 0$ 时, 种群 x_2 将消失, x_1 趋向 $N_1 - d_1/K_1$ 。演替情况如图 3(b) 和图 3(c) 所示。

③ $0 < \beta < 1$, 即两个种群在资源选择上部分相同。这时, 在定态解,

$$x^{(4)} = ((N_1 - d_1/K_1 - \beta(N_2 - d_2/K_2))/(1 - \beta^2),$$

$$[N_2 - d_2/K_2 - \beta(N_1 - d_1/K_1)]/(1 - \beta^2))$$

处, 由特征方程 (9) 可求得特征根为

$$\lambda_1 = -(K_1 + \sqrt{K_1 K_2} \beta) [N_1 - d_1/K_1 - \beta(N_2 - d_2/K_2)] / K_1^2 K_2^2 (1 - \beta^2)$$

$$\lambda_2 = -(K_2 + \sqrt{K_1 K_2} \beta) [N_2 - d_2/K_2 - \beta(N_1 - d_1/K_1)] / K_1^2 K_2^2 (1 - \beta^2)$$

因此, 若 $N_1 - d_1/K_1 > \beta(N_2 - d_2/K_2)$, $N_2 - d_2/K_2 > \beta(N_1 - d_1/K_1)$, 则种群 x_1 和 x_2 将分别趋向于 $[N_1 - d_1/K_1 - \beta(N_2 - d_2/K_2)]/(1 - \beta^2)$ 和 $[N_2 - d_2/K_2 - \beta(N_1 - d_1/K_1)]/(1 - \beta^2)$, 演替曲线与图 3(d) 相似。在其他情况下, 定态解 $x^{(4)}$ 都是不稳定的。

三、种群序列生态系统演替模型

设在第二部分中讨论的由两个种群组成的生态系统中, 不断地出现新的种群, 形成种群序列

$$\{x_i\} = \{x_1, x_2, x_3, \dots\}$$

种群 x_i 的出生率、死亡率和环境容量分别为 K_i 、 d_i 、 N_i ($i = 1, 2, 3, \dots$)。整个系统的演替方程为

$$\begin{cases} \dot{x}_i = K_i x_i (N_i - x_i - \beta x_{i+1}) - d_i x_i \\ \dot{x}_{i+1} = K_{i+1} x_{i+1} (N_{i+1} - x_{i+1} - \beta x_i) - d_{i+1} x_{i+1} \end{cases} \quad (10)$$

则根据第二部分的有关分析可以得出如下有关种群序列生态系统演替的结论。

(A) 如果 $N_i - d_i/K_i < 0$ ($i = 1, 2, 3, \dots$), 那么种群序列 $\{x_i\}$ 的演替曲线如图 4(a) 所示, 即整个种群序列都将消失。

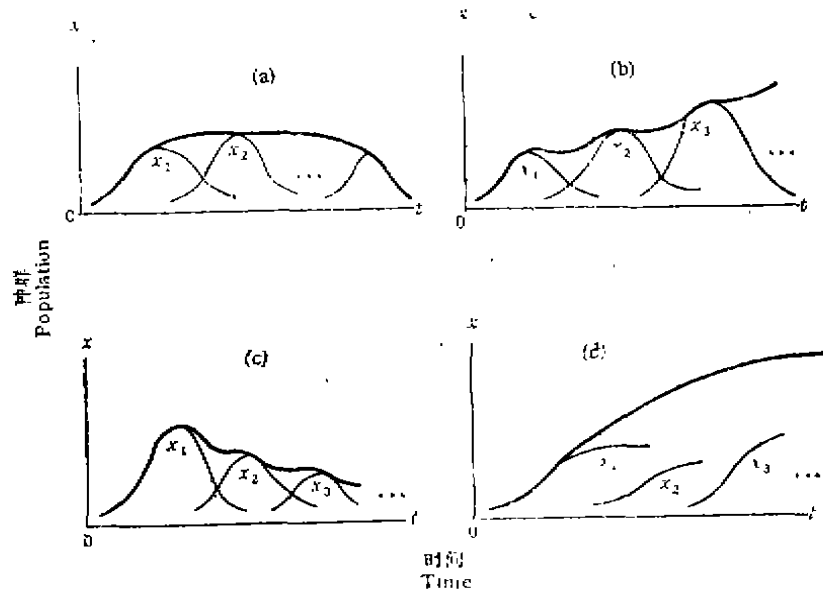


图 4 种群序列 $\{x_i\}$ 的演替曲线
Fig. 4 The succession curves of population sequence $\{x_i\}$

(B) 如果 $N_i - d_i/K_i < \beta(N_{i+1} - d_{i+1}/K_{i+1})$ 且 $N_{i+1} - d_{i+1}/K_{i+1} > 0$, 那么种群序列 $\{x_i\}$ 的演替曲线如图 4 (b) 所示, 即整个种群序列呈上升和发展趋势, 亦即使得环境资源得到充分利用, 潜力得到充分发挥。

(C) 如果 $N_{i+1} - d_{i+1}/K_{i+1} < \beta(N_i - d_i/K_i)$, $N_i - d_i/K_i > 0$, 那么种群序列生态系统 $\{x_i\}$ 的演替曲线如图 4 (c) 所示, 即整个种群序列呈下降和衰落趋势。

(D) 当 $0 < \beta < 1$ 时, 若 $N_i - d_i/K_i > \beta(N_{i+1} - d_{i+1}/K_{i+1})$, $N_{i+1} - d_{i+1}/K_{i+1} > \beta(N_i - d_i/K_i)$, 则种群序列 $\{x_i\}$ 的演替曲线如图 4 (d) 所示, 即相继的两个种群之间存在着共生关系。演替曲线呈拟 Logistic 曲线形状。

以上对种群序列演替模型的 4 种特殊情况进行了较详细的分析。在实际问题中, 种群序列的演替情况在不同的时段里会因条件的改变而呈现出一定的波动性, 但它们都可用上面所得到的结论对其加以分析和解释。

参 考 文 献

- [1] Nicolis, G. and I. Prigogine, *Self-organization in nonequilibrium systems*, John Wiley & Sons, New York, 1977.
- [2] Prigogine, I., *From Being to Becoming*, W. H. Freeman and Company, 1980.
- [3] Robert, M. May, *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1976.

QUANTITATIVE ANALYSIS ON SUCCESSION MODELS FOR DOMINANT SPECIES IN ECOSYSTEM

Zhao Jing-Zhu Liu Zong-Chao Wang Ru-Song

(Research Center for Eco-environmental Sciences, Academia Sinica, Beijing, 100085)

In this paper, a succession model of population sequence $\{x_i\}$ in ecosystem was established. Analyses in detail were made on four cases of the succession model of population sequence under different conditions between $N_i - d_i/K_i$ and $N_{i+1} - d_{i+1}/K_{i+1}$. The succession models were investigated systematically with one population and two populations in ecosystem. The theoretical base for the division of three periods was suggested, and some useful results were provided for eco-environmental construction and management.

Key words: population sequence, succession, stability.