DOI: 10.20103/j.stxb.202503180613
多杰加布,巴桑卓玛.生境破坏景观中物种的不同扩散模式对杂食食物网的影响.生态学报,2026,46(2): - .
Duojie Jiabu, Basang Zhuoma.Effects of different dispersal patterns of species on omnivorous food web in habitat-damaged landscapes.Acta Ecologica Sinica, 2026,46(2): - .

生境破坏景观中物种的不同扩散模式对杂食食物网的影响

多杰加布*,巴桑卓玛
西藏大学理学院数学系,拉萨 85000

摘要:物种扩散对群落的空间结构有一定的影响,这种影响将决定着物种的最终分布。本研究考虑空间因素,并以三个物种为例构建了空间群落动态数学模型,研究物种的不同扩散模式对物种共存结果的影响。本文还研究在不同扩散模式下,不同物种的定殖率变化对食物网中每个物种的影响。模型结果表明:(1)在生境破碎和生境丧失的景观中,物种扩散范围的增加将增大食物网中物种共存的区域。(2)物种扩散模式对每个物种的影响不同,这种影响的大小主要取决于每个物种在食物网中的营养等级。(3)物种扩散模式的变化可以促进或抑制物种共存,具体的共存结果取决于物种扩散模式的变化和强度。(4)当所有物种的扩散模式都是全局扩散时,只有生境丧失对每个物种有逐渐丧失的负面影响,而生境破碎对三个物种没有影响。本研究提出了一些理论观点,阐明了物种扩散对物种分布的影响。此外,这些发现为未来物种扩散的研究提供了一定的理论思考。
关键词:扩散; 生境丧失;生境破碎;食物网

Effects of different dispersal patterns of species on omnivorous food web in habitat-damaged landscapes

Duojie Jiabu*, Basang Zhuoma
Department of Mathematical,School of science,Xizang University,Lhasa 85000, *China*

Abstract: Species dispersal influences the spatial structure of ecological communities, ultimately shaping species distribution patterns. In this study, spatial factors were considered, and three species were used as examples to construct a mathematical model of spatial community dynamics to study the influence of different dispersal patterns of species on species coexistence. We also assessed the impacts of varying colonization rates under different dispersal patterns on each species within an omnivorous food web. The results of the model showed that: (1) In a landscape characterized by habitat fragmentation and loss, an increase in the dispersal range of species expanded an expansion of the coexistence area of the food web. (2) Species dispersal patterns differed from species to species, and the magnitude of this effect depended primarily on the trophic level of each species in the food web. (3) Changes in dispersal pattern could either promote or inhibit species coexistence, with specific outcomes depending on the nature and intensity of the dispersal shift. (4) When all species exhibited global dispersal patterns, only habitat loss negatively affected all three species, while habitat fragmentation had no significant impact. This study offered theoretical insights that elucidate the effects of species dispersal on species distribution.

Key Words: dispersal; habitat loss; habitat fragmentation; food web

基金项目:国家自然基金天元数学项目(12326508)
收稿日期:2025-03-18; **网络出版日期**:2025-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: 18408989294@qq.com

物种扩散是生态研究中的一个重要的话题,它涉及不同物种的空间和时间分布变化,并对物种共存产生必要的影响[1—7]。在空间上,物种的扩散模式可以分为局部扩散、全局扩散和规则扩散等[6—7]。这些扩散模式将影响群落中物种的分布和相互作用,并显著影响生态系统的稳定性和多样性。早期的研究表明,扩散能力深刻地影响了入侵物种和本地物种之间的竞争结果[8—9]。此外,廖金宝[10]等发现,不同扩散能力的物种对生境破碎的反应不同,扩散能力更强的物种对破碎的敏感性较低。廖金宝等[1]利用均匀场近似和偶对逼近模型证明,如果两个物种采用不同的扩散模式,偶对空间结构的改变会影响物种的有效出生率,从而破坏物种共存。Salomon 等[5]使用特定的连接矩阵来描述物种的不对称的扩散空间,证明当物种之间没有环境的异质差异性,从原始生境扩散到特定的生境或长距离扩散可以促进竞争物种的共存。

扩散是几乎所有生物的主要特征,物种扩散过程极大地影响了物种生存的过程,如个体的生存、生长和繁殖、种群和群落组成、结构和动态的物种维护、进化和地理分布[11]。几乎所有的生态或进化问题都涉及扩散的作用和影响[12]。目前,扩散生态学的研究已成为生物学领域的一个重要课题,统一和整合了许多研究领域。它与进化生物学、微生物学、分子生物学、数学、物理学、流行病学、农业、大气科学、工程学和地理学相联系[13]。许多学者都强调了物种扩散在生态过程中的重要性[14—16]。在这些研究中,主要强调现象描述方法[17—21]和动态机制方法,特别是风力作用下种子扩散的建模。同时,彭闪江等认为[22],不同的时空尺度在植物扩散的研究中起着重要的作用[8—9]。物种扩散的模式和数量决定了不同物种个体在不同生境中的扩散数量,进而影响了该物种在群落中的动态。

在本研究中,本文构建了一个简单的杂食食物网中每个物种的斑块动力学模型。这个食物网是由三个物种组成(见图 2)。在此基础上,本文将改变食物网中各物种的扩散模式,并研究扩散模式的变化对整个食物网和食物网中各物种的影响。

1 方法

1.1 景观结构生成

本文将景观建模为一个无限的晶格(即每个格点代表一个生境斑块),它可以是空的,也可以被任何特定的物种占据。本文假设两种生境斑块类型(一种是适合生存的生境斑块和一种是不适合生存的生境斑块)来引入生境破坏情况。只有适合的生境斑块才允许物种定居,而任何物种都不能在不适合的生境斑块上定居。用 S 表示适合的生境斑块,U 表示不适合的生境斑块,$S+U=1$。根据文献[8—9],给定斑块的聚集程度可以用局部密度 $q_(S/S)$ 表示,即生境斑块 S 随机选择其相邻生境斑块的条件概率 $q_(S/S)=\rho_SS/S$[1]。偶对密度 ρ_SS 表示随机选择的一对相邻生境斑块均为 S 斑块的概率。因此,S 斑块的破碎程度与聚集程度成反比,生境斑块的破碎可定义为 $F=1-q_(S/S)$。根据景观生成的正交邻域相关法,采用了 Von Noumann 邻居斑块(四邻居型)。从廖金宝等的研究结果[23],有基于正交邻域相关法[8],它可以通过改变斑块可用性 S 或斑块连通性 $q_(S/S)$ 来独立工作,生成生境破坏的景观图 1。当 $S=q_(S/S)$ 时,表示两种生境斑块类型 S 和 U 随机分布在整个景观中,而 $S<q_(S/S)$ 和 $S>q_(S/S)$ 分别代表生境斑块过度聚集和过度分散的两种模式(见图 1)。

$$F \leqslant U/(1-U) \tag{1}$$

1.2 基本假设

本论文研究了在一个包含三个物种的杂食食物网中,每个物种的扩散模式差异对每个物种和食物网的影响。本文考虑的杂食食物网包含三个物种,分别是 R_1、C_2 和 P_3。它们之间的捕食关系为杂食性捕食者 P_3 不仅捕食中间捕食者 C_2,还捕食基础物种 R_1,并假设在生境斑块景观中,这两个物种不能同时被 P_3 捕食。还假设如果物种 R_1 和物种 C_2 同时出现在同一生境斑块上时,物种 P_3 将更倾向于捕食物种 C_2(捕食者 P_3 的捕食偏好),这是因为物种 P_3 不仅捕食物种 C_2 还捕食物种 R_1,而物种 R_1 又被物种 C_2 捕食,因此物种 P_3 与物种 C_2 之间不仅存在捕食关系还存在竞争关系,因此只有先捕食物种 C_2 才能有利于后捕食物种 R_1。这一特征描述了物种 P_3 的捕食偏好现象;即物种 P_3 捕食物种 R_1 时的内在死亡率(e_{31})大于物种 P_3 的捕食物种 C_2 时的内在

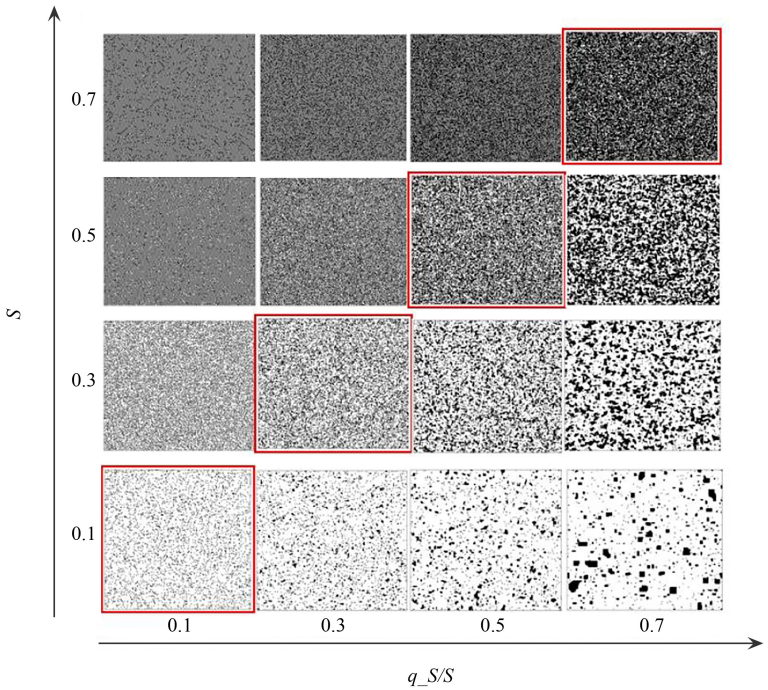

图 1　生境丧失与生境破碎的景观分类图

Fig.1　Classification of habitat patch compositions by patch availability and connectivity

通过改变斑块可用性(S)和斑块连通性($q_(S/S)$),对两种生境斑块组成,其中晶格大小为 $L\times L=200\times200$,每个晶格代表一个生境斑块进行分类。当 $S=q_(S/S)$时,表示两种生境斑块类型 S 和 U 随机分布在整个景观中(图中红色部分)

死亡率(e_{32})。当物种 P_3和物种 C_2 同时捕食基础物种 R_1 时,假设物种 P_3需要比物种 C_2 更多的营养输入。为了反映这一特征,假设物种 P_3捕食物种 R_1 导致的灭绝率(u_{31})大于物种 C_2 捕食物种 R_1 导致的灭绝率(u_{21})。这些速率差异来源于竞争-扩散权衡的假设(因为模型中杂食性捕食者的扩散受到的限制较少)。

1.3　建模景观结构对生境斑块占据动态影响

食物网中物种的种群动态可以被建模为一系列捕食者-猎物系统[24—25]。这类模型通常可以分为两个部分:一个增长项,它考虑物种的繁殖率和捕食者的遭遇率,以及一个减少项,它考虑物种的内在死亡率和被其他物种捕食导致的死亡率。本研究构建一个简单杂食食物网中物种斑块占据的动态模型。遵循这个基本结构,本文考虑物种的景观结构和扩散范围,以及捕食偏好/捕食压力,影响它们寻找新定居点的能力和捕食者-猎物遭遇率。

构建的模型如下:

$$\frac{dP_3}{dt}=c_3P_3(R_1+C_2)(1-U-P_3)-(e_{31}+e_{32})P_3 \tag{2}$$

$$\frac{dC_2}{dt}=c_2\,C_2\,q_{S/S}R_1(1-U-C_2)q_{S/S}-e_2\,C_2-u_{23}C_2\,P_3 \tag{3}$$

$$\frac{dR_1}{dt}=c_1\,R_1(1-q_{U/R}-q_{R/R})-e_1\,R_1-u_{21}C_2\,R_1\,q_{S/S}-u_{31}P_3R_1 \tag{4}$$

三个方程的推导过程如下:每个方程中的第一项代表物种通过定居增加的数量,第二项中的负号代表物种通过内在灭绝或被捕食者捕食而减少的数量。P_3、C_2 和 R_1 分别表示杂食性捕食者、中间捕食者和基础物种的斑块占据点。每个物种都有一个内在死亡率(e_1、e_2、e_{31}和 e_{32},但在这里,由于杂食性捕食者的捕食偏好,杂食性捕食者的内在灭绝率需要分成两部分)。此外,中间捕食者也可能因为被杂食性捕食者捕食而灭绝,

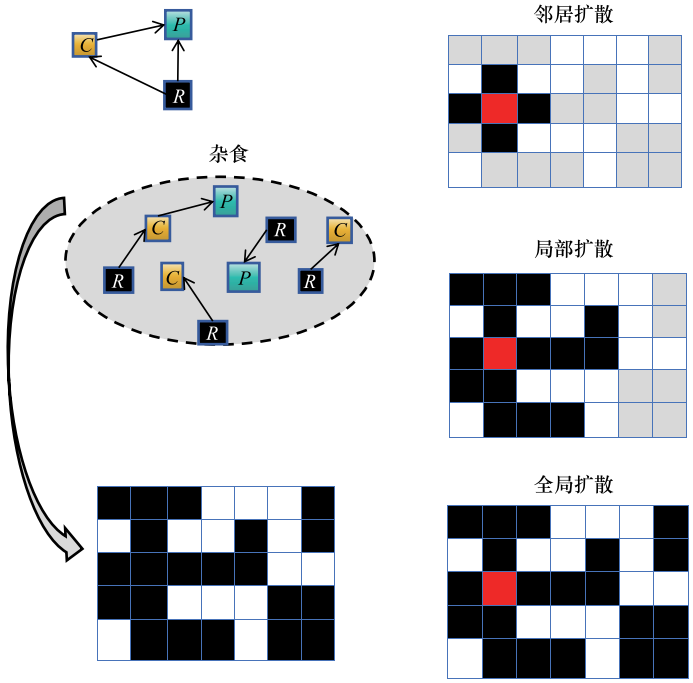

图 2 杂食食物网及扩散模式示意图

Fig.2 Omnivorous food web and schematic diagram of dispersal modes

(左)三物种杂食食物网结构;(右)从上到下分别为邻居扩散、局部扩散、全局扩散模式(白色:不适合生境斑块;灰色:适合但不可定殖斑块;黑色:适合且可定殖斑块);P 为杂食捕食者;C 为中间 捕食者;R 为基础物种

基础物种也可能因为被杂食性捕食者或中间捕食者捕食而灭绝。这是由于捕食导致的灭绝率(u_2、u_{21}和 u_{31},但在这里,本文也需要将基础物种的捕食灭绝率分成两部分,因为基础物种受到不同物种的捕食压力)。

由于杂食性捕食者是全局扩散,给定的猎物在任何定居地点都可能遇到杂食性捕食者。相比之下,由于中间捕食者只能在斑块碎片内捕食(局部扩散),所以给定基础物种的个体只能在这些碎片内捕食。因此,当中间捕食者捕食物种 R_1 时,必须乘以平均斑块破碎大小 $q_(S/S)$,反映在方程(3)中的扩散模式是局部扩散 $q_(S/S)=\rho_SS/S$[25]。同样,食物网中每个物种的定殖率分别是 c_1、c_2 和 c_3。由于假设杂食性捕食者的扩散模式是全局扩散,所以杂食性捕食者可以定居的生境斑块是总数减去不适合的生境斑块和被自身占据的生境斑块,在方程(2)中($1-U-P_3$)来表示。相比之下,中间捕食者只能在破碎的斑块内捕食,所以中间捕食者可以定居的斑块也是有限的。因此,中间捕食者可以定居的斑块是总数减去不适合的斑块。然后将自己占据的斑块乘以斑块的平均破碎化大小,这在方程(3)中($1-U-C_2$)$q_(S/S)$来表示。方程(4)中主要物种的增量项仍然可以根据 c_1 和 R_1 之间的未被占据斑块 $q_(S/R)$来理解,其中 $q_(S/R)=(1-q_(U/R)-q_(R/R)$。有关不同扩散模式下形成的不同情况的方程详见附录。

1.4 数值模拟过程

使用该模型,研究了物种扩散模式变化对杂食食物网中每个物种的影响。当物种 P_3同时捕食物种 R_1 和物种 C_2 时,假设如果两种猎物物种同时出现在同一生境斑块上时,物种 P_3更倾向于捕食物种 R_1,即 $e_{32}>e_{31}$。此外,当物种 C_2 和 P_3竞争同一猎物时,假设物种 P_3比物种 C_2 需要更多的营养输入。为了说明这一点,本文假设当物种 P_3捕食物种 R_1 时的捕食率高于物种 C_2 捕食物种 R_1 时的捕食率,即 $u_{31}>u_{21}$。这些假设,本文借鉴了之前的研究发现[26—27],顶级捕食者 P_3(如螃蟹)对基础资源 R_1(如藤壶)的捕食效率往往高于中间消费者 C_2(如蜗牛),这是因为顶级捕食者通常具有更高的能量需求和更广泛的捕食策略。当顶级捕食者对基础资源的捕食强度超过中间消费者时,可能导致基础资源的灭绝风险显著增加。另外也发现在三物种内禀捕食

系统(藻类-鞭毛虫-轮虫)的实验中,顶级捕食者(轮虫)对基础资源(藻类)的捕食效率显著高于中间消费者(鞭毛虫)。这是由于轮虫的体型更大、摄食速率更高,且其捕食行为对藻类种群的干扰更强,导致藻类的灭绝率更高。同时,对于“物种 P_3 将更倾向于捕食物种 C_2(捕食者 P_3 的捕食偏好)”这一假设,本文依据文献[28],该研究发现,捕食者(如狼)的存在会促使同域猎物(如:骡鹿和白尾鹿)通过生态位分离来降低被捕食风险。当猎物(如 C_2)与捕食者(P_3)的生态位重叠较高且防御能力较弱时,捕食者更倾向于优先捕食该猎物,以优化能量获取效率。据所知,在区域尺度的空间食物网中尚未使用现实的生物学来估计参数值,因此选择了一组具有代表性的参数值(类似于 2023 年发表的文章[29])来模拟模型的结果,并对所有参数进行了灵敏度分析。主要使用 MATLAB 软件对正文中的三个方程和附录中的两个方程形成的封闭 ODE 系统方程进行数值模拟,并对模拟结果进行了分析和探讨(由于模拟过程较为复杂,具体详细的模拟过程见附录中的代码)。

2　结果

本论文研究生境破坏景观中物种扩散模式变化对杂食食物网中每个物种的影响。总体而言,位于不同营养级的物种的扩散模式变化对生境破碎和生境丧失的容忍度有所不同。廖金宝等的研究中发现,当生境丧失和生境破碎发生时,首先灭绝的物种是中间捕食者而不是杂食性捕食者。这一结论与本文得出的结论相似(见图 3)。图 3 中的第一个子图是之前发表的一篇文章的图[29],该文章主要研究将入侵物种引入简单杂食性食物网中的影响,而本文则研究简单杂食食物网中每个物种的扩散模式改变如何影响杂食食物网和食物网中的每个物种。从图 3 可以看出,当假设三个物种的扩散模式为杂食性捕食者 P_3 是全局扩散,中间捕食者 C_2 是局部扩散,基础物种 R_1 是邻居扩散(即 GLN 扩散模式)时,这些物种可以在较低生境丧失和生境破碎下共

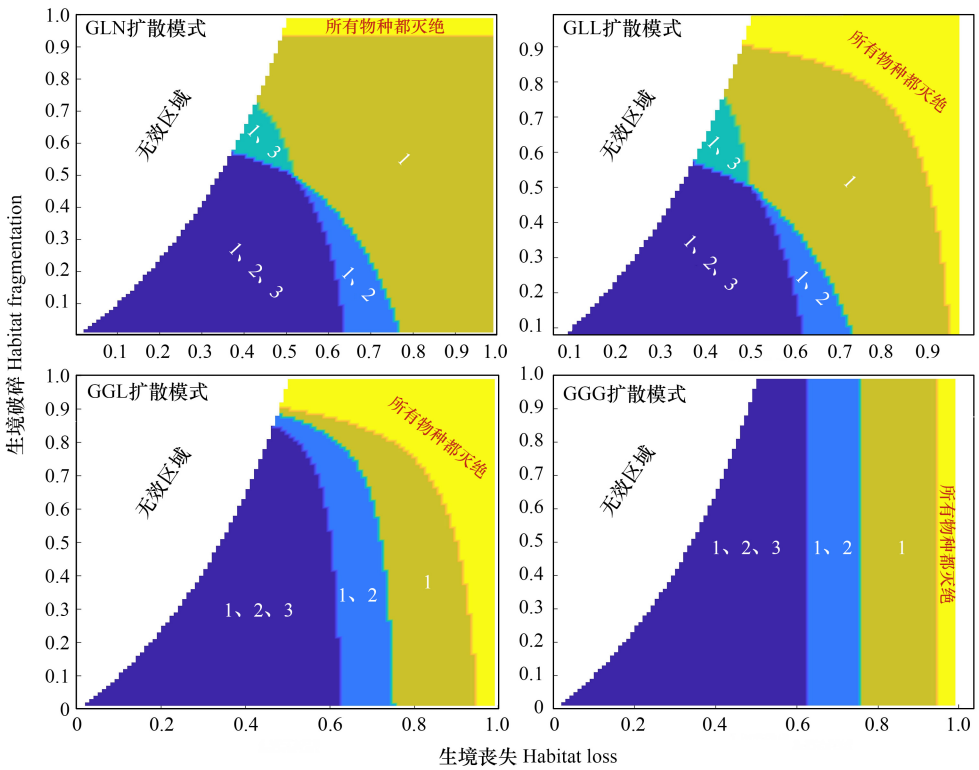

图 3　不同扩散模式下物种共存图

Fig.3　Species coexistence patterns under different dispersal modes

生境丧失(U)和生境破碎(F)景观中简单杂食食物网的稳定状态(斑块占用率<10^{-4}视为物种灭绝)。从左到右依次 GLN、GLL、GGL、GGG 扩散模式(P_3:全局扩散;C_2:局部 / 全局扩散;R_1:邻居 / 局部 / 全局扩散)

存,最大共存区域出现在中等程度的生境破碎和生境丧失下。当生境丧失固定在中等水平时,随着生境破碎的增加,首先灭绝的物种是中间捕食者而不是杂食性捕食者。如图 3 所示,当假设三个物种的扩散模式为 GLL 扩散模式时;在较低生境丧失和生境破碎条件下,三个物种可以共存,最大共存区域出现在中等生境破碎和生境丧失条件下。当生境丧失固定在中等水平时,随着生境破碎的增加,首先灭绝的物种是中间捕食者而不是杂食性捕食者。图 3 中的第二个子图与第一个子图相比,所有物种灭绝的区域变变得更加广泛,这是由于基础物种扩散模式的变化($N \rightarrow L$)。从图 3 可以看出,当三个物种的扩散模式为 GGL 扩散模式时,三个物种的共存区域发生了显著变化。在较低生境丧失和生境破碎条件下,三个物种可以共存,最大共存区域出现在中等到较大程度的生境破碎和生境丧失下。当生境破碎固定在 0 到 0.8 时,随着生境丧失的增加,首先灭绝的物种是杂食性捕食者,然后是中间捕食者。从图 3 中的三个物种的扩散模式为 GGG 扩散模式时,只有生境丧失对每个物种有逐渐丧失的负面影响,而生境破碎对三个物种没有影响。

从图 4 中的左边图形可以看出,当生境破碎程度固定在中等($F = 0.5$)时,生境丧失对三种物种影响程度不同,基本物种受影响较小,中间捕食者和杂食性捕食者受显著影响,中间捕食者因扩散范围和猎物限制更易灭绝,杂食性捕食者可改变猎物,其扩散模式(如全局扩散)影响生存;中间捕食者扩散范围越广越有利。从图 4 中的右边图形可以看出,当生境丧失固定在 0.4 时,生境破碎对三种物种均有影响,扩散模式为 GLN 和 GLL 时中间捕食者 C_2 先灭绝,为 GGL 和 GGG 时顶级杂食性捕食者 P_3 先灭绝;当扩散模式均为全局扩散(GGG)时,生境破碎不影响三种物种。综上,物种扩散模式在物种灭绝中至关重要,决定灭绝顺序,不同扩散模式对生境破碎耐受性不同,全局扩散能力可增强物种对环境扰动的抗性。

图 5 显示在固定程度的生境丧失和生境破碎条件下,物种定殖率 c_1 和 c_3 对不同扩散模式形成的四种杂食食物网的影响。选择 c_1 的主要原因是 c_1 是基本物种 R_1 的定殖率,而必需物种在整个食物网中起着至关重要的作用。此外,c_3 的选择主要是因为 c_3 是杂食性捕食者的定殖率,本文主要讨论了杂食食物网的影响。从图 5 中可以看出,c_3、c_1 和 c_3 对不同扩散模式的影响不同。定殖率 c_1 和 c_3 对四种不同扩散模式的影响相似。当三种物种的扩散模式为全局扩散时,物种的共存区域最大。

图 6 中展示了参数(c_1, c_2, c_3, loss, fragmentation, e_1, e_2, e_{31}, e_{32}, u_{21}, u_2, u_{31})对物种 P_3、C_2、R_1 以及生境指标 q_R/R、q_U/R 的参数灵敏度分析。从图 6 中的第一个子图可以看出生境丧失对物种 P_3 的灵敏度系数极低,负向影响显著;这就说明生境丧失对物种 P_3 的影响最大。各参数对不同物种和生境指标的影响方向(正/负)与程度差异明显。图 6 中的最后一个子图通过颜色梯度呈现参数重要性排序,生境破碎和生境丧失处于关键位置,表明它们对模型中各物种与生境指标的影响最为核心。整体而言,这些图形揭示了生境相关参数在生态模型中的主导作用,不同参数对物种生存及生境系统指标的灵敏度差异显著,为解析生态系统动态机制提供了重要依据(参数灵敏度分析的代码详见附录)。

3 讨论

本研究利用正文中的三个方程及附录中的两个方程形成的微分系统方程,通过 Matlab 软件数值模拟物种的空间动态,并考虑物种的不同扩散模式(GLN、GLL、GGL、GGG 扩散模式)。如果三个物种有三种不同的扩散模式,那么这些扩散模式的组合共有 27 种类型(根据数学中的排列组合方法)。然而,在本文的正文部分,本文呈现四种扩散模式(GLN、GLL、GGL、GGG),并且在附录中给出了两个额外的 GGN 和 LLN 扩散模式的详细结论。本文考虑这六种扩散模式是因为在生态学中,物种的营养等级越高,其扩散能力越强($G \rightarrow L \rightarrow N$)。因此,像 NNG 或 NLG 这样的扩散模式并不符合生态学常识(虽在极个别食物网系统中存在)。通过选择一系列参数,研究物种不同扩散模式对物种共存的影响。在以往的研究中,许多研究强调扩散模式对种群动态和相互作用的显著影响[30—31],但很少有研究探讨物种不同扩散模式对物种共存的影响。由于 Allee 效应在群落生态学和自然保护区生物学中的显著作用,一些学者[32]研究在 Allee 效应影响下,种间扩散能力差异对共存时间的影响。近中性模型通过模拟证实了随机波动和扩散限制通过不引入生态位分化的模式维持了

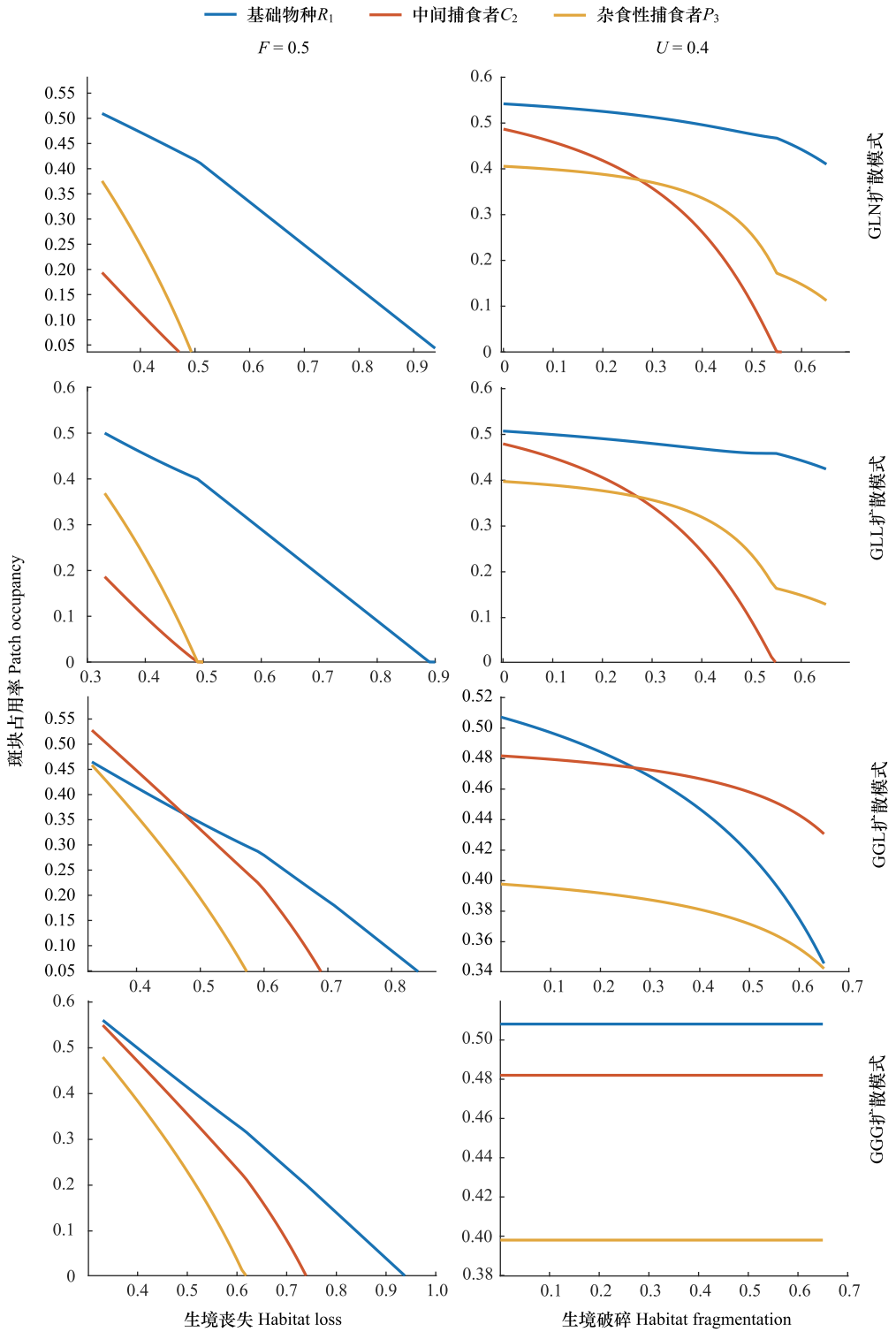

图 4　生境破碎或生境丧失固定时的斑块占用率图

Fig.4　Patch occupancy under fixed habitat fragmentation or habitat loss

左部分为 F = 0.5 时不同扩散模式的斑块占用率;右部分为 U = 0.4 时不同扩散模式的斑块占用率

近中性群落物种结构的多样性和稳定性[33]。Gravel 等提出了一个整合了群落中立性和生态位理论的生态位-中性连续体,强调生态位重叠和扩散限制之间的相互作用[34]。Nils Stenseth 和 Harry Andreassen 研究当小哺乳动物在破碎化斑块中扩散时的扩散行为和种群动态,并且他们发现密度依赖的扩散比率[35]。本文涉及的

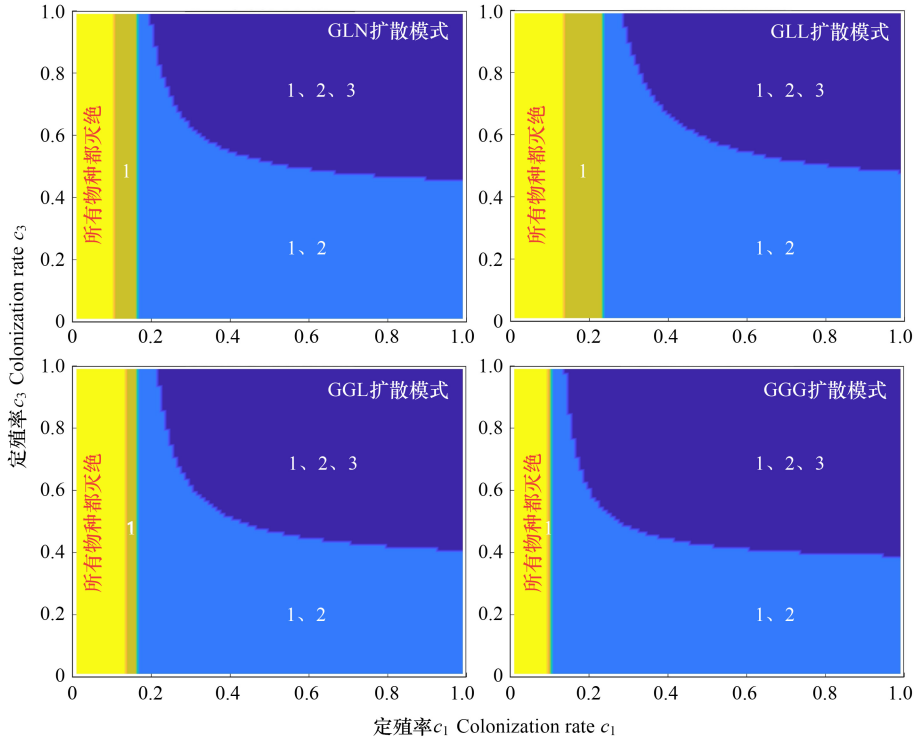

图 5 定殖率对物种共存的影响图

Fig.5 Effect of colonization rates on species coexistence

固定生境丧失(U = 0.45)和生境破碎(F = 0.35)时,定殖率 $c1$(基础物种的定殖率)和 $c3$(杂食性捕食者的定殖率)对四种扩散模式食物网的影响

理论模拟专注于物种的不同扩散模式对生境丧失和生境破碎景观中杂食食物网的影响,以及食物网中每个物种的影响。浙江千岛湖陆桥岛屿系统,研究植物-蚜虫-蚂蚁三营养级互作网络。发现破碎化生境中,植物物种周转通过上行效应(bottom-up effect)显著影响蚜虫和蚂蚁的扩散模式。例如,小型岛屿上植物种类减少导致蚜虫群落特化性升高,进而迫使蚂蚁调整扩散策略(如缩短扩散距离)。这种级联效应最终导致依赖广布植物的蚜虫和蚂蚁种群优先灭绝,而特化性高的物种因扩散能力受限,在孤立斑块中逐渐消失的实证研究[36],该研究揭示了生境破碎通过物种周转重塑多营养级互作网络的机制,强调了扩散能力差异和营养级间相互作用对群落动态的关键影响,其中扩散能力导致的结果与本文的理论模型得出的结果具有一定的相似性。

通过比较不同的扩散模式,可以看出随着食物网中基础物种和中间捕食者扩散范围的扩大,三个物种的共存区域也会增大。通过对比本文中的图 3 中的第一和第二子图可知,模型模拟结果显示基础物种 R_1 的生存区域缩小。究其原因,当基础物种的扩散模式从邻居扩散转变为局部扩散时,其生存区域的空间分布特征发生变化,这使得以 R_1 为食的物种 C_2 和 P_3 可获取的猎物数量增加,进而导致 R_1 与捕食者的相遇概率上升,最终使其生存区域缩小。这表明扩散范围的变化对 R_1 并非有益,反而产生抑制效应。从图 3 可知,当中间捕食者的扩散模式由局部扩散升级为全局扩散(扩散范围扩大)时,其生存区域显著扩展。这是由于更广泛的扩散范围使中间捕食者能在更大空间内捕食基础物种。然而,对杂食性捕食者影响有限,尽管中间捕食者的扩散有利于杂食性捕食者获取猎物,但杂食性捕食者同时以基础物种和中间捕食者为食,这种复杂的捕食关系使得其受中间捕食者扩散的影响被弱化。进一步从图 3 发现,当基础物种的扩散模式从局部扩散转变为全局扩散(扩散范围进一步扩大)时,三个物种的共存区域显著增大,各物种的生存区域也更为广泛。这是因为基础物种更广泛的扩散范围不仅有助于自身占据适宜生境斑块,也使捕食者的猎物分布区域更广泛,对中间捕食者和杂食性捕食者均有益。

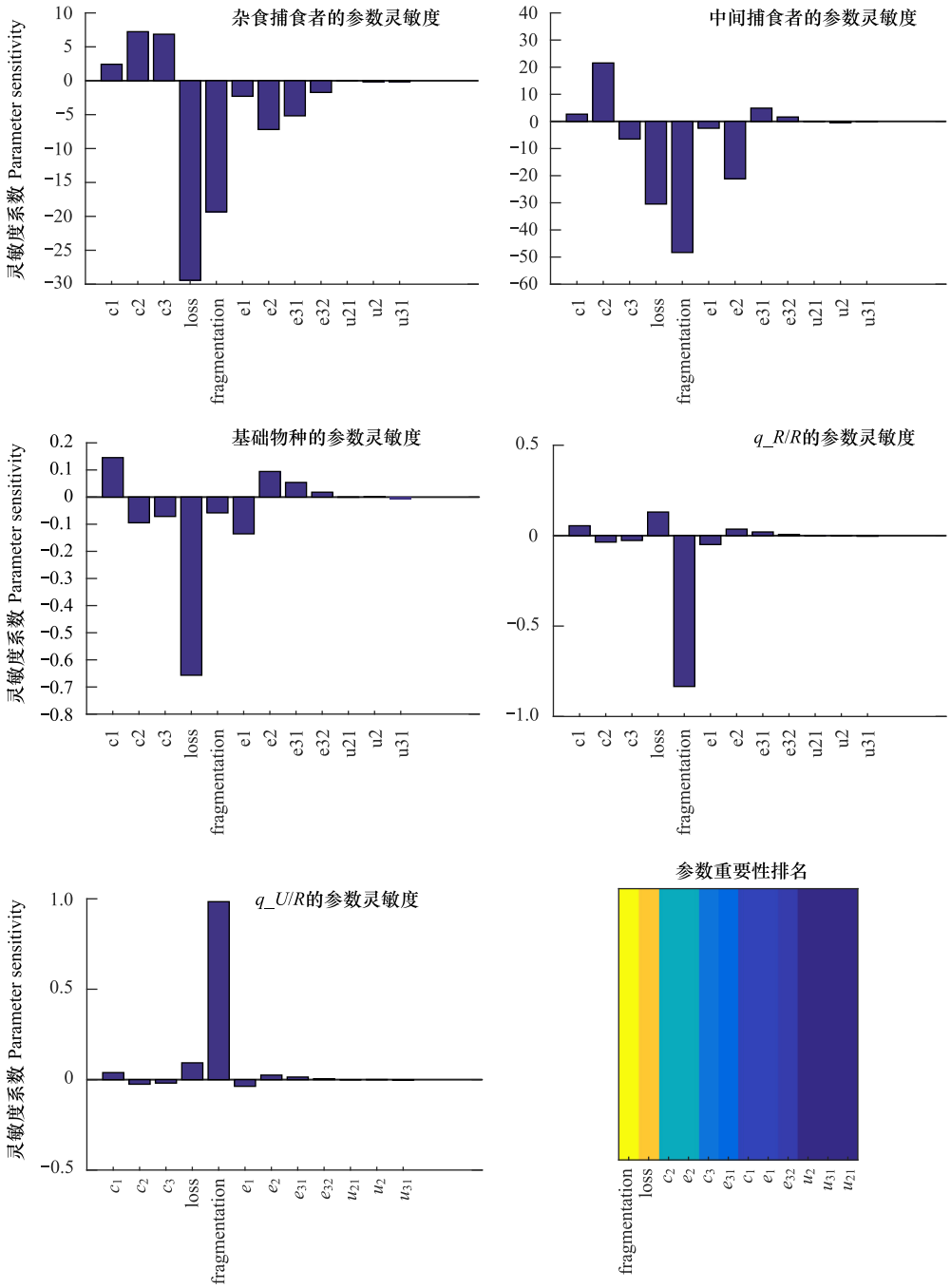

图 6　参数灵敏度分析图

Fig.6　Parameter sensitivity analysis diagram

GLN 扩散模式下,各参数(c_1, c_2, c_3, loss, fragmentation 等)对物种 P_3、C_2、R_1 及生境指标 q_R/R、q_U/R 的灵敏度分析(颜色越亮表示参数重要性越高);其中 loss 为生境丧失的参数,fragmentation 为生境破碎的参数

综上,物种扩散范围的增加未必对其生存有益,这主要取决于物种在食物网中的营养等级。当食物网中三个物种的扩散模式均为全局扩散(GGG 扩散模式)时,三者间的捕食关系和生境破坏程度成为关键影响因素。此时杂食食物网遵循营养范围假说,生境丧失会对三个物种产生影响,而生境破碎的影响则被削弱。这是因为在全局扩散模式下,无论生境破碎程度如何,三个物种都能占据适宜的生境斑块,破碎无法对其扩散与生存构成实质性限制。在杂食食物网中,各物种因扩散模式的差异而对食物网产生不同影响。当杂食性捕食

者、中间捕食者和基础物种分别采取全局扩散、全局扩散和邻居扩散(GGN 扩散模式)时,物种共存结果与 GGL 扩散模式下的情形相似。这表明,基础物种将扩散策略由局部扩散调整为邻居扩散,对整个食物网的影响并不显著。与之形成鲜明对比的是,当杂食性捕食者、中间捕食者和基础物种分别采取局部扩散、局部扩散和邻居扩散(LLN 扩散模式)时,共存结果与 GLN 扩散模式下的结果截然不同。这说明,杂食性捕食者将扩散模式从全局扩散转变为局部扩散,会对整个食物网产生显著影响,甚至直接改变物种的灭绝顺序。通过对比不同扩散模式可见,随着基础物种和中间捕食者扩散范围的扩大,三者在食物网中的共存区域也随之增大。基础物种与中间捕食者扩散范围的拓展,有利于杂食性捕食者的生存,使其生存区域更为显著,进而推动三个物种的共存区域进一步扩大。模型模拟结果表明,在生境丧失与生境破碎的景观中,物种扩散模式的差异对杂食食物网具有显著影响(见如图 3)。

当然,本模型存在一定的局限性。其一,模型仅考虑最为简单的杂食食物网结构,而实际生态系统中的杂食食物网远比模型所呈现的复杂;其二,模型假设了全局扩散、局部扩散和邻居扩散三种物种扩散模式,但在自然界中,物种扩散模式呈现多样性,且受环境等多种因素影响,物种难以始终保持特定扩散模式,这一假设存在局限性;其三,杂食食物网中物种间关系复杂,本模型仅考虑了捕食与竞争关系,而种内竞争、寄生、互利共生等其他关系未纳入,实际内部机制远较模型提出的杂食食物网机制复杂。不过,为简化研究问题,模型仅选取了部分关键影响因素。尽管如此,模型研究结果表明,物种扩散模式在很大程度上决定了物种的生存,且不同扩散模式的物种对生境丧失和生境破碎的容忍度不同。已经有研究表明扩散模式的变化通过改变物种迁移策略,引发多营养级群落结构的级联调整,尤其是高阶捕食者的扩散能力对维持区域多样性至关重要,支持了本文对模型结论在复杂系统中需要进一步验证的观点[37]。未来应该从理论角度分析高阶捕食者加入后可能对扩散级联效应的影响,指出高阶捕食者的存在可能会通过改变种间相互作用强度和能量流动路径,改变扩散对食物网结构和物种共存的影响。总之,本研究结果对于理解物种的不同扩散模式对物种共存的影响,具有重要的理论启示意义。

参考文献(References):

[1] Ying Z X, Liao J B, Wang S C, Lu H, Liu Y J, Ma L, Li Z Q. Species coexistence in a lattice-structured habitat: effects of species dispersal and interactions. Journal of Theoretical Biology, 2014, 359: 184-191.

[2] Weiner J, Conte P T. Dispersal and neighborhood effects in an annual plant competition model. Ecological Modelling, 1981, 13(3): 131-147.

[3] Bolker B M, Pacala S W, Neuhauser C. Spatial dynamics in model plant communities: what do we really know? The American Naturalist, 2003, 162(2): 135-148.

[4] Wassmuth B E, Stoll P, Tscharntke T, Thies C. Spatial aggregation facilitates coexistence and diversity of wild plant species in field margins. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2009, 11(2): 127-135.

[5] Salomon Y, Connolly S R, Bode L C. Effects of asymmetric dispersal on the coexistence of competing species. Ecology Letters, 2010, 13(4): 432-441.

[6] Monzeglio U, Stoll P. Spatial patterns and species performances in experimental plant communities. Oecologia, 2005, 145(4): 619-628.

[7] Monzeglio U, Stoll P. Effects of spatial pattern and relatedness in an experimental plant community. Evolutionary Ecology, 2008, 22(6): 723-741.

[8] Hiebeler D. Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: landscape generation and local dispersal. Ecology, 2000, 81(6): 1629.

[9] Hiebeler D. Competition between near and far dispersers in spatially structured habitats. Theoretical Population Biology, 2004, 66(3): 205-218.

[10] Liao J B, Li Z Q, Hiebeler D E, Iwasa Y, Bogaert J, Nijs I. Species persistence in landscapes with spatial variation in habitat quality: a pair approximation model. Journal of Theoretical Biology, 2013, 335: 22-30.

[11] Steven F, Caroline U, M B C. Dispersal reduces interspecific competitiveness by spreading locally harmful traits. Journal of evolutionary biology, 2021, 34(9): 1477-1487.

[12] Hamilton W D, May R M. Dispersal in stable habitats. Nature, 1977, 269(5629): 578-581.

[13] Ran N. The challenges of studying dispersal. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(9): 481-483.

[14] Clark J S, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. Ecology, 1999, 80(5): 1475.

[15] Cain M L, Milligan B G, Strand A E. Long-distance seed dispersal in plant populations. American Journal of Botany, 2000, 87(9): 1217-1227.
[16] Wang G, Liang X G, Wang F Z. The competitive dynamics of populations subject to an Allee effect. Ecological Modelling, 1999, 124(2/3): 183-192.
[17] Clark J S. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. The American Naturalist, 1998, 152(2): 204-224.
[18] Tanaka H, Shibata M, Nakashizuka T. A mechanistic approach for evaluating the role of wind dispersal in tree population dynamics. Journal of Sustainable Forestry, 1997, 6(1/2): 155-174.
[19] Bullock J M, Clarke R T. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. Oecologia, 2000, 124(4): 506-521.
[20] Stoyan D, Wagner S. Estimating the fruit dispersion of anemochorous forest trees. Ecological Modelling, 2001, 145(1): 35-47.
[21] Higgins S I, Nathan R, Cain M L. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? Ecology, 2003, 84(8): 1945-1956.
[22] 彭闪江, 黄忠良, 彭少麟, 徐国良. 不同空间尺度下的肉果植物扩散过程和机理. 生态学报, 2003, 23(4): 777-786.
[23] Liao J B, Bearup D, Blasius B. Food web persistence in fragmented landscapes. Proceedings Biological Sciences, 2017, 284(1859): 20170350.
[24] Kuznetsov Y A, Rinaldi S. Remarks on food chain dynamics. Mathematical Biosciences, 1996, 134(1): 1-33.
[25] Liao J B, Chen J H, Ying Z X, Hiebeler D E, Nijs I. An extended patch-dynamic framework for food chains in fragmented landscapes. Scientific Reports, 2016, 6: 33100.
[26] Matassa C M, Ewanchuk P J, Trussell G C. Cascading effects of a top predator on intraspecific competition at intermediate and basal trophic levels. Functional Ecology, 2018, 32(9): 2241-2252.
[27] Hiltunen T, Jones L E, Ellner S P, Hairston N G Jr. Temporal dynamics of a simple community with intraguild predation: an experimental test. Ecology, 2013, 94(4): 773-779.
[28] Dellinger J A, Shores C R, Craig A D, Kachel S M, Heithaus M R, Ripple W J, Wirsing A J. Predators reduce niche overlap between sympatric prey. Oikos, 2022, 2022(1): oik. 08628.
[29] Jiabu D J, Li W D. Impact of different invasion methods of invasive species on omnivorous food webs. Ecological Modelling, 2023, 475: 110217.
[30] Bowler D E, Benton T G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2005, 80(2): 205-25.
[31] Murrell J D, Law R. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors.. Ecology Letters, 2003, 6(1): 48-59.
[32] 马攀. 种间扩散能力差异与物种共存[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
[33] Zhou S R, Zhang D Y. A nearly neutral model of biodiversity. Ecology, 2008, 89(1): 248-258.
[34] Gravel D, Canham C D, Beaudet M, Messier C. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. Ecology Letters, 2006, 9(4): 399-409.
[35] Jonzen N, Ergon T, Linden A, Stenseth N C. Bird migration and climate-Introduction. Climate research, 2007, 35(1-2): 1-3.
[36] Zhang X, Dalsgaard B, Staab M, Zhu C, Zhao Y H, Gonçalves F, Ren P, Cai C, Qiao G X, Ding P, Si X F. Habitat fragmentation increases specialization of multi-trophic interactions by high species turnover. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2023, 290 (2009): 20231372.
[37] Ye X Z, Wang S P. Maintenance of biodiversity in multitrophic metacommunities: dispersal mode matters. Journal of Animal Ecology, 2023, 92 (6): 1190-1202.