

文章编号: 1000-0887(2006)03-0293-07

具有生态位构建作用的种群进化 动力学模型及其应用研究*

李自珍¹, 韩晓卓², 李文龙³

(1. 兰州大学 数学与统计学院, 兰州 730000;
2. 兰州大学 干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000;
3. 兰州大学 草地农业科技学院, 兰州 730000)

(叶开沅推荐)

摘要: 依据进化动力学的理论与方法, 系统探讨了生态位构建的机理与模式。通过建立生态位构建的空间模式及其适合度计算公式和具有生态位构建作用的单种群与两种群的进化动力学模型, 并对其种群进化动态、种间竞争共存机制进行的理论与数值模拟分析, 揭示了生物与环境资源的协同进化关系。结果表明: 种群动态受其主要生态因子及资源含量的正反馈作用。生态位构建作用通过对种群适宜度的影响而产生进化响应。单种群动力系统存在种群大小的阈值效应; 在两竞争种群动力系统中, 生态位构建可以导致进化动力系统的多个竞争结果, 从而为解释种间竞争与稳定共存提供了一种新的理论机制。

关键词: 生态位构建; 种群动态; 进化动力学; 模型; 竞争共存

中图分类号: Q141 **文献标识码:** A

引 言

从生物力学上讲, 物种的生态位构建与其进化动力学机理的研究属于生态位理论的最新研究进展。近半个世纪以来, 生态位理论经过众多生态学家研究^[1~7], 已在物种的适合度测定, 优势度分析、种间竞争与共存、群落结构与多样性维持、物种生态位构建与进化对策等研究中广泛应用, 其定量研究方法也随之发展。自 1996 年 Odling-Smee 等从进化动力学的角度提出生态位构建这一重要概念以来, 关于物种生态位构建理论与进化动力学模式的研究则成为该研究领域的热点问题。

生态位构建是指有机体改变或修复其自身环境的过程, 其实质是“有机体对其环境上自然选择源的改变^[8]”, 这一过程在生态学大尺度上也称为生态系统工程^[9]。生态位构建作用强调物种与环境协同进化的过程中生物对环境的反馈作用, 这对于逆境和胁迫环境中的有机体生存至关重要。生态位构建是进化生态学中的普遍现象。因此, 生态位构建的进化动力学机理与模式的研究成为生态学研究倍受重视的问题。

* 收稿日期: 2004_12_24; 修订日期: 2005_09_12

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470298); 国家社科基金重点资助项目(04AJL007)

作者简介: 李自珍(1944—), 男, 河南许昌人, 教授, 博士(联系人 Tel: + 86_931_8913370; Fax: + 86_931_8912823; E_mail: zizhenlee@lzu.edu.cn; hanxzh03@st.lzu.edu.cn)。

本文将从种群尺度上发展 Laland 等人的工作,探讨生态位构建的机制,建立生态位构建的空间模式及种群适合度测定公式,分析生物种群与环境协同进化规律,进而建立具有生态位构建作用的单种群与竞争种群的动力学模型,并对其动态过程进行数值模拟研究。

1 种群生态位构建的空间模式与生态位适合度

1.1 生态位构建的含义与空间模型

生态位理论是研究物种生态位构建作用的理论基础。在生态位的诸多研究中,最有影响的是 Hutchinson 提出的“ n 维超体积”空间生态位的概念^[3]。从定量角度看,生态位是物种对其环境变化的适合性的一种定量描述。在生物进化过程中,物种不同程度地改变环境,并通过其新陈代谢、活动和选择,部分的创建或毁灭其自身的生态位,从而对环境的变化表现出适应性特征,这种生物对环境的反馈作用正是生态位构建过程。据此建立以下空间模型。

以植物物种为例,考虑与其生长有关的光照、温度、土壤水分与养分等生态因子,这些因子也是引起生态位构建作用的环境外力因子。定义 n 个生态因子在 t 时刻的量化指标分别为 $x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)$, 其中 $x_i(t) \in I_i (i = 1, 2, \dots, n)$, $I_i = [a_i, b_i]$ 是第 i 个生态因子 $x_i(t)$ 的变化范围,则该植物种的生态因子域可表示为

$$E = I_1 \times I_2 \times \dots \times I_n, I_i = [a_i, b_i], \quad (1)$$

E 是 n 维生态因子 E^n 的一个子集。其生态位可表示为如下非负 n 元函数

$$f(X_t) = f(x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)), \quad (2)$$

其中, $X_t = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$ 。又定义集合 N

$$N = \langle X_t \mid f(X_t) > 0, X_t = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)) \rangle, \quad (3)$$

则集合 N 表示该植物种的生态位,也即 Hutchinson 表述的 n 维超体积生态位的空间模式,且有 $N \subseteq E^n$ 。根据生态位构建机理可知:当生态因子 $x_i(t)$ 随时间 t 具有连续特征时, N 在 E^n 中的变化规律则描述了生态位构建作用。若植物的反馈作用导致生态因子的增加,此时 N 的变化称为正生态位构建,否则称为负生态位构建。其中,植物生长过程中产生生态位构建作用的必要条件是 $N \cap E \neq \emptyset$ 。

1.2 生态位构建的种群适合度模型

在种群与环境可变资源协同进化的过程中,其生态位构建的强度依赖于环境资源外力因子(生态因子)的变化,而生态位构建作用下的种群适合度表征该种群对其所处环境的适应性程度。定义种群适合度为 n 维超体积生态位中最适资源位点与现实资源位点之间的贴近程度。

若记植物的最适资源位点和现实资源位点分别为: $X_a = (x_1(a), x_2(a), \dots, x_n(a))$, $X_a \in N$; $X_t = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$, $X_t \in E$, 则其适合度为

$$F = \phi(X_a, X_t), X_a \in N, X_t \in E, \quad (4)$$

该适合度根据函数 ϕ 的不同定义,通常有如下 3 种具体形式

1) 模型 1(限制因子模型)

$$F_{\min} = \min \left\{ (x_1(t)/x_1(a), x_2(t)/x_2(a), \dots, x_n(t)/x_n(a)) \right\}, \quad (5)$$

其中, F_{\min} 为适合度值; $x_i(t)$ 和 $x_i(a)$ 为第 i 个生态因子的实测值和最适值。

2) 模型 2

假设对植物进行 m 种试验,各种试验条件下对 n 个生态因子进行观测,其观测结果的标准化值与最适值构成见表 1。

表 1 不同试验条件下生态因子的观测数据

| 序号 | 观测指标 | | | |
|-----|----------|----------|-----|----------|
| | x_1 | x_2 | ... | x_n |
| 1 | x_{11} | x_{12} | ... | x_{1n} |
| 2 | x_{21} | x_{22} | ... | x_{2n} |
| ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ |
| m | x_{m1} | x_{m2} | ... | x_{mn} |
| 最适值 | x_{a1} | x_{a2} | ... | x_a |

首先计算 x_{ij} 和 x_{aj} 之间的绝对差: $\delta_{ij} = |x_{ij} - x_{aj}|$ ($i = 1, 2, \dots, m; j = 1, 2, \dots, n$); 记 δ_{ij} 的最大值和最小值分别为: $\delta_{\max} = \max\{\delta_{ij}\}$, $\delta_{\min} = \min\{\delta_{ij}\}$, 则适合度为

$$F_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{\delta_{\min} + \alpha \cdot \delta_{\max}}{\delta_{ij} + \alpha \cdot \delta_{\max}} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \frac{\min\{|x_{ij} - x_{aj}|\} + \alpha \cdot \max\{|x_{ij} - x_{aj}|\}}{|x_{ij} - x_{aj}| + \alpha \cdot \max\{|x_{ij} - x_{aj}|\}} \quad (i = 1, 2, \dots, m), \quad (6)$$

其中, F_i 表示第 i 种试验下的适合度, α 为参数 ($0 \leq \alpha \leq 1$), 一般取 $\alpha = 0.5$ 计算。

3) 模型 3(Feinsinger 百分比相似公式)

$$S = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^n |p_i - q_i| = \sum_{i=1}^n \min\{p_i, q_i\}, \quad (7)$$

其中, $p_i = x_i(t) \setminus \sum_{i=1}^n x_i(t)$, $q_i = x_i(a) \setminus \sum_{i=1}^n x_i(a)$; 分别表示第 i 个生态因子的实测值和最适值各自所占的百分比。

1.3 实例计算

以沙区典型的固沙植物梭梭(*Haloxylon Ammodendrom*) 为研究对象。研究地点位于甘肃省临泽县北部巴丹吉林沙漠的西南缘。植物年龄为 18a, 生长状况良好。采用随机取样的方法, 选择 3 个不同种植密度的样区, 每个样区 6 株梭梭。并对其生长状况进行观测, 主要观测指标包括种植密度 (d)、株高 (h)、冠幅 (c)、新枝生长量 (l) 以及生物量 (b) 等, 结果见表 2。

表 2 梭梭生长状况的观测值(2001 年~ 2002 年)

| 样区号 | $d/$ 株/(h/m^2) | h/m | c/m^2 | l/cm | $b/(kg/株)$ |
|-----|--------------------|-----------|-----------|------------|------------|
| 1 | 1 200 | 2.13±0.36 | 7.72±0.88 | 32.05±2.31 | 1.62±0.21 |
| 2 | 830 | 2.94±0.73 | 8.21±1.03 | 44.22±3.18 | 2.76±0.46 |
| 3 | 518 | 3.89±0.64 | 9.92±0.96 | 50.17±3.98 | 3.31±0.62 |

注 表中数据为每个样区 6 个样方的平均值与标准差 ($P = 0.05$)。

生态因子主要选取土壤水分 (W) 和养分(包括有机质含量(O)、水解氮(N), P_2O_5 (P) 和 K_2O (K) 等), 分别采集样地梭梭根茎周围及株间空白对照样地的土样, 测定结果见表 3。

根据上述 3 种适合度计测公式和表 3 数据, 梭梭的适合度见表 4。分析结果可知: 1) 随着梭梭密度的减小, 各适合度呈增大趋势, 说明密度与适合度变化具有反向性。这是因为密度较小者具有较强的生态位构建作用; 2) 对比表 4 和表 2 各指标看出, 梭梭生长各指标大者其适合度也高, 且植株大小与适合度同时增大, 说明该植物生长过程具有正反馈作用, 由此较大的植物具有较高的适合度。

表3 样区土壤含水量和养分的观测值(2001年~2002年)

| 样区号 | 采样地点 | 生态因子观测指标 | | | | |
|-----|------|----------|----------|-----------|-----------|-----------|
| | | W/(%) | O/(g/kg) | N/(mg/kg) | P/(mg/kg) | K/(mg/kg) |
| 1 | 根茎周围 | 10.95 | 13.62 | 28.07 | 17.24 | 401.61 |
| | 株间空地 | 4.87 | 2.67 | 9.63 | 8.49 | 136.05 |
| 2 | 根茎周围 | 13.97 | 15.08 | 38.69 | 35.97 | 418.54 |
| | 株间空地 | 5.01 | 2.74 | 9.81 | 8.73 | 137.13 |
| 3 | 根茎周围 | 15.47 | 15.26 | 39.74 | 26.37 | 425.15 |
| | 株间空地 | 5.14 | 2.65 | 10.06 | 8.92 | 137.19 |
| 最适值 | — | 17.85 | 17.59 | 44.71 | 29.32 | 490.76 |

表4 梭梭适合度计算结果

| 样区号 | 适合度值 | | |
|-----|--------|-----------|--------|
| | F_i | F_{min} | S |
| 1 | 0.6140 | 0.5879 | 0.8535 |
| 2 | 0.8711 | 0.7826 | 0.9733 |
| 3 | 0.9451 | 0.8664 | 0.9865 |

2 具有生态位构建作用的种群动力学系统模拟及续存机理分析

2.1 具有生态位构建的单种群动力学模型

从生物力学上讲,种群增长过程是一种非线性动力学过程,其中种群增长率取决于出生率和死亡率,而生态位构建力依赖于种群大小(密度或数量),据此建立如下具有生态位构建的单种群动力系统模型

$$\frac{dP}{dt} = C(F)P(1-P) - M(F)P, \quad (8)$$

$$\frac{dR}{dt} = (\lambda_1 - 1)R + \lambda_2 P + \lambda_3, \quad (9)$$

$$F = \exp[-\alpha(R - R_0)^2], \quad (10)$$

其中, P 为种群的密度或数量, dP/dt 为种群增长率, $C(F)$ 和 $M(F)$ 分别为个体出生率和死亡率, F 是种群适合度($0 \leq F \leq 1$), α 为生态位宽度; R 为环境资源量, 初始水平为 $R_0 = \lambda_3 / (1 - \lambda_1)$, dR/dt 为资源变化率. λ_1 、 λ_2 和 λ_3 分别表示资源的独立消耗系数、生态位构建的强度以及资源的独立更新系数. 选择正态分布密度函数作为生态位适合度曲线. 设出生率和死亡率分别是关于该适合度的增函数和减函数, 简单起见设 $C(F) = cF$ 和 $M = m/F$, 其中 c 和 m 为常系数. 将其代入(8)式, 得到具生态位构建作用的单种群动态模型.

利用种群大小与资源含量的相平面分析该系统的稳定性. 从图1可以看出: 资源含量在其等倾线左侧上升, 右侧下降. 种群大小则在等倾线下方增加, 上方减小. 两条轨线分别交于点A和点B. 根据系统的 Jacobian 矩阵可知点A是稳定结点, 点B是鞍点. 鞍点B所在的曲线把相平面分为两部分: 续存区域和灭绝区域. 始于续存区域的轨线趋于稳定点A. 而从灭绝区域引出的轨线趋于资源轴, 意味着种群最终的灭绝和个体植株的死亡, 此时资源稳定在初始水平 R_0 . 选择一点E位于点B所在的曲线, 坐标为 (R_0, P_m) , 为保证种群的续存, 种群初始大小 P_0 必须大于 P_m . 该结果表明: 生态位构建作用使系统产生阈值效应, 且种群动态与资源

含量间存在正反馈, 即较大的种群产生较高的资源含量, 该资源含量又促进种群的生长, 最终达到稳定平衡状态(图 2)。

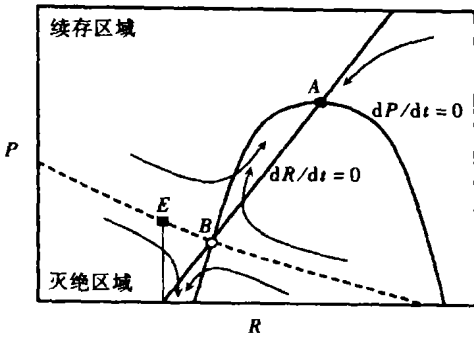
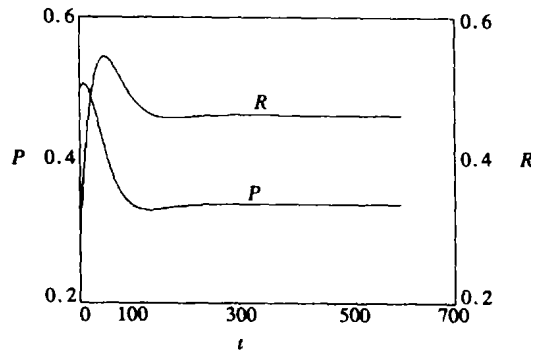


图 1 种群大小 P 与资源含量 R 的相平面分析



($c = 0.3, m = 0.1, \alpha = 3,$
 $\lambda_1 = 0.6, \lambda_2 = 0.4, \lambda_3 = 0.05$)
 图 2 系统动态的数值模拟曲线

2.2 具有生态位构建作用的两竞争种群动力系统模型

考虑具有种间相互竞争作用的动力系统。设该系统中有物种 1 和物种 2, 物种 1 较物种 2 是强竞争弱侵占者。由于强竞争者不受弱竞争者的影响, 故只考虑弱竞争者的生态位构建对环境资源、进而对强竞争者适合度的影响。利用单种群动力系统模型中关于适合度 F 的概念和 (10) 式, 建立具有生态位构建的两竞争种群的动力系统模型如下

$$\frac{dP_1}{dt} = C_1(F)P_1(1 - P_1) - D_1(F)P_1, \quad (11)$$

$$\frac{dP_2}{dt} = C_2(F)P_2(1 - P_1 - P_2) - D_2(F)P_2 - C_1(F)P_1P_2, \quad (12)$$

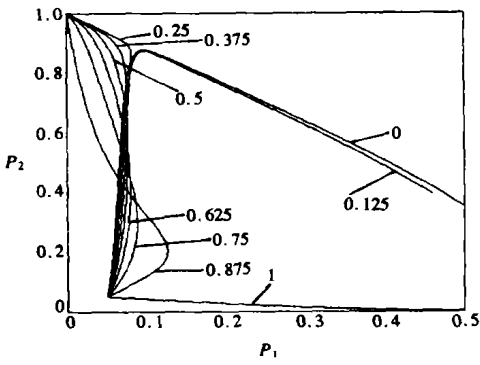
$$\frac{dR}{dt} = (\lambda_1 - 1)R + \lambda_2P_2 + \lambda_3, \quad (13)$$

其中, P_1 和 P_2 分别为物种 1 和物种 2 的种群大小, dP_1/dt 和 dP_2/dt 为两物种大小的增长率; $C_i(F)$ 和 $D_i(F)$ 分别为两物种的侵占率和灭绝率 ($i = 1, 2$); 其他参数意义同上。设物种 1 的最佳资源位点为不存在物种 2 生态位构建作用下的资源初始大小, 则物种 1 的侵占率为 $C_1(F) = c_1F$, 其中 c_1 为常数。另外, 设 $C_2(F) = c_2$ 与其生态位构建能力存在相互妥协, 应满足 $c_2 + \mu\lambda_2 = 1$, 其中 μ 为比例系数。假设灭绝率都为常数, 记 $D_1(F) = d_1$ 与 $D_2(F) = d_2$ 。结合上述条件及方程, 可以分析该系统中两种群的竞争与共存机制。

不同生态位构建能力下的两竞争种群的动态模拟结果显示: 当生态位构建能力适中时, 物种 2 与物种 1 之间的妥协效果达到最佳(图 3)。如果弱竞争者生态位构建力太弱, 物种 2 对环境资源的影响很小, 很难对物种 1 施压; 如果其构建能力过强, 侵占率会因为妥协关系而太小, 从而超过物种 1 适合度下降的效果。因此, 弱竞争者适当降低其侵占率, 可能是一种较好的生活史对策, 这会减轻和抵抗由强竞争者带来的竞争压力。该结果表明在竞争系统中, 生态位构建可产生多个竞争结果, 其中竞争力、侵占力以及生态位构建力之间的妥协对于竞争共存十分重要。因此生态位构建可能是解释种间稳定共存的一种潜在机制。

3 结 论

1) 本文从进化生态学的角度探讨了植物生态位构建机理, 扩展了生态位构建概念, 进而



($\lambda_1 = 0.65$, $\lambda_3 = 0.05$, $\alpha = 3$, $c = 0.2$, $d_1 = d_2 = 0.1$, $\mu = 1$, $c_2 = 1 - \lambda_2$, 参数 λ_2 的值标注于轨线附近, 9 条轨线的起点为 $p_1(0) = p_2(0) = 0.05$)

图 3 具有生态位构建作用的两种群 P_1 与 P_2 的竞争结果

建立了沙区植物种生态位的 n 维超体积构建模式及其适合度公式。实例分析表明: 梭梭通过生态位构建作用改变和营造局部环境, 进而表现出对干旱环境的适应性特征。其密度与适合度变化具有反向性: 密度的减小增加梭梭的生态位构建作用, 导致适合度增大。其生长过程中的正反馈作用促使较大的植株具有较高的适合度。

2) 在生物力学上讲, 种群增长过程是依赖于自身适合度的一种非线性动力学过程^[10]。根据种群生态位构建能力对种群大小的依赖, 建立具有生态位构建的单种群动力系统。模型分析表明: 生态位构建在系统中产生阈值效应, 且种群动态与资源含量之间存在正反馈。

3) 考虑弱竞争者的生态位构建对资源含量和强竞争者适合度的影响, 建立了具有生态位构建

作用的两竞争种群的动力系统模型。数值模拟结果表明: 生态位构建可产生多个竞争结果, 且竞争力、侵占率及生态位构建能力间的妥协对竞争共存十分重要。因此生态位构建可能是一种解释种间稳定共存的潜在机制。比较具有生态位构建作用单种群与两种群的动力系统可以看出: 不同尺度上的生态位构建作用可以诱发不同的稳定状态。

[参 考 文 献]

- [1] Grinnel J. Geography and evolution[J]. Ecology, 1924, 5(1): 225—229.
- [2] Elton C. Animal Ecology [M]. New York: Macmillan, 1957, 209—232.
- [3] Hutchinson G E. Concluding remarks[J]. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1957, 22(2): 415—427.
- [4] MarArthur R H, Levins R. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species [J]. American Naturalist, 1967, 101(3): 377—385.
- [5] van Valen L M. Morphological variation and width of ecological niche[J]. American Naturalist, 1965, 99(3): 377—390.
- [6] Levins R. Evolution in Changing Environments [M]. Princeton: Princeton University Press, 1968, 178—213.
- [7] May R M. On the theory of niche overlap[J]. Theoretical Population Biology, 1974, 5(1): 297—332.
- [8] Laland K N, Odling-Smee F J, Feldman M W. Evolutionary consequences of niche construction: a theoretical investigation using two-locus theory[J]. Journal of Evolutionary Biology, 1996, 9(3): 293—316.
- [9] Jones C G, Lawton J H, Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers[J]. Ecology, 1997, 78(5): 1946—1957.
- [10] 李自珍, 徐彩琳, 王万雄. 种间作用的二维非线性动力系统模型及其数值模拟试验研究[J]. 应用数学和力学, 2003, 24(7): 739—746.

Evolutionary Dynamic Model of Population With Niche Construction and Its Application Research

LI Zi_zhen¹, HAN Xiao_zhuo², LI Wen_long³

(1. School of Mathematics and Statistics, Lanzhou University,
Lanzhou 730000, P. R. China;

2. Key Laboratory of Arid Agroecology Under the Ministry of Education,
Lanzhou University, Lanzhou 730000, P. R. China;

3. School of Pastoral Agriculture Science and Technology,
Lanzhou University, Lanzhou 730000, P. R. China)

Abstract: Based on the theories and approaches in biomechanics, the mechanism and pattern of niche construction were discussed systematically. Through establishing the spatial pattern of niche and its measuring fitness formula, and the dynamic system models of single_ and two_population with niche construction, including corresponding theoretical analysis and numerical simulation on their evolutionary dynamics of population and the mechanism of competitive coexistence, the co_evolutionary relationship between organisms and their environments was revealed. The results indicate that population dynamics is governed by positive feedback between primary ecological factors and resource content. Niche construction generates an evolutionary effect in system by influencing the fitness of population. A threshold effect exists in single population dynamic system. In dynamic system of two competitive population, niche construction can lead to alternative competitive consequences, which may be a potential mechanism to explain the competitive coexistence of species.

Key words: niche construction; population dynamics; evolutionary kinetics; model; competitive coexistence