

环境扰动对食物网同步性与稳定性的影响*

杜蔓婷, 韩晓卓[†]

(广东工业大学 数学与统计学院, 广东 广州 510520)

摘要: 基于生态位模型, 建立 8 个物种的食物网关系, 并引入随机环境扰动因子, 通过改变不同的环境波动强度和受影响的程度, 重点分析了环境波动对该系统的时空动态、同步性以及稳定性的影响. 主要采用傅里叶变换和小波变换方法以分析物种的变化周期及同步性. 模拟结果发现: 中等强度的环境波动增加了 8 个物种的稳定性, 并且种间同步性达到较高水平, 该结果与中等强度假说相一致. 若环境波动强度增强, 将有物种灭绝, 此时顶级捕食者与其强链接的物种之间的同步性将减弱, 且环境波动强度与物种间相关性影响着物种的同步周期. 另外, 同步强度不仅与网络连接强度有关, 还与物种密度、物种营养级有关.

关键词: 随机扰动; 同步性; 稳定性; 小波分析

DOI: 10.13568/j.cnki.651094.651316.2023.11.29.0003

中图分类号: Q148 **文献标识码:** A **文章编号:** 2096-7675(2024)03-0268-011

引文格式: 杜蔓婷, 韩晓卓. 环境扰动对食物网同步性与稳定性的影响[J]. 新疆大学学报(自然科学版中英文), 2024, 41(3): 268-278+287.

英文引文格式: DU Manting, HAN Xiaozhuo. Effects of environmental disturbances on synchrony and stability of food webs[J]. Journal of Xinjiang University(Natural Science Edition in Chinese and English), 2024, 41(3): 268-278+287.

Effects of Environmental Disturbances on Synchrony and Stability of Food Webs

DU Manting, HAN Xiaozhuo

(School of Mathematics and Statistics, Guangdong University of Technology, Guangzhou Guangdong 510520, China)

Abstract: Based on niche model, this paper has established relationships of eight species, and introduced random environmental fluctuations factors. The article focuses on analyzing the temporal dynamic, synchrony, and stability of the system caused by different intensity of environmental fluctuations. In this paper, Fourier transform and wavelet transform methods are mainly used in order to analyze the period and synchrony of species changes. The simulation results show that medium intensity of environmental fluctuations increase the stability of eight species, whose interspecific synchrony intensity reach a high level, which is consistent with the intermediate disturbance hypothesis. With the increase of environmental fluctuations, species will become extinct and synchrony between top predators and their strong-linked species will weaken. Additionally, the strength of environmental fluctuations and interspecific correlation affect the synchrony period of species, where positive-correlated environmental changes and high intensity environmental fluctuations shorten the synchrony period of species, while negative-correlated environmental changes lengthen the synchrony period.

Key words: random fluctuations; synchrony; stability; wavelet analysis

0 引言

同步是指两个或多个系统, 在外部驱动或者相互耦合的作用下, 调整它们的某个动态性质以达到具有相同

* 收稿日期: 2023-11-29

基金项目: 国家自然科学基金“具有生态位构建特征的物种协同进化动态研究”(31670391).

作者简介: 杜蔓婷(1998—), 女, 硕士生, 从事数学生态学的研究, E-mail: ddclare126@163.com.

[†] 通讯作者: 韩晓卓(1978—), 女, 博士, 教授, 主要从事数学生态学的研究, E-mail: hanxzh@gdut.edu.cn.

性质的过程^[1]. 同步性是复杂网络的重要特性. 近年来的研究发现: 网络的拓扑结构与网络的同步化行为之间存在显著的相关性^[2-6]. 食物网作为一种特殊的复杂网络, 也具有明显的同步特性.

目前研究者普遍认为影响食物网群落水平上同步性的主要因素有环境波动、种群统计随机性和种间相互作用等, 并且种群同步会增加物种的灭绝风险^[7-11]. 其中, 文献 [7] 研究不对称简单食物网时发现, 弱到中等强度的环境波动通过引发种间同步从而促进食物网的稳定性, 而较强的环境波动则会破坏“一物种增加一物种减少”的补偿动态, 增强了异步性, 导致剧烈的物种密度变化, 从而降低食物网的稳定性, 进而提出可以利用适度的环境波动诱导消费者的死亡率来控制食物网稳定. 文献 [8] 的研究则显示: 仅仅拥有种群统计随机性无法产生独立的物种波动, 而种间竞争作用和环境波动相结合能够引发高强度的同步效应. 文献 [9] 则在稳定群落上引入竞争物种或消费物种模拟入侵现象, 发现种间竞争作用能够引发补偿动态, 进而引发同步振荡, 驱动系统逐步走向稳定. 文献 [10] 将文献 [7] 的模型拓展到集合群落水平上, 证实了强烈的环境波动将极大地破坏群落的稳定性, 即使较高的扩散速率触发了种内同步, 也无法促使食物网稳定. 文献 [11] 则认为环境波动是群落中优势物种同步的主要驱动因素, 而种间相互作用对群落同步几乎无影响. 文献 [12] 通过对浮游生物和藻类进行的同步研究发现, 没有外部干扰的系统也出现了由相干振荡到非相干振荡的转变, 并且认为环境随机性和其它外部扰动可以掩盖或抑制非相干同步振荡, 从而达到较高的同步性. 此外该研究还认为捕食者-猎物相互作用影响着同步周期.

除了以上普遍认为的因素外, 还有扩散速率、竞争强度、物种丰富度等其它因素, 诱发系统产生同步性, 从而导致食物网趋于稳定或物种灭绝^[10,13-16]. 文献 [13] 将两个物种的 Lotka-Volterra 竞争模型推广到具有两个营养级、各营养级包含多个物种的食物网, 分别探讨了捕食者与猎物营养级的同步性. 结果显示: 高强度的捕食作用将导致两个营养级的同步, 且系统内总物种数的增多与捕食者的同步性呈正相关关系. 文献 [14] 则给出了密度依赖扩散如何影响同步性和稳定性的解释, 认为扩散速率快的物种决定了群落同步, 因为它们改变了环境扰动的垂直传播(即通过营养相互作用在食物链内传播). 另外, 也有研究表明, 食物网中位居中间营养层级的物种的扩散能力显著改变其它物种间互作关系并稳定群落动态, 特别是最易受干扰且最易扩散的物种会将扰动传播至整个食物网, 从而降低群落的稳定性^[10,15-16].

通常而言, 同步性往往不是由单一的某个因素决定, 而是由种间互作、环境条件及随机性等多重因素在不同的特定条件下相互耦合而引发的. 目前, 现有的关于食物网同步性的研究大多使用较为简单的食物网结构, 或者是对建立的食物网系统进行抽象的理论推导^[7-9,11-12]. 另外, 对于同步性或稳定性的分析也多集中在就某一特定的定义而进行. 本文旨在将文献 [7] 中建立的由 4 个物种构成的简单食物网扩展到 8 个物种的复杂食物网, 重点考虑种间互作关系、环境的随机扰动与系统稳定性和同步性的关系. 首先, 采用生态位模型^[17], 随机生成由 8 个物种构成的具有三层营养级的食物网, 并根据邻接矩阵得到种间互作关系, 建立相应的食物网微分动力系统, 这种构建食物网结构的方法更具有说服力. 微分动力系统中各物种的参数借鉴文献 [7] 中取值. 其次, 引入两个独立参数来体现环境的随机波动模式, 通过产生不同环境条件的时间序列进而影响中间层物种的死亡率. 最后, 模型的分析过程除了微分方程的数值求解外, 还采用傅里叶变换和小波分析方法对时序数据进行处理, 从新的视角分析环境扰动对食物网的稳定性和同步性的影响.

1 模型

1.1 食物网结构

根据文献 [17] 的生态位模型, 建立食物网络结构. 生态位模型的示意图见图 1 (a). 该模型中的每一个物种随机分配一个生态位值, 记为 n_i , 其中 $n_i \in (0, 1)$. 物种能够捕食落在范围 r_i 内的所有物种, 范围 r_i 的大小是通过使用 β 函数从 $[0, 1]$ 中抽取期望值为 2, 再乘以 $n_i (E(n_i) = 0.5)$ 得到的期望而分配的. 该范围的中心 c_i 位于 $[(r_i/2), n_i]$ 中间, 并且允许多达一半的 r_i 大于等于 n_i 以实现同类相食和形成环状食物链. 鉴于模型生成的食物网是基于随机的生态位值生成的, 食物网有时会包含完全与网络无关的物种或者营养完全相同的物种. 这些物种会被淘汰或者替代, 直至食物网中没有这样的物种. n_i 最小的物种定义其 $r_i = 0$, 因此每次生成的食物网可以保证至少有一个基础物种. 食物网由一个 $S \times S$ 的邻接矩阵表示, 即 $\mathbf{a} = (a_{ij})$, 其中当物种 i 捕食物种 j 时 $a_{ij} = 1$, 否则 $a_{ij} = 0$. 该模型只需两个参数: 物种数 (S) 和连接度 (C), 其中连接度是指网络中已实现

的连接的比例 ($C = L/S(S-1)$), L 是指网络的实际连接数量, 即 a 中元素为 1 的个数 ($L = \sum_{a_{ij}=1}$). 为剔除其它因素对实验结果的影响, 本文不考虑同类相食和孤立物种的可能性. 为降低分析的复杂程度, 取 $S = 8$; 通常食物网的连接度在 0.05~0.20 之间^[18], 且考虑到物种数较小的缘故, 取连接度 $C = 0.20$.

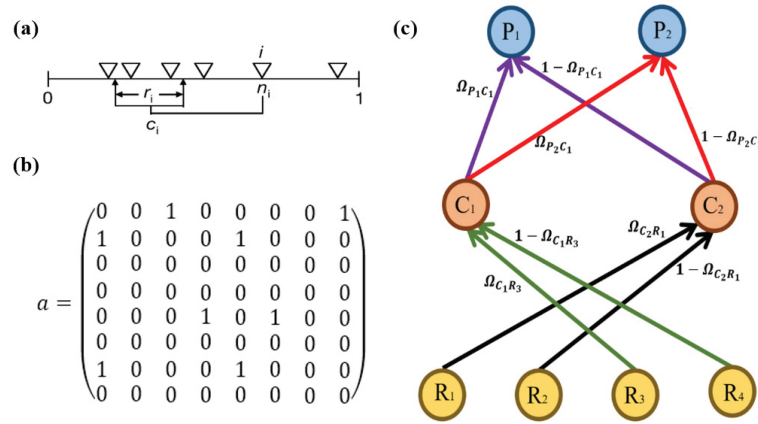


图 1 生态位模型与其生成的食物网结构图

注:(a) 为生态位模型示意图;(b) 为邻接矩阵;(c) 为食物网结构及种间互作关系图

根据生态位模型, 随机生成一个具有 8 个物种的邻接矩阵, 见图 1 (b). 根据邻接矩阵的特点, 将 8 个物种分为三个营养级, 规则如下:

- 1) 若邻接矩阵的第 k 行行和为零, 则物种 k 为基底物种;
- 2) 若邻接矩阵的第 k 列列和为零, 则物种 k 为顶级捕食者;
- 3) 剩余的物种则为中间层消费者.

由图 1 (b) 可知, 第三、四、六、八行的行和为零, 说明它们是基底物种, 分别记为 R_1, R_2, R_3, R_4 ; 第二、七列的列和为零, 说明它们是顶级捕食者, 分别记为 P_1, P_2 ; 剩余的第一、五行行和与第一、五列列和均不为零, 即为中间层消费者, 用符号 C_1, C_2 表示. 由于物种数较少且食物链成环的情况较为复杂, 这里不考虑孤立物种与同营养级相食的情况, 因此舍弃不合同营养级捕食的链接. 对物种进行营养级分层后, 还需从邻接矩阵获得它们的捕食关系. 例如, $a_{21} = 1$ 说明物种 2 能够捕食物种 1, 即 P_1 捕食 C_1 . 其余的情况以此类推, 形成的食物网结构见图 1 (c), 箭头代表能量流动的方向, 即种间互作关系.

1.2 模型建立

根据食物网结构和种间互作关系, 建立物种密度 (用字母表示: $P_i (i = 1, 2), C_j (j = 1, 2), R_l (l = 1, 2, 3, 4)$) 随时间变化的微分动态模型, 其中基底物种遵循 Logistic 模型, 其余物种的捕食效应遵循 Holling II 型功能反应^[7]. 另外, 引入捕食偏好系数, 即各物种间的连接强度不相等, 形成不对称网络, 模型具体表示如式 (1):

$$\begin{cases} \frac{dP_i}{dt} = -d_{P_i} P_i + \frac{J_{P_i} P_i (\Omega_{P_i C_1} C_1 + (1 - \Omega_{P_i C_1}) C_2)}{\Omega_{P_i C_1} C_1 + (1 - \Omega_{P_i C_1}) C_2 + C_{0_i}} & (i = 1, 2) \\ \frac{dC_1}{dt} = -d_{C_1} C_1 + \frac{J_{C_1} C_1 (\Omega_{C_1 R_3} R_3 + (1 - \Omega_{C_1 R_3}) R_4)}{\Omega_{C_1 R_3} R_3 + (1 - \Omega_{C_1 R_3}) R_4 + R_{0_1}} - \sum_{i=1}^2 \frac{J_{P_i} P_i \Omega_{P_i C_1} C_1}{\Omega_{P_i C_1} C_1 + (1 - \Omega_{P_i C_1}) C_2 + C_{0_i}} \\ \frac{dC_2}{dt} = -d_{C_2} C_2 + \frac{J_{C_2} C_2 (\Omega_{C_2 R_1} R_1 + (1 - \Omega_{C_2 R_1}) R_2)}{\Omega_{C_2 R_1} R_1 + (1 - \Omega_{C_2 R_1}) R_2 + R_{0_2}} - \sum_{i=1}^2 \frac{J_{P_i} P_i (1 - \Omega_{P_i C_1}) C_2}{\Omega_{P_i C_1} C_1 + (1 - \Omega_{P_i C_1}) C_2 + C_{0_i}} \\ \frac{dR_1}{dt} = r_1 \left(1 - \frac{R_1}{K}\right) - \frac{J_{C_2} C_2 \Omega_{C_2 R_1} R_1}{\Omega_{C_2 R_1} R_1 + (1 - \Omega_{C_2 R_1}) R_2 + R_{0_2}} \\ \frac{dR_2}{dt} = r_2 \left(1 - \frac{R_2}{K}\right) - \frac{J_{C_2} C_2 (1 - \Omega_{C_2 R_1}) R_2}{\Omega_{C_2 R_1} R_1 + (1 - \Omega_{C_2 R_1}) R_2 + R_{0_2}} \\ \frac{dR_3}{dt} = r_3 \left(1 - \frac{R_3}{K}\right) - \frac{J_{C_1} C_1 \Omega_{C_1 R_3} R_3}{\Omega_{C_1 R_3} R_3 + (1 - \Omega_{C_1 R_3}) R_4 + R_{0_1}} \\ \frac{dR_4}{dt} = r_4 \left(1 - \frac{R_4}{K}\right) - \frac{J_{C_1} C_1 (1 - \Omega_{C_1 R_3}) R_4}{\Omega_{C_1 R_3} R_3 + (1 - \Omega_{C_1 R_3}) R_4 + R_{0_1}} \end{cases} \quad (1)$$

其中, d_{P_i} 和 $d_{C_i} (i = 1, 2)$ 分别为捕食者和消费者的死亡率, J_{P_i} 和 $J_{C_i} (i = 1, 2)$ 分别为捕食者和消费者的捕食摄取率, 捕食偏好用参数 Ω 表示, 例如, $\Omega_{P_1 C_1}$ 代表物种 P_1 对 C_1 的偏好程度, 则 P_1 对 C_2 的偏好即

为 $(1 - \Omega_{P_1 C_1})$; $r_i (i = 1, 2, 3, 4)$ 为基底物种 R_i 的内禀增长率. 需要特别说明的是, 消费者 C_1 、 C_2 的死亡率 $d_{C_i} (i = 1, 2)$ 并不是常数, 而是受环境扰动的变量. 在这里, 采用与文献 [7] 一致的环境扰动模式, 引入相关系数

ρ_ξ 和标准差 σ_ξ 两个独立参数, 给定矩阵 $\mathbf{A} = \begin{bmatrix} \sigma_\xi & \rho_\xi \sigma_\xi \\ \rho_\xi \sigma_\xi & \sigma_\xi \end{bmatrix}$; 另随机生成一个 $2 \times n$ 维的矩阵 $\mathbf{B} = \begin{bmatrix} b_{11} & \cdots & b_{1n} \\ b_{21} & \cdots & b_{2n} \end{bmatrix}$, 其元素服从 $(0, 1)$ 均匀分布, n 代表迭代次数, 则两个相互关联的波动序列 $\xi_1(t)$ 和 $\xi_2(t)$ 可按式 (2) 方式生成:

$$\begin{bmatrix} \xi_1(t) \\ \xi_2(t) \end{bmatrix} = \mathbf{AB} = \begin{bmatrix} \sigma_\xi & \rho_\xi \sigma_\xi \\ \rho_\xi \sigma_\xi & \sigma_\xi \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_{11} & \cdots & b_{1n} \\ b_{21} & \cdots & b_{2n} \end{bmatrix} = \sigma_\xi \begin{bmatrix} b_{11} + \rho_\xi b_{21} & \cdots & b_{1n} + \rho_\xi b_{2n} \\ \rho_\xi b_{11} + b_{21} & \cdots & \rho_\xi b_{1n} + b_{2n} \end{bmatrix} \quad (2)$$

此时, 消费者 C_1 、 C_2 死亡率定义为:

$$d_{C_i}(t) = d_{C_i}(0)e^{\xi_i(t)}, \quad i = 1, 2, \quad t = 1, 2, \dots, n \quad (3)$$

其中, 常数 d_{C_i} 为消费者 $C_i (i = 1, 2)$ 的初始死亡率. 由于 $b_{ij} \in U(0, 1)$, 且矩阵 \mathbf{B} 所有元素的均值、方差分别为 $1/2$ 、 $1/12$, 因此 $\xi_i(t)$ 是均值为 $\sigma_\xi(1 + \rho_\xi)/2$ 、方差为 $\sigma_\xi^2(1 + \rho_\xi)^2/12$ 且无时间自相关的随机均匀分布的环境变量. 需要特别说明的是, 相关系数 $\rho_\xi \in [-1, 1]$, ρ_ξ 越接近 1 表示环境变化抑制物种生长; 而 ρ_ξ 越接近 -1 则相反; 标准差 σ_ξ 取值范围为 $[0, 1]$, σ_ξ 越大说明物种受到的环境扰动的强度越大. 模型中其它各参数的含义及取值见表 1. 参数取值参考了文献 [7] 和 [10] 中的数值, 并结合实际在前人的工作基础上进行了调整, 确保各物种在较强的环境波动下仍能续存. 与文献 [7] 对比, 该模型能承受强度较大的环境波动, 这意味着系统维持物种续存性、抵抗环境干扰的能力更强.

表 1 模型参数及相应含义

参数	含义	数值
r_1	基底物种 R_1 的内禀增长率	0.35
r_2	基底物种 R_2 的内禀增长率	0.25
r_3	基底物种 R_3 的内禀增长率	0.25
r_4	基底物种 R_4 的内禀增长率	0.15
K	环境承载量	1
J_{P_1}	捕食者 P_1 的摄入率	0.35
J_{P_2}	捕食者 P_2 的摄入率	0.35
J_{C_1}	消费者 C_1 的摄入率	0.9
J_{C_2}	消费者 C_2 的摄入率	0.8
d_{P_1}	捕食者 P_1 的死亡率	0.1
d_{P_2}	捕食者 P_2 的死亡率	0.1
$d_{C_1}(0)$	消费者 C_1 的初始死亡率	0.15
$d_{C_2}(0)$	消费者 C_2 的初始死亡率	0.25
R_{01}	半饱和常数	0.6
R_{02}	半饱和常数	0.75
C_{01}	半饱和常数	0.5
C_{02}	半饱和常数	0.7
$\Omega_{P_1 C_1}$	P_1 对 C_1 的捕食偏好	0.9
$\Omega_{P_2 C_1}$	P_2 对 C_1 的捕食偏好	0.234 5
$\Omega_{C_1 R_3}$	C_1 对 R_3 的捕食偏好	0.827 4
$\Omega_{C_2 R_1}$	C_2 对 R_1 的捕食偏好	0.651 6

模拟时, 分别将相关系数 ρ_ξ 和标准差 σ_ξ 以间隔为 0.05 作分割, 即 ρ_ξ 离散化得到 41 个点, 为 -1, -0.95, ..., 0.95, 1; 标准差 σ_ξ 离散化得到 21 个离散点, 分别为 0, 0.05, 0.1, ..., 0.95, 1. 将这两组参数序列两两组合, 即 ρ_ξ 中的每个元素与 σ_ξ 中的每个元素进行组合, 共得到 861 种 (σ_ξ, ρ_ξ) 数组. 实验将使用 ρ_ξ 、 σ_ξ 形成的序列数据作模拟, 用于分析物种稳定性. 8 个物种的初始密度在区间 $(0.1, 1)$ 随机抽取, 单次模拟进行 $n = 50\ 000$ 步.

方程组采用四阶龙格-库塔法求数值解. 模拟过程中, 若任何物种的密度小于 10^{-6} , 则认为该物种灭绝, 随即停止模拟. 为避免物种初始值的随机性对时间动态的影响, 模拟总共进行 50 次, 取平均值作为最终分析的数据.

1.3 数据处理

数据统计分析分为两部分: 稳定性分析和同步性分析, 包括各物种时序变化图和轨线图. 鉴于环境干扰直接影响中间层消费者的死亡率, 且顶级捕食者与中间层消费者的相关性由捕食偏好体现, 故仅计算中间消费者的互相关性和顶级捕食者、中间消费者的稳定性. 消费者 C_1 和 C_2 之间的互相关性由式 (4) 计算:

$$\rho_C = \frac{1}{n\sigma_{C_1}\sigma_{C_2}} \sum_{t=1}^n (C_1(t) - \mu_{C_1})(C_2(t) - \mu_{C_2}) \quad (4)$$

物种的稳定性由各自的变异系数的倒数衡量, 变异系数由 $CV = \sigma/\mu$ 给出, 其中 σ 为方差, μ 为均值, 该数值的大小体现了数据的离散程度, 则其倒数可反映数据的稳定程度, 因此, 物种的稳定性可由式 (5) 给出:

$$s_m = \frac{\mu_m}{\sigma_m}, \quad m = P_1, P_2, C_1, C_2 \quad (5)$$

其中, μ_m 和 σ_m 为物种 m 50 次模拟后的密度均值与方差值.

同步性的分析主要通过快速傅里叶变换和小波分析实现. 快速傅里叶变换能够得到各物种的振荡周期, 更直观地分析信号的周期成分与周期长度; 而小波相干分析则可直观观察到两个物种在时间-频率域上的相关性和相位差, 从而更好地理解网络的同步性^[19].

需要说明的是, 鉴于数据量较大且难以全部呈现, 后续部分的结果主要选取三组具有代表性的参数条件下的数据来分析, 这三组参数分别是: $\rho_\xi = 0, \sigma_\xi = 0.5$, $\rho_\xi = 0.5, \sigma_\xi = 0.5$ 和 $\rho_\xi = -0.5, \sigma_\xi = 0.5$. 其中, 第一组参数代表单纯的环境噪声强度, 第二组和第三组分别表示环境扰动的两种因素的叠加效果, 可称之为正相关噪声和负相关噪声. 取值的意义在于: 一方面, 该组参数属于系统中各物种能取得最高稳定性的范围内; 另一方面, 根据参数的实际生态学意义, 所得实验数据方便作对比, 以揭示环境扰动因子对系统同步性和稳定性的影响.

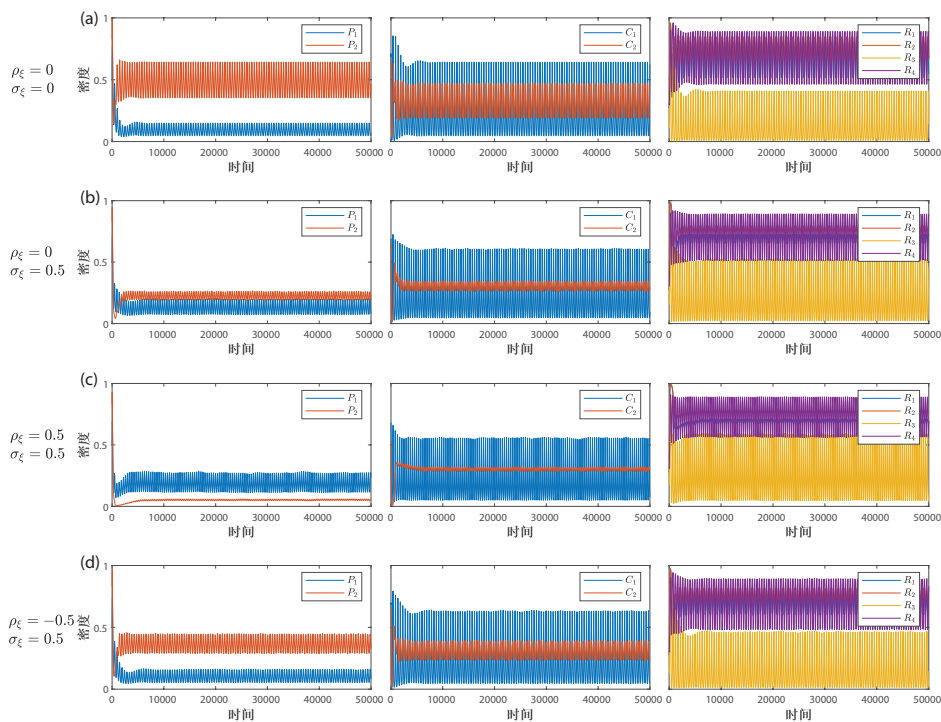


图 2 各物种的密度变化图

注: 第一行的三个图为 $\rho_\xi = 0, \sigma_\xi = 0$ 时的物种密度变化图, 记为 (a); 第二行的三个图为 $\rho_\xi = 0, \sigma_\xi = 0.5$ 时的物种密度变化图, 记为 (b); 第三行的三个图为 $\rho_\xi = 0.5, \sigma_\xi = 0.5$ 时的物种密度变化图, 记为 (c); 第四行的三个图为 $\rho_\xi = -0.5, \sigma_\xi = 0.5$ 时的物种密度变化图, 记为 (d)

2 结果与分析

图 2 为无环境波动与不同环境波动参数下系统动态的对比结果. 将系统不受外部环境干扰时的状态称为对照组, 此时, 各物种密度随时间变化均呈现稳定的振荡模式 (图 2(a)). 若单纯引入一定强度的环境干扰 (此时不考虑环境干扰的相关系数), 则系统依然保持与无环境波动时相似的动态, 但物种 P_2 的密度急剧下降, 振幅减小; 物种 C_2 、 R_1 和 R_2 的平衡密度基本保持不变, 但振幅也是明显减小 (图 2(b)). 而环境干扰中相关性的引入虽未能改变系统整体的振荡模式, 但显著影响了 P_1 、 P_2 和 C_2 物种的平衡值. 当相关系数为正时 (即 $\rho_\xi = 0.5$), 顶级捕食者 P_1 的密度始终大于 P_2 的密度, 且 P_2 一直保持在低位小幅振荡 (图 2(c)). 显然, 相关系数为正的环境干扰极大地抑制了 P_2 的生长, 并且降低了 C_2 物种的振荡幅度; 而当相关系数为负时 (即 $\rho_\xi = -0.5$), P_2 的密度快速反超 P_1 , 两者的密度分别保持在 0.1 和 0.45 的水平, 回到与原始状态类似的平衡结构 (图 2(d)). 观察可知: P_2 、 C_2 物种密度的振荡幅度、波动幅度在相关系数为零和正的情况下明显小于该系数为负值 (即 $\rho_\xi = -0.5$) 的情况. 类似的变化也体现在基底物种的密度变化上 (图 2 中最后一列). 通过对照发现, 环境扰动的强度以及正负相关性均对系统产生较大的影响.

进一步分析, 上述四组参数下物种 P_i 与 $C_i (i=1,2)$ 间的轨线图均表现为极限环的形式 (图 3), 说明系统存在周期解. 但是, 图 3 (a) 中的参数意味着系统无任何扰动, 是同步状态; 噪声引入后, 由于出现了微小的随机波动, 因此系统的同步状态也会受到一定的影响 (图 3(b)). 可以验证的是: σ_ξ 强度的大小决定了波动的程度, 这个值越小, 极限环越接近完全同步的状态. 由图 3 (c) 和图 3 (d) 可知, 系统受到伴有正相关或负相关噪声的干扰后, 特别是在正相关噪声下, 极限环出现了较大的分散状态, 有可能是耦合的极限环在“正相关”噪声和“负相关”噪声扰动下出现不同的同步行为. 接下来的分析将重点探讨正负相关噪声对系统其它属性的影响.

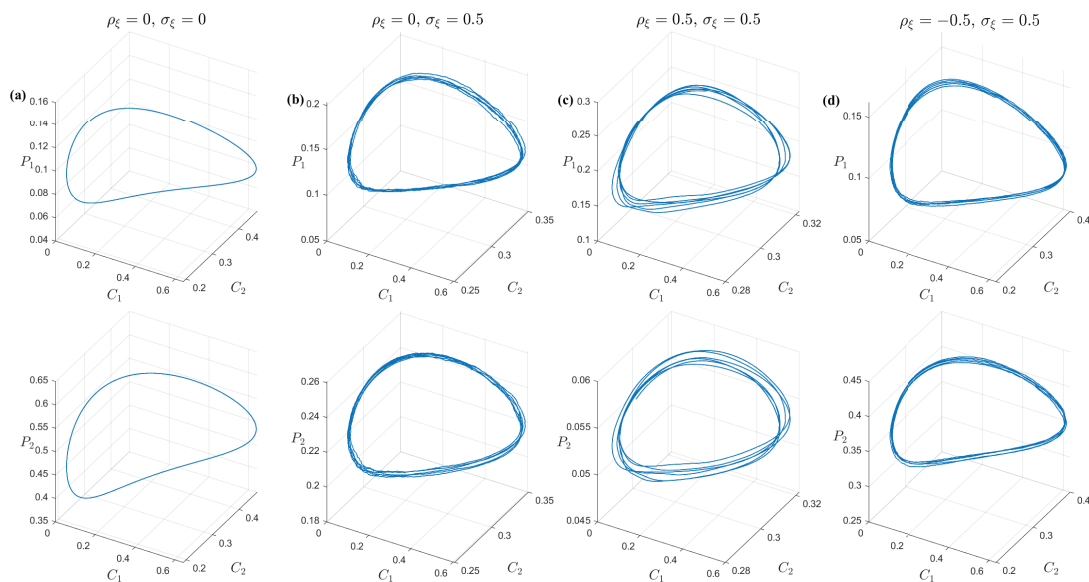


图 3 各物种随时间变化的轨线图

注: 第一列的两个图为 $\rho_\xi = 0$ 、 $\sigma_\xi = 0$ 时的轨线图, 记为 (a); 第二列的两个图为 $\rho_\xi = 0$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 时的轨线图, 记为 (b); 第三列的两个图为 $\rho_\xi = 0.5$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 时的轨线图, 记为 (c); 第四列的两个图为 $\rho_\xi = -0.5$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 时的轨线图, 记为 (d). 为确保初始瞬态消退, 取后 2 500 步的物种密度作图

本文还模拟了环境强度发生变化后物种的响应情况, 来探明物种间同步关系. 图 4 黑线为 $\rho_\xi = -0.5$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 时物种密度随时间变化的曲线, 红线为受到恒定的环境扰动 ($\xi_1(t^*) = -0.2$, $\xi_2(t^*) = 0.2$) 的密度变化曲线. 在 t^* 处改变环境扰动强度, 并持续一段时间 (持续的时间可以一直画下去, 这里只画了约两个周期长度内的图). 由图 4 可知, 处于平衡的系统受到强度不一样的环境扰动后会做出响应, 但直接受到环境影响的物种会做出瞬时响应, 例如 C_1 和 C_2 ; 而以 C_1 和 C_2 为食的 P_1 、 P_2 则滞后响应, 并且 P_1 、 P_2 与 C_1 、 C_2 的密度变化存在相位差, 而且物种密度的振荡周期也发生改变 (图中红色曲线相邻最高点间的距离变短). 这与文献 [12] 的结果相

一致. 图 4 说明环境变化能够改变物种的同步周期长度, 但种间相位关系几乎没有变化.

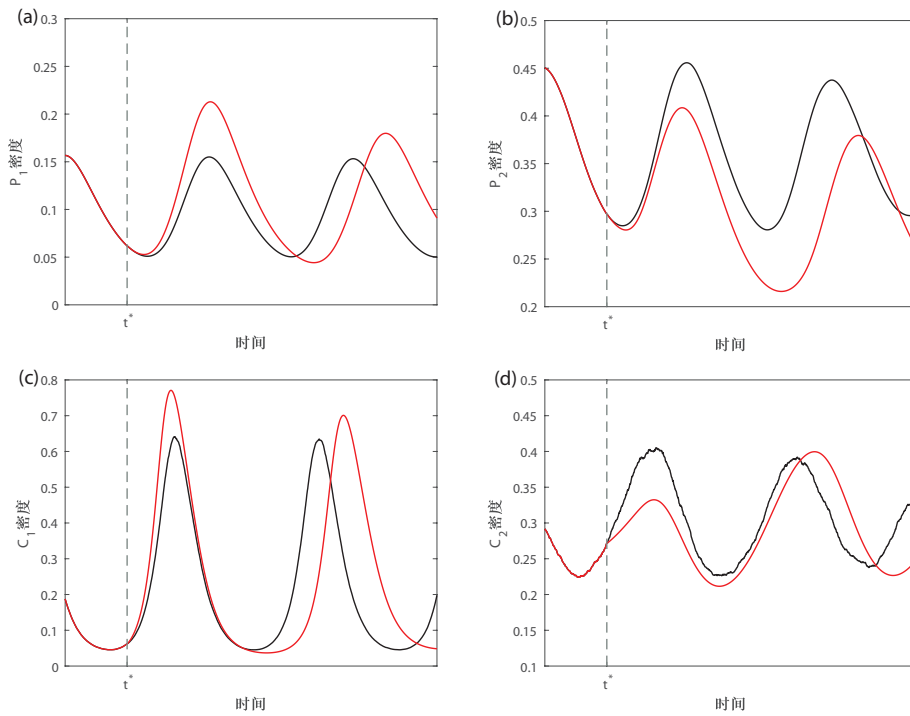


图 4 受不同强度环境扰动前后的比较图

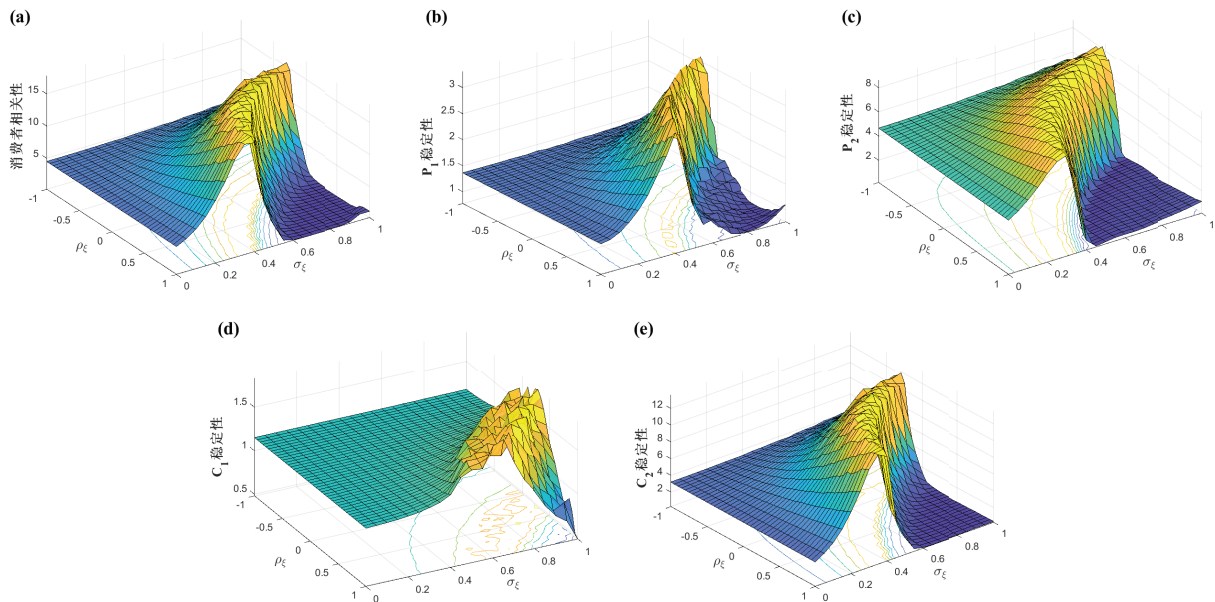


图 5 消费者 C_1 和 C_2 之间的相关性以及 P_1 、 P_2 、 C_1 、 C_2 的稳定性(平均值/标准偏差, 即 μ/σ)

注:(a) 是 C_1 和 C_2 之间的相关性;(b~e) 分别是 P_1 、 P_2 、 C_1 、 C_2 的稳定性;(a~e) 中 xOy 平面的线为等高线. 环境相关系数为 $[0.5, 1]$ 、标准差为 $[0.4, 0.8]$ 的区域, 即图中黄色区域为环形带状区域, 此区域对应中等强度的环境变化

事实上, 高强度的环境干扰对中间层消费者的相关性与对系统中顶层和中间层各物种的稳定性具有严重的破坏力(图 5). 由图 5 (a) 可知, C_1 、 C_2 间的相关性在中高强度 σ_c 的环境干扰耦合由正到负的波动相关系数在 ρ_c 时达至最高, 在超出这个范围的环境干扰下, C_1 、 C_2 间相关性 ρ_c 急剧下降. 该结果说明当消费者与基底物种和捕食者耦合时, 中等强度的环境波动能够促进消费者的同步性(图 5(a)). 这是因为正相关的环境波动在一定程度上通过 Moran 效应促进了消费者的同步性^[20-22]. 而各物种的稳定性受环境扰动的变化趋势较为

相似(图 5(b~e)). 环境相关系数为负、标准差较小时,物种稳定性均处于平稳水平,此后稳定性随着相关系数和标准差的同时增加而增加. 但当相关系数和标准差继续增加至接近 1 附近时,稳定性则断崖式下降至最低水平,显然在环形带状区域各物种的稳定性达到最大. 根据 xOy 平面的等高线密度可知:一旦超过环形带状区域,各物种稳定性大幅下降且对干扰强度变化极为敏感. 需要说明的是,相对而言, C_1 物种的稳定性低于其它 3 个物种,且其在较大的环境波动(高强度环境变化)时达到最大,即便环境干扰继续增大, C_1 稳定性也没有出现像 C_2 那样的断崖式下降模式. 该结果说明,物种 C_1 虽稳定性不高,但续存性和抵抗环境干扰能力要强于其它物种(图 5(d)).

另外,对时序数据进行快速傅里叶变换的结果见图 6. 结果显示,顶层物种和消费层物种在四组环境波动条件下均出现了两个或三个同步周期. 由图 6(a~b)可知,不受外部环境干扰下 P_1 、 P_2 约每 470 时间步达到一次高峰,次周期约 235 时间步;而引入噪声后 P_1 、 P_2 约每 434 时间步达到一次高峰,次周期约 218 时间步,说明 σ_ξ 强度的大小影响了同步周期. 在 $\rho_\xi = 0.5$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 的环境波动下 P_1 、 P_2 约每 403 时间步达到一次高峰,次周期约 202 时间步,而在 $\rho_\xi = -0.5$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 的环境波动下 P_1 的主周期约为 458 个时间步,比 $\rho_\xi = 0.5$ 的环境波动延后 55 个时间步, C_1 、 C_2 的同步周期也与 P_1 、 P_2 类似,都是 $\rho_\xi = 0.5$ 环境波动比 $\rho_\xi = -0.5$ 环境波动主周期延后约 55 个时间步(图 6(c~d)). 该结果说明,环境扰动的正负相关系数与环境变化强度均影响系统的同步周期长度.

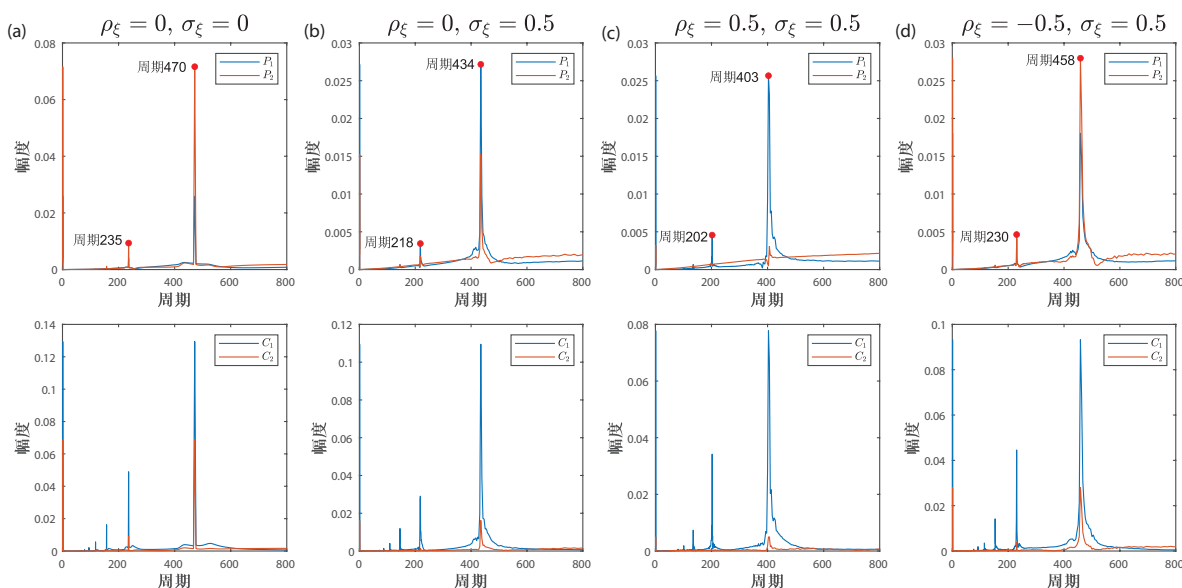


图 6 顶级捕食者和中间层捕食者密度作傅里叶变换后的功率谱图

注:第一列的两个图为 $\rho_\xi = 0$ 、 $\sigma_\xi = 0$ 时的功率谱图,记为(a);第二列的两个图为 $\rho_\xi = 0$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 时的功率谱图,记为(b);第三列的两个图为 $\rho_\xi = 0.5$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 时的功率谱图,记为(c);第四列的两个图为 $\rho_\xi = -0.5$ 、 $\sigma_\xi = 0.5$ 时的功率谱图,记为(d)

具体地,在具有正相关噪声和负相关噪声的情况下, P_1 、 P_2 和 C_1 、 C_2 的相干振荡行为如图 7 所示,具有明显的种间相关关系和相位关系,进而体现出种间同步性. 由图 7(a~b)可知, P_1 与 C_1 间在周期约为 400 步的相干振荡行为为较明显,两者的密度变化曲线相位相反(箭头方向向下说明反相,相位差约为 $\pi/2$). 由于环境扰动随着食物链传导,加上死亡率的调节,造成 P_1 、 C_1 在不同时间尺度上存在重复性的相位关系,在多个频率上存在同步. 结合图 7(a)、图 2(c~d)可知 P_1 主要受到 C_1 的影响,进一步猜测种间同步性由种间相互作用强度所决定. 同理, P_1 、 P_2 和 C_1 、 C_2 间同步关系为相位差约为 $\pi/2$ 的滞后同步(图 7(c~h)),这与经典 Lotka-Volterra 模型一致. 值得注意的是,部分物种的小波相干周期则在模拟的后 25 000 步变为相干性不强的周期,或是存在一些相干性强弱交错的区域,这可能有两个原因造成:物种补偿动态和连接强度. 基于文献 [3] 的研究发现,具有均匀连接分布的网络比异质网络更容易发生同步,我们猜测 P_2 、 C_1 间比 P_1 、 C_1 间更容易发生同步是捕食偏好决定了网络异质性程度的缘故(图 7(a) 和图 7(e)).

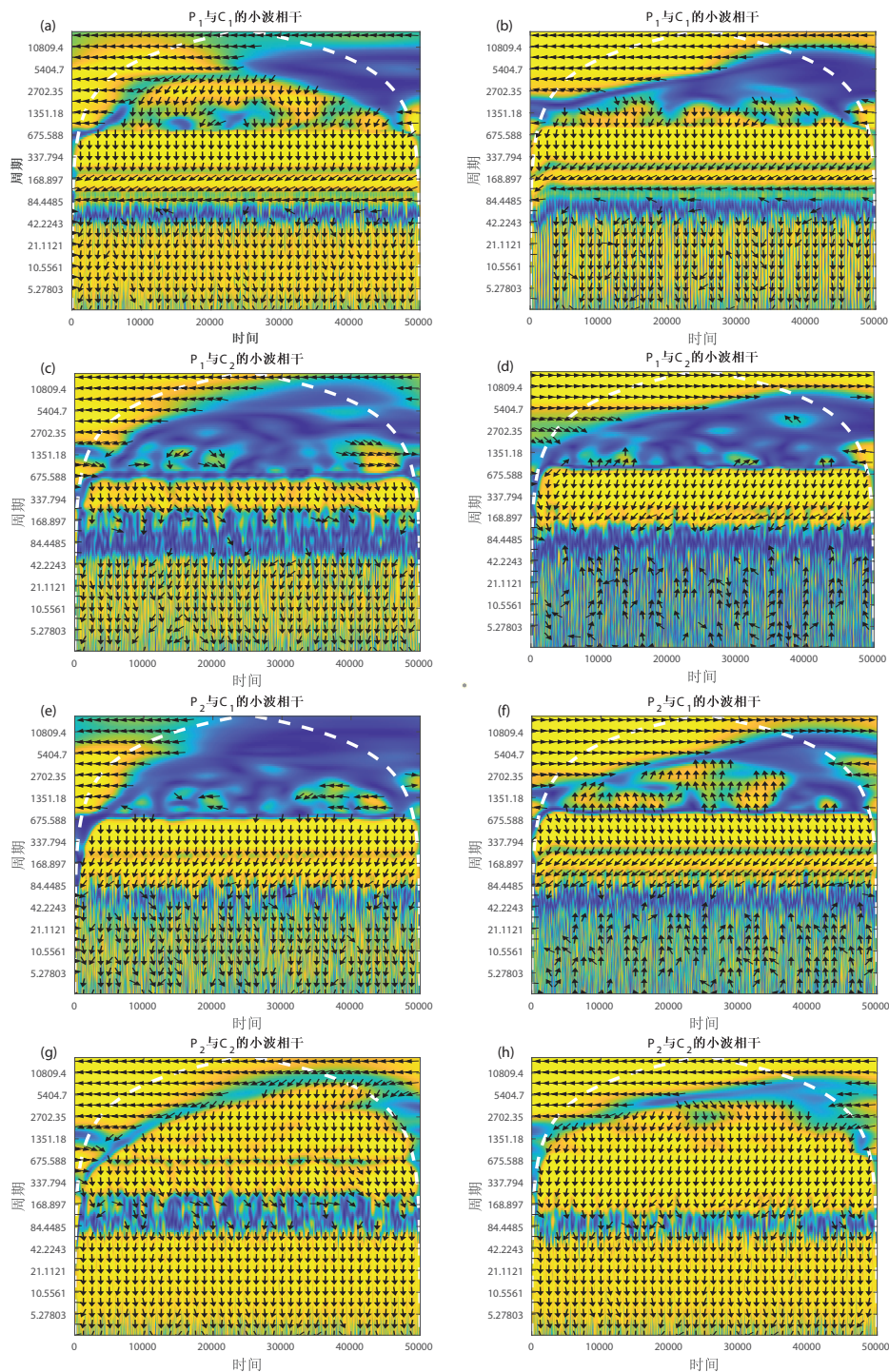


图 7 物种密度变化的小波相干性

注:(a)、(c)、(e)、(g) 为 $\rho_{\xi} = 0.5$ 、 $\sigma_{\xi} = 0.5$ 时的小波相干图; (b)、(d)、(f)、(h) 为 $\rho_{\xi} = -0.5$ 、 $\sigma_{\xi} = 0.5$ 时的小波相干图

3 讨论和结论

本文基于生态位模型,通过构建复杂食物网上的微分方程动力系统模型,重点探讨了环境扰动对各物种动态、稳定性及同步性的影响.将系统不受外部环境干扰时的状态称为对照组,对比其它三种情况,即单纯的环境噪音、正相关噪音和负相关噪音,各物种密度随时间变化均呈现稳定的振荡行为,而环境噪声则对密度的平衡大小或振荡范围有显著的影响.相对而言,正相关噪声对系统的干扰最为明显.通过观察四组不同环境条件下的轨线图和时间序列进行的谱分析图,均显示正相关噪声下的结果与其它三组存在较大差异.事实上,与对照组相比,单纯地引入与时间无关的随机变量作为环境噪声,本质上还是常量,只是对受其影响的中间层消费

者的死亡率产生非常小的一个扰动,并不改变实质;而相关系数的引入,是叠加了两个随机变量的双重干扰.当相关系数为负时,环境随机变量时间序列的均值均变小,实际上是在减轻噪声强度,故环境扰动对中间层消费者生长的抑制作用降低;但是当相关系数为正时,与时间相关的随机干扰不断叠加,直接导致中间层营养级上的两物种死亡率增加,再加上捕食偏好等其它生态因素的作用,致使系统产生较大的响应.

食物网的稳定性是其结构维持、功能发挥和动态演化的一个重要前提.早期研究食物网的稳定性主要关注的是只包含拓扑关系的定性食物网.随着研究的深入,人们不断丰富和发展稳定性与其它生态进化作用之间的关系,提出了诸如自限性、弱相互作用、适应性捕食等一系列解释稳定性的机制^[9,13,23].本文探讨的模型是在已经非常成熟的生态位模型的框架下建立的动力系统,结构关系明确,不存在网络拓扑结构发生改变的可能.因此,我们重点关注环境噪音对稳定性的影响,以变异系数的倒数刻画该指标.结果显示,各物种的稳定性在中等强度耦合从正到负的相关系数的环形带状区域内达到最大(图5).一旦超过该环形带状区域,稳定性大幅下降且对强度变化极为敏感.特别是正相关系数和标准差增加至1附近时,稳定性则断崖式下降至最低水平.这与种群理论中等强度的干扰会促进食物网稳定和平衡群落的结果是一致的.换句话说,适度地给予系统一定的外界干扰,反倒有可能增加系统的稳定性,这在以往研究中已有论证.例如,适度干扰可以给生态系统带来环境上的多样性,在系统不断调整平衡的过程中为更多物种提供生存条件,增加系统中物种的多样性与稳定性^[7-8,16,24-25].另外,我们的模型是在文献[7]中建立的由4个物种构成的简单食物网扩展到8个物种的复杂食物网,模拟中发现,8个物种的食物网系统能够承受更大强度的环境波动,这也在一定意义上说明:连接更多的网络稳定性强于简单食物网,抗干扰能力也更强. C_1 、 C_2 间的相关性在中高强度 σ_ξ 的环境干扰耦合由正到负的波动相关系数 ρ_ξ 时达至最高,超出这个范围的环境干扰 C_1 、 C_2 间相关性 ρ_C 急剧下降(图5(a)).结合图2来看,正相关的中等强度环境干扰使得 C_2 的振幅减小,容易猜测的是随着环境干扰转变为高强度环境波动, C_2 将灭绝.这表明食物网抵抗外部干扰强度是有限度的,超过这个限度将导致种群无法从干扰恢复而导致灭绝.

环境干扰是影响食物网同步性的一个重要原因.本文从消费者死亡率与环境间的相关性(ρ_ξ)、环境波动强度(σ_ξ)两个方面刻画环境干扰,揭示了环境干扰对物种同步性的影响.结果显示,顶层物种和消费层物种均出现了两个或三个同步周期,正相关的环境变化和增大环境波动强度会缩短物种同步周期,而负相关的环境变化则延长同步周期(图4、图6).有学者通过研究生态数据集,得到季节变化导致生物同步周期改变的结论,这与本文的结果是相似的^[25-27].由于环境扰动随着食物链传导,不同营养级物种对环境变化的响应速度不同,因此顶级捕食者与中间层消费者的同步关系为滞后同步,且这种同步性是由种间相互作用强度所决定.基于文献[3]的研究发现,具有均匀连接分布的网络比异质网络更容易发生同步,因此本文认为捕食偏好决定了同步性程度,即连接强度不同的物种间表现的同步性质不同,已有相关研究支撑了这个观点^[8,12].

本研究结果具有一定的可扩展性,能够为提供食物网同步性的研究提供理论基础,有助于完善生态学领域的同步理论.但是本研究也存在一定的局限性.第一,本文对于同步性和同步周期的分析仅仅采用了四种最具代表性的模拟情况,要完整地给出各参数组合的结果是十分困难的.第二,本文只分析了四种环境干扰下的同步周期长度,没有对同步相位进行深入分析,更没有对方程组进行理论分析推导.文献[28]对双层结构、10节点的网络进行理论分析,给出了精确的同步停息时间估计.若借鉴文献[28]的分析方法,预计能够准确地估计本文系统的同步周期,为进一步研究系统同步周期和滞后响应提供有力支撑.第三,物种同步性分为种间同步和种内同步,而本文的模型仅能反映种间同步,无法衡量种内同步性.此外,影响食物网同步性不仅仅只有环境干扰因素,扩散性、瞬态现象和空间性对食物网同步也有重要影响.文献[14]认为扩散速率快的物种改变了环境扰动的垂直传播,进而影响到群落同步.文献[29]基于小型的、对称的空间生态网络,揭示了一种瞬态同步现象,他们发现在弱耦合的生态网络里所有的物种间存在相位同步,但由于相互作用较弱不足以引发全局同步,因此他们认为对称的物种之间存在瞬时的振幅同步.文献[30]指出种间互作影响着种群空间同步性.我们预计上述涉及到的因素加上本研究能够有助于完善生态网络同步性形成的机制,并且未来关于食物网同步性的研究应综合考虑种间互作关系、环境变化强度、群落与环境的相关性、物种密度依赖扩散现象、空间同步等影响因素,从而得到对食物网同步性更为深刻的认识.

综上所述,本文得出如下结论:1)弱到中等强度的环境波动能够有效地稳定食物网,并且促进食物网的同

步; 2) 连接更多的网络稳定性强于简单食物网, 抗干扰能力也更强; 3) 正相关的环境变化和增大环境波动强度会缩短物种同步周期, 而负相关的环境变化则延长同步周期。

参考文献:

- [1] 汪小帆, 李翔, 陈关荣. 复杂网络理论及其应用[M]. 北京: 清华大学出版社, 2006.
WANG X F, LI X, CHEN G R. Complex network theory: Theory & application[M]. Beijing: Tsinghua University Press, 2006. (in Chinese)
- [2] WANG X F, CHEN G R. Synchronization in scale-free dynamical networks: Robustness and fragility[J]. IEEE Transactions on Circuits and Systems I: Fundamental Theory and Applications, 2002, 49(1): 54-62.
- [3] NISHIKAWA T, MOTTER A E, LAI Y C, et al. Heterogeneity in oscillator networks: Are smaller worlds easier to synchronize?[J]. Physical Review Letters, 2003, 91(1): 014101.
- [4] LIEBHOLD A, KOENIG W D, BJØRNSTAD O N. Spatial synchrony in population dynamics[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2004, 35: 467-490.
- [5] HONG H, KIM B J, CHOI M Y, et al. Factors that predict better synchronizability on complex networks[J]. Physical Review E, 2004, 69: 067105.
- [6] 郭雷, 许晓鸣. 复杂网络[M]. 上海: 上海科技教育出版社, 2006.
GUO L, XU X M. Complex networks[M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Education Publishing House, 2006. (in Chinese)
- [7] VASSEUR D A, FOX J W. Environmental fluctuations can stabilize food web dynamics by increasing synchrony[J]. Ecology Letters, 2007, 10(11): 1066-1074.
- [8] LOREAU M, DE MAZANCOURT C. Species synchrony and its drivers: Neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments[J]. The American Naturalist, 2008, 172(2): E48-66.
- [9] VANDERMEER J. Oscillating populations and biodiversity maintenance[J]. BioScience, 2006, 56(12): 967-975.
- [10] GOUHIER T, GUICHARD F, GONZALEZ A. Synchrony and stability of food webs in metacommunities[J]. The American Naturalist, 2010, 175(2): 16-34.
- [11] TREDENNICK A T, DE MAZANCOURT C, LOREAU M, et al. Environmental responses, not species interactions, determine synchrony of dominant species in semiarid grasslands[J]. Ecology, 2017, 98(4): 971-981.
- [12] BLASIUS B, RUDOLF L, WEITHOFF G, et al. Long-term cyclic persistence in an experimental predator-prey system[J]. Nature, 2020, 577: 226-230.
- [13] BAUER B, VOS M, KLAUSCHIES T, et al. Diversity, functional similarity, and top-down control drive synchronization and the reliability of ecosystem function[J]. The American Naturalist, 2014, 183(3): 394-409.
- [14] QUÉVREUX P, LOREAU M. Synchrony and stability in trophic metacommunities: When top predators navigate in a heterogeneous world[J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2022, 10: 865398.
- [15] PANDIT S N, KOLASA J, COTTENIE K. Population synchrony decreases with richness and increases with environmental fluctuations in an experimental metacommunity[J]. Oecologia, 2013, 171: 237-247.
- [16] QUÉVREUX P, BARBIER M, LOREAU M. Synchrony and perturbation transmission in trophic metacommunities[J]. The American Naturalist, 2021, 197(6): E188-E203.
- [17] WILLIAMS R J, MARTINEZ N D. Simple rules yield complex food webs[J]. Nature, 2000, 404: 180-183.
- [18] DUNNE J A, WILLIAMS R J, MARTINEZ N D. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2002, 99(20): 12917-12922.
- [19] 刘明才. 小波分析及其应用[M]. 北京: 清华大学出版社, 2005.
LIU M C. Wavelet analysis and applications[M]. Beijing: Tsinghua University Press, 2005. (in Chinese)
- [20] MORAN P. The statistical analysis of the Canadian *Lynx* cycle[J]. Australian Journal of Zoology, 1953, 1(3): 291-298.
- [21] ENGEN S, SÆTHER B E. Generalizations of the moran effect explaining spatial synchrony in population fluctuations[J]. The American Naturalist, 2005, 166(5): 603-612.
- [22] HUGUENY B. Spatial synchrony in population fluctuations: Extending the Moran theorem to cope with spatially heterogeneous dynamics[J]. Oikos, 2006, 115(1): 3-14.