

动物对环境异质性的响应*

张晓爱¹ 李明财 易现峰 赵亮

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 介绍了描述环境异质性特征的几个基本概念, 即斑状度、颗粒和领域等以及动物响应环境异质性的几种表现形式。

关键词 动物, 环境异质性, 斑块, 粒式响应, 生态领域

中图分类号 Q143 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2003)06-0102-07

Response of animal to the environmental heterogeneity. ZHANG Xiaoi, LI Mingcai, YI Xianfeng, ZHAO liang (Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(6): 102~108.

This paper reviewed the essential concepts of the environmental heterogeneity and responsive patterns of animals, such as patch definition, grain response, ecological neighborhood, and the effects of patchy environments on animal population distribution.

Key words animal, environmental heterogeneity, patch, grain response, ecological neighborhood.

1 引言

生态学最普遍的定义是研究生命系统与环境之间关系的学科, 因此, 如何定义环境是生态学的首要问题。有机体与环境之间的相互作用、相互影响在生态系统的斑状分解体之间形成大量梯度, 从而带来许多研究方法和比较上的难题。邬建国等^[1]、李哈滨等^[2]已对空间环境异质性的某些方面作了较为系统的介绍。

在自然界中, 环境的空间异质性和时相变化形成的图型结构涉及到资源的非匀质性、空间和时间的分布及影响种内或种间关系的非生物条件。由于它们影响着种群动态、生活史、扩散方式、觅食行为、种的共存、物种多样性及自然选择结果等许多生态学过程和现象, 因此, 环境的异质性对系统的组织和稳定性起什么作用及有机体如何响应这种图型结构就成为现代生态学研究的重要问题^[8]。异质性环境包括空间异质性和时间异质性两方面, 但二者又是不可分隔的联系在一起。时间异质性主要指季节性的周期变化。空间异质性的定量描述应包括垂直、水平及定量特征三种成分^[25]。空间异质性是受外部环境, 如地理位置、地貌地质、天气、气候或土壤因子的影响, 或者是由于生物的聚群和扩散行为、种间关系放大的随机事件在另一种匀质环境中的出现引起的^[4]。按这种方式匀质环境可变成异质的,

异质的可变得更异质。因此异质是对匀质而言, 异质是绝对的, 匀质是相对的。图形结构的每种类型从连续到分离, 从匀质到异质以一种连续谱的形式存在。

2 相关概念介绍

2.1 斑块 (Patch) 和斑状度

当环境变量在人为取样单位之间是不连续时, 这种环境被认为是由斑块组成的。因此, 异质环境也叫斑状环境。斑块是与周围环境的结构和性质上有明显界线的小区, 它的大小、形状、性质又随时间尺度的不同而变化, 只有通过相对差异来辨别。理论上, 有机体对斑块要素和尺度的感性认识应该由自然选择来决定, 并被协调到适合度性质产生分化的程度。斑块应定义为适合度性质或质量之间不同的环境单位。

环境异质性的程度常用斑状度 (patchness) 来表示, 它代表单个与其他斑块差异大小的函数, 也叫异质性指数 (HI)^[26], 由下式表示:

$$HI = \frac{(Max - Min)}{N} / \frac{\text{斑}}{N} = \frac{(Max - Min)}{\text{斑}}$$

式中, M_{ax} 为在一个样本单位中某属性 (如, 有机体

*国家自然科学基金资助项目 (39870121)。

**通讯作者

收稿日期: 2002-11-18 改回日期: 2003-02-18

密度、盖度、生物量等)的最大值; M_{in} 为在一个样本单位中某属性的最小值; N 为总的样本数; \bar{M} 为在一个样本单位中某属性的平均值。在特定属性的变化总量与总平均值的大小成反比的重要前提下,一样本单位内的异质性指数(HI)是某属性变化量的加权值除以该属性的总平均值。

在生活斑块中的种类对不同斑块类型的利用方式可能是随机的、与它的可利用性成比例的、及非随机的。某些斑块类型的利用程度比它的可利用性更频繁,而另一些则不太被利用,这就牵涉到有机体对它的响应问题。颗粒概念的使用涉及到栖息地斑块的大小和有机体的响应两方面,即研究的尺度和机体对颗粒的响应方式。

2.2 颗粒概念

早在 60 年代,MacArthur 和 Levins^[19],首先使用颗粒大小(grain size)来描述不同种使用一定面积的方式。Norton^[24]把颗粒概念的所有使用归咎于“尺度”:景观斑状度尺度、研究的景观或群落尺度及种辨别和利用资源的尺度都可以看作是选择颗粒的大小。颗粒决定着所研究范围内的最小和最短暂的单位,颗粒的细度限定了组织的最低水平^[7]。

一个种或种群对这种镶嵌单位的利用与其出现的频率成正比时被称作细粒状的(fine-grained)响应方式,即在一定面积内均匀地出现或成比例地利用各种资源的种,也叫泛化者;一个体或种利用同一镶嵌体的要素间非随机分布的资源,并能在不同资源之间作出鉴别,只选择一种或极少数资源,即表现出对斑块的偏爱的叫粗粒状的(coarse-grained)响应方式的种,也叫特化者。在景观生态学中,颗粒是景观的一个元素,细粒景观是景观中的一个斑块,与研究的总面积相比是小的,而粗粒景观中的斑块决定了研究面积。这两种方式代表了个体或种群的两种极端形式,大多数种随时间和年龄的不同在这二者之间的连续谱上变化,因而细粒状和粗粒状的响应方式又是一对相对概念^[5]。一般来讲,大型动物是细粒化的,小型动物是粗粒化的;同样大小的哺乳类与移动性很大的鸟类相比,哺乳类是粗粒化的,鸟类是细粒化的;食虫鸟与杂食鸟相比,前者是粗粒化的,后者是细粒化的;同样的杂食鸟,在非繁殖季节是细粒化的,但在繁殖季节又是相对粗粒化的。而同样是食虫鸟,普通食虫鸟又是相对细粒化的,而食水生昆虫的鸟又更加粗粒化^[5]。

2.3 生态学邻域的基本概念

生态学家们认为,对斑块结构的简单描述并不能提供不同机体之间在生物学意义上比较斑块的有效方法^[8]。最重要的问题是由于动物的活动范围并不等于斑块的大小,故又引入生态学邻域(neighborhood)的概念。它包括一种生态学过程、匹配该过程的时间尺度及在此期间有机体活动或影响的区域。因此,它提供了测定斑块相对大小、相对持续时间及隔离度等的适宜尺度。

简单地讲,相对斑块大小是斑块大小与生态邻域之比。如果一个邻域包含了多个斑块,那么斑块相对小,如果一个邻域只是一个斑块的一部分,该斑块相对大。因此,斑块的大小是对邻域而言的。在斑块隔离的环境中,斑块之间的距离也是度量邻域的重要指标,叫相对斑块的隔离度,例如对一只不繁殖的鸟而言,移动距离可能超过邻域范围。斑块的相对持续时间是度量环境的时间尺度(范围可从几秒到几千年之间变化),也可用于评价某斑块对一种过程或一种机体是永久适合还是瞬间适合^[8]。

生态学邻域,实际上是产生紧密相邻的同种个体之间为资源而竞争的有效面积。不但是动物种群的重要概念,也是植物等一切有机体的重要概念。与斑块大小一样,任何邻域可以同时是永久的和瞬时的,取决于被研究的邻域和有机体。响应短暂性资源的选择不是改进扩散行为的进化就是调整生活史阶段持续时间来匹配资源的时间可变性的进化。

3 动物响应斑状环境的一般模式

3.1 利用资源的一般原理

根据竞争排斥理论,不同种之间为了共存,所有种必需特化到某一程度来进行资源分割^[6]。简单地讲,动物对栖息地利用是在极端特化和极端泛化之间调节^[25]。如鸟类为达到最大效率,以极端的狭食谱(如果实、花蜜等)和极端广食谱(杂食)之间调节的方式开发食物栖息地。MacArthur^[20]提出鸟类对一复杂环境的 3 维利用(水平、垂直和时间)可能采取 2 种不同的形式:一是限定摄食种类(由于主动偏好),二是利用受限制的觅食行为吃所能遇到食物的大多数。大部分鸟以限定的觅食方法来取代食谱的特化,只有在食物极端密集(如果树)的情况下才能权衡食物特化的利与蔽。动物对分隔后的微栖息地的偏好决定着一个种吃何种食物。觅食行为的不同不但与微栖息地的结构和可利用的食物两方面有关,而且也与所摄食物密切相互作用的过程有关。

在斑状环境中,由于资源丰富度和影响斑块间的个体的存活、繁殖成功、个体密度的种间和种内相互作用的存在,可能使不同大小的斑块和植被结构的质量不尽相同。普遍认为栖息地的破碎化是通过斑状度的增加使资源减少和分离引起空间结构变化的主要原因。连续栖息地的破碎可能从遗传到群落水平对动物产生许多有害影响^[31],因为栖息地斑块面积的减少会引起个体付出适合度代价。Fretwell和Lucas^[11]曾沿栖息地质量梯度的个体密度和分布,提出理想-自由分布(趋向细粒化)和理想-垄断性分布(趋向粗粒化)两种模型的解释预报。理想-自由分布模型表明,动物最偏好的栖息地质量随种群密度的增加而下降,于是,不太偏好的栖息地通过繁殖季节高潮的到来变得同样有吸引力,因此两类栖息地中的个体适合度趋于相同。理想-垄断型分布模型表明,个体拥有资源的潜力有所不同,竞争力差的个体(一般为年青或亚成体)迫使向不太优良的栖息地扩散。

许多生态学过程对使用的尺度是敏感的,因为影响个体和种的因子可能在不同尺度上起作用。单个尺度研究产生的信息只对该尺度内的研究是有效的,当扩展到响应更大或更小尺度上的破碎度时信息的可利用性将受到限制^[15],所以目前常采用多种尺度的研究方法。从大栖息地尺度看,遵循Fretwell和Lucas的理想-自由分布模型,而在微栖息地水平上,与年龄有关的雄性的不均匀分布遵循理想-垄断性分布模式。在理想-自由分布中,因为到达日期和密度与斑块大小有关,鸟可自由的迁移到较大,较高质量的斑块中,但当密度增加到一定水平时,定居鸟可能通过扩散定居到较小和质量较低的斑块中使它们的适合度达到最大。因为,个体的适合度在优和劣的栖息地有所不同。因此,动物对斑状环境的响应方式和范围也反映在从群落到遗传水平的各个方面^[7,31]。

3.2 种群对斑块响应的最优化

所有的种群生物学理论,包括种群与斑块环境的关系都是建立在最优化原理基础之上的。普遍认为,自然选择总是持续不断地调理着种群中除最适表现型之外的所有属性,因此,至少使个体以适合度最大化的方式作出最适响应。一般假定竞争是这种选择的主要驱动力。理论上预报的最适应答条件通常包括以下几种限制假定:种群-环境系统处在平衡状态;至少某些环境成分(如资源)永远是受

限制的,因此,偏向最适值的选择压是连续执行的(不会有短时间地松懈)。适宜的环境完全被有机体占据或充满;最适值是稳定的,也就是说在一段时间是最适的条件,同样在另一段时间也是适应的。然而,在自然界,这些假定不可能保持永久不变或普遍适合。例如,在相对高的生产力集中在短暂的生长季节的地区,如高寒草甸,对许多种来说,食物不是限制因子,选择常常因弱的(或无)种间和种内对食物的竞争力来缓解气候的严酷性^[3]。另一方面,由于强的捕食压也可能起防止被食种群达到竞争水平的调节作用,最适值可能由与竞争没有关系的因子决定。因此,当理论最适值未处在正常状态下时,必需牢牢抓住最适性基本理论限制之外的任何动向,如人为干扰等非密度制约因子的影响。

在自然群落中,由于越富饶的栖息地因捕食者较多而越危险,因此,能量摄入率与死亡率之间存在一种权衡关系。McNamara和Houston^[21]认为一种动物觅食方法的选择决定着它获得能量的总速率、消耗速率及被天敌捕食的几率。如果没有捕食风险,或如果这种风险对所有觅食方法都是相同的,那么,他们的模型假定:选择使单位时间动物的能量净增率(总能获得率减去能耗率)达到最大值的方法便是使适合度最大化。所以,净增率可以作为测定适合度的货币来使用。因为如果觅食是决定性的,适合度是觅食期的一个增长函数,那么,使净增率最大化也就是使适合度最大化。但是,如在亲鸟育幼的情况下,能量的净增率使适合度最大化是不合适的,而应考虑食物的净传递率(亲鸟传递给幼鸟食物的速率减去亲鸟自己消费能量的速率)作为货币较合适。当觅食是由随机论决定时,获得能量的平均净增率的最大化将在某种条件下使适合度最大化,并且是总能量的线性函数。

3.3 栖息地的选择

栖息地的选择是动物响应异质环境的重要形式之一,其结果一般表现出对某一或某些斑块的偏好(真正的栖息地选择)或因某些外部动因的影响迫使种群在不同斑块之间作出选择(栖息地相互关系)。选择原因主要由外部因子如资源(食物、隐蔽所等)的可利用性和持续时间、竞争强度、捕食压及社群结构等以及内部因子(动物自身条件),如遗传(基因型和基因频率)、生理(与环境的热交换方式、代谢水平、内分泌等)、形态(体色、摄食、消化及运动器官特征)及行为(进攻、逃避、聚群及活动节律等)等方面

的相互影响决定的。如高寒草甸的脊椎动物对植物斑块环境的颗粒状响应方式的趋异进化,其作用的外部因子可能是天敌和资源的斑块状分布,而遗传特征又决定了几种鼠的形态和行为学上一系列特征的不同^[4,5]。如果环境的斑块在质量上有所不同,动物个体主要通过增加种群内个体扩散的不连续性或非随机性来扩大栖息地结构对种群属性的影响,则表现出对栖息地选择的程度不同。这种效应的大小与个体的颗粒响应方式密切相关。Bryant^[10]曾模拟证明,如果环境的斑块在质量上有所不同,相对稳定的或随着时间的变化是可以预报时,那么粗粒状的响应对策是最适的。随着环境变化的继续增加,栖息地的选择逐渐向细粒化对策转变(如当个体密度增加时,在栖息地间随机分布)。如果斑块的变化是可以预测的,那么这种变化趋势增强。

在理想的情况下(其他条件相同),个体应该选择适合度好的斑块类型,因为这种适合度条件可能是该栖息地内部“质量”和种群密度(竞争强度)的函数。在总种群数低的一端,只占有最适的或最高质量的斑块类型,但随密度的增加,该栖息地的质量下降到接近具有质量潜力的其他栖息地水平。这种情况在繁殖季节尤为明显。例如,高寒草甸中的角百灵(*Eremophila alpestris*)和小云雀(*Aluda gulgula*)在繁殖初期,两个种占有栖息地的盖度不同,表现为相对地粗粒化。随着繁殖高峰期的到来,两个种占有的栖息地是很难区分的,巢重叠分布,即由斑块状的粗粒分布变为细粒状的随机分布。在这种情况下,应区分“生存”栖息地和“群居”栖息地之间的不同。生存栖息地内,种群密度保持每年相对稳定,而群居栖息地正常情况下是由从生存栖息地的超额个体迁移而来。这种结果叫做栖息地响应的“机会”方式,具有相对紧密追逐环境的斑块结构变化的特征。这种理想化的栖息地分布的主要结果是个体在不同栖息地的成活率相对均衡。

有些学者研究了栖息地斑块大小效应与近因和远因的关系,如植被特征、捕食风险、食物或巢地点的可利用性等如何影响动物栖息地选择的。如, Ward等^[30]研究了西点林泉(*Strix occidentalis caurina*)的栖息地选择与猎物选择分布结果,提出以下几种假设:更多的营养可利用性;较丰富的可食种;较有利的微气候;较易接受的可食性;较安全的隐蔽所。结果是林泉选择的直接因子是偏好丰富的和可接受的猎物,最终因子是改进适合度。

另外, Morris^[22,23]在个体水平上作了栖息地的镶嵌体(颗粒大小、斑块大小及边缘的总量)的详细空间结构如何影响动物的栖息地选择的研究。

3.4 社群组织

影响种群的社会格局和空间关系的行为涉及到运动性、特种地点(栖木、洞穴等)的可利用性、天敌的来源和密度、食物的丰富度和分布格局、栖息地结构、气候及其它因子形成一种复杂的因子网。社会格局不是单一的适应功能,而是由各种选择压综合作用的,授予个体多种适应优点的多功能的综合体。为了建立社会格局进化的一种普遍理论,已形成将决定社会性多样化的直接因子与对保卫重要资源地点的进攻以及各种方式影响其结果的捕食作用的可能性结合在一起的框架结构^[31]。

资源在空间上的斑块结构和时间上的短暂性调节着种群内社群结构的形式,同时也影响着一个特化地点内获得资源的消费和效率。当资源是丰富的或乃至分布上是易受影响和可预报的时,严格的领域行为的应答方式可能是最适的,因为一个领域应该包括足够的为成体和子代使用的资源。在匀质的环境中,搜集食物和保卫边界的穿行时间和能耗最低。当资源逐步由集中变得分散及成为空间上不可预报的斑块时,社群结构可能转变为一种更多的个体集群组。这些集群可能局限于某些“中心”地方的一个繁殖基地中,集群营巢在所有食物斑块中心的个体为开发这些资源所花的穿行(travel)时间最少。于是,像 Bryant^[10]模拟的那样,沿着消费函数的增加,在不同点,社群组织对应的不同形式是最适合的。社群中的个别个体发现的斑块分布为其他个体提供信息中心,使缺乏对斑状分布,但能对食物丰富度定位的个体可从中获益。首先发现资源的个体可能通过异常行为宣扬成功来吸引跟踪者,使其他个体受益,这种群选择的实施有利于觅食技术和食物类型的观察学习。

Slotow等^[28]检验了白冠带鹀(*Zonotrichia leucophrys*)的食物回报与捕食风险之间的权衡及社群结构对权衡的影响。他们预报:当食物盘内容物相同而离隐蔽所距离不同时,老成体吃距离更近的,新成体被迫到距离较远的,因此认为新成体比老成体更容易转变觅食位置。当食物盘的内容物随距离的远移而增加时,老成体则转到较远的但回报率高的食物盘中觅食,而新成体则迫使到距离较远处觅食。因此白冠带鹀的食物回报率与捕食风险之

间的权衡受社会相互作用风险的影响,致使竞争能力上的弱者愿意经历高风险的捕食作用。如果这种社会相互作用风险的影响由此而降低,那么:当安全程度不同而食物的回报率相同时,像各自的社会等级所允许的那样,高等级个体就近觅食。当食物回报率较高的地方安全系数较低(离隐蔽所较远)时,占支配地位的个体将放弃安全而到较远处觅食,受支配个体被排挤他处。也就是说,如果一种足够高的食物回报在离巢更远的地方出现时,所有个体将改变位置。社会相互作用影响着权衡,当食物回报率足够高时,就愿意舍弃安全的比例来看,占支配地位的老体比受支配的新个体高。因此,在这种食物水平条件下,社会等级决定着安全水平不同的斑块之间的转变。以最适方式觅食的个体应是能使它们食物回报率达到最大值的个体。但是,这种个体还必须对影响它们的食物回报率的各种因子作出响应。例如,为使子代存活到下个繁殖季节,越冬的个体不仅要获得足够的食物,而且也要有效地逃避天敌袭击的能力,也就是说,个体必须在食物回报与捕食风险之间权衡。另外,社群格局、社群结构的其他元素如婚配制度也可能与环境的异质性有关。在繁殖期间,食物的超丰富度可能增加多配偶制的发展(如一雄多雌),因为当雄性参与与另一雌体交配时,原配雌体也能单独哺育子代。

3.5 掠食者-可食者关系

捕食作用通过影响可食种个体的空间分布、捕食者的不同觅食对策的选择及种群相互作用的潜在稳定性与环境斑状度发生关系。捕食者以空间的不连续方式对可食种群间的聚群状的社会性扩散起作用,如防止单种猎物种群组成的资源单一化并使猎物种形成斑块状分布格局。尤其是,如果猎物对捕食者的接近较敏感和反应较早的情况下,猎物的集中分布可能降低捕食者发现它们的机会。Taylor^[29]模拟了单个猎物对埋伏的捕食者的易探测性的反应,结论认为猎物总是从聚群中获益,捕食者主要是通过消费限制猎物数量。然而,聚群分布的猎物必然比分散个体更容易发现,因此聚群分布的适应性必须在降低聚群被探测到的可能性与增加被捕捉(一旦该群被发现)的可能性之间作出某些调节。当猎物群较小时,聚群的利益不能抵销增加易探测性的缺点,因此对群大小的限制不是太严格(至少与捕食作用的选择力有关)。在这种情况下,自然选择可能朝阻止增加猎物组群大小而偏向猎物间的隔

离,致使个体间的距离超过捕食者可探测到单个猎物的距离,那么捕食者必须搜寻单个猎物。不管猎物间的扩散有何不同,都将影响捕食者所选择的觅食对策的效率。某些捕食者可能通过响应栖息地的斑块而不是响应猎物类型来开发斑状分布的资源。

一般认为空间的斑状度为可食种提供了临时的避难所,于是大大地降低了被捕食的机会,使不稳定的捕食者-猎物关系稳定化。这取决于猎物必须具备比天敌较迅速的扩散能力或斑块间的迁移率及较高的繁殖率。另外,用 Nicholson-Bailey 模型描述的宿主-寄生者系统的结果表明,如果寄生者任意搜寻,模型存在一个不稳定的平衡点,从这个平衡点的任何偏差将导致波动幅度增加,阻止宿主和寄生者无限持续^[14]。也有人用 Game 理论定义掠食者-可食者的进化上的稳定对策,认为它导致理想-自由分布,但不包括寄生者的高度聚集的可能性。因此,进化的稳定性可能与聚集的稳定化效应相反^[16]。

3.6 种群的稳定性

空间的异质性和对种群的稳定性效应比单一的掠食者-可食者效应要广泛。因为占有一定栖息地斑块范围的种群在每个斑块中所遇到的事件和控制方式不同,种群一般通过分散风险增加稳定性,这主要由遗传多态性的结果决定。生态学理论一般都建立在种群动态的基础上,但普遍都采用具有稳定平衡点的模型,而忽略了选择一种动态过程。这种模型假定,对两种猎物的相对进攻率是由该猎物当时的密度决定的。Fretwell 和 Lucas^[11]模型假定捕食者是万能的,可在任何一种斑块中自由停息,斑块间的穿行时间是零,所有斑块中的资源密度不随时间变化。如果每个捕食者停息的斑块资源的获得率是最大的,那么,该模型预报:在平衡点附近,所有斑块中的捕食者将达到相同的摄入量。

Holt^[12,13]研究了最适栖息地选择对捕食者-猎物动态的影响。他的模型都假定有一个生态学上的稳定平衡点,而没有模拟导致理想-自由分布行为过程的动态。此后,一些学者在该模型基础上从增加不同因子方面作了改进,这些因子包括:相互干扰、竞争能力的差别、感觉上的抑制、学习和资源动态等,直到最近, Krivan^[16]建立了一种动态的理想-自由分布模型。他按理想-自由分布理论建立的捕食者-猎物动态模型假定,个体具有使它的适合度(用每公顷瞬时增长率测定)达到最大化的行为,并检验了两个斑块环境中个体行为对捕食者-猎物动

态的影响。在第一种情况假定,捕食者在斑块间的移动是自由的,猎物不移动。第二种情况假定,捕食者与猎物两者都在斑块间自由移动。研究结果表明,如果动物是理想的最适者,该动态结果具有一个由闭合的轨迹环绕的中立的稳定平衡点。动物的最适行为导致捕食者-猎物系统的持续性和种群动态的稳定性(种群密度的波动幅度减小)。

还有学者假定,捕食者通过选择猎物的转变过程使猎物的种群密度趋于均匀化,增加总的系统稳定性和对资源竞争的可能性将促使竞争种共存。而Abrams^[9]认为这两个假定是不正确的。他描述了一种捕食者非同时选择任一猎物的转变动态过程。有两个成分对它起作用:一个是第二种猎物的存在减轻了捕食者对第一种猎物的压力,而由于捕食者的转变行为,第二种猎物也降低了该捕食者对第一种猎物的进攻率。另一个是当有一个稳定的平衡点存在时,对两种猎物的攻击率和这两种猎物相同的营养价值之间有一种线性的权衡存在。消费速率的适应调节常阻止系统达到捕食者觅食投入的理想自由分布和常引起混沌动态,只有靠附加隐蔽所和移居理想-自由分布才能达到。

3.7 遗传结构

20世纪50~60年代,Levene^[17]和Levins^[18]就曾预报,遗传的杂合性随空间和时间的变化而增加。生活在斑状环境,以粗粒状方式响应环境的种,在不同斑块类型中,自然选择的强度和方向不同。占有小斑块的种的基因频率易受先锋者效应或漂变的影响。随着时间的变化,斑块结构的改变也会引起选择压的改变,从而使种群中出现更多的遗传多态型。然而,对细粒状响应环境的种来说,情况有所不同。于是这种个体在响应环境变化的敏感性上是灵活的而不是由自然选择偏向的固定多态性。这种灵活性的实现一是通过一般的“所有目的”的遗传结构(相对低的杂合性),二就是通过传递可选择的酶形式与完全不同的反应条件相互竞争(高的杂合性)两种对策。

Selander和Kaufman^[27]认为,脊椎动物凭借较大的个体、较大的个体移动性、较强的稳态控制力,与无脊椎动物相比是细粒化的,表现出较大的对斑块特化的程度。从他们的酶变异水平的观察证明,脊椎动物(主要指小型哺乳类)比无脊椎动物(主要指果蝇)的基因杂合性水平低。另一方面,Bryant^[10]模拟了环境的空间变化和时间上的可预

报性(自相关)对栖息于两种栖息地斑块类型的种群的杂合性的影响。与斑块间的差异相比,低的环境变化可能有利于粗粒状响应(如斑块是稳定的,可能特化)的种群偏向纯合子化。随着环境变化的增加,基因频率向较大的杂合性转变,栖息地分布向细粒化倾斜。如果环境可预报性较高,则朝细粒化变化的趋势加快,引起密切追踪环境变化的“机会主义”的响应方式。因此,社会组织与环境斑状度相互作用也影响种群的繁殖系统,从而影响其遗传结构。如,有保卫领域和一定的栖息地选择行为的小哺乳动物,幼年个体从原社群中分出是重新开辟的栖息地领地化的主要手段,但是,已分化的社群组之间的相互变化较小。这些扩散个体的寿命和存活率较低,因而对当时的基因库贡献较少。它们表现在生态和进化研究中的生理和行为是使自己能在变化莫测的自然界中占有生态位的关键。这种社群结构促进对有效资源的利用,同时也影响着种群的遗传性质,因为大部分组群是由小数量的扩散个体组建,经常有先锋者效应出现。另外,占支配地位的种群与受限制种群构成的繁殖系统将降低有效种群大小,加速漂变和近亲繁殖。所有这些都是小型同类基因群(deme)之间最基本的遗传杂合性的来源^[31]。

4 结 语

在斑状环境中,由于资源的逐步减少和隔离使斑状度增加和栖息地分裂,从而明显地改变着景观的空间结构。栖息地的连续分裂将从遗传结构到群落水平产生许多有害的生物学效应。斑块面积的减小也可能引起个体付出适合度代价。例如在森林的小斑块和边缘地区,繁殖鸟类因易遭受天敌袭击而导致繁殖失败的增加。由于不同斑块大小和植被结构在资源丰富度上的差异和影响生存、繁殖及斑块间个体密度的种内和种间相互作用的存在,会引起斑块质量上的不同。

当个体的适合度由栖息地结构决定量时,重要的问题是需要知道栖息地分裂对繁殖及生活在不同大小的斑块中的个体质量的影响有何不同。然而少数研究在个体水平上预报了具有明确的空间图形结构(如颗粒大小、斑块大小、边缘总量)的环境如何影响动物栖息地的选择及影响栖息地选择的贴近因子如植被特征、捕食风险、食物或筑巢地点的可利用性等有关的斑块大小效应。许多生态学过程已显示出对使用尺度的敏感而影响获得结果,单种尺度上的

研究产生的信息只有在该研究尺度内是有效的。因此,多尺度手段的研究是非常重要的,因为影响个体和种的各种因子在不同空间尺度上起作用。

参考文献

- [1] 邬建国,等. 1992. 缀块性和缀块动态: 概念与机制. 生态学杂志, **11**(4): 41 ~ 45.
- [2] 李哈尔滨,王政权,王庆成. 1998. 空间异质性定量研究理论与方法. 应用生态学报, **9**(6): 651 ~ 657.
- [3] 张晓爱. 1982. 高寒草甸繁殖鸟类的群落结构[J]. 高寒草甸生态系统, **1**: 117 ~ 129.
- [4] 张晓爱,赵亮,刘泽华. 1999. 高寒草甸生态系统环境的异质性特征[C]. 高原生物学集刊, **14**: 142 ~ 149.
- [5] 张晓爱,赵亮,刘泽华. 1999. 高寒草甸生态系统结构的初步分析[C]. 高原生物学集刊, **14**: 150 ~ 156.
- [6] 张晓爱,赵亮,康玲. 2001. 生态群落中物种共存的进化机制[J]. 生物多样性, **9**(1): 8 ~ 17.
- [7] Allen TFH, Hoekstra TW. 1992. Toward a unified ecology[M]. New York: Columbia University Press, 25 ~ 53.
- [8] Addicott JF, Aho JM, Antolin MF. 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns[J]. *Oikos*, **49**: 340 ~ 345.
- [9] Abrams PA. 1999. The adaptive dynamics of consumer choice[J]. *Am. Nat.*, **153**: 83 ~ 98.
- [10] Bryant EH. 1973. Habitat selection in a variable environment[J]. *J. Theor. Biol.*, **41**: 321 ~ 329.
- [11] Fretwell SD, Lucas HL Jr. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds I. Theoretical development[J]. *Acta Biotheor.*, **9**: 16 ~ 36.
- [12] Holt RD. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species[J]. *Am. Nat.*, **124**: 377 ~ 406.
- [13] Holt RD. 1987. Prey communities in patchy environments[J]. *Oikos*, **50**: 276 ~ 290.
- [14] Huhta Jokimaki EJ, Rahko P. 1998. Distribution and reproductive success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to forest patch size and vegetation characteristics the effect of scale[J]. *Ibis*, **140**: 14 ~ 222.
- [15] Kotliar NB, Wiens JA. 1990. Multiple scaling of patchiness and patch structure: A hierarchical framework for the study of heterogeneity[J]. *Oikos*, **59**: 253 ~ 260.
- [16] Krivan V. 1997. Dynamic ideal free distribution: effects of optimal patch choice on predator-prey dynamics[J]. *Am. Nat.*, **149**: 164 ~ 178.
- [17] Levene H. 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available[J]. *Am. Nat.*, **87**: 331 ~ 333.
- [18] Levins R. 1965. The theory of fitness in a heterogeneous environment: IV. The adaptive significance of gene flow[J]. *Evolution*, **18**: 635 ~ 638.
- [19] MacArthur R, Levins R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment[J]. *Proceedings of the National Academy of Science*, **51**: 1207 ~ 1210.
- [20] MacArthur RH. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity[J]. *Am. Nat.*, **98**: 387 ~ 397.
- [21] McNamara JM, Houston AI. 1997. Currencies for foraging based on energetic gain[J]. *Am. Nat.*, **150**: 603 ~ 617.
- [22] Morris DW. 1992. Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes[J]. *Evol. Ecol.*, **6**: 412 ~ 432.
- [23] Morris DW. 1994. Habitat selection in mosaic landscapes[M]. In Hansson L, Fahrig L & Merriam G, (eds.). *Mosaic Landscapes and Ecological Processes*. London: Chapman & Hall, 110 ~ 135.
- [24] Norton DA. 1990. On the use of grain size in ecology[J]. *Funct. Ecol.*, **4**: 719 ~ 720.
- [25] Pianka ER. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity[J]. *Ecology*, **47**: 1055 ~ 1058.
- [26] Rotenberry JT, Wiens JA. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: A multivariate analysis[J]. *Ecology*, **61**: 1228 ~ 1250.
- [27] Selander RK, Kaufman DW. 1973. Genic variability and strategies of adaptation in animal[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **70**: 1875 ~ 1877.
- [28] Slotow R, Paxinos E. 1997. Intraspecific competition influences food return-predation risk trade-off by White-Crowned Sparrows[J]. *The Condor*, **99**: 642 ~ 650.
- [29] Taylor RJ. 1976. Value of clumping to prey and the evolutionary response of ambush predators[J]. *Am. Nat.*, **110**: 13 ~ 29.
- [30] Ward JP, Gutierrez RJ, Noon BR. 1998. Habitat selection by northern spotted owls: the on sequences of prey selection and distribution[J]. *The Condor*, **100**: 79 ~ 92.
- [31] Wiens JA. 1976. Population responses to patchy environments[J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **7**: 81 ~ 120.

作者简介 张晓爱,女,1941年生,1966年毕业于兰州大学生物系脊椎动物专业.1972年开始从事高寒草甸生态系统及动物生态学研究.发表论文数十篇.现任中国科学院西北高原生物研究所研究员,博士生导师.
责任编辑 李凤芹