

生态群落物种共存的进化机制

张晓爱 赵亮 康玲

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 本文概述了目前对生态群落的物种共存研究中存在的若干问题及动、植物群落物种共存机制的研究进展。植物群落的物种共存主要介绍与环境、种子再迁移、生态位分化、竞争平衡理论、种库假设、再生生态位等有关的几种假设、生态学上相似种的共存及“原”群落概念等。动物群落的物种共存机制主要从以下几方面叙述:(1)异质环境中的资源分割,主要指动物斑状滋养的不同利用;(2)避免竞争排斥的行为机制,如边缘效应、聚群效应、扩散行为、相互作用和干扰;(3)特化者和泛化者的共存,包括:竞争是物种向多功能进化的作用力、最佳觅食理论与生态学特化及特化概念的发展。最后指出进一步研究的方向。

关键词: 群落, 物种共存, “原”群落, 竞争, 进化, 特化, 最佳觅食理论

中图分类号: Q 145 文献标识码: A 文章编号: 1005 - 0094(2001)01 - 0008 - 10

Evolutionary mechanisms of species coexistence in ecological communities

ZHANG Xiao-Ai, ZHAO Liang, KANG Ling

Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001

Abstract: This review is divided into three parts. First, several problems in studying mechanisms of species coexistence in ecological communities are generalized. Second, some concepts explaining plant and animal species coexistence are reviewed. Within plant communities, these concepts include environmental factors, seed re-immigration, niche differentiation, balanced competition, species-pool, regeneration niche, coexistence of ecologically similar species and the null community. In animal communities, the effects of patch, edge, congregation, dispersion, interference and response to environmental heterogeneity are discussed. Finally, coexistence of specialists and generalists are discussed.

Key words: ecological communities, species coexistence, null community, competition, evolution, specialization, optimal foraging theory

生态群落(ecological community)是不同物种共存的联合体,研究其的目的是识别群落组织的不同类型和全面地概括其普遍性规律。物种的多样性和为什么这些种在一定范围的空间内能够长期共存,这一问题已经使生态学家们痴迷了几十年。虽然目前这方面的研究还未形成普遍、统一的理论,但是从研究的类群、地理学范围及所涉及问题的不同观点的争论等方面已取得长足的发展。为了引起国内学者对该问题的注意,先将我们对这方面的粗浅认识作一介绍。

1 生态群落物种共存研究中存在的问题

从过去的研究看,群落中共存种的所有定义都

未包括种间的相互作用和影响因子并存在着各种相互干扰的问题(Pearson,1986),因而造成了目前研究方法和理论上不统一。现就目前存在的几个主要问题归纳如下。

1.1 不同栖息地和分类群的个别概括

许多研究只集中在一种栖息地或一类有机体,如植物、鸟类、昆虫等的研究上。这些研究结果不一定适合另一种栖息地或另一类有机体。如许多温带森林的植物演替的普遍性就不适用于热带森林(Ewel,1983)。

1.2 忽视了有机体生活周期的阶段性

虽然有的研究已涉及到卵和幼体(虫)阶段,但绝大多数都集中在容易观察到的生活史阶段。如无

收稿日期: 2000 - 03 - 15; 修改稿收到日期: 2000 - 10 - 25

作者简介: 张晓爱,女,1942年出生,研究员,博士生导师,主要从事鸟类生态学和生态系统生态学。

赵亮 E-mail 地址: Lzhao@mail.nwipb.ac.cn

脊椎动物常集中在成虫阶段,鸟类群落的研究常集中在对繁殖区成体的研究上。只有植物演替过程中的物种共存才包括了所有生活周期阶段(Whittaker, 1970)。

1.3 忽略了交替出现和同时出现的选择因子

虽然大多数生态学家都认为捕食作用(predation)、竞争及物理环境三种因子是解释共存格局所必须的,虽然它们分别在不同群落中所起的作用不同,但是从概念和逻辑上的复杂性来看,这类研究只集中在对某个因子的研究上。例如在植物和脊椎动物群落的演替过程中种间竞争占优势(Holmes et al., 1979);而分布在岩石之间的无脊椎动物,热带森林的树木、节肢动物以及以一年生植物为主的牧场都是捕食作用占优势(Pearson, 1986)。物理学因子主要表现为温度、湿度和季节降雨量(Wiens and Rotenberry, 1980)以及火灾、雪灾等对群落结构的影响。例如火对森林群落,水源对沼泽以及降雨量对荒漠、半荒漠群落结构的影响。然而这三种因子在某些地域性群落中也可能共同作用或交替进行,例如温度(张晓爱等, 1999a, b; 李英年, 王文颖, 1999)、放牧强度(王启基等, 1995)和雪灾(宗浩等, 1986)在以多年生草本植物为主的青藏高原的植被(唐领余, 沈才明, 1995 a, b)和高寒草甸牧场的群落结构的变化中产生的综合影响都是明显的例子,但缺乏对它们的综合分析。一般来讲,当这三种因子中的两种对个体的影响较小时(在经许多代后的较长进化时间上才能微弱地探测到其选择优点),另一种因子就会产生较强的影响(在一代或几个世代的生态学时间上可明显地探测到选择优点)。因此为了较容易地检验假设,生态学家一般选择一个主要的影响因子进行研究。然而这类研究结果不是用于有限的栖息地和类群,就是导致对动、植物共存原因的错误认识(Pearson, 1986)。只有少数研究已经在多种因子的基础上集中研究它们的相对重要性,如不同营养等级内(Menge and Sutherland, 1976; 夏武平等, 1991)和等级间与环境严酷性的关系以及与环境的可预报性的关系(Sale and Williams, 1982)等。

1.4 地理带尺度上研究的不平衡性

多数生态学家都是以温带群落为研究对象。根据 Schoener (1983) 的统计,检验竞争的 164 篇研究报告中涉及热带群落的仅占 10%。这种向温带倾斜的研究结果已引起人们产生温带群落比热带群落

更“典型”的错觉。其实,温带的许多复杂的和特化的行为学、生理学、形态学及生态学类型的例子都是由热带的泛化形式进化而来。虽然并不是所有温带的动、植物都被特化,但特化种都发生在热带。如靠动物传粉(是被子植物进化的关键一步)的植物就是热带的典型类型(Heinrich and Raven, 1972),而靠风传粉的被子植物在温带比热带更普遍。又如,维管植物的外菌根共生体也是从物种丰富的热带森林中的内菌根共生体演变而来的(Malloch et al., 1980)。昆虫和鸟的迁徙行为、昆虫的非遗传多态型和冬眠(滞育)也都是从不迁徙的热带种类中演化而来的。另外,热带种类比同类温带种具有较大的遗传可变性。因此, Pearson (1986) 认为,只靠温带群落的研究不能鉴别众多的共存格式,这不是因为温带群落结构单一,而是因为缺少种间相互作用的机会和非常完整的历史因子,以及检验不完整的历史因子和片状格式方面的困难。

1.5 缺少长期、固定、大范围及多层次的研究

因为许多温带栖息地的气候、资源及种群数量的年波动的程度和不可预测性,会对物种共存的原因产生不规律的重要影响,因此共存适应的重要方面需要分别在温带和热带两种类型的栖息地进行长期研究。为进一步提出普遍化的理论,应举出许多的纬度梯度上的非生物性质的因子如宇宙射线、电场、温度等对群落结构影响的例证和非随机格式的生物学性质,如形态学的测定、生理学特征、遗传组织、繁殖对策及种的丰富度等因子沿纬度梯度变化的例证。如果以上分析的这些问题确实是认识物种共存原因的障碍,那么解决该问题应满足 Pearson (1986) 所强调的最低要求: 逻辑上易控制的共存种数量; 应包括生命周期的所有阶段,实验上可操作、易观察的时空尺度; 对竞争、捕食及物理学因子等都能够检验的实验设计; 在较宽的地理学范围或沿着不同纬度或高度及生产力梯度上布样。

动物与植物的主要区别是:绝大多数动物是可移动的异养型生物,因此它们较多地依赖于植物或腐生物的群落结构,对环境的适应多表现在行为的可塑性上;而植物一般是固定的、自养型的,因此对土壤和阳光等物理学因子的依赖性很强,对环境的适应主要表现在形态学的可塑性上。其次,动、植物学家们的研究角度和深度也是不平衡的,而且某些基本论点(如竞争排斥理论)还在激烈地争论中。虽

然动、植物间的相互作用及统一的共存理论框架正在形成,但是鉴于上述原因,本文将对目前关于动、植物共存机制的研究现状分别作以介绍。

2 植物群落物种共存的原因

2.1 植物物种共存的几种假设

在过去的 20~30 年间,至少已经提出了 7 种关于植物物种共存的假设: 环境随时间而变化的非平衡概念(Miller, 1982; Chesson, 1986), 认为干扰有利于竞争力弱的种, 于是允许具有不同竞争能力的物种共存; 由于强胁迫环境中的种间竞争程度较小, 因此比较优越的弱胁迫环境拥能容纳数量较多的物种共存(Grime, 1979); 种子的再迁移概念(Shmida and Ellner, 1984), 强调从周围地区移来的种子靠增加竞争力差的物种的种群数量在提高物种的丰富度中起着重要作用。这 3 种假设都是建立在外部生态学因子使竞争更对称的共同假设基础上, 另外两种假设都涉及进化因子; 生态位分化概念(May and MacArthur, 1972), 假定环境的空间变化引起物种的不同结合可能是由于对不同栖息地的偏好, 为逃避竞争排斥提供了可能性; Aarssen (1989, 1993), Epp 和 Aarssen (1989) 等人创立了竞争平衡理论, 认为竞争的对称性只能由进化水平决定; Taylor 等(1990) 提出的种库假设认为, 任何特种栖息地类型中种的数量是由该类型的共性和特定地区的地理学年龄决定的。栖息地类型越大, 地理年代越古老, 过去成种的可能性也就越大, 因此适应这种类型的栖息地的种数就越多。该假设提到进化和历史原因, 但没有涉及生态学因子; Grubb (1977) 提出再生生态位概念, 从原理上讲是生态位分化和平衡竞争概念之间的协调。在有限空间内, 具有相似的生态学、生活型及其他特征的种通过向小空隙的分化再生而共存, 这种小空隙起着类似再生生态位的作用。因为上述假设只描述了物种共存的某一方面或特种条件, 因此它们没有一个能够完整地回答物种为什么共存的问题。最近, Weiher 等(1998) 用一组“零”模型在物种、功能团及特征三种水平上检验了湿地植被成分的分布格局。他们得出对群落集合的几种相反观点的折中结果: 植物群落可以同时由在某一限度内制约某特征的外部非生物学力和倾向于防止共存种有太多的相似性的内部生物学力之间的调和而共存。

2.2 生态学上相似种的共存

生态学上的相似种是指分享共同资源的种, 它们之间应该有强的竞争力, 然而它们常常由于某些生活史特征或阻止竞争发生的生态学过程而无限期地共存。生态学家认为, 有机体可能靠它们的形态学、生理学或生活史特征上的略微不同从而对共享的资源谱从特征、时间及空间上的分割来减缓竞争。但是许多泛化种(generalist), 特别是那些海域地区的种类在资源的使用上有广范围的重叠。已经提出这些竞争种的共存是由三种类型的生态学过程决定的: (1) 对种的局部生产力起作用的过程(Grime, 1979; Wilson and Tilman, 1991)。 (2) 施加物理或化学胁迫因子的过程(Bertness and Hacker, 1994)。 (3) 生物学或非生物学的干扰过程(Paine and Levin, 1981)。 这些过程靠不规则地影响个体生长率, 尤其是影响有竞争优势的种的个体出生率和死亡率(与次优势种相比), 但它们以不同方式起作用使相似物种共存长期暴露于冰冻、干燥及渗透压的冲击下的水生生物, 不是间接地减少生产力和个体的生长率, 就是改变死亡率(如果暴露在致死的环境压下)。另一方面, 干扰能同时改变个体的出生率和死亡率。不连续的波动事件(台风、涨潮) 杀伤部分个体或克隆植物的部件使群落的生物量损失掉, 也可能为聚群化(colonization) 重新分配空间。在空间被限制的群落中, 如海洋硬基质群落, 由于干扰(如捕食者或风暴波引起的流体力学力) 严重地影响着有竞争优势的种的死亡率, 因此为竞争力弱但常能迅速聚群化的物种留下空间(Witman, 1987)。

最近 Dudgeon 等(1999) 研究了英国北大西洋岩石海岸上两种亲缘关系密切、使用资源广泛重叠的两种克隆型红海藻(*Chondrus crispus* 和 *Mastocarpus stellatus*) 后指出, 干扰产生死亡和空间的再分配范例只适用于以个体为单位的类群, 如贻贝和巨藻(*Laminaria*, *Postelsia*), 但是不能满意地解释克隆海藻间的共存问题。干扰既不能引起克隆海藻种群的遗传个体的死亡, 也不能为其他种的聚群留下空间, 因为这些植物有多年生的吸附器官, 被硬基质的外壳包裹着, 保留了相互作用。这些克隆海藻常在海岸的岩石上形成绝大部分生物量, 没有胚芽体(germling) 的连续不断形成的新成员和由于干扰形成的部分死亡。竞争上占优势的海藻种群不是由于生理学就是由于资源供应两种压力限制了基本生

产力(Grime, 1979),这些过程可能通过调解优势种的竞争能力来控制这些海藻的共存。于是 Dudgeon 等(1999)从这些种在海岸岩石中间带的适当暴露看出:(1)两个种的垂直芽形成竞争等级;(2)垂直芽的竞争力随环境胁迫程度和资源供应梯度变化;(3)由于 *M. stellatus* 不能连续地产生新成员,限制了它们在最低带的丰富度,从而降低了优先占领权种的竞争力;(4)这些种在较低的中间带的顶部共存是由于这类栖息地通过生理胁迫压限制了有竞争能力的 *C. crispu* 的生产力;(5)这些种在中间带的最底层共存的部分原因是由于暴风波的干扰限制了 *C. crispu* 的丰富度,另一方面与 *M. stellatus* 的生活史特征(孢子体的坚硬形态)有关。这些现象揭示了三种重要的群落生态学现象:(1)物种的生产力在不同环境甚至在小空间范围内(如海洋中间带)的变化调节着种间竞争力;(2)尽管从局部种群中能提供更丰富的繁殖体,但是物种常常不能在实际生态位内得到新成员的补充;(3)在相互占有某一宽阔环境范围的物种间和不同地方的相同竞争者的共存可能由不同的生态学过程控制着。

2.3 “原”群落概念

为了构建理论的需要,同时使以上几种关于植物物种共存概念统一在一种理论的框架内,Zobel 想象出一种类似物理学的理想气体,或类似演替理论的顶极群落那样的理想化的结构,提出了一种最新的和更有影响力的假设,叫做“原”群落假设(null community)。Zobel (1992)认为,在一个有限空间内,大量维管植物的共存是由几种因子决定的。这些因子可以归结为进化、历史及生态学时间尺度和水平上执行的三种过程。进化决定了允许某一物种成为该地方种库成员的生理学耐受性和影响种间竞争结果的个体特征;历史原因(迁移过程)决定了该局部种库中潜在种的存在;生态学水平执行的外部作用因子改变着栖息地条件或直接影响植物个体。

2.3.1 定义及性质 “原”群落的定义是在稳定的带状植被内(匀质环境)具有最丰富的物种和在演替的时间尺度上未受任何干扰(至少在气候变化上讲)的一种理想化的群落,也可以说是最原始的群落(作者认为将“null”译作“原”比“零”好理解)。其性质主要表现为:它们中的许多种在形态学或功能上是非常相似的,因此没有一个种具有强的竞争优势;

“原”群落中存在的种数也代表了物种丰富度的原

始水平,它们主要由进化因子决定,如物种形成及赋予能使它们在特定条件下生存的特征;生物学的相互作用因子在控制物种共存中是不重要的,在这点上又与所谓的中性模型相似;影响迁移的历史性因子也是不太重要的,因为地区性气候和自然地理条件被假定是稳定的;“原”群落代表了进化产生的所有物种已迁入到它们潜在栖息地的所有地区的一种模拟情况。实际上地球上的大多数植物群落并非如此丰富。

2.3.2 理论原理 由于目前还没有维持物种丰富度(密度、多样性)的生态学机制而只有减少丰富度的生态学机制,于是,“原”群落就成为进一步考虑栖息地之间或其内部促使物种丰富度变化因子的理论基础。自然群落种库中的种数总是比“原”群落中的种数少,因此需要分析种成员减少的原因。这种原因主要包括允许一个种在特殊物理条件下作功的特征的缺失、扩散受到限制及种间相互作用等三个方面。由于“原”群落中种库的大小主要是由进化过程决定的,因此在某些其他局部种库中一个种的消失可以由进化的(种特征决定它们的存在是不可能的)和历史的(迁移没有成功)原因来解释。当一个物种属于该局部种库时(如生理学的耐受力和历史因子允许它在这种栖息地生存而不存在时),只能用生态学尺度上进行的生物学的种间相互作用因子来解释。在其他稳定演替的群落中,物种的相似性源于不同的地区(如以前的冰河地区),共存种的数量是由历史(大尺度的迁徙)和进化(种特征)两方面的因子决定的。当两个种已经迁徙到相同地区且其中之一有更强的竞争优势时,或者说该物种库中某些成员不是充分相似时,竞争排斥可能发生。不相似性可能由历史的、进化的及演替的因子来解释。

2.3.3 竞争与共存 目前争论最多的问题是关于传统的竞争排斥理论。少数生态学家对竞争是植物群落的最重要的组建因子提出质疑(Bengtsson et al., 1994)。植物间的竞争是普遍存在的,许多实验研究证明它影响个体的适合度成分和种群的丰富度,从而也影响群落的成分。然而,许多植物学家惊奇地发现,正的相互作用(互惠共生关系)也频繁发生。即使两个种使用相同的营养资源,一个种产生的草荐被迅速分解后可能会促进相邻种的营养可利用性。如果一个种通过抑制竞争者来增加相关联种的生长,便可观察到明显的互惠现象。根据经典的

竞争排斥理论,植物对营养和光竞争的不对称性主要由大小的差异而不是种间差异引起的,因为获得这些资源更多地依赖于植物大小而不是种的同一性。这就意味着不管种是否通过生态位分化共存,经典的资源分割机制在植物群落中不可能是最重要的。目前对植物竞争的研究主要集中在两方面:一方面通过集中于资源的获得与使用,以及决定竞争能力的特征的研究竞争的贴近机制;另一方面集中于竞争结果的研究,如分析群落结构和多样性的维持。后一种手段刺激了人们对防止具有相似生态位的植物种通过竞争相互排斥的机制的兴趣。Bengtsson等(1994)认为,物种对资源的影响及其对降低资源水平的响应两方面的研究可能解决这一问题。

不对称的种间竞争是在变化的环境条件下改变植物种数量的主要生态学作用力。当栖息地条件变化时,潜在的种库被另一种库代替。竞争的结果是由进化决定的种特征。当某些外部影响使种特征更相似或区别更大时,生态学水平的过程(如放牧、刈割)就最重要。如果种的竞争能力被食草动物取食,或被刈割、或通过菌根网络的碳水化合物再分配时,将有较高数量的维管植物共存。植物间的竞争是一种邻域现象而不是全球相互作用的一种 Lotka-Volterra 类型的事实在没有非生物环境变化的情况下可能缓慢地趋于平衡。

3 动物群落的物种共存原因

物种共存的条件是每个种能入侵到由它的竞争者组成的平衡群落中(Kotler et al., 1993)。动物为了达到此目的,常以多种方式组织群落和响应周围环境的变化。

3.1 异质环境的资源分割

异质环境是由不同的时空尺度上变化的斑块组成(张晓爱等, 1999a)。一般假定,群落的组织是由干扰形成的斑块的局部性质与出现的相对频率和单个斑块的生物学发育两方面决定的。由空间环境提供的运动的机会和栖息地的分化使在其他地方不能一起生存的种以许多方式得以共存。在异质性环境中,种的不同结合可能偏向在不同的局部地区出现,在其他地方的维持主要通过从较偏好的地区扩散而增加物种的丰富度。动物为了从一个地方移动到另一个地方(扩散或迁徙),容许环境和种群密度的不一致形式存在是在空间上复杂的生态学相互作用的两

种基本的机制(Levins, 1968)。空间的异质性和扩散的潜力从根本上改变着种的相互作用和动态,也是考虑物种与环境的进化关系的基本准则。

虽然不能再细分的一个斑块资源单位(如一棵宿主植物或一个蘑菇)一般只支持一个消费者世代并且存在着激烈竞争,但一组斑状资源系统常常支持多个种聚集稳定的共存。因此局部激烈竞争的频繁出现说明单凭资源分割理论(不同有机体使用不同的资源)已不能解释这种现象。因此许多学者着力探索其他促进竞争者共存的机制。例如, Brown (1989) 已对荒漠啮齿类群落提出四种共存机制: 不同类型微栖息地的选择; 觅食效率的季节性循环; 在资源丰富度随时间变化的栖息地上共存; 在资源丰富度有空间变化的栖息地上共存。这些机制手段首先需要作出涉及环境状况(环境异质程度)和进化的权衡(在某种环境有利的特征,在另一种环境则变成不利的特征)及有机体以最适化的方式觅食的假定。空间异质性形成的资源分割主要由以下行为机制伴随。

3.2 避免竞争排斥的行为机制

3.2.1 边缘效应 已经证明,栖息地的边缘与内部性质不同。边缘效应一般通过增加幼虫的聚集,推迟竞争排斥从而使群落稳定化,但是不同种对边缘的不同应答导致对共存有完全不同的影响。资源阵列的边缘可能诱导移动个体的多种方式响应。已知消费者的移动常常是受限制的,许多消费者对资源阵列的边缘感兴趣,生长在一片宿主植物边缘的植物支持高密度的消费者群体。Remer 和 Heard (1998) 预报,当斑块阵列较小时,产多窝卵的雌虫及因受雌体移动所限制的领域不是太小时,动物在边缘的行为是最重要的,如路边植被中的蝴蝶,道路(栖息地边缘)限制了它们的移动却刺激了另一些种的移动(Munguira and Thomas, 1992)。许多昆虫当它们离开适合的栖息地时转弯,从反射边缘(到达即返)到粘性边缘(长期滞留)的一种连续谱上移动。沿一片宿主植物的边缘扩散的食草昆虫的密度是最高的。另外许多研究还集中在消费个体为何多在斑块间聚群分布。因此究竟动物局部移动到什么程度及边缘效应对自然群落动态有何重要性,是有待解决的问题。

3.2.2 聚群效应 聚群是没有资源分割的消费者使种间竞争稳定化的共存机制。Shorrocks 和

Rosewell (1986) 提出同时生活在一种小的、离散的和短暂的资源,如粪、腐肉、果实或真菌(常常能支持许多种共存)中的竞争者在没有资源分割的情况下,许多种如何维持对这种单一资源竞争的共存模型。他们的模拟结果显示,如果竞争上占优势的种在资源斑块上聚集,那么处于竞争劣势的物种偶然单独地留在没有竞争风险的低密度斑块中。Hanski (1981)和 de Jong (1982)各自描述了在斑状环境中空间聚集如何促进生态学上相似种类的共存模型。后来越来越多的证据支持了这种聚群模型。Toda 等 (1999) 分析了日本北部温带森林的从真菌中自然发生的果蝇属 (*Drosophila*) 群落的资料。他们认为,在自然界为竞争力弱的种逃避竞争提供某些隐蔽所的各种机制共同起作用,来促进这些种在该局部群落中共存,并提出了一种同时评价不同机制的相对重要性的方法。例如,依赖于多种真菌组成的宿主系统的食菌果蝇属在单个真菌种的斑块上聚群以及在该真菌种水平上的资源分割的两种机制共同起作用的分析法。他们证实了 Sevenster 和 van Alphen (1996) 关于尽管大斑块上有占绝对多数的竞争者,但大斑块是低密度者的隐蔽所的推断。因此采取种内和种间聚群和种持续标准,发展了把斑块大小作为计算聚群变量的测定方法。

一般来讲,种内消费者个体通过在斑块间的聚集使竞争稳定化(平衡竞争)。许多昆虫和其他能移动的消费者利用小的、离散的及短暂斑块上出现的资源,如真菌、掉落的水果、腐肉或一年生的宿主植物。Heard 和 Remer (1997) 提出,昆虫在不同斑块之间调节窝卵数以响应资源斑块间穿行的搜寻价的共存机制。当这种代价高时,窝卵数多而小;而子代间竞争代价高时,窝卵数少而大。这是由于一种最佳的窝卵数对策平衡着这种竞争价。因此这类昆虫常穿行在几个斑块间产卵,使将来的幼虫在几个斑块上聚群以分散繁殖力,从而使同一消费水平的种间竞争稳定化。他们把窝卵数作为响应斑块资源丰富度的一个变量,模拟发现雌性调节窝卵数以响应资源的丰富度。当资源斑块紧缺时容易共存,但当资源斑块丰富时共存最困难。另外 Remer 和 Heard (1998) 研究了一种昆虫对具有空间结构的资源斑块列阵(一组斑块的排列)的响应。他们通过模拟竞争者在产卵前和两次产卵之间的不同移动行为的研究也表明,个体在斑块间的分布是竞争者共存的重

要原因。由于雌虫个体的产卵行为使产生的幼虫聚集在多个斑块上,因此防止同时出现种间的竞争。当雌性在相邻斑块间移动比在有一定距离的斑块间移动更可能时,共存时间增加;当雌性在靠近它们的出生地产卵时,共存时间也更长,但是产卵后的扩散一般是稳定的。

3.2.3 扩散行为 扩散是动物种群的基本属性,也是减缓种内外竞争促进共存的主要机制之一。动物的扩散方式从运动距离的长、短来划分,一般是双向的。从小哺乳类的研究来看,Howard (1960) 提出,个体可能进行两种类型的迁移性扩散,即固定距离(一般是长距离)的“内在”原因的扩散和一般较短的代表局部密度调节的“外部”原因的扩散。与之相反,Murray (1967) 提出扩散方式是由“年龄结构-优势度”关系引起,没有“内在”适应功能的观点。还有一些学者认为,(Paine and Levin, 1981) 一个种群中出现相对固定的和好动的两种类型的个体是行为的多态型表现。理论预报扩散行为在占有斑状环境的粗粒化(coarse-grained)种群(偏爱某种斑块的特化种类)中发育得相对完善,是因为它们可能在未占据但可利用的斑块内聚群化。当个体或它们的子代不得不随斑块质量或演替的变化而经常改变位置时,环境的斑块结构的时间变化尤其能增加扩散的适应性。表现出细粒化(fine-grained)响应(均匀分布,广泛觅食)的个体可能随密度增加,在不同的斑块类型间随机扩展,只有当社会效应出现时才表现出聚群化的趋势。另一方面,粗粒化种群个体的扩散(如百灵科鸟类)可能在最初以高密度聚集,当各种类型在更大范围趋于一致(变得同样适合)时聚群变小(张晓爱等,1999b)。在极端高密度时,通过扩散一个粗粒化种群密度可能超过细粒化种群的密度。

一般来说,个体的移动对种群的遗传和社会成分都有重要的影响。扩散代表了“群”之间的潜在基因流,但是这种潜力的实现要求扩散个体在发现适宜的斑块条件中是成功的,性行为上是主动的,有能力并入现存种群的社群结构中。当扩散达到引起遗传上相互变化的程度时,它可能对局部适应的发育或种群的分化有阻碍作用。在一组资源阵列的斑块间的扩散行为有明显的种间变化和由于受风、气味、资源阵列的大小和密度、景观性质、种群密度及繁殖年龄和繁殖状态的影响也有种内变化(Wootton,

1998)。另外,扩散被环境信号引导,如竞争者的密度、捕食者、猎物或可利用的营养等的变化可诱导某种动物休眠。

3.2.4 干扰的作用

在过去几十年中,越来越多的证据说明,干扰在决定生态群落种的多样性和丰富度上起着重要的作用。Tilman等(1994)和Wootton(1998)研究了空间结构与同一营养级内和不同营养级间的竞争物种的共存问题。空间结构通过种群的聚集、栖息地质量的空间变化及种间相互作用的临时逃避等机制促进同一营养级的种共存。Tilman(1994)把超种群模型扩展到超群落模型关系上,研究了为单种非动态变化的资源竞争的种,如果所有种经历了一定水平的干扰和表现出竞争能力和扩散能力之间的权衡(tradeoff)时,则能允许多种数量的种共存。而Wootton(1998)对开发一种动态资源的竞争者的研究分析得出,干扰导致多样性和平衡度适中。在两种营养水平的情况下,不同强度的干扰和扩散距离引起的空间结构对开发一种动态资源的竞争者的共存结果有所不同,中等强度的干扰有利于竞争者共存。这种情况也可用于解释食物网上多营养级物种的共存。在演替群落中,强干扰将资源序列的顶极种淘汰,弱干扰将使顶极种占优势。Wootton(1998)还强调了区别干扰和对物种共存作用的三个方面:平均死亡率的变化、时间可变性的变化及空间异质性的变化。

3.3 特化者与泛化者的共存

3.3.1 竞争是物种向多功能性进化的作用力

最近进化史上最惊人的发现之一是非洲大湖(African great lakes)中的丽鱼科(Cichlaso)从少数几种祖先迅速进化出数百种的进化辐射现象(Fry and Iles,1972)。这种多样化的种激增伴随着非常复杂的特化过程。那么科学家们不禁要问,如此丰富的多样化表现型是如何进化的呢?起初在生态学和进化理论中,把竞争作为多向起作用进化力来解释,但却很难解释为什么这种适应辐射出现在丽鱼科中而不是其他种类?或出现在非洲的大湖而不是其他地方?一种推测认为,除了大量的种类外,它们的生态位应该是狭窄的(MacArthur and Wilson,1967);另一种推测认为,在消费不同资源的能力上存在权衡机制(Levins,1968)。然而当进一步研究发现,这些鱼不仅表现出适应于吃鱼鳞者,藏卵者(卵从亲体

口中喷出或产于尸体旁,当食腐者靠近时,卵突然飞出)及尸体拟态者的极端特化形式,而且还经常以最普通的猎物如海藻、浮游动物及水生昆虫为食。这种表现型的特化又无专门的生态学特化伴随的事实成为反对竞争作为多向进化作用力的证据,引起激烈争论(Wines,1977;Arthur,1982)。于是竞争排斥理论受到严峻挑战。例如有人提出鱼比其他脊椎动物有更多功能的摄食形态学,形态学上高度特化的种也能像生态学上泛化种那样生存,它们似乎被特化到只利用它们食谱中的小部分资源的程度。按照这种观点,形态学的多样性是因为不适应的原因而进化,摄食的多功能性方式的能持续存在是因为它们在适应上是中性的。这种观点不考虑竞争作为向功能多样化进化的力,而把注意力集中在非适应因子上,如系统发生制约、关键特征的革新及发育过程等。该观点与鱼和其他动物中的日益增多的竞争诱导特征趋异进化的证据完全不相同(Arthur,1982)。

3.3.2 最佳觅食理论与生态学的特化

目前研究消费者-资源相互作用的模型首先假定动物的觅食行为是符合最佳觅食理论的,在过去的20年中已有证据表明,个体觅食活动大致上符合该理论(Stephens and Krebs,1986)。以前群落水平的模型虽然也是建立在最佳觅食理论的基础上,但一般把研究焦点放在斑状环境和栖息地选择是如何影响种的相互作用上的(Abrams,1988)。其他模型(Abramsky et al.,1990,1991,1992)得出不同的种分享核心位置的资源,但也表现出对周边资源不同程度的偏好。有人把这种群落叫做“离心式组织的群落”。

如果生态学的特化进化可能时,最佳觅食理论和传统的竞争观点之间表现出明显的矛盾。最佳觅食理论认为,当资源丰富时,最佳觅食者集中在它们最偏好的猎物上,表现出较窄的资源谱。随着资源丰富度的降低,动物应将它们的食谱宽度扩展到包括不太喜爱的食物种类。将食谱宽度与特化等同看待时,在资源丰富的情况下,最佳觅食者就是特化者,而当资源欠缺时,最佳觅食者是泛化者。简言之,紧张的资源有利于泛化者按照最佳觅食理论进化摄食活动,而丰富的资源有利于特化者按照传统的竞争观点特化觅食活动(Stephens and Krebs,1986)。但是按照传统生态学的竞争理论来看,竞争的结果使资源变得稀少,有利于生态学特化的进化

和狭窄的食谱(Nevo, 1979)。解决这种矛盾的一种方法是按 MacArthur 和 Pianka (1966) 及 Abrams (1988) 的方法评价一组由离散栖息地组成的斑状环境中动物穿行其间的时间价和风险价。竞争限制了栖息地的利用,随之也决定了每种栖息地中发现资源的利用率。按这种方法,一个种可以看作“栖息地的特化者”,同时又是“资源的泛化者”。

最近 Robinson 和 Wilson (1998) 提出,不把环境看作斑状,而用消费者和资源种的质量来取代。他们运用最佳觅食理论模拟了特化和竞争在物种共存中的作用,提出竞争作为向功能多样化进化的力的解释。该方法是基于有些资源本身容易被利用和被大多数捕食者偏好,另一些资源除了具有特殊的形态、行为或生理学特征的消费者外,一般消费者难以利用,因而形成资源利用的不对称格局。如果把一种以最佳方式觅食的种和所有资源种按单位时间获取能量的多少排列成等级,最容易利用的资源种自然在顶部,接下来就是按利用的难易程度往下排列。当资源丰富时,消费者集中在最好的资源种类上;一旦这些资源量降低,则迫使消费者拓宽食谱。再假定第二个消费种的入侵(进化),如果新种的能力能达到使用其他任何剩余资源都不会付出代价的水平时,新消费者将代替老消费者。他们认为,为了达到共存,这两个种必须在行为上表现出权衡机制。尤其是被特化到利用某一等级的资源时,可能只是轻微地降低使用顶部资源的能力,却更严重地限制了其他较低等级资源(需要不同的特化技术)的可利用率。因此这两个消费种将分享最偏好的顶部资源,而以不同的量或方式交叉使用较低等级的资源。按照传统观点,两个共存的消费种需要进化生态学的多样化功能。不论何时,只要偏好资源是可利用的,消费种都应放弃它们适应开发的低等级资源。按这种推理,许多种都能以分享同高质量资源,而不同地利用低质量等级的资源。由于资源量和性质的不对称,也就带来两种竞争者利用资源的不对称性,这种现象叫生态群落的不对称性,是讨论物种共存问题的基础。但是实践中证明这种不对称性的研究还只是刚刚起步。

3.3.3 特化的概念 Robinson 和 Wilson (1998) 提出的生态学的特化理论主要建立在利用不同资源能力之间权衡的概念基础上。认为表现型的特化可以像生态学的泛化者那样工作,因为某些资源本身容

易被利用,甚至已有特化特征的消费者也能利用质量较差的资源。早在 Levins (1968) 的经典分析中的凹型的适合度状态 (fitness set) 就是强权衡,有利于特化种的进化和共存。Robinson 和 Wilson (1998) 的模型得出三点与前人不同的预报:(1) 权衡概念是不对称的。使用低等级资源的能力受到强权衡,而使用高等级资源的能力受到弱权衡;(2) 当这种不对称性被看作与最佳觅食理论相联系时,没有任何种类的权衡存在时有利于特化的进化;(3) 特化者与泛化者经常出现共存;(4) 共存的消费者种的食谱应广泛重叠,因为它们分享同样偏好的高等级上的资源。食谱宽度、利用效率及进化的特化三种概念之间的关系在种间相互作用模型中已有了新的涵义。一种最佳觅食者的食谱除了进化了特化特征之外,还有资源丰富和易于捕捉的特点。例如我国高寒草甸的啮齿动物(刘季科等, 1991) 和雀形目鸟类群落(张晓爱, 邓合黎, 1986) 中所体现的空间-资源-时间分割中的特化和泛化的共存。尤其像我国北方地区广泛分布的高原鼯鼠 (*Myospalax baileyi*) 就是一种利用地下食物资源非常丰富,易于获得的特点而高度特化的种(张堰民等, 1999)。这种高度特化的资源利用效率不仅反映了资源性质(如有营养和水分的地茎),而且也反映了消费者的一系列特化性质(如适于掘土的前肢和强有力的吻部等)通过享用资源的不对称性与地面鼠共存。因此,生态学的不对称的权衡概念的引入,将对如何看待非洲大湖丽鱼的复杂的辐射适应现象和其它物种共存的研究作出新的透视。

3 结束语

物种共存的进化机制是认识群落组织和物种多样性形成的基础。尽管目前已发现许多直接或间接的互惠共生现象的存在,但更多的事实说明,历史原因、竞争排斥和资源的时空分割是动、植物种共存的最基本机制。虽然竞争排斥理论的反对方们常以两种或多种分享同种资源的情况作为证据,但是目前还没有人能确切地鉴别出自然界中的两个种是完全相同的。因此,目前已从实验、比较及理论上研究竞争在构建所有生态群落中的重要性重新活跃起来。其次,捕食作用、气候因素、生理学和遗传学变异形成的植物形态和动物行为的可塑性、不同的生活史对策也在维持共存、避免竞争中起着重要的作用。

用。进一步的研究应在不同的空间和时间的尺度、不同纬度和海拔高度上及不同的生产力梯度上统一部署。如是否消费者分布的细尺度的空间结构导致资源利用和竞争的空间结构,是否这种结构对群落的更大、更长尺度的格局是重要的及野外条件下食草动物如何响应用实验方法建立的宿-主植物阵列的等问题都需要进一步探讨。

参考文献

- 王启基,周立,王发新,1995. 放牧强度对冬春草场植物群落结构及功能的效应分析. 见:中国科学院北海高寒草甸生态系统定位站(编),高寒草甸生态系统(第4集). 北京:科学出版社,353~364
- 李英年,王文颖,1999. 模拟气候变化对植被分布影响的分析——以青海省为例. 高原生物学集刊,14:88~95
- 刘季科,王溪,刘伟,聂海燕,1991. 藏系绵羊实验放牧水平对啮齿动物群落作用的研究 I 啮齿动物群落结构和功能的分析. 见:刘季科,王祖望主编,高寒草甸生态系统(第3集). 北京:科学出版社,9~22
- 张晓爱,邓合黎,1986. 青海省海北地区高寒草甸鸟类群落结构的季节变化. 动物学报,32(2):180~188
- 张晓爱,赵亮,刘泽华,1999a. 高寒草甸生态系统环境的异质性特征. 高原生物学集刊,14:142~141
- 张晓爱,赵亮,刘泽华,1999b. 高寒草甸生态系统结构的初步分析. 高原生物学集刊,14:142~156
- 张堰铭,樊乃昌,王权业,1999. 高原鼯鼠种群密度环境因子的关系. 高原生物学集刊,14:101~109
- 唐领余,沈才明,1995a. 青藏高原南部中新世以来植被与气候的初步研究. 见:青藏项目专家委员会(编):青藏高原形成演化、环境变迁与生态系统研究(学术论文年刊). 北京:科学出版社,251~259
- 唐领余,沈才明,1995b. 青藏高原全新世植被与气候. 见:青藏项目专家委员会(编):青藏高原形成演化、环境变迁与生态系统研究(学术论文年刊). 北京:科学出版社,251~259
- 宗浩,夏武平,孙德兴,1986. 一次大雪对鼠类数量的影响. 高原生物学集刊,5:85~90
- 夏武平,周兴民,刘季科,张晓爱,1991. 高寒草甸地区的生物群落. 见:刘季科,王祖望主编,高寒草甸生态系统(第3集). 北京:科学出版社,1~8
- Aarssen L W, 1989. Competitive ability and species coexistence: a "plant's eye" view. *Oikos*, **43**:369~375
- Aarssen L W, 1993. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist*, **122**:707~731
- Abrams P A, 1988. Resource productivity—consumer species diversity: simple models of competition in spatially heterogeneous environments. *Ecology*, **69**:1418~1433
- Abramsky Z, Rosenzweig M L, Pinshow B, Brown J S, Kotler B, and Mitchell W A, 1990. Habitat selection: an experimental field test with two gerbil species. *Ecology*, **71**:2358~2369
- Abramsky Z, Rosenzweig M L, Pinshow B, 1991. The shape of a gerbil isocline measured using principles of optimal habitat selection. *Ecology*, **72**:329~340
- Abramsky Z, Rosenzweig M L and Zubach A, 1992. The shape of a gerbil isocline: an experimental field study. *Oikos*, **63**:193~199
- Arthur W, 1982. The evolutionary consequences of interspecific competition. *Advances in Ecological Research*, **12**:127~187
- Bengtsson J, Fagerstrom T, Rydin H, 1994. Competition and coexistence in plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**:246~250
- Bertness M D, Hacker S D, 1994. Physical stresses and positive associations among marsh plants. *American Naturalist*, **144**:363~372
- Brown J S, 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs*, **59**:1~20
- Chesson P L, 1986. Environmental variability and coexistence of species. In: Diamond J and Case T J (eds.), *Community ecology*. New York: Harper & Row, 240~256
- Chitty D, 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology*, **38**:99~113
- de Jong G, 1982. The influence of dispersal pattern on the evolution of fecundity. *Netherlands Journal of Zoology*, **32**:1~30
- Dudgeon S R, Steneck R S, Davison I R and Vadas R L, 1999. Coexistence of similar species in a space-limited intertidal zone. *Ecological Monographs*, **69** (3):331~352
- Epp G A and Aarssen L W, 1989. Predicting vegetation patterns from attributes of plant growth in grassland species. *Canadian Journal of Botany*, **67**:2953~2959
- Ewel J, 1983. Succession. In: Golley F B (ed.), *Tropical rain forest ecosystems, A. Structure and function*. Elsevier, Amsterdam, 217~223
- Fry G, Iles T D, 1972. The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa. Oliver & Boyd, Edinburgh
- Grubb P J, 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biology Review*, **52**:107~145
- Grime J P, 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- Hanski I, 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, **37**:306~312
- Heard S B and Remer L C, 1997. Clutch-size behavior and coexistence in ephemeral-patch competition models. *American naturalist*, **150**:744~770
- Heinrich B and Raven P H, 1972. Energetics and pollination ecology. *Science*, **176**:597~602
- Holmes R T, Schultz J C and Nothnagle P, 1979. Bird predation on forest insects: an experiment. *Science*, **206**:462~463

- Howard W E, 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Mildly Naturalist*, **63**: 152 ~ 61
- Kotler B P, Brown J S and Ubach A S, 1993. Mechanisms of species coexistence of optimal foragers: temporal partitioning by two species of sand dune gerbils. *Oikos*, **67**:548 ~ 556
- Levins R, 1968. *Evolution in Changing Environments*. New Jersey: Princeton University Press
- MacArthur R H and Pianka E R, 1966. On optimal use of a Patchy environment. *American naturalist*, **100**: 603 ~ 609
- MacArthur R H and Wilson E O, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press
- Malloch D W, Pirozynski K A and Ravan P H, 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (a review). *Proceedings National Academy of Sciences USA*, **77**:2113 ~ 2118
- May R M and MacArthur R H, 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, **69**: 1109 ~ 1113
- Menge B A and Sutherland J P, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the role of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist*, **110**: 351 ~ 369
- Miller T E, 1982. Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *American Naturalist*, **120**:533 ~ 536
- Munguira M L and Thomas J A, 1992. Use of road verges by butterfly and burnet populations, and the effects of roads on adult dispersal and mortality. *Journal of Applied Ecology*, **29**:316 ~ 329
- Murray B G, 1967. Dispersal in vetebrates. *Ecology*, **48**:975 ~ 978
- Nevo E, 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**:269 ~ 308
- Paine R T and Levin S A, 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, **51**:145 ~ 178
- Pearson D L, 1986. Community structure and species co-occurrence: a basis for developing broader generalizations. *Oikos*, **46**(3):419 ~ 423
- Remer L C and Heard S B, 1998. Local Movement and Edge Effects on Competition and Coexistence in Ephemeral-Patch Models. *American naturalist*, **152**:896 ~ 904
- Robinson B W and Wilson D S, 1998. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's Paradox. *American naturalist*, **151**:223 ~ 235
- Sale P F and Williams D McB, 1982. Community structure of coral fishes: are the patterns more then those expected by chance? *American Naturalist*, **120**:121 ~ 127
- Schoener T W, 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist*, **122**:240 ~ 285
- Sevenster J G and van Aphen J J M, 1996. Aggregatoin and coexistence. II. A neotropical Drosophilae community. *Journal of Animal Ecology*, **65**:308 ~ 324
- Shmida A and Ellner S, 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetation*, **58**:29 ~ 55
- Shorrocks B and Rosewell J, 1986. Guild size in drosophilids: a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, **55**: 527 ~ 541
- Stephens D and Krebs J, 1986. *Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press
- Taylor D R, Aarssen L W and Loehle C, 1990. On the relationship between r/ K selection and environmental carrying capacity: a new habitat temple for plant life history strategies. *Oikos*, **58**:239 ~ 250
- Tilman D, May R M, Lehman C L and Nowak M A, 1994. *Habitat destruction and the extinction debt*. London: *Nature*, **371**:65 ~ 66
- Toda M J, Kimura M T and Tuno N, 1999. Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, **68**:794 ~ 803
- Weiher E, Clarke G D P and Keddy P A, 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, **81**(2):309 ~ 323
- Whittaker R H, 1970. *Communities and Ecosystems*. London: Macmillan
- Wiens L A, 1977. On competition and variable environments. *American Science*, **65**:590 ~ 597
- Wiens J A and Rotenberry J T, 1980. Patterns of morphology and ecology in grassland and shrubsteppe bird populations. *Ecological Monographs*, **50**: 287 ~ 308
- Wilson S D and Tilman D, 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, **72**:1050 ~ 1065
- Witman J, 1987. Subtidal coexistence: storms, grazing, mutualism and the zonation of kelps and mussels. *Ecological Monographs*, **57**: 167 ~ 187
- Wootton T, 1998. Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *American Naturalist*, **152**:803 ~ 825
- Zovel M, 1992. Plant species coexistence—the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, **65**(2):314 ~ 320

(责任编辑: 孙大川)