群落内物种多样性发生与维持的一个假说^{*}

张大勇 姜新华

(兰州大学生物系干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000)

摘 要 本文根据作者对竞争排除法则的研究而提出了一个新的群落多样性假说。按照作者的观点, 占用相同生态位的物种可以稳定共存; 这样, 群落内物种多样性将受到 4 个基本因子所控制。它们分别是: () 生态位的数量; () 区域物种库的大小; () 物种迁入速率, 以及 () 物种灭绝速率。该假说强调区域生物地理过程与局域生态过程共同决定了群落内种多样性的大小及分布模式。

关键词 局域物种多样性, 物种分化, 区域物种库, 生态位, 竞争排除法则

A hypothesis for the origin and maintenance of within-community species diversity/ Zhang Dayong, Jiang Xinhua // CHINESE BIODIVERSITY. —1997, 5(3) :161 ~ 167

This paper formulates a novel hypothesis of community diversity on the basis of rejecting the competitive exclusion principle. Since we accept the view that many species could occupy the same niche, local species diversity is considered to be controlled by four fundamental factors, which are, respectively, () the number of niches in the community, () the size of regional species-pool, () species immigration rate, and () species extinction rate. The hypothesis suggests that both regional biogeographic processes and local ecological processes will play an important role in determining the magnitude and pattern of community diversity.

Key words local species diversity, speciation, regional species-pool, niche, competitive exclusion principle

Author's address Department of Biology & State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000

1 引言

由于环境污染和生境破坏等人类活动的影响, 大规模物种灭绝已成为当今社会所密切关注的一个焦点。生物多样性的急剧丧失对于自然资源利用及地球上生命支持系统的稳定维持有可能产生灾难性后果。保护生物多样性已成为全人类的共识。为了达到这样的—个目的, 我们当然应该首先了解产生及维持生物多样性的内在机制。

传统的群落生态学研究通常限定在一个较小的空间范围内, 主要探讨群落内部局域生态过程(如竞争、捕食、扰动等)对局域多样性(local diversity)的影响。不同群落之间的区域生物地理过程(如长距离扩散、物种分化、物种大范围内的灭绝等)的作用基本未予考虑。在这里, 局域(local)和区域(regional)分别指不同的空间尺度^[1], 前者以生态过程占主导地位而后者则以生物地理过程占据主导地位。区域尺度常常指大陆或次大陆, 而局域尺度却依赖于具体研究对象而定; 对于草食昆虫群落来说, 可能是 100 m² 的弃耕地, 而对于鸟类群落却至少需要数公顷的林地。局域尺度通常随研究对象的生物个体大小和巢区范围扩大而增加。Ricklefs^[1], Cornell 和 Lawton^[2]总结了近年来的工作, 发现仅考虑局域生态过程不能对群落种多样性提供一个切实合

收稿日期: 1996 - 08 - 19; 接受日期: 1996 - 11 - 26
^{*} 国家自然科学基金(No. 39500023)和国家教委资助项目

理的解释。

本文的目的是在总结以前有关工作基础上提出一个新的群落种多样性发生与维持假说,并与其它主要多样性假说进行比较。

2 局域过程与群落生态学理论

在本文中,群落是指生态系统中位于同一营养级上某些特定种群的组合,即我们是在常规意义上使用群落一词。例如,森林群落,草食性昆虫群落,鸟类群落等。群落生态学的核心之一是研究物种多样性。经典理论以 Hutchinson-MacArthur 等人的工作为代表,强调竞争作用对群落结构组建的重要性。他们这些工作的一个基本出发点就是高斯竞争排除法则^[3]。根据该法则,共存的物种之间必须有生态位分化,群落中每一个物种都必须占有其自己独特的生态位。不仅如此,他们还更进一步地认为物种共存必须符合极限相似性理论:即共存物种间生态学上的相似性必须低于一个极限值,这样,群落内物种数目的多少就可以和“能往一个箱子塞满多少球”这个问题相比拟。从极限相似性理论的角度,群落内各个种在生态空间内有规律地占据各自的位置。例如,Hutchinson 著名的“1.3 比率”。Hutchinson 在综述了鸟类和哺乳类数据之后发现共存的相邻物种对之间大小(以长度单位计)比率一般为 1.3。传统竞争学说近年来也有所发展,有越来越多的人开始重视其它一些局域生态过程(尤其是捕食和扰动)对竞争共存的影响。

仅考虑局域生态过程的群落生态学可以作出以下 3 个预测^[1]:()在相似生境条件下群落结构趋于相同;()群落对物种侵入具有抵抗力;和()区域种多样性与局域(群落)种多样性相互独立。在具有相似环境条件的地区,个体的适应以及群落结构与功能的特征都要符合当地条件所规定的限度。尽管在相似条件下,植物和动物个体的形态与功能常常都趋于相似,但有许多实例说明物种多样性并没有趋同。在相似条件下,群落内物种数目经常可相差数倍甚至一个数量级^[1]。Orians 和 Paine(参见文献[1])也指出,“与植物生长型相反,植物种丰富

度不是趋同的。”

如果群落内物种数目已经饱和(即如果箱子已经为大小一定的球所填满),那么新物种的加入必须有旧物种的退出。因为当地物种比外来种更适应当地条件,所以外来种侵入几乎是不可能的。已有许多成功的物种入侵实例,但通常是发生在频繁扰动的生境或物种匮乏的岛屿^[1]。成功引种往往会导致原有类型的灭绝,但一般是由于捕食和疾病缘故而不是由于竞争排斥。最后,如果当地条件决定了局域(群落内)种多样性,区域种多样性变异对局域多样性影响应该甚微(图 1)。Cornell 和 Lawton^[2]总结了各个方面的证据,发现局域

图 1 生态群落中局域物种丰富度和区域物种丰富度关系的两种理论曲线

Fig. 1 Two kinds of theoretical curves of the relationship between local and regional species richness in ecological communities

群落往往是非饱和的;局域种多样性随区域种多样性的增加而增加(图 1,类型)。由于理论预测与事实有相当大的偏差,故有越来越多的人开始对极限相似性理论并最终对竞争排除法则的正确性产生了怀疑^[4-8]。

3 竞争排除法则

竞争排除法则最清晰的表达方式是完全相同的物种不能共存^[9]。一些生态学家认为, 既然自然界中根本就不存在完全相同物种, 所以竞争排除法则就是一个毫无意义的“陈腐的格言”。具有这种观点的人很明显缺乏对理论问题的理解。本文中我们不能对这个问题展开深入的讨论, 但事实上, 只要竞争排除法则是正确的(这些人通常是接受它的正确性的), 它就肯定是有意义的。因为根据该法则, 共存的物种之间必须存在足够的差异; 或者说某个方面的种间差异对共存是必须具备的。而且竞争排除法则为我们试图寻找共存物种之间相似的极限奠定了坚实基础。

另外一些生态学家^[6,7,10,11]认为竞争排除法则本身就是错误的, 或者说完全相同的物种可以实现稳定共存(稳定共存的含义在这里是指如果一个物种数量很低时, 该物种将具有大于零的种群增长速度, 其数量将得以恢复^[8])。数学模型研究常用来支持这一论点。然而, 正如 Chesson^[8]所指出的那样, 对模型的解释却是错误的。简单地说, 如果两个种完全相同, 那么种内竞争效应和种间竞争效应是等价的; 稀有种个体数量除了随机增减外并没有任何力量能促使其上升。所以, 种群的相对多度变化将表现为随机漂变形式, 并最终将导致某一种竞争排斥所有其它种^[8-11]。Chesson 因而得出结论: 竞争排除法则不能被否定, 它仍然是所有竞争共存理论的基本立足点。传统竞争理论只是被近来工作进一步发展, 并非面临着根本挑战。但是, 我们必须注意, Chesson 的乐观结论是建立在忽略种内遗传变异和进化选择作用基础之上得出的^[9,12]。

生态学家通常认为种群动态过程和进化过程是不同时间尺度上的问题。如果这种观点是正确的, 那么我们确实可以忽略进化动态过程。但是在竞争排除法则这个问题上, 种群动态过程和基因频率动态过程肯定是发生在同一时间尺度的现象。对于完全相同的物种来说, 种间增长率差异小于种内基因型之间增长速率的差异, 因为整个种群的增长速率是基因型增长速率的加权平均。Hubbell 和 Foster^[11]说明完全相同物种之间产生随机灭绝所需要的时间非常长, 甚至接近于地质时间尺度。所以, 证实或否定竞争排除法则不能不考虑进化。

我们的工作^[9,12,13]说明稀有种和常见种在进化压力下会产生分化。即使在竞争压力保持恒定条件下, 稀有种在自然选择(或遗传漂变)作用下也可产生比常见种更高的种群增长率。我们注意到这样的一个事实, 即自然选择作用于个体(或更准确地说基因), 其结果导致个体优化而并非是使种群增长速度(或等价地种间竞争能力)达到最大^[9,12-16]。这意味着种群适合度仍然有进一步改善的余地。当种群数量很低时, 个体选择作用的结果同时也可提高种群适合度^[12]。在竞争共存这个问题上考虑进化因素, 我们得出了和前人完全相反的结论: 完全相同的物种可以实现稳定共存, 或者说不同的种可以占有相同的生态位。根据这一结果我们提出如下群落结构组建假说。

4 群落结构组建的一个假说

生态位概念可以很好地解释资源利用及资源利用方式明显不同的物种间的共存。但生态学相似的物种可以占有同一生态位。群落中的物种数远大于该群落所能提供的生态位数量。Hubbell 和 Foster^[11]关于热带雨林群落的研究, Den Boer^[4]关于白桦林地地表甲虫的研究, 以及 van der Maarel 和 Sykes^[17]关于欧洲石灰岩草地群落的研究, Lamont 和 Bergl^[18]关于澳大利亚西部灌木群落的研究, 都发现一个生态位一个物种的理论不能提供令人满意的解释。在这些工

作中,许多物种看起来共同享有同一个生态位。

哪些因素对群落结构和局域多样性有较大的影响呢?由于多个物种可占有同一生态位,历史因素、偶然事件及物种侵入次序都将影响群落结构。尤其重要的是,群落将是非饱和的,即新的外来物种可随时侵入并与现存的某些种共享同一生态位。所以,区域物种多样性(或称物种库^[19])将在很大程度上决定着局域群落种多样性。总体来说,我们认为,局域群落物种多样性由以下4个基本因素所控制:

- () 群落内生态位的数量;
- () 区域物种库的大小;
- () 物种迁入速率;
- () 物种灭绝速率。

为了更清楚地表达我们的思想,我们采用下面的简单数学模型。

首先我们只考虑一个生态位。用 N 表示区域物种库内的物种数,即所有可以在该生态位内生存的物种数; n 表示该生态位内现存的物种数。所以, $N - n$ 为物种库内剩余的潜在的物种数。 E 表示物种在该群落内灭绝速率(而非真正灭绝), C 表示物种迁入速率,因而我们有:

$$dn/dt = C - E \quad (1)$$

显然, C 取决于 $N - n$, 而 E 则为 n 的函数。最简单的形式是假定 C 和 E 都是线性函数^[19], 即

$$C = m(N - n), E = en$$

其中 m 和 e 都是比例常数, (1) 式可写成:

$$dn/dt = m(N - n) - en \quad (2)$$

根据(2)式, n 的平衡值为

$$n^* = (m/m + e) N \quad (3)$$

如果群落内生态位数量不止一个而是有 S 个, 那么该群落的总物种数 R 则为:

$$R = \sum_{i=1}^S n_i^* = \sum_{i=1}^S (m_i/m_i + e_i) N_i \quad (4)$$

其中下标 i 表示第 i 个生态位。(4) 式总结了所有影响局域种多样性的因子。下面我们对它们逐一进行简单讨论。

(I) 生态位数量 (S) 很显然, 它取决于我们怎样定义群落。在许多情形下, 我们可能很难对群落内生态位进行计数, 因为生态位本身就是一个很难定量的模糊概念^[20]。在本文中, 我们把生态位空间看成是可分为离散的若干份, 这只能是一种为了使讨论更加清晰而采取的近似。事实上, 占有不同生态位的物种之间也可能存在有相互影响相互制约, 只是它们之间的相互作用强度远低于生态位内物种之间相互作用强度。我们认为, 生态学文献中确定同资源种团(guild)的方法可以平行地移植过来用于确定一个群落内现有生态位的数量。

(II) 物种库大小 (N) 物种库是一个抽象的概念, 它必须通过众多的局域种多样性而体现。确证相邻地区的一个物种是否为当前群落物种库的成员, 需要具备该物种的生物地理学知识。由于物种分化速率对物种库大小有直接的影响, 所以我们还需要具备进化生物学及生物系统学知识。物种分化速率受许多因素影响, 例如对于植物来说有传粉方式、个体寿命、专性化学防御等等。物种库大小还与群落古老性及地质时代早期不同谱系的数量有关, 群落越古老, 通过物种分化积累的种数就越多。而群落地质历史上初始时刻的科属谱系组成对其后物种分化的进程显然要产生深刻影响。

- () 物种迁入速率 (m) 它与物种扩散方式、扩散距离及繁殖特征等因素相关。

() 物种灭绝速率(e) 在某一特定时间内,群落内物种灭绝的可能性通常依赖于该物种个体数量的多少。如果一个生态位总的资源空间保持不变,那么随着种数的增加平均种群大小也将下降;这就意味着参数 e 不可能是一个常量,而是随着群落内占有相同生态位种数的增加而上升。但是,由于扰动等因素的作用,生态位内现有种数和平均种群大小之间可能并不存在显著负相关关系;在这样情形下,假定 e 为常数可能还是比较合理的。

到目前为止,我们已经扼要地阐述了关于群落内物种多样性发生与维持机制的一个综合性假说。现在我们把它与以往的关于多样性的各种主要假说作一比较。

5 与其它多样性假说^[20]比较

5.1 生产力学说 该学说认为群落内种多样性随着初级生产力增加而上升。其它因子保持不变,生产力增加意味着平均每物种的个体数量也随之变大,即生态位资源空间加大。物种灭绝速率将会下降,群落内物种多样性则上升。生产力学说不能解释为什么施肥会降低植物多样性^[20],而本文提出的学说却可给出一个令人满意的解释。施肥改变了植物群落的生境条件,但其物种库却只能是原物种库的部分成员,因为时间短及邻近群落保持原状限制了被施肥群落其独特物种库的形成。对被施肥群落来说,这意味着其物种库大小将显著下降。虽然生产力提高,物种灭绝速率却未必下降甚至还有可能上升。这是因为原有的本来不属于改变后生境固有成分的物种将被竞争排斥掉。

5.2 空间异质性学说 该学说认为空间异质性越高物种多样性就越大。在这一点上,本文新提出的假说与传统的解释是完全一致的:即空间异质性提高了生态位数量,并因而提高了群落内物种多样性。空间异质性还有可能提高物种分化速率,并进而提高物种库大小。物种库大小的增加又会对提高局域多样性有促进作用^[4]。

5.3 气候稳定性学说 该学说认为物种多样性随着气候变异幅度增加而下降。但事实上并没有足够证据支持这一结论^[20]。从本文新假说角度来看,气候变异幅度增加既可以提高生态位数量(提高局域多样性)又可以降低生态位有效资源空间的大小(降低局域多样性)。所以,气候稳定性与多样性之间可能并不存在着什么内在的联系。

5.4 进化时间学说 该学说认为进化时间越长,群落越古老,则种多样性就越高。任一群落的物种库必须有足够长的时间才能积累起来,如果时间不足,种多样性必然要受到制约。进化时间学说事实上是本文新学说的一部分。

总而言之,本文所提出的多样性假说可以融合许多其它多样性学说,因而相对来说是比较完整的。

6 物种多样性的冗余

根据本文提出的假说,任何群落的种多样性都要受到区域过程和历史偶然事件的影响。这意味着群落内组分种之间的协同进化还不足以缓冲外加变动对群落结构的影响。同样地,一个系统的功能(包括它的稳定性)并不强烈地依赖于它的多样性,换言之,有些物种在群落内是冗余的。每个生态位内只要有一个“占领者”就可以保证系统功能的正常运转。按照本文的观点,区分所谓的关键种与冗余种显然不合适。一个生态位内的所有种都可以称为冗余种,因为把它们其中的某一个从群落内去除并不会影响整个群落的结构与功能,在这个意义上,它们都是冗余种;但是,如果一个生态位内所有其它种都已去除只剩下其中某一个时,该种如果再从群落中损失将造成该生态位为空余的生态位,在这个意义上来说,它就又成为关键种。

Lawton 和 Brown^[21]综合多方面的证据之后认为, 生态系统内有大量的物种冗余。但是, 他们并未说明为什么会存在有物种冗余。

有物种冗余存在并不等于说我们可以对生物多样性丧失淡然处之。首先, 物种冗余是有限的, 并且我们往往并不知道最小种多样性应该是多少; 其次, 保护生物多样性有其美学和伦理价值, 并且对农业、医药等方面的生物资源开发利用也是极为重要的。

7 结束语

在反复强调了与传统观念的各种不同之后, 现在我们应该强调事物的另一方面, 即本文提出的群落内局域种多样性发生与维持机制假说在许多方面与传统学说是一致的。新假说是对现行理论的扩展而不是彻底推翻, 我们只取消了传统理论中一个种一个生态位的限制。许多人也从某种程度上产生了和我们类似的想法, 因此, 我们并不认为本文提出的假说全部是自己所独创的。本文只是把前人思想进行归纳总结并在一定程度上有所发展, 在这个意义上, 它是新的。

作为一个新的理论, 我们可以肯定它还不很成熟, 其中有许多前提假设需要检验。例如, 我们认为竞争作用在群落结构组建局域过程中是最主要的因子, 但在许多群落中捕食或扰动的作用也应给予重视^[20]; 多物种可以占有同一生态位的理论推断需要有明确的实验证据来支持; 以及不同生态位之间的相互依赖关系等等, 都有待我们更进一步深入的工作。从实际工作角度我们如何检验本文提出的群落多样性假说呢? 群落封闭实验(即把群落围起来使得生物的迁入和迁出过程无法正常进行)可以较好地满足我们的要求。如果群落结构只由局域生态过程所决定, 那么封闭群落将不会对群落产生太大的影响。

最后, 尤其值得强调, 生物多样性基础研究显然需要综合众多生物学分支学科的知识, 需要生态学家、系统分类学家、生物地理学家、遗传与进化生物学家的紧密合作。如果本文能引起大家的兴趣并认真思考生物多样性的理论问题, 那么本文的主要目的就已达到了。

参 考 文 献

- 1 Ricklefs R E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 1987, **235**: 167 ~ 171
- 2 Cornell H V, J H Lawton. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 1992, **61**: 1 ~ 12
- 3 Hardin G. The competitive exclusion principle. *Science*, 1960, **131**: 1292 ~ 1297
- 4 Den Boer P J. The present status of the competitive exclusion principle. *Trends in Ecology & Evolution*, 1986, **1**: 25 ~ 28
- 5 Abrams P A. The competitive exclusion principle: other views and a reply. *Trends in Ecology & Evolution*, 1986, **1**: 131 ~ 132
- 6 Silvertown J, R Law. Do plants need niches? *Trends in Ecology & Evolution*, 1987, **2**: 24 ~ 26
- 7 Fagerstrom T. Lotteries in communities of sessile organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 1988, **3**: 303 ~ 306
- 8 Chesson P L. A need for niches? *Trends in Ecology & Evolution*, 1991, **6**: 26 ~ 28
- 9 Zhang Dayong, Jiang Xinhua. Differential selection in sexes, genetic drift, and stable coexistence of identical species. *Oikos*, 1993, **68**: 177 ~ 182
- 10 Cole L C. Competitive exclusion. *Science*, 1960, **132**: 348 ~ 349
- 11 Hubbell S P, R B Foster. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J, T J Case (eds.), *Community ecology*. New York: Harper, 1986, 314 ~ 329
- 12 Zhang Dayong, Jiang Xinhua. Local mate competition promotes coexistence of similar competitors. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, **177**: 167 ~ 170
- 13 张大勇, 姜新华. 植物性别分配与植物群落中物种多样性的维持. *西北植物学报*, 1995, **15** (5): 106 ~ 109

- 14 Zhang Dayong, Jiang Xinhua. Is heterozygous advantage necessary for polymorphism in one-locus two-allele systems? *Journal of Theoretical Biology*, 1994, **166**: 245 ~ 250
- 15 Zhang Dayong, Wang Gang. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: an integrated approach to life history evolution and sex allocation. *American Naturalist*, 1994, **144**: 65 ~ 75
- 16 Zhang Dayong, Jiang Xinhua, Zhao Songling. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: II dioecy and optimal resource allocation. *American Naturalist*, 1996, **147**: 1115 ~ 1123
- 17 van der Maarel E, M T Sykes. Small scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science*, 1993, **4**: 179 ~ 188
- 18 Lamont B B, S M Bergh. Water relations, shoot and root architecture, and the phenology of three co-occurring *Banksia* species: no evidence for niche differentiation in the pattern of water use. *Oikos*, 1991, **60**: 291 ~ 298
- 19 Eriksson O. The species pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 1993, **68**: 371 ~ 374
- 20 Begon M, J Harper, C Townsend. *Ecology*. Oxford: Blackwell. 1986, 784 ~ 800
- 21 Lawton J, V K Brown. Redundancy in ecosystems. In: Schulze E D, H A Mooney (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin: Springer-Verlag. 1993, 255 ~ 270