

# 生态学复习2-By A.I.B

## Lecture 6 个体生态学

### 6.1 个体生态学概念

- 个体：在环境中生存和繁殖的基本的生物单位
- 个体生态学：生态学的一个分支，研究个体之间相互作用于个体和环境（生物环境、非生物环境）之间相互作用的一门学科
- 多角度：从生物学角度、从能量利用的角度、从生态适应的角度
- 从生殖策略的角度

### 6.2 从适应与进化的观点出发

#### 6.2.1 适应视角

- 真核生物、原核生物
- 自养生物、异养生物
- 单体化有机体（哺乳动物、鱼类、鸟类等等）、模块化有机体（珊瑚、海绵、许多植物等）
- $r$ 选择策略、 $K$ 选择策略

#### 6.2.2 能量利用角度

- 通过光合作用等自养途径获得能量
- 通过消费其他生物来获得能量

#### 6.2.3 生态适应角度

上述提到的单体生物和构件生物

#### 6.2.4 生殖策略角度

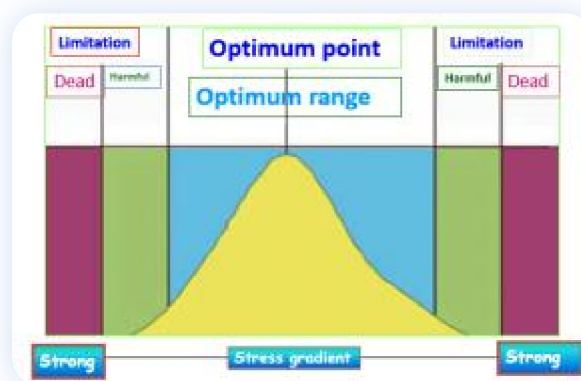
$r$ 选择策略、 $K$ 选择策略分别对应了繁殖的速度和最大容纳量

### 6.3 环境对个体的影响

生态因子作用的特点：（1）综合性（2）时段性（3）非等价性（4）直接性和间接性（5）不可替代可弥补性

### 6.3.1 生态因子作用规律

- 李比希最小因子定律：生物的数量取决于最不足的那一类生产因素
- 限制因子
- 稳定系统、因子间相互补偿
- 耐受性定律：生物的生存和繁衍不仅依赖于必需资源的可用性，还受到各种环境因素的限制；对任何环境因子而言，存在一个最小值和一个最大值之间的容忍区间（tolerance range），生物体只能在这个区间内生存
  - 生态幅ecological amplitude 对某一个生态因子的耐受范围
  - 生态位ecological niche 对多种生态因子的耐受范围
  - 不同物种、通个物种不同发育阶段的生态幅不同；不同物种对于相同的环境压力相应不同，生态幅受到生态因子互作的影响



### 6.3.2 环境对个体的影响

- 光照
  - 地球上光照具有不均匀性
  - 光照的几个特征：（1）光照强度（2）光谱成分（3）光周期
  - 光照强度：阴生植物、阳生植物，昼出动物、夜出动物等等
  - 光谱成分：紫光、青光抑制植物伸长
  - 光周期：一年之中日照长短的规律变化
  - 光周期现象（photoperiodism）：植物的开花结实受自然界日照长短(L:D)规律变化的影响，这种现象称为光周期现象。
- 温度
  - 温度与生长：三基点温度（最低、最适、最高温度），五温区
  - 温度与发育： $N, T_0, T$ 分别是发育的天数，生物学零度和环境温度，有效积温 $K$ 为：

$$K = N(T - T_0)$$

- **贝格曼定律**：分布在温度低的地区，个体大，利于保温，分布在温度高的地区，个体小，有利于散热。生态学上温度与动物个体的这种关系称为贝格曼定律
- **阿伦定律**：寒冷地区的内温动物，身体的突出部分，如四肢、尾巴和外耳，从高温区到低温区，有变小的趋势，称为阿伦定律
- 中温区：指恒温动物代谢速率较为稳定的温度范围
- 水
  - 水盐平衡机制
  - 干旱、洪涝的响应
- 土壤、污染物等
  - 适应代价：生理代价、生态代价、进化代价
- **大地女神假说**：地球表面的温度和化学组成是受地球表面的生命总体(生物圈)所主动控制的,当地球大气的化学成分,温度和氧化状态受天文的,物理的或其他的 干扰而发生变化,产生偏离后,生物将通过改变其生长代谢,如光合作用吸收 $CO_2$ 释放 $O_2$ ,呼吸作用吸收 $O_2$  释放 $CO_2$ ,排泄废气物和分解等过程,对偏离作出反应,缓和地球表面的这些变化.

## 6.4 适应与进化

**适应**：生物体特征性状随时间改变，使生物更加的适应环境的改变

适应度：生物体适应环境，达到更高存活率和繁殖率

**进化**：一个种群的遗传组成随着时间发生的改变；进化的过程依赖于遗传变异，在有限大小的种群中，进化的动力可以来自于选择（自然选择）也可以来自于随机的过程（中性假说）

- 微观进化：在种群的尺度上，时空尺度相对较小，一个种群的形态结构、基因频率发生改变，可能有新品种的诞生
- 宏观进化：在五中的尺度上，通常时空尺度相对较大，产生生殖隔离，形成新的物种

**组合适应**：生物对环境的适应通常并不限于单一的机制,往往要涉及到一组(或一整套)彼此相互关联的适应性,对一组特定环境条件的适应表现出彼此相联性,这一整套的适应特性称为适应组合. e.g. 骆驼对沙漠的适应包括血液浓缩、热能代谢等等

### 6.4.1 适应

- **趋同演化**：两个或者两个以上来自不同祖先的物种，却进化出了相似的特征，这是由于相似的选择动力造成的
- **趋异演化**：来自同一物种祖先的多个种群，却在不同的选择下形成了不一样的种群
  - **趋异适应**的结果使亲缘相同或相近或起源于共同祖先的生物,适应多种不同的环境而分化成多个在形态,生理和行为上各不相同的种,形成一个同源的**辐射状的进化系统**,这种适应方式**适应辐射**. e.g. 达尔文雀、三棘鱼

## 6.4.2 物种形成

- **异域物种形成**：通过大范围的**地理分隔**，分开的两个种群各自演化，形成生殖隔离机制
- **同域物种形成**：在没有地理隔离的情况下演化形成了新的物种（如植物的多倍体形成）
- **领域物种形成**：在一个分布区很广的物种，由于**边缘栖息地环境上的区别**，使种群内的次群分化、独立，虽然没有出现地理隔离屏障，但也能成为**基因流动的障碍**，在自然选择的作用下，逐渐形成生殖隔离机制而形成新种。领域物种形成常见于**活动性较少的动物身上**
- **生态位分离成种**：在母种群分布区内部，由于生态位的分离，逐渐建立若干子群，子群间由于逐步建立的生殖隔离，形成基因库的分离而形成种。

## 6.5 个体的生活史

个体的生活史对环境十分敏感

### 6.5.1 个体生物的生长模型

- 相关生长：生物个体在生长过程中的**各个部分成一定比例的响应生长**；Isometric scaling
- 异速生长：生物个体在生长过程中各个部分**不成比例的生长**；Allometric scaling

### 6.5.2 生活史

生活史：一个生物个体的**生长、发育、繁殖、生存**等有**规律的、顺序的**发生过程构成了生态学家所谓的个体生活史

- 生活史表征了一个生物体的时间表；生活史特征包括了：体型、生长速率、繁殖、寿命长短
  - 体型与生活史长短具有一定的关联（正相关性）
  - 相同的性成熟年龄，内温动物的寿命更长
  - 环境会影响生活史：食物效应（食物缺乏达到相同重量时间更长），温度效应（开花、产卵等时间变化）
- **达尔文恶魔**：一种一出生就立即繁殖的个体，利用所有的资源进行繁殖并且达到永生

## 6.6 生殖策略

不同的繁殖策略包括：（1）有性无性生殖（2）繁殖次数（3）性别比（一般平衡，但自然选择可能导致不平衡）（4）后代数量和大小的平衡（5）r选择策略和K选择策略等等

### 6.6.1 有性无性生殖

- 有性生殖：后代同时从**双亲获得遗传物质**的繁殖机制
- 无性生殖：后代从**单亲获得DNA**的繁殖机制
- 营养繁殖：无性繁殖的一种，后代总父母的**无性组织中**产生
- 孤雌生殖：无性繁殖的一种，**不经过受精就产生胚胎**的生殖方式

有性生殖需要消耗更多的能量，但是可以产生更多的遗传多样性

生物体同时也可以进化出雌雄同体和雌雄异体；当资源受限时，植物自交是首选，异交会消耗更多的资源

### 6.6.2 繁殖次数

一生繁殖一次与一生繁殖多次

### 6.6.3 有性繁殖策略

- Good health hypothesis: 选择更加健康的配偶
- Runaway sexual selection: 有**偏向性的选择具有某一个特征**的伴侣，导致这种特征持续的增强

### 6.6.4 r选择策略和K选择策略

- **r选择策略**: **个体小,寿命短,存活率低,但增殖率( $r$ )高**,具有较大的扩散能力,**适应于多变的栖息环境**
- **K选择策略**: **个体大,寿命长,存活率高,适应于稳定的栖息环境**,不具有较大的扩散能力,还具有较强的竞争能力,种群密度较稳定

## 6.7 个体行为

**个体行为**: 是生物体进行的从外部**可观察到的活动**.包括身体的运动(如奔跑,攻击),静止姿势的变化(如守卫的姿势),体色的改变,声音的发出以及气味的释放等

- **本能行为**: 各类**趋性** (趋光性、趋湿性...) 等
- **学习行为**: 生物体的学习行为简单说就是**用经验调整行动,以更好地适应环境**的一系列行为.经验的获取过程即是学习过程,学习的方式有: 习惯化,印随学习,联系学习,洞察学习.
- **功能行为**: 迁徙、攻击防御、取食、通讯、繁殖

**社会行为**: 与自己物种成员发生互动, 包括与配偶、后代、亲属、不相关个体等

社会行为可能导致**竞争加剧、疾病的传播**; 但是也会使得**寻找配偶更加容易**

**群居种**: 群居种具有一下几个特征:

- 几个成体生活在一起
- 亲代与子代重叠, 居住在一起
- 合作筑巢、孵化养护等
- 一个或者几个个体产生生殖优势, 具有不育的个体

## Chapter 7 种群生态学

## 7.1 种群的基本结构

种群的基本结构包括：年龄结构、性别比、种群分布、种群的社会结构

### 7.1.1 种群的年龄结构

**年龄结构：**种群中各个个体的年龄分布状况，也就是各个年龄级的个体在种群个体总数中所占的百分比

年龄结构主要包括：增长性、稳定型、衰退型

- 增长性：含有大量的幼年个体和较少的老年个体，再补充老年个体的同时还有剩余个体，所以呈现增长趋势
- 稳定性：各个年龄级比例适中，每个年龄级上新生和死亡个体接近相等
- 衰退型：含有大量老年个体，种群数量趋向减少

年龄结构中可以了解到什么：

- 种群的**抗逆性**，年龄结构越复杂，种群的适应能力越强
- 预测种群数量的发展趋势

### 7.1.2 性别比例

性别比例：种群中**雌性个体和雄性个体**的比例

了解性别结构及其变化趋势,可以预测**出生率的变化趋势**,性别比变化会影响mating system(婚配制度)和繁殖行为的变化,从而影响到繁殖力和种群的发展.

### 7.1.3 种群内分布

内分布：种内个体在其生存地理空间中的配置方式

常见的分布模式：

- 群聚分布
- 均匀分布
- 随机分布

样方方差可以用于表征种群的分布，假设有 $n$ 个样方，每个样方中有 $x_i$ 个个体，所有样方中该个体的平均值为 $m$ ：

$$S^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(x_i - m)^2}{n - 1}$$

- $S^2 = 0$ 时是绝对的均匀分布
- $S^2 = m$ 时是随机分布（分散度等于平均值）

严格计算先根据二项式定理写出分布函数，分别求解 $\langle n \rangle$ ,  $\langle n^2 \rangle$ ，利用公式  $S^2 = \langle n^2 \rangle - \langle n \rangle^2$ （有点惊讶方差得出来的结果跟平均值是同一个幂次级别的）

- $S^2 > m$ 时种群分布式集群分布

#### 7.1.4 种群的社会结构

社会结构：种群中各个动物的地位具有一定顺序的等级现象。等级的**数量和配置情况**构成了社会结构；社会结构出现后，必然会出现**社群分工**，社群分工不仅体现在行为上，也体现在**生理结构**上 e.g. 蜜蜂的社群分工

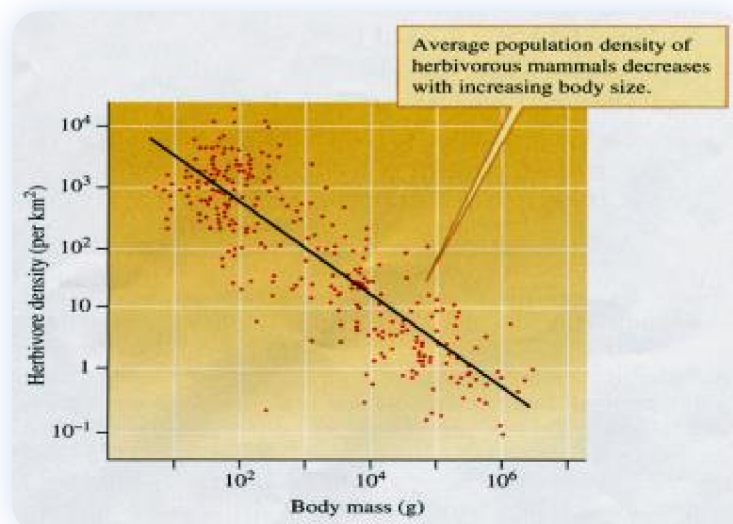
### 7.2 种群的密度和分布

#### 7.2.1 种群密度

- 种群丰度：在特定区域内种群**个体的总数**
- 种群密度：单位面积内的种群个体数
- 粗密度：每单位面积或体积中的个体数
- 相对密度：**单位时间**，**单位面积**所观察到的个体数  $D = \frac{n}{At}$
- 生态密度：单位栖息空间（种群实际所占据的有用面积或空间）内的个体数 e.g.采用每公里长灌木树篱中的个体数来表示鸚鸡的密度

#### 7.2.2 种群密度和个体体积的关系

体积和密度呈**负相关性**



- 随体积增大密度减小
- 水生比陆生同类物种，**密度大1~2个数量级**
- 同体积哺乳动物密度比鸟类高
- 植物体积和密度也呈现负相关



- $-\frac{4}{3}, -\frac{2}{3}$  是两个常见的幂次

种群密度主要由个体大小个所处的营养级决定；了解种群密度可以进一步了解种群能量流动，种群资源可利用性等等

### 7.2.3 种群的分布

种群地理分布：

- 地方种：分布在**单一的，孤立的地方**
- 广布种：有**非常大的地理分布范围**，甚至可以跨大洲

往往分布广泛的物种，物种数量相应也会多

### 7.2.4 生境质量对种群分布的影响

种群的分布跟生境质量相关 e.g. 人类的村落分布

## 7.3 种群增长和调控

- 出生率：指新生个体占种群总个体数的百分比
  - **生理出生率**：指种群在理想状态下能够达到的最大出生率（所以又称为最大出生率）
  - **生态出生率**：种群在一定时期内，实际条件下个体的繁殖速率
- 死亡率：死亡个体占总个体数的百分比
  - **生理死亡率**：最适条件下，所有个体因衰老而死亡
  - **生态死亡率**：一定条件下的实际死亡率，有一部分个体会死于饥饿、疾病等
- 迁入迁出：迁入率：从别的区域进入当前种群领地的个体占总个体数的比例；迁出率：离开当前种群区域的个体的比率
- 增长率、内禀增长率
  - 增长率：指单位时间内种群数量增加的比例(增长率)和个数(增长速率)
  - 内禀增长率  $r_m$ ：是指在环境条件(食物,领地和邻近其它有机体)**没有限制性影响时**,由种群内在因素决定的稳定的最大相对增殖速度
  - 种群增长率  $r$ ，每个世代的增殖数  $R_0 = \text{存活率} \times r_m$ ，世代时间  $T$  之间满足下列关系：

$$r = \frac{\ln R_0}{T}$$

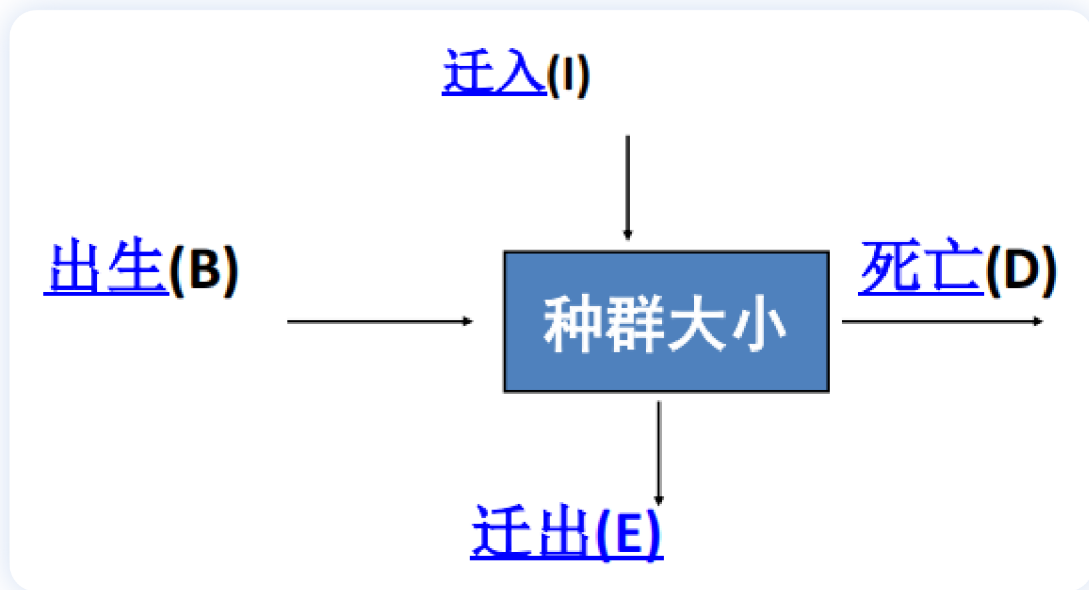
- **种群的环境容纳量**(carrying capacity)：某种群在一个生态系统中,即**一个有限的环境中所能稳定达到的最大数量(或最大密度)**,称为系统 或环境对该种群的容纳量常用  $K$  表示.
- **生命表**：生命表概括了一群个体接近同时出生（同生群）到生活史结束的命运

**同龄组生命表(cohort life table)**：记录一群相同年龄的 种群从出生到全部死亡的存活动态.这是一种最可靠方法, 但只适用于寿命较短的生物.



- 存活曲线：以生表中存活数量的对数值 ( $n_x$ ) 的对数为纵坐标, 以年龄为横坐标作图有123型存活曲线

### 7.3.1 种群增长的理论模型



种群增长模型中的基本假设 (1) **单种种群** (2) 每一个个体出生率死亡率相等 (3) 在理想空间中

对于一个时间序列来说：

$$N_{t+1} - N_t = bN_t - dN_t$$

其中  $b, d$  分别表示出生率和死亡率

#### 几何级数模型

最简单的模型是  $b, d$  不含时的情况：

$$N_{t+1} - N_t = (b - d)N_t$$

形成一个等比数列，简单的几何增长，按照离散的时间序列：

$$N_t = \lambda^t N_0$$

一些常数被吸收到了  $N_0$  中

#### 指数增长模型

单种种群，世代不重叠，或者世代重叠的但是繁殖有规律；资源无限，将上面的时间序列连续化：

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

其中 $r$ 表示瞬时增长速率，微分方程的解：

$$\ln\left(\frac{N}{N_0}\right) = rt$$
$$N = e^{rt} N_0$$

对比几何级数得到： $\lambda = e^r$

## 逻辑斯蒂增长模型

阿里效应：**密度过疏和密度过密都对种群的生存和发展是不利的**，每一种生物都有自己的最适密度，因此有了逻辑斯蒂增长模型，逻辑斯蒂模型满足的微分方程：

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

其中 $r_m$ 表示内禀增长率， $(1 - \frac{N}{K})$ 一项表示**环境阻力**，实际增长率和内禀增长率的关系：

$$r = r_m \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

环境阻力的生物学意义是：当新生了一个个体时，可利用的环境资源就会减小 $\frac{1}{K}$

但是简单的逻辑斯蒂模型忽略了一点，新出现的个体并不会立马对环境资源产生影响，而是具有一定的迟滞效应；带有时滞效应的逻辑斯蒂模型修正考虑这一点：

$$\frac{dN(t)}{dt} = r_m N(t) \left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K}\right)$$

将逻辑斯蒂方程分离变量求解：

$$\int_{N_0}^N \frac{dN'}{N'(1 - \frac{N'}{K})} = \int_0^t r_m dt'$$
$$N(t) = \frac{K N_0 e^{r_m t}}{K + N_0 (e^{r_m t} - 1)}$$

## 7.4 种群随时空的变化

### 7.4.1 种群随时间波动

种群波动：种群波动一般是指种群的数量随时间的变化而上下摆动的情況. 种群的波动是由内因(密度)和外因(环境)不断变化引起的.

种群具有周期性波动的特点（季节、年、十年）

- 年波动：主要是种群间相互影响造成的（如捕食等）

非周期性波动：种群爆发或者发生种群衰退

- 种群大爆发：**种群在短时间内迅速增长，个体大量繁殖的现象**（r-selection），在陆地生态系统和水域生态系统都有发生

- 种群衰落或灭亡：种群长期处于不利于生长的环境条件下，或在人类过度捕捞、栖息地被破坏等情况下，种群数量会持续下降，也就是种群衰落，甚至走向种群灭亡
  - 生态灭绝：一个种群数量减少到对整个群落或者其他种群微不足道时
  - 最小生存种群：种群为免遭灭绝所必须维持的最低个体数量

偶然事件可能会导致小种群的灭绝

#### 7.4.2 种群随空间波动

- 生境片段化形成岛屿（斑块片断）
- 集合种群：几个小种群在地理分布上分隔，但是种群之间有个体的移动，交配或传粉等而导致一定的基因交流和相互联系，这些有着相互联系的小种群可以称为集合种群。
- 大的和近的生境片段容易被占用

### 7.5 种群调节

**种群调节**：生物种群数量的变化过程，有趋于达到稳定的适宜种群数量水平的特征。当生物种群数量超过这个水平时，种群数量就减少；当种群数量低于这个水平时，种群数量就增加，这些过程称为种群调节

#### 7.5.1 外源调节学说（非密度制约）

种群参数受天气条件强烈影响

#### 7.5.2 内源性自动调节理论

强调种内成员的**异质性**，异质性可能表现在**行为上**，**生理特征上或遗传性质上**：认为种群密度的变化影响了种内成员，使出生率、死亡率等种群参数变化，主张把种群调节看成是物种的一种**适应性反应**

**行为调节**：社群等级使社群中一些**个体支配另一些个体**，这种等级往往通过格斗、吓唬、威胁而固定下来，通过划分地盘而把种群占有的空间及其中的资源分配给各个成员

**内分泌调节**：当种群数量上升时，种内个体经受的**种群压力增加**，加强了对中枢神经系统的刺激，影响了脑垂体和肾上腺的功能，和促生殖激素分泌减少和促肾上腺皮质激素增加。生长激素的减少使生长和代谢发生障碍，有的个体**可能因低血糖休克而直接死亡**，**多数个体对疾病和外界不利环境的抵抗能力可能降低**。

**种族遗传调节**：种群个体间存在着异质性，种群中具有**遗传多型**是遗传调节学说的基础；当种群数量较低时，自然选择有利于适于低密度的基因个体，种内竞争较小，种群繁殖力增高，促使种群数量上升，同样对于高密度的基因个体。

### 7.5.3 种内相互作用

- 种内竞争
- 种间合作

#### 种内竞争：

- 阿里原理（如上所述）
- 分摊竞争和争夺竞争
- 争夺竞争：竞争中胜利者为了它们的生存和繁殖需要，**尽量多地得到控制的必需品**，而竞争失败者则把必需品让给它的竞争胜利者，这就是争夺竞争。
- 分摊竞争：种群中所有个体都有**相等的机会去接近有限的资源**，都可以参加竞争，由于竞争**没有产生完全的胜利者**，有时全部竞争个体所平均获得的资源，都不足于维持生存所需的能量，使种群难以维持，这种方式即为分摊竞争。
- 植物竞争与自疏：植物种群内的竞争与动物即明显不同,作为**构件生物**，植物生长的可塑性很大，如在个体稀疏和环境条件良好情形下，枝叶茂盛，构件数很多；相反，在个体密生和环境不良的情况下，可能只有少数枝叶，构件数很少. 植物种群内竞争有两个特殊的规律：
  - 最后产量衡值法则：产量与种群密度变化无关

$$C = W \times density$$

- -3/2自疏法则：种群密度，种内对资源的竞争不仅影响到植株生长发育的速度，而且影响到植株的存活率。**在高密度的样方中，有些植株死亡了**，于是种群出现“**自疏现象**”。**密度越高，自疏出现越早**。

$$C = W \times density^{-\frac{3}{2}}$$

**种内合作：**种内合作是种群非常重要的一个方面，种群功能的重要特征是一方面与外界竞争，获取更多的资源和占据生境；另一方面是种内合作，**提供后代的成活率、对环境胁迫的耐受性以及****对捕食者的防御**等。

- 同种植物邻体效应的利用

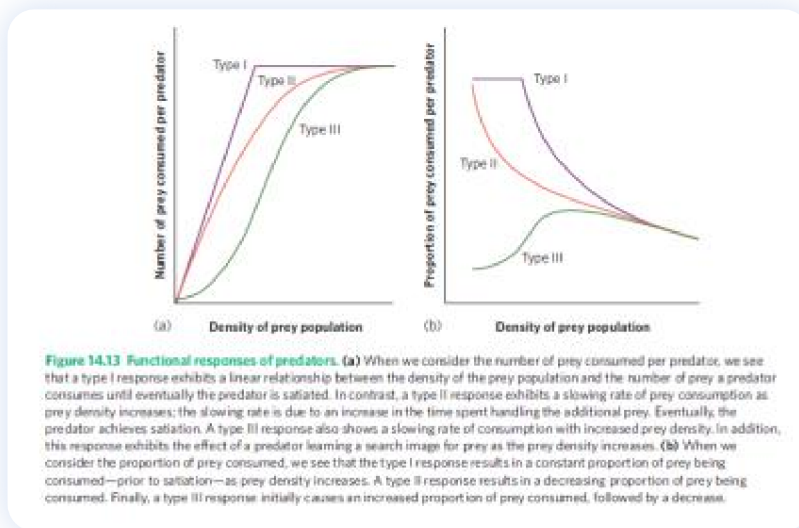
## Chapter 8 物种相互作用

- **Negative interactions:** 竞争、捕食、寄生
- **Positive interactions:** 互利共生、偏利共生

## 8.1 自然中的物种互动

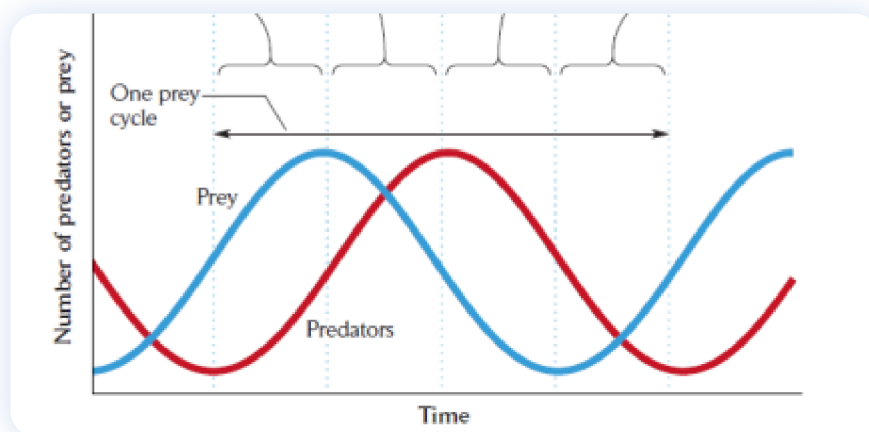
### 8.1.1 捕食

- 捕食类型：（1）传统捕食（2）植食（3）拟寄生（4）种间相残
- 捕食者和食草动物可以有效限制种群数量
- 捕食者密度对猎物密度的反映（数值上的响应）
  - 正相关
  - 无反应
  - 负相关
- 捕食者密度对猎物密度在功能上的反映



有三种类型的正相关曲线：分别是1型，2型（无脊椎动物类型），3型（脊椎动物型，S型）

- 捕食者-猎物波动周期 e.g. 山猫和野兔



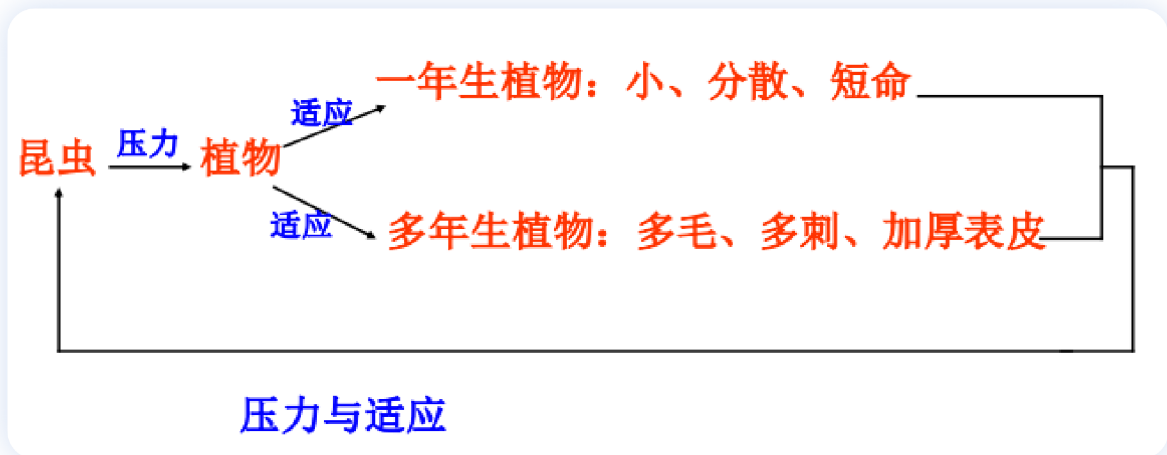
- *Lotka – Volterra model*: 描述了捕食者和猎物之间的数量关系，*Lotka – Volterra*的微分方程组如下：

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = (r_1 - \phi p)N \\ \frac{dp}{dt} = (-r_2 + \theta N)p \end{cases}$$

其中 $N$ 表示被捕食者的数量， $p$ 表示捕食者的数量；对于第一个方程式， $r_1$ 的符号是正的是因为在没有捕食者时，被捕食者的数量增加， $-r_2$ 是因为在没有猎物时，捕食者的数量下降， $r_2$ 是没有猎物时的瞬时增长率； $\phi$ 时捕食压力常数， $\phi$ 越大表示捕食者对猎物造成的压力越大

- 捕食的生态学意义：捕食是演化的动力 e.g. 降低活动频率逃避天敌；演化出更加具有隐蔽性的结构

捕食者和猎物存在如下图所示的协同进化：



### 8.1.2 寄生

- 寄生的类型：
  - 外寄生：附着在宿主的外表
  - 内寄生：生活在宿主体内
- 寄生虫的传播
  - 横向传播：在父母和后代以外的个体间传播
  - 传播媒介：寄生生物从一个宿主生物传播到另外一个宿主生物的中间物种
  - 纵向传播：由亲本传染给子代
  - 水库物种：可以携带寄生虫，但不会死于寄生虫在其他物种中引起的疾病的物种。
- 寄生生物和宿主数量呈现规律波动，S-I-R模型（易感者-感染者-康复者模型）：

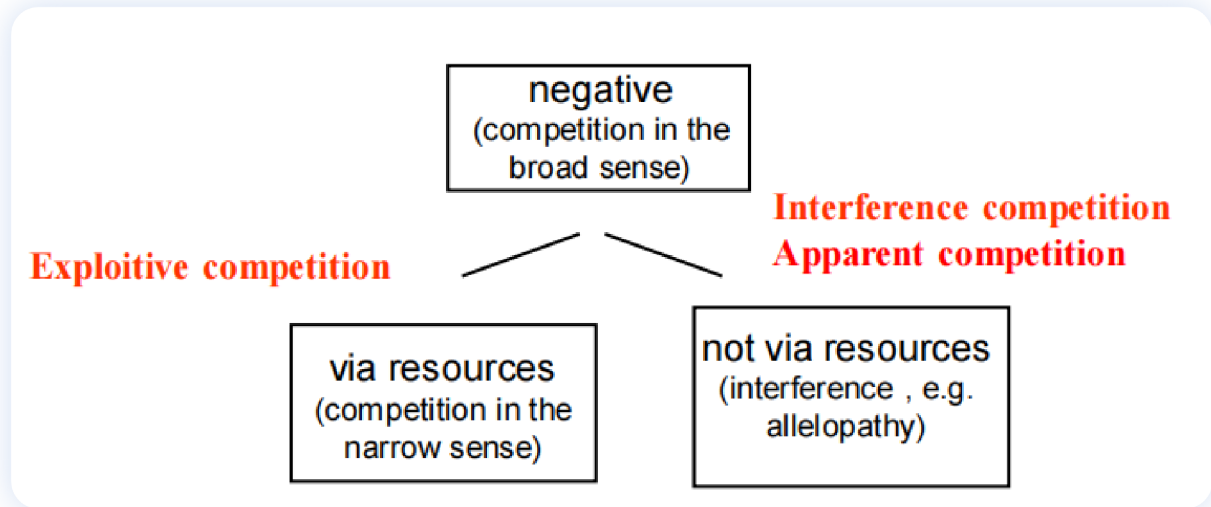
$$R_0 = \frac{S}{g \times b}$$

其中 $g$ 是恢复率， $b$ 是个体间的传播速率， $R_0 > 1$ 时会形成流感

- 寄生生物进化出具有进攻性的策略，而宿主进化出了防御机制；寄生生物趋势着宿主的进化 e.g. 兔子和病毒的协同进化：兔子进化出了更高的抵抗力，而病毒进化出了更低的致死率  
协同进化常常是有害的“负作用”减弱，甚至演变成互利共生关系

### 8.1.3 竞争

广义的竞争可以分为下面两种方式：



狭义竞争是对资源的竞争，广义上的竞争不直接竞争资源，而是通过各种干扰的方式进行竞争

- **利用竞争**：当一个物种个体开发利用资源到了其他物种没有办法利用剩余资源维持生存时，利用竞争就发生了；利用竞争发生的前提条件是有限的资源
- **李比希最小因子定律**：生物体数量增加直到最有限的资源供应阻止了进一步的增加
- **干扰竞争**：当竞争者不直接消耗资源，而是通过竞争手段保护资源
- **表观竞争**：两种物种具有相同的敌人，如寄生虫、捕食者、食草动物等等

它发生在两个物种共享同一个捕食者或相同的其他掠食因素的情况下。其中一种物种可能是捕食者的食物，而另一种物种则不是，但由于它们共享相同的生态环境，它们之间也会发生竞争。如果捕食者数量减少导致其捕食压力减小，那么第一种物种的数量就会增加，但由于竞争关系，第二种物种的数量却会下降。这就是为什么它被称为“表观竞争”，因为两种物种之间的影响是间接的而不是直接的。

**竞争排除原则**：两个物种收到同一个资源的限制时，不能无限期的共存；结果是一个物种完全排挤掉另外一个物种，或者产生生态位分化

竞争的结果可以被非生物条件、干扰和与其他物种的相互作用所改变。

竞争的数学模型实在 *Logistic* 模型的基础上进行修改，修改后的微分方程组如下：

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( 1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( 1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2} \right) \end{cases}$$

$\alpha, \beta$  表示竞争系数，分别表示在一个物种的环境中，一个物种对另外一个物种的竞争效应，竞争具有下列四种可能的结果（第一种情况难道方程存在多个形式不同的解，有点疑问）



- (1)  $\alpha > K_1/K_2$  或  $\beta > K_2/K_1$ , 两个物种都可能获胜; ???
- (2)  $\alpha > K_1/K_2$  和  $\beta < K_2/K_1$ , 物种1将被排斥, 物种2取胜;
- (3)  $\alpha < K_1/K_2$  和  $\beta > K_2/K_1$ , 物种2将被排斥, 物种1取胜;
- (4)  $\alpha < K_1/K_2$  和  $\beta < K_2/K_1$ , 两个物种共存, 达到某种平衡。

植物间相互竞争：不同于动物，植物不会移动，需要的资源更加类似，植物种群的定义更加模糊

- 植物的利用竞争：如地上争夺光照，地下部分争夺水和营养
- 干扰竞争：释放化学物质等

#### 8.1.4 互利共生

- 义务共生物种**：这种共生关系对两个物种的生存都至关重要
- 选择性共生物种**：在一定条件下两个物种才出现的共生关系，但并不是两个物种生存的关键所在
- 共生的作用，AFM...（不想看了）
- 共生的数学模型

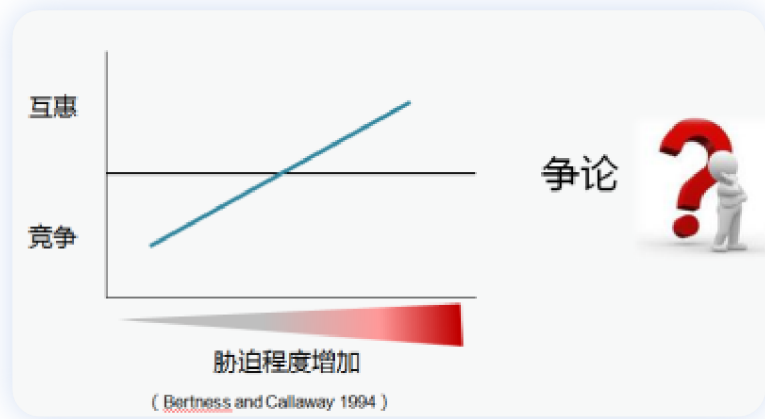
$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1 + \alpha N_2} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( 1 - \frac{N_2}{K_2 + \beta N_1} \right) \end{cases}$$

每一个物种的环境容纳量都因为另外一个物种而变大，因此在微分方程组中，一个物种对另外一个物种的影响应该加在分母上；但是要求  $\alpha, \beta < 1$  不然种群的环境容纳量将达到无限大

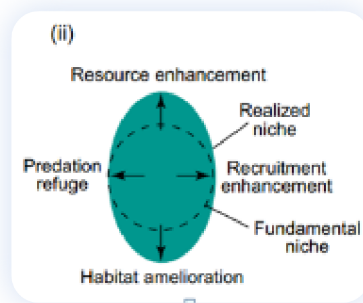
## 8.2 物种正向互作假说

### 胁迫梯度假说

随着胁迫的增加，逐渐由竞争变化为互利共生



## 生态位拓宽假说



## 资源互补利用假说

e.g. 稻鱼共生