**文献：**Holt，RD, Bonsall,MB. 2017. Apparent Competition. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2017.48:447-471.

**形式竞争**

胡蓉(学号:201401233xx)1, Robert D. Holt2

1. 清华大学生命学院生态学实验室，北京 100084

2. 美国佛罗里达大学生物系，佛罗里达 32611

Hu Rong(No.201401233xx)1， Robert D. Holt2

1. Laboratory of ecology, School of life sciences，Tsinghua University，Beijing 100084,PRC

2. Department of Biology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611 USA;

**Apparent Competition**

**Abstract:** Most species have one or more natural enemies, e.g., predators, parasites, pathogens, and herbivores, among others. These species in turn typically attack multiple victim species. This leads to the possibility of indirect inter- actions among those victims, both positive and negative. The term apparent competition commonly denotes negative indirect interactions between victim species that arise because they share a natural enemy. This indirect interaction, which in principle can be reflected in many facets of the distribution and abundance of individual species and more broadly govern the structure of ecological communities in time and space, pervades many natural ecosystems. It also is a central theme in many applied ecological problems, including the control of agricultural pests, harvesting, the conservation of endangered species, and the dynamics of emerging diseases.

**Key words:** apparent competition, apparent mutualism, character displacement, adaptive radiation, mimicry complexe, population, community

**摘要：**大多数物种都有一种或多种天敌，特别是：捕食者、寄生者、病原体、食草动物等。这些天敌同时也会攻击其它物种。这些被作用的物种之间存在间接相互作用，这种相互作用可能是正向的，也可能是负向的。形式竞争（apparent competition）是指，由于物种之间存在共同天敌，而引起这些物种之间负间接相互作用。这种间接相互作用广泛存在于许多自然生态系统中，通过种群的分布和丰盛度体现，并且在时空上深刻影响群落结构。形式竞争也是许多应用生态学问题的关键，这些问题包括有害生物控制、收获问题、濒危物种保护、以及流行病控制等。在有机微观尺度，形式竞争与个体动态巧妙联系。例如，生物体内的免疫作用与捕食者的影响在许多方面很相似，免疫能引发不同病原体之间的负间接相互作用。在有机中等尺度，形式竞争的存在与强度不仅取决于个体行为和生活史中的一些偶然小事，还取决于间接相互作用营造出的群落与空间格局。在有机宏观生态和进化尺度，形式竞争可能是物种地理分布区与适应辐射进化的主角，但这方面还亟待研究。

**关键词：**形式竞争，形式互惠，性状替代，适应辐射，拟态复合体，种群，群落

**1 导论**

相互作用广泛存在于有机体中，尤其是在生物与其天敌之间。天敌不仅包括捕食者，还包括食草者、食肉者、寄生者和病原体。天敌的存在会降低受害种群的丰盛度和空间分布。天敌有可能是高度专性的，但更多情况下，它会同时利用多物种，由于这些物种共享天敌，导致出现间接相互作用的可能（图1）。形式竞争的概念由来已久[84,134]。形式竞争（apparent competition）具体术语最初是由Holt在1977年提出，当时他在研究广食者（generalist predators）对猎物群落结构的影响。主要是指：由于共享一种或多种天敌的活动造成个体、种群、物种、或整个功能群之间的负间接相互作用。

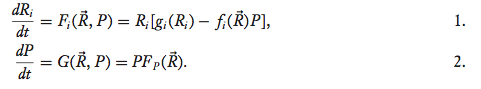
在随后的40多年间，生态学家们在应用生态学中做了大量研究，研究内容涵盖了保护生物学、入侵生物学、生物防治、资源管理以及流行病学等。对大量关于潮间带的研究进行分析，约有25%的实验中存在形式竞争，数量超过资源竞争[87]。早期有综述将形式竞争和无敌空间（enemy-free space）相联系[65]。近来综述着眼于在特定生态系统中的形式竞争，例如生物防治，自然保护，传染病生态学，生物入侵等，或为普通大众提供形式竞争的简要介绍。但自1994年以来，未有关于形式竞争的系统性综述发表。搜索web of science数据库，有1293篇文章都引用了Holt在1977年发表的文章，其中有1000多篇文章发表于Holt和Lawton 1994年的综述之后。本文进一步讨论形式竞争促进其与传染病生态学、生物多样性格局和进化生物学之间的联系。

**2 Holt 1977年文章中主要概念**

从以下几个方面对形式竞争进行讨论：从个体层面入手，然后是生态结构（从种群动态到群落结构），最后以涉及进化生物学和生物地理学的一些广泛问题结尾。

群落生态学的两大中心问题：一是，什么决定群落的组成？换言之，哪些物种可以共存，哪些物种会被区域群落淘汰？二是，什么因素决定共存物种的相对丰盛度？生态学者观测到：两个相关的生活空间不重叠物种在一起，物种A被排除，物种B的数量会增加。因此推断存在资源竞争或直接干扰影响。但Holt认为可能有天敌存在。例子是纽芬兰兔子。在纽芬兰地区（Newfoundland），曾经遍布北方森林的北极兔（*Lepus arcticus*），随着雪鞋兔（*Lepus americanus*）的引入，现在只有少量分布在苔原中。这两种兔子的分布格局是资源竞争调节的吗？Bergerud的研究结果表明：不是资源竞争，而是形式竞争。白靴兔数量庞大，支撑了庞大的天敌猞猁(lynx)的数量，降低了北方森林中北极兔的数量[16]。后来的研究又发现：这一形式竞争中的天敌并不是猞猁（尽管它对两种兔子都有一定影响），而是红狐(Red fox)，它的数量也随白靴兔数量的变化而变化。红狐极喜捕食北极兔，因此北极兔目前只生活在苔原多岩石地区，以逃避红狐的捕食[121]。

为研究这一案例中各物种间的间接相互作用，Holt建立了捕食压力下的猎物间接相互作用模型：



上述两个方程式整合了Holt1977年文章中的多个具体数学模型。*P*和*Ri*分别代表捕食者和猎物*i*的密度，*R*上的箭头表示猎物丰盛度的向量，*Fi*是猎物*i*的总增长率，*G*是捕食者增长率。在方程1中，*gi(Ri)*是在无天敌情况下的种均增长率，*fi* (*R*⃗) 是捕食者关于猎物种*i*的函数，*fi* (*R*⃗)*P* 的数值是猎物种i被捕食后的种均死亡率。假定每种猎物，种群数量增长与密度相关，不存在猎物种间的直接竞争。方程2表明捕食者数量严格受到食物限制，即它的种均增长率*FP*只依赖于猎物数量。假设捕食者一直存在，若系统达到平衡状态，且对于两个猎物种而言，都存在，那么捕食者平衡线（即种群数量保持不变）的斜率为负。因此，若这两种猎物能共存，则与只有单一物种相比，每一物种的种群数量都会降低。相应的，若捕食者一直存在，但两个猎物种不能共存，则其中一个猎物种通过维持捕食者的数量，而使另一猎物种数量减少直至消失。对猎物种群数量增长导致形式竞争这一现象做了如下定性假设：每一猎物种i的种群数量的增长都会增加捕食者的数量，从而降低每一猎物种的数量。因此，在某种程度上来说，一个猎物种对另一猎物种的负影响应该存在于许多理论模型中，而且这一负影响也应存在于许多拥有以两种或两种以上猎物的自然捕食者群落中。

在地球上，人类是优势的捕食者、杂食者、干扰者，人类的很多影响实质上属于形式竞争的表现。研究投机利用（opportunistic exploitation）发现：狩猎、采伐导致一些物种灭绝，并没有影响人类的生存与发展，因为总能找到替代物种，使人类继续这种恶性循环，不断增加稀有物种[25]。地球上人类的活动造成许多大型脊椎动物的毁灭。北美更新世物种大灭绝中应该是由于人类活动引起的形式竞争造成地懒、猛犸象、乳齿象等大型脊椎动物大规模灭绝，而鹿、野牛等小型动物存活[9]。

尽管上述模式比较概括，但是它提出了几点重要假设，这些假设为新理论的提出和自然现象的解释提供了基础。其中一条假设就是每一猎物都会影响捕食者的种群增长率。然而，有时尽管一种捕食者只以某一特定猎物为食，也会影响其它猎物种的死亡率，被称为顺捕（incidental predation）。人类活动中有许多顺捕现象，如渔业的顺捕,广普杀虫剂和除草剂的顺杀[109,114,116]。

Holt(1977)认为在多猎物捕食中，一种猎物受到捕食，会导致其它猎物种数量也会下降。Connell(1990)指出一种能为捕食者提供隐蔽场所的植物会使捕食更加容易，从而加剧捕食者对其猎物的捕食。有些植物为食草动物提供隐蔽场所，这些食草动物就会加大对其食物（即另一些植物）的采食。仙人掌在开阔的地方长势更好，而在灌丛阴下长势略差，这不是因为仙人掌与灌丛之间存在直接竞争，而是在灌丛阴下，以仙人掌为食的昆虫数量更多[29]。隐蔽场所引起的形式竞争结果与利用竞争的结果完全相反，会增强入侵物种的增长。例如，一种入侵类海藻增长速度很快，因为它为当地食草动物提供了隐蔽场所，这些食草动物加剧了对当地海藻的捕食[44,101]。在阿根廷的安第斯山，树旁的灌丛能通过改变物理压力从而有益于树苗的更新，但与此同时，灌木丛还为拟地甲提供了隐蔽场所，拟地甲以这些树苗为食，因此灌丛对这些树苗的净效益为负[34]。形式竞争主要指除利用竞争和干扰竞争以外的所有猎物种之间的负相互作用，也就是共享天敌带来的潜在影响。

为研究捕食行为对群落结构的影响，Holt[56,58,65,68]分析了方程1和方程2的一种特例，即Lotka-Volterra模型的猎物逻辑斯蒂增长。第*i*个猎物的内禀增长率为*ri*，用捕食率*ai*表示捕食者对第*i*种猎物的线性功能反应和数值反应，当猎物稀少时，第*i*种猎物的种均增长率为*ri*-*aiP*，支撑的最大捕食者强度密度为*Pi*\*=*ri*/*ai*。**在形式竞争中处于优势地位的猎物种应该是*r*/*a*高的种群，支撑最大的捕食者数量**。这样就创立了形式竞争的P\*经验规则，与资源竞争的R\*规则，离散世代的宿主-寄生物模型规则类似。所有猎物的环境容量不断增加，促进捕食者数量的增长，使得*r*/*a*值低的物种更难以生存。在物种丰富的群落，由于形式竞争影响的扩散，一些物种就会被排除。若猎物种之间*r*/*a*的值差别很大，则*r*/*a*值小的更易受到形式竞争的影响，而*r*/*a*值高的猎物对捕食者存在较高的耐受度，所受影响小。在所有实验中都观测到形式竞争的不对称性，无一例外[33]，而且这一不对称性也有其理论基础[26]。

在自然生态系统中，形式竞争和其它种间相互作用会同时出现。在图2所示的食物网中，存在资源竞争，形式竞争，以及其它共享天敌带来的影响。捕食、直接竞争、资源竞争在决定物种共存中的作用，已研究得比较深入。其中拥有共享天敌，彼此间相互竞争的物种组成的群落是早期理论研究的重点。研究结果表明，若一种猎物具有资源竞争的优势，而另一种猎物更耐受捕食，则两种猎物共存。捕食行为的减弱会降低猎物种共存出现的概率。许多实验表明，移除食物链顶端的捕食者，该群落的生物多样性会降低，群落结构也会发生重大变化，显示了捕食在猎物种共存中的重要作用。越来越多的人意识到要理解多物种群落中的物种共存，需要更透彻了解食物网[12,37,51,60,65,83,96,126,129]。

从食物网角度研究物种共存常提到Holt (1977)的捕食者-多猎物模型是。Chesson和Kuang(2008)明确了在三营养级系统中处于中间营养级的被捕食物种共存的条件，处于顶级的捕食者和处于最底层的资源都符合逻辑斯蒂增长模型（logistic growth）。这一条件与Lotka-Volterra模型中物种共存条件相似：ρ＜＜。这个比率是被捕食物种种群密度较小时的比率，而ρ表示资源和捕食者对猎物的影响,是猎物在低密度时的相对适宜度，是资源和捕食对内禀增长率影响权重的复合。当资源更新速度很慢时，资源竞争对纯竞争作用的影响增大。若捕食者对聚集地外的其它猎物的依赖性较低（即聚集地内猎物的捕食压力增大），则共同天敌带来的影响更强。在资源完全分割的情况下，若猎物种共享完全相同的捕食者，则猎物种可以共存；相反，若每个猎物都有各自特化的捕食者，当它们共用同一资源时，则这些猎物种可以共存。若特化捕食者的种群更新快，即符合逻辑斯蒂种群增长模式，会使竞争同一资源的多种猎物共存成为可能。在多营养级系统中共享天敌和资源竞争都会促进生态位分化。因为资源和共同天敌的隔离，以及种群密度对种群增长的制约都会导致生态位分化。值得注意的是被捕食物种的存在与否会影响观察结果。Abrams认为，当形式竞争淘汰某一猎物种时，竞争系数（competition coefficient）会突然改变。而Chesson和Kuang也认为存在严格分级的营养级。但Rossberg在研究食物网中的物种共存时，发现了食物网中复杂的相互作用形式，以及模糊的营养级关系。他认为，即使在复杂的食物关系网中，若种群密度与生产者的关系较弱(即资源竞争不是主要竞争)，且捕食压力大，会增强形式竞争[2,38,58,86,88,111]。

生态学长久以来一个主要问题就是解释沿环境梯度分布的物种多样性。一些生态学家认为，当种群繁殖力高，非生物环境因素良好时，物种多样性可能高。但是，在Lokta-Volterra模型中，增加处于底层的物种的种群繁殖力，或降低不受种群密度影响的总死亡率都不利于物种共存。大量证据证明纬度梯度越高，食草作用越强，捕食昆虫强度越大，寄生越强，表明这些环境中有更强的形式竞争[115]。对于有共享天敌的群落，按照初级生产力梯度分布，生产力处于中等水平的群落更具有形式竞争，因为随着生产力的增长，其它限制因素会逐步限制捕食者对猎物的数量反应[99]。要检验这种假说的正确性，就需要更多的不同体系间的比较，如对潮间带间接相互作用的研究[87]。

放宽对Lotka-Volterra模型限制。猎物种的增长不一定需要符合逻辑斯蒂增长。但是，当猎物种增长呈现阿冷效应（Allee effect）时，可能出现其它稳定状态。若同时存在形式竞争和资源竞争，并且基本资源数量不变，则即使不存在阿冷效应，也会出现其它的稳定状态。根据初始条件，任一猎物种都可以与捕食者共存，而淘汰另一种猎物。Chase对这一模型做了扩展，用实验检验模型，用田鳖-肺螺体系。与理论分析相同，在资源丰富度处于中等水平时，其稳定状态出现，反映资源竞争和形式竞争的相互作用。在这一实验中肺螺的大小具有的隐蔽场所不同。另一种对捕食者-猎物之间相互作用重要的种群结构形式就是这些物种的空间分布。若存在绝对的隐蔽场所保护一个猎物种中的某些个体，则缺少隐蔽场所的猎物的生存压力将会增大。若隐蔽场所数量有限，则隐蔽场所也会成为竞争的对象，导致猎物种之间的共存。隐蔽场所是Holt的空间过程以及种群结构对形式竞争影响理论的一部分[36,51,56,59,65]。

若捕食者的功能反应呈非线性，则情况更复杂。在捕食者的食物选择发生适应性变化，且捕食者的食物有限的条件下，当捕食者的功能反应达到饱和时，短期内猎物种之间呈互利共生关系，但当达到平衡时，它们之间仍为形式竞争关系。这一功能反应是不稳定的。后续研究揭示了非线性的功能反应以及不稳定的种群动态如何减弱形式竞争，在有些情况下甚至会导致形式互惠。捕食者食物有限对形式竞争的理论影响极大。捕食者干扰会降低捕食者对任一猎物种的数量反应和功能反应，因此会减弱形式竞争。如果捕食者数量有限，如捕食者在食物链中处于较高位置，则形式竞争不会出现。当捕食者的功能反应趋于饱和或改变时，有可能出现形式互惠。在拥有共同捕食者的群落中，捕食者的功能反应和数量反应成为接下来几十年的一个研究热点[2,11,56,95]。

形式竞争的野外实验研究。在芬兰的奥兰群岛上，*Cotesia melitaearum*寄生于网蛱蝶（*Glancille fritillary butterfly*），而*Gelis agilis*寄生于*Cotesia melitaearum*的茧中，现人为向这一系统添加*Gelis agilis*的另一宿主*Cotesia glomerata*的茧，而*C.glomerata*与*C.melitaearum*之间不存在资源竞争。第二年，*C.melitaearum*的数量明显下降，与形式竞争理论研究结果相同。在营养级复杂的群落中，Morris等人设计了一种食物网，食物网中存在潜叶虫的共位群（guild），而且相同的拟寄生生物寄生于哪些宿主等信息也很明确。然后除去群落中的双翅类昆虫和鞘翅类昆虫幼虫的一种宿主，观察结果表明余下的宿主在第二年被寄生率大大减小。还有就是笋瓜花（squash flower），以其为食的昆虫和昆虫体内的寄生生物构成的食物网，这一群落结构明显符合形式竞争的条件[40,50,92,131]。

过去形式竞争理论研究涉及的物种种类相对较少，而量化多物种群落的复杂食物网是研究形式竞争的一大进步，远超图1所示的简单模型和图2所示的定性食物网。但值得注意：由于捕食或寄生作用太强时，有些物种可能消失，或者只有在它们找到隐蔽场所时才能存活。Tack等人构建了一个量化的食物网，食物网包括好几种潜叶虫，以及寄生于橡树的拟寄生物种，然后改变一种潜叶虫的数量，观测结果表明并未出现形式竞争，而是出现了形式互惠，其他物种数量都增加了。但当用针对鳞翅类昆虫的杀虫剂使鳞翅类昆虫幼虫数量降低时，结果却相反。Frost等人的研究表明量化的食物网确实可以用于预测寄生率和宿主数量的变化。这项研究证明了形式竞争是影响昆虫群落结构的一个重要因素，但是这个结果与Tack等人的结果相反，说明了我们在解释对形式竞争产生影响的生态环境中的偶然性因素时要格外谨慎。在北极圈高纬度地区，宿主与拟寄生生物之间的相互作用大多是形式竞争。但鸟类捕食和蜘蛛捕食所产生的死亡率和拟寄生生物作用效果相同。鸟类、蜘蛛和拟寄生生物也会参与共位群内的捕食，这会减弱由共同天敌所引起的食物网中各猎物种或宿主之间的相互作用。把形式竞争的理论研究与野外观测研究相结合还有很大距离。在自然界，资源对任何有机体都十分重要，只要存在共享资源，就存在资源竞争。资源的可获得性可间接影响猎物对捕食者的耐受性。资源充足的猎物内禀增长率高，在高捕食强度下也能存活。相反，共同天敌有时也会引起猎物种间正相互作用，但需要具体生态系统中的各种偶然因素[47,68,110,126,132]。

接下来从生物不同的组织形式来研究形式竞争，首先从宿主个体内的生物开始。

**3 有机体内的形式竞争**

越来越多的人认识到从种群和群落的角度研究有机体会有意想不到的结果。多细胞生物是不同细胞群的集合，这些细胞群之间的相互作用以及入侵的病原体都能反映出这些细胞形成的种群和群落的基本动态。任何比病毒大的生物体内都含有能影响宿主健康的共生体，如人体内的肠道菌群。研究微生物群落的微观形式竞争显示：一种大肠杆菌对环境资源的利用率高，另一种则能部分抵抗T2噬菌体的感染。随着繁殖力的不断提高，抗感染的大肠杆菌逐步取代了前一种大肠杆菌，因为形式竞争的影响大于资源竞争的影响[17,63,78]。

在有机体内多细胞群之间也存在许多与形式竞争类似的相互作用。其中之一就是宿主的细胞群与入侵的病原体或寄生虫之间的相互作用。宿主的免疫系统与形式竞争中捕食者作用相同，会增强或减弱另一病原体影响。.

实验证明免疫反应能调节病原体之间的形式竞争。将致病性和非致病性的夏氏疟原虫(*Plasmodium chabaudi*)混合在一起，分别导入免疫缺陷和免疫正常的小鼠中，观察其感染情况。结果表明，与免疫缺陷的小鼠相比，免疫功能正常的小鼠中非致病性的疟原虫的种群密度更低，因为免疫系统正常的小鼠初次感染致病性疟原虫后激活了免疫系统，引起两种疟原虫间的形式竞争[33,107]。

形式竞争在病毒毒性进化中也起重要作用，这可以通过寄生物引起的宿主发病率或死亡率来测度。新进入的病原体创造新的免疫环境，可能会消灭与其竞争的对宿主无伤害的共生者。这种情况下宿主的非特异性免疫与寄生者的密度呈正相关，即入侵病原体的数量越多，非特异性免疫越强。这种现象实际上是形式竞争引发的结果[28]。

免疫引发的形式竞争之间会存在一些细微差别，有时会出现正间接相互作用。母系遗传的沃尔巴克氏体(*Wolbachia*)感染埃及伊蚊(*Aedes aegypt*)后，会引发其体内的免疫反应，从而抑制了埃及伊蚊体内的鸡疟原虫(*Plasmodium gallinaceum*)的数量，同时也会防止如登革热病毒和屈曲病毒等黄病毒的感染。相反，另一些种类的沃尔巴克氏体会增加其它病原体感染埃及伊蚊的概率[90]。蚊子体内的不同种类的沃尔巴克氏体的致病性会影响它们之间的相互作用。非致病性的wAlbB种会增加冈比亚按蚊(*Anopheles gambiae*)体内伯氏疟原虫(*Plasmodium berghei*)的数量，而致病性的wMelPop会降低宿主体内的疟原虫[72]。

本文讨论了在自然生态系统中共享天敌可能引起的各种结果，在宿主-寄生虫/病原体系中情况也类似，如可能出现形式竞争或形式互惠，各种群在时空上的区别，对物种多样性的影响，对生态进化过程的影响等。沃尔巴克氏体的研究很好地说明生态学理论的应用有助于解释这些多样性的结果。沃尔巴克氏体属胞内寄生，随宿主细胞的繁殖而繁殖。细胞繁殖动态具有不确定性，这种不确定性与宿主体内的寄生虫或病原体的种群动态、以及宿主的免疫反应相作用就会引发形式竞争或形式互惠，原因与捕食者-猎物体系相似[2,104]。

尽管起初人们认为免疫系统与捕食者作用很相似，因为免疫系统会引起不同致病原之间的相互作用，这与之前提到的湖泊系统中的捕食者的作用很相似，但是宿主-寄生虫/病原体系统更复杂，而且与湖泊系统不同[79]。

形式竞争的其他方面还有待进一步研究。Roy和Wodarz(2014)认为，调控宿主体内细胞动态的反馈机制可以引起形式竞争。复杂的调控机制同时也是细胞群落稳态的基础。而病毒和癌细胞会扰乱这种自我调控。如果干细胞受到感染，感染和未感染的干细胞都会产生负反馈信号，每种细胞都会回应这一信号，从而阻止细胞进一步的生长，这就像一个抽象的捕食作用。正是因为被感染和未被感染的干细胞都能产生这种负反馈信号，就存在某一种细胞被灭亡的风险。而且考虑到种群构成的随机性，以及回应细胞信号存在时间间隔，两种细胞可能都会消失。

**4 行为与其它可塑性状**

方程1和方程2中所表述的种群动态模型是对作用在此时此地的生物个体上的因素的即时表述。即使捕食者数量固定不变，行为变化和其它性状引起的效应能使一个猎物种影响另一猎物种，这一影响通过共同天敌来实现。这种可塑性状的影响可以扩大至时空的范围。许多农业实际问题更侧重短期内的解决方法。例如，一名农场主想知道，如果投放一种泛捕食者如瓢虫，是否有助于阻止一季中害虫的爆发。短期内是标准的非平衡态。

Holt和Kotler研究猎物种之间在当地群落内如何通过短期内对单个捕食者行为的影响而相互作用[67]。发现与此相关的一些时空群落。在短期内的封闭群落中，可以通过控制猎物B的数量来测量其对猎物A的捕食压力的影响，反之亦然。在简单模型中，假定捕食者觅食时遇到猎物的概率是固定的，而且它捕获一个猎物所用的时间也是固定的。这些假设决定了这是一个典型的周期方程[95]。一个猎物种群密度的上升都会降低捕食者对另一猎物的捕食压力。这会引起被捕食物种之间的短期的种间互惠[1]，这一影响可通过种群瞬时增长率体现。这一影响有着重大意义：如果一个猎物种数量上升，捕食者将分给它们更多的时间和精力，这会降低对另一猎物的捕食。例如，在印度的吉尔国家森林公园，人们投放牲畜以吸引狮子的注意，从而达到保护被狮子捕食的另一些濒危物种的目的。

在开放群落中，捕食者的另一短期行为就是它们是否选择进入或离开某一猎物聚集地。某一聚集地被捕食物种数量的剧增也会引起捕食者数量的剧增，大量的捕食者涌入这块聚集地，因为在此捕食成功率很高。这会带来一些影响，其一就是如果这种行为效应是出现在某一代捕食者内（即捕食者数量整体不变），那么这一块聚集地内捕食者数量的增加就会导致这一群落内其它地方捕食者数量减少，从而缓解了其它地方猎物的生存压力。因此，这会导致群落内种间互惠。但是在这一聚集点内，会出现一些有趣的影响。

当捕食者聚集在一小块区域内,猎物的数量会急剧下降。有时猎物种（通常为食草者）会抛弃这一块地方，去牧草更充足的地方。如果此时捕食者满足经典最优觅食理论，每个捕食者之间互不干扰，而且对食物无明显偏好性，那么两种猎物种余下的种群密度会因为对方的存在而降低。换言之，捕食者的最佳觅食对策会导致这一聚集区内猎物种的负种间相互作用。若对此进行试验验证，在捕食者数量未变化之前，短期影响是种间互惠，例如，温室短期试验表明，粉虱的存在会降低螨虫对西花蓟马的捕食。随着时间的推移，形式竞争出现的概率在上升，这可能是因为在开放系统中大量捕食者从别处迁移过来，或是因为捕食者的大量繁殖导致数量剧增[130]。

限制捕食者数量出现的结果可能与上述相反。例如，如果捕食者不能分辨不同质量的猎物，那么在这一小块聚集区内会存在正负两种种间相互作用。在聚集区内，高质量的猎物会吸引捕食者，从而增加当地低质量的猎物的死亡率，这是负间接相互作用。而低质量的猎物总体上降低了捕食者觅食的价值，因此捕食者更倾向于离开，这是正间接相互作用。在拟寄生生物中的相似现象就是虫卵浪费，雌性将卵产在低质量的宿主上。如果雌性产卵数量一定，那么这就会导致这一代高质量宿主体内的虫卵减少，而且下一代宿主整个种群中被寄生个体的数量也会减少。这会导致不同种类宿主间的正负间接相互作用。如果捕食者随机进入或离开某一聚集地，那一区域内的猎物种可能呈现正间接相互作用，因为捕食者数量不会随之增加，并且捕食者若不是某一物种，其它猎物种的生存压力会相应减小。关注食物选择、聚集地选择等这些捕食者行为细节，及其所需时间，会对被捕食物种之间间接相互作用的强度和形式有不同的影响[71]。例如：一个入侵物种，亚洲网兜养贝，即使在数量很少时，也会吸引如钻孔腹足类（以贝类为食）来聚集地，从而降低当地蛤蜊的数量，因为共同天敌钻孔腹足类的数量会增加，从而引起入侵贝类和当地贝类之间的形式竞争[31]。

除了食物选择、聚集地选择外，其他的行为变化也会极大地改变方程1和2。Holt认为捕食者变动减轻了形式竞争对物种共存的影响。拟寄生学研究表明，拟寄生生物选择宿主的专一性使得在共同天敌下的多种宿主共存成为可能，减轻了形式竞争所导致的宿主种消失的倾向[54,80]。

Holt的模型表明，功能反应只与猎物种的数量有关。但越来越多的证据推翻了这一结论：功能反应还能与捕食者的种群密度有关，这与猎物行为有关。Abrams的模型表明，猎物种会平衡外出觅食所得和被捕食之间的风险，只有它们外出觅食时，才会被捕食，被捕概率与觅食时间的平方呈正比。如果两种猎物的行为都固定，那么一种猎物会降低另一种的种群平衡时的物种丰盛度。相反，如果猎物的行为发生变化，那么它们的被捕食率是捕食者种群密度的函数，与捕食者种群密度成比例变化。实际上，通过猎物种行为变化，捕食者之间会出现间接相互作用。Abrams认为，如果每一猎物种都会过度消耗资源，那么共同天敌的作用应是互惠的，因为捕食能控制猎物种的数量，从而减少它们对环境资源的过度消耗。将捕食者干涉引入功能反应抵消了捕食者数量的增长，因此减弱了形式竞争的消极影响。对于方程1和方程2中的模型而言，捕食者数量不再是食物的单一函数，猎物种的种群增长率和它们的功能反应都会影响捕食者数量[1]。

除行为外，其他性状上的变化也会引起形式竞争。给多态四膜虫（*Tetrahymena vorax*）投喂豆形虫（*Colpidium kleini*）时，会增大多态四膜虫的大小，它从而也能捕食甚至进一步消灭双小核草履虫（*Paramecium aurelia*）。研究者们越来越多地关注性状变化引起的种间间接相互作用，而这些相互作用往往引起形式竞争[14,97]。

**5 种群动态与群落动态**

要研究形式竞争对物种的分布和物种丰富度的影响，就需要长期跟踪观测种群在时空上的变化。长期实验观测种群形式竞争影响十分困难。要记录一个捕食者的种群的数量反应和功能反应，及其猎物的相应变化，需要长期多世代实验。这在自然生态系统中很难实现，但是在实验室的小环境中很容易。共同的拟寄生者(*Venturia canescens*）能引起印度谷螟(*Plodia interpunctella*)和地中海粉螟(*Ephestia kuehniella*)两种宿主之间的形式竞争（实验已经排除了直接竞争）。这些种群动态试验表明，在形式竞争中处于劣势的地中海粉螟最终会消失，因为它发育缓慢，种群增长率低（图3）。另一个优势形式竞争者也并未如预期所料，将拟寄生者的数量维持在一个更高的水平，这说明在自然界中会受多种因素影响，如年龄结构，非平衡状态下丰盛度波动、空间动态等，远非方程1和方程2这样的简单模型所概括[22]。

尽管现实情况很复杂，但是有越来越多的关于自然生态系统中形式竞争的研究案例被报道，这些案例经常运用比较观察、实验分析，并根据具体系统提出相应的理论相结合的方法来进行研究。例如，濒危的爱尔康蓝蝶（*Maculinea alcon*）会在濒危的龙胆属植物(*Gentiana pneumonanthe*)上产卵，其幼虫以这种龙胆植物为食。吃完这些植物的叶子后，幼虫就掉落在地面，进入粗结红蚁(*Myrmica scabrinodis*)的巢内，并寄生在红蚁体内[94]。这就导致了由爱尔康蓝蝶复杂生活史引起的红蚁和龙胆草之间的形式竞争。参数模型表明，这一系统中的形式竞争非常不对称，对红蚁影响更大。而且，形式竞争在调节演替阶段中有数量上的重要。这一工作突出了在设计有效的保护措施时面临的问题，因为有许多偶然因素影响间接相互作用强度。在许多实验研究中，形式竞争作为种群动态的因素之一，都十分明显，即使有时候它可能不是主要的研究方向。关于在复杂的自然生态系统中的形式竞争的典范例子包括：加拿大的狼-麋鹿-北美驯鹿[136]，共用宿主的冬蛾和其它蛾类[10]，松鸡-田鼠-白尾鹞[15]，河鼠-兔子-貂[100]，以及环颈雉-灰鹧鸪-线虫[127]等。

线虫是一大研究热点，关于线虫的寄生就可以单列一篇综述。病原体所引发的形式竞争的例子一直广为人知，关于寄生虫所引起的形式竞争的理论也越来越多[89]。人们也越来越关注这一问题，因为它在公共卫生、环境保护、资源管理等方面都具有重要的实用价值。外来的广谱病原体可能对群落有毁灭性的影响。在澳大利亚的许多地方，土壤传播的病原体根腐菌(*Phytophthora cinnamomi*)毁坏了许多物种丰富的植物群落，因为根腐菌能够感染成千上万种植物。有些物种很容易感染这种病原体，故而灭亡的概率也大大提高[30]。如捕食一样，易感物种可以通过数量效应、行为效应、性状效应来间接影响宿主。数量效应的一个例子就是外溢感染，一些被感染的物种可以将病原体传播给更易感染的物种，而它们自己可以毫发无损[39]。典型的例子就是加利福利亚森林的突发橡树死亡病。后两个效应的例子是传播。在传染病系统中考虑行为效应和性状效应尤为重要，因为传播者的行为极大地影响着传染病动态[24,77]。

一些模型假定捕猎者和猎物的种群都不存在结构性。但近来大量研究关于不同种群结构对猎物之间间接相互作用（形式竞争）的影响。捕食者个体发育大小结构上的变化会影响猎物的群落结构，因为功能反应的主要方面（如攻击率、捕获时间等）会在个体发育的过程中逐步变化，这些变化反映了捕食者和猎物的适应性反应。众所周知，物种丰富度会破坏捕食者和猎物种群动态。研究物种丰富度是如何影响物种间的形式竞争，这一体系中，猎物种在弱小时期很容易受到捕食。这一易被捕食时期的长度不是固定的，而是随着资源的变化而变化（资源更多，发育越快）。两种猎物占有的资源不同，但是它们都会受到共同天敌的捕食。与无结构性的模式相比，种群繁殖率高时，物种淘汰出现的可能性小，而且不稳定的种群动态确实能增加形式竞争者共存的可能性。因此，引入年龄结构能定性改变关于共享天敌物种共存的预测[23,113]。

一些理论模型认为群落能达到一个稳定平衡点。但在许多自然生态系统中并不成立，如经历季节性变化或随机变化的自然生态系统，或非线性相互作用引起的不稳定的或瞬时的种群动态。在简单模型中，猎物呈指数型增长，并且捕食者数量呈线性功能回应，优势猎物即使在种群增长率波动时，仍然能维持高水平的捕食者数量。但是，当优势猎物具有密度制约，并且功能反应或数量反应呈非线性时，这一结果有时会很剧烈变化[56,60,68]。在一个一种捕食者-两种猎物模型中，功能反应达到饱和，而且捕食者数量直接受猎物种群密度制约。周期性通常会削弱形式竞争，有时也会出现形式互利[2]。将一个猎物种排除时，另一猎物种密度会降低，而且这一排除的短期效果是对另一猎物的捕食会相应增加[120]。捕食者的引入会导致一个长期的瞬态过程，而且会增加经常受捕食猎物种的灭绝概率。即使在猎物种可以共存的长期稳态系统中，情况也是如此。捕食者的转变实际上是不稳定的，而且当种群动态不稳定时，会导致猎物种的灭绝[6,66]。

物候和季节性的变化也可能导致形式竞争。发叶早的植物有助于食草性动物存活过严寒的冬天，使存活下来的食草性动物大量啃食发叶迟的植物[122]。

相互作用的种群的空间结构和动态对理解形势竞争有着至关重要的作用[93]。Holt认为，在猎物栖息地固定而捕食者可移动时，捕食者优化栖息地选择会降低猎物之间的形式竞争，这些猎物的栖息地沿轴向彼此隔离。种间相互作用对非生物因素通常较为敏感[117]，这样的分化轴（如热梯度）对理解共享天敌下的物种共存很重要。理解形式竞争的空间复杂性需要将与扩散有关的统计程与共享天敌的作用分开。基于直接竞争中的物种共存的研究，生态学家们从理论上研究由于空间动态，同质景观存在强烈形式竞争。首先，非优势形式竞争者（被攻击率高或宿主种群增长率低的物种）比优势形式竞争者和天敌更容易扩散。其次，令人惊讶的是，定栖的非优势形式竞争者能坚持留在斑块栖息地，由于斑块栖息地有共享天敌存在使优势竞争者离开[21]。物种的部分扩散有救援效果，而使物种共存。如繁殖力与抗性之间的折中(一个繁殖力低的形式竞争者在少受攻击时，可与其它猎物种共存）[78]。

具有复杂生活史的有机体，如蜻蜓、青蛙等，变态期会在栖息地之间移动，为空间上隔离的猎物种之间的相互作用提供了可能。许多病原体和寄生物会寄生于多个宿主，这也为形式竞争提供了机会。例如，异种寄生的真菌禾柄锈菌（*Puccinia graminis*）会感染许多草类。禾柄锈菌只有在有其它宿主，特别是刺檗（*Berberis vulgaris*）的存在下，才能度过整个冬季。二十世纪早期，美国中北部地区，约有3亿中小檗属灌木被连根拔除，导致了约60%的麦田遭到毁坏。这两种植物在空间上处于隔绝状态，由于禾柄锈菌的孢子通过空气传播而联系在一起。同样地，捕食者或猎物的移动也会引起形式竞争。这一现象出现在组合群落中，因为捕食者会局部聚集，导致猎物种的局部灭绝。如果捕食者对它们的猎物有较强的数量反应，猎物种在各栖息地之间的移动也会同样的加剧局部的形式竞争[41,48,85,105,118]。

**6 展望：形式竞争、进化和生物多样性的组成**

形式竞争是生物多样性中的重要角色。多物种模型有助于解释这一问题。在噬菌体和细菌共同作用的多物种模型中，细菌与噬菌体多样性协同增长。它们之间的相互作用有细菌间的直接相互作用、噬菌体间的资源竞争和细菌之间的形式竞争[52]。而且，比探讨同营养级物种共存更重要的是群落生态，生态群落中食物链通常较短，形式竞争也是重要因素[106]。

生态学家现在认识到，要理解生物多样性格局，需要在时空尺度上，考虑从快速的生态进化动态到缓慢的由于物种形成、领域漂变和物种灭绝造成多样性分化的进化。Holt(1977)总结了形式竞争的进化维度：一个猎物被过度利用，导致数量减少，受到的损伤也随之减少，但是它客观上能增加捕食者数量，从而增加捕食者对其它猎物的捕食。形式竞争能促进性状替代（character displacement）和适应辐射（adaptive radiation）。最后，可以想象捕食者会增加对数量相对丰富猎物的捕食，这样选择猎物，就保护了数量稀少的物种。

进化不仅是对自然选择的适应，也包括对自然选择的不适应，如基因流问题。在斑块景观中，基因流会导致某些地方的竹节虫(stick insect)保护色与环境不同，这些地方的竹节虫就会吸引外来捕食者，而这些捕食者还会捕食其它节肢动物，降低它们的种群数量[46]。因此，一个物种的与环境不相适应的基因型会增加与其它物种间的形式竞争。在这个例子中，生态与进化过程间的联系，斑块的空间结构，猎物在斑块间的移动速度（即这种与环境不相适应的程度所带来的影响），都将决定当地形式竞争的程度。总之，猎物跑到其栖息地以外的地方，意味着它们与当地物种相比，更容易被捕食。这可能是副生境(spatial subsidies)充满形式竞争的原因之一。在阿拉斯加州，鲑鱼在生活史末期逆河洄游产卵时，基本没有逃避捕食的适应，很容易被捕食，为流域中的狼和其它捕食者提供了大量季节性食物，使得麋鹿、有蹄类和其它猎物数量极少[8]。

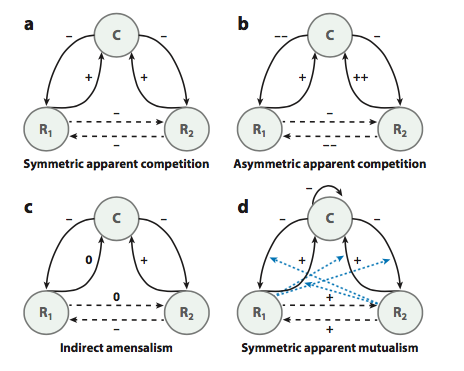
从系统演化角度研究能更好的理解形式竞争的作用。在加里佛利亚草原上，植物病叶的密度与其说与主要食草动物密度相关，不如说与主要草食动物季节性改变采食植物种类更相关[103]。在热带生态系统中，幼苗存活率（当地幼苗死亡率受植物病原体调控）与当地幼苗多样性呈正相关。植物形态和生化上多样性的增加能提高幼苗存活率。可以推测，**在低系统多样性的群体和群落中，具有最强的形式竞争**。

拟态复合体（mimicry complexes）是经典的进化生物学问题。形式竞争理论和拟态理论存在共性，有待进一步研究。拟态复合体的出现需要共同天敌存在。尽管存在较强的基因调控，但在共同天敌的作用下，相似的保护色或其它形状的数量却上升。拟态既是种群动态的一部分，也是种群基因过程的一部分。Yamauchi(1993)描述了一个拟态作用过程，两种物种（一种是模仿者，一种是原型）拥有共同天敌，这一拟态的进化起源与Holt提出的*P\**规则很相似[69]，*P\**规则是关于进化中入侵过程的净出生率与捕食强度的比例规则。正如形式竞争理论一样，由于其它捕食者行为和种群密度制约过程存在会使情况很复杂。把形式竞争理论引入拟态理论有助于探讨拟态复合体的起源与进化。

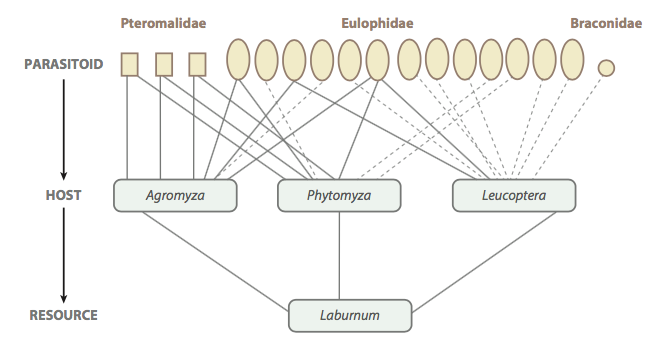
形式竞争可能促进宏观进化过程，但是如何促进还涉及到许多细节。在进化实验中，一种共同天敌的存在（噬菌体），在同质环境中能增加细菌种类多样性，但是在异质环境中，会降低细菌种类多样性[27]。共享天敌在特征替代中的作用是常讨论的问题[124]。共同天敌（从广义上来说）为性状替代的出现提供了生态位坐标，性状沿这一方向进化。模型表明，在当多种捕食者捕食多种猎物时，更有可能出现性状替换[3]。多捕食者要复合捕食对策，因为当猎物进化一种防御一种捕食对策的同时，很容易对其它捕食对策敏感。当两个具有不同性状的猎物适宜度最大时（种群增长率最高），性状替代出现的可能性最大[3]。奇怪的是，天敌调控的性状替换没成为后续研究的重点。Abrams和Chen(2002)观察到，由捕食引起的性状替换有时被错认为由资源竞争引起的性状替代。形式竞争理论上会引起性状替换，但形式互惠(apparent mutualisms)不一定。一些具体的物种是否会出现形式竞争、形式互惠或者一个也不出现，以及这些是否会导致性状分歧或者性状合并，取决于群落结构。群落结构会随着时间而变化，自然天敌数量也会变化。这会导致性状进化的不确定性。

适应辐射是一种重要的进化研究方向，因为在共同寄生过程中导致形式竞争的那些生物可能尤为重要。Ricklefs(2015)的研究表明在宿主和病原体之间的共同进化可能是适应辐射的主要推动力，有时会阻止再次同域（secondory sympatry）。如果两个类群与它们体内的寄生虫区系共同进化，那么当这两个类群互相接触时，它们更容易感染它们姊妹类群体内的寄生虫。这可能就会导致形式竞争所带来的物种排除。然而，当寄生虫的专一性增强时（或叫正常宿主），这种排除会减弱，会出现同域分布(sympatry)。在复杂的协同进化动态中，变化的形式竞争能导致物种分布区范围的动态变化和进化树上交错。可能还有形式竞争引起的更广阔的宏观进化结果。例如，形式竞争用于解释染色体进化，对于如转座子（transposable elements）等基因组的寄生者，随着它们数量增多，宿主的RNAi防御机制也在加强。

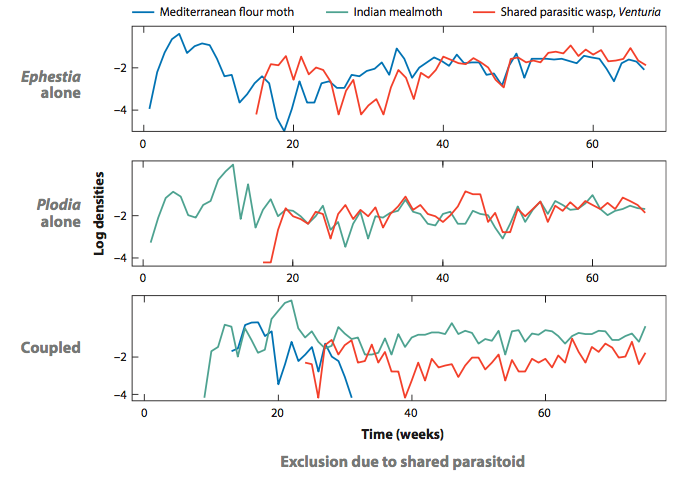
许多经典案例都来自于人为影响非常明显的系统，如生物控制，或外来物种入侵[73]。在南加里福利亚州圣克鲁兹岛（Santa Cruz Island）上，野猪的数量太多，导致金雕的数量也很多，而金雕又以圣克鲁兹狐为食，故而圣克鲁兹狐濒临灭绝。人为减少野猪数量，以及秃鹰的干扰，使得金雕不再光顾这座小岛，岛上狐狸的数量也上升了[49]。有人可能据此得出结论，如果一些物种长期共同进化，形式竞争的影响可能减弱，甚至消失。我们认为还无法得出这个结论。在物种很少的生态系统（如岛屿）或者人为干预较强的生态系统（如农田中的生物防治）中，研究形式竞争可能更为容易。正如资源竞争一样，过去强的形式竞争也会留下印记，这些会在性状、种群分布和现在的群落结构中体现出来，即使现在的群落中并不存在形式竞争，这些印记仍然存在。鸟类学家认为，在安第斯山脉，物种随海拔高度分布，在高海拔地区的鸟类不能去低海拔地区，因为它们的鸟巢会受到频繁攻击。即使在秘鲁南部的玛努国家公园原始保护区，情况也是如此。许多猎物的存在保证了以这些猎物和这些鸟类为食的捕食者数量，形成区域性制约，可以间接解释生物地域性。最后，从这种天堂般的自然保护区回到人类生存的现实生活中，随着人类对世界的影响越来越大，要解决流行病、濒危物种保护和食品安全等问题，理解形式竞争的作用和意义非常重要。



**图1 天敌不同影响的群落模型** C代表天敌（例如捕食者），R分别代表两种受害物种（即天敌的猎物）。+表示对箭头所指的物种的正作用，++表示正作用更强；－表示负作用，0表示作用基本可以忽略。举例来说，猎物种群丰度的提高会增加捕食者的食物供应，这也就会增加捕食者数量（+作用）。捕食者和其食物之间就会存在相互作用（图中用实线箭头表示）。根据Lotka-Volterra竞争模型，可推测：（a）共享天敌会引起形式竞争这一间接相互作用（虚线箭头所示）；（b）这一相互作用的不对称性会导致作用强弱不同，逐渐变为，（c）偏害共生，一种物种对其捕食者几乎没有作用，因此，对与其共享天敌的另一物种群也毫无影响，但是自身会受到另一种群的显著影响；（d）最后，猎物可能直接影响捕食者的功能反应（蓝色虚线箭头所示）。当捕食者在某种情况下数量减少时，此时存在形式互惠而不是形式竞争，这种形式互惠常在短期内出现，有时也会长期存在。



**图2 昆虫宿主-拟寄生体系的群落结构图** 在这一系统中，50%的相互作用涉及到共享天敌。将食物网的信息转化为关于种间相互作用或种群动态之类的信息就需要梳理出共同天敌对这些猎物攻击的反应。数量反应和功能反应。考虑到其它种群调控机制，如资源引起的利用竞争，非营养相互作用等，都是由时空异质性所调控。在有些实验案例中，由食物网所确定的共同天敌确实会引起形式竞争，但是在有些案例中，它却会引起形式互利。图是根据Askew的数据制作的。



**图3 在空间扩散系统中由形式竞争所引起的强烈排除现象** 时间是根据Bonsall和Hassell在1997，1998，1999年的分笼实验数据（顶部图所示）。一个笼子中，其中一个宿主地中海粉螟（Mediterranean flour moth, *Ephestia kuehniella*, 蓝色折线所示），与拟寄生者仓蛾姬蜂（*ichneumonid endoparasitoid* wasp, *Venturia canescens*, 红色折线所示）共存（中间图所示）。在另一个笼子中，另一个宿主印度谷螟(Indian mealmoth, *Plodia interpunctella*, 绿色折线所示)与拟寄生者仓蛾姬蜂共存（底部图所示）。当这两个笼子相连时，拟寄生者仓蛾姬蜂可以移动，地中海粉螟很快死亡。这一实验结果可重复。正如文中所说，这一形式竞争所引起的物种淘汰并不符合简单的*P\**规律。

**参考文献**

[1]Abrams P A. Indirect interactions between species that share a predator: varieties of indirect effects. Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover, New Hampshire, USA, 1987: 38-54.

[2]Abrams P A. High competition with low similarity and low competition with high similarity: exploitative and apparent competition in consumer-resource systems. The American Naturalist, 1998, 152(1): 114-128.

[3]Abrams P A. Character shifts of prey species that share predators. The American naturalist, 2000, 156(S4): S45-S61.

[4]Abrams P A, Chen X. The evolution of traits affecting resource acquisition and predator vulnerability: character displacement under real and apparent competition. The American Naturalist, 2002, 160(5): 692-704.

[5]Abrams P A, Holt R D, Roth J D. Apparent competition or apparent mutualism? Shared predation when populations cycle. Ecology, 1998, 79(1): 201-212.

[6]Abrams P A, Kawecki T J. Adaptive host preference and the dynamics of host–parasitoid interactions. Theoretical population biology, 1999, 56(3): 307-324.

[7]Abrusán G, Krambeck H J. Competition may determine the diversity of transposable elements. Theoretical population biology, 2006, 70(3): 364-375.

[8]Adams L G, Farley S D, Stricker C A, et al. Are inland wolf–ungulate systems influenced by marine subsidies of Pacific salmon? Ecological Applications, 2010, 20(1): 251-262.

[9]Alroy J. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. Science, 2001, 292(5523): 1893-1896.

[10]Ammunét T, Klemola T, Parvinen K. Consequences of asymmetric competition between resident and invasive defoliators: A novel empirically based modelling approach. Theoretical population biology, 2014, 92: 107-117.

[11]Arditi R, Ginzburg L R. How species interact: altering the standard view on trophic ecology. Oxford University Press, 2012.

[12]Armstrong R A. Prey species replacement along a gradient of nutrient enrichment: a graphical approach. Ecology, 1979, 60(1): 76-84.

[13]Askew R R. A survey of leaf‐miners and their parasites on laburnum. Ecological Entomology, 1968, 120(1): 1-37.

[14]Banerji A, Morin P J. Trait‐mediated apparent competition in an intraguild predator–prey system. Oikos, 2014, 123(5): 567-574.

[15]Barraquand F, New L F, Redpath S, et al. Indirect effects of primary prey population dynamics on alternative prey. Theoretical population biology, 2015, 103: 44-59.

[16]Bergerud A T. The distribution and abundance of arctic hares in Newfoundland. Field Naturalists Club, 1967.

[17]Bohannan B J M, Lenski R E. The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. The American Naturalist, 2000, 156(4): 329-340.

[18]Bonsall M B, Hassell M P. Apparent competition structures ecological assemblages. Nature, 1997, 388(6640): 371.

[19]Bonsall M B, Hassell M P. Population dynamics of apparent competition in a host-parasitoid assemblage. Journal of Animal Ecology, 1998: 918-929.

[20]Bonsall M B, Hassell M P. Parasitoid-mediated effects: apparent competition and the persistence of host–parasitoid assemblages. Researches on Population Ecology, 1999, 41(1): 59-68.

[21]Bonsall M B, Hassell M P. The effects of metapopulation structure on indirect interactions in host-parasitoid assemblages. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2000, 267(1458): 2207-2212.

[22]Bonsall M B, Hassell M P. Understanding ecological concepts: the role of laboratory systems. Advances in ecological research. 2005, 37: 1-36.

[23]Bonsall M B, Holt R D. The effects of enrichment on the dynamics of apparent competitive interactions in stage-structured systems. The American Naturalist, 2003, 162(6): 780-795.

[24]Bonsall M B, Holt R D. Apparent competition and vector-host interactions. Israel journal of ecology & evolution, 2010, 56(3-4): 393-416.

[25]Branch T A, Lobo A S, Purcell S W. Opportunistic exploitation: an overlooked pathway to extinction. Trends in ecology & evolution, 2013, 28(7): 409-413.

[26]Brassil C E, Abrams P A. The prevalence of asymmetrical indirect effects in two-host–one-parasitoid systems. Theoretical Population Biology, 2004, 66(1): 71-82.

[27]Brockhurst M A, Rainey P B, Buckling A. The effect of spatial heterogeneity and parasites on the evolution of host diversity. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2004, 271(1534): 107-111.

[28]Brown S P, Le Chat L, Taddei F. Evolution of virulence: triggering host inflammation allows invading pathogens to exclude competitors. Ecology letters, 2008, 11(1): 44-51.

[29]Burger J C, Louda S M. Indirect versus direct effects of grasses on growth of a cactus (Opuntia fragilis): insect herbivory versus competition. Oecologia, 1994, 99(1): 79-87.

[30]Cahill D M, Rookes J E, Wilson B A, et al. *Phytophthora cinnamomi* and Australia’s biodiversity: impacts, predictions and progress towards control. Australian Journal of Botany, 2008, 56(4): 279-310.

[31]Castorani M C N, Hovel K A. Invasive prey indirectly increase predation on their native competitors. Ecology, 2015, 96(7): 1911-1922.

[32]Chailleux A, Mohl E K, Teixeira Alves M, et al. Natural enemy‐mediated indirect interactions among prey species: potential for enhancing biocontrol services in agroecosystems. Pest management science, 2014, 70(12): 1769-1779.

[33]Chaneton E J, Bonsall M B. Enemy‐mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. Oikos, 2000, 88(2): 380-394.

[34]Chaneton E J, Noemi Mazía C, Kitzberger T. Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe–woodland ecotone. Journal of Ecology, 2010, 98(2): 488-497.

[35]Chase J M. Food web effects of prey size refugia: variable interactions and alternative stable equilibria. The American Naturalist, 1999, 154(5): 559-570.

[36]Chase J M. Experimental evidence for alternative stable equilibria in a benthic pond food web. Ecology Letters, 2003, 6(8): 733-741.

[37]Chase J M, Abrams P A, Grover J P, et al. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. Ecology letters, 2002, 5(2): 302-315.

[38]Chesson P, Kuang J J. The interaction between predation and competition. Nature, 2008, 456(7219): 235-238.

[39]Cobb R C, Meentemeyer R K, Rizzo D M. Apparent competition in canopy trees determined by pathogen transmission rather than susceptibility. Ecology, 2010, 91(2): 327-333.

[40]Condon M A, Scheffer S J, Lewis M L, et al. Lethal interactions between parasites and prey increase niche diversity in a tropical community. Science, 2014, 343(6176): 1240-1244.

[41]Connell J H. Apparent versus ‘real’competition in plants. Perspectives on plant competition, 1990, 2: 9-23.

[42]Cronin J T. Shared parasitoids in a metacommunity: indirect interactions inhibit herbivore membership in local communities. Ecology, 2007, 88(12): 2977-2990.

[43]Dunn A M, Torchin M E, Hatcher M J, et al. Indirect effects of parasites in invasions. Functional Ecology, 2012, 26(6): 1262-1274.

[44]Enge S, Nylund G M, Pavia H. Native generalist herbivores promote invasion of a chemically defended seaweed via refuge‐mediated apparent competition. Ecology letters, 2013, 16(4): 487-492.

[45]Estes J A, Brashares J S, Power M E. Predicting and detecting reciprocity between indirect ecological interactions and evolution[J]. The American Naturalist, 2013, 181(S1): S76-S99.

[46]Farkas T E, Mononen T, Comeault A A, et al. Evolution of camouflage drives rapid ecological change in an insect community. Current Biology, 2013, 23(19): 1835-1843.

[47]Frost C M, Peralta G, Rand T A, et al. Apparent competition drives community-wide parasitism rates and changes in host abundance across ecosystem boundaries. Nature communications, 2016, 7: 12644.

[48]Fulling E H. Plant life and the law of man IV. Barberry, currant and gooseberry, and cedar control. The Botanical Review, 1943, 9(8): 483-592.

[49]Gibson L. The role of lethal control in managing the effects of apparent competition on endangered prey species. Wildlife Society Bulletin, 2006, 34(4): 1220-1224.

[50]Godfray H C J. Society, Where None Intrudes. Science, 2014, 343(6176): 1213-1214.

[51]Grover J P, Holt R D. Disentangling resource and apparent competition: realistic models for plant-herbivore communities. Journal of Theoretical biology, 1998, 191(4): 353-376.

[52]Haerter J O, Mitarai N, Sneppen K. Phage and bacteria support mutual diversity in a narrowing staircase of coexistence. The ISME journal, 2014, 8(11): 2317-2326.

[53]Harmon J P, Ives A R, Losey J E, et al. *Coleomegilla maculata* (*Coleoptera: Coccinellidae*) predation on pea aphids promoted by proximity to dandelions. Oecologia, 2000, 125(4): 543-548.

[54]Hastings A, Godfray H C J. Learning, host fidelity, and the stability of host-parasitoid communities. The American Naturalist, 1999, 153(3): 295-301.

[55]Heimpel G E, Mills N J. Biological control: ecology and applications. Cambridge University Press, 2017.

[56]Holt D H. Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. Theor. Popul. Biol. 1977,12:197–229

[57]Holt R D. Predation and the structure of ecological communities. Harvard University, 1979.

[58]Holt R D. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. The American Naturalist, 1984, 124(3): 377-406.

[59]Holt R D. Prey communities in patchy environments. Oikos, 1987: 276-290.

[60]Holt R D. Community modules. Multitrophic interactions in terrestrial systems, 1997: 333-349.

[61]Holt R D. From metapopulation dynamics to community structure: some consequences of spatial heterogeneity. Metapopulation biology. 1997: 149-164.

[62]Holt R D. Emergent neutrality. Trends in ecology & evolution, 2006, 21(10): 531-533.

[63]Robert D. Holt. Ijee Soapbox: In Ecology and Evolution, When I say "I", Should I mean "we"?. Israel Journal of Ecology & Evolution, 2007, 53(1):1-7.

[64]Holt R D.Apparent competition. Encyclopedia of theoretical ecology, 2012: 45-52.

[65]Holt R D, Grover J, Tilman D. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. The American Naturalist, 1994, 144(5): 741-771.

[66]Holt R D, Hochberg M E. Indirect interactions, community modules and biological control: a theoretical perspective. Evaluating indirect ecological effects of biological control, 2001: 13-37.

[67]Holt R D, Kotler B P. Short-term apparent competition. The American Naturalist, 1987, 130(3): 412-430.

[68]Holt R D, Lawton J H. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities[J]. The American Naturalist, 1993, 142(4): 623-645.

[69]Holt R D, Lawton J H. The ecological consequences of shared natural enemies. Annual review of Ecology and Systematics, 1994, 25(1): 495-520.

[70]Holt R D, Pickering J. Infectious disease and species coexistence: a model of Lotka-Volterra form. The American Naturalist, 1985, 126(2): 196-211.

[71]Hoogendoorn M, Heimpel G E. Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid. Biological Control, 2002, 25(3): 224-230.

[72]Hughes G L, Vega-Rodriguez J, Xue P, et al. Wolbachia strain wAlbB enhances infection by the rodent malaria parasite Plasmodium berghei in Anopheles gambiae mosquitoes. Applied and environmental microbiology, 2012, 78(5): 1491-1495.

[73] Janssen E, Sabelis MW. Alternative food and biological control by generalist predatory mites: the case of *Amblyseius swirskii*. Exp. Appl. Acarol. 2015,65:413–18

[74]Jeffries M J, Lawton J H. Enemy free space and the structure of ecological communities. Biological Journal of the Linnean Society, 1984, 23(4): 269-286.

[75] Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos. 1994, 69:373–386.

[76]Kaser J M, Ode P J. Hidden risks and benefits of natural enemy-mediated indirect effects. Current opinion in insect science, 2016, 14: 105-111.

[77]Keesing F, Holt R D, Ostfeld R S. Effects of species diversity on disease risk. Ecology letters, 2006, 9(4): 485-498.

[78]King A A, Hastings A. Spatial mechanisms for coexistence of species sharing a common natural enemy. Theoretical Population Biology, 2003, 64(4): 431-438.

[79]King K C, Bonsall M B. The evolutionary and coevolutionary consequences of defensive microbes for host-parasite interactions. BMC evolutionary biology, 2017, 17(1): 190.

[80]Klauschies T, Vasseur D A, Gaedke U. Trait adaptation promotes species coexistence in diverse predator and prey communities[J]. Ecology and evolution, 2016, 6(12): 4141-4159.

[80]Křivan V. Competition in di-and tri-trophic food web modules. Journal of theoretical biology, 2014, 343: 127-137.

[81]Kuang J J, Chesson P. Coexistence of annual plants: generalist seed predation weakens the storage effect. Ecology, 2009, 90(1): 170-182.

[82]Lau J A. Evolutionary indirect effects of biological invasions. Oecologia, 2012, 170(1): 171-181.

[83]Leibold M A. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. The American Naturalist, 1996, 147(5): 784-812.

[84]Lotka A J. Elements of physical biology. Science Progress in the Twentieth Century (1919-1933), 1926, 21(82): 341-343.

[85]McCoy M W, Barfield M, Holt R D. Predator shadows: complex life histories as generators of spatially patterned indirect interactions across ecosystems. Oikos, 2009, 118(1): 87-100.

[86]McPeek M A. Intraspecific density dependence and a guild of consumers coexisting on one resource. Ecology, 2012, 93(12): 2728-2735.

[87]Menge B A. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. Ecological monographs, 1995, 65(1): 21-74.

[88]Meszéna G, Gyllenberg M, Pásztor L, et al. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory[J]. Theoretical Population Biology, 2006, 69(1): 68-87.

[89]Mordecai E A. Pathogen impacts on plant communities: unifying theory, concepts, and empirical work[J]. Ecological Monographs, 2011, 81(3): 429-441.

[90]Moreira L A, Iturbe-Ormaetxe I, Jeffery J A, et al. A *Wolbachia* symbiont in *Aedes aegypti* limits infection with *dengue, Chikungunya*, and *Plasmodium*. Cell, 2009, 139(7): 1268-1278.

[91]Morris DW, Holt RD, Kotler BP. Apparent competition. In *Reference Module in Life Science.* Elsevier.2017. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.12264-2

[92]Morris R J, Lewis O T, Godfray H C J. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web[J]. Nature, 2004, 428(6980): 310-313.

[93]Morris R J, Lewis O T, Godfray H C J. Apparent competition and insect community structure: towards a spatial perspective. *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, 2005: 449-462.

[94]Mouquet N, Belrose V, Thomas J A, et al. Conserving community modules: a case study of the endangered lycaenid butterfly *Maculinea alcon*. Ecology, 2005, 86(12): 3160-3173.

[95]Murdoch W W, Oaten A. Predation and population stability. Advances in ecological research, 1975, 9: 1-131.

[96]Noy-Meir I. Theoretical dynamics of competitors under predation. Oecologia, 1981, 50(2): 277-284.

[97] Ohgushi T, Schmitz O, Holt RD, eds. Trait-mediated indirect interactions: *ecological and evolutionary perspectives*. Cambridge University Press, 2012.

[98]Okamoto K W, Amarasekare P, Petty I T D. Modeling oncolytic virotherapy: Is complete tumor-tropism too much of a good thing? Journal of theoretical biology, 2014, 358: 166-178.

[99]Oksanen L. Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. In Perspectives on Plant Competition, ed. JB Grace, D Tilman, pp. 445–74. San Diego: Academic.

[100]Oliver M, Luque‐Larena J J, Lambin X. Do rabbits eat voles? Apparent competition, habitat heterogeneity and large‐scale coexistence under mink predation[J]. Ecology Letters, 2009, 12(11): 1201-1209.

[101]Orrock J L, Baskett M L, Holt R D. Spatial interplay of plant competition and consumer foraging mediate plant coexistence and drive the invasion ratchet. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 2010, 277(1698): 3307-3315.

[102]Orrock J L, Holt R D, Baskett M L. Refuge‐mediated apparent competition in plant–consumer interactions[J]. Ecology Letters, 2010, 13(1): 11-20.

[103]Parker I M, Saunders M, Bontrager M, et al. Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities. Nature, 2015, 520(7548): 542-544.

[104]Pinto S B, Stainton K, Harris S, et al. Transcriptional regulation of *Culex pipiens* mosquitoes by *Wolbachia* influences cytoplasmic incompatibility. *PLOS patbog*, 2013, 9: e1003647.

[105]Polis G A, Anderson W B, Holt R D. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. Annual review of ecology and systematics, 1997, 28(1): 289-316.

[106]Post D, Takimoto G. Proximate structural mechanisms for variation in food‐chain length. Oikos, 2007, 116(5): 775-782.

[107]Råberg L, de Roode J C, Bell A S, et al. The role of immune-mediated apparent competition in genetically diverse malaria infections. The American Naturalist, 2006, 168(1): 41-53.

[108]Ricklefs R E. Intrinsic dynamics of the regional community. Ecology letters, 2015, 18(6): 497-503.

[109]Rohr J R, Kerby J L, Sih A. Community ecology as a framework for predicting contaminant effects. Trends in Ecology & Evolution, 2006, 21(11): 606-613.

[110]Roslin T, Wirta H, Hopkins T, et al. Indirect interactions in the High Arctic. PLoS One, 2013, 8(6): e67367.

[111]Rossberg A G. Food webs and biodiversity: foundations, models, data. John Wiley & Sons, 2013.

[112]Roy S M, Wodarz D. Tissue architecture, feedback regulation, and resilience to viral infection. Journal of theoretical biology, 2014, 340: 131-138.

[113]Rudolf V H W, Rasmussen N L. Ontogenetic functional diversity: size structure of a keystone predator drives functioning of a complex ecosystem. Ecology, 2013, 94(5): 1046-1056.

[114]Schartel T E, Schauber E M. Relative preference and localized food affect predator space use and consumption of incidental prey. PloS one, 2016, 11(3): e0151483.

[115]Schemske D W, Mittelbach G G, Cornell H V, et al. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst., 2009, 40: 245-269.

[116]Schmidt K A. Incidental predation, enemy‐free space and the coexistence of incidental prey. Oikos, 2004, 106(2): 335-343.

[117]Schoen E R, Beauchamp D A, Buettner A R, et al. Temperature and depth mediate resource competition and apparent competition between Mysis diluviana and kokanee. Ecological Applications, 2015, 25(7): 1962-1975.

[118]Schreiber S, Rudolf V H W. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. Ecology letters, 2008, 11(6): 576-587.

[119]Schreiber S J, Bürger R, Bolnick D I. The community effects of phenotypic and genetic variation within a predator population[J]. Ecology, 2011, 92(8): 1582-1593.

[120]Serrouya R, Wittmann M J, McLellan B N, et al. Using predator-prey theory to predict outcomes of broadscale experiments to reduce apparent competition. The American Naturalist, 2015, 185(5): 665-679.

[121]Small R J, Keith L B. An experimental study of red fox predation on arctic and snowshoe hares[J]. Canadian Journal of Zoology, 1992, 70(8): 1614-1621.

[122]Smith L M, Hall S. Extended leaf phenology may drive plant invasion through direct and apparent competition. Oikos, 2016, 125(6): 839-848.

[123]Strauss A, White A, Boots M. Invading with biological weapons: the importance of disease‐mediated invasions. Functional Ecology, 2012, 26(6): 1249-1261.

[124]Stuart Y E, Losos J B. Ecological character displacement: glass half full or half empty? Trends in ecology & evolution, 2013, 28(7): 402-408.

[125]Tack A J M, Gripenberg S, Roslin T. Can we predict indirect interactions from quantitative food webs?–an experimental approach. Journal of Animal Ecology, 2011, 80(1): 108-118.

[126]Terborgh J W. Toward a trophic theory of species diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015, 112(37): 11415-11422.

[127]Tompkins D M, Draycott R A H, Hudson P J. Field evidence for apparent competition mediated via the shared parasites of two gamebird species. Ecology Letters, 2000, 3(1): 10-14.

[128]Underwood N, Inouye B D, Hambäck P A. A conceptual framework for associational effects: when do neighbors matter and how would we know? The Quarterly review of biology, 2014, 89(1): 1-19.

[139]Vance R R. Predation and Resource Partitioning in One Predator--Two Prey Model Communities. The American Naturalist, 1978, 112(987): 797-813.

[130]Van Maanen R, Messelink G J, VAN HOLSTEIN‐SAJ R, et al. Prey temporarily escape from predation in the presence of a second prey species. Ecological Entomology, 2012, 37(6): 529-535.

[131]Van Nouhuys S, Hanski I. Apparent competition between parasitoids mediated by a shared hyperparasitoid[J]. Ecology Letters, 2000, 3(2): 82-84.

[132]Van Veen F J, Morris R J, Godfray H C J. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. Annu. Rev. Entomol., 2006, 51: 187-208.

[133]Webb C O, Gilbert G S, Donoghue M J. Phylodiversity‐dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. Ecology, 2006, 87(sp7).

[134]Williamson M H. An elementary theory of interspecific competition. Nature, 1957, 180(4583): 422-425.

[135]Wittmer H U, Serrouya R, ELBROCH L, et al. Conservation strategies for species affected by apparent competition[J]. Conservation Biology, 2013, 27(2): 254-260.

[136]Wittmer H U, Sinclair A R E, McLellan B N. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. Oecologia, 2005, 144(2): 257-267.

[137]Yamauchi A. A population dynamic model of Batesian mimicry. Researches on population ecology, 1993, 35(2): 295-315.