

浅析中性理论、生态位、竞争排斥原理三个有争议的生态学概念

吕永磊

(西藏自治区林业调查规划研究院, 西藏 拉萨 850000)

摘要: 生态学发展日新月异, 其间有争议的基本概念、原理等愈来愈多。该文综述了中性理论、生态位、竞争排斥原理等三个具代表性的争议概念, 试图探讨生态学在某些领域发展的趋势, 以期能为相关研究提供一些动态信息。

关键词: 生态学; 中性理论; 竞争排斥原理; 生态位; 趋势

Analysis of Three Controversial Concepts in Ecology: Neutral Theory, Niche, Competition Exclusion Principle

LV Yong-lei

(Forest Inventory and Planning Institute of Tibet, Lhasa 850000, China)

Abstract: Because of rapid development of ecology, contentious basic concepts and principles are increasing. This article described such three representative controversial concepts as the neutral theory, niche and competition exclusion principle, and discussed the trend of development of ecology in some areas, in order to provide some dynamic information for relevant studies.

Key words: Ecology; Neutral theory; Competition exclusion principle; Niche; Trend

生态学是正处在蓬勃发展中的学科, 其在人类社会中的作用和地位也上升到新的高度, 该门学科中新的概念、原理不断涌现, 与之同时, 有争议的概念、原理也层出不穷。本文列举了中性理论、生态位、竞争排斥原理等三个具有代表性的争议概念、原理, 简要分析了它们的形成、发展、现状、趋势, 理解和掌握这些有争议的生态学概念、原理对于我们的科研工作有重要意义。

1 中性理论

1.1 概念

中性理论是“分子进化的中性理论(the neu-

tral theory of molecular evolution)”的简称, 于20世纪60年代末期提出, 经过30多年的发展和完善, 现在已成为被国际学术界广泛接受的20世纪最为重要的进化理论。日本学者木村(Kimura)是该理论的核心奠基人^[1]。

中性理论的核心内容可概括如下: 分子水平上的绝大多数突变是选择上中性的, 因而它们在进化中的命运是由随机遗传漂变, 而不是由自然选择所决定的。更确切的理解是, 大部分对生物种群的遗传结构与进化有贡献的分子突变在自然选择的意义上都是中性或近中性的, 因而自然选择对这些突变并不起到筛选的作用。中性突变产生后是通过一代一代的随机漂移, 或者被固定在

* 收稿日期: 2013-06-14

作者简介: 吕永磊(1982~) 男, 安徽宿州人, 工程师, 主要从事林业规划设计、生态学研究。

种群中并占有一定的比例,或者消失。生物种群内的遗传多样性,如蛋白质(酶)以及DNA的多态性,都是通过这类中性或近中性突变的随机漂移而产生的。中性理论并不是说所有突变都是中性的,实际上,相当大的一部分突变是有害的,这一部分突变具体有多少与有关分子本身可容许的变化程度有关。有害的突变产生后,会影响携带这些突变的蛋白质以及基因的正常功能,影响生物的生存与繁殖,因此很快就会被淘汰掉,从而在进化上是没有意义的。另一方面,对生物有利的所谓正突变其实是很少的,从而对种群的遗传结构也没有什么贡献,不能说明分子进化中的多态性现象。自然选择只对那些对种群的遗传结构并不重要的有害突变和正突变起作用,却不能决定对种群的遗传结构起重要作用的中性或近中性突变的命运,中性或近中性突变的命运是由随机因素决定的^[2]。另外,“选择上中性”应该这样理解:一个新出现的遗传变异(新等位基因),与其他已经存在的等位基因相比,在选择上是等同的,或几乎等同的,因而不同的类型所承受的选择压力几乎是一样的。这里的中性并不特指没有任何功能。“在进化中的命运”指等位基因在后续的进化过程中是被淘汰,还是被固定^[1]。因此,可以把中性理论看作是一种“幸运者生存”的学说。这里我们应该注意的是:中性理论是解释分子进化的理论,不适于解释其他层次的进化现象。

1.2 争论点

如何看待中性突变和自然选择的关系是解决中性理论和经典进化论争论的焦点所在,两者的作用机制完全不同,中性理论和自然选择反映的是进化的两个侧面,它们不是绝对的,是可以相互转化的^[3]。中性理论不否认自然选择在适应性进化中的主导作用,而只是认为它不适合于解释大多数分子进化现象。所有物种的个体在生态学上的对等性或相等性是中性理论最基本的假设和出发点,然而同时也是中性理论遭到最多质疑之处。在一个中性群落中,所有的个体,不管属于哪一个物种,在生态学上都是相同的。这不仅意味着它们出生、死亡和迁移的可能性相同,同时意味

着种间的竞争也是对称的,在这样的假定之下,物种间在生活史上的差异将不复存在^[4]。Hubbell(2006)在最近的研究中还提供了间接的经验证据支持中性理论^[5]。Poulin(2004)研究了脊椎动物肠内寄生虫群落的多样性分布模式,其物种相对多度分布模式与Hubbell的中性理论预测相吻合^[6]。然而Wotton(2005)认为,这种检测只能算是一种弱检测,因为实际上对于群落动态至关重要的集合群落大小、物种分化速率以及迁移率和死亡率等参数几乎不可能度量^[7]。

1.3 展望

中性理论是通过研究分子的进化而提出的,是一种分子水平上的进化理论。它的提出对整个进化生物学都有着广泛而重要的影响。它的提出是对达尔文主义的挑战,因而受到了很多达尔文主义者的强烈反对。而关于中性理论的假设、预测以及物种分化模式等都还有很多工作要做^[4]。本人认为,在生物进化的复杂过程中,中性突变与自然选择都是非常重要的催化剂、驱动力,但在某些环境下,可能只有一种驱动力最为重要。中性理论的发展必将刺激分子生态学的发展和完善,故我们不应满足于现状,应大力开展相关的研究工作以证明或完善中性理论。

2 生态位

2.1 概念及其发展

生态位已是国内外生态学领域广泛使用的术语和研究热点^[8]。生态位理论现已被普遍认为是生态学的核心思想^[9,10],并成为生态学的重要理论工具^[11]。对生态位的研究与应用已成为现代生态学的核心内容之一。然而,令人遗憾的是迄今为止在生态位研究领域尚未形成一套系统完整的为各国学者所共同接受的理论框架,许多学者也对生态位的概念长期争论不休,所以对生态位的定义也是多样化的^[12]。现将生态位概念的发展历程简述如下:

十九世纪末至二十世纪初是生态位理论的萌芽和诞生时期。美国密执安大学的Streere

(1894) 在解释鸟类物种分离而居于菲律宾各岛现象时对“生态位”就很感兴趣,但未给任何解释^[13]。Johnson(1910)最早使用生态位(niche)“同一地区的不同物种可以占据环境中的不同生态位”,可惜他没有对生态位进行定义,未将其发展成一个完整的概念^[14]。美国加州大学的 Grinnell(1917)在研究长尾鸣禽的生态位关系时,最先给生态位以完整的定义,即长尾鸣禽最终占据的位置特征,并提出:没有 2 个固定定居于同一范围内的物种具有相同的生态位关系。这一思想被认为是后来竞争排斥原理的最初原形。Grinnell(1924,1928)又把生态位(ecological niche)定义为生物种最终的生境单元。在这个最终的分布单元中,每一个物种因其结构和功能上的特殊性,其生态位界限得以保持。因其特别强调物种在空间分布上的意义,因此,该定义被后人称为空间生态学(spatial niche)。Elton(1927)侧重个体生态学方面,并把生态位确定为生物体在其群落中的机能作用和地位,而且特别强调它与其他物种之间的营养关系,如动物的捕食与被捕食的关系等。Cause(1934)采纳了 Elton(1927)的生态位概念,在其草履虫试验的基础上,发展了竞争排斥法则,即 Cause 原理。他认为生态位是特定物种在生物群落中所占据的位置,即其生境、食物和生活方式等。Lack(1947)进一步指出生态位关系可以为物种提供一个进化多样性的基础。

二十世纪六十年代至九十年代是生态位理论的发展时期。Dice(1952)排除了生态位概念中的功能含义,认为生态位就是生境的一个亚单位,即物种在特定生态系统中所占据的生态位置,这一观点与 Grinnell(1924,1928)的观点极为相识。Clarke(1954)认为:生态位更加强调物种在群落中的功能,而不是它在生境中的物理位置,与 Grinnell(1924)的观点相吻合。Odum(1953,1959)定义生态位为“一个物种在群落和生态系统中的位置和状态,而这种位置和状态则决定了该生物的形态适应、生理反应和特有行为”。他还认为一个生物的生态位不仅决定于它的生活“位置”,而且决定于它的“职业”。Hutchinson

(1957)提出生态位是位于 n 维资源空间的超体积,定义为:允许一个物种生存和繁殖的特定环境变量的区间,或一种生物与其他生物和生态环境全部相互作用的总和。在 n 维资源空间中的任何一点的环境条件,对于物种的生存都是不受限制的。后来,他又把生态位进一步区分为基础生态位和实际生态位,在这一过程中,他把数学思想引入了生态学。Weatherly(1963)重新强调生态位的定义应当局限于动物在生态系统中的营养作用,即:它同全部可得食物之间的关系。Maguire(1967)则提出生态位为个体、种群或整个物种在遗传上和进化上所确定的对环境条件的生物学适应性容纳量和格局。Wuenschel(1969)将物种的生态位空间视为多维矢量空间。Stern(1974)等对生态位的内涵作了遗传学解读,认为生态位是形成物种或种群的遗传结构的特征,是使一个种群得以永久生存、并与该种群相互影响的生境条件的总和。Grubb(1977)把生态位视为植物与其所处生境的总关系。Pinanka(1983)认为:一个生物单位(包括个体、物种、种群)的生态位,是其适应性的总和。Odum(1983)综合了前人的各种定义,认为生态位不仅包括生物占有的物理空间,还包括它在生物群落中的功能地位,以及它在温度、pH 值、土壤和生存的其他环境梯度中的位置。王刚(1984)等应用集合概念定义生态位。Colinvaux(1986)提出了“物种生态位”概念。

二十世纪末期至今是生态位理论的全新时期。刘建国(1990)定义了生态位概念,认为生态元的生态位是在生态因子变化范围内,能够被生态元实际和潜在占据、利用或适应的部分,而其余部分则称为生态元的非生态位。Litvak(1990)等引入集合论的思想,提出群落生态位是群落中所有物种生态位之并集。Shea(2002)提出:物种对每个生态位空间点的反应和效应。Chase(2003)尝试对经典的生态位理论与当代各种生态位研究方法进行新的整合,从而推动了生态位理论的进一步发展和完善。Silvertown(2004)认为生态位优先占据以及种间竞争效应可以对海洋岛屿的地域性植物经常表现出的单一起源现象的成因,提

出最为中肯的解释。Tilman(2004) 提出随机的生态位理论,其强调定居的随机性,以及补充限制过程与多样性生物限制之间的相互作用,可以很好的解释生物入侵和种群集结格局的形成机制。李得志(2006) 等给出了生态位宽度和生态位重叠的新定义及其测度方法。

2.2 评述与展望

给生态位下定义者虽然为数不少,但最具代表性的当推 Grinnell, Elton 和 Hutchinson 三人,后人分别称他们所给定义为“空间生态位”、“功能生态位”和“多维超体积生态位”^[12]。纵观生态位理论概念的发展历程,我们可以知道,在各个不同的时期,始终存在不同的观点和争执,这些都有力地刺激着现代生态学理论的进一步发展。作者认为,人们对生态位的理解不外乎两个方面,一方面是把一个种的生态位看作是栖息地,另一方面,把某些或某种生物的生态位当作它在该群落中的功能和地位等一系列生态学特性。这两个方面呈鱼水关系。有关生态位理论概念的争论至今没有休止,各种生态位的定义尚未统一,基于此,理智的态度应是:更加深入的研究加以去粗取精,使该理论日趋完善,这成为我们生态学工作者的一项重要任务。

3 竞争排斥原理

3.1 概念

在讲竞争排斥原理的概念之前,不得不提到近代生态学中争论热烈的一个问题——高斯假说。高斯(1934) 认为:由于竞争的结果,两个相似的物种不能占有相同的生态位,而是以某种方式彼此取代,每种各具食性或其他生活方式上的特点。高斯在这里所应用的生态位概念是按照 Elton 的定义,即生态位是指动物在生物群落中的地位,以及它与食物和天敌的关系。高斯本人并未提出过所谓高斯假说,英国的生态学家称之为高斯假说(在1934年英国生态学会举行的近缘种生态学讨论会上)。这种概念比较近代的表示方式是竞争排斥原理(competitive exclusion princi-

ple): 即完全的竞争者不能共存(Hardin, 1960)^[15]。美国加州大学的 Grinnell(1917) 在研究长尾鸣禽的生态位关系时,最先给生态位以完整的定义,即长尾鸣禽最终占据的位置特征,并提出:没有2个固定定居于同一范围内的物种具有相同的生态位关系。这一思想被认为是后来竞争排斥原理的最初原形。

3.2 争论

竞争排斥原理提出后在生态学界引起了激烈争论,不同生态学家持完全不同的观点,如, Hutchinson 和 Deevey(1949) 认为它是“理论生态学最重要的发展”,而 Cole(1960) 则认为它是“陈腐的格言”。Cause(1934) 采纳了 Elton(1927) 的生态位概念,在其草履虫试验的基础上,发展了竞争排斥法则,即 Cause 原理。他认为生态位是特定物种在生物群落中所占据的位置,即其生境、食物和生活方式等。他的试验支持竞争排斥原理。另外如 Debach(1978) 的黄蚱壳虫试验也支持该原理;在野外,经常可以看到近缘的物种生活在同一环境中,这似乎与生态位相同的二个物种不能共存的理论不一致,因此,野外工作者对竞争排斥原理的争议比较大^[1], Ross 和 Mclure(1957, 1974) 的斑叶蝉的相关试验都驳斥了该原理。通过上面的分析我们可以知道,竞争排斥原理有一定的限度,也就是说它只能在一定的范围内成立。

3.3 评论和展望

在对生态位的概念有了一定的了解后再去谈竞争排斥原理会事半功倍,反之亦然。本人认为,竞争排斥原理所说的“共存”值得商榷,其意不明,可以很容易的反驳之——如果两个相似的物种(获取资源能力相当)在各种必须资源无限大的环境中生存,由于竞争,其结果极有可能是两者按照原来的生活方式生存,竞争对两者的生存没有任何影响。另外,我们知道,竞争排斥原理所阐述的是种间竞争机制,说到种间竞争,资源因素应排到首位,这理由和上述论证不谋而合。另外,如 Tilman(1976) 曾以浮游藻类为实验材料进行了竞争试验,结果证明当两个种(获取资源能力有差异)为一个有限资源竞争时,在较低资源浓度下

仍能维持种群平衡数量的种能够获胜。综上,我们可以知道,不同的资源获取能力以及其他的一些因素决定了共存或者排斥,故可以说竞争排斥原理可能在某些条件下成立。

竞争排斥原理的成熟和完善对整个生态学的发展都有举足轻重的作用,每一个生态学工作者都要力争为之发展贡献力量,更好的促进生态学的发展。

4 小结

本文综述了中性理论、生态位、竞争排斥原理三个生态学中典型的有争议的概念,从其发展历程以及争议点中,我们可以看出,整个生态学的发展和这三个概念的成熟和完善息息相关,作为生态学工作者,我们要做的工作就是在前人工作的基础上,使这些概念日渐明朗、理论原理等日臻成熟完善,更快更好的发展生态学,力争能为人类社会的发展做出更大的贡献!

参考文献

- [1] 戈峰. 现代生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
- [2] 王根庆. 分子进化中理论的进展[J]. 天津师范大学学报(自然科学版本), 1994, 14(4): 65-72.
- [3] 赵桂仿, 徐莉, 张林静. 植物种群分子进化中对生境的适应[J]. 西北植物学报, 2003, (23): 1084-1090.
- [4] 周淑荣, 张大勇. 群落生态学的中性理论[J]. 植物生态学报, 2006, 30(5): 868-877.
- [5] Hubbel SP. Neutral theory and the evolution of ecological Equivalence[J]. Ecology, 2006, 87: 1387-1398.
- [6] Poulin R. Parasites and neutral theory of biodiversity[J]. Ecography, 2004, 21: 119-123.
- [7] Wotton J. T. . Field parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity[J]. Nature, 2005, 433: 309-312.
- [8] 吴大荣. 福建罗卜岩闽楠林中优势种生态位研究[J]. 生态学报, 2001, 21(5): 851-855.
- [9] 曲仲湘. 植物生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1986.
- [10] 王伯荪. 植物群落学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1987.
- [11] 李得智. 东北东部山区天然次生林群落优势树木种群生态位的计测与分析[J]. 中华林学季刊(台湾), 1995, 28(2): 3-12.
- [12] 张光明, 谢寿昌. 生态位概念演变与展望[J]. 生态学杂志, 1997, 16(6): 46-51.
- [13] 朱春全. 生态位理论及其在森林生态学研究中的应用[J]. 生态学杂志, 1993, 12(4): 41-46.
- [14] 马世骏. 现代生态学透视[M]. 北京: 科学出版社, 1990.
- [15] 孙儒泳. 动物生态学原理(第三版)[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 2001.