

用定量化生态位研究环境影响生物物种的变化过程

杨东方^{1 2 3}, 高振会², 崔文林², 孙培艳², 曲延峰²

(1. 上海水产大学 渔业学院, 上海 200090; 2. 国家海洋局 北海监测中心, 山东 青岛 266033; 3. 中国科学院 海洋研究所, 山东 青岛 266071)

摘要: 在生态系统中, 生物的生存和消亡以及环境的变化一直是人们研究的热点。通过胶州湾生态模型的研究定义和量化多维生态位, 并应用多维生态位定量化展示了物种之间的团结、吸引和竞争、排斥的基本原理, 以及在环境作用下, 物种之间的关系变化过程。为研究物种生存和消亡、环境变化和物种进化提供了科学依据。

关键词: 环境; 多维生态位; 生物物种

中图分类号: Q14; X171.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3096(2004)01-0038-05

很多年来, 在生态系统中, 生物的生存和消亡以及环境的变化一直是人们研究的热点。生态位是生物存活和消失的重要指标之一。如何定义生态位, 如何表示和量化多维生态位, 全面表明生物在生态系统中的位置和作用; 关于生态位的两个简单观点, 如何解决; 生物和环境, 如何用生态位量化其关系, 这是本文要探讨的问题。从胶州湾的研究发现, 浮游植物的不同种群, 其水温的影响系数和硅酸盐的表观转化率也是不同的, 种群对水温和硅的表观转化率占据不同的生态位。于是通过研究生态位, 给予定量化的多维生态位, 阐明环境影响生物物种的变化过程。

1 生态位的概念

生态位(niche)的概念最早是格林尼尔(Grinnell)在1917年提出的, 用来表示对栖息地再划分的空间单位。有的植物学家译为小生境。埃尔顿(Elton)在1927年又独立地对生态位下了定义^[1]: 生态位是指物种在生物群落中的地位和作用, 有的动物生态学家译为生态龛或生态灶。哈奇森在1958年对生态位又下了一定义^[2], 认为在生物群落中, 能够为某一物种所栖息的理论上最大空间, 称为基础生态位(fundamental niche); 但是实际上很少有一个物种能全部占据基础生态位。当有竞争者时, 必然使该物种只占据基础生态位的一部分, 这一部分实际占有的生态位空间, 就称之为实际生态位(realized niche)。竞争种类越多, 使物种占有的实际生态位可能越小。

哈奇森举例说, 例如有两个环境变量, 温度和湿

度, 决定每一物种能够存活和增殖的范围, 它可以用图方块 s_1 和 s_2 表示两个物种生态位的空间(niche space), 而且有一部分重叠。这个图用了两个环境变量, 但环境变量还能增加到3个、4个和更多(例如pH、食物……)。因3个变量就形成体积, 更多变量就形成 n 维空间, 哈奇森称之为超体积(hypervolume)。

根据应用生态位概念的历史来看, 格林尼尔指的是空间生态位(space niche), 埃尔顿指的主要是营养生态位(trophic niche), 而哈奇森的生态位既包括空间位置, 也包括在生物群落中的功能地位, 可以称之为超体积生态位(hypervolume niche)。哈奇森定义的优点是能对生态位定量描述和研究, 从而使这个方面的研究工作大为推进^[3]。

生态位研究是最近10~20年来群落生态学研究非常活跃的一个领域。对生物种群进行划分有生态位宽度、生态位重叠等基本分析方法。生态位宽度是生物利用资源多样性的一个指标。生态位重叠指数测定的是生态位的一个资源利用维度的重叠情况^[4 5]。但是人们往往很难区别哪些生态位维度之间是独立

收稿日期: 2003-07-10, 修回日期: 2003-10-13

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-207), 国家海洋局北海监测中心主任科研基金资助

作者简介: 杨东方(1962-), 男, 陕西延安人, 教授, 研究方向: 海洋生物学、生态学 E-mail: dfyang@shfu.edu.cn

的, 哪些是相互依赖的。由于哈奇森的生态位概念是多维的, 多维生态位的重叠是很难确定的^[3]。

惠特克等 1975 年认为, 按下面方式应用生态位这个术语: (1) 生态位(niche)指生物在生物群落中的作用, 即埃尔顿和哈奇森的概念。(2) 生境(habitat)指生物出现在环境中的空间范围。即格林尼爾的概念。

对此, 作者认为: 生态位是指生物在环境中适合生存的不同环境因子变化的区间范围。

2 多维生态位和生态系统的量化定义

通过生态位的研究, 作者给出多维生态位的定义, 并用数学公式进行量化表达。多维生态位是指使用时间、空间、营养盐、光、水温物理化学等环境因子进行量化地确定生物在生态系统中的位置、作用(图 1)。

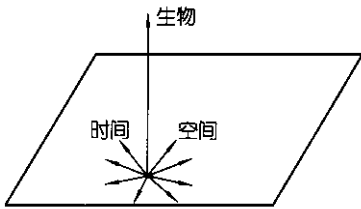


图 1 多维生态位是环境因子组成的平面和生物构成的三维空间

Fig. 1 The multidimensional niche is the three-dimensional space composed of the plane with environmental factors and of biology

在生态物种中, 对每一个物种都有自己固定的生态位。称为物种 A 的生态位, 以时间因子考虑, 称为物种 A 的时间生态位; 以营养盐因子考虑, 称为物种 A 的营养盐生态位; 以 x 因子考虑, 称为物种 A 的 x 生态位。

在生态系统中, 时间、空间、营养盐等所有因子都在变化。

$E = E(B, t, s, n, \dots) = E(B, X)$, E 表示生态系统; B 表示生物种类; X 表示物种的环境因子生态位; 在 t 时刻, 所有的因子都有确定的值, 展示 t 时刻的生态系统 E 值。

X_A 表示物种 A 的环境因子生态位 $X_A = X_A(t_A, s_A, n_A, \dots)$

t_A 表示物种 A 的时间生态位 $t_A = [t_1, t_2]$

s_A 表示物种 A 的空间生态位 $s_A = [s_1, s_2]$

n_A 表示物种 A 的营养盐生态位 $n_A =$

$[n_1, n_2], \dots$

当 $t = t_0$ 时, 有 $X_0 = (t_0, s_0, n_0, \dots)$, 当 $t_0 \in t_A, s_0 \in s_A, n_0 \in n_A, \dots$

当 $X_0 < X_A$, 生态系统中 X_0 的所有因子满足物种 A 的生态位。表明物种 A 在生态系统中 $t = t_0$ 时生长健康、繁殖旺盛。

在生态系统中当 $t = t_3$ 时, 有某个因子不满足物种 A 的生态位。即 X 因子 $X_3 \notin X_A = [X_1, X_2]$ 物种 A 面临着生死选择。表明物种 A 的生态位要么适应环境条件, 继续生存, 即改变自己的生态位, 适应环境, 继续生存; 要么不适应环境条件, 无法生存。

3 胶州湾的生态位研究

通过胶州湾海域的研究, 建立水温、硅与初级生产力的动态模型, 得到两个参数值的变化范围^[5]。

胶州湾的初级生产力 - 硅酸盐 - 水温的动态模型方程为:

$$dy/dt = C ds/dt + \pi/6 D \sin(\pi/6t - \pi/3) \quad (1)$$

方程(1)中右边第一项为硅酸盐对初级生产力的限制, 第二项为水温对初级生产力的限制, 方程(1)中的变量和参数的变化范围: t 为时间变量, 单位为月; $y(t)$ 为初级生产力函数, $33.60 \sim 2518 \text{ mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$; $s(t)$ 为硅酸盐函数, $0 \sim 14.9 \mu\text{mol}/\text{L}$; C 为海水中硅酸盐转化为浮游植物生物量的表观转化率, 为 $62.92 \sim 474.85$; D 为水温对浮游植物的初级生产力的影响系数为 $-66 \sim 384$ 。 C 是通过硅的吸收影响浮游植物的生长; D 是通过时间控制水温影响浮游植物的生长。

当 $C > 0$ 可知海水中硅酸盐转化为浮游植物生物量的表观转化率大于零, 表明浮游植物吸收硅酸盐就产生了初级生产力的量。

当 $D > 0$ 时, 这些水域的浮游植物集群的主要优势种趋于狭温性, 主要由暖水性种组成。

当 $D = 0$, 这些水域的浮游植物集群的主要优势种趋于广温性, 主要由广温性种组成。

当 $D < 0$, 这些水域的浮游植物集群的主要优势种趋于狭温性, 主要由冷水种组成。

浮游植物集群对于 C 和 D 有不同的生态位, C 和 D 将浮游植物集群分成不同的组分, 浮游植物集群的不同种群占据了 C 和 D 不同的生态位。这样保持了胶州湾生态系统的稳定性(图 2)。

把 C 和 D 分别作为坐标系中的 x 轴和 y 轴, 这样, 通过吸收硅, 提高初级生产力的浮游植物被分为三部分: 狭温性、暖水性种, 狭温性、冷水种, 广温性种(图 3)。

以 COD 组成的平面上任一点, 都表示一个物种, 一个物种都有自己的 X 和 Y 坐标, 即每个物种都有

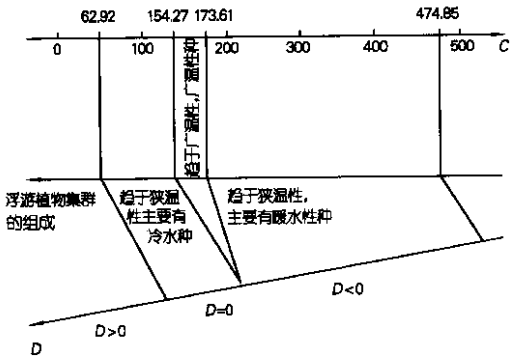


图 2 胶州湾浮游植物集群的不同种群占据了 C 和 D 不同的生态位

Fig. 2 Different populations of the phytoplankton assemblage in Jiaozhou Bay occupy different ecological

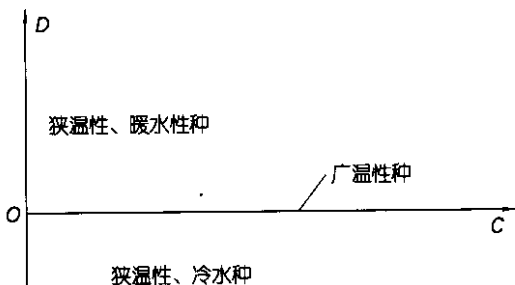


图 3 吸收硅后提高初级生产力的浮游植物的三部分

Fig. 3 Three parts of the phytoplankton increasing primary production by assimilating silicon

自己的不同的生态位；于是，不同的点代表不同的物种，不同的物种代表不同的点，将物种和平面的点一一对应。这样，考虑平面 COD 组成的浮游植物集群。

在胶州湾，浮游植物集群的不同种群所占据的生态位区域，由 C, D 将其分割（图 4）。

将 C 值扩展到整个实数域，平面 COD 组成浮游植物集群（图 5）。

平面 SW 代表狭温性、暖水性种；平面 SC 代表狭温性、冷水种；C 的正轴代表广温性种，于是通过 C 和 D 分割了胶州湾浮游植物所占据生态位的区域。

当 $C > 0 = \text{平面 } SC + SW$ 表示通过吸收硅，提高初级生产力的浮游植物。

$C = 0$ ，即 D 轴表示浮游植物生长不受硅存在的影响。

$C < 0 = \text{平面 } USC + USW$ 表示吸收硅后，降低初级生产力的浮游植物。

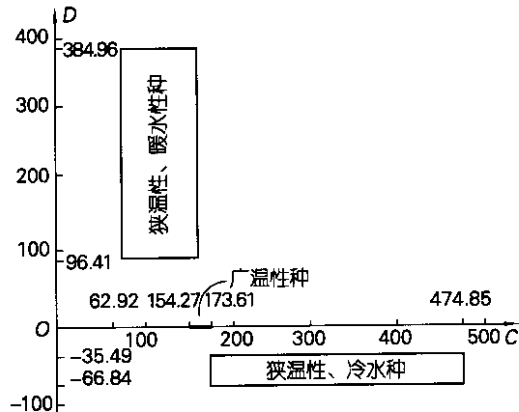


图 4 胶州湾浮游植物集群的不同种群所占据的生态位区域

Fig. 4 The areas of the niches occupied by different populations of the phytoplankton assemblage in Jiaozhou Bay

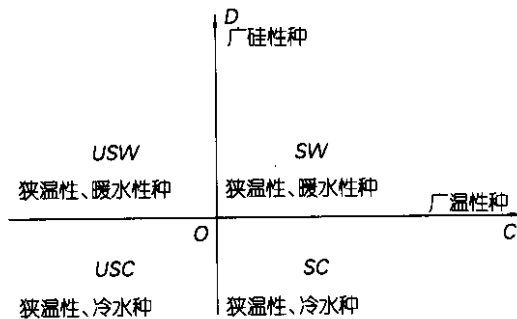


图 5 浮游植物集群由平面 COD 组成

Fig. 5 The phytoplankton assemblage is composed of plane COD

当 $D > 0 = \text{平面 } USW + SW$ 表示浮游植物由狭温性、暖水性种组成。

$D = 0$ ，即 C 轴，表示广温性浮游植物，其生长不受水温的影响。

$D > 0 = \text{平面 } USC + SC$ 表示浮游植物由狭温性、冷水性种组成。

用相关数据计算 C 和 D 的范围，就可以知道浮游植物集群的特征。同样通过水域的浮游植物集群的组分调查，计算 C 和 D 的范围。

4 生态位的观点

近代生态系统中一个争论热烈的问题即高斯假说或竞争排斥原理，即完全的竞争者不能共存。对此

生态学持有完全不同的观点,例如:在1949年,哈奇森(Hutchinson)和迪维(Deevey)认为它是“理论生态学最重要的发展”,而在1960年,科尔(Cole)却认为高斯假说是“陈腐的格言”。这样就产生了两种观点,一种认为自然界中很少见到竞争,即物种很少为有限资源而竞争。因此,在自然群落中没有必要去找竞争排斥的证据。另一种观点认为,自然中竞争十分普遍,它是群落中支配物种进化发展的主要因素。那么自然中竞争究竟是十分普遍的还是少见的^[6]?

作者认为:当环境发生微小的变化时,即环境因子在生态位区间内变化时,在自然界物种之间不会有竞争、排斥,只有团结、吸引。

当环境发生变化时,即环境因子在生态位区间外变化时,自然界物种面临改变生态位区间。若生态位区间不包含环境因子的变化,则物种趋于消亡。如物种改变自己的生态位区间并包含环境因子的变化,物种趋于生存。这种物种改变生态位区间的过程就是进化。当物种生态位发生改变时,与其他物种的生态位相重叠就会出现竞争和排斥。

任何物种之间不存在竞争和排斥,物种种群的强盛,是取决于物种的生态位与实际的环境条件的一致性。不同物种在多维生态位中必有某一维生态位与其它所处于不同位置的物种相比完全分离,这使种群能够在生态环境中生存。

当物种的生态位与实际的环境条件不一致时,生态位和环境因子相分离的物种只能改变生态位适应环境,于是产生物种进化。当不能改变生态位适应环境时,物种就消亡。

物种为了生存,随着环境的改变,其生态位也在改变。当一个物种的生态位改变时,与另一个物种的生态位相重叠,于是发生了竞争、排斥,经过一段时间后,重叠生态位消失,形成各自衔接且分离的生态位。这样,物种的生态位与实际的环境条件相一致。

在自然界中,环境的变化是绝对的,环境的变化是物种间产生竞争、排斥的主要动力,也是物种消亡的主要动力。当环境的变化与物种的生态位是相对静态时,物种生态位相互衔接或分离,物种间是相互团结吸引的;当环境的变化与物种的生态位是相对动态时,物种生态位相互重叠,物种间相互竞争排斥的,通过物种之间的竞争和排斥,物种生态位相互重叠消

失,物种生态位又回到相互连接或分离的状态。这些变化过程说明在环境的作用下,用生态位展示物种间的关系变化过程(图6)。

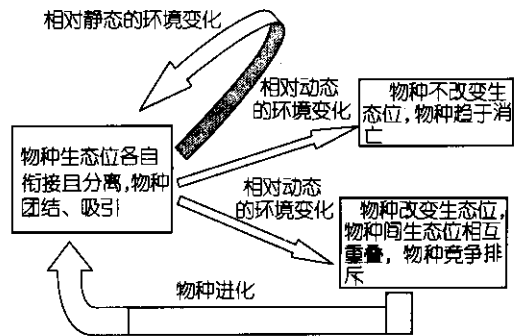


图6 影响物种及物种间的变化过程的模型框图
Fig.6 Schematic diagram of the variation process of the environmental effect on biological species and their relationship

通过以上的研究分析认为,多维生态位定量化的展示了物种的团结、吸引和竞争、排斥的基本原理,以及在环境作用下,物种之间的关系变化过程。为研究物种生存和消亡、环境变化和物种进化提供了科学依据。

参考文献:

- [1] Elton C. The ecology of invasions by animals and plants [M]. London Methuen and Co. LTD., 1958.
- [2] Hutchinson G E. An Introduction to Population Ecology [M]. New Haven: Yale University Press, 1978.
- [3] 孙儒泳. 动物生态学原理[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 1992. 268 - 276.
- [4] Abrams P. Some comments on measuring niche overlap[J]. *Ecology*, 1980, 61:44 - 49.
- [5] Slobodkitchoff C N, Schulz W C. Measures of niche overlap [J]. *Ecology*, 1980, 61:1 051 - 1 055.
- [6] Yang D F, Zhang J, Lu J B, et al. Examination of silicate limitation of primary production in the Jiaozhou Bay, I. Silicate being a limiting factor of ohytoplankton primary pro - duction[J]. *Chin J Oceanol Limnol*, 2002, 20(3): 208 - 225.

Study of the variation process of the environmental effect on biologic species with quantitative niche

YANG Dong – fang^{1,2,3}, GAO Zhen – hui², CUI Wen – lin², SUN Pei – yan², QU Yan – Feng²

(1.College of Fishery Science, Shanghai Fisheries University, Shanghai 200090, China; 2.Beihai Monitoring Center of State Oceanic Administration, Qingdao 266033, China; 3.Institute of Oceanology, the Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China)

Received: Jul., 10, 2003

Key words: environment; multidimensional niche; biologic species

Abstract: Factors influencing the survival or exiction of species are a vitul area of scientific endeavour. From research on the ecological system of Jiaozhou Bay (Qingdao:China) a multidimensional niche is difined and quantified in this paper. By applying the multi – dimension on niche basic principles of unite and attraction competition and repellenc and transformation relationships between species. This provided a scientific keystone for studying the survival and extinction as well as environmental variations and evolution of species.

(本文编辑 :刘珊珊)