

生态学中的促进类型和作用

王 亮

(盐城师范学院 城市与资源环境学院 江苏 盐城 224051)

摘 要: 生态学的研究主要在竞争、捕食、干扰以及环境压力与生物体各个层次的关系上, 对于促进的影响考虑的不够充分。该文介绍促进的概念以及在生物体层次上的促进类型, 总结促进在生态学理论中的意义及其重要性; 同时认为充分考虑到促进的作用, 对于更全面地了解和保护自然生态系统都是很有帮助的。

关键词: 促进; 生态位; 种群密度理论; 物种多样性; 群落可侵入性

中图分类号: Q 346 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2010)16-0210-04

自达尔文以来, 几乎所有有影响力的生态学家都支持自然界是由冲突(竞争)构建的观点。典型的例子包括 Gause^[1] 的酵母竞争试验, Hutchinson^[2] 的多维生态位理论。近 50 a 来, 他们对理论生态学和应用生态学的发展做了很大的贡献, 所以这些理论和其它相关的观点对生态学发展的影响是非常大的, 在这段时间里, 大多数生态学家重点研究的是竞争、捕食、干扰和环境压力在群落形成和发展中的作用^[3]。然而, 近来多数的研究清晰地表明促进在种群和群落层次上的影响与其它影响因素同样重要。在多种类型生境条件下进行的野外试验已经证明了促进对个体适合度、物种分布和增长率、物种组成和多样性、甚至大尺度的景观动态变化都有着显著的影响^[4-9]。

1 促进的概念和类型

1.1 促进的概念

促进或正相关作用是指物种间相互作用至少对一方有利, 而对任何一方无不利影响。促进是自然界普遍存在的一种现象, 按其作用程度, 可分为偏利共生、原始协作和互利共生 3 种类型^[10]。诸如此类的分类, 已经在很多的文献和书中出现。现就具体的生物之间做一个

较为详细的分类。

1.2 动物和动物间的促进

如尼罗河中鳄鱼与小鸟的共生, 小鸟一方面从鳄鱼身上和口中取食, 另一方面为鳄鱼起到警戒的作用, 犀牛和犀牛鸟的关系与之相似^[11]。在海洋中, 某些海产贻贝的外套腔内共栖着豆蟹, 它偷食宿主的残食和排泄物, 但对宿主不构成危害^[10]。

1.3 植物与植物的促进

Jorge Castro 等人^[12] 在地中海山区研究再造林时发现, 灌木在此过程中具有经济和生态意义上的很好帮助, 同样有些灌木之间也存在着互利关系。周治国等^[13] 对黄淮棉区棉麦两熟 2 种主要种植方式共生期遮荫对棉苗的生理代谢影响进行了研究。李隆等^[14] 研究了小麦—大豆间作种间磷吸收的促进作用, 结果表明, 小麦对大豆磷吸收促进作用主要来自于小麦的根际效应, 植物根系之间除了竞争以外, 还存在着互利^[15]。

1.4 微生物与微生物的促进

菌根真菌与根瘤菌混合接种是主要的一种形式。早在 100 a 前人们就已发现菌根真菌与固氮细菌存在于金龟树的根际。直到 1974 年, Crush 才获得了菌根促进豆类植物根瘤形成的证据, 并发现 VA 菌根可以强烈地刺激豆科植物的生长和根瘤的形成。近年来, 国内外大量研究也证实了这一点。李巧贤等人^[16] 研究认为 NM₆ 益生菌(有 6 个菌株组成)对肠道致病菌有明显的生物拮抗作用, 而对肠道正常菌群有调节作用。选用的有益

作者简介: 王亮(1977-), 男, 江苏盐城人, 硕士, 讲师, 研究方向为景观生态学和恢复生态学。

收稿日期: 2010-04-27

整合重组力度, 创建一批被社会广泛认可、具有较高声誉的名牌产品, 逐步实现一个产业主打 3~5 个品牌的目标。二是搞好产品销售体系建设规划, 建立大型产品批发市场, 完善销售网点布局, 形成渠道畅通、批发零售相结合的销售体系。三是建立新型的流通组织和交易方式, 开展连锁经营、电子商务、异地服务, 减少流通环节, 降低流通费用, 提高流通企业的经济效益。四是建

立黑龙江省经济作物市场信息网络体系并融入全国农业信息网络, 以国内外的信息指导黑龙江省高效经济作物生产、规范产品市场、引导消费, 使全省高效经济作物产业能紧跟国内外经济作物产业发展步伐; 五是加强产品质量标准制定和组织实施工作, 加快产品质量标准和企业资质认证等体系建设。

菌之间无拮抗作用,能够互利共生。

1.5 植物和动物的促进

Jef 和 Han 在荷兰的一个岛屿上研究发现,草食动物的存在可以消除高大植物对低矮植物的压迫,从而促进低矮植物的生长。国内的研究主要集中于动物及昆虫对植物的传粉机制及种子的搬运^[17-19]。

1.6 植物和微生物的促进

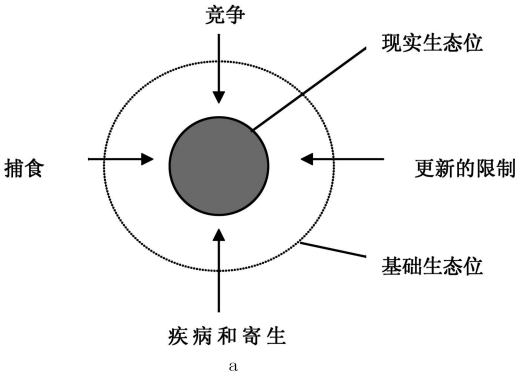
Piotrowski 等人^[20]研究发现某些真菌与植物生长在一起,真菌生产出更多的菌丝,而植物根部的生物量也有提高。国内对豆科植物和根瘤菌关系研究的比较多^[21-23]。

1.7 动物和微生物的促进

VanBruggen 等人^[23]从条纹扭头虫(*Metopus striatus*)中分离到甲烷细菌共生体,但发现该纤毛虫无线粒体,而含有氢酶体。推测氢酶体可能向细菌共生体传递氢,共生体接受来自纤毛虫的氢以及二氧化碳和乙酸后,还原二氧化碳成为甲烷,这对纤毛虫是有益的。

2 促进在生态学理论中的意义

2.1 促进与生态位问题



Hutchinson^[2]精炼了生态位的概念,并且区分了基础生态位和现实生态位的差异(图 1 a)。虽然在生态位的概念及基础生态位和现实生态位的差异上,Hutchinson 和后来的学者也考虑了促进的因素,但主要都是从竞争着眼的。如果在基础生态位和现实生态位的关系问题上充分考虑促进的因素,有时会得出滑稽的结论:一个物种现实生态位的空间范围会比基础生态位决定的空间要大(图 1 b)。例如,在基岩海岸,潮间带海草的遮掩会缓解温度和水分压力,从而使许多生物能够分布到更高程的潮滩,扩大了它们的空间分布范围;新英格兰卵石海滩的潮间带植物互花米草(*Spartina alterniflora*)对底土的改良扩大了整个群落(包括植物和无脊椎动物)景观尺度上的分布范围。同样地,珊瑚和腰鞭毛虫以及植物与菌根真菌的共生扩大了珊瑚和植物的空间分布。类似的情况还包括冰期消退后演替早期的物种对土壤条件的改变,这对后来物种的扩展起了很好的促进。所有的例子说明,一个物种与其它物种共生时的生态位确实比这个物种单独存在时要广。

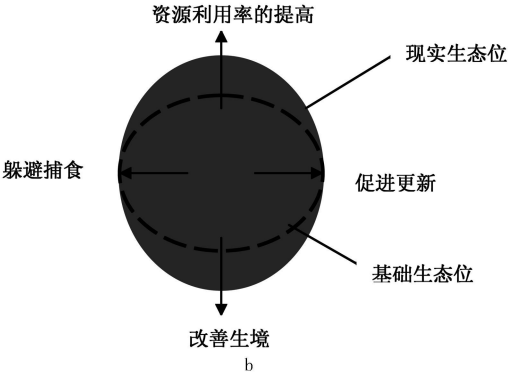


图 1 促进与生态位

2.2 促进与种群密度理论

种群密度和个体适合度的负相关关系是种群生态学的一个基本理论。然而,近来野外关于促进的研究说明个体存活率可以与种群密度呈正相关。例如在新英格兰南部的基岩潮间带海岸,固着的无脊椎动物和巨藻的存活率、繁殖率和生长率在高密度时比中等密度高。在试验中采用自疏措施会降低这些适合度参数,因为在高密度情况下,密集分布可能会缓冲潜在的致死的温度压力。显然,在高、中密度下生长一样都具有“支出”与“收益”,净平衡至少在一定程度上由周围环境所驱使。研究表明在环境压力较大且较高的潮间带,群聚的效益比付出要高,而在高程较低的低温潮间带群聚经常会导致非常高的幼苗和成株的死亡率。在较大的空间尺度上,净正效应会转变为负效应。此外,在环境胁迫较高的陆地生境(如沙漠和高山),较高的幼苗和植物成株的密度会提高生长和存活率。

种群在生活史的某一阶段(如成株存活和繁殖)可能是正密度效应,在另外一个阶段(如种群更新)也许就是负密度效应。对单个物种的生活史来说,环境条件的波动也会导致正、负密度效应的频繁转换。因此在强调负密度效应的同时必须考虑到促进因素的作用。

2.3 促进与竞争、捕食

生态学中有几个著名的模型预测捕食者或竞争的负面效应如何随着环境压力梯度或资源可利用性的变化。然而物种间的关系通常会包括正面(促进)和负面(竞争)两部分。绝大多数试验仅仅是估计净相互作用的规模,所以自然界复杂物种间的关系可用环境压力经验模型来阐述。如果竞争随着环境压力梯度变化而促进恒定时,净效应将与竞争部分等同(图 2 a)。但当促进随着环境压力梯变化而竞争恒定时,会产生同样的净效应变化(图 2 b)。

一个物种往往是竞争者的同时又是共生者,使竞争

排斥原理变得更加复杂。假如竞争者同时又是共生者,物种之间就有可能在同一生态位共存。例如,植物为了获得资源(光照和营养物质)而竞争,而其中的竞争优势者遭到食草动物破坏的几率也就更高。这些竞争优势者有时会与竞争劣势者但又较耐食的植物共生来减少食草动物的破坏。因此,如果竞争优势者排斥竞争劣势者,前者会更加遭到食草动物的破坏 这对它们二者来说 都是不利的。当 Gause and Witt 在 1935 年通过改变相互关系系数符号把 Lotka—Volterra 种间竞争模型变为共生模型时,预测共生会产生一个稳定的平衡。

2.4 促进与物种多样性及群落可侵入性的关系

物种多样性与群落可侵入性的负相关关系是生物抵制的一个重要现象,物种多样性是决定物种可侵入和定居的主要因素(图 3 a)。换句话说,竞争是控制群落物种组成的一个主要因子。然而,在某些情况下其它过程

可以比竞争更重要,正相互作用同样可以改变多样性与群落可侵入性关系的基本模式。在许多群落,建群种为其它物种提供生境,如果建群种不存在,整个本地种和非本地种的多样性通常会下降。当前小尺度野外试验支持物种多样性与群落可侵入性的负相关关系,可能会含蓄或故意地忽视了在更大尺度上改变生境的正相互作用对入侵成功率的重要性。群落中建群种的存在增加了物种的数目,可能会降低大多数入侵的相似性,从而导致物种多样性和入侵成功率的单峰关系(图 3 b)。曲线的精确形状取决于:建群种或其它关键的促进者是否进入了群落;竞争变得非常激烈,降低了移居的可能性。

在一些环境压力特别大的生境中,环境改善是一个主要的因子。在某些情形下,当地种与移居者的促进关

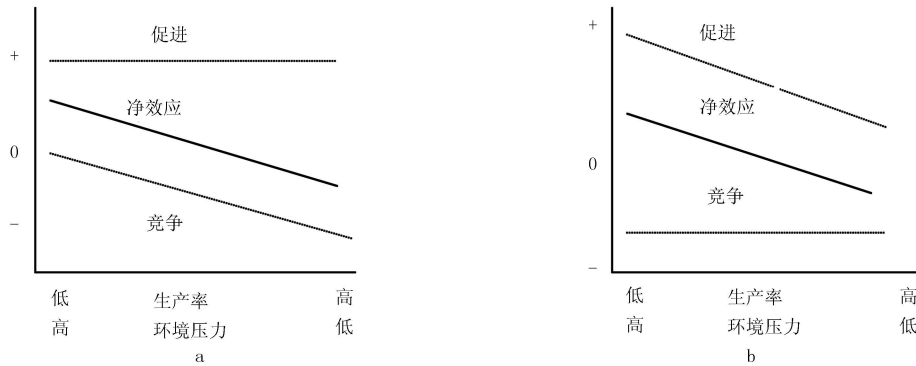


图2 促进与竞争

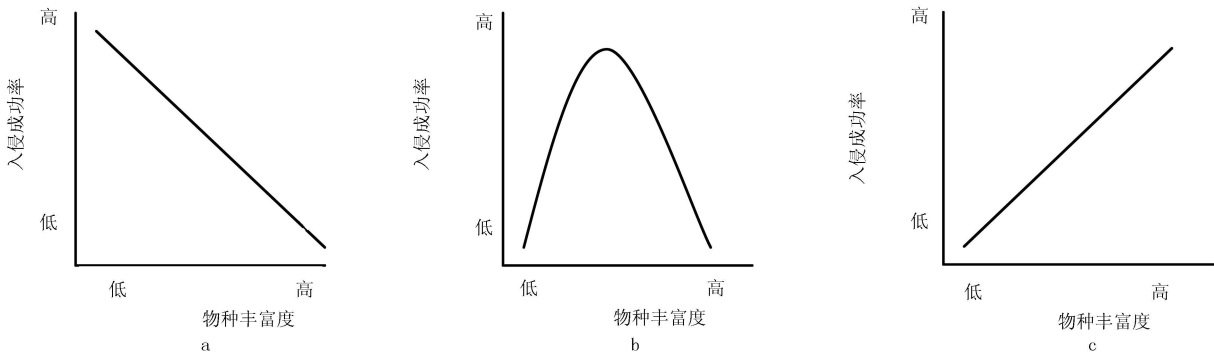


图3 促进与入侵

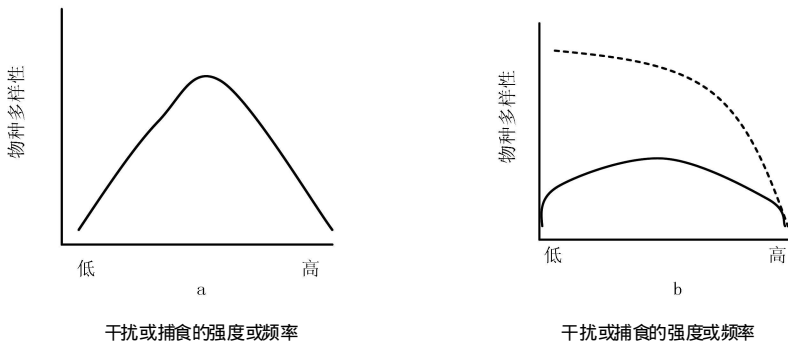


图4 促进与物种多样性

系超过了竞争关系。在极端情况下,物种多样性与群落可侵入性呈正相关关系(图 3 c)。近有学者列举了外来植物和动物的入侵依赖于本地种的促进作用。例如,许多外来植物依靠当地的鸟类和动物来授粉和传播,与本地植物以及菌类共生。从这里可以看出,本地种并不一定排斥外来种,同样外来种并不一定会完全取代本地种。

2.5 促进与物种多样性的关系

在当前的观点下,许多建群种被认为是“竞争的统治者”,它们会排斥其它潜在的已定居的空间占据者。但是,它们通过为其它许多较小的物种提供生境,实际上物种多样性净效应是正面的。例如,潮间带贻贝替代其它较大的固着物种(如海草和藤壶),排斥了先前的空间占据者,降低了多样性。然而,贻贝为与之相联系的更多的物种提供了生境。因此提高了整个物种的多样性。但在群落层次上,一般来说,建群种降低了物种多样性。因此,考虑建群种对物种多样性的影响,必须考虑到尺度。总体上,次生演替占据空间的物种多样性(包括固着和运动的生物)与整个群落的多样性一样,在干扰程度较低的时候最高,生境也最复杂(图 4)。

3 讨论

现代生态学的理论框架并没有和许多野外研究的结论并驾齐驱,也就是说,没有充分考虑促进的作用。这并不是说当今的理论强调竞争和捕食是错误的,但在某些情况下会误导对生态系统的组织和结构的理解。如果仅仅流于表面,而没有考虑其它有影响的观点和理论。例如,考虑到大多数物种之间的相互作用是间接和正面的,那么食物网理论在一定程度上将会有很大的变化。总的一句话,在这个地球上,促进深刻地影响着每一个生态系统。

参考文献

[1] Gause G F, Witt A A. Behavior of mixed populations and the problem of natural selection[J]. Am. Nat. 1933, 596-609.
[2] Hutchinson G E. Concluding remarks [J]. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 1957, 22:415-427.
[3] Menge B A. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance[J]. Ecol. Monogr., 1995, 65: 21-74.
[4] Rudgers J A, Maron J L. Facilitation between coastal dune shrubs: a non-nitrogen fixing shrub facilitates establishment of a nitrogen-fixer [J]. OI-

KOS, 2003, 102: 75-84.
[5] Jones C G. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers [J]. Ecology, 1997, 78, 1946-1957.
[6] Jorge Castro, Regino Zamora. Use of Shrubs as Nurse Plants: A New Technique for Reforestation in Mediterranean Mountains [J]. Restoration Ecology, 2002, 10(2): 297-305.
[7] Bertness. Climate-driven interaction among rocky intertidal organisms caught between a rock and a hot place [J]. Oecologia, 1999, 120: 446-450.
[8] Bruno J F. Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. *Ecology*. 2000, 81: 1179-1192.
[9] Bruno J F. and Kennedy C W. Patch-size dependent habitat modification and facilitation on New England cobble beach by *Spartina alterniflora* [J]. Oecologia, 2000, 122: 98-108.
[10] 戈峰. 现代生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2002.
[11] 胡向萍. 谈动物的共生和共栖 [J]. 江西教育学院学报(自然科学), 1997, 18(6): 47-48.
[12] Castro J, Zamora R. Benefits of Using Shrubs as Nurse Plants for Reforestation in Mediterranean Mountains: A 4-Year Study [J]. Restoration Ecology, 2004, 12(3): 352-358.
[13] 周治国, 孟亚利, 施培. 棉麦两熟共生期遮荫对棉苗生长发育的影响 [J]. 西北植物学报, 2004, 21(3): 474-480.
[14] 李隆, 李晓林, 张福锁. 小麦-大豆间作中小麦对大豆磷吸收的促进作用 [J]. 生态学报, 2000, 20(4): 629-633.
[15] Bagyaraj D J. Biological interactions with VA mycorrhizal fungi [A]. Conway Li Powell, Bagyaraj D Joseph. VA mycorrhizal. Boca Raton Florida: CRC Press, 1984, 131-153.
[16] 李巧贤, 韩菊英, 魏道茵. NM₆ 益生菌对肠道致病菌的生物拮抗作用和互利共生关系的研究 [J]. 内蒙古畜牧科学, 1997(3): 11-13.
[17] 鲁长虎. 蚁对植物种子的传播作用 [J]. 生态学杂志, 2002, 21(2): 64-66.
[18] 鲁长虎, 常家传, 许青. 黄颡的更新特点及食果实鸟类对其种子的传播 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(1): 24-29.
[19] 张智英, 曹敏, 杨效东, 等. 舞草种子的蚂蚁传播 [J]. 生态学报, 2004, 21(11): 1847-1853.
[20] Piotrowski T, Denich J N, Klironomos, et al. Rillig Bthe effects of arbuscular mycorrhizas on soil aggregation depend on the interaction between plant and fungal species [J]. New Phytologist, 2004, 164: 365-373.
[21] 窦新田, 李新民, 王玉峰. 黑龙江省土著大豆根瘤菌的数量分布及共生结瘤特性 [J]. 土壤通报, 1997, 28(1): 44-45.
[22] 樊妙姬, 陈丽梅, 马庆生. 根瘤菌共生结瘤基因的分子遗传学研究进展 [J]. 遗传, 1998, 20(2): 43-48.
[23] Van Bruggen J J A, Stumm C K and Vogels G D. Symbiosis of methanogenic bacteria and sapropelic protozoa [J]. Archives of Microbiology, 1983, 136: 89-96.

The Type and Function of Facilitation in Ecology

WANG Liang

(School of Urban and Resource Environment Yancheng Teachers University, Yancheng, Jiangsu 224051)

Abstract: Most ecological researches focus on relationship between competition, predation, physical stress, physical disturbance and organisms at every level. However, considering the effect of facilitation was insufficient. In this paper, tell importance of facilitation. Firstly, introduce the notion and type of facilitation, and then summarize the effect of facilitation into ecological theory. The importance of facilitation was crucial to our understanding and conservation of natural communities.

Key words: facilitation; niche; population density theory; species diversity; community invisibility