

物种多样性的空间格局及其形成机制初探

黄建辉

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

摘要 在物种多样性变化的空间格局中,得到广泛研究的是物种多样性的梯度变化特征。在短短不到五十年的时间,已经提出了十几种学说来解释为什么会形成这种梯度特征。在这些解释中,ESA假说是最近才提出的,因而似乎显得更合理一些。综合这十几种学说,作者提出了一些自己的想法,即所有以前提出的假说都可以归入两上门类,一类是属于环境因子,另一类是属于生物因子类的。在这两类因子间,环境因子是首要的,而生物因子是第二位的。

The spatial pattern of species diversity and its forming mechanism/Huang Jianhui// CHINESE BIODIVERSITY. — 1994, 2(2): 103~107

Among several patterns of species diversity variations, perhaps the most widely recognized one is the increase that occurs from the poles to the tropics. A number of explanations have been put forward for this general latitudinal trend in species diversity. Among these, it seems that the ESA hypothesis is more reasonable. Based on the explanations advanced before, the author has proposed his own idea, that is the factors, which influence the distribution of species, can be divided into two categories, one is environmental, another is biological, and the environmental factor is primary, the biological one is secondary.

Author's address Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044

生物多样性是指一个区域内所有生物及其参与的生态过程。这里的生物可以是任何具有生命特征的实体群,包括基因、细胞、物种、种群、群落、生态系统乃至景观^[1]。但研究较多的还是基因,物种和生态系统水平的多样性,而物种多样性研究又要比基因多样性和生态系统多样性更早、更广泛、更成熟。这里所说的物种多样性(species diversity)有两方面的含义,即一定区域里物种的总和(或物种的变化)和各个物种分布的均匀程度,前者是纯粹物种水平的多样性,而后者是结合了生态研究特点的补充。因此,也有人把这种物种多样性称为生态多样性(ecological diversity)的^[3]。

对于物种多样性的量度,最开始时是直接地用一个地区的物种数目,后来才发展为现在普遍采用的模型,即包括物种种数和物种内个体分布的均匀度这两个参数的模型。有关物种多样性计算的模型很多,可参看文献^[3]。尽管这样,有一个有关物种多样性的问题,却始终没有得到很好的解决,那就是物种多样性变化的梯度特征。

所谓物种多样性的梯度特征是指物种多样性的大小随着某一梯度方向有规律的变化,这种梯度可以表现为纬度,经度,海拔(陆地),深度(水体),也可以表现为时间上的梯度,例如演替^[4]。对于物种多样性纬度梯度变化已经有了大量研究,例如张荣祖对中国及其邻近地区兽类动物的研究^[5];黄建辉等对中国亚热带,温带的森林植被的研究^[6];Stout等对美洲热带和温带溪流中昆虫的研究^[7];对高度、深度和演替梯度的物种多样性变化也有一些实际的研究^[8,9,10]。除了这四种重要的梯

度变化以外,还有一些隐域的梯度,如盐离子的浓度梯度^[11]。但是对于决定这些梯度特征(主要是纬度梯度)的内在机制是什么?一直存在着不同的看法。三十多年来,人们一直致力于寻找形成物种多样性梯度特征的内在机制,实际上就是寻找一种比较合理的解释。五、六十年代,由于生态学研究资料的缺乏,因而很难形成一种大家普遍公认的学说,以致于众说纷芸。直到目前,争论似乎还没有结束。

形成物种多样性梯度的特征的机制

1 早期的假说

对于生态多样性这种梯度的特征,早在 1964 年,有人就试图寻求其内在机制。Connell 等^[12]认为,对于一个稳定的环境,生物用于调节的能量越少,使得更多的能量用于生长和繁殖,这样就能维持一个大的种群,并增加了种间联结的机会,也保持了更多的能量变异。他们同时还提出了一个模型,即在群落进化的初期,主要是正反馈控制,动物增加了矿物质循环,从而增加了生产力,随着食物网的不断复杂化,群落更趋稳定;而在后期,即使在很稳定的条件下,生产力也有可能受光、温、水等条件的限制,从而限制了物种多样性的继续增加。Pianka^[13]在他的一篇综述中总结了当时有代表性的六种学说。

1.1 时间学说,这一学说主要是由动物地理学家和古生物学家提出的,“地质干扰史”理论假定所有群落随着时间都将趋向于多样化,所以较古老的群落具有较多的物种。

1.2 空间异质性学说,该学说认为环境复杂性有一个普遍的趋势,即随着纬度的降低,复杂性增加。物质环境越不均匀,越复杂,能维持的植物和动物种群也就越复杂和多样。

1.3 竞争学说,该学说认为温带地区的自然选择主要受恶劣的物质条件控制。而在热带地区,生物竞争则是进化的一个很重要的部分。

1.4 捕食学说,认为在热带有更多的捕食者和寄生生物,足以抑制猎物种群的增加以引起它们之间激烈的竞争。低水平的竞争可以使得更多的猎物种群共存,新的猎物种群反过来又能维持新的捕食者的生存。

1.5 气候稳定性学说,根据这一学说,具有较稳定气候的地区,由于资源相对稳定,可以容许有更微小的特化和适应。这也同样导致了更小的生态位和更多的物种共存于同一单位生境空间里。

1.6 生产力学说,认为在其它条件都相同的情况下,高的生产力会导致高的多样性。热带地区生态系统的生产力显然要高于温带地区生态系统的生产力,其物种多样性也高。

事实上,这六种学说之间并非互不相关。它们之间有的互相补充,互为因果,如生产力学说与气候稳定性学说,其实就存在着很紧密的关系,很显然,剧烈变化的气候是不利于植物或动物及其他类型的生物的物质生产的。因此这两种学说从某种意义上来说是相辅相成的;但是,也有的相互之间又存在着矛盾,如竞争学说与捕食学说之间。捕食学说认为捕食能降低竞争的激烈程度,使得更多的物种共存,而竞争学说却认为热带地区生物之间的相互竞争导致那儿的高的生物多样性。因此这两种学说似乎很难相提并论。另外,这些学说是否普遍适用于各种复杂的问题也是值得令人怀疑的。其实,生态学上几乎任何一种学说都可以用一些例子来证明,也可用另外一些例子证伪。例如,生物学上的复杂性,多重的捕食者和猎物的连接,以及更窄的行为特化,确实能导致多物种共存,但这一情形为什么非得在热带地区出现?由于当时的生态学研究还不够深入,大部分还停留在描述科学阶段,相关是当时用得较多的技术,但遗憾的是相关并不一定是因果关系。因此,这一系列学说,也是值得商榷的。

后来,Pianka^[14]又增加了四种学说:

- 1.7 生态时间学说,该学说所指的时间跨度较短,离现在较近。因为有的生境如小块沙丘,隔离的岛屿,遭雷击而烧毁的森林,具有较低的物种多样性,完全是由于种子还没有传播到造成的。
- 1.8 环境的可预测性学说,认为气候条件的许多方面虽然不断地随时间的变化,但是完全可以预测的。这使得许多有机体能够进化出依赖于这种气候条件变化的物种。
- 1.9 初级生产的稳定性,那些具有稳定的可预测的物质生产格局的地区,应该能允许更多的物种共存。
- 1.10 稀疏作用(rarefaction),许多非密度制约型物种分布在同一空间里,会使得竞争作用相对减弱^[14]。这一系列假说后来得到了广泛的引用^[15,16,17]。

2 近期学说

2.1 环境的可预测性学说

随着生态学研究的不断深入,上述学说受到了越来越多的怀疑。在否定过去的同时,新的学说也不断出现。Slobodkin等^[18]在对以上的学说指出存在问题后提出了环境的可预测性理论,他们认为低的物种多样性是由下列三方面之一的原因造成的,这三个方面分别是:“新”的环境,在这种环境里,物种数目正处于增加的过程之中;“恶劣”的环境,在这种环境里,只有为数很少的一些物种才能生长,这种环境的变化也很小;“不可预测”,在这种环境里,环境变量在正常范围左右两侧作大幅度的摆动,不仅有时间上的,也有空间上的变化。通常人们认为,从某种意义上来说,热带环境比较温和,因而比较适于各种生物的生长。以高的物种多样性为特点的地区,同样也具有高的环境可预测性和稳定的特征。生长在这些地区的物种,也必具有高的内禀生长率,较窄的生理限制^[18]。总之,具有高的能力以抗衡其它物种的竞争。

2.2 种群间相互竞争的非平衡学说

该学说是由Huston^[19]提出的。他认为在非平衡条件下,物种多样性的差异强烈地受群落间竞争性替换速率变化的影响,而诸如相对竞争力,生态位分化等因素,可能不是特别的重要,这一点对于生物多样性的维持尤其重要。他还认为,以前的理论过多的依赖于竞争排斥理论。但事实上完全的竞争排斥很少在自然状态下出现。非平衡性学说有三方面的依据:

- 2.2.1 大多数自然群落都处于非平衡状态,在这种状态下,竞争平衡由于受诸如周期性的种群减少,其他类型的密度制约种群的致死,某些类型的捕食,以及物理和生物环境的不稳定而难以达到;
- 2.2.2 在一系列条件下的一个竞争种群的群落里,不同的种,其种群增加的速率也是不同的;
- 2.2.3 一些环境变量的变化对所有竞争种群的影响基本上是相似的,也就是说,种群增长率,在诸如能量和养分可获得性等因素的影响下,有可能都增加,也有可能都减少。

在论及以前的学说时,他认为几乎所有的学说都试图解释物种多样性的这种纬度梯度现象,但问题是诸如环境可预测性和稳定性,生产力,以及竞争和捕食的剧烈程度等因子难以用生物学上有意义的方式定义、测定和比较。

2.3 生物多样性的能量—稳定性—面积理论(ESA)

该学说是由Wilson^[20]提出的,是目前最新的有关物种多样性格局的学说。概括地说,该学说认为系统获得越多的太阳能,气候越稳定,面积越大,其生物的多样性也就越高。该学说的证据可以说来自多方面,不仅涉及到生物多样性,也包含了生态系统的物理环境的重要性。只有赤道的热带地区能整年维持着高温和高湿状态,而高湿和高温与热带地区可获得高的太阳能是紧密相关的。根据热带地区的植物和动物的年生产量,热带也是一个高产地区,可以这么认为,生命物质的产量越高,在同一生境中共存的物种也越多。

但仅仅能量和生物生产量还不足以解释为什么热带地区有如此高的生物多样性。由于温带地

区,极地地区和高山地区环境条件的剧烈的年变化,使得生活在那里的物种经常性的迁移,因而它们占有较大的地理空间,使得单位空间的物种数变少了。相反,热带地区可以使得许多物种能挤在相同的单位生境空间里,这可以称为物种分布生态位的窄化。例加热带地区生态系统植物和动物分布层次的复杂化,使得那儿的共生,附生和寄生现象比任一地区都多,这是热带地区稳定的环境条件使得季节性变化不明显而形成的。

除以上列举的因素,面积也是物种多样性增加的一个因素。森林、沙漠、海洋或其它任一可以定义的生境,其面积越大,物种数量也就越多。根据经验,面积增加十倍,就能使物种数量增加一倍。

结 语

如果我们把解释物种多样性空间格局的这十二种学说作一个简单的分类,即分成属于环境(包括时间)因子类的和生物因子类的,那么,属于前者的共有六种学说,分别是进化时间学说、生态时间学说、环境稳定性学说、环境可预测性学说,空间异质学说和 ESA 学说;而属于生物因子类的也有六种,即生产力学说、初级生产力稳定性学说、竞争学说、稀疏作用学说和种群竞争的非平衡学说。我们可以这么认为,在环境和生物之间,环境的作用是第一位,而生物的作用是第二位的。这跟 Pianka^[14]本人的分类也是一致的。他把他自己提出的十种学说分成三类,其中进化时间因子,生态时间因子,环境稳定性因子,环境可预测性因子和空间预测性因子是基本的,而生产力,初级生产力稳定性,捕食是二级的,竞争是三级的,而稀疏作用有可能是基本的或二级的,也有可能是三级的。May^[12]指出,决定一个特定环境里的物种数有三个因子,第一是总的可利用的生态位空间(V),第二是有效的生态位空间(v),第三是历史因子(主要是进化的时间)。Pianka^[14]的进一步研究也指出,物种多样性在群落间表现的高低不同,可能有多种途径,但归纳起来有二条,一是较大幅度的可利用资源[总生态位超维空间(hypervolume space)],另一是其组成物种的平均生态位较窄(即为一个物种需要的资源量较少)。一个更多样化的群落,或是由于其中之一的原因,或者兼而有之。除了这两条,其次的一个原因是生态位的重叠(niche overlap)。因此,根据这些观点,综合本文提到的十二种学说,可以认为,在决定物种多样性空间格局的因素中,环境因子是首要的,其次是生物的作用。生物多样性的能量—稳定性—面积理论,在很大程度上可说是对以前学说的总结和补充。从该理论,我们可以找到气候稳定性学说,生产力学说的影子。不仅有纯粹环境的因素,也有生物的因素。因而似乎显得更为合理一点。但生态学现象包含了环境和生物学这两个自然界最为复杂的过程,因而很难总结出一条普遍适合而又无懈可击的解说或理论。事实上,纬度不是一个单一的因子,纬度的变化也不是一个单一的数值变化。究其本质来说,纬度的梯度变化隐含了光照、温度、水分以及养分这几个最为重要的生态因子的梯度变化。而这些因子之间既有一定的相互关联,又有一定的独立性,对生命又几乎有完全不同的作用,使得问题变得更加复杂了。事实上,许多学说之所以被提出,主要是取决于所研究生境的特殊性。

参 考 文 献

- 1 马克平,试论生物多样性的概念. 生物多样性,1993,1(1):20~22
- 2 世界资源研究所(WRI),国际自然与自然资源保护联盟(IUCN),联合国环境规划署(UNEP),全球生物多样性策略. 拯救、研究和保持、公平利用地球生物资源的行动纲领,北京:中国标准出版社,1993,2
- 3 Magurran A E. Ecological diversity and its measurement. Princeton: Princeton University Press. 1988. 101~114
- 4 Begon M. Harper J L. Townsend C R. (eds.). Ecology: Individuals, Populations and Communities. 2rd. Boston: Blackwell Scientific Publications. 1990. 816~844

- 5 张荣祖, 林永烈, 中国及其邻近地区兽类分布的趋势. *动物学报*, 1985, 31: 187~197
- 6 黄建辉, 陈灵芝, 北京东灵山地区森林植被的生态多样性分析. *植物学报*, 1994. **35** (即将出版)
- 7 Stout J. Vandermeer J. Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams. *The American Naturalist*, 1975, **109**: 263~280
- 8 彭少麟, 陈章和, 广东亚热带森林群落物种多样性. *生态科学*, 1983, 2: 98~104
- 9 Sanders H L. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, 1968, **102**: 243~282
- 10 Tramer E J. The regulation of Plant species on an early successional old-field. *Ecology*, 1975, 56: 905~914
- 11 Blinn D W. Diatom Community structure along physicochemical gradients in saline lakes. *Ecology*, 1993, 74: 1246~1263
- 12 Connell J H. Eduard O. The ecological regulation of species diversity. *The American Naturalist*, 1964, 98: 33~46
- 13 Pianka E R. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 1966, 100: 33~46
- 14 Pianka E R. *Evolutionary ecology*. New York: Harper and Row, 1974, 233~242
- 15 Krebs C J. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. New York: Harper and Row, 1985, 449~487
- 16 孙儒泳, *动物生态学原理*. 北京: 北京师范大学出版社, 1987: 425~426
- 17 赵志模, 郭依泉, *群落生态学原理与方法*. 重庆: 科学技术文献出版社重庆分社, 1990, 163~165
- 18 Slobodkin L B. sanders H L. On the contribution of environmental predicatability to species diversity. In: Woodwell G M. H H Simith (eds.), *Diversity and Stability in Ecological Systems*. Upton: Brookhaven National Laboratory, 1969, 82~95
- 19 Huston M. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 1979, **100**: 65~75
- 20 Wilson E O. *The diversity of life*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 1992, 183~211
- 21 May R M. (ed.), *Stability and complexity in model ecosystems*. 2rd., Princeton: Princeton University Press, 1974, 175