

生态位概念演变与展望

张光明 谢寿昌

(中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

Development of Niche Concept and Its Perspectives : A Review. Zhang Guangming, Xie Shouchang (*Xishangbaina Tropical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223*). *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16(6) : 46- 51.

Niche theory is important both in theoretical and applied ecology, but a generally- accepted definition has not been established yet. During the past century, three ecologists have made great contribution to development of the niche concept. Grinnell's (1917, 1924, 1928) "spatial niche", Elton's (1927) "functional niche" and Hutchinson's (1957) "n-dimensional hypervolume niche" have been the major categories of the definition of niche. The present paper reviewed the development of niche concept and analysed the problems that have confused and bothered ecologists for almost 100 years. Finally, a new definition of the niche concept was proposed. Niche can be described as the functional role that a particular species plays in all or a special stage of a given species' invasion, colonization, propagation, development, decline, and extinction process². Niche theory can be applied to the conservation of endangered, threatened and declining species in the 21st century.

Key words: niche, niche concept, species functions, conservation biology.

1 引言

自进入 90 年代以来,生态位(niche)这一概念在生态学界受到了前所未有的关注^[30],这是继本世纪 70 年代生态位理论研究热之后的第二个发展高潮。然而,令人遗憾的是迄今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,概念之争仍然是生态位研究和讨论的焦点。在国内,较全面地介绍生态位理论和开展生态位研究工作是 80 年代以后的事^[6,7]。其间虽有一些学者对生态位概念进行了一些探讨^[7,8,25],但往往由于表达的数学化使生态位概念的生态学意义不甚明晰,或者由于对概念的高度扩展而使其在实践中难于操作。到底什么是生态位(生态位的本质含义)?它的研究对象是什么?生态位理论研究中的尺度如何确定?生态位理论应用范围和前景如何?这些问题在整个生态位理论发展过程中并

没有获得很好的统一认识,这也正是本文在历史分析和现实分析的基础上试图回答的。

2 生态位概念百年发展史

早在 1894 年密执安大学的 Streere 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,但未作任何解释^[11]。1910 年,Johnson 最早使用了生态位一词——“同一地区的不同物种可以占据环境中的不同生态位”^[8],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^[11]。

Grinnell(1917, 1924, 1928) 在研究加

作者简介:谢寿昌,男,58 岁,中国科学院西双版纳热带植物园研究员。1960 年毕业于东北林学院,长期从事森林生态系统研究工作,发表论文 20 余篇,合编专著 5 部。

张光明,男,28 岁,中国科学院西双版纳热带植物园硕士研究生。1990 年毕业于山西大学生物系植物学专业,目前正攻读生态学硕士学位。

利福尼亚长尾鸣禽的生态关系时使用生态位术语并首先给以定义。他运用植被覆盖、栖息地、非生物因子、资源和被捕食者等所有环境中的限制性因子来描述物种的生态位。他指出,在同一动物区系中定居的两个种不可能具有完全相同的生态位。他把生态位定义为“恰好被一个种或一个亚种所占据的最后分布单位(ultimate distributional unit)”^[5,11]。

动物生态学家 Charles Elton (1927) 认为:“一个动物的生态位表明它在生物环境中的地位及其与食物和天敌的关系”,他特别强调物种在群落营养关系中的角色(role)^[30]。

30年代和40年代,关于生态位概念的研究处于相对沉寂时期。直到50年代后期,Hutchinson(1957)从空间、资源利用等多方面考虑,对生态位概念予以数学的抽象,提出了生态位的多维超体积(n-dimensional hypervolume)模式。Hutchinson认为,生物在环境中受着多个而不是二个或三个资源因子的供应和限制,每个因子对该物种都有一定的适合度阈值,在所有这些阈值所限定的区域内,任何一点所构成的环境资源组合状态上,该物种均可以生存繁衍,所有这些状态组合点共同构成了该物种在该环境中的多维超体积生态位。Hutchinson进而在此基础上提出了基础生态位(fundamental niche)和现实生态位(realized niche)两个概念。多维超体积概念为现代生态位理论研究奠定了基础^[6,19]。

E. P. Odum(1959)给生态位下定义为“一个生物在群落和生态系统中的位置和状况,而这种位置和状况决定于该生物的形态适应、生理反应和特有行为。”他把生境比作生物的“住址”,而把生态位比作生物的“职业”^{(1952)^[6,33]}。

在此后的年代里,E. R. Pianka(1983)定义了“一个生物单位的生态位”^[6]; Grubb(1977)视“生态位为植物与所处环境的总关系”^[7];王刚等应用集合概念定义生态位^[7];Colinvaux(1986)提出“物种生态位”概念^[11];刘建国、马世骏提出了“扩展的生态位理论”^[8];Cao Guanxia则应用模糊集理论定义生态位^[25]。

生态位概念的发展是与生态位理论研究工作同步进行的。尽管近百年来生态位概念未能达成很好共识,但把生态位理论应用在竞争系数估计^[32,40]、极限相似性^[31]、资源划分、土地评价、群落稳定性讨论、城市生态学^[9]、人类生态学^[29]等领域内已取得很好的成效^[7]。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”。Whittaker 等曾对各家定义作出类似的划分^[43]。

3 问题与分析

纵览整个生态位理论研究发展史,我们发现其中不少问题的阐述在不同学者之间以及同一学者在不同时期的论述往往并不一致甚至相互矛盾,有许多问题值得深入研究。例如,给出生态位定义时,①在生态位的本质含义问题上,Grinnell一方面认为生态位实质上是一个行为单位,另一方面又强调生态位的空间概念。Elton则强调物种在营养关系中的角色。Colinvaux(1986)却说生态位是物种所具有的特殊能力^[11];②在阐述生态位所描述的主体对象时,最初不少学者指出为物种^[5~7],而后又有学者提出为所有各生命层次上的生态元^[8];③描述动物的生态位,多与食物链密切联系,还涉及动物在空

间上的变化(如逃避种, 侵略种问题); 而描述植物的生态位时, 空间的变化又必须结合时间变化。这样动物和植物的生态位如何加以区别又如何进行统一呢? ④对生态位下定义时, 部分学者采用了数学方法^[7, 25], 但其出发角度和表达形式又不相同, 那么, 这些数学表达的生态学解释在内涵与外延上能有多大的吻合度? 这些定义的数学一般式适用于具体研究对象时如何确定参数? ⑤表征生态位特征的生态位宽度(niche breadth)和生态位重叠(niche overlap)计测公式各有所举, 莫衷一是^[13, 21, 23, 27, 28, 34~38]; ⑥生态位重叠与竞争及竞争系数的关系如何认识^[5, 32]? ⑦生态位概念和理论研究的尺度问题许多学者没有明确指出; ⑧生态位理论研究和实践运用在各生命层次上的工作原则问题各国学者认识也不一致; ⑨生态位理论研究中缺乏系统统一、立竿见影的技术策略。此类问题并不仅此而已。这样, 时有新见、富有争议、千姿百态的研究工作使生态位理论在异常诱人的同时又蒙上了一层神秘色彩, 定义的含糊、理论原则与方法的多种多样, 各执己见, 致使一些学者曾一度宁肯不采用“生态位”这一术语^[5, 24]。

何以出现如此局面? 纷乱而迷惑人心的问题如何解决呢? 我们研究发现, 几乎所有生态位理论的困扰都或多或少地同基本概念的不明晰和缺乏统一阐述有关。概念内涵游移不定和概念外延参差不齐使各国学者在生态位理论研究的对象等级水平、内容和方法上往往各有偏好乃至相去甚远。关于概念的三个方面问题在整个生态位理论发展过程中始终存在, 至今尚未很好解决。其一, 生态位到底是什么? 它表达生命体怎样的特征性质? 也就是说生态位的本质含义是什么? 其二, 当我们谈起生态位时是指谁的生态位? 或者说, 我

们研究的客观对象——生态位描述主体是什么? 其三, 生态位研究的每一次具体工作涉及到多大范围, 在哪一个生命层次中进行? 即尺度问题。

本质问题、主体问题和尺度问题是生态位概念及整个理论研究工作中最基本的问题。这三个问题不很好解决和达成共识, 生态位理论研究便很难取得长足进展。

4 殊途同归——生态位理论走向未来 (兼作讨论)

“生态位”一词早已深入人心, 生态位概念正日趋明朗和完善统一, 生态位理论发展前景广阔。无论生态位概念和理论发展如何困难重重, 这都是毋庸置疑和不可抗拒的事实。90年代国内外大量有关生态位文献的出现^[8, 30, 42], 许多教科书和专著中对生态位理论描述篇幅的增大^[1~5, 19], 以及不少学者在不同领域内引进和运用生态位概念、原理和方法的成功事例^[8~15], 再有诸多生态工作者在各自文章或论著中那些分明与生态位概念和原理几乎近同的阐述^[17, 18], 这些都表明了生态位已成为各国生态学工作者所喜闻乐道且极为好用的概念术语, 生态位理论极有希望发展成为既贯穿于生态学各理论分支之中又自成体系的重要的生态学基础理论之一。

学科的发展要求生态位理论尽快发展, 理论的成熟又必须以基本概念的明晰统一和成熟稳定为前提。通过对生态位概念百年演进史和生态学系统基础理论学习, 再结合群落研究工作实践, 我们逐渐形成了我们对生态位概念三个基本问题的初步认识。

4.1 生态位所描述的主体对象

我们认为, 生态位在理论描述上是关于物种, 而实践研究对象则是种群。因为

当我们研究某一物种的生态位时,都是研究存在于和作为某一特定群落(或生态系统)组分的物种,这便就是种群了。在任何时候,我们谈到某一物种的生态位也并不是指该物种在任何地域、任何生态系统内都具有如此相同的生态位,而一定是指它在特定尺度(时间、空间、生命层次)下的生态位,这界于特定尺度下的物种同样也是指种群^[1, 2, 41]。所以说,每个生态学工作者在实际研究生态位时其研究对象是种群,众多研究人员在全球不同尺度下研究同一物种不同种群生态位结果的集合,共同形成了该物种生态位的描述体系。

4.2 生态位的本质含义

空间生态位、功能生态位和多维超体积生态位何者更能反映生态位的本质含义?可以说多维超体积生态位更好一些。事实上,Grinnell最初在强调生态位的空间属性同时也提出了其功能内涵^[6];Elton在着重指出生态位的功能性之时,其实也暗含着一个不言而喻的空间成份。如果把Hutchinson的生态位多维超体积概念中较抽象的含义具体化明朗化阐述的话,我们可以这样通俗地说,研究生态位就是要研究某物种在一定层次上一定范围内(即一定尺度下)生存发展时,需要什么条件(包括物质、能量、空间和时间)、能够发挥什么作用即对该层次该范围内的“生态环境”有什么影响。我们感到,生态位应该是现实的物种的一种属性特征,具有特有属性特征的物种一旦生存于特定生态环境便会表现出其独特的角色形象和生活方式及规律^[20],而这些形象、方式及规律是应该可以定量描述的^[39]。这一条,我们和Leibold的意见基本一致^[30]。Odum(1959)把生态位说成是生物“职业”的比喻相当生动贴切。当然,这种“职业”是有条件有尺度制约的,脱离了尺度,生物就会“失

业”。

4.3 生态位的尺度问题

尺度问题,就是说谈到某一物种的生态位时是指该物种在什么样的生命层次上在哪里在多大地域范围内在多长时间内的生态位。同一物种在不同的尺度下会表现出明显不同的生态位。其中,生命层次^[26]的不同,一般决定了研究生态位内容及其指标与研究手段的不同,地域范围^[22]和时段^[20]的变化都可以从某物种生态位的大小强度方面找到其影响和意义。而每一位生态学工作者在进行生态位研究时,都是在自己选定的生命层次、空间和时间界限内实施,因而其研究结果只适于这个特定的尺度,这样才会使其研究结果真正具有实在的价值。

综上所述,我们认为如下定义表述可基本阐明生态位概念:一定生态环境里的某种生物在其入侵、定居、繁衍、发展以至衰退、消亡历程的每个时段上的全部生态学过程中所具有的功能地位,称为该物种在该生态环境中的生态位。一种生物的生态位既反映该物种在某一时期某一环境范围内所占据的空间位置,也反映该种生物在该环境中的气候因子、土壤因子等生态因子所形成的梯度上的位置,还反映该种生物在生态系统(或群落)的物质循环、能量流动和信息传递过程中的角色。物种的生态位具有特有性、层次性、区域性、时效性、可调性、相对稳定性和定量可测性。

经过充分讨论研究和必要的国际学术会议评价议定,生态位的基础概念一旦明确统一,生态位理论便会很快进一步丰富和成熟起来。生态位理论的原理和方法可以贯穿和应用于生态学基础理论各个分支之中。当生态位理论同生物多样性和保护生物学理论及其实践工作结合到一起时,生态位理论或许会对生态学发展、对人类

文明进步发挥出令人振奋的作用。

5 小结

5.1 在生态位概念演进百年史上, Grinnell、Elton 和 Hutchinson 是贡献最大最有代表性的三位生态学家。虽然生态位概念日渐明朗、理论日臻完善, 但至今尚未形成明确公认、堪可适用的生态位概念模式和理论体系。

5.2 概念表述庞杂含糊、莫衷一是, 有关基础概念的三个方面问题——本质问题、主体问题和尺度问题缺乏必要充分的明确讨论与认识, 是阻碍生态位理论发展和很好应用的直接主要原因。

5.3 生态位本质上是指物种在特定尺度下在特定生态环境中的职能地位, 包括物种对环境的要求和影响两个方面及其规律, 生态位是物种的属性特征表现, 它定量地反映物种与生境的相互作用关系。生态位描述的主体对象是理论抽象意义上的物种和实践具体意义上的种群, 种群是我们进行生态位研究的工作对象。尺度问题之于生态位如同之于所有其它生态学课题一样不容忽视且尤为重要, 离开尺度去谈生态位极易引起混乱, 且没有真正价值。

5.4 我们根据生态学原理, 给生态位概念予以定义, 在保证其本质、主体和尺度含义明确的同时力求显现出生态位适于生态学发展的潜在因素。

5.5 生态位理论同生物多样性理论及保护生物关系甚密, 三者在本世纪有可能达成互为因果彼此补充的亲密伙伴关系。

参考文献

- [1] 曲仲湘等. 植物生态学. 高等教育出版社, 1983.
- [2] 孙儒泳. 动物生态学原理. 北京师范大学出版社, 1987.
- [3] 林鹏. 植物群落学. 上海科学技术出版社, 1986.
- [4] 刘瑞棠, 苏鸿杰. 森林植物生态学. 台湾商务印书馆, 1983.
- [5] R. M. 梅(美国)主编(孙儒泳等译). 理论生态学. 科学出版社, 1980.
- [6] 尚玉昌. 现代生态学中的生态位理论. 生态学进展, 1988, 5(2): 77- 84.
- [7] 王刚等. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究. 生态学报, 1984, 4(2): 119- 126.
- [8] 刘建国, 马世骏. 扩展的生态位理论. 见马世骏主编《现代生态学透视》, 科学出版社, 1990, 72- 89.
- [9] 王如松. 高效与和谐——城市生态学的原理与方法. 长沙: 湖南教育出版社, 1988.
- [10] 欧阳志云, 王如松. 生态位适宜度模型及其在土地利用适宜性评价中的应用. 生态学报, 1996, 16(2): 113- 120.
- [11] 朱春全. 生态位理论及其在森林生态学中的应用. 生态学杂志, 1993, 12(4): 41- 46.
- [12] 余世孝. 鼎湖山厚壳桂群落优势种生态位宽度与重迭之研究. 热带亚热带森林生态系统研究(第3集), 科学出版社, 1985, 32- 41.
- [13] 余世孝, 奥罗西. 物种多维生态位宽度测度. 生态学报, 1994, 14(1): 32- 39.
- [14] 彭少麟, 王伯荪. 鼎湖山森林群落优势种群生态位重叠研究. 热带亚热带森林生态系统研究(第6集), 科学出版社, 1990, 19- 27.
- [15] 杨允菲, 祝玲. 松嫩平原碱化草甸野大麦的种子散播格局. 植物学报, 1994, 36(8): 636- 644.
- [16] 马克平. 试论生物多样性的概念. 生物多样性, 1993, 1(1): 20- 22.
- [17] 刘建国主编. 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 1992.
- [18] 钱迎倩, 马克平主编. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994.
- [19] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.
- [20] 谢寿昌等. 木果石栎林主要组成树种生长规律的初步研究. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社, 1983, 183- 201.
- [21] Abram, p. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 1980, 61(1): 44- 49.
- [22] Brown, J. H. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.*, 1984, 124: 255- 279.
- [23] Colwell, R. K. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1971, 52(4): 567- 576.
- [24] Chesson, p. A need for niche? *Tree*, 1991, 6(1): 26- 28.
- [25] Cao Guanxi. The definition of the niche by fuzzy set theory. *Ecological Modelling*, 1995, 77(1): 65- 71.
- [26] Emlen, J. M. Niche and genes: some further thoughts. *Am. Nat.*, 1975, 109: 472- 476.
- [27] Horn, H. S. M easurment of "overlap" in comparative ecological studies. *Am. Nat.*, 1966, 100: 419- 423.

[28] Hurlbert, S. H. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 1978, **59**(1): 67-77.

[29] Hardesty, D. L. The niche concept: suggestions for its use in human ecology. *Human Ecology*, 1975, **3**(2): 71-85.

[30] Leibold, M. A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 1995, **76**(5): 1371-1382.

[31] MachArthur, R. and R. Levins. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 1967, **101**: 377-385.

[32] May, R. M. Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology*, 1975, **56**: 737-741.

[33] Odum, E. P. Basic Ecology. CBS College Publishing, 1983.

[34] Petraitis, P. S. Algebraic and graphical relationships among niche breadth measure. *Ecology*, 1981, **62**(3): 545-548.

[35] Petraitis, P. S. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1979, **60**(4): 703-710.

[36] Pielou, E. C. Niche width and niche overlap: a

method for measuring them. *Ecology*, 1971, **53**(4): 687-692.

[37] Slobodchikoff, C. N. Measures of niche overlap. *Ecology*, 1980, **61**(5): 1051-1055.

[38] Smith, E. P. Bias in estimating niche overlap. *Ecology*, 1982, **63**(5): 1248-1253.

[39] Simpson, E. H. Measurement of diversity. *Nature*, 1949, **163**: 688.

[40] Schoener, T. W. Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *Am. Nat.*, 1974, **108**: 332-341.

[41] Schimper, A. F. W. Plant-geography upon a physiological basis. Oxford (English translation, 1960), 1903.

[42] Tamar Dawan and Daniel Simberloff. Character displacement, sexual dimorphism, and morphological variation among British and Irish mustelids. *Ecology*, 1994, **75**(4): 1063-1073.

[43] Whittaker, R. H. et al. Niche, habitat, and ecotone. *Am. Nat.*, 1973, **107**: 321-338.

(收稿: 1996年11月28日, 改回: 1997年5月5日)

(上接第29页)

表6 5龄柠条林地养分循环(kg·ha⁻¹·a⁻¹)

Tab. 6 Cycling of fertility elements in the forestland with five years *Caragan microphylla* L.

元素	吸收量	存留量	归还量	吸收系数(%)	循环系数
N	14.26	10.01	4.25	0.4240	0.30
P	1.22	0.74	0.48	0.0123	0.39
K	4.77	2.47	2.30	0.0065	0.48

4 结 语

综合以上分析,并与作者对沙棘林地的研究结果比较可以看出,它们具有类似的规律^[1],即柠条生长对N素的需要量最大,对林地N素的吸收系数(即利用率)最高,而通过生物循环对N素归还率最低(即循环速度最慢)。但与其它地类比较,柠条林地的N素含量较高。分析N素这种不因大量消耗而匮乏的原因,认为应归

功于柠条根瘤的固氮作用(据调查,15龄柠条根系上根瘤着生数量可达398个·丛⁻¹)。

从柠条林地养分生物循环的研究结果看出,加速林地N素生物循环,补充林地N素的大量消耗,加强对柠条林地的经营管理,特别是加强对林地枯落物的保护是保障柠条正常健壮生长和发挥其巨大生态功能的唯一途径。

参考文献

[1] 刘增文,王佑民.沙棘群落内部的营养元素累积和循环.陕西林业科技,1989,(4):17-23.

[2] J.P.金明仕著(文剑平等译).森林生态学.中国林业出版社,1992,47-124.

[3] 刘占德,刘增文.沙棘柠条的生物量及立地因子分析.西北农业学报,1994,3(2):92-96.

[4] 聂道平等.油松人工林养分循环研究.北京林业大学学报,1986,2(2):4-17.

(收稿:1996年10月21日,改回:1997年3月28日)