

32ef-332

21167(17)

第17卷第3期

生态学报

Vol. 17, No. 3

1997年5月

ACTA ECOLOGICA SINICA

May, 1997

生态位态势理论与扩充假说

朱春全

(中国林业科学研究院林业研究所, 北京, 100091)

A

摘要 生态位态势理论, 即从个体到生物圈, 无论是自然还是社会中的生物单元都具有态和势两个方面的属性, 态是指生物单元的状态, 是过去生长发育、学习、社会经济发展以及与环境相互作用积累的结果; 势是指生物单元对环境的现实影响力或支配力, 如能量和物质变换的速率、生产力、生物增长率、经济增长率、占据新生境的能力。生物单元态的变化一般呈“S”型曲线, 而势的变化则呈“钟”型曲线。特定生态系统中某生物单元的生态位即是该生物单元的态势与该生态系统中所研究的生物单元态势总和的比值, 体现了该生物单元的相对地位与作用。由于生物单元无限增长的潜力所引起的态和势的增加称为生态位的扩充, 生态位的扩充是生物圈演变的动力, 是生命发展的本能属性。举例分析了不同生物单元生态位测定方法和生态位扩充的不同方式, 论述了人类生态位扩充的特殊性。

关键词: 生态位, 生态位态势理论, 生态位扩充假说。

THE NICHE ECOSTATE-ECOROLE THEORY AND EXPANSION HYPOTHESIS

Zhu Chunquan

(The Research Institute of Forestry, CAF, Beijing, 100091, China)

Abstract The niche ecostate-ecorole theory and niche expansion hypothesis were developed in this paper. Each biological unit from individual to biosphere exists in a certain ecostate and has its own ecorole in the environment. The “ecostate” of the biological unit is the accumulated result of growth and development, learning, socio-economical development and the interacting with surrounding environment in the past. The “ecorole” are the current effects on the environments, such as the rate of energy and matter exchange, productivity, growth rate, economic development rate and expanding rate for new space etc.. The varying curve of ecostate of biological unit is typically shaped as “S”, the varying curve of ecorole of biological unit shaped like a kind of “normal curve”. The niche of a biological unit is the percentages of its ecostate and ecorole to the total ecostate and ecorole of all concerned units in a certain ecosystem, which reflected its relative importance and the function status. The increase of the ecostate and ecorole caused by the growth potential in a biological unit is called “niche expansion”. Niche ex-

• 收稿日期: 1995-06-17, 修改稿收到日期: 1996-11-02。

pansion is the momentum of the development and evolution of the biosphere and the instinct characteristics of a leaving system. The measurement methods for ecostate and ecorole were tested in seven examples. The special properties of human niche expansion was also discussed here.

Key words: niche, the niche ecostate-ecorole theory, niche expansion hypothesis.

生态位理论已成为生态学最重要的基础理论之一,并且在不同领域的生态学研究得到了广泛的应用^[1~16]。虽然对生态位的理论和方法仍有各种各样的看法,但是,由于在生物之间的竞争、生物对环境的适应性、种群动态、群落结构、生态系统的演替、多样性与稳定性、城市生态和人类生态等方面的研究都有重要的作用,因而,受到了广泛的重视。本文提出生态位的态势理论和生态位扩充假说,论述了生物单元生态位的测定方法和生物单元态和势的变化规律,以及生物单元生态位扩充的内在机制和动力。生态位的态势理论和扩充假说,对于认识自然和社会系统中各种生物单元的地位与作用和生命系统演化和社会发展的动力和机制都具有重要的意义。

1 生态位的态势理论

1.1 生态位是生物单元态和势的相对比较

生态位是生物单元在特定生态系统中与环境相互作用过程中所形成的相对地位与作用。任何生物都在不断地与其它生物相互作用并不可避免地对其所生存的物理化学环境产生影响,其地位与作用也必然是在一定环境条件下与其它生物相对比较中才体现出来。生态位应当包含两个方面:一是生物单元的状态(能量、生物量、个体数量、资源占有量、适应能力、智能水平、经济发展水平、科技发展水平等),是过去生长发育、学习、社会经济发展以及与环境相互作用积累的结果;二是生物单元对环境的现实影响力或支配力,如能量和物质变换的速率、生产力、增长率、经济增长率、占据新生境的能力。前者可视为生物单元的态,后者可视为生物单元的势。这两个方面的综合体现了特定生物单元在生态系统中的相对地位与作用。

在测定生物单元的生态位时,不仅要测定他们的状态,而且也要测定他们对环境的影响力或支配力。在考虑某生态系统 n 个生物单元中生物单元 i 的生态位时可以用下列方程式来表示:

$$N_i = \frac{S_i + A_i P_i}{\sum_{j=1}^n (S_j + A_j P_j)} \quad (1)$$

其中, $i, j=1, 2, \dots, n$, N_i 为生物单元 i 的生态位, S_i 为生物单元 i 的态, P_i 为生物单元 i 的势, S_j 为生物单元 j 的态, P_j 为生物单元 j 的势, A_i 和 A_j 为量纲转换系数。

生物单元可大可小,是一定生态系统内的不同生物类群,如个体、种群、物种、群落、生态系统中或一定的区域内的所有生物,或者如植物、动物、微生物和人类等,生物单元可根据研究范围和目的进行划分。最基本的生物单元是个体,最大的生物单元则是生物圈。从个体到生物圈,无论是自然还是社会中的生物单元都具有态和势两个方面的属性,即任何生物都以特定的状态存在于自然界,并对周围的环境产生相应的影响。生物单元的态即是生物单元在特定时刻的状态,对于不同的生物单元可以采用不同的指标,也可能是多个指标的综合。而生物单元的势即是生物单元在特定时间内对环境的影响力或支配力,其测定也可采用不同的指标或多个指标的综合。方程(1)中的分子项,即生物单元 i 的态 $+ A_i$ 乘以生物单元 i 的势可视为该生物单元的绝对生态位,与其它生物单元绝对生态位之和的比值则是该生物单元的相对生态位,即生物单元 i 的生态位。当考虑特定森林生态系统中的某种群的生态位时,就要首先测量该种群的数量、生物量(材积)或能量含量,以确定该种群的态,然后测定其种群的数量变动、生物生产力或能量变换速率,以确定其势,经过量纲转换后,两者之和则可成为这一种群的绝对生态位,与该森林生态系统中的其它种群绝对生态位之和的比值即是该种群的生态位。

举例分析 1: 以 30 年生育冈林乔木层主要种类生物量^[19]作为“态”的度量指标, 生物量的年生长量^[19]作为“势”的度量指标, 并以 1a 为时间尺度, 因此, 量纲转换系数为 1a。根据方程(1)计算各种类的绝对生态位和生态位可从表 1 中看出, 各种类生态位的取值范围在 0~1 之间, 且总和为 1。

表 1 青冈林乔木层主要种类生物量, 生长量, 绝对生态位和生态位

Table 1 Biomass, growth increment of biomass, absolute niche and niche of tree species in the main canopy of *Cyclobalanopsis glauca* forest

种类 Species	生物量 Biomass, (g · m ⁻²)	生长量 Growth increment, (g · m ⁻² · a ⁻¹)	绝对生态位 Absolute niche	生态位 Niche
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	4666.000000	739.410000	5405.410000	0.463552
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	2516.900000	387.330000	2904.230000	0.249058
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	443.700000	69.030000	512.730000	0.043970
木荷 <i>Schima superba</i>	221.400000	34.390000	255.790000	0.021936
冬青 <i>Ilex purpurea</i>	125.500000	19.690000	145.190000	0.012451
其它 10 种合计	409.800000	65.180000	474.980000	0.040733
常绿树小计 Sub-total of evergreen trees	8383.300000	1315.030000	9698.330000	0.831700
短柄枥 <i>Quercus glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i>	622.800000	80.030000	702.830000	0.060273
白栎 <i>Quercus fabri</i>	342.400000	45.590000	387.990000	0.033273
麻区 <i>Quercus acutissima</i>	316.100000	44.430000	360.530000	0.030918
拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	122.100000	17.870000	139.970000	0.012003
山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	117.400000	15.100000	132.500000	0.011363
其它 7 种合计	210.300000	28.390000	238.690000	0.020470
落叶树小计 Sub-total of Deciduous trees	1731.100000	231.410000	1962.510000	0.168300
合计 Total	10114.400000	1546.440000	11660.840000	1.000000

* 生物量和生长量数据引自陈启常著《青冈林生产力研究》的表 5.3 和表 6.3。

某种类生态位值越接近 1, 说明在所研究的系统中所发挥的生态作用越大, 越接近 0 说明所发挥的生态作用越小。青冈的生态位为 0.4336, 石栎为 0.2491, 两个种之和为 0.7126, 其它 25 种树的总和仅为 0.2874, 说明青冈和石栎在青冈林中占有重要的地位。常绿树的生态位合计为 0.8317, 落叶树为 0.1683, 说明常绿树在青冈林中占主要地位。

举例分析 2: 杨树人工纯林中, 杨树的生态位为 1, 是人为营造的单优群落的极端例子。

举例分析 3: 选择美国、日本、英国、中国、印度和埃塞俄比亚等 6 个国家, 对人口和国民生产总值^[20]生态位进行分析。以人口和国民生产总值作为各国特定时间人口和经济“态”的度量指标, 以人口和国民生产总值的年增长量作为人口和经济“势”的度量指标, 以 1a 为时间尺度, 因此, 量纲转换系数也是 1a。6 个国家的人口和经济(国民生产总值)生态位进行计算, 结果如表 2 所示。中国、印度、美国、日本、英国和埃塞俄比亚的人口生态位分别为 0.4625、0.3405、0.1023、0.0510、0.0232 和 0.0206, 而经济生态位则依次为 0.0481、0.0317、0.6158、0.2308、0.0728 和 0.0008, 说明中国和印度具有较高的人口生态位, 达 0.8025, 而美国和日本则具有较高的经济生态位, 占 0.8466。这种评价充分反映了中国和印度是世界人口大国以及美国和日本则是经济大国的实际情况, 并且综合了经济发展水平和发展趋势。

1.2 生物单元态和势的变化规律

生物单元态随着时间的变化一般呈“S”型曲线, 而势的变化则呈“钟”型曲线。常用的“S”型曲线是逻辑斯谛曲线, 即:

$$\frac{dN}{dt} = r \left(\frac{K - N}{K} \right) N \quad (2)$$

表 2 6个国家人口和 GNP 生态位*

Table 2 The population and GNP niche of six countries

国别 Countries	人口(1989) Population (millions)	年平均人口变化量 (1985~1990) Average annual population change (millions)	人口绝对生态位 Population absolute niche(millions)	人口生态位 Population niche
美国 U. S. A.	246.300000	2.120000	248.420000	0.10229
日本 Japan	123.300000	0.630000	123.930000	0.050999
英国 U. K.	56.200000	0.110000	56.310000	0.023173
中国 China	1110.800000	13.120000	1123.920000	0.462513
印度 India	813.400000	13.990000	827.390000	0.340486
埃塞俄比亚 Ethiopia	48.700000	1.360000	50.060000	0.020601
合计 Total	2398.7	31.33	2430.3	1
国别 Countries	国民生产总值(1986) GNP (million USD)	GNP 年变化量 (1973~1986) (millions USD)	GNP 绝对生态位 GNP absolute niche (million USD)	GNP 生态位 GNP niche
美国 U. S. A.	4221750.000000	109765.500000	4331515.500000	0.615760
日本 Japan	1559720.000000	63948.520000	1623668.520000	0.230818
英国 U. K.	504850.000000	7067.900000	511917.900000	0.072773
中国 China	314800.000000	23924.800000	338724.800000	0.048152
印度 India	213440.000000	9604.800000	223044.800000	0.031708
埃塞俄比亚 Ethiopia	5400.000000	108.000000	5508.000000	0.000783
合计 Total	6820000	214420	7034420	1

* 人口与 GNP 数据引自《世界资源报告》(1988—1989)。

其中 K 是环境容量, N 为生物生长的指标(数量、生物量或能量), 即生物单元态的度量指标, r 为内禀增长率, t 为时间。生物单元势的变化则呈“钟”型, 是态的变化速率, 可以用“S”曲线方程的一阶导数来描述, 即(2)式中的 dN/dt 。生物单元的态和势都是不断变化的, 对于特定的生物单元来说, 在一定的环境条件下, r 和 K 值是相对稳定的, 因此, 生物单元的态(N)制约着它的势(dN/dt), 即态是势的基础, N 的不同取值范围决定了其势的大小。相反生物单元的势又促进其态的转化, 即从一种状态变化成另一种状态。

生物生化过程和生长过程(包括同化作用、器官、个体、种群、群落和生态系统生长)和经济增长一般符合“S”型, 其变化的速率则呈“钟”型。

对于同一森林生态系统, 在不同的发育阶段进行研究, 各种类的生态位会发生明显的变化, 而且, 任何时刻的研究均是对特定状态和变化趋势的研究。上述结果都是对选定系统某时刻态和势的分析, 不同取样时间和取样范围所得到的结果将是不同的, 这符合生态系统内各组分不断变化的特征。过去对态和势的研究是分离的。本文的研究综合考虑态与势, 既反映了特定系统过去生态作用的积累结果和现实作用。如一株树木从种子萌发或无性繁殖开始, 通过生长过程积累有机物质, 不断地增加其生物量, 同时对环境产生影响。而生物量(材积或能量)的积累在幼年期是相对缓慢的, 然后经历速生期迅速增加生物量, 达到成熟时生长缓慢甚至停滞, 即树木个体的态(材积)的变化呈“S”型曲线, 而树木个体对环境的现实影响(材积年生长量)在幼年期很小, 速生期达到最大, 成熟时又变得很小, 即势的变化呈“钟”型曲线, 如图 1 所示^[21]。同样, 一个森林群落的态和势的变化过程也是如此, 幼年期的森林总生物量低, 对环境的影响

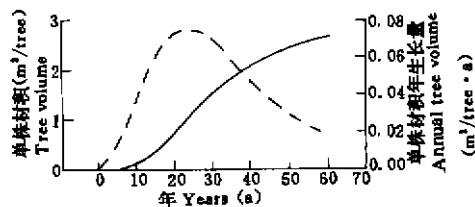


图1 单株树的态和势的变化

Fig. 1 The ecostate and ecorole of individual tree

- 单株材积(态) Tree volume (Ecstate)
 - - - 单株材积年生长量(势)随着林龄的变化规律
 Annual volume increment per tree (Ecorole)

环境(包括自然和社会)的影响则是随着体能增强、技能和智能水平的提高和社会地位的提高而不断增强,在一定的时期达到顶峰,并随着衰老而弱化,直至死亡而消失。但是,人对社会的影响具有特殊性,即人的思想、学术和技术成就可以通过一定的载体得到传播、继承和发展,虽然作为生物学意义上“人”的客体随着一个人的死亡而不存在,但是其影响力还会在一定的时期和范围存在,即人的势在一定的条件下可以脱离原有的客体而存在并发挥作用,这是需要特别研究的。

同样,任何一个国家也具有态和势的属性,衡量其态的指标包括国土面积、人口数量、经济发展水平(国民生产总值、工农业总产值、国际贸易额等)、国防实力、科技水平、资源拥有量、资源消耗量、环境状况以及社会文明程度和在国际社会中的地位等,衡量其势的指标则包括人口增长率、工农业生产率、经济增长率、能源与资源消耗的速率、对环境质量的影响、政治影响力等等。任何国家在国际舞台上的地位与作用都是其态和势的综合,是人口与资源状况、经济实力、国防实力、对自然和社会环境的影响力以及政治影响力的综合。

2 生态位的扩充假说——生态位的扩充是生物圈演变的动力

生物都有无限增长的潜力,当其所处的环境有利时,这种潜力便得以发挥,以无可阻挡的力量增长、繁荣和进化;当其所处的环境条件不利时,这种潜力便受到不同程度的限制,表现为减少、衰退甚至灭绝。把由于生物单元无限增长的潜力所引起的态和势的增加称为该生物单元生态位的扩充。生态位的扩充是生物圈演变的动力,是生命系统发展的本能属性。任何生物都有无限地扩充其生态位的潜力,试图占据更大的生存和发展的空间,发挥更大的生态作用,对环境产生更大的影响。

生物的发生发展过程即是其生态位扩充的具体体现。生物生态位扩充的源动力则是日地系统能量变换过程负熵的输入。从根本上来说,生物生长发育的基础是各种复杂的生化反应的结果,生命系统中的

力也较小,中年期的森林生物量积累迅速,对环境的影响也最大,而成熟后的森林生态系统生物量则很少变化,对周围环境的影响也达到了一种动态平衡,即生态系统的态(总能量积累)变化曲线呈“S”型,而势(与环境的能量交换)的变化曲线则呈“钟”型。如不同生长动态类型松林每公顷树木材积随着年龄和年材积增量的变化而变化(见图2)^[22]。另外,森林生态系统演替100 a的假定模型和实验小宇宙自养演替100 d的变化,总生物量(可视为“态”)的变化曲线均呈“S”型,而净生产量(可视为“势”)则均呈“钟”型^[23]。

对于一个人来说,从出生到死亡的生命历程中,其体能的增加过程一般呈“S”型曲线,而对

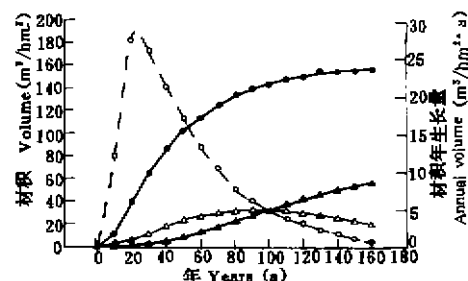


图2 松林生长类型1和25每公顷材积(态)和年生长量(势)随着林龄的变化规律

Fig. 2 The ecostates and ecoroles of one hectare of pine forest type 1 and 25

- 松林生长类型1每公顷材积的变化
 Volume per hm^2 of pine forest type 1
 ○—○松林生长类型1每公顷材积年生长量的变化
 Annual volume increment per hm^2 of pine forest type 1
 ▲—▲松林生长类型25每公顷材积的变化
 Volume per hm^2 of pine forest type 25
 △—△松林生长类型25每公顷材积年生长量的变化
 Annual volume increment per hm^2 of pine forest type 25

各种生化过程包含着能量的吸收和耗散的动态平衡,而生命系统所利用的能量绝大多数都来自太阳能,即植物光合作用固定的能量。陆地上适合植物生存的地方,只要没有外界的干扰,或迟或早会侵入植被和其它种类的生物,开始定居和演替的一系列过程。只要生存所需的必要条件得到满足,生物就会出现、就会生长、就会繁育、就会占据更大空间。皆伐迹地的天然更新、各种荒山荒地上植被的自然恢复过程,均是植物扩充其生态位的具体表现。只要满足生存需要,一株苗木必然会长成大树、一个刚出生的孩子也必将随着岁月的流逝而长大成人。生物的生长发育是不可阻挡的,随着植物的生长将占据更大的空间,对环境产生更大的影响;人的自然属性和社会属性的综合,具体体现在人的体能、技能与智能的高度统一^[34],随着人的体能、技能和智能的提高,对环境(包括社会和自然环境)的影响也会越来越大,从人的本性来说,每个正常的人都有发展自己、发挥更大作用的内在愿望和要求,正是这种内在的愿望和要求驱使着人们不断地上进和发展,并构成了社会发展的内在动力。

生物单元生态位扩充的实例很多,如上所述,树木和人的成长过程均是个体生态位扩充的例子。在生存资源得到满足的条件下,种群、群落、生态系统甚至生物圈中所有的生物将随着时间的推移不断地提高其态势,表现为个体的生长、种群的增长、群落演替、生态系统和生物圈的演化、生物的进化和人类社会的进步。

植物个体生态位的扩充来源于体能的增加、占据的物理空间的增大和适应能力的增强,动物个体生态位的扩充则来源于体能、适应能力、技能和智能的不断提高(其中技能和智能主要是指人说的)。植物个体生长的结果是增加生物量、占据更大的空间、对环境产生更大的影响,同样,动物成长的结果也是增加其体能和对环境的影响力,即个体生态位的扩充是生长的必然结果。任何种群都有其固有的生物潜能(r),是有机体生殖、存活,即增加数量的固有特质^[35]。

举例分析 4: 环境无限制的扩充。在环境不受限制的条件下,种群将以最大的增长率增大,即呈指数增长, $N_t = N_0 e^{rt}$, 同时,由于种群内个体的生长也必然导致种群总生物量的增加。因此,在环境不受限制的条件下,种群生态位的扩充是内在的、必然的。在环境资源极大丰富的情况下,或者在种群增长的初始阶段多呈现这种指数式的扩充,如新大陆发现后人口和经济的增长,或者在一定时间尺度上来看世界人口数量的增长等,这种扩充的方式可以视为不完全的“S”型增长,见图 3A。

举例分析 5: 环境有限制的扩充。当然,自然条件下总是存在着各种各样的环境限制,因此,任何种群的增长都是有限的,即受环境容纳量(K)的限制。这种扩充方式是自然界中最常见的,见图 3B。

举例分析 6: 竞争条件下的扩充——使环境资源得到更充分的利用。生物单元生态位的扩充是生物圈演化的动力。自然界的物理化学条件和生物单元的生物学特性决定了该生物单元的生物潜能,而个体生态位和种群生态位的扩充则导致了种内和种间的竞争。竞争的结果或者是一些个体被淘汰,使种群内的个体数量减少,或者是某些种群被排斥而消失;或者是生态位得以分化而共存,使物种占据更大的生态位。种群内个体被淘汰的现象是很常见的。如自然稀疏现象。自然界中由于竞争使整个种群被淘汰的现象则是相对少见的,而生态位的分化使生物单元共存于自然界中则是常见的。生态位的扩充使生物单元占据和利用更广泛环境资源,长期适应不同的环境可能诱导遗传基础的差异,也是诱导新物种的产生和形成丰富物种多样性的基础。生物单元生态位的扩充还表现在生物单元状态的提高和对环境影响力的不断增强,即态和势的综合提高。在资源有限的情况下,物种所利用的资源越分化越有利于他们的增长。当新的物种出现时,如果与原来的物种占据相同的生态位并能够更有效地利用资源,则会最终取代原来的物种,进化导致对每个小生境平稳增长的开发利用,并使由各个资源带所维持的群体增加,见图 3C;如果开拓一个完全不同的小生境,则会以一定的增长速率与原来的物种共存,再一次的进化导致环境的更充分的利用^[35]。生物单元生态位的扩充必然导致生物的进化,进化过程也是实现生态位扩充的过程。

举例分析 7: 生物单元通过不断地提高环境容纳量而实现扩充。许多微生物、植物和动物种群的种群生长, 包括实验种群和自然种群, 已经证明是“S”型的增长^[23], 即受环境容纳量的限制。只有人类, 似乎没有达到环境容纳量的限制。但是许多考证的图表、数字表明, 在一定的历史时期, 人类的增长也符合“S”型的增长。只是由于人类社会的几次重大技术革命, 如农业革命(10000 a 前)、铁器革命(约 2000 a 前)、工业革命(100 多年前)显著地提高了人类的环境容纳量^[28], 见图 3 D。因此, 世界对于人类的容纳量不能不靠技术确定^[29]。人类通过技术上的进步不断地提高了环境容纳量, 因而实现了人类生态位的扩充。人类仅仅是生物圈中的一个物种而已, 但是, 人类生态位的扩充是最显著的。人口数量的增长、人均资源消耗量的增加、人类对世界

环境的影响能力不断增强是不言而喻的。人类从森林中的原始部落、发展成以驯养植物和动物为主的农业社会、以化石燃料为动力的工业社会和以信息及高新技术为动力的现代社会。随着科学技术的发展, 带来了几个新大陆的发现与开发, 人类利用和改造自然的能力的不断增强, 人类相对于其它生物的比重逐渐上升, 占据的地表范围不断增大、地球表面几无未被人类涉足的地方了、并且实现了太空旅行、人类的足迹已经多次踏上了月球, 人类已经成为生物圈中的一个绝对优势种^[12]。毋庸置疑, 人类的生态位在不断地扩充。通过技术的进步实现其生态位的扩充是人类有别于其它生物类群的最显著的特点之一。

一般把特定环境中某生物单元可能达到的最大数量(K)视为其“容纳量”, 在种群增长模型中假定为常数。实际上, “容纳量”—— K 是一个变量, 而不是常数。“容纳量”是针对特定生物单元来说的, 是自然环境资源、其它生物对环境资源的影响、生物单元本身对环境资源的影响的函数。人类环境资源的容纳量与自然环境资源、人类对环境资源的影响、科学技术水平、人口数量、人均资源消费量、农业生产的效率、环境资源利用的效率、以及环境资源分配的合理性等密切相关。而且科学技术的发展对容纳量的影响越来越显著, 因为科学技术的每一次飞跃都极大地提高了容纳量。因此, 大力发展科学技术、增加对农业的投入、植树造林、改善自然生态环境、低污染生产技术、改善医疗条件、提高生产效率、促进资源的合理开发、分配与利用、控制人口数量、提高人口质量等都有助于提高生物圈的容纳量, 相反, 人口过度增长、植被破坏、土地退化、资源不合理开发与分配、环境污染则是降低生物圈容纳量的主要因素。个体生长和种群增长是群落演替发展的动力, 在自然群落中, 个体的出生与死亡、生长与衰败、迁移与侵入、种群的出现与消失等, 经常是相伴出现的。然而, 在没有大的干扰的前提下, 群落和生态系统总是由低级向高级发展, 从裸地向顶极的演替过程就是由简单向复杂、由低态势向高态势的演变过程。因此, 群落和生态系统的生态位也具有明显的扩充属性。综上所述, 自然和社会中的生物单元都具有扩充生态位的属性, 这是生命系统所固有的。

生物单元生态位的扩充是生物开辟新生态位的内在动力, 随着生态位的扩充, 生物单元对环境的影响也愈加强烈, 环境受生物的影响必然产生明显的变化, 人类活动所引起的越来越显著的全球变化就是例证。生物引起的环境变化是必然的、不可避免的, 同时, 日地系统本身也有其内在的演变规律, 当环境发生急剧(自然的或生物造成的)变化时, 长期生物与环境互动所形成的动态平衡被打破, 使某种或某些基因型受益, 表现为新的基因型的发展或者新物种的产生和迅速增长。据研究在人的一生中, 只有大约 10% 的遗传基因被开发利用, 基因型中未被开发的遗传潜力就象信托基金(trust fund), 只有在环境发生急剧变化时才得以利用, 如果环境的确发生了变化, 那些携带“适当的遗传材料”的人将能够适应变化了

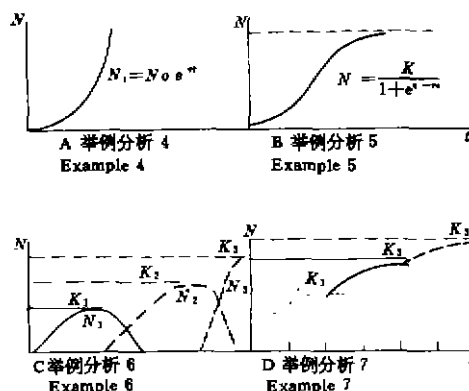


图 3 种群生态位扩充的举例分析(说明见正文)

Fig. 3 The examples of the niche expansion of populations (discussed in the text)

的环境并且将适合这些环境的基因传递给下一代^[17]。由此看来,人的遗传潜力是很大的,而这种丰富的遗传潜力则是人类不断地扩充生存空间,在漫长的进化过程中形成的。自然界中丰富的环境多样性是形成物种多样性的基础,生物生态位的扩充与环境的协同进化则是形成基因和物种多样性的原因。现实生物圈中的十分丰富的遗传、种类和生态系统的多样性也是生物生态位不断扩充和环境互作演化的结果,即生物圈经过漫长的演化过程所形成的特定状态。自然界中各种生物生态位的不断扩充对环境产生的影响越来越显著,在更深更广的领域和范围发生作用,以至影响到生物圈的可持续连续性。从人类生态位扩充的特点来看,人类是通过不断地提高环境容纳量(K)来实现人口增长和人类社会的可持续发展。因此,可持续发展应当是促进生物圈容纳量不断提高,使人类生态位扩充的速度与环境容纳量的提高相适应,摆正人类在生物圈中的位置,尽量避免对环境的不利影响的发展。

3 结语与讨论

任何(无论是自然还是人类社会中的)生物单元都以一定的状态存在于自然界,并对环境产生相应的影响,即包含态和势两个方面的属性。生物单元态的变化一般呈“S”型,而势的变化则呈“钟”型。在特定的生态系统内,生物单元的生态位是该生物单元态和势之和与所有被研究的生物单元态和势之和的比值,即该生物单元在一定系统中与其它生物单元的相对地位和作用。

由于生物单元无限增长的潜力所引起的态和势的增加称为该生物单元生态位的扩充。任何生物单元都有无限地扩充其生态位的潜力,试图占据更大的生存和发展空间,发挥更大的生态作用,对环境产生更大的影响。个体、种群、群落、生态系统甚至生物圈中的所有生物包括人类社会的不同层次都具有扩充其生态位的属性。生态位的扩充是生物圈演变的内在动力,是生命系统发展的本能。

人类生态位的扩充对环境产生了双重影响,一方面,人类社会的发展必然以消耗其它生物与环境资源为代价,造成环境的退化;另一方面,人类在不断扩充其本身的生态位的同时主动地扩充环境资源的“容纳量”,并不总是被动地受“容纳量”的限制。“容纳量”不是常数,而是一个变量,人类环境资源的容纳量与自然环境资源、人类对环境资源的影响、科学技术水平、人口数量、人均资源消费量、农业生产的效率、环境资源利用的效率、以及环境资源分配的合理性等密切相关。而且科学技术的发展对容纳量的影响越来越显著。

现代生态位理论是以 Hutchinson 的多维超体积概念为基础,从不同的环境维上来确定不同种类的生态位,在森林生态学研究中也以该理论为依据,参照 Whittaker 的群落梯度分析的方法获得种的重要值,在一个或多个资源轴上进行生态位宽度和种对间的生态位重叠的计算和比较。Hutchinson 的多维超体积概念在理论和实际应用中存在着严重的不足,而 Whittaker 提出的用重要值表征种的重要性或生态位空间实际上更多地反映种在分布上的状况,不能充分说明物种在特定群落中的实际功能位置。也有许多学者将生态位与资源利用谱等同,而有的植物学家视生态位为植物与所处环境的总关系^[19]。在前人研究的基础上,刘建国和马世俊提出了扩展的生态位理论,认为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,拓展了生态位的研究范围^[14]。总之,上述研究均是从生物单元的生态环境方面来表述其生态位,然而,对于任何生物单元的研究都是对特定时刻、特定生物群体的状态描述,当前实际占据环境部分不能反映该生物单元所经历的环境变化的所有特征,而且,生物单元所占据的生态因子范围受多种随机因素的影响,因此,特定时刻某生物单元所占据的环境范围对于说明该生物单元的生态作用没有实际意义。

本文用特定时刻的“态”表示生物单元过去生态作用的积累结果,用“势”表示该生物单元的现实作用和影响力,即反映了该生物单元生态作用的动态结果,也反映了其现实功能作用,综合反映了特定生物单元的历史、现实作用和发展趋势。同时,与特定系统中的其它生物单元的相对比较,体现了不同生物单元相对重要性,如青冈林中各乔木树种的生态位充分反映了它们的生态地位,而 6 个国家的人口生态位和经济生态位,反映了各国的人口和经济的历史发展、现实作用和发展趋势。另外,从生物单元“态”和“势”的变化规律,揭示了生物单元生态位扩充的内在原因和扩充的方式,生态位的扩充必然导致生物单元之间的竞争,并实现对环境资源更充分的利用。通过研究生物单元生态位的扩充,揭示了生物之间竞

争、生物多样性形成和进化的内在机制。生物单元生态位的扩充是生物圈演化的动力,由于生态位的扩充必然导致竞争,竞争则使生态系统的容纳量提高,由于人类生态位的不断扩充,主动地提高了世界人口的容纳量,从而较好地解释了人类社会发展的特殊性。

本文提出的态势理论具有普适性,即生物圈中的不同组织层次上的生物单元均以特定的状态存在,并具有其相应的生态作用,即包含态和势两个方面的属性。而且,生物单元都具有无限地扩充其生态位的潜力。该理论综合了生命系统所具有的共性,既考虑生物单元的状态与动态特性、也包含其结构与功能的特点。既适用于人类社会,也适用于其它所有的生命类群,是自然科学和社会科学的高度综合。在揭示人与自然的关系、实现可持续发展的理论与实践方面具有重要的意义。

参 考 文 献

- 1 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
- 2 Grinnell J. The Niche-Relationship of the California Thrasher. *Auk*, 1919, 34: 427~433
- 3 Elton C. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London, 1927, 63~68
- 4 Gause G F. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore, 1934, 19~20
- 5 Hutchinson G E. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.*, 1957, 22: 415~427
- 6 Whittaker R H. *Communities and Ecosystem*. Macmillan, 1970, 21~23
- 7 Whittaker R H, Levin S A and Root R B. Niche, Habitat and Ecotope. *Amer. Naturalist*, 1973, 107(955): 321~338
- 8 Whittaker R H and Levin S A (ed.). *Niche: theory and application*. Dowden Hutchinson and Ross, Inc., 1975
- 9 Colinvaux P. *Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., 1986, 29~34
- 10 王 刚. 植物群落中生态位的计测. 植物学与地植物学丛刊, 1984, 8(4): 329~335
- 11 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): 119~127
- 12 王如松. 高效、和谐——城市生态调控原则与方法. 长沙: 湖南教育出版社, 1988
- 13 彭少麟, 王伯荪. 鼎湖山森林群落种群生态位重叠的研究. 热带亚热带森林生态系统研究. 北京: 科学出版社, 1990, 6: 19~26
- 14 刘建国, 马世骏. 扩展的生态位理论. 现代生态学透视, 北京: 科学出版社, 1990, 72~89
- 15 王如松. 自然科学与社会科学的桥梁——人类生态学研究进展. 中国生态学发展战略研究, 北京: 中国经济出版社, 1991, 405~444
- 16 王如松. 城市生态学及其发展战略研究. 中国生态学发展战略研究, 北京: 中国经济出版社, 1991, 445~466
- 17 朱春全. 生态位理论及其在森林生态学研究中的应用. 生态学杂志, 1993, 12(4): 42~46
- 18 余世孝, L 奥罗西. 物种多维生态位宽度测度. 生态学报, 1994, 14(1): 32~39
- 19 陈启瑞. 青冈林生产力研究. 杭州: 杭州大学出版社, 1992
- 20 王元佳等译. 世界资源报告(1988—1989). 北京: 环境科学出版社, 1990
- 21 Christie, J. M. Provisional Yield Tables for Poplar in Britan. Forestry Commission. Technical Paper 6, Forestry Commission, Edinburgh. 1994
- 22 蒋伊尹等译, 安塔纳伊季斯, B. B., 扎格列也夫, B. B. 著. 森林生长. 1988.
- 23 [美]E P 奥德姆著. 孙儒泳, 钱国桢, 林浩然等 译. 生态学基础. 北京: 人民教育出版社, 1981
- 24 牛文元. 持续发展导论. 北京: 科学出版社, 1994
- 25 徐锡申, 陈式刚, 王光瑞, 陈亚深译, G 厄科利斯, I 普里戈京著. 非平衡系统的自组织. 北京: 科学出版社, 1986, 475~524
- 27 Zimbardo P G. *Psychology and Life*. Thirteenth edition, Harper Collins Publishers, 1992
- 28 陈大珂著. 经济生态学引论. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1995
- 29 王业蓬等译. 生物圈的第一性生产力. 北京: 科学出版社, 1985