

植物邻体间的正相互作用

张炜平, 王根轩*

(浙江大学生命科学院农业生态与工程研究所, 植物生理学与生物化学国家重点实验室, 杭州 310058)

摘要:植物间的正负相互作用是构建植被群落的重要因素,也是群落生态学研究的主要内容之一。近 20a 来,植物间正相互作用的研究得到快速发展。综述了正相互作用的定义,不同植物群落中的直接、间接正相互作用及其发生机制,正相互作用研究的实验和模型方法,正负相互作用随胁迫梯度的变化及正相互作用对群落构建的影响。探讨了正相互作用研究前景:(1)进一步理解正负相互作用的平衡及其对群落构建的影响;(2)加深对全球变暖背景下的正相互作用的认识;(3)需把正相互作用研究同进化联系起来;(4)充分发挥正相互作用在生态系统中的推动力作用,把正相互作用应用到生态恢复中,为恢复退化生态系统服务。

关键词:植物群落;邻体;正相互作用;胁迫梯度;群落构建;全球变暖;进化;生态恢复

Positive interactions in plant communities

ZHANG Weiping, WANG Genxuan*

The state key laboratory of plant physiology and biochemistry, Institute of agroecology and ecoengineering, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang Province 310058, China

Abstract: Interactions among species are central to the study of plant communities and ecological theory. Until recently, ecologists have focused on competition as the most important interaction among plant species. During the last two decades, however, evidence for the importance of positive interactions (facilitation) among plants in many plant communities has accumulated.

Positive interactions among plants occur when the presence of one plant enhances the growth, survival, or reproduction of a neighbor. Such interactions can be considered mutualistic when both species derive benefit from the interaction. Some cases of facilitation may be better described as commensalism in which one species benefits from another, but the other is not affected. Often, positive interactions reduce the negative effects of competition, so the net effect of neighbors is still negative. Positive interactions occur when one organism makes the local environment more favorable for another either directly (such as by ameliorating harsh environmental characteristics, altering substrate characteristics, or increasing the availability of a resource), or indirectly (such as by removing potential competitors, introducing other beneficial organisms or protecting their neighbors from herbivores or parasites).

The net effect of plant interactions is frequently measured as the ratio of some measure of performance, usually biomass, of individuals with neighbors removed to that of control plants with neighbors left intact. It is difficult to distinguish positive interactions from negative interactions because both effects operate simultaneously, and we can only observe the net effect of plant interactions. Several indices have been used over the years to explore the net effect of plant interactions. The relative interaction intensity (*RII*) in plants has been proposed because it has useful mathematical and statistical properties, thus avoiding many of the problems associated with other frequently used indices. In addition, *RII* can be used to measure multispecies interactions at the community level. Certain ecological models (e. g. individual-based modelling) incorporating plant facilitation provide useful tools for exploring some of the fundamental processes within plant

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30730020, 30871470);科技部 863 资助项目(2006AA100202)

收稿日期:2009-09-07; **修订日期:**2010-01-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanggx@zju.edu.cn

communities (e.g. species distributions along environmental gradients, biomass-density relationships and size inequality in plant populations).

The stress-gradient hypothesis (SGH) predicts that the frequency of facilitative and competitive interactions will vary inversely across abiotic stress gradients, with competitive interactions being most important when abiotic stress does not strongly limit the ability of plants to acquire and exploit resources, and facilitative interactions being more important when abiotic stress is high or when consumer pressure is intense. The SGH has been supported by numerous studies in many ecosystems, and has provided a foundation for studying the balance between facilitation and competition in plant communities. A growing number of empirical studies do not support the SGH, however, It may be possible to refine specific predictions relevant to the SGH by explicitly considering the life history of the interacting species (relative tolerance to stress versus competitive ability) and the characteristics of the stress factor (resource versus non-resource) over wider stress gradients. In addition, inclusion of consumer-incurred biotic stress can alter the predicted outcome of interactions along resource- and non-resource-based stress gradients for both benefactors and beneficiaries. Positive interactions may influence community spatial patterns, permit coexistence, enhance diversity and productivity, and drive community dynamics. Inclusion of facilitation into the theory, models and paradigms of population and community ecology may alter many basic predictions.

We also consider future directions for research on facilitation, emphasizing the need to increase our understanding of (1) the balance between positive and negative interactions and their effects on community organization, (2) positive interactions in the context of global warming, (3) integrating positive interaction with evolution, and (4) the potential role of positive interactions in ecosystem restoration.

Key Words: plant communities; neighbor; positive interactions; stress gradient; community organization; global warming; evolution; ecosystem restoration

植物间的正负相互作用是构建植被群落的重要因素,是群落生态学研究的核心内容之一^[1-4]。早期的生态学理论认为,植物间的正负相互作用在自然群落的结构和组建中都是重要的推动力,但是随后的研究中竞争的作用受到广泛的关注,而正相互作用只受到很少的关注,甚至在群落构建模型中经常被忽略^[5]。

在过去的几十年当中,对群落内的正相互作用的研究已经引起了大家的浓厚兴趣,大量的证据表明正相互作用也是像竞争一样普遍存在的^[5-6]。基于前面的工作,一些研究综述了正相互作用的普遍存在及其机制等^[5-10],并认为应该把正相互作用整合到生态学理论中^[4, 11]。随着研究的深入和发展,不断有新的理论和方法加入到正相互作用的研究当中,所以有必要重新对其进行综述。

本文综述了正相互作用的定义,不同群落中的正相互作用及其发生机制,正相互作用的研究方法,不同胁迫梯度下的正相互作用及群落构建,探讨了正相互作用的研究前景。

1 正相互作用的定义

早期对植物群落中正相互作用的研究主要集中于菌根、根瘤(固氮菌和豆科植物等根系的共生)等典型的种间互利共生。随后,正相互作用的研究拓展到植物群落的演替当中,认为先锋物种促进了后来物种的建立,Glacier 湾植物群落演替的经典研究即为其中一例^[12]。

从 20 世纪 80 年代末期开始,大量的研究指出正相互作用不仅仅是在植物群落演替阶段起作用,也会在稳定的、非演替的群落中对群落组成起作用^[5-6, 13-18]。正是这些研究让正相互作用在群落中的地位重新受到关注,并且得到广泛的认同。

本文中的正相互作用(也可称为互利)特指发生在相邻的植物个体之间,至少对其中一个个体有益的相互作用^[4]。当两个个体都从相互作用中受益就称为互惠(+/+)。在有些情况下,还包括只对其中一方有益,对另一方无影响的偏利作用(+ / 0)。在植物群落种间或者种内,个体直接通过改善恶劣的生存环境、改

变生长基质、增加资源的可利用性,或者间接通过消除潜在的竞争者、引入其他的有益生物、保护不被取食等等促进了相邻个体的生存、生长或者增加了其丰富度,它们之间就发生了正相互作用^[5-10]。

2 不同植物群落中的正相互作用及其发生机制

2.1 直接正相互作用

2.1.1 生境改善

在非资源因子(比如:温度、风、盐度、土壤结构等)胁迫的环境中,个体通过降低高温、极寒、强风、高盐度或者高辐射胁迫等改善生境,增加相邻个体的存活率、生长率或者是对环境的适应度,它们之间就发生了正相互作用。

在盐沼高层地带,高的盐度限制植物的生存和生长。盐沼中植物之间通过遮荫^[17]、降低土壤的盐度^[14-16]或者聚集在一起来抵抗海浪的冲击而发生互利^[19]。有的时候,极度耐盐植物提供的遮荫能减少冠层下土壤水分的蒸发,使土壤维持低的盐度^[14-16]。而通过浇水和降低土壤盐度,能消除这些植物间的互利作用^[15]。

在高山生态系统中,Choler 等^[20]发现植物间的相互作用从低处遮阴地点的强烈竞争效应向高处暴露地点的强烈互利效应转变。Callaway 等^[21]研究发现,在阿尔卑斯山 11 个不同山系 115 个物种中,植物种群间的竞争在低海拔山脉是普遍存在的;而在非生物胁迫很高的高海拔地区,由于邻体植物改善了高海拔地区的低温环境,植物间的正相互作用普遍存在。

2.1.2 资源富集

在资源因子(比如:水分、光照、营养等)限制的环境中,个体之间也可以通过增加水分、光、营养等资源的获取发生正相互作用。在很多情况下,个体之间会同时通过改善生境和资源富集发生正相互作用。在非胁迫环境下,也发现相邻的固氮树种通过营养富集对目标桉树的生长有促进作用^[22]。

干旱和半干旱地区光照强、温度高、养分水分匮乏,这里的植物主要通过遮阴、提高水分或营养获取来促进其他个体的生长和生存。大多数干旱引起的互利效应都是在截然不同的冠层和亚冠层树种之间发生的。在沙漠中,胁迫忍耐性高的物种为忍耐性低的物种提供了遮阴,大部分幼苗一般都是在灌木和乔木的下面而不是暴露地带发现的^[6],因为在灌木下面能够得到一个更稳定的隔离小环境。Greenlee 和 Callaway^[23]发现在美国蒙大拿州西部的干旱山区草地,禾草在干旱的年份通过遮阴能够促进芥草的生长,但是在湿润的年份禾草同芥草之间出现强烈的竞争。

在苔原地区,会出现极端的低温和营养贫乏等胁迫条件。一些植物会通过为其他植物提供遮阴,保护它们免遭啃食和疾病,或者是通过改善微气候条件为其他植物提供了更温暖潮湿的生长环境而促进后者的生长^[24]。Wipf 等^[25]在亚北极地区的苔原群落进行了化雪操作和邻体去除实验,发现当化雪提前的时候,邻体对两个目标植物幼苗的生存、生长和繁殖起到促进作用。

2.2 间接相互作用

2.2.1 协同防御

在非生物因子胁迫的生境中,个体之间更容易发生直接的正相互作用,而在生物因子胁迫的生境中,个体之间更容易发生间接的正相互作用。Bertness 和 Callaway^[5]认为在强烈的消费者压力情况下,协同防御能导致正相互作用的发生。

动物喜食草孤立生长时,很容易被牲畜发现而遭啃食,当长在高大的非喜食草旁边时,被牲畜发现的概率将大大降低。Graff 等^[26]验证了放牧压力下,协同防御改变了动物喜食草和非喜食草之间竞争和互利平衡的假说,结果显示非喜食草对另外两个喜食草的作用,从没有放牧下的竞争作用转变成放牧压力下的互利作用。在高加索山脉亚高山草甸,Callaway 等^[27]发现 2 种大型的本地多年生动物不喜食草能够保护邻体喜食草免于被牲畜取食,而间接对群落有强烈的互利效应,增加了群落的多样性。

2.2.2 竞争网络

除了成对物种之间的直接正相互作用,在多物种组成的竞争网络中,一对物种之间的竞争作用会影响其

中一个物种对其他物种的作用,或者第3方物种修饰了一对物种间的直接相互作用,就会导致间接互利的发生^[9],物种A压迫物种B,影响了B对C的潜在竞争,假如从前面过程中得到的收益比A对C的直接负效应大,那么就发生了间接互利(图1①)。如果收益比A对C的直接负效应小的话,就不会出现净的间接互利。在非传递性的相互作用下。A对B的压迫导致了A对C的间接互利,间接互利又增加了C对A的负效应,在这样的系统中,每个物种都改善了其他物种的效应,将能导致物种之间的长期共存(图1②)。假如共存物种中存在的多种作用机制会增加强烈的间接作用发生的可能性,间接互利应该在物种丰富的群落中更普遍^[9]。敌人的敌人就是朋友,理解植物间的互利必须考虑到植物的天敌以及它天敌的天敌,天敌能把竞争转变成互利,而敌人的敌人则能把互利又转变成竞争^[28]。

Levine^[29]在河岸群落中对间接互利进行了实验性的揭示,提出了当物种的竞争机制变化时,竞争者中的间接互利将很重要的假说。Callaway和Pennings^[30]发现在盐沼中,多年生小灌木 *Arthrocnemum* 通过直接的正相互作用效应延缓了垫状植物 *Monanthechloe* 对冬季1年生草本 *Lasthenia* 和 *Parapholis* 的强烈竞争效应,并且通过对 *Monanthechloe* 的竞争效应促进了另两种冬季1年生草本 *Spergularia* 和 *Limonium* 的生长。

2.2.3 引入有益生物

间接的互利也可以通过传粉者、寄生植物、菌类、微生物的调节而发生^[6],例如:植物个体通过昆虫传粉、繁殖体聚集、改变土壤微生物组成等过程间接促进其他个体的生长繁殖。有的时候,个体之间的水、营养通过地下根接共享而相互促进生长。

植物与菌根真菌具有互利共生关系,同时,菌根真菌也会调节植物间的相互作用关系,植物个体之间会通过资源在菌根真菌网络的共享而发生正相互作用^[31]。以前研究认为寄生植物从寄主植物那里获取营养,同时对寄主植物产生有害效应。现在的研究表明,寄生植物也会扮演施利者的角色,它同其他生物(传粉昆虫、种子传播者、草食者和地下的分解者群落)的作用会间接促进寄主和邻近植物的生长繁殖^[32],例如:寄生植物吸引的动物会促进寄主种子的传播。

3 正相互作用的研究方法

3.1 实验方法

在植物群落中,植物间的相互作用通常是通过去除邻体和保留邻体之间的个体表现(一般是生物量)差异来衡量的^[33]。有一系列指标表示生物间的相互作用强度,如相对竞争指数(*RCI*)^[19]、对数响应比(*lnRR*)^[34]、相对邻体效应(*RNE*)^[35]和相对相互作用强度(*RII*)^[33]。

$$RCI = (W_c - W_t) / W_c \quad (1)$$

$$RNE = (W_c - W_t) / (\text{MAX}(W_t; W_c)) \quad (2)$$

$$\ln RR = \ln (W_c / W_t) \quad (3)$$

$$RII = (W_t - W_c) / (W_t + W_c) \quad (4)$$

式中, W_c 为去除邻体后孤立个体的生物量, W_t 为保留邻体的目标植物的生物量。

Armas等^[33]通过比较指出: $\ln RR$ 在数学上没有固定的极限值, RNE 有一个不好的数学特性,因为它的分母是一个最大函数,而 RCI 计算值不对称。 RII 最适合用于计算植物之间的正负相互作用,这是因为其不仅具有很好的数学和统计特性,而且在实践中容易操作和计算,能在群落水平上用于多物种相互作用的计算。

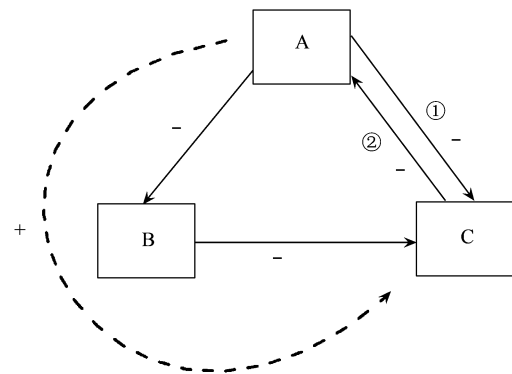


图1 复杂生态系统中三个竞争者之间直接和间接相互作用的概念模型^[9]

Fig. 1 Conceptual model for direct and indirect interactions among three competing plant species in a complex system^[9]

实线表示直接相互作用,虚线表示间接相互作用,改自 Brooker 等 (2008)

由于要去除邻体,邻体剔除法在森林乔木间相互作用研究中难以应用。在这种情况下,必须要应用非邻体剔除法,也就是通过自然状态下一定范围内的邻体对目标植物的生长、繁殖影响来衡量^[22]。当一定区域内的邻体指数(邻体的数目、大小、距离的倒数等)越大,目标植物的表现越差,则邻体与目标植物之间为竞争关系,也即邻体干扰,反之则为邻体促进。Boyden 等^[22]拓展了邻体竞争模型来衡量正相互作用对树木生存率和地上生长的影响。

此外,正相互作用通常同聚集型的种群空间分布格局联系在一起,所以空间格局分析也能对植物群落中的正负相互作用起到一定的指示作用^[36]。

3.2 模型方法

一些生态模型方法(例如:基于个体的模型)为探索植物群落基础生态进程提供了有用的工具^[9]。早期的生态场理论就包含了互利,揭示了植物间“抑近助远”的关系^[37-39]。Travis 等^[40-41]发展了一个简单斑块占有模型来模拟两个物种(互利者和欺骗者)沿环境梯度的变化,探测相互作用沿环境梯度的动态以及它们对物种空间分布的影响。在此基础上,Brooker 等^[42]发展了前面的斑块占有模型来模拟气候改变对一个具有两个植物生长型(互利者和竞争者)的群落的影响,揭示了物种沿环境梯度的分布主要由物种间相互作用、散布距离和物种生存能力决定。

最近,又有研究通过模型方法探讨了互利对群落结构的影响。Xiao 等^[43]通过二维晶格模型来评估植物间的正负相互作用对群落生物量-物种丰度关系的影响。Chu 等^[44]通过改进的 ZOI 模型,发现竞争和互利的平衡能影响生物量-密度关系。在前面的基础上,Chu 等^[45]又探讨了竞争、非生物胁迫和互利对植物种群大小不整齐性的影响。

4 不同胁迫梯度下的正相互作用及群落构建

4.1 正相互作用与环境胁迫度

相互作用与环境胁迫度的关系一直是正相互作用研究关注的焦点,Bertness 和 Callaway^[5]首先推出了包含环境胁迫和消费者压力的模型,模型认为正相互作用在温和环境和低的消费者压力条件下都很少发生,邻体改善胁迫环境和协同防御分别在胁迫环境和强烈的消费者压力情况下导致正相互作用的发生。

以上模型预测互利和竞争的的重要性随着环境胁迫度的增加而发生相反的变化,也即互利在高度胁迫条件下占据优势地位,这就是大家所普遍认识的胁迫梯度假说(SGH)。一系列基于野外的实验显示这个简单的模型在不同的胁迫环境都是适用的^[18, 20-21, 46-47],胁迫梯度假说为群落内竞争和互利的研究提供了一个很好的基础,但是也有越来越多的研究不支持这个预测^[48-51]。

Eskelinen^[52]研究发现,取食和邻体效应对苔原植物的影响依赖物种特性、营养获取和当地的环境条件。Crain^[53]研究发现,正相互作用更可能发生在非生物胁迫环境中,而不是生物胁迫环境中,因为取食压力随着物种、空间和时间变化而变化,而生物因子造成的胁迫压力则较为恒定。Bulleri^[54]通过比较大量的水生生态系统正相互作用的研究得出,必须通过广泛的生活史策略和环境条件研究才能得到统一的正相互作用的理论。

在最近的研究中,Maestre 等^[50]通过结合相互作用物种的生活史性状(相对胁迫忍耐物种对竞争性物种)和胁迫因子的特征(资源对非资源),改进了 SGH 假说。研究指出,当施利者和受利者分别是竞争性物种或者胁迫忍耐种时,更容易出现 SGH 假说预测的结果。但是,当相互作用的物种具有相似的竞争性或者胁迫忍耐生活史性状,并且非生物胁迫梯度受资源因子(例如:水)驱动,邻体之间在胁迫梯度的两端都会出现竞争作用(图 2)。Smit 等^[51]又在 Maestre 等^[50]的基础上把生物胁迫(消费者压力)考虑进去,进一步改进了胁迫梯度假说(图 2)。

Callaway 和 Walker^[7]研究指出,由互利到竞争的转换,不仅与生境的胁迫有关,还会受到植物生活史阶段(幼苗至成株)、生理特征、间接作用、植株大小和个体密度等因素的影响。Schiffers 和 Tielbörger^[55]研究了 1 年生植物间的相互作用随着个体发育进程而产生的变化,发现相互作用由发芽后的互利向生长季结束时的强

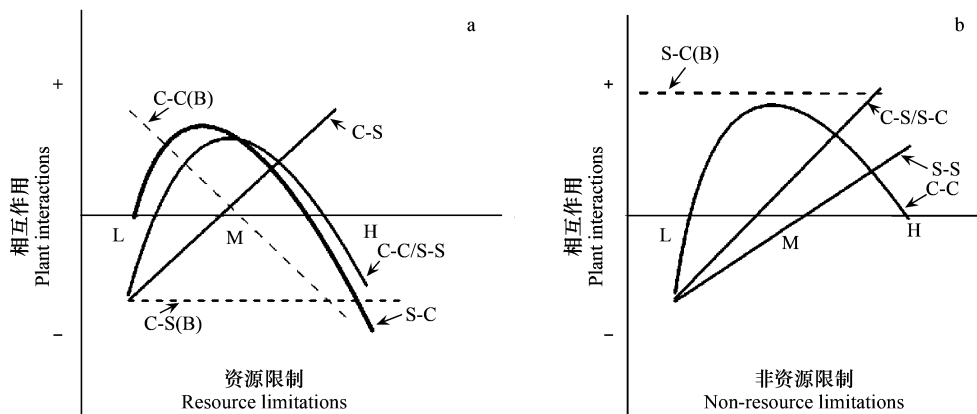


图2 不同非生物胁迫、不同生活史策略以及包含/不包含生物胁迫情况下植物间相互作用关系的预测

Fig. 2 The predicted relationship between different abiotic stress, different life strategies of species, without and with inclusion of biotic stress, and the outcome of a given plant-plant interaction

实线表示不考虑生物胁迫,虚线表示考虑生物胁迫,胁迫梯度通过资源和非资源限制产生(“L”:低度胁迫,“M”:中度胁迫,“H”:高度胁迫);“C”:竞争性策略物种,“S”:胁迫忍耐性策略物种,“B”:考虑生物胁迫;“-”:物种对,前面的为施惠物种,后面的为受惠物种

烈竞争转变。Anderson^[56]发现热带两个树种幼苗的生存率随着同种个体幼苗的增加而增加,显示了正的密度依赖关系。

4.2 正相互作用与群落构建

正相互作用可决定群落的空间格局,使物种能够共存,增加群落多样性和生产力,并且驱动群落动态^[6]。Bruno等^[4]认为把正相互作用考虑到生态位概念中,会改变基础生态位和现实生态位的关系,使得生态位得以扩展;正相互作用会使高密度种群出现正的密度依赖关系,还会改变物种多样性-群落可入侵性关系。

正相互作用在生物入侵的过程中也扮演着重要的角色。大量研究已经表明外地种^[57]或者本地种^[58]的互利能提高生物入侵。Callaway和Aschehoug^[59]发现入侵的物种对入侵地的亲缘种有强烈的竞争效应,而对来自原产地的亲缘种却没有这种竞争效应。Simberloff和Von Holle^[57]认为互利可能是入侵者大爆发的一个重要原因。

最近,互利对群落构建影响的研究逐渐增多。正相互作用可能是导致产生物种丰富的群落的重要机制^[60]。在南美南部的安第斯山脉,垫状保育植物的互利效应能改变群落的组织结构,增加整个群落水平物种的丰富度,显示互利效应在维持严寒环境中的生物多样性方面起着重要的作用^[61]。互利和竞争的平衡能决定植物种群中生物量-密度关系^[44],正相互作用能增加种群的大小不整齐性^[45],正负相互作用相互影响改变生物量-物种丰度关系^[43],互利能够增加或者降低群落的稳定性^[62]。在地中海森林群落演替的中期,先锋物种进入开放地带并且促进了后来演替物种的迁入,先锋物种和后来迁入物种亲缘关系比较远^[63]。

5 研究展望

5.1 正负相互作用的平衡及其对群落构建的影响

基于对植物邻体间正相互作用的认识,揭示相互作用和环境梯度之间的关系是未来研究的中心,有必要设计和开展超越已有研究局限的实验^[9],在多地点和大时间尺度上来探索不同正负作用的动态。还需要加深相互作用如何随着生物/非生物胁迫梯度、物种特性以及多因子交互作用变化而变化的认识。间接相互作用随环境梯度变化的规律也需要进一步探索。

互利在个体和种群水平上的结果研究很多,但是这些进程在群落水平上的结果却很少受到关注^[61]。已有一些研究暗示了了相互作用对群落结构、组建的影响。例如:研究表明植物种群的生物量-密度关系沿着干旱梯度而变化,其指数随干旱胁迫的增加而增加^[64-65],显示了与相互作用强度沿胁迫梯度变化的协同变化规

律,那么相互作用是如何驱动指数变化的呢?这还需要野外调查和模拟模型验证。阐释正相互作用对群落构建影响将极大的促进这个研究领域的发展。还有很多群落结构相关问题,比如说群落的可入侵性,物种丰度-干扰关系,群落优势种格局等等都可以与正相互作用研究联系起来。同时,竞争网络中广泛存在的间接相互作用也需要进一步的探明。

在探讨正负相互作用的平衡及其对群落构建的影响方面,未来的一个研究趋势就是使用模型。有很多问题,比如说如何把同时发生的正负相互作用分开,在实验中极难操作,借助模型才有可能实现。模型研究可以大大提高互利的预测范围,但还没有被广泛地应用到植物间正相互作用的研究当中,总体上需要进一步完善。有一系列竞争相关的模型方法^[66],包括基于样地的邻体模型:元胞自动机(或者方格模型);基于个体的邻体模型:镶嵌模型和距离相关的模型,后者又包括半径固定的邻体模型、影响域模型和生态场模型。这些模型最初都是用于竞争研究中的,但也可以扩展到正相互作用的研究中。

5.2 全球变暖背景下的正相互作用

全球变暖会导致环境梯度发生变化,当然也会影响着植物间的相互作用。Brooker^[67]认为植物间的相互作用在植物物种和群落响应气候变化中扮演着重要的角色,当前研究的一个很大挑战就是:了解清楚植物间的相互作用何时在调节环境变化产生的影响上起作用,以及起何种作用。全球变暖是生物多样性降低的重要原因之一,增加对互利的认识将能对生物多样性保护起到一定的指示作用。

一些研究预测随着环境变暖,会增加竞争的发生,并通过增加氮元素的获取(模拟气候变化对营养矿化速率的影响)进行了证实^[68-70],另一些研究则暗示了全球变暖会创造了一个更严酷的环境,进而增加互利的发生^[25]。还有研究认为变暖造成环境严重度的降低,导致了互利效应的增加^[71]。全球变暖究竟是增加环境胁迫度,还是减小环境胁迫度,取决于不同的地区及物种,其对特定环境中特定物种之间相互作用的影响还需要更多野外实验的验证。而且,大时间尺度、联合、多样地的研究才能更清晰的揭示全球变暖背景下相互作用的转变机制,同时此类研究也能进一步完善胁迫梯度假说。

5.3 正相互作用与进化

虽然生态学和进化生物学间相互促进的关系已经受到关注,但是它们在群落结构和组建中的地位却没有受到相应的重视。假如互利在极端环境中对植物的死亡率和繁殖率有重要影响的话,那么就可推测他们对植物的性状有选择作用^[72]。互利作用也会导致植物的进化响应,当考虑互利时,我们可能要重新审视植物生长型的进化^[9]。尽管互利和进化之间的关系在以前讨论过,但是在目前有关互利研究的领域中还缺乏对进化的关注^[73]。

干旱生态系统中局部互利这样的进化进程依赖于种子扩散策略^[74]。对胁迫环境的局部适应能够减少互利发生的可能性,种群与生长环境之间的交互效应揭示了局部适应这样的进化进程如何影响植物互利的发生^[75]。此外,Scheffer 和 van Nes^[76]发现间接互利可推动生态位趋同进化。Valiente-Banuet 等^[77]发现适应湿润环境的第三纪植物谱系,受第四纪物种的护理效应保护而保留下来,互利是第三纪物种更新生态位稳定选择的原因之一。

Bronstein^[73]在对互利和互惠的进化研究中指出,目前还有 3 个围绕互利的进化问题需要解决,(1)施惠物种和受惠物种间的进化反馈很少研究,互利也可能像互利共生、偏利共生或拮抗作用一样进化,这要依赖于对施惠物种的效应。(2)相关性状的遗传学背景很少被探明,对施惠者的性状了解更多,但是受惠者的性状更有可能随相互作用而进化。(3)互利中的适合度代价和收益还没有衡量。解决这些问题将极大的加深人们对互利产生、维持和进化的理解。

5.4 正相互作用在生态恢复中的应用

在盐沼、荒漠和高山等环境恶劣的植物群落中观测到的正相互作用让这些生态系统的恢复重建大具潜力或成为可能。目前,利用生物间存在的正相互作用在地中海植被恢复实践中已经得到成功的应用^[78],研究者使用天然灌木作为护理植物来恢复植被,在 4a 的实验中,灌木对树木幼苗的生存和生长有持续的互利效应,

这个观点直接挑战了传统的造林实践。同时,在过度放牧的半干旱牧场,也进行了类似成功的尝试,结果显示互利植物为生态恢复提供了极好的工具^[79]。除了干旱环境,矿山、重金属污染地区等高干扰地点也显示了互利效应可广泛用于环境管理的可能性。

提高对互利进程的理解与发展生态系统恢复技术直接相关,并且可以提高人们对植物物种和群落响应环境驱动改变的理解^[9],但如何在更大范围内应用及实践还需要更多的探索。Gómez-Aparicio^[80]指出:在退化的生态系统中,当前的植被对随后物种的建立有很大的影响。演替早期的草本植物群落会抑制后来物种的建立,而灌木和乔木群落则促进后来物种的建立。在湿润温和的生境也可以应用互利作为恢复森林群落的技术。恢复草本植物群落需要考虑更多的是如何去除其他的草本邻体,增加护理的灌木和乔木应该作为恢复演替后期森林群落的一个主要策略。应用互利进程作为生态恢复的手段还要依赖于研究周期,邻体和目标植物的生活史策略以及生态系统的类型。

面临全球范围生态系统的快速退化,迫切需要发展能维持生态系统功能和服务的新型低花费而又有效的技术。广泛存在的互利机制和经典的植物护理效应,可能会成为新型生态系统恢复技术的基础。有必要充分发挥互利在生态系统中的推动力作用,把正相互作用应用到生态恢复中,为恢复退化生态系统服务。

致谢:蒙大拿大学(The University of Montana)的 Ragan Morrison Callaway 教授,哥本哈根大学(University of Copenhagen)的 Jacob Weiner 教授以及同实验室的贾昕为本文的写作给予帮助,特此致谢。

References:

- [1] Connell J H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition; Evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 1983, 122: 661-696
- [2] Schoener T W. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 1983, 122: 240-285.
- [3] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: Wiley, 1979: 1-3.
- [4] Bruno J F, Stachowicz J J, Bertness M D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18: 119-125.
- [5] Bertness M D, Callaway R M. Positive interaction in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, 9: 191-193.
- [6] Callaway R M. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 1995, 61: 306-349.
- [7] Callaway R M, Walker L R. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 1997, 78: 1958-1965.
- [8] Cheng D L, Wang G X, Chen B M, Wei X P. Positive interactions: crucial organizers in a plant community. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48 (2): 128-136.
- [9] Brooker R W, Maestre F T, Callaway R M, Lortie C L, Cavieres L A, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis J M J, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F, Quiroz C L, Saccone P, Schiffrers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 2008, 96: 18-34.
- [10] Callaway R M. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Dordrecht: Springer, 2007: 2-3.
- [11] Lortie C J, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire F I, Callaway R M. Rethinking plant community theory. *Oikos*, 2004, 107: 433-438.
- [12] Connell J H, Slatyer R O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 1977, 111: 1119-1144.
- [13] Hunter A F, Aarssen L W. Plants helping plants. *Bioscience*, 1988, 38: 34-39.
- [14] Bertness M D. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh. *Ecology*, 1991, 72: 125-137.
- [15] Bertness M D, Shumway S W. Competition and facilitation in marsh plants. *The American Naturalist*, 1993, 142: 718-724.
- [16] Bertness M D, Hacker S D. Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist*, 1994, 144: 363-372.
- [17] Callaway R M. Facilitative and interfering effects of *Arthrocnemum subterminale* on winter annuals. *Ecology*, 1994, 75: 681-686.
- [18] Bertness M D, Leonard G H. The role of positive interactions in communities: Lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 1997, 78: 1976-1989.
- [19] Wilson S D, Keddy P A. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *The American Naturalist*, 1986, 127: 862-869.
- [20] Choler P, Michalet R, Callaway R M. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 2001, 82: 3295-3308.
- [21] Callaway R M, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Lortie C J, Michalet R, Paolini L, Pugnaire F I, Newingham B, Aschehoug E T, Armas C, Kikvidze D, Cook B J. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 2002, 417: 844-848.
- [22] Boyden S, Binkley D, Senock R. Competition and facilitation between *eucalyptus* and nitrogen-fixing *falcataria* in relation to soil fertility. *Ecology*, 2005, 86: 992-1001.

- [23] Greenlee J T, Callaway R M. Abiotic stress and the relative importance of interference and facilitation in montane bunchgrass communities in western Montana. *The American Naturalist*, 1996, 148: 386-396.
- [24] Økland R H, Økland T. Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests II. Effects of density. *Journal of Ecology*, 1996, 84: 63-69.
- [25] Wipf S, Rixen C, Mulder C P H. Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology*, 2006, 12: 1496-1506.
- [26] Graff P, Aguiar M R, Chaneton E J. Shift in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology*, 2007, 88: 188-199.
- [27] Callaway R M, Kikodze D, Chiboshvili M, Khetsuriani L. Unpalatable plants protect neighbors from grazing and increase plant community diversity. *Ecology*, 2005, 86: 1856-1862.
- [28] van der Putten W H. A multitrophic perspective on functioning and evolution of facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1131-1138.
- [29] Levine J. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, 1999, 80: 1762-1769.
- [30] Callaway R M, Pennings S C. Facilitation may buffer competitive effects: Indirect and diffuse interactions among salt marsh plants. *The American Naturalist*, 2000, 156: 416-424.
- [31] van der Heijden M G A, Horton T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1139-1150.
- [32] Watson D M. Parasitic plants as facilitators: more Dryad than Dracula?. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1151-1159.
- [33] Armas C, Ordiales R, Pugnaire F I. Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 2004, 85: 2682-2686.
- [34] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The metaanalysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 1999, 80: 1150-1156.
- [35] Markham J M, Chanway C P. Measuring plant neighbor effects. *Functional Ecology*, 1996, 10: 548-549.
- [36] Schenk H J, Holzapfel C, Hamilton J G, Mahall B E. Spatial ecology of a small desert shrub on adjacent geological substrates. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 383-395.
- [37] Wang G X, Zhao S L. The spatial distribution of the synthetical ecological effect of plant individuals under semi-arid ecological conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 1993, 13(1): 58-66.
- [38] Wang G X. On Ecological Field. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press, 1993: 18-19.
- [39] Wang G X, Zhao S L. The spatial distribution of the ecological field in spring wheat colony under semi-arid ecological conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(2): 121-127.
- [40] Travis J M J, Brooker R W, Dytham C. The interplay of positive and negative interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. *Biology Letters*, 2005, 1: 5-8.
- [41] Travis J M J, Brooker R W, Clark E J, Dytham C. The distribution of positive and negative species interactions across environmental gradients on a dual-lattice model. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, 241: 896-902.
- [42] Brooker R W, Travis J M J, Clark E J, Dytham C. Modelling species' range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 2007, 245: 59-65.
- [43] Xiao S, Michalet R, Wang G, Chen S Y. The interplay between species' positive and negative interactions shapes the community biomass-species richness relationship. *Oikos*, 2009, 118: 1343-1348.
- [44] Chu C J, Maestre F T, Xiao S, Weiner J, Wang Y S, Duan Z H, Wang G. Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 2008, 11: 1189-1197.
- [45] Chu C J, Weiner J, Maestre F T, Xiao S, Wang Y S, Li Q, Yuan J L, Zhao L Q, Ren Z W, Wang G. Positive interactions can increase size inequality in plant populations. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1401-1407.
- [46] Pugnaire F I, Luque M T. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 2001, 93: 42-49.
- [47] Lortie C J, Callaway R M. Re-analysis of metaanalysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 7-16.
- [48] Pennings S C, Seling E R, Houser L T, Bertness M D. Geographic variation in positive and negative interactions among salt marsh plants. *Ecology*, 2003, 84: 1527-1538.
- [49] Maestre F T, Valladares F, Reynolds J F. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 748-757.
- [50] Maestre F T, Callaway R M, Valladares F, Lortie C J. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 199-205.
- [51] Smit C, Rietkerk M, Wassen M J. Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1215-1219.
- [52] Eskelinen A. Herbivore and neighbour effects on tundra plants depend on species identity, nutrient availability and local environmental conditions. *Journal of Ecology*, 2008, 96: 155-165.
- [53] Crain C M. Interactions between marsh plant species vary in direction and strength depending on environmental and consumer context. *Journal of Ecology*, 2008, 96: 166-173.

- [54] Bulleri F. Facilitation research in marine systems: state of the art, emerging patterns and insights for future developments. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1121-1130.
- [55] Schiffrers K, Tielbörger K. Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 336-341.
- [56] Anderson J T. Positive density dependence in seedlings of the neotropical tree species *Garcinia macrophylla* and *Xylopia micans*. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20: 27-36.
- [57] Simberloff D, Von Holle B. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. *Biological Invasions*, 1999, 1: 21-32.
- [58] Richardson D M, Allsop N, D'Antonio C M, Milton S J, Rejmánek M. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 2000, 75: 65-93.
- [59] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, 290: 521-523.
- [60] Gross K. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. *Ecology Letters*, 2008, 11: 929-936.
- [61] Cavieres L A, Badano E I. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level?. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1181-1191.
- [62] Butterfield B J. Effects of facilitation on community stability and dynamics: synthesis and future directions. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1192-1201.
- [63] Verdú M, Rey P J, Alcántara J M, Siles G, Valiente-Banuet A. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1171-1180.
- [64] Deng J M, Wang G X, Morris E C, Wei X P, Li D X, Chen B M, Zhao C M, Liu J, Wang Y. Plant mass-density relationship along a moisture gradient in north-west China. *Journal of Ecology*, 2006, 84: 953-958.
- [65] Dai X F, Jia X, Zhang W P, Bai Y Y, Zhang J Y, Wang Y, Wang G X. Plant height-crown radius and canopy coverage-density relationships determine aboveground biomass-density relationship in stressful environments. *Biology Letters*, 2009, 5: 571-573.
- [66] Berger U, Piou C, Schiffrers K, Grimm V. Competition among plants: Concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2008, 9: 121-135.
- [67] Brooker R W. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 2006, 171, 271-284.
- [68] Chapin F S, Shaver G R, Giblin A E, Nadelhoffer K J, Laundre J A. Response of Arctic tundra to experimental and observed change in climate. *Ecology*, 1995, 76: 694-711.
- [69] Klanderud K, Totland Ø. The relative importance of neighbours and abiotic environmental conditions for population dynamic parameters of two alpine plant species. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 493-501.
- [70] Klanderud K. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 127-137.
- [71] Shevtsova A, Haukioja E, Ojala A. Growth response of subarctic dwarf shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to manipulated environmental conditions and species removal. *Oikos*, 1997, 78: 440-458.
- [72] Brooker R W, Callaghan T V. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos*, 1998, 81: 196-207.
- [73] Bronstein J L. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1160-1170.
- [74] Kéfi S, van Baalen M, Rietkerk M, Michel L. Evolution of local facilitation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, 2008, 172: E1-E17.
- [75] Espeland E K, Rice K J. Facilitation across stress gradients: the importance of local adaptation. *Ecology*, 2007, 88: 2404-2409.
- [76] Scheffer M, van Nes E H. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2006, 103: 6230-6235.
- [77] Valiente-Banuet A, Rumebe A V, Verdú M, Callaway R M. Quaternary Plant lineages sustain global diversity by facilitating Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2006, 103: 16812-16817.
- [78] Gómez-Aparicio L, Zamora R, Gómez J M, Hódar J A, Castro J, Baraza E. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 2004, 14(4): 1128-1138.
- [79] King E G, Maureen L, Stanton M L. Facilitative effects of *Aloe* shrubs on grass establishment, growth, and reproduction in degraded Kenyan rangelands: Implications for restoration. *Restoration Ecology*, 2008, 16: 464-474.
- [80] Gómez-Aparicio L. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 1202-1214.

参考文献:

- [37] 王根轩, 赵松岭. 半干旱生态条件下植物个体的综合生态效应的空间距离分布规律. *生态学报*, 1993, 13(1): 58-66.
- [38] 王根轩. 生态场论. 郑州: 河南科学技术出版社, 1993: 18-19.
- [39] 王根轩, 赵松岭. 半干旱生态条件下春小麦群体生态场的空间分布. *生态学报*, 1995, 15(2): 121-127.