

生态学研究中的若干新理论和新方法

New Theories and Methods in Ecological Research

李典谟 郭中伟 周立阳

(中国科学院动物研究所 北京 100080)

一、理论生态学和生态建模

1. 时空动态的建模

生态系统在时间和空间上都显示出其复杂性。梅(May)在1975年首次报道了简单的生态模型可以显示出复杂的动态。时空动态模型是一个动态系统的数学描述,它引入了空间的概念。时空动态的数学描述,有一些不同的方法,其中包括连续的时间和空间模型以及离散的时间和空间模型。我们能够建立不同的空间尺度,即局部尺度(动态出现在一个局部点或斑块)和全局尺度(全局或异质种群的动态)。

许多文献讨论了空间的稳定规则,焦点集中在局部种群之间如何扩散,方能提高异质种群的持续性,而不考虑局部种群的可能灭绝。根据这种普遍的框架,当空间被引入后,关于混沌的争论就得到了缓解:不考虑不稳定的混沌式动态,当耦合是局部时,即当扩散被缩小在最临近的斑块时,全局异质种群仍是可持续的。

然而,在较高尺度上,混沌与异质种群的灭绝是对立的,混沌可能提高持续性。从空间上导入稳定性,需要斑块中的异步动态去补偿替代动物的锐减。这种异步性的来源之一是斑块中的异质性。但即使所有的斑块是同一的,也可能通过不同的初始条件导致异步性。由于确定性混沌的一个重要的性质是它高度地依赖于初始条件,在空间的相位上,非常靠近的轨线将随时间出现指数形分叉。虽然局部灭绝的可能性在混沌域中增加,而全局(异质种群)灭绝的可能性,由于对初始条件的依赖越高,非同步率就越快,反而减少了。当耦合被限定在临近的斑块中时,全局种群动态看起来象是处于一种具有附加噪声的稳定状态;噪声可以由于数阵规模的增大而被减弱。这种由于非同步效应导致的全局稳定,被称作“混沌式稳定”或“同一混沌”。

业已证明,在其它不同周期的振荡的耦合,能够诱导混沌式的动态。与其有关的是空间上诱导的分支。这里涉及到这样一个事实,即空间域被增大时,局部动态经历了系列的分支。所以,同一物种的两个种群可能有着不同的动态特征曲线。

另外,由于在混沌域中周期性窗口的密集叠套,混沌呈结构性的不稳定。分支参数的一个小的改变,就可能破坏非周期的运动使之变成周期性的。由于通过两个被称为时空间歇和超瞬变的过程使周期性窗口解体,时空上的混沌成为结构性的稳定。超瞬变的存在是时空系统的重要性质。为了被“吸引子”捕捉到,“瞬变”与影响长期动态的迭代的初始数目有关。当引入空间概念后,瞬变的次数大大高于非耦合状态下,故称为“超瞬变”。

空间上被延伸的系统,其复杂性的一个附加来源是多重吸引子,它们引入了新层次的不确定性。对于同一参数值,一个具有不同的初始条件的系统将定性地演变成不同的动态系统。而且,吸引子之间的边界可能是分形的,这样就不可能预测未来的动态行为。

虽然生态学中的异质性早已有报道,并且一直被解释为环境变化的结果。但近来的研究表明:种群在空间上的分布可能源于其内禀机制,即相互作用与扩散的耦合。

生态系统是一个开放的远离平衡的系统,在这种条件下,自组织能够通过对称分离的不稳定性来实现。斑块产生于自组织,并且提高了大尺度的共生性,其数目依赖于空间域的大小。如果空间减小到低于最小阈值,这时就不存在任何源于同一状态的分支现象,那么竞争者的数目会突然减少。

栖息地的破碎是生物圈的一个重要的问题,近来对破碎景观动态的研究表明,栖息地的破碎能够造成最成功的竞争者的选择性的灭绝,即灭绝出现在扰动发生以后的世代,这可以用来解释为什么不确定的少数的灭绝立刻发生在扰动后。

众所周知,高的多样性水平只能在不平衡的条

件下维持。超瞬变的存在维持了系统远离渐进行为。当瞬变在序和混沌之间(在混沌的边缘),显示出突然的跃进时,最高水平的多样性得以维持。

超瞬变和多重吸引子的提出,促进了理论上的进步。生态学家们曾一直在探讨系统的长期行为,而模型的瞬变动态比起模型的渐进动态对生态系统可能是更好的描述。另外,动态模式的差异曾被传统地解释为是运行过程中大的差异所致,由于多重吸引子的存在,这种因为对初始条件的极端敏感而形成的差异,能够出现在同一系统中。

如何探测时空混沌?一种最新报道的方法是,根据轨线从空间上定义的局部分支的平均数,即根据不同空间的点与初始相同的种群水平的比较,来测度封闭的局部状态随时间的分离比率。

2. 热动力学与结构动态模型

能够反映系统中物种的组成以及物种适应环境变化的能力的模型,通常称为结构动态模型,以此来表示该模型能够捕捉到结构的变化。结构动态模型也被称为第五代模型或下一代模型,以表明与先前模型的不同和在描述系统组分动态上的较强能力。博塞尔(Bossel)在1992年提出了发展一个系统模型的六个必需条件:(1)存在性,即系统环境一定不能有任何可能使状态变量移出其安全范围的条件。(2)有效性,即从环境获得的烟(Exergy)应当超过其所花费的时间。烟在生态模型中常被广泛地用作目标函数。它被定义为远离热动力平衡,并与状态变量有关,而状态变量通常是容易确定或测定的。(3)可变性,即系统对输入的反应,应具有一定的可变性。(4)可靠性,即系统必须能够利用适当而各异的手段,应付对其安全的威胁。这些手段在于系统内部的改变或在于势函数(外部环境)的特殊改变。(5)适应性,即如果系统不能摆脱环境对它的威胁的影响,其继续存在的可能性就在于它能否通过改变自身,来应付环境的影响。(6)其它系统的影响,即一个系统必须响应其它系统的行为。这些其它系统对于一个特定的系统可能是重要的。新一代模型的思想是不断地发现一组更适合生态系统普遍条件的新参数。“适应性”可以被定义为物种生存和生长的能力,它可以通过对烟的利用来测度。

3. 混沌学对生态系统的研究价值

(1)混沌学在生态学领域的研究现状 梅(1975)在对昆虫生态学模型研究过程中,发现了在简单的逻辑斯蒂(Logistic)方程背后,隐藏着令人振奋的非线性动态系统行为,即混沌。随后,许多生态学家在对非线性的连续世代的微分方程及差分方程的研究中,都发现了这一现象,如艾伦(Allen)(1990)对捕食者与猎物方程的研究。对自然种群中是否有混沌的研究,也有了新的进展,图尔钦(Turchin)(1990)在对13种森林害虫的时间序列研

究过程中发现了有一种具有混沌的行为;奥尔森(Olsen)(1990)成功地利用混沌动力学原理预测了儿童流行病的发生。近年来,对产生混沌的条件及混沌在生态系统中的表现行为也作了深入的探索,如艾伦(1991)认为系统的时滞、非线性、外部环境压力、多维等是产生混沌的条件,谢弗(Schaffer)(1989)在对混沌深入研究后,对协同进化中的群落稳定性及种群灭绝原因进行了新的审视。

(2)混沌学对生态系统研究的意义 生态学的最终目的是阐明自然种群和生态系统的变化规律。但自从普里戈津证实生态系统是一个服从耗散结构理论的非线性动态系统之后,许多经典的生态学模型的局限性被暴露出来。即总是假定系统是稳定的,力图通过线性化来消除系统的非线性特征,从而经常会产生失真甚至完全相反的结论。为寻找能够真实描述系统演化形态和处理不确定性因素的基本方程,广泛开展了随机过程的研究。在混沌学的启示下,诸如逻辑斯蒂方程一类的简单非线性方程被引入了动态的生态系统研究。结果表明,对系统演化的静态分析(均衡)必然要丧失大量宝贵的信息,只有在动态中才能观察到系统演化的实质;生态系统的波动是内在的而非源于随机震荡;初始条件的微小变动对系统未来演化结果产生巨大影响,即对初始条件的敏感依赖性;混沌外表下隐藏着良好的有序结构。这些结果也说明,混沌学的引入将使生态学的建模更加符合于真实的系统动态,这也是对生态学理论的重要补充和丰富。

此外,混沌学的引入还使对系统的长期预测提出了新的观点。由于初始条件的微小改变,将会导致误差以指数增长的形式增大,长期预测显然是不可能的。但混沌随机假象下的有序结构,使得短期行为的预测成为可能。对奇异吸引子的处理(如神经网络方法)、时间序列分析、计算图像处理等手段,在生态系统内部的动态机制(如昆虫与天敌的关系、群落的稳定性、种群灭绝)的原因分析及其调控等方面均具有重要作用。

由于混沌学诞生时间很短,其本身的理论仍有待于进一步发展,诸如混沌动力学、混沌控制学、计算图像学等学科还不成熟。因此,生态学家除了要加强生态系统的非线性动力学本质进行深入研究外,还要及时吸收混沌学研究的新成果、新方法,从而使混沌学为人类揭示生态系统的本质作出重要贡献。

二、协同进化——昆虫与植物的关系

昆虫与植物的协同进化突出地表现为昆虫的寄主选择行为与植物的抗虫防御体系。

1. 昆虫的寄主选择行为

(1) 寄主选择的理论发展 布鲁斯(Brues)(1920)首次提出的寄主选择的植物本能理论(botanical instinct theory)强调,昆虫选择的寄主植物应能满足其特定营养和生态需要。弗伦克尔(1959)则用表征刺激理论(token stimuli theory)断言,昆虫对寄主植物的选择是由糖苷、酚化合物、丹宁、生物碱、类萜和皂苷等类的植物次生物质或植物化合物所决定的。他还指出,为克服植物次生物质的不利影响,昆虫由多食性向单食性进化,从而开始利用这些化合物作为找到寄主植物线索。肯尼迪(Kennedy)(1965)的二元识别理论(dual discrimination theory)认为昆虫对寄主选择的根据是其对营养和非营养植物化合物的反应,这是基于许多昆虫能够受诸如氨基酸、碳水化合物和维生素等营养化合物的刺激而取食的事实所提出的。随后惠特克(Whittaker)(1970)引入交互作用物质(allelochemical)一词取代“植物次生物质”。他将交互作用物质性质定义为“一个物种个体所产生的、影响另一种个体生长、发育、行为或群体生物学的非营养化合物”。交互作用物质能够起“利己素”(allelo-mones)和“利它素”(kairomones)功能。正是这些物质在昆虫与植物的关系中起着重要作用。

(2) 昆虫的寄主选择行为 昆虫通过嗅觉、视觉、触觉和味觉等感受器能够感知和综合外部刺激,阿马德(Ahmad)(1983)在他的专著《植食性昆虫的搜索行为与机制》一书中作了详细论述。近年来,电生理技术、嗅觉编码技术、交互作用物质的提取和分析等方法被广泛地应用于昆虫选择寄主的行为机制研究。如鲍威尔(Powell)和张(Zhang)利用Y型嗅觉计证实了蚜茧蜂对寄主植物气味产生趋性反应;风洞试验表明损伤的植物叶片对侧沟茧蜂的引诱作用远比未损伤的叶片强烈。另外,对昆虫适应寄主及周围环境变化的研究也有了一些新的进展,主要表现在下述两个方面:

一是昆虫的经历和学习行为。希恩(Sheehan)和谢尔顿(Shelton)(1989)研究表明,成虫前期的一些经历能够严重影响成虫的行为,如以马铃薯植株上的蚜虫为寄主的菜蚜茧蜂对马铃薯的气味反应十分强烈。而成虫期的经历行为对其后来的行为更有直接的影响,表现为帕帕吉(Papaj)和普罗科普(Prokopy)定义的学习现象。如索普(Thorpe)曾观察到自然发生的寄生蜂对雪松油气味呈现忌避反应,但是随着放置时间延长,则逐渐适应。这是一种非条件学习行为,即昆虫在长时间或重复接受某一刺激后,在行为上表现为对该刺激逐渐适应,反应降低,或对该刺激变得敏感,反应强烈。哈塞尔(Hassell)(1985)将条件化学习定义为生物对一种刺激的反应形式是以前对其它刺激的反应形式为条件的。如廷贝亨(Tinbergen)在研究时发现,雌蜂

能够很快记住巢穴周围的地形特征,并以此作为寻找寄主的标志。目前,有关昆虫学习行为的专著在国外已经出版。

二是昆虫种的变异与生物型。在昆虫进化过程中,种下类群的分化是适应寄主及环境变化的重要手段。目前研究较多的是昆虫为了打破抗性植物品种而产生的生物型,在已发现的14种具有生物型的昆虫中,九种是蚜虫,稻褐飞虱生物型有四种。克拉里奇(Claridge)和登·霍兰德(Den Hollander)认为褐飞虱的三种东南亚生物型中,每种均能转变为另外两种中的一种,这决定于所取食的稻种。

2. 植物的抗虫防御体系

(1)忌避性(antixenosis),即植物作为寄主的条件很差,害虫选择别的替代寄主。植物形态(毛被、体表蜡质、组织厚度)及化学物质(驱避剂、阻食剂)是产生忌避性的根据。如苜蓿品种叶片上密生的直立毛被可阻碍蚕豆微叶蝉取食;生物碱、类黄酮、萜内酯和酚类化合物是阻碍昆虫取食的重要物质,如二羟酚与麦长管蚜的阻食抗性有紧密联系。

(2)抗生性(antibiosis),即一种抗性植物对某种以其为寄主的昆虫生物可产生负面影响。植物的化学与形态均可引起抗生作用,如生物碱、酮和有机酸等交互作用物质对昆虫是有毒的,有的还是昆虫生长抑制剂,异黄酮使大豆尺蠖体重下降就是一例。植物的过敏生长反应及植物本身的一些结构因素也是产生抗生性的原因。

(3)耐害性(tolerance),即植物具有忍耐或补偿受害的能力。耐害性的产生,决定于植物本身的遗传能力,如超越害虫为害的生长,组织受害毁坏或去除后植株的补偿再生等,它是植物本身的性状,而不是植物—昆虫互作体的组成部分,但耐害性常与抗生性和忌避性联在一起。

(4)协同抗虫性(associational resistance),即当一种通常感虫的植物,在与另一种抗虫植物套种时,出现由于抗虫植物的存在而保护感虫植物免遭害虫侵袭的情形。如墨西哥南瓜上的甜瓜绢野螟,其种群密度在套种(南瓜—玉米—豇豆)的情况下比南瓜单种时低得多。

此外,昆虫于植物的协同进化还经常与天敌及周围环境密切相关。如迪克(Dicke)发现受棉叶螨为害的金甲豆植株能释放新的挥发性物质,这种诱导现象在棉花和玉米等植物中也得到证实。进一步研究表明,这些挥发性次生物质大多数对害虫具有毒害作用,但却能够引诱天敌寻找寄主。

总之,植物的防御是与昆虫的行为协同进化的,在昆虫一方,被认为由多食性向寡食性过渡;在植物一方,昆虫显然是一种始终影响植物进化过程且不断变化的动力。植物作为对植食性昆虫的反应而发生的物理和化学变化与昆虫为适应新寄主植

物而经历的行为和代谢方面的变化,都突出表现了各自的遗传可塑性。

三、分子生态学的发展

分子生态学是在分子水平上对生态学问题的研究。生物圈中不同层次的生物学、生态学过程是密切联系的,生态学在向宏观、综合方向发展的同时,也在向微观的层次深入,这也是本世纪中期以来分子生物学迅猛发展的必然结果。1992年《分子生态学》杂志的问世,标志着分子生态学已进入迅猛发展时期。当前分子生态学的研究热点是用分子生物学方法,研究生态行为问题。例如,里科(C. Rico)等用DNA指纹谱方法研究三棘鱼的雄性繁殖策略。他们随机抽取17个三棘鱼的巢,分析每一巢的守卫的雄鱼及从中随机抽取的10个卵孵化出的鱼苗的DNA指纹谱,发现这170个鱼苗中只有147个是守卫雄鱼的真正后代,其它的则是其父亲从其他巢“偷”来的,或者是被其它雄鱼所受精。用这种方法,十分精确地揭露了从前用观察方法很难得到的结果。在当前分子生态学研究, DNA指纹谱是应用最为广泛的方法。休伊特(G. M. Hewitt)用该方法证实欧洲大陆的沙漠飞蝗种群来自两个不同起源地,即非洲和中东地区,并指出它们的迁移路线和交汇中心,这是用传统方法如标志放飞很难得到的结果。诺布尔(S. M. Noble)等用这种方法分析一种盐生植物的rDNA,发现特定基因变异的频率与环境如潮水淹没的梯度明显相关。而这种变化在形态上没有明显表现。他们还通过分析

38株亲代植物及其2112株子代植物的rDNA,证实这种植物的近亲繁殖行为。雷蒙德(M. Raymond)等用这种方法研究不同地区(非洲、亚洲、北美洲)蚊子抗有机磷杀虫剂的基因,发现抗性的产生主要是由于携带抗性基因的个体在使用杀虫剂后迁移造成的,而不象通常认为的那样是突变的结果。

包括基因工程在内的生物技术是目前最为活跃的科学领域。科学家已经成功地生产了转基因的世界大部分的作物,如玉米、水稻、土豆、棉花以及水果、蔬菜、油料作物等,许多转基因植物已进入田间试验阶段。转基因作物(GMO)通过基因工程获得了原本没有的性状(如抗病虫害性更强、更专一,对营养元素的吸收、氮的固定等生理性状更加优化)因此它能更好地为人类服务。但转基因作物也给生态环境带来以下的风险:可能变为杂草,且具有侵害性;可能成为导管,通过它新的基因转移到野生植物上,从而成为新的杂草;可能含有特殊的病毒,从而产生新病毒,危害重要的经济作物;可能把潜在的有毒物质表现出来,从而伤害其它的生物,影响生物群落的多样性;转基因作物的商业化可能给全球作物多样性带来严重危害,因为农民很可能种植转基因作物而忽视或丧失作物的天然资源;大量释放转基因作物对生态系统的长期累积影响。因此,对转基因作物释放的生态学研究是当务之急。其目标是确定转基因作物在不同生境中持续存在和扩散的潜力;发现能与转基因作物进行杂交的植物物种的范围;调查其杂交后代的生态表现;发展对新的转基因作物进行生态风险评价的规范。

(责任编辑 肖庆山)

(上接第17页)

这些题目力求兼顾基础研究和应用研究的需要。基于这十大课题,卢布琴科等(1991)提出了组织研究全球变化、生物多样性和可持续生物圈的动议;这个建议得到了美国国会的支持。这使这三方面的研究广泛展开,从而对近期生态学发展产生了广泛影响。

五、争议、问题、挑战

本世纪,生态学有了长足的进步。从本世纪初的一个描述性学科发展到了一个有系统野外观测记录、有定量逻辑推理、有实验检验假说的多层次多方位的科学体系。现在人们对许多生态学系统和生态学过程有了比较清楚的理解,当前的生态学是一个多元化的学科。

在几十年里,生态学中争议不断,其中最著名的一个争议是种群生态学中关于密度制约性种群

调节的争议,这个争议持续了50年,也没有能争出所以然来。争议是学科发展的动力之一,关于密度制约性种群调节的争议也曾不断地推进了种群生态学的进展,只可惜尚没有就其本身取得突破性的进展。

当前生态学中无法取得一致意见的一个重要问题是:生态学能否有统一的基本理论,这种理论应适用于不同的地带和不同的时间,历史上生态学没有产生比较令人满意的定律。冠以定律名义的理论往往得不到自然界观察的支持。这种情况发生于一些生态学上最著名的“定律”,比如李比锡(Liebig)的“最小因子定律”、“高斯(Gause)的“竞争排除定律”等等,直到现在生态学理论的预测力仍然很差,生态学仍不是一门预测科学。因此,发展具有普遍意义的具有预测力的生态学理论是对当代生态学家的挑战。

(责任编辑 肖庆山)