

进化系统论视阈下生态竞争理论探析

任巧华,张静竹

(沈阳建筑大学马克思主义学院,辽宁 沈阳 110168)

摘要:阐述了生态学哲学视阈下生物竞争被作为影响群体结构交互作用的生物和非生物因素,从生态位的角度理解竞争需要构建两种基本原则,即竞争排斥原则和竞争均衡原则,指出了平衡的“稳定态”意味着历史效应、偶然因素和偶发的环境干预发挥的作用不大,提出了虽然进化系统论为生态竞争理论提供了新的视角,但这种竞争理论研究有其内在的局限,在一定程度上不符合演化的动力学视角。

关键词:生态位;竞争理论;均衡性;非均衡性

中图分类号:B028;X321 **文献标志码:**A

竞争往往发生在两个或两个以上的有机体或其他组织单位之间。同一物种之间的竞争被称为种内竞争,而不同物种的个体之间的竞争被称为种间竞争。竞争既可以直接发生,也可以间接发生。根据竞争排斥原则,尽管在自然生态系统中很少发现竞争排斥现象,但是如果生物无法适应资源竞争的环境就会遭到淘汰。此外,从生态位的指向性看,对于自然选择来说,物种之间为了争夺资源而发生的竞争也很重要。然而,从进化系统论的角度看,生态学的竞争理论指向什么?又有怎样的不足?这些问题不仅是生态哲学关注的问题,也是进化认识论研究关注的重点,然而相关领域的研究尚付阙如,所以笔者以此为基点,从进化论的角度审视“竞争”和“生态位”等概念,以期对生态哲学、系统科学哲学等领域的研究抛砖引玉,提供新的视角。

一、生态位理论简述

1. 达尔文论

达尔文提出了两大假说:①地球上的有

机体有着共同的祖先;②自然选择是地球上有机体特征的重要来源。在他看来,进化意味着有机体代际之间形态与行为的变化。从DNA序列到微观形态,再到具备社会行为的各种有机体,它们都在进化过程中得到修改。有机体生命中的发展变化并不是严格意义上的进化,进化是指“代与代之间的变化”^[1]。达尔文将进化解释成“后代渐变”(descent with modification)的方式,只是“descent”强调渐变的进化与一系列种群的遗传方式有关。Johann G6tschl 更是将进化指向两个层次:①社会进化功能的方式与方法;②无机的、有机的以及遗传进化^[2]。第二个层次将进化与物种基因构成的变化联系起来。

2. 生态位的含义

生态位,这个术语最初出现于20世纪初期,是一种与有机体功能相对应的概念。在生态学中,“小生境(niche)”这个概念被赋予了不同的含义,主要与在特定环境中生存物种的契合性有关。生态位描述了有机体或种群与资源和竞争者的对应关系。构成环境生

态位维度的变量类型和数量会随着物种的差异而有所变化。生态位的构成要素包括有机体的栖息地,有机体的活动模式,有机体从环境中获得的资源(如食物资源、领土界限等),有机体同社群中其他物种之间的互动。生态位概念同时也是生态地理学的核心概念,关注生态群落的空间模式。大多数物种生存于一个标准化的生态位,同其他相关物种有着类似的行为和适应关系^[3]。

随着生物学理论的发展,其在遵循达尔文论的同时逐渐被赋予不同的意涵。虽然生态位理论和竞争理论密切关联,但在自然社群的观察和达尔文进化论的基本原则上并不是彼此兼容的。生态位指向两个层次:①指向功能概念;②支持有机体生命活动的必需条件。奥利(Thomas R. Alley)将生态位界定为有机体单位(如物种或个体)的二元互补(dual complement),换言之,生态位的二元互补是基于功能确定的分类单位(functionally specified taxonomic unit,简称FS-TU)^[4]。FSTU生态位是由生物和非生物因素的环境变量所界定,有机体的单位要参与到生存所必需的生命活动中。据此,生态位被视为FSTU与环境之间的多维度系统关系,可通过多维生态位空间的大小表现出来。在多维生态位空间内,有机体的单元反应发生在其存活的临界范畴^[5]。

生态位这个概念只有在确定含有类似功能关系的情形下才有效。“生态位”这一概念作为分析单位不需且不应与物种严格地联系起来,而应将两种或两种以上的有机体单位与功能上的均衡性联系起来。不过,生态学家往往在指称一个或多个有机体更长期的生态位时忽视了有机体之间的细微功能差异。从这种意义上讲,均衡性成为跨有机体的单位,且能够在合适的生态位的范围中捕捉到。这种均衡性并不因多维生态位的产生而消失。

二、从系统论看竞争排斥原则和均衡原则

从系统论的角度如何评析竞争理论及其

原则问题?系统论起源于奥地利系统科学家贝塔朗菲(Ludwig von Bertalanffy)的研究,他将系统论视为一种研究系统问题的交叉学科。系统论认为,一个系统是由交互联系和交互依赖的要素构成。一个系统是由其边界定义的,是子系统的集合。系统的某要素的变化会影响到整个系统其他要素,可以预测行为的模式。系统的适应取决于系统如何同环境相协调。系统论可以应用于生物学、生态学、控制论等很多领域,其目标在于发现系统的动态、限制、条件以及阐释运用于每个系统层次的原则。因此,从系统论的角度,竞争理论被赋予了新的含义。

1. 竞争的释义

生态位强调两个以上物种之间功能的均衡性,学术界往往用“生态位”这个概念理解“竞争(competition)”。现有的生态位理论中的一个普遍问题是将生态位等同于竞争,如奥德姆(Odum, E. P.)认为,竞争从一定程度上讲能够归因于生态位的重叠。事实上,如果潜在竞争者分布于不同的地理域,那么生态位重叠并不一定会导致竞争。物种之间的竞争长期以来被认为包含了两大类:一类是利用式竞争,另一类则是干扰式竞争。利用式竞争强调了有机体为了获取稀缺的资源而进行间接的斗争。干扰式竞争则强调了有机体为了获取稀缺的资源而进行直接的斗争。

从传统意义上讲,竞争是两种以上有机体之间与资源相关的交互作用模式。对于一种有限资源的追求成为竞争的必需条件,但并非充分条件。在某些环境中某些有机体能够通过种类间的竞争行为增加他们的适应性。思考特纳(Schoener T. W)注意到,爬行动物通过干扰竞争获得了潜在的优势^[6]。从生态位概念来理解竞争,生态位的某些相似性或重叠性成为竞争的前提,生态位的变化显示出竞争的可能。生态学家广泛接受了两大假设:竞争排斥原则与竞争均衡原则,但是这些假设必须在特定的语境下才成立。

2. 竞争排斥原则

当代生态学的首个重要原则是“竞争排

斥原则(principle of competitive exclusion)”。这个原则表明,如果两个物种之间针对同样有限的资源而具有竞争关系,那么它们就无法共存。即,物种之间需要彼此排斥。而这个基本原则主要基于生态论的基本数学模型,即“洛特卡-沃尔特拉的竞争等式(Lotka-Volterra competition equations)”,是两个物种为了争夺同一食物来源在同一区域彼此排斥。这个理论得到了许多实验研究的支持,如福芒迪(Fernández-Rincón)等人在2017年发表的《竞争理论中单一扰动结果(A singular perturbation result in competition theory)》中就支持了这个理论^[7]。实际上,同一生态位中,不同物种之间的竞争从某种程度上支持了竞争排斥原则。环境条件与基因构成的恒定性使竞争模式与竞争排斥原则相呼应。环境因素(如气温)变动会使竞争优势发生逆转,使有竞争的物种无限度地滋生并存。由于竞争关系,种群数量的减少总是要耗费一定的时间。如果数量减少的速率足够慢,那么基因的变化在整个族群蔓延过程中会减少或逆转竞争过程。物种并不是静态的实体,不会与环境保持静态的关系,而是在环境的物理因素及与其他物种互动影响下改变基因的构成^[8]。

竞争排斥原则确证了当相似的物种在相同的资源下共存的时候,它们总是在食用的食物上存在差异。资源利用的这些差异往往反映为资源获取形态的差异,即使在单个物种内部,当竞争者存在的时候,形态和行为的变异也很小。竞争排斥原则在解释生物多样化的意义上是明显受限的。高度的多样化取决于物种的共存。如果竞争的物种无法共存,那么物种多样化的解释必须要规避竞争。生态学家为了证实竞争排斥原则往往无视这个重要的事实,即许多有关竞争的实验室研究提供了更好的共存证据,而不是竞争排斥^[9]。由于存在竞争关系,不利条件产生之时,有机体行为的变化可能会改变种群之间的竞争关系。有机体共存的程度取决于共有资源的多少,一种有机体数量的波动会对同

一社群中其他有机体产生深远影响。有时候,物种之间的共存也能发生在某些较小的环境变化情况下或产生异质化效果。实际上,一般来说,两种同域的且有竞争性的物种不会抑制自身种群数量的增长。同样,寿命仅为几天或几周的浮游生物和众多昆虫,也不会出现竞争排斥现象。某些物种的生态位还包括其他物种的生态位,这些物种显然更欢迎优化生态位的空间以使之更好适应环境变化的生态位。

3. 生态竞争均衡原则

生态竞争均衡原则(ecological competitive equilibrium principle)并不意味着自然选择是永恒不变的。生态竞争均衡原则指向作为主导的生态平衡理论,即两个竞争物种的种群大小仍然相对均衡,而这源于物种的竞争能力的确定性平衡。对于竞争均衡来说,反作用力是每个物种所拥有的消极效应。如果一个物种的竞争力要比其他物种更大,那么这些物种就会彼此排斥并且物种的数量就会减少^[10]。

竞争均衡性往往发生在有机体和种群互动的时间和空间尺度上。随着有机体的增长速度和大小不同,这些尺度就会发生很大的变化。20世纪70年代生态学理论主要基于该假设,即竞争均衡是自然群体的共同状态。竞争均衡性理论可用来解释生态学现象。均衡分析被应用于越来越复杂的表征生态系统的系统分析上。发生强力交互作用的物种系统相对来说是不稳定的。此外,大且复杂的生态系统要比小而简单的系统更稳定。由于人类活动的介入,可能会打破早先的自然环境的竞争均衡原则,物种数量随之呈现出较大的波动。各种周期性的气候循环,潮汐变化,地质性的变化(如火山爆发),气候性的变化(如晚霜),有机体的病变(如病毒或细菌的侵袭),物种迁徙、入侵和生物群与人口基因库的改变以及许多有机体生命活动的变化,均会影响自然社群的竞争均衡状态。

从生物进化与竞争的关系看,生物的进化会形成一种积极的反馈机制。随着生物生

存环境的变化,生物本身也会随之得到进化。生物进化调节与环境变化应相适应。其他生物系统压力会影响环境对生物施加的选择压力,而物种灭绝往往由于与其他竞争物种之间的共生失衡。对此,拉克(Lack D)的评价是,物种并不能规避竞争,而且种间和种内的竞争显然影响广泛,并成为自然社群的组织 and 族群密度的决定性因素。

总之,许多生态学家往往从竞争的角度解释生态位的问题。这些问题在很大程度上关注的是竞争理论中被广泛接受的两个基本假设:竞争排斥的原则(主张在每个生态位或每个有限的资源中不只有一个物种)和竞争均衡原则。进化使生态位空间发生了变化,这样多个物种共生于相同的生态位空间,形成了生态位重叠。如此一来,这个重叠区域为多个物种提供了可相对优化的条件。生物平衡与趋同的进化恰恰指向了这个事实,即在类似的条件下,物种进化与选择压力和适应力之间是相符的,这种现象被称之为“生态等值”。这意味着,相同地理位置中不同物种会显现出特征的趋同化、生态位维度的趋同化。

三、进化竞争理论的系统论审视

生态竞争排斥原则适用于达尔文自然选择论。特别是先验原则和实验真理之间的碰撞反映了生态竞争排斥原则的状态。有关竞争均衡的假设以及竞争排斥原则有助于简化竞争与物种多样化模式,这种原则适用于某些简单和同质化环境,但与进化动力学的视角并非完全兼容。

1. 增加均衡性趋势的观点并不符合演化的动力学思想

环境对生物施加的选择压力受到其他生命系统压力的影响。随着生物环境发生了变化,生物本身也要随之发生变化。据此,有个体演化会产生一种积极的反馈,从而加速变化进程。如果说物种的灭绝往往归因于其他有竞争力物种的共存,那么适应性扩张一般会归因于来自种间竞争的选择压力,只是物

种并不能一直试图避免竞争,由竞争排斥所产生的均衡性,使得物种之间的竞争不再发生。种间和种内的竞争显然能够影响到广泛的生物,并决定了生物群体组织和密度。

2. 忽视了环境系统中的种内竞争平衡

在某些环境中某些有机体能够通过种间的竞争行为增加适应性,如爬行动物通过干扰竞争获得潜在优势,但种间竞争并不是导向规避竞争的充分条件。自然选择应该由种内竞争生态学分歧与生态固性之间的压力构成。源于种间竞争的选择压力往往不足以导致竞争排斥,这是因为生态位的宽度及重叠往往指向选择压力之间的平衡,而这些选择压力是由种内和种间竞争造成的。由种间和种内的竞争所构成的相对压力可能会在一段时间随着竞争关系的变化而变化,这一过程限定了竞争平衡的实现程度。在任何情形下,竞争绝不是演化选择的唯一的决定因素,不能将生态位或族群平衡视为竞争的结果。

3. 审视生态系统竞争均衡理论的失效

在许多自然群落中,共存的许多物种之间有着明显的不兼容性。许多生态群落中多种多样的物种共存是因为环境变异和其他因素阻止了竞争的均衡性,亦即共存是一种非均衡性,而非一种均衡现象。生态位的宽度及重叠往往指向选择压力之间的平衡,而这些选择压力是由种内和种间竞争造成的。由种间和种内的竞争所构成的相对压力可能会在一段时间内随着竞争关系的变化而变化。这一过程限定了竞争平衡的实现程度。如果生态位重叠区域的相关资源并不稀缺,那么种内或种外竞争就不会发生;反之,竞争一触即发。此外,气候因素、敌害、资源短缺、疾病等至少从理论上会降低生物繁殖力、寿命以及健康状况,更会限制族群的数量,从而有利于竞争者。据此,处于竞争劣势的物种可能会为处于竞争优势的物种分享或让位生态位。

四、结 语

在进化生物学领域,竞争一般分为干扰式竞争和利用式竞争。个体、种群和物种之

间存在着竞争关系。在同一物种中的竞争又存在种内竞争和种外竞争。种内竞争和种间竞争之间的平衡在很大程度上决定了生态位的边界。在进化的背景下对有机体性状组合的选择上,竞争涉及对后代的质和量的平衡。进化系统论作为进化认识论的重要领域强调了在系统的再生和突变过程中的优胜劣汰现象。其主要特征体现在转移平衡和协同演化的相互作用的动态机制。这种研究进路为生物竞争理论的讨论提供了新的线索和视角,为进化认识论的研究提供了重要的理据,但在研究过程中应审视简单的实验室操作或简单的数学模型的局限,同时,还应思考进化竞争理论原则和演化动力学思想的非兼容性。据此,系统科学、生物学、生态哲学、地理学等领域的跨学科合作就显得尤为重要。

参考文献:

[1] RIDLEY M. Evolution [M]. 3rd ed. Malden, Mass:Blackwell Publishing,2004:4.

[2] GÖTSCHL J. Evolution and progress in democracies:towards new foundations of a knowledge society[M]. Dordrecht:Kluwer Academic Publishers,2001:8.

[3] POCHEVILLE A. The ecological niche:history

and recent controversies [C]//THOMAS H, PHILIPPE H, GUILLAUME L, et al. Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences. Dordrecht:Springer,2015.

[4] ALLEY T R. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche [J]. Acta biotheoretica,1982,31(3):165-179.

[5] WANGERSKY P J. Evolution and the niche concept[J]. Transactions of the connecticut academy of arts and sciences,1972,44:369-376.

[6] SCHOENER T W. Resource partitioning in ecological communities [J]. Science, 1974, 185: 27-39.

[7] FERNÁNDEZ-RINCÓN S, LÓPEZ-GÓMEZ J. A singular perturbation result in competition theory [J]. Journal of mathematical analysis and applications,2017,445(1):280-296.

[8] GILBERT O, REYNOLDSON T B, HOBART J. Gause's hypothesis;an examination[J]. Journal of animal ecology,1952,21(2):310-312.

[9] MILLER R S. Pattern and process in competition[J]. Advances in ecological research, 1967, 4:1-74.

[10] WIENS J A. On competition and variable environments[J]. American scientist, 1977, 65(5): 590-597.

Ecological Competition Theory Analysis from the Perspective of Evolutionary System

REN Qiaohua¹, ZHANG Jingzhu²
(School of Marxism, Shenyang Jianzhu University, Shenyang 110168, China)

Abstract:It is stated that competition is seen as a biological and abiotic factor that affects the interaction of population structure in an ecological philosophical perspective. It is analyzed that in terms of the competition from the niche point of view, it is involved in the two basic principles, namely, the principle of competitive exclusion and the principle of competitive equilibrium. It is suggested that equilibrium steady state means that historical effects, contingencies, and occasional environmental interventions have little effect. It is proposed that although the theory of evolutionary system provides the theory of ecological competition with a new perspective, these two basic theories have inherent limitations from a view of eco-niche and, to a certain extent, do not conform to the dynamics of evolution.

Key words: niche, competitive theory, equilibrium, non - equilibrium