



非传递性竞争在物种共存中的作用

吴家昊^{1,2,3}, 张强^{3*}

1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650;

2. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049;

3. 广东省科学院动物研究所, 广东省动物保护与资源利用重点实验室, 广东省野生动物保护与利用公共实验室, 广州 510260

* 联系人, E-mail: zhangqiang06@giz.gd.cn

2022-01-18 收稿, 2022-04-12 修回, 2022-04-13 接受, 2022-04-14 网络版发表

国家自然科学基金(31670445)、广东省省级科技计划(2018B030324001, 2019A1515011003, 2019B121202006, 2022A1515012046)和广东省科学院发展专项资金(2020GDASYL-20200103095, 2020GDASYL-20200103098)资助

摘要 种间相互作用是维持生物多样性的重要驱动因子. 但长久以来以传统竞争排斥假说为代表的两两直接作用无法解释众多近缘种的互利共生现象, 原因是忽略了间接互惠的重要性, 且这种间接作用面临在个体水平如何量化的难题. 非传递性竞争是一种密度介导的间接作用, 表现在同一营养级的3个物种及以上形成类似于“剪刀-石头-布”的相互制衡与共存的竞争模式. 非传递性竞争普遍存在于自然中, 是促进物种共存的重要因子, 影响着物种分布格局、群落结构特征和生态系统功能. 本文总结了近20年来非传递性竞争理论的研究进展, 包括5种作用类型(资源利用型、生活史型、行为权衡型、竞争权衡型和化感作用型)、3种模型测定方法(竞争矩阵、转移矩阵和入侵增长率), 并阐释了其动态平衡、奇数稳定和嵌套性的发生特征. 同时分析了物种竞争等级、功能性状和环境因素差异对非传递性竞争的影响. 最后, 本文提出未来非传递性竞争的研究应集中在野外长期控制实验、与生物间高阶相互作用和复杂网络理论的耦合, 以及对生态系统功能的作用等方面, 以此推动物种间接互作理论与多物种共存策略的研究.

关键词 非传递性竞争, 间接相互作用, 物种共存, 竞争矩阵, 功能性状

群落内多物种共存受种间相互作用和环境因子的交互影响, 共同决定了物种分布、群落结构特征, 以及生态系统的服务功能^[1-4]. 自20世纪30年代以来, 以竞争、互利、捕食和寄生等为代表的种间直接作用极大推动了物种共存理论的发展^[5-7]. 但上述种间两两直接作用只是解释群落构建机制的一个简化方法, 受还原论思维的影响, 导致物种之间的间接相互作用常被忽略^[8]. 与直接作用相比, 间接作用更为复杂、隐蔽, 容易受物种特异性、时空异质性以及资源环境状况等因素的影响^[9]. 近年来, 以种间直接作用解释多物种共存和生物多样性维持机制的经典生态学理论受到诸多质

疑与挑战, 如MacArthur^[10]的消费者-资源模型和Hutchinson^[11]的共存物种呈现1.3倍体型比例, 前者难以在实验中验证, 后者则在统计学并不显著^[12], 许多种间直接作用的研究结论只适用于具体的群落类型而没有形成具有普适性的理论框架, 亟须建立直接和间接效应于一体的网络互作模型^[13,14].

间接相互作用是指主物种通过中间介导物种对第3个目标物种产生影响^[15], 主物种与目标物种之间的能量和物质主要通过中间物种进行传递^[16]. 达尔文等人在19世纪就已经认识到间接相互作用的重要性, 他在《物种起源》(*The Origin of Species*)中详细阐述了家

引用格式: 吴家昊, 张强. 非传递性竞争在物种共存中的作用. 科学通报, 2022, 67: 2749–2761

Wu J H, Zhang Q. The role of intransitive competition in species coexistence (in Chinese). Chin Sci Bull, 2022, 67: 2749–2761, doi: 10.1360/TB-2022-0091

猫捕获野鼠的行为有利于土蜂生存,进而帮助了红车轴草(*Trifolium pratense*)传粉的现象.研究发现,间接相互作用可以通过密度介导或者性状介导^[17,18].密度介导的间接相互作用又称为链式相互作用,其机制为A物种通过改变B物种的密度而对C物种产生影响(图1(a)),其本质依旧是两两直接相互作用的延伸,种间影响关系链随着参与物种增加可以不断延长.链式相互作用多集中在跨营养级物种间,这种营养垂直链传递效应被称为传递性竞争(transitive competition),如经典的种间竞争(两个物种竞争同一资源)、表观竞争(两个物种具有同一捕食者)和营养级联理论(食物链)^[19].传递性竞争意味着A物种战胜B物种,而B物种又战胜C物种,那么物种竞争力就有了明确的线性排序,也就是A物种将战胜所有物种.

事实上在自然界中物种的竞争能力并非严格线性排序,如果每个物种的竞争优势随着资源或生长阶段发生变化,就会形成促进物种共存的非传递性竞争(intransitive competition)^[20].非传递性竞争与其他间接相互作用最大的区别在于以3个或以上的同营养级内物种之间相互制衡,其研究结果打破了人们对生物间竞争排斥的固有认知,即竞争力弱的物种未必会被竞争力强的物种灭绝,同一营养级内物种间的间接相互作用也可以促进共存^[21,22].以三物种为例:来自竞争非传递性环状网络结构的3个物种,类似于“剪刀-石头-布”的相互制衡,物种竞争优势大小关系为 $A > B > C > A$.当物种A的数量上升至威胁到物种B的生存,那么物种B对C的抑制会减弱,最后物种C会从中受益反过来抑制物种A,使得物种A不会无限制增加^[23].因为物种A的竞争力大于物种B,如果只考虑两个物种的直接相互作用,那么只能得出“A与B不能共存”的结论,但只要存在

物种C抑制A,物种A与B就能共存(图1(b)).

以非传递性竞争为代表的间接相互作用不但是自然生态系统复杂性-稳定性的重要驱动因子,还是影响物种分布格局、群落结构以及生态系统功能的重要因素^[21].当代物种共存理论指出,种间生态位分化促进共存,生态位越相似,越容易发生竞争排斥^[24].但这个理论无法解释为什么某些区域存在生态位相似的大量近缘种,也无法解释热带雨林地区为何拥有超越可用生态位极限的物种多样性,非传递性竞争理论的研究成为解决这一问题的答案之一^[19].首先,通过博弈论和竞争模型可以得知即使生态位差异很小,非传递性竞争也可能促进共存^[21,25].其次,如果环境中有3个物种,其中一对竞争等级差异大,但另一对竞争等级差异小,那么非传递性竞争促进共存的效果就不明显,但如果3个物种竞争等级相似,那么非传递性竞争会明显地促进共存^[19].也就是说,在一个拥有大量近缘物种的地区,这些物种由于非传递性竞争抵消了强烈的竞争排斥负作用.此外,有研究显示,传递性竞争严重降低了每个斑块的平均物种丰富度;相反,即便是只存在少量的非传递性竞争也能显著地增加物种丰富度^[26].这说明非传递性竞争无论强弱都可以缓和物种竞争的负面影响,允许弱竞争者与强竞争者共存.

综上,把间接相互作用纳入种间互作类型的考虑范畴有助于解释复杂的生态学现象^[23],完善群落生态学的多物种共存理论框架,也有助于预测生物多样性对生物和环境胁迫的响应^[17].近年来,多个野外研究案例证明非传递性竞争能够抵消强烈的竞争排斥,使得生态位相近的近缘物种共存,并且这种两两不能共存但3种生物以上可以共存的模式普遍存在于自然界中^[21].随着新的度量方法与矩阵模型出现,人们逐渐认识到非传递性竞争带有动态平衡、奇数稳定和嵌套的性质,这些特征对维持物种共存有重要作用^[19].相对于生态位分化差异,非传递性竞争在促进共存方面占有多大比重,其稳定性、抵抗力如何响应环境胁迫压力的变化?为回答此类问题,本文系统阐释了非传递性竞争的概念、定义和类型,探讨非传递性竞争的发生特征、测定方法,以及影响非传递性竞争的主要因素,最后提出未来非传递性竞争的重点研究方向.

1 非传递性竞争的类型

非传递性竞争理论最早由May和Leonard^[20]提出(图2(a)).此后,在珊瑚礁无脊椎动物群^[27]、潮间带生

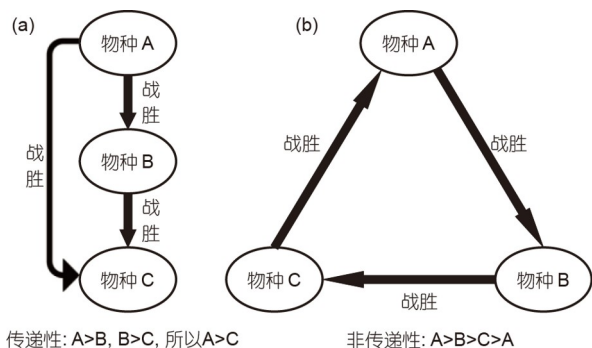


图1 传递性竞争(a)与非传递性竞争(b)
Figure 1 Transitive competition (a) and intransitive competition (b)

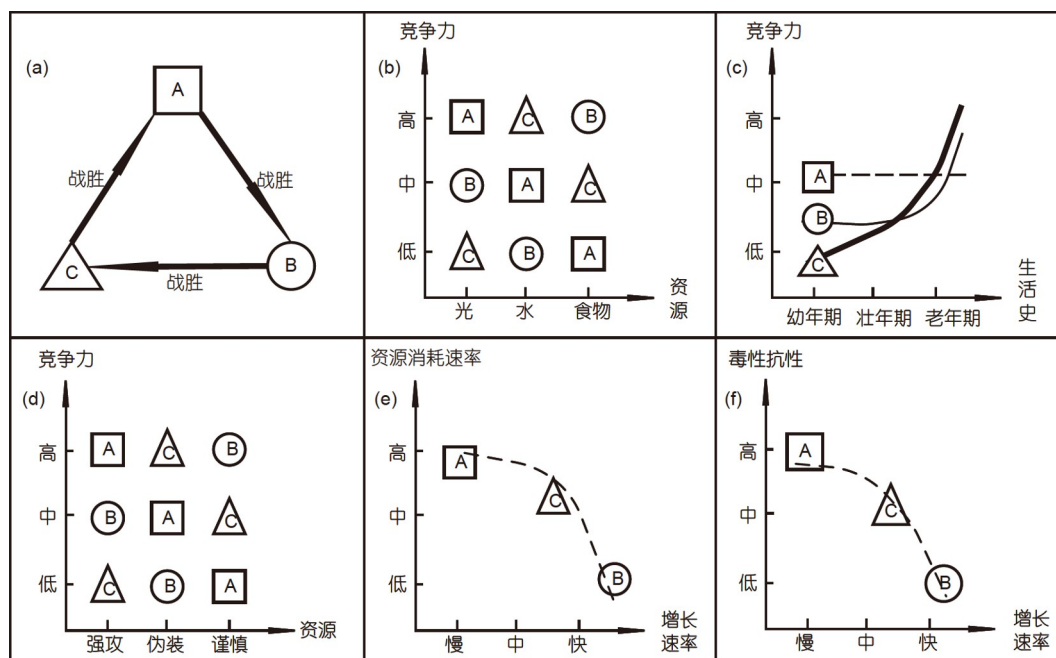


图2 非传递性竞争的5种类型^[21]. (a) 非传递性竞争环; (b) 资源利用型; (c) 生活史型; (d) 行为权衡型; (e) 竞争权衡型; (f) 化感作用型
Figure 2 Intransitive competition across life stage^[21]. (a) Intransitive loop; (b) resource utilization; (c) life stage; (d) behavioral trade-offs; (e) competition trade-offs; (f) allelopathy

物^[28]、浮游生物^[29]、蜥蜴^[30]、细菌^[31]、维管植物^[32,33]中都发现了非传递性竞争的例子. 近10年来, 生态学家开始探究非传递性竞争的作用机制, 并归纳为资源利用型、生活史型、行为权衡型、竞争权衡型和化感作用型.

1.1 资源利用型

生态系统拥有光、热、水、食物和栖息地等各式资源, 一种生物不会对所有的资源都占据绝对优势. 当多个物种对不同资源的竞争能力呈现差异, 会导致没有一个物种能完全压制其他物种(图2(b))^[34]. 如镰荚金合欢(*Vachellia drepanolobium*)与几种蚂蚁相互依存, 是生物界互利共生的典范之一^[35]. Palmer^[36]揭示了非洲东部不同蚂蚁的竞争行为, 以及其竞争力随资源变化的情况. 在镰荚金合欢成长的早期阶段, 最弱小的彭日格细长蚁(*Tetraponera penzigi*, 物种A)在树上产生的肿刺内筑巢, 随着树木生长并产生新叶, 混色举腹蚁(*Crematogaster mimosae*, 物种B1)和黑头举腹蚁(*C. nigriceps*, 物种B2)被吸引而来, 这两种蚂蚁都需要膨胀的肿刺筑巢, 也需要新叶产生的蜜腺作为食物, 它们通过驱赶彭日格细长蚁来抢夺资源. 随后, 树木根茎增厚会吸引天牛入侵, 依靠这种天牛挖掘的空间作为巢穴的第4

种蚂蚁——谢尔斯德举腹蚁(*C. sjostedti*, 物种C), 将驱赶物种B1和B2并最终占领整个区域, 而这却为最弱小的彭日格细长蚁的生存创造了机会. 因为即便谢尔斯德举腹蚁占据整个树群, 它们对无法让它们筑巢的树群小树苗不感兴趣, 再加上食性与彭日格细长蚁不同, 这种资源利用的差异使得彭日格细长蚁能够在谢尔斯德举腹蚁占领的区域中生存下来. 随着区域中不断有新树苗诞生和老树死去, 4种蚂蚁将周期性地轮替, 产生“谢尔斯德举腹蚁>混色举腹蚁和黑头举腹蚁>彭日格细长蚁>谢尔斯德举腹蚁”的竞争环, 从而在这个竞争激烈的群落中稳定共存.

1.2 生活史型

物种A在幼年期竞争力比物种B或物种C强, 但后者能在成熟后反超, 那么这个群落的物种就无法在其整个生命阶段保持绝对的竞争优势, 结果使得处于不同生命周期的不同物种间的竞争呈现非传递性(图2(c))^[37]. Buss^[28]对巴拿马热带东太平洋的两种苔虫(*Antropora tinctoria*和*Onychocella ahula*, 物种C和物种A)和一种珊瑚藻(*Neogoniolithum rugulosum*, 物种B)的竞争力分析发现, 这3种固着生物都以片状结壳的形式生长, 从最初的一个点向外扩展, 其面积会随着年龄增大,

当不同个体的生长边缘接触时,这些生物之间就会发生竞争,表现为一个群体的生长边缘增厚,使得边缘高度高于另一个群体.通过测量得知,3个物种在不同生命时期拥有不同的竞争优势,其中*A. tinctoria*苔虫在初期的边缘面积最薄,但是随着时间推移其成长速度最快并拥有了最厚的边缘面积.而另一种苔虫*O. alula*则相反,因其边缘增厚不明显而使得竞争力从最强变为最弱,三者的竞争能力从“*O. alula*>*N. rugulosum*>*A. tinctoria*”变成“*A. tinctoria*>*N. rugulosum*>*O. alula*”,从而完成了竞争逆转.

1.3 资源获取行为权衡型

除了物种间不同生理特征能导致竞争力差异外,获取资源的方式差异也能导致非传递性竞争(图2(d)).侧斑蜥蜴(*Uta stansburiana*)是动物非传递性竞争的经典例子^[30],该物种雄性具有不同的表型,其雄性生殖策略是根据不同喉咙颜色演化出3种不同的行为,并且这3种行为策略都是可遗传的.橙喉雄性(表型A)攻击性强,蓝喉雄性(表型B)攻击性弱,只能保卫小片领地.黄喉雄性是“伪装者”(表型C),不需要领地,外形和体色也与雌性蜥蜴相当.通过观测发现,橙喉蜥蜴凶猛好斗,明显压制蓝喉蜥蜴并抢夺其配偶,却又无法防备黄喉蜥蜴入侵领地“偷情”.蓝喉蜥蜴尽管攻击性比较弱,却因其谨慎的个性,能够有效地对黄喉蜥蜴进行防范.这3种不同的行为策略正好相互克制,呈现“橙喉雄性>蓝喉雄性>黄喉雄性>橙喉雄性”的竞争能力循环,使得它们可以长期在同一领域共存.

1.4 竞争权衡型

物种增长率和资源消耗速度之间的权衡可看作在竞争过程中把资源用于繁殖以提高竞争者的数量优势,或通过提升攻击手段以增强竞争者的质量优势^[38].如原产于欧洲的寄生植物小鼻花(*Rhinanthus minor*,物种A)会寄生在禾本科的洋狗尾草上(*Cynosurus cristatus*,物种C),却无法寄生在滨菊(*Leucanthemum vulgare*,物种B)这种产生了抗体的非豆科多年生双子叶植物中^[32].小鼻花不仅牺牲了部分的增长速率,还需要额外的能量去增强寄生攻击手段,因此资源消耗速度最高,属于快速消费者.洋狗尾草不需要额外能量用于攻击或者防御,虽然繁殖速度最快,但资源消耗速度却是最慢的,是慢速消费者.滨菊的繁殖速度和资源消耗速度介乎两者之间,但产生了抵抗攻击的手段(图2(e)).三者

的竞争权衡会产生利他行为^[39],表现为自我约束,使得资源消耗和物种增长率维持平衡,以此来延长整个种群生存的时间.但是一旦滨菊过度消耗资源去战胜小鼻花,之后面对洋狗尾草时就无法保持自己的优势,最终导致滨菊的种群数量下降,反而漫山遍野都是洋狗尾草这种禾本科植物,从而显示出“滨菊>小鼻花>洋狗尾草>滨菊”的竞争模式.

1.5 化感作用型

化感作用型是上述竞争权衡型的进一步细化,同样表现在以进化出攻击性手段和物种增长速率之间的博弈^[40].实验发现,大肠杆菌(*Escherichia coli*)能够分泌一种大肠杆菌毒素杀死其他的大肠杆菌,但一些大肠杆菌产生了抗体,剩余部分则没有变化^[31],这三者称为毒素菌(表型A)、抗药菌(表型B)和敏感菌(表型C)(图2(f)).毒素菌通过细胞破裂杀死敏感菌,但是制造毒素需要耗费额外资源,因此其增值速率在三者中最慢,在遇上抗药菌时就会处于劣势.抗药菌不仅免疫毒性,还能通过快增长速率抢占资源,但其为了获得免疫性不得不牺牲部分增长速率,使得它的增长速率不如最快的敏感菌.在三者竞争中,毒素菌与敏感菌相比具有竞争优势,敏感菌与抗药菌相比具有增长优势,而抗药菌与毒素菌相比也具有增长优势,最终三者形成了“毒素菌>敏感菌>抗药菌>毒素菌”的制衡态势.

2 非传递性竞争的特征

2.1 动态平衡

处于非传递性竞争中的物种种群数量并非保持在一个稳定区间,常具有波动性.理论上非传递性竞争可以在物种数 $n=3$ 的Lotka-Volterra模型中显示出种群数量的震荡性^[29].侧斑蜥蜴野外研究证实了这一结论^[30],不同喉咙颜色的蜥蜴都出现循环周期为6年的种群波动.原因在于,任何一种行为策略并不能持续占据优势,比如强攻击性行为的橙喉蜥蜴(表型A)较多时,其领地容易被“伪装者(表型C)”入侵,但当“伪装者”较多时,群体反过来可能会被攻击性行为较少的蓝喉蜥蜴(表型B)个体入侵,使得每种蜥蜴都会呈现周期性频率波动.但种群数量多并不代表竞争优势,因为无暇顾及全局而给了敌人机会,使得几年之后无法抵御其他蜥蜴的侵入,导致优势蜥蜴种群数量骤降,从而形成三者出现频率的动态循环(图3).

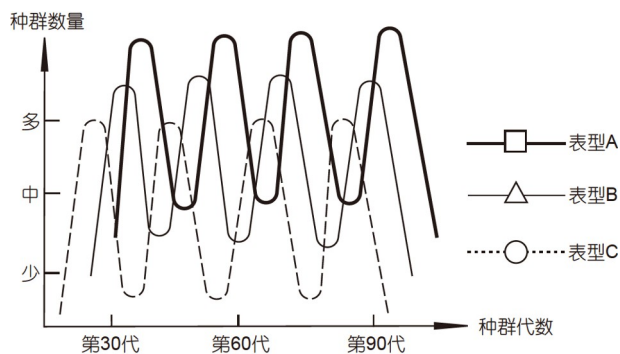


图3 非传递性竞争的种群波动^[30]
Figure 3 Population fluctuation in intransitive competition^[30]

2.2 奇数稳定

通过结合博弈论和图论算法进行比赛动力学模拟, 研究发现, 参与物种数为奇数时比偶数物种组成的竞争环更加稳定^[41, 42]. 理论上假设4个物种 ($A > B > C > D > A$) 参与非传递性竞争, 物种A数量上升后, 物种B被压制, 物种C受益, 物种D被压制, 此时物种A面对物种D的压力反而减小了, 使得A毫无节制地增长,

最终导致物种D灭绝(图4). 此时如果物种C不能竞争过物种A, 那么物种A就会形成单一物种优势, 从而进行等级竞争. 但是物种数为奇数的非传递环时却不存在这种情况, 例如3个物种 ($A > B > C > A$) 参与非传递性竞争, 物种A数量上升会使得物种A面对物种C的压力增大, 最终使群落保持稳定^[21]. 此外, 当限制性因子越多(如资源种类), 就越易产生非传递性从而抵消成对相互作用. 如果竞争的资源种类无限大时, 那么任何一个物种成为优势竞争者的概率就会相同, 这种极限情况下由 n 个物种组成的随机竞赛中观察到 k 个平衡共存物种的概率为

$$P(k/n) = \begin{cases} 0, & k \text{ 为偶数,} \\ \binom{n}{k} 2^{-n+1}, & k \text{ 为奇数.} \end{cases} \quad (1)$$

这意味着人们无法观察到偶数物种组成非传递竞争环, 一旦存在偶数物种非传递竞争环, 也会因为物种B和物种D的相互作用(图4白色箭头), 以及物种A和物种C的相互作用, 从而崩溃为ABD和ABC两个奇数物种组成的非传递性竞争环.

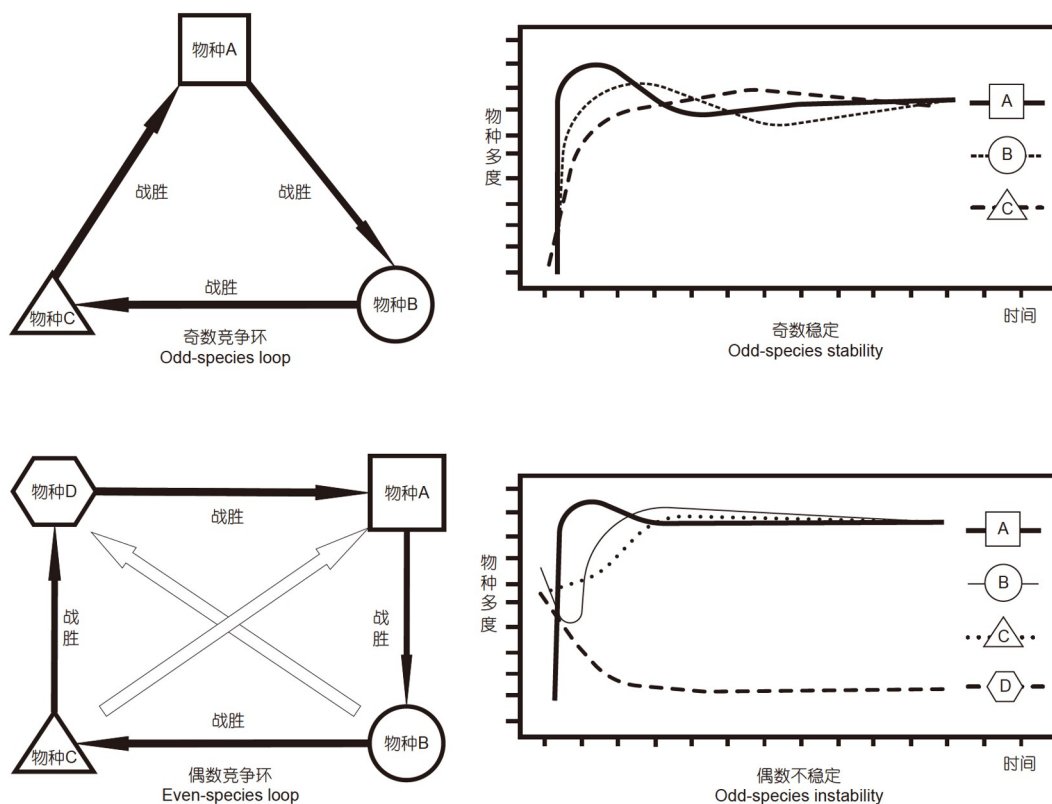


图4 非传递性竞争的奇数稳定性^[42]
Figure 4 Odd-species stability of intransitive competition^[42]

2.3 嵌套性

在一个多物种群落中可能出现多个非传递性竞争环,这些环可能相互独立,也可能相互嵌套.如图5所示,物种BDF和物种HJL各自产生了两个小的竞争环,但嵌套在一个大的竞争环之中,而这个大竞争环可能代表其余的竞争网络模式.在一项包括维管植物、苔藓、腐生真菌、土壤细菌和水生原生生物5个不同类群的非传递性研究中发现,非传递性竞争更倾向于出现在具有相似竞争等级的物种间,如优势种之间或者弱势种之间.但如果优势种和弱势种的竞争等级差异太大,呈现了强烈的竞争排斥反而无法形成非传递性竞争.这意味着非传递性竞争并非完全主导整个群落的共存,而是嵌套在传递性竞争或其他的竞争网络当中,种嵌套性使得非传递性竞争不容易被发现和测量^[22].此外,非传递性竞争的奇数稳定性质假设了不存在生态位差异,物种只依靠非传递性竞争维持共存的极端情况,意味着在第3个物种到来而形成非传递性竞争之前,其中一个物种就已经因为竞争失败而被排出在外了.这并不符合自然界的现实情况,因此非传递性竞争更有可能耦合在其他的共存模式当中,这种竞争模式应当在传统物种共存机制背景下进行探讨^[21].

3 非传递性竞争的测定

尽管当前非传递性竞争的理论概念与模型框架已较为明晰,但在现实中量化和预测其竞争强度却非常

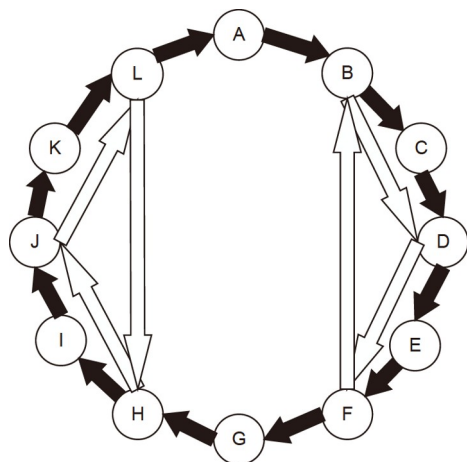


图5 非传递性竞争的嵌套性^[42]. 白色的非传递性竞争环嵌套在黑色的竞争环当中,黑色环可代表其他的共存模式或者大的非传递性竞争环

Figure 5 Nesting of intransitive competition^[42]. The white intransitive loop is nested in the black competition loop. The black loop can represent other coexistence modes or a large intransitive loop

困难^[43]. 早期的衡量方法都建立在局部小群体之间的直接观察,如侧斑蜥蜴研究通过在观察地点出现的频率进行统计分析,珊瑚藻类研究通过判断不同藻类接触边缘的厚度进行优势比较,而大肠杆菌研究也能观测到在特定情况下大肠杆菌会产生毒素以杀死相同或相近物种.这些案例中非传递性竞争表现特征明显,研究人员可以对每一对物种进行单独的竞争实验.然而上述如此明确的非传递性竞争信号在自然中并不多见,如何量化非传递性的出现频率成为了生态学的难题^[44]. 目前研究开发的测定模型主要有以下三类.

3.1 竞争矩阵

通过物种时空分布的变化归纳为物种多度矩阵,可以推断竞争过程^[45]. 在这些矩阵中,行表示物种,列代表位点,判断依据为物种在位点(或时间)的多度或出现概率.理论上物种之间竞争能力差异会导致物种在位点上出现非随机模式,位点内物种多度不同,竞争能力弱的物种出现的概率更低,甚至被完全排除.成对竞争矩阵(pairwise competition matrices)可以用来衡量物种之间是否存在非传递性竞争.

成对竞争矩阵的物种按照竞争能力排列,如果物种取得竞争胜利则显示1,如果失败则显示0. 在一个完全是传递性竞争的网络中,物种之间的竞争关系明确,竞争力可以被排名.最强的物种将战胜其他物种,而竞争力最弱的物种将一无所获,此时竞争矩阵的表现顶端一行全部为1(全部胜利),最低端一行只有一个1(只有在面对自己的时候取胜),0和1的分界线就是对角线(图6(a)). 一旦0和1的位置发生变化,就意味着发生了竞争逆转或竞争循环,也就是产生了非传递性竞争(图6(b)).

其中,源于Chesson^[24]当代物种共存理论的适合度差异矩阵能够明确地区分物种的竞争差异和生态位差异^[23],其公式为

$$f_i / f_j = \sqrt{\frac{\alpha_{ij}\alpha_{ji}}{\alpha_{ii}\alpha_{jj}}} \dots \dots \begin{cases} N_{i,t+1} = N_{i,t} e^{r_i(1-\alpha_{ii}N_{i,t}-\alpha_{ij}N_{j,t})} \\ N_{j,t+1} = N_{j,t} e^{r_j(1-\alpha_{jj}N_{j,t}-\alpha_{ji}N_{i,t})} \end{cases} \quad (2)$$

式中, $N_{i,t+1}$ 、 $N_{j,t+1}$ 、 $N_{i,t}$ 和 $N_{j,t}$ 分别是物种*i*和*j*在时间*t*+1和*t*的生物量, r_i 和 r_j 是这两个物种的固有生长率, α 是两个物种的种内和种间竞争系数. 如果 $f_i/f_j > 1$,则表示物种*j*对竞争物种*i*更加敏感,在没有生态位差异下,物种*i*将战胜物种*j*,但这种方法因为需要大量的密度梯度序

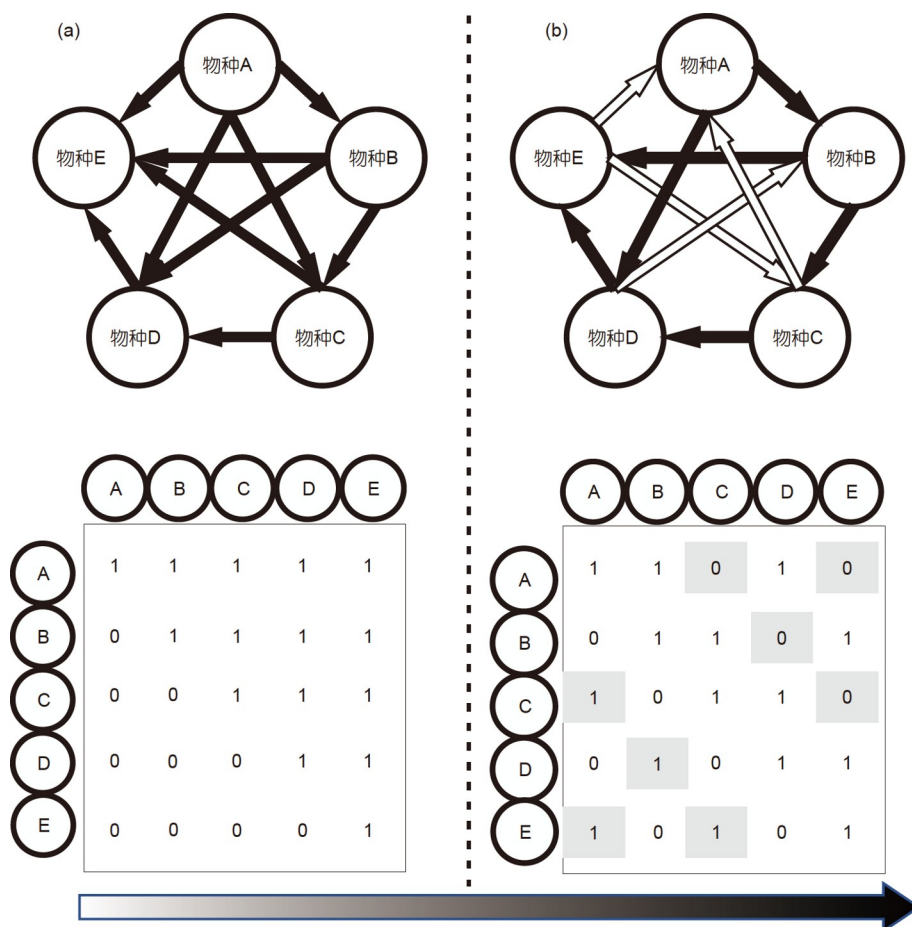


图6 从完全传递性竞争到产生非传递性竞争^[46]。黑色箭头代表竞争等级压制,白色箭头和灰色框代表产生竞争逆转
Figure 6 From transitive competition to intransitive competition^[46]. Black arrows show competition hierarchy; white arrows and grey box indicate competition reversal

列和时间序列数据而较难应用^[44]。

此外,研究人员开发了各种指标来衡量竞争逆转,如Kendall和Smith^[47]的d指标是竞争矩阵中3个物种形成竞争逆转的数量,能够直观地反映竞争网络中形成竞争循环的三物种体系的数量;Slater^[48]的i指标是竞争矩阵中最少竞争逆转次数,但与d指标一样只能应用在物种数较少的竞争网络中;Bezembinder^[49]的δ指标竞争矩阵中形成三物种非传递性的竞争关系比例,由于包含了逆转和非逆转的竞争关系,其数值比i指标更高。Laird和Schamp^[45]对这些不同指标评估后指出:基于3种物种组合的指标最适合用来评估非传递性竞争的短期共存率,如d指标和i指标;同时提出新的指标u和a分别表示“不可战胜的物种”和“总被战胜的物种”,以衡量物种能否长期共存^[50]。但这些指标只能衡量是否存在非传递性竞争,但无法量化非传递性竞争在自然群落

中的普遍性^[43]。

3.2 转移矩阵

为了量化非传递性竞争的普遍性,利用成对实验研究结果得出的竞争矩阵数据,以及从时间或空间上重复的田间样本得出的物种多度矩阵数据,可以建立斑块转移矩阵(patch transition matrices)^[26]。这种矩阵应用于马尔可夫链模型用来估算从一个物种占用状态转换到另一个物种占用状态的概率,能够描述在小空间尺度个体占据整个斑块下的物种相互作用的净效应。非传递性的程度可以通过在最佳拟合矩阵中发现的竞争逆转数量来衡量,其公式为

$$\tau_p = 1 - \frac{2N(P_{ij} < P_{kj})}{m(m-1)(m-2)} (i < k; i, k \neq j), \quad (3)$$

式中, P_{ij} 表示物种*i*取代物种*j*的概率, m 是物种总数, τ_p

取值0~1意味着完全非传递性到完全传递性的变化, 计算转移矩阵 τ_p 时需要重新排列矩阵使得矩阵右上角元素总和最大. 这个方法在德国3个地区的草地和旱地得到了运用, 并发现非传递性竞争广泛存在于自然植物群落中, 非传递性竞争和物种丰富度呈正相关关系^[46].

3.3 入侵增长率

尽管植物群落普遍存在非传递性竞争, 但以往的非传递性竞争研究所使用的矩阵使得物种之间的竞争陷入了非赢即输的二元场景, 这意味着物种不可能在没有非传递性竞争的情况下共存, 这种绝对的非传递性竞争忽略了成对稳定机制. 因此, 自然群落中非传递性竞争的研究结果应当整合到传统的两两配对物种的理论框架中, 量化非传递性对物种共存的影响, 基于入侵增长率的非传递性竞争公式可以解决这个问题^[42].

$$\Delta_{ri} = \frac{\sum_{j \neq i}^S r_i - r_{i,j}}{S-1}, \quad (4)$$

式中, S 是物种总数, r_i 是物种 i 入侵整个物种群落的入侵增长率, $r_{i,j}$ 是物种 i 在移除物种 j 后入侵同一群落的入侵增长率, Δ_{ri} 是物种 i 在任一常驻物种灭绝后入侵增长率的平均变化, 可以计算系统中每个物种 i 的非传递性, 并且所有物种非传递性的总体重要性可以估计为平均值 $\overline{\Delta_{ri}}$. $\overline{\Delta_{ri}}$ 为正值表明非传递性有助于共存, 即移走一个物种会不利于入侵者生存; 相反, 负值表明非传递性的任何积极影响都小于生态位重叠的传统影响: 移走一个物种将有助于入侵者生存. 入侵增长率的计算方法将非传递竞争融入当代物种共存理论中, 其数据可以直接从实验或观测数据的种群模型中量化, 而不依赖于竞争系数矩阵, 最重要的是, 这个方法为量化非传递性竞争对物种共存的影响提供了理论基础.

4 影响非传递性竞争的主要因素

4.1 竞争等级差异和竞争强度

维管植物、苔藓、真菌、水生原生生物和土壤细菌都存在一定程度的非传递性竞争, 但非传递性在具有相似竞争等级的物种之间出现得更为频繁^[22]. 无论是维管植物还是真菌, 其竞争等级变异系数越高, 对非传递性竞争的负面影响也就越大, 说明非传递性竞争可能存在于竞争等级相似的优势种之间, 也可能存在于竞争等级相似的从属种之间, 但优势种和从属种之

间的竞争力可能有较大差距. 因此, 非传递竞争可能在竞争能力相似的物种之间更常见^[42].

此外, 迄今为止大多数非传递性竞争研究都集中在群落尺度, 但非传递性竞争不仅存在于种间竞争, 也出现在种内竞争. 只要竞争强度足够高, 即使单个特征维度的竞争不对称性有限, 种内非传递性竞争也可以在同域表型多样化(sympatric phenotypic diversification)过程中被检测到, 并且其信号随着时间发展和物种多样化而增强^[51]. 只是仍不确定, 这种种内非传递性是随着同域表型多样化中逐渐出现, 还是需要在已经分化的表型(differentiated phenotypes)中再进行群落构建.

4.2 环境因素

全球变化和人为干扰是生物多样性丧失的两个重要驱动因素, 典型表现为干旱和土地利用集约化, 但它们对非传递性竞争的影响截然不同, 使得上述两种环境胁迫对生物多样性的负面影响呈现两种相反的后果^[46]. 例如全球升温改变资源的时空异质性, 干旱地区因为有限的资源使竞争者自我约束而不会过度生长繁殖, 这会增加旱地群落的非传递性并减少干旱对物种丰富度的负面影响^[52]. 但是土地利用集约化增加了土壤肥力, 提高生产力的同时却降低了非传递性竞争, 反而强化了土地利用集约化对多样性的负面影响.

一方面, 环境胁迫通过改变资源的时间异质性来改变群落的非传递性水平. 时间异质性可以通过时间存储效应(temporal storage effects)增强竞争网络中的非传递性^[53], 意味着在一个连年变化的环境中, 当一个物种处在最佳环境时其种群数量将不断增长, 该物种的种内竞争水平就会超过种间竞争水平. 当物种处在非最佳环境时会导致限制自己多于限制其他物种, 其他物种将受到这个物种强烈的种间竞争. 当环境随时间变化时, 处在最佳环境的物种将发生变动, 稍有不同的环境条件可以产生不同的竞争层次, 从而增强群落的非传递性水平. 在干旱环境中, 水资源产生的时间存储效应就比湿润环境中大^[54], 非传递性竞争也更有可能出现在异质环境中^[41]. 因此, 自然环境变化或人为干扰胁迫对非传递性竞争有截然不同的影响, 这对理解环境胁迫对生物多样性的影响具有重要意义.

另一方面, 土地利用集约化带来更高生产力, 却降低了竞争的非传递性. 例如, 当限制性资源氮或磷过多使得环境富营养化时, 少数特定物种因为过多的资源而提高增长速率, 其结果会挤占其他生物的生存空间

并造成物种数降低,生物多样性下降^[55],最终导致了非传递性竞争的减弱。具体而言,高土地利用强度降低了时间异质性,如施肥或过度放牧可能损害竞争能力之间的潜在权衡,从而减少生物量随时间的变化。对于植物来说,提高光照会加剧竞争的不对称性,使得竞争资源从氮磷营养转变成光照,那么大植物会获得更多的光照资源来加快竞争排斥小植物的速度^[56]。西澳大利亚的田间试验也揭示了一年生植物在阳光和阴凉处的竞争有差异,阴凉处为弱势物种提供了更多的生存机会^[57]。相反,有限的资源能使物种在资源的利用上保持节制来允许不同的物种共存。

4.3 功能性状

物种具有不同的功能和生活史性状,植物群落的功能性状表现较为分散,从而产生足够的生态位分化,允许物种共存。生长速率、环境耐受性或资源利用相关的性状被认为是非传递性的潜在驱动因素^[28],如欧洲盐沼植物群落的研究发现,非传递性竞争与功能性状差异显著相关^[58],非传递竞争循环增加了多样性和物种更替,产生的竞争动态平衡促进了物种共存。功能性状不仅与竞争能力有关,也与物种竞争方式上的差异以及物种如何应对环境变化有关,而适应高生产力环境的物种往往难以形成非传递性竞争^[59,60]。

非传递性竞争和功能性状之间的关系取决于其共存是由相容性竞争优势驱动(reciprocal competitive advantages)还是平均适合度差异(average fitness differences)驱动。如果一个群落的非传递性竞争是由相容性竞争优势驱动,不同性状或资源利用策略物种之间的差异可以增强这种相容性竞争来产生竞争逆转,那么这个群落的功能性状也应该是多样化的,此时非传递性竞争可以促进和维持功能多样性^[58]。然而如果在物种多资源少的情况,那么资源利用效率越高越容易生存,物种在竞争过程中就有趋同进化的趋势,此时群落就受到强烈适合度差异驱动^[23]。而适合度差异可能由功能性状差异产生,表示非传递性竞争需要较低的功能多样性驱动^[28],因为高功能多样性可能产生太大的适合度差异,使得无法产生竞争逆转。

此外,对于动物而言,移动性是其重要的功能性状,无论是捕食、诱敌还是逃跑,移动能力可以使物种作出更多行为上的权衡。Miller等人^[61]通过北美鸟类观察项目(Project Feeder Watch PFW)揭示了移动性物种也存在非传递性竞争。研究者收集了超过两万条北美鸟

类种间互作关系的数据,发现美洲家朱雀(*Haemorhous mexicanus*)、紫朱雀(*H. purpureus*)和暗眼灯草鹀(*Junco hyemalis*)呈现比较明显的非传递性关系,并预测美洲西南部地区的紫朱雀较少出现时,暗眼灯草鹀就会威胁到美洲家朱雀的生存。移动性无疑可以帮助近缘物种实现共存,因为移动性可以使物种在空间的不同位点占用资源,使所需的资源分布均匀化^[62],还能使物种及时脱离不必要的竞争并寻找新的资源^[63]。

5 展望

非传递竞争在生物群落中具有普遍性,不仅仅局限于固着生物和植物中,也存在于许多强移动性的生物如蚂蚁、蜥蜴、鸟类和浮游生物之中。今后非传递性竞争研究可从以下几方面深入拓展,进一步推动多物种共存理论的发展。

(1) 证据表明,在群落发展过程中,较弱的非传递性竞争可随着时间推移而增强。研究非传递性竞争的长期变化特征有利于理解不同环境下的多物种共存机制。以往研究多为小尺度、短时间的野外观测实验,以此来检验是否存在非传递性竞争,以及竞争强度对物种共存的影响。随着全球自然环境胁迫变化和人为干扰加剧,种间互作网络具有更频繁的动态特征。动植物竞争的可塑性意味着特定物种的竞争表现会随着环境而变化,所以分析非传递性竞争随环境变化而产生的波动频率,以及非传递性竞争对群落稳定性的短期和长期效果都是未来的重要研究方向。

(2) 非传递性竞争有助于多物种共存,但自然环境中其群落构建方式仍不清楚,并且非传递性在物种共存中占据多大贡献比例仍有待解决。如果物种共存只依靠非传递性竞争,那么群落构建时最低需要3个物种的推测不符合现实情况。因此,非传递性竞争应当与传统的两两直接作用和进一步的高阶相互作用等其他共存机制联系起来,以评估它们之间的共性和驱动因素。通过非传递性竞争与种间互作网络理论的耦合,将其整合到当代物种共存理论的整体研究框架中。

(3) 非传递性竞争不仅影响物种多样性,也影响群落复杂性-稳定性。越依赖非传递性竞争的群落,在其中一个物种灭绝后就越可能崩溃,但是否存在跨营养级的非传递性竞争还未有研究提及。此外,非传递性竞争在相容性竞争优势驱动下与高功能多样性相联系,在平均适合度差异驱动下与低功能多样性相结合。在生态系统内,功能多样性越高意味着生态系统功能越完

整,因此非传递性竞争与功能多样性的联系可能会影响生物多样性与生态系统功能的关系,意味着需要更多研究来探寻非传递性竞争对群落结构和生态系统功能的影响。

致谢 感谢加州大学戴维斯分校Marcel Holyoak教授、广西大学Eben Goodale教授、广东省科学院动物研究所Daniel R. Gustafsson和Myung-Bok Lee研究员为本文提供的宝贵意见和建议。

参考文献

- 1 Gilman S E, Urban M C, Tewksbury J, et al. A framework for community interactions under climate change. *Trends Ecol Evol*, 2010, 25: 325–331
- 2 Mittelbach G G, Schemske D W. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends Ecol Evol*, 2015, 30: 241–247
- 3 Bregman T P. Species interactions regulate the collapse of biodiversity and ecosystem function in tropical forest fragments. *Ecol Soc Am*, 2015, 96: 2692–2704
- 4 Godoy O, Bartomeus I, Rohr R P, et al. Towards the integration of niche and network theories. *Trends Ecol Evol*, 2018, 33: 287–300
- 5 Saavedra S, Rohr R P, Bascompte J, et al. A structural approach for understanding multispecies coexistence. *Ecol Monogr*, 2017, 87: 470–486
- 6 Wiegand T, Uriarte M, Kraft N J B, et al. Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: Insights into plant community assembly processes. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2017, 48: 329–351
- 7 HilleRisLambers J, Adler P B, Harpole W S, et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2012, 43: 227–248
- 8 Li Y Z, Xiao J L, Liu H L, et al. Advances in higher-order interactions between organisms (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2020, 28: 1333–1344 [李远智, 肖俊丽, 刘翰伦, 等. 生物间高阶相互作用研究进展. 生物多样性, 2020, 28: 1333–1344]
- 9 Utsumi S, Kishida O, Ohgushi T. Trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Popul Ecol*, 2010, 52: 457–459
- 10 MacArthur R H. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton: Princeton University Press, 1972
- 11 Hutchinson G E. Concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1957, 22: 415–427
- 12 Chu C J, Wang Y S, Liu Y, et al. Advances in species coexistence theory (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2017, 25: 345–354 [储诚进, 王酉石, 刘宇, 等. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, 25: 345–354]
- 13 Saito V S, Laroche F, Siqueira T, et al. Ecological versatility and the assembly of multiple competitors: Cautionary notes for assembly inferences. *Ecology*, 2018, 99: 1173–1183
- 14 Levine J M, Bascompte J, Adler P B, et al. Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 2017, 546: 56–64
- 15 Zhu Y, Wang D L, Zhong Z W. Characteristics, causes, and consequences of trait-mediated indirect interactions in ecosystems (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2017, 37: 7781–7790 [朱玉, 王德利, 钟志伟. 生态系统基于性状调节的物种间接作用: 特征、成因及后果. 生态学报, 2017, 37: 7781–7790]
- 16 Werner E E, Peacor S D. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 2003, 84: 1083–1100
- 17 Wootton J T. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annu Rev Ecol Syst*, 1994, 25: 443–466
- 18 Abrams P A. Implications of dynamically variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *Am Nat*, 1995, 146: 112–134
- 19 Soliveres S, Allan E, Rees M. Everything you always wanted to know about intransitive competition but were afraid to ask. *J Ecol*, 2018, 106: 807–814
- 20 May R M, Leonard W J. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM J Appl Math*, 1975, 29: 243–253
- 21 Gallien L. Intransitive competition and its effects on community functional diversity. *Oikos*, 2017, 126: 615–623
- 22 Soliveres S, Lehmann A, Boch S, et al. Intransitive competition is common across five major taxonomic groups and is driven by productivity, competitive rank and functional traits. *J Ecol*, 2018, 106: 852–864
- 23 Huang Z L, Liu H L, Chu C J, et al. Advances in intransitive competition between organisms (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2022, 30: 21282 [黄正良, 刘翰伦, 储诚进, 等. 生物间非传递性竞争研究进展. 生物多样性, 2022, 30: 21282]
- 24 Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 2000, 31: 343–366
- 25 Godoy O, Stouffer D B, Kraft N J B, et al. Intransitivity is infrequent and fails to promote annual plant coexistence without pairwise niche differences. *Ecology*, 2017, 98: 1193–1200

- 26 Ulrich W, Soliveres S, Kryszewski W, et al. Matrix models for quantifying competitive intransitivity from species abundance data. *Oikos*, 2014, 123: 1057–1070
- 27 Jackson J B C, Buss L. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1975, 72: 5160–5163
- 28 Buss L W. Competitive intransitivity and size-frequency distributions of interacting populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1980, 77: 5355–5359
- 29 Huisman J, Weissing F J. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 1999, 402: 407–410
- 30 Sinervo B, Lively C M. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 1996, 380: 240–243
- 31 Kerr B, Riley M A, Feldman M W, et al. Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors. *Nature*, 2002, 418: 171–174
- 32 Cameron D D, White A, Antonovics J. Parasite-grass-forb interactions and rock-paper-scissor dynamics: Predicting the effects of the parasitic plant *Rhinanthus minor* on host plant communities. *J Ecol*, 2009, 97: 1311–1319
- 33 Lankau R A, Strauss S Y. Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science*, 2007, 317: 1561–1563
- 34 Maynard D S, Crowther T W, Bradford M A. Competitive network determines the direction of the diversity-function relationship. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 11464–11469
- 35 Palmer T M, Doak D F, Stanton M L, et al. Synergy of multiple partners, including freeloaders, increases host fitness in a multispecies mutualism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 17234–17239
- 36 Palmer T M, Stanton M L, Young T P, et al. A role for indirect facilitation in maintaining diversity in a guild of African acacia ants. *Ecology*, 2013, 94: 1531–1539
- 37 Edwards K F, Schreiber S J. Preemption of space can lead to intransitive coexistence of competitors. *Oikos*, 2010, 119: 1201–1209
- 38 Chao L, Levin B R. Structured habitats and the evolution of anticompertitor toxins in bacteria. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1981, 78: 6324–6328
- 39 Nahum J R, Harding B N, Kerr B. Evolution of restraint in a structured rock-paper-scissors community. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 10831–10838
- 40 Durrett R, Levin S. Allelopathy in spatially distributed populations. *J Theor Biol*, 1997, 185: 165–171
- 41 Allesina S, Levine J M. A competitive network theory of species diversity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 5638–5642
- 42 Gallien L, Zimmermann N E, Levine J M, et al. The effects of intransitive competition on coexistence. *Ecol Lett*, 2017, 20: 791–800
- 43 Grace J B, Guntenspergen G R, Keough J. The examination of a competition matrix for transitivity and intransitive loops. *Oikos*, 1993, 68: 91–98
- 44 Feng Y, Soliveres S, Allan E, et al. Inferring competitive outcomes, ranks and intransitivity from empirical data: A comparison of different methods. *Method Ecol Evol*, 2019, 11: 117–128
- 45 Laird R A, Schamp B S, Soliveres S. Exploring the performance of intransitivity indices in predicting coexistence in multispecies systems. *J Ecol*, 2018, 106: 815–825
- 46 Soliveres S, Maestre F T, Ulrich W, et al. Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. *Ecol Lett*, 2015, 18: 790–798
- 47 Kendall M G, Smith B B. On the method of paired comparisons. *Biometrika*, 1940, 31: 324–345
- 48 Slater P. Inconsistencies in a schedule of paired comparisons. *Biometrika*, 1961, 48: 303–312
- 49 Bezembinder T G G. Circularity and consistency in paired comparisons. *Br J Math Statist Psychol*, 1981, 34: 16–37
- 50 Shizuka D, McDonald D B. A social network perspective on measurements of dominance hierarchies. *Anim Behav*, 2012, 83: 925–934
- 51 Gallien L, Landi P, Hui C. Emergence of weak-intransitive competition through adaptive diversification and eco-evolutionary feedbacks. *J Ecol*, 2018, 106: 877–889
- 52 Matías L, Godoy O, Gómez-Aparicio L, et al. An experimental extreme drought reduces the likelihood of species to coexist despite increasing intransitivity in competitive networks. *J Ecol*, 2018, 106: 826–837
- 53 Chesson P L. Coexistence of competitors in a stochastic environment: The storage effect. In: *Proceedings of the International Conference held at the University of Alberta*. 1983. 188–198
- 54 Eldridge D J, Whitford W G, Duval B D. Animal disturbances promote shrub maintenance in a desertified grassland. *J Ecol*, 2009, 97: 1302–1310
- 55 Harpole W S, Tilman D. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 2007, 446: 791–793
- 56 DeMalach N, Zaady E, Kadmon R. Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecol Lett*, 2017, 20: 60–69
- 57 Stouffer D B, Wainwright C E, Flanagan T, et al. Cyclic population dynamics and density-dependent intransitivity as pathways to coexistence between co-occurring annual plants. *J Ecol*, 2018, 106: 838–851
- 58 Ulrich W, Kubota Y, Piwnik A, et al. Functional traits and environmental characteristics drive the degree of competitive intransitivity in European saltmarsh plant communities. *J Ecol*, 2018, 106: 865–876

- 59 Ulrich W, Lens L, Tobias J A, et al. Contrasting patterns of species richness and functional diversity in bird communities of east African cloud forest fragments. *PLoS One*, 2016, 11: e0163338
- 60 Ulrich W, Soliveres S, Thomas A D, et al. Environmental correlates of species rank—Abundance distributions in global drylands. *Perspect Plant Ecol*, 2016, 20: 56–64
- 61 Miller E T, Bonter D N, Eldermire C, et al. Fighting over food unites the birds of North America in a continental dominance hierarchy. *Behav Ecol*, 2017, 28: 1454–1463
- 62 Reichenbach T, Mobilia M, Frey E. Mobility promotes and jeopardizes biodiversity in rock-paper-scissors games. *Nature*, 2007, 448: 1046–1049
- 63 Fronhofer E A, Klecka J, Melián C J, et al. Condition-dependent movement and dispersal in experimental metacommunities. *Ecol Lett*, 2015, 18: 954–963

Summary for “非传递性竞争在物种共存中的作用”

The role of intransitive competition in species coexistence

Jiahao Wu^{1,2,3} & Qiang Zhang^{3*}

¹ South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

² College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

³ Guangdong Public Laboratory of Wild Animal Conservation and Utilization, Guangdong Key Laboratory of Animal Conservation and Resource Utilization, Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260, China

* Corresponding author, E-mail: zhangqiang06@giz.gd.cn

Maintaining biodiversity requires direct and indirect interspecific interactions. The study of direct interactions, including competition, predation, mutualism, commensalism, and parasitism, has greatly promoted the development of species coexistence theory. However, as a simplified method to explain community assembly, direct interactions alone cannot adequately explain the coexistence of related species in the absence of indirect interactions. Indirect interactions can be defined as the impact of one species on another that is mediated or transmitted by a third, and they are considered to be a more complex and less understood type of interspecific interaction.

During the past two decades, scientists have gradually realized that a type of density-mediated indirect interaction, known as intransitive competition, is ubiquitous in nature. Intransitive competition can be described as a game of “rock-paper-scissors” in which three species A, B and C have competitive ranks $A > B > C > A$. In this competitive mode, competitive exclusion between relative species is counteracted by mutual restrictiveness, and there are no “invincible” species in the community. Therefore, intransitive competition is an important factor in promoting species coexistence, which affects species distribution patterns, community structure and ecosystem functions. To summarize the theory of intransitive competition, this paper discusses the definition, characteristics, and detection methods of intransitive competition and the main factors affecting intransitive competition as well.

There are five formation modes of intransitive competition. Resource utilization mode occurs when species have different competitive abilities for resources. Life history mode arises if species cannot maintain an absolute competitive advantage throughout their life stages. Behavioral trade-off mode follows when species have different ways of acquiring resources. Competition trade-off mode and allelopathy mode require species to develop both aggressive and defensive survival strategies.

Our paper also explores three characteristics of intransitive competition. First, the populations of species participating in intransitive competition often exhibit periodic fluctuations in their frequency, which are regulated by dynamic equilibrium. Second, intransitive competition systems involving an odd number of species can maintain community stability, whereas systems involving an even number of species will theoretically collapse. Finally, multiple intransitive competition loops may appear in the community, and intransitive competition may also be nested in other coexistence patterns. This nested feature makes intransitive competition difficult to detect and measure. Fortunately, current research methods such as competition matrix, transfer matrix and invasion growth rate model can be used to infer the existence of intransitive competition and quantify its prevalence and importance.

Competitive rank has been considered as one of the most important factors affecting intransitive competition. The higher the coefficient of variation of competitive rank among species, the more negative impact on intransitive competition. At the same time, global-scale environmental changes could also be critical factors: drought increases the intransitive competition in the community, but eutrophication caused by land-use intensification reduces the intransitive competition. Functional traits are non-negligible because species traits adapted to high-productivity environments often impede the formation of intransitive competition. Finally, to promote the understanding of indirect interaction and multi-species coexistence strategies, we propose that future research on intransitive competition should focus on long-term controlled field experiments, coupled with theoretical considerations of high-order interactions, complex networks, and ecosystem function.

intransitive competition, indirect interactions, species coexistence, competition matrix, functional traits

doi: [10.1360/TB-2022-0091](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0091)