

# 植物群落动态的模型分析

刘振国 李镇清\* 董 鸣

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

**摘要:** 植物群落的动态是植物群落学的中心问题之一, 包括更新、波动、演替、进化等主要内容。空间格局对种群和群落的动态起着至关重要的作用, 种群空间格局和群落空间结构是群落中各种过程相互作用的产物。模型是描述群落动态、认识植物群落组建和维持机理的有效工具。本文阐述和比较了描述群落动态的四种具有代表性的经验模型, 即镶嵌循环模型、随意游走模型、同资源种团比例模型、空间抢先占有模型及其机理。四种经验模型的空间性及缺陷分别是: (1) “镶嵌循环模型”考虑到了相邻斑块之间的植被空间结合在群落动态中的作用, 而另外三种模型没有考虑到这一点; (2)在一定程度上, 四种植物群落动态模型对各自针对的植物群落可能是适合的, 但要作为描述群落动态发展的一般性模型还需要不断完善和发展; 因为四种模型均没有考虑到自然干扰和人类干扰对植物群落动态的影响。作者对将来植物群落动态的研究及实践意义做出以下展望: (1)在不同空间尺度上, 更加有效地评价控制群落动态变化的各种过程的相对重要性, 并进一步将它们之间的复杂相互作用整合到群落动态模型中; (2)充分认识植物群落中存在的各种自然环境条件和生物群体的结构配置对植物群落动态发展的重要性; (3)重视植物群落动态发展中自然干扰过程和人类干扰过程的整合以及二者之间的互相依赖性; (4)强调了植物群落动态模型的有关理论可以应用于退化生态系统的恢复和重建。

**关键词:** 植物群落动态, 模型分析, 空间格局, 生态学过程, 经验模型, 机理模型

## Model analysis of plant community dynamics

Zhenguo Liu, Zhenqing Li\*, Ming Dong

*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*

**Abstract:** Plant community dynamics, such as renewal, fluctuation, succession and evolution, is central in the ecology of plant communities. Ecological modeling is an effective analytical tool for description of community dynamics and understanding of the mechanism of community establishment and maintenance. Here we introduce four typical conceptual models of dynamics of plant communities and their mechanisms, the mosaic-cycle model, the carousel model, the guild-proportionality model and the space-preemption model. These are compared in relation to pattern and process of communities and their spatial characteristics are discussed. Among them, only the mosaic-cycle model accounts for the effect of vegetation spatial combination between adjacent patches of plant communities. None of the models consider effects of natural disturbance and human disturbance on plant communities. To a certain extent, they all need to be improved for a general model for analyzing community dynamics. Three challenging directions of future research and one practical implication of community dynamics theory are put forward: (1) improvement of the ability to evaluate the relative importance of controlling processes at all spatial scales and to integrate knowledge about their complex interactions into dynamic models, (2) better assessment of the real importance of spatial configuration of natural environmental conditions and biological colonies in the dynamics of terrestrial plant communities, (3) recognition of the integration of natural and cultural processes in the development of dynamics of plant communities and the mutual independence between the two kinds of disturbance processes, and (4) the emphasis on application of plant community dynamics models to restoration and reconstruction of degraded ecosystem. These insights are expected to provide a sound scientific foundation for the realiza-

收稿日期: 2004-12-17; 接受日期: 2005-04-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(No. 30270249)和中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-SW-107, KSCX-1-08)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lizq@ibcas.ac.cn

tion of the transformation from qualitative conceptual models to general theoretical models.

**Key words:** plant community dynamics, model analysis, spatial pattern, ecological process, conceptual model, mechanistic model

空间格局和生态学过程及其相互关系的研究,一直是生态学的热点问题之一(Levis, 1992)。空间格局对植物群落动态具有重要的作用,如环境异质性和种源位置导致植物定居的差异(Wood & del Moral, 1987)、植物更新的邻体效应(Lippe *et al.*, 1985)、空间异质性对干扰的影响(Turner & Bratton, 1987)、植物与动物的相互作用(王玮明和李镇清, 2003)等。长久以来,植物生态学家一直承认空间格局在陆地植物群落中的重要性,并且为了揭示这些空间格局进行了大量的研究(Greig-Smith, 1983; Kershaw & Looney, 1985)。由于草原群落结构比森林群落结构简单得多,所以关于空间格局和过程的研究大多数是在草原进行。如Amarasinghe和Pemadasa(1982)对斯里兰卡山区草原、Galiano(1985)对地中海草原上*Cynodon dactylon*、Mahdi和Law(1987)对石灰石草原、Gibson(1988)对沙丘草原、van der Hoeven等(1990)对白垩石草原、Law等(1993)对钙质草原的研究。

陆地植物群落中空间格局常常呈高度非随机分布(Greig-Smith, 1983; Kershaw & Looney, 1985; Law *et al.*, 1997; Dieckmann *et al.*, 2000),即使在很短的时间内也不是固定不变的,而且这种非随机性对植物群落的动态具有重要意义。某一时刻观测到的植物群落空间结构是该群落过去所经历的一系列过程的综合结果(Schenk *et al.*, 2003),这些过程包括生态学过程(植物的更新、凋亡,繁殖体的传播和被食草动物取食等)、自然环境因素的影响(如土地基层、地形、气候)以及自然和人类的干扰过程(如虫害、火、土地利用历史等)。李镇清(2001)发展了一种包括环境、空间格局和物种相互作用三方面因素的植物群落数量分析方法,并在种多度数据的变化中分离出这几个方面的变化。但是在特定的时间、空间环境中,物种之间的相互作用(尤其是竞争)可能是群落结构组建的内在机理(李镇清, 2000)。把某一时刻观察到的空间格局作为基线(baseline)可以预测群落将来的变化趋势。因为空间格局随着时间展开(即空

间格局的动态)时,后面的状态要依赖于前一个空间格局的状态;所以利用这些动态在一定程度上可以正确地预测在局部空间尺度下所不能预测的大尺度空间格局(Tomas *et al.*, 2000)。

植物群落的动态是植物群落学的中心问题之一,而群落动态包括了更新、波动、演替、进化等主要内容(王伯荪, 1987)。对植物群落的动态过程和机理的研究,一直是植物群落生态学学科发展过程中的核心问题,而模型是研究群落动态的一种有用工具。由于引发植物群落动态的因素的多样性、不确定性以及植物群落空间结构本身的复杂性(植物群落具有水平结构与垂直结构),故在植被动态的理论和模型中必须考虑植被的各个层次的变化(Heinsleman, 1981)。

长久以来植物生态学家一直致力于对群落结构及其随时间变化动态的描述和定性研究,而从理论的角度用基于机理的数学模型来研究和理解群落动态的工作却做得很少(Tomas *et al.*, 2000)。直到最近,用数学模型作为工具来研究植物群落动态的时空格局的工作才日益增多,如Pacala等(1996)用野外调查的方法通过构建空间和机理模型研究了北美西北部的橡树阔叶林的动态;Busing(1991)用来自林窗模型的一个空间模拟器(a spatial simulator)模拟了空间过程对美国田纳西州的大烟山国家森林中的温带落叶林结构和动态的影响。

空间格局、生态学过程和尺度之间的相互作用是景观生态学研究的核心所在(Wu & Loucks, 1995)。目前景观生态学已深入到机理性研究的阶段,并发展了大量基于过程或结构的机理性景观模拟模型。这些模型是在景观水平上研究群落之间的过程、格局,显然和群落水平上的过程、格局是截然不同的。但为了探讨群落动态的机理,可以采用景观生态学中格局和过程的观点进行群落动态的机理研究,以便进一步阐述群落内物种共存及群落维持的机制。在这方面,国外生态学家已进行了大量的研究(Casparie, 1972; van der Maarel & Sykes, 1993; Wilson & Roxburgh, 1994;

Martinez-Sanchez *et al.*, 1995; Tessier *et al.*, 2003)。在国内, 植物生态学家对群落动态进行了大量定性的研究(如曹毅等, 1998; 谢宗强和陈伟烈, 1998; 梁士楚, 1996; 周先叶等, 1999; 包维楷等, 2000; 沈泽昊等, 2000; 高贤明等, 2001), 而涉及到机理的研究少之又少。邱扬等(1997)从理论上讨论了植被动态的时空格局, 及以种群过程为基础的、沿时间尺度的植被动态的格局与过程的理论框架, 并论述了基于种群过程的植被动态的机制。辛晓平等(1999)对影响松嫩平原碱化草地群落结构季节动态的空间和环境因素进行了定量分析。辛晓平等(2001)对松嫩平原碱化草地群落恢复演替空间格局动态进行了粗略研究, 结论基本上支持了斑块化-稳定性假说。

实际上, 正是群落中各物种的动态构成了群落水平上的植被动态, 因此, 对种群动态的研究也是十分必要的。李镇清(1998)将Meta-种群动态分解为斑块内局部种群动态和斑块间的扩散过程两个分量, 建立了描述Meta-种群动态的耦合映像格子模型, 给出了耦合映像格子的时空行为。刘振国和李镇清(2004)研究了不同放牧强度下冷蒿(*Artemisia frigida*)种群的小尺度空间格局, 并探讨了与之相关的生态系统过程, 为草原群落的退化演替规律的认识提供了理论依据。

经验模型可以定性地描述群落动态变化的有关过程和格局。关于群落动态的最具有代表性的经验模型主要有四种: 镶嵌循环模型、随意游走模型、同资源种团比例模型、空间抢先占有模型。在群落动态的研究中, 要建立基于机理的群落动态模型, 首先必须对群落动态的经验模型有一个全面的认识 and 了解。为了探讨植物群落组建和维持的机理, 本文以此为出发点, 主要介绍了上述四种经验模型, 简要评述了各自存在的优缺点, 并提出了未来植物群落动态研究的一些具有挑战性的问题。对这些问题的进一步研究, 将会有助于植物群落动态的研究实现从定性的概念性模型向基于机理的理论模型的转变。

## 1 植物群落动态的四种经典的经验模型

### 1.1 镶嵌循环模型(Mosaic-cycles Model)

镶嵌循环模型是最有影响力的一种模型。它是从草原、欧石楠(*Erica carnea*)丛生的荒野以及

森林等多种植物群落的空间格局研究中总结出来的。镶嵌循环模型的雏形见于Watt(1947)的论文“植物群落中的格局和过程”。Watt(1940)记录了Breckland的草原上植被的斑块空间结构: 此生态系统包括两类小生境, 即凸地和凹地, 每类小生境内都有自己特定的植物类群。整个植物群落的生存依赖于群落的优势种*Festuca ovina*的生长和繁殖。首先*Festuca ovina*的种子落在空地斑块(gap)上的某个空间位置, 然后生长发芽并长成生命力旺盛的个体, 这时, 土壤就集聚在它的周围并且形成一个小丘, 这个过程称之为建立阶段(building phase); 当小丘的高度增加到最大(大约4 cm), 并且原先多分枝的草丛被分隔为无数的小植株时, 就达到了成熟阶段(mature phase); 随后, 这些小的植株逐渐被灌木状的地衣*Cladonia alcicornis*和*C. rangiformis*所竞争排斥, 植株周围的小丘开始受到侵蚀, 最终趋向于退化阶段(degenerative phase); 最后, 当植株周围小丘完全被侵蚀掉时, 植物由于不能忍受此时的恶劣环境而不复存在, 原先的白垩石重新露出地面, 植被动态循环又回到了它的起点——空地阶段(hollow phase)。A. S. Watt根据观察到的这些现象, 并结合他人的实际调查结果, 认为植物群落是由各种植被斑块在空间上镶嵌而成的。

从Watt(1940)的观察结果中可以看出在某一个空间位置上植被状态的顺序是反复循环的, 即建立阶段 成熟阶段 退化阶段 空地阶段 建立阶段。当时Watt(1947)自己并没有把斑块状态的循环称为斑块镶嵌循环, 后来的生态学家之所以沿用这个术语是因为它和局部空间内斑块状态的循环周转有关(Remmert, 1991; van der Maarel, 1996)。

在镶嵌循环模型中, 空间中某一指定地点上特定植物种的出现改变了其周围的小生境, 并且产生的新生境有利于后来到达的物种的生存和发展。在大多数情形下, 环境的改变是和当地优势种的生活史紧密相关的, 例如在西班牙大草原上成束生长的禾本科草类直接严重影响它们周围环境中的光和湿度, 结果导致在这些草周围的苔藓和地衣呈现带状分布(Martinez-Sanchez *et al.*, 1995)。

## 1.2 随意游走模型(Carousel Model)

“随意游走”模型是van der Maarel和他的同事于1993年提出的。在瑞典厄兰岛的石灰石草原上物种相当丰富,即使在小的空间尺度下也有大量的植物种混生在一起。van der Maarel和他的同事发现在 $0.01 \text{ m}^2$ 的网格中物种的平均数目1986年是16种;接下来的5年内,小空间尺度上物种周转快速;而长期监测同一个网格里物种的组成成分随着时间的变化时,发现在接下来的5年内物种的累积数目达到24,但是,实际上5年以后在网格中出现的物种数目和1986年一样。根据这一现象,van der Maarel和Sykes(1993)认为群落中出现的大多数物种都能到达群落内的每个空间位置,并引入“随意游走”的概念来解释他们观察到的现象:即群落中的每个物种都可以在群落所在的空间内随意“游走”,只要时间充分,迟早会到达群落所在地区的每一个位置。此模型中物种的出现没有特定的顺序,即任何一个位置目前的状态独立于在它之前的状态。从这一点来说,它和“镶嵌循环模型”是不同的。

物种快速周转现象在草原生态系统中是很普遍的(van der Maarel, 1996)。生活史短暂的苔藓植物在非常小的空间尺度下表现出类似的动态过程:它们的繁殖孢子以非活动状态大量存在于土壤库中,一旦受到某一类小尺度干扰(例如,自然灾害使其竞争者的盖度、动物的活动等局部减小)就会出现在地面之上,但是在地面上存活的时间极短。繁殖孢子成熟后,在外界条件(风、动物)的作用下,孢子就会扩散到周围空间中去,由于孢子的扩散距离很短,所以它们仍然存留在局部地区的孢子库中。但是,调查结果却表明这样的孢子在草原、森林以及其他群落的土壤中几乎到处都能发现(During & Ter Horst, 1983; During *et al.*, 1988)。这个事实说明了从长期来说,群落中的每个位置上都会出现空地阶段;原先的植被结构由于各种行为的作用而转变成现在的实际地上格局。

“随意游走模型”是群落动态的一个简化,它不可能详细描述出物种丰富的群落中的各种过程。进一步分析van der Maarel和Sykes(1993)的数据可以看出,群落中的某些位置倾向于物种丰富度一直很高,而另外一些位置上物种丰富度一直

很低(Wilson *et al.*, 1995; van der Maarel *et al.*, 1995),这说明在小空间尺度下生态位确实存在差别,这也许只是由于群落内的物种周转速率较慢而造成的。实际上,直到现在生态学家也一直不清楚群落中某一位置上物种的周转在何种程度上是由群落内的各种过程(例如竞争)所决定的。外部的随机局部干扰造成的群落的时空格局可能和由群落内部由各种过程所产生的群落的时空格局是相似的。

## 1.3 同资源种团比例模型(Guild Proportionality Model)

“同资源种团比例”的概念是Wilson和Roxburgh(1994)为了解释新西兰岛的一个草地上不同物种的结合现象而提出的。他们采取点取样的方法,用这个模型来识别互相排斥的物种组合。例如,在群落中的某一位置上出现了两个物种,很可能其中一个物种是禾本科草本植物,另一个是非禾本科草本植物(草本的双子叶植物),而不可能两个都是禾本科草本植物或者都是非禾本科草本植物。他们把这种现象解释为:群落是由包含多个物种的“同资源种团(guild)”共同组成的系统,每个“同资源种团”在局部地区会呈现饱和现象,它只能包含来自一个大的物种库的一定的物种数目。

由于当时所用统计方法的效率太低,Wilson和Roxburgh(1994)用这个模型只鉴定出了两个“同资源种团”。他们之所以把这些物种组合称为“同资源种团”,是表示“同资源种团”内物种的非随机性的共同出现是由竞争排斥原理引起的。在一个小空间尺度下物种即使快速周转,“同资源种团比例”还是能防止在局部地区出现所有物种结合成一组的现象出现。此模型和“随意游走模型”的相同点是在局部地区物种互相代替的顺序没有限制;不同点是某些物种组合比另外的物种组合出现的机会多,在极端条件下,许多物种组合可能根本不会存在。

“同资源种团比例”特点的普遍性还有待于在草原生态系统中验证。而且,建立群落的一个同资源种团结构需要的技术标准本身就是一个有争议的问题(Goldberg, 1995; van der Maarel *et al.*, 1995; Wilson *et al.*, 1995)。现在,虽然草原群落中这样严格的“同资源种团”结构的证据非常少,但

是, 群落结构的同资源种团比例模型在一定程度上还是一种切实可行的工具。

#### 1.4 空间抢先占有模型 (Space Preemption Model)

群落中占据某一个空间位置的物种(或物种组)由于在该位置上具有一定的竞争优势, 结果可能导致这个位置被这个物种(或物种组)长期持续地占有。Casparie(1972)观察到一个泥炭沼泽的地形凹凸不平, 具有一个很明显的镶嵌结构, 并且每类地点都有自己特定的物种组合。土壤岩心(soil core)的分析表明这个物种(或物种组)占据这个位置至少已经持续了几个世纪(Martinez-Sanchez *et al.*, 1995)。此模型和“镶嵌循环模型”的相似点是物种占据某个空间位置会引起该位置周围生境的改变; 不同点是改变后的小生境有利于原有物种的生存, 即一个物种的出现反馈于外部环境, 结果产生了对该空间位置上原有物种的有利条件。

直到现在, 生态学上对这一现象还没有一个正规的术语加以定论, Watt(1947)称之为“空间的抢先占有”。按照这个模型的理论, 群落中有空间抢先占有能力的先锋者对整个群落的空间格局有主要的影响, 并且群落会维持一种一成不变的空间格局。此模型不同于其他所有模型, 因为它假设在空间中的每一个位置物种的组成几乎不会发生周转, 并且物种的空间分布主要是由生境开拓时的随机效应决定的。

实际上, 空间抢先占有现象是生境特化的结果。已有的研究表明, 生境特化, 特别是对不同水分可利用性的特定反应, 在大的空间尺度上是一种重要的机制(Caspersen & Kobe, 2001; Rees *et al.*, 2001)。Tessier等(2003)研究了法国西部Mont-Saint-Michel海湾的一个盐沼泽地, 发现在盐沼泽地的上部(靠近海堤的地方)不管是在放牧阶段还是停止放牧以后, 物种*Puccinellia maritima*始终保持着优势地位, 这主要和这个地方的地势低造成的排水困难以及由细微沉积物构成的土壤通气不好而形成的特化生境有关(Tessier *et al.*, 2003)。

空间抢先占有模型的普遍性在实际中也需要进一步验证。对于泥炭沼泽环境下的群落, 许多早期的研究认为镶嵌循环模型是适合的(Watt,

1947), 但是这一点被以后的研究所推翻。实际上, 在大多数的植物群落中, 奠基者效应(founder effect)可能由于植物本身的死亡和后续物种的建立而被大大削弱。

## 2 群落动态经验模型的空间性及其缺陷

### 2.1 群落动态经验模型的空间性

群落动态经验模型的空间性, 最简单的表现就是在一个具体空间位点上植被状态的动态变化。模型不同, 模拟的植被状态出现的先后顺序也不同: 或随机、或反复循环、或根本没有变化。为了预测大尺度下群落的时空结构, 必须清楚在一个空间位置上植被的状态及与其相邻位置上的植被状态相互作用的程度, 因为只有这样的结合才能产生从生态学上来说有意义的大尺度下的群落的时空结构(Tomas *et al.*, 2000)。

相邻位置之间植被的相互作用依赖于促使群落发生动态变化的具体过程。在镶嵌循环模型中, Watt(1947)明确说明相邻斑块之间植被的空间结合在群落动态中起着主要作用。这在森林的林窗(gap)动态中也能体现出来: 有关Barro-Colorado热带森林的数据表明, 和林窗直接相邻的周边位置也可能出现林窗(Dieckmann *et al.*, 2000)。

在“随意游走模型”和“同资源种团比例模型”中, 某个空间位置上植被的动态对与之直接相邻的其他位置上的植被状态不存在任何依赖性。如果空间上分离的物种不以匍匐枝或者根状茎的形式产生子植株(During *et al.*, 1988; van der Maarel & Sykes, 1993; Wilson *et al.*, 1995), 相邻位置之间空间结合的可能性很小。而在“空间抢先占有模型”中, 某个给定位置上的局部状态由该空间位置的初始条件唯一决定, 故不存在任何的空间结合。

在许多情况下, 空间结合是由外部且空间同质的因素强加而形成的。例如, 法国北部沿海的石楠树丛呈现出显著的波浪状空间格局, 这主要是由于来自海洋的强烈西风持续劲吹, 引起了石楠树的树枝一边逐渐死亡, 而另一边继续生长, 最终形成了波浪状的空间分布。Watt(1947)也描述了由于植物的克隆生长而形成类似的空间格局的过程: 在斜坡地形上的两个植被带之间的裸地上存在着地表径流, 而生长在植被上缘的先锋物

种可以捕获这种地表径流, 结果植被就慢慢向斜坡上面水平地运动, 并最终形成了波浪状的空间格局。

可见, 空间格局的动态既可能是由群落内的各种过程导致的, 也可能是由外部环境因素强加给群落而引起的, 而且在不同的群落中, 二者所起的作用是不同的。不过, 在大多数的情况下, 空间格局的动态是二者共同作用的结果, 其中群落内的各种过程在空间格局的形成中起着关键性的作用。

## 2.2 群落动态的经验模型的缺陷

在一定程度上, 四种植物群落动态模型对各自针对的植物群落可能是适合的, 但要作为描述群落动态发展的普适模型还需要不断完善和发展。“镶嵌循环模型”考虑到了相邻斑块之间的植被空间结合在群落动态中的作用, 但却没有认识到可能在循环的某一个阶段, 在外界某一自然或人为干扰的作用下, 这一空间位置可能会被某一种(或一组)植物长期占据, 也可能原先未在循环中出现的植物游走到这一位置。

“随意游走模型”、“同资源种团比例模型”和“空间抢先占有模型”没有考虑到相邻斑块之间的植被空间结合在群落动态中的作用。而对处于异质性环境中的各个植物群落来说, 相邻斑块之间的植被并不是孤立存在的, 而是存在空间上的某种结合和联系。另外, 这些模型都没有考虑到在某一时段的某一干扰作用下, 正在游走的植物会长期定居在某一位置、“同资源种团”中的某一种植物的死亡会导致另一种植物游走于群落中的各个位置、具有“奠基者效应”的先锋植物也会游走于群落的各个位置等。

从上面的讨论中, 可以看出四种植物群落动态模型均没有考虑到自然干扰和人类干扰对植被空间结构的影响。其实, 植被空间格局的形成不但受环境空间异质性的影响, 而且受自然和人类干扰的作用, 特别是现在, 人类的干扰几乎已成为植被动态形成最重要的驱动因素。

自然界中自然干扰的形式各种各样, 例如火、昆虫爆发、厄尔尼诺-南方涛动(El Nino-Southern Oscillation, ENSO)事件等, 它们对群落格局的动态有重要的影响。自然干扰与局部的气候条件、地形和土壤条件紧密相关, 并且许

多群落已经适应了周期性的自然干扰。这就意味着自然干扰可以作为植被组织形式本身固有的一种成分。目前, 在景观尺度上环境条件(例如气候)迅速变化的影响仍然是植物群落动态调查的一个具有挑战性的课题。

对于许多植物群落, 例如存在过度放牧的草原植物群落、农田植物群落等, 植被动态最主要的影响因子是人类活动, 这些人类活动影响下形成的植被格局反映了植物对可利用资源和自然环境条件变化的动态适应。由于人类干扰的存在, 尽管在不同的地区之间存在着环境条件的梯度变化, 在区域尺度上相似的植被空间格局也会出现。现在, 植物生态学家越来越重视对带有类烙印的植物群落动态的研究, 例如Motzkin和Foster (1998)用现实和历史的数据分析了新英格兰地区森林物种组成的变化, 结果表明以前广泛分布的树种很难在现在的森林所在地重新开辟新的领域。总之, 把自然干扰和人类干扰引入植物群落动态模型中是一项迫切而艰巨的任务。

## 3 展望

经验性模型是理论模型的基础, 对群落动态的概念性模型有一个全面的认识只是实现从定性描述到用理论模型来定量表达群落动态的第一步。当然, 每个经验模型都有一定的适用范围, 可能某个经验模型在这个群落内适用, 在另一个群落内就不一定能成立。一般情形下, 植物群落中可能同时存在着包括这四种机制的多种因素, 只不过是其中的一种机制明显, 其他机制不明显罢了。到目前为止, 还没有哪种经验模型能适用于所有的群落。即使对于草原群落, 由于草原群落的多样性(草甸草原、典型草原、荒漠草原、高山草原等), 也不存在一个能描述群落动态的统一模型。模型本来是表达事物最一般、最共性的特征, 要想用一个统一的概念性模型来定性地表达所有群落的空间动态, 一定要在认识群落动态机理的基础上结合数学上严密的逻辑思维以及大量的野外和室内实验。

群落动态模型的空间性就是要求模型能体现空间格局和生态学过程之间相互影响的关系。植物生态学研究从一开始就体现出了空间的观点, 当时主要是来解释生物个体、种群和群落的分布,

特别是与土地的物理特点(如地形、地貌和土壤的水分、养分等)有关的分布。自然环境条件的空间异质性确实约束着物种的分布,而且影响植被的动态发展。现在的群落动态模型的空间性就是以这个观点为基础构建的,并且已经超越了其初衷而向更完善的方向发展。现在,生态学家已经认识了一定尺度下组建群落空间结构的大量生态学过程,并且开始关注自然干扰和人类干扰以及二者之间的复杂相互关系对群落空间结构的影响。

总之,群落中的自然生态学过程、人类干扰驱动下的生态学过程以及二者的相互作用产生了一定空间结构的植被格局,同时这些已经形成的植被空间格局又反作用于群落中的各种生态学过程。因此,植物群落动态模型的构建必须体现出产生斑块化植被的自然环境变量的相互作用以及各种自然干扰、人类干扰的具体结合和配置特点。为此,对植物群落动态的未来研究方向及实践意义作以下展望:

第一,更加有效地评价不同空间尺度上控制群落动态变化的各种过程的相对重要性,并把这些过程之间的复杂相互作用整合到群落动态模型中去。虽然自然的、历史的和空间的生态学过程在所有的植物群落中都起作用,但是它们的相对重要性在不同的植物群落中是不同的。例如,在某些植物群落中,人类干扰的过程(如草原的过度放牧、森林的大量砍伐)可以使植物群落朝着完全脱离自然条件下的方向发展;然而在另外的植物群落中,空间相互作用将会是群落动态发展的决定性因子。一个特定因子对群落动态的相对影响随着时间的改变也会发生显著的改变。因此,群落动态发展的控制过程和植被空间格局之间的具体模型可能要依赖于具体的植物群落类型。

第二,深刻理解群落中的各种自然环境条件和生物群体的结构配置对群落动态发展的潜在重要性。即使已经掌握了产生植物群落空间结构的生态学过程,生态学家仍然找不到群落中的各种自然环境条件和生物群体的结构配置对群落动态发展的真正重要性的证据。虽然生态学家对植物群落结构的定量化比较感兴趣,但是,格局和过程之间真正的挑战还是在于理解空间格局怎样影响生态学过程。群落结构怎样影响干扰动态、演替格局、竞争过程和植被组织规则,所有的生态

水平过程是否都相等地受到影响,在群落水平上作为对群落结构的变化作出相应变化的参数是什么,这些问题都有待于进一步探讨。

目前关于群落结构改变的证据主要来源于边缘效应和生境损失的有害影响。群落之间边界上的小尺度过程对维持或者改变多样性的生态功能是很重要的。空间明晰的模拟模型对检验在各种时空尺度上的群落动态是一种非常有用的工具,但只有与具有说服力的理论和经验证据结合起来才能给植物群落动态的研究带来大的飞跃。

第三,重视促进植物群落动态发展的自然干扰过程和人类干扰过程的整合以及二者之间的相互依赖性。自然植物群落对人类了解其中发生的自然生态过程具有很大的帮助。但是,在世界的有些地区,由于多方面的限制因素,自然植被类型和有关的生态功能,影响这些植被的各种自然干扰过程尚不为人所知。同时,由于人类自身的需要,制定了许多影响土地利用的政治和经济政策,影响了土地上植被的发展,并且政策制定的速度常常比设计充分的试验在真正的群落中来检验理论模型是否成立的速度要快得多。

第四,实践中,植被变化动态的理论可以作为退化植被恢复重建的最重要的理论依据。退化生态系统的恢复与重建是当前生态学家极为关注的焦点之一(赵清等, 2003)。退化生态系统是指在人为干扰或自然干扰下形成的偏离自然状态的生态系统,与原生态系统相比,退化生态系统生物多样性较低,结构较简单,生产力较弱,环境调节功能较差(任海等, 2004)。我们可以基于以上逐渐完善的植物群落动态的机理模型及有关的理论和规律,在对退化植物群落(如退化森林、草原、山地等)动态充分研究的基础上,采用有效的方法,如二步到位的方法,即先种先锋种,再间种地带性种类,或在现有植物群落中间种顺向演替的植物种,以促进退化植物群落顺向演替,快速恢复原有生态系统的结构和功能。

#### 参考文献

- Amarasinghe L, Pemadasa MA (1982) The ecology of a montane grassland in Sri Lanka. . The pattern of four major species. *Journal of Ecology*, **70**, 17-23.
- Bao WK (包维楷), Liu ZG (刘照光), Liu CL (刘朝禄), Yuan YF (袁亚夫), Liu RD (刘仁东) (2000) Fif-

- teen-year changes of tree layer in secondary *Castanopsis-Schima* humid evergreen broad-leaved forest in central subtropics of western China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**, 702–709. (in Chinese with English abstract)
- Busing RT (1991) A spatial model of forest dynamics. *Vegetatio*, **92**, 167–196.
- Cao Y (曹毅), Zhou JY (周嘉友), Jia JG (贾建国), Qiao DR (乔代蓉), Liu SG (刘世贵) (1998) Dynamics of nutrition in *Kobresia* grassland and their relationship with meteorological factors. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), **7**, 70–73. (in Chinese with English abstract)
- Casparie WA (1972) Bog development in southeastern Drente, the Netherlands. *Vegetatio*, **25**, 1–271.
- Caspersen JP, Kobe RK (2001) Interspecific variation in sapling mortality in relation to growth and soil moisture. *Oikos*, **92**, 160–168.
- Dieckmann U, Law R, Metz JAJ (2000) *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- During HJ, Brugués M, Cros RM, Lloret F (1988) The diaspore bank of bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia*, **13**, 137–149.
- During HJ, Ter Horst B (1983) The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia*, **9**, 57–64.
- Galiano EF (1985) The small-scale pattern of *Cynodon dactylon* in Mediterranean pastures. *Vegetatio*, **63**, 121–127.
- Gao XM (高贤明), Ma KP (马克平), Chen LZ (陈灵芝) (2001) Species diversity of some deciduous broad-leaved forests in the warm-temperate zone and its relations to community stability. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**, 283–290. (in Chinese with English abstract)
- Gibson DJ (1988) The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grassland. *Journal of Ecology*, **76**, 233–252.
- Goldberg DE (1995) Generating and testing predictions about community structure: which theory is relevant and can it be tested with observational data? *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, **30**, 511–518.
- Greig-Smith P (1983) *Quantitative Plant Ecology*, 3rd edn. Blackwell Publishing, Oxford.
- Heinselman ML (1981) Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In: *Forest Succession: Concepts and Application* (eds West DC, Shugart HH, Botkin DB), pp. 374–380. Springer-Verlag, New York.
- Kershaw KA, Looney HH (1985) *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*, 3rd edn. Edward Arnold, London.
- Law R, Herben T, Dieckmann U (1997) Non-manipulative estimates of competition coefficients in a montane grassland community. *Journal of Ecology*, **85**, 505–518.
- Law R, McLellan A, Mahdi AS (1993) Spatio-temporal processes in a calcareous grassland. *Plant Species Biology*, **8**, 175–193.
- Levis SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943–1967.
- Li ZQ (李镇清) (1998) The coupled logistic map lattices of describing metapopulation dynamics. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **22**, 448–454. (in Chinese with English abstract)
- Li ZQ (李镇清) (2000) The complexity and diversity of typical plant communities along the Northeast China Transect (NECT). *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **42**, 971–978. (in Chinese with English abstract)
- Li ZQ (李镇清) (2001) Partitioning out the species interactive component of ecological variation. *Journal of Biomathematics* (生物数学学报), **16**, 320–333. (in Chinese with English abstract)
- Liang SC (梁士楚) (1996) Studies on the mangrove communities in Yingluo Bay of Guangxi. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **20**, 310–321. (in Chinese with English abstract)
- Lippe E, de Smidt JT, Glenn-Lewin DC (1985) Markov models and succession: a test from a heathland in the Netherlands. *Journal of Ecology*, **73**, 775–791.
- Liu ZG (刘振国), Li ZQ (李镇清) (2004) Fine-scale spatial pattern of *Artemisia frigida* population under different grazing intensities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **24**, 227–234. (in Chinese with English abstract)
- Mahdi A, Law R (1987) On the spatial organization of plant species in a limestone grassland. *Journal of Ecology*, **75**, 459–476.
- Martinez-Sanchez JJ, Casares-Porcel M, Guerra J, Gutierrez-Carretero L, Ros RM, Hernandez-Bastida J, Cano MJ (1995) A special habitat for bryophytes and lichens in arid zones of Spain. *Lindbergia*, **19**, 116–121.
- Motzkin G, Foster DR (1998) How land use determines vegetation: evidence from a New England sandplain. *Arnoldia*, **58**, 32–34.
- Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JA Jr, Kobe RK, Ribbens E (1996) Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs*, **66**, 1–43.
- Qiu Y (邱扬), Du JL (杜建林), Wang XJ (王晓军) (1997) Pattern and process of vegetation dynamics. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)* (山西大学学报(自然科学版)), **20**, 440–451. (in Chinese with English abstract)



- Rees M, Condit R, Crawley M, Pacala S, Tilman D (2001) Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, **293**, 650–655.
- Remmert H (1991) The mosaic-cycle concept of ecosystems—an overview. *Ecological Studies*, **85**, 1–21.
- Ren H (任海), Peng SL (彭少麟), Lu HF (陆宏芳) (2004) The restoration of degraded ecosystems and restoration ecology. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **24**, 1756–1764. (in Chinese with English abstract)
- Schenk HJ, Holzapfel C, Hamilton JG, Mahall BE (2003) Spatial ecology of a small desert shrub on adjacent geological substrates. *Journal of Ecology*, **91**, 383–395.
- Shen ZH (沈泽昊), Jin YX (金义兴), Zhao ZE (赵子恩), Wu JQ (吴金清), Huang HD (黄汉东) (2000) The structure and dynamics of the rare plant communities in subtropical mountain of China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **20**, 800–807. (in Chinese with English abstract)
- Tessier M, Vivier JP, Ouin A, Gloaguen JC, Lefeuvre JC (2003) Vegetation dynamics and plant species interactions under grazed and ungrazed conditions in a western European salt marsh. *Acta Oecologica*, **24**, 103–111.
- Tomas H, During HJ, Law R (2000) Spatio-temporal patterns in grassland communities. In: *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds Dieckman U, Law R, Metz JAJ), pp. 48–64. Cambridge University Press, Cambridge.
- Turner MG, Bratton SP (1987) Fire, grazing, and the landscape heterogeneity of a Georgia barrier island. In: *Landscape Heterogeneity and Disturbance* (ed. Turner MG), pp. 85–101. Springer-Verlag, New York.
- van der Hoeven EC, de Kroon H, During HJ (1990) Fine-scale spatial distribution of leaves and shoots of two chalk grassland perennials. *Vegetatio*, **86**, 151–160.
- van der Maarel E (1996) Pattern and process in the plant community: fifty years after A.S.Watt. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 19–28.
- van der Maarel E, Noest V, Palmer MW (1995) Variation in species richness on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility? *Journal of Vegetation Science*, **6**, 741–752.
- van der Maarel E, Sykes MT (1993) Small scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 179–188.
- Wang BS (王伯荪) (1987) *Plant Synecology* (植物群落学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Wang WM (王玮明), Li ZQ (李镇清) (2003) The distribution model of grazing animals on aggregated grassland resource patches. *Journal of Biomathematics* (生物数学学报), **18**, 187–191. (in Chinese with English abstract)
- Watt AS (1940) Studies in the ecology of Breckland. IV. The grass-heath. *Journal of Ecology*, **28**, 42–70.
- Watt AS (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**, 1–22.
- Wilson JB, Roxburgh SH (1994) A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. *Oikos*, **69**, 267–276.
- Wilson JB, Sykes MT, Peet RK (1995) Time and space in the community structure of a species-rich limestone grassland. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 729–740.
- Wood DM, del Moral R (1987) Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology*, **68**, 780–790.
- Wu J, Loucks OL (1995) From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology*, **70**, 439–466.
- Xie ZQ (谢宗强), Chen WL (陈伟烈) (1998) The remaining evergreen broadleaved forest and its significance in the Three Gorges Reservoir area. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **22**, 422–427. (in Chinese with English abstract)
- Xin XP (辛晓平), Gao Q (高琼), Li ZQ (李镇清), Yang ZY (杨正宇) (1999) Partitioning the spatial and environmental variations of plant community structure of Alkaline Grassland on Songnen Plain. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**, 775–781. (in Chinese with English abstract)
- Xin XP (辛晓平), Xu B (徐斌), Wang XS (王秀山), Yang ZY (杨正宇), Gao Q (高琼) (2001) Dynamics analysis on spatial pattern of an alkaline grassland in restoration succession. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **21**, 877–882. (in Chinese with English abstract)
- Zhao Q (赵清), Ding DS (丁登山), Yan CH (阎传海) (2003) Restoration and reconstruction of the forest vegetation in the Mufushan-Yanziji Mountains, Nanjing. *Geographical Research* (地理研究), **22**, 742–750. (in Chinese with English abstract)
- Zhou XY (周先叶), Wang BS (王伯荪), Li MG (李鸣光), Zan QJ (贲启杰) (1999) The community dynamics of the forest secondary succession in Heishiding Nature Reserve of Guangdong Province. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**, 877–886. (in Chinese with English abstract)