

## 植物群落波动的类型与机理(综述)

任海<sup>1</sup>, 刘世忠<sup>1</sup>, 彭少麟<sup>1</sup>, 周厚诚<sup>2</sup>, 李志安<sup>1</sup>

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650; 2. 广东省海洋资源研究发展中心, 广东 广州 510070)

**摘要:** 群落波动是植物群落动态的一个重要内容, 群落的波动研究对人们认识森林和草地景观动态及其开发有重要的作用。概述了群落波动的定义、原因、特性、类型和测量方法, 及与群落演替的差异等, 期为群落波动的深入研究提供参考。

**关键词:** 波动; 植物群落; 波动类型; 波动机理

中图分类号: Q948.15 文献标识码: A 文章编号: 1005-3395(2001)02-0167-07

## THE TYPES AND MECHANISM OF FLUCTUATION IN PLANT COMMUNITY

REN Hai<sup>1</sup>, LIU Shi-zhong<sup>1</sup>, PENG Shao-lin<sup>1</sup>, ZHOU Hou-cheng<sup>2</sup>, LI Zhi-an<sup>1</sup>

(1. *South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;*  
2. *Guangdong Center of Marine Resource for R&D, Guangzhou 510070, China*)

**Abstract:** The fluctuation of plant community means that the seasonal or annual fluctuation of a plant community. The characteristics of plant community fluctuate with the seasonal or annual changes in ecological factors. Fluctuation of plant community is one of key contents in the study on plant dynamics. The paper reviews the concept, causes, types, characteristics, measurement and mechanism of fluctuation in plant community.

**Key words:** Fluctuation; Plant community; Type of fluctuation; Mechanism of fluctuation

群落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。目前已有大量文章论述群落更新、演替、进化等问题, 仅有少量波动方面的研究。波动研究较演替、更新等研究晚些, 而且发展远不如演替、更新和进化等研究。植物群落的波动研究对人们认识森林和草地景观动态及其开发很重要<sup>[1-6]</sup>。本文对植物群落波动研究作一概述, 在相应的部分提出一些想法, 期为群落波动的深入研究提供参考。

### 1 波动的定义

Pachosky, Ramensky, Shenwikor, Rabotnov, Schultz 和 Conway 等<sup>[7-13]</sup>植物生态学家对群落波动作过一些研究, 一些科学家基于研究结果还提出了波动的定义。Rabotnov认为: 气象、水文以及对植物生长重要的其它要素, 每年均是特殊的, 由于这种特殊性, 植物群落总是逐年或逐季地发生变化, 植物群落的这种动态形式称为波动<sup>[11]</sup>。Barkman 及 Braun-Blanquet 把只表现在种的数量上的不同(如盖度、频度、多度等)的群落动态叫做波动<sup>[14,15]</sup>。彭少麟认为植

收稿日期: 2000-07-28

基金项目: 国家基金重大项目(39899370); 广东省自然科学基金(980952,980489); 中国科学院重大项目(KZ951-B1-110)和特别支持费项目资助。

物群落的波动是森林景观动态的一种表现形式,是指由于植物的遗传原因和群落中复合生态因子逐年逐季的变化,引起群落在固有的季节性和逐年性变化上的差异,波动不改变群落的总体物种组成结构和群落的性质<sup>[4]</sup>。

由此可见,植物群落波动是指在短期或周期性的气候或水分变动的影响下,植物群落出现逐年或逐季的变化,这种变动形式就称为波动。波动的特点表现在群落逐年或逐季变化方面的不定性、变化的可逆性以及典型情况下植物区系成分的相对稳定性。植物群落在波动中,其生产力、各成分的数量比例、优势种的重要值以及物质和能量的平衡方面,也都发生相应的变化。

## 2 波动的原因与特性

波动是由于种群出生率和死亡率的变动及环境条件的变化等引起,种群数量围绕K值(种群个体的数目接近于环境所能支持的最大值)上下波动,为规则或不规则的动态。波动的根本原因是由于气象状况、水文状况、人类活动的作用和植物遗传原因的逐年或逐季的变化<sup>[1,5]</sup>引起的。所有这些原因,直接或间接地影响着(通过植被的变化)群落的动物和微生物成分,并在这些成分的种群和活动中,逐年逐季地反映出明显的变化。动物成分的变化也能产生植物群落的波动,波动也可能是由于某些植物生活周期的特殊性所引起的,然而,这种波动是与逐年的环境变化紧密相关的。

波动的特性取决于生态环境和形成植物群落的植物的特性,具体表现在如下四个方面:第一,植物群落逐年或逐季的变化方向不同,这种方向又可分为正向和负向,正向波动促使群落具更优化的结构,负向波动反之;第二,变化方向的可逆性;第三,波动不改变群落的总体物种组成结构和群落性质;第四,在典型情况下,植物区系成分稳定,不存在新种的入侵<sup>[1,5]</sup>。

## 3 负反馈机制和波动

李俊清等<sup>[16,17]</sup>发现,红松天然林内林分疏密度愈大,1-2年生幼苗比率愈大,3年以上的愈小,这说明刚出土幼苗不要太强光照;红松幼树的生长强烈地受其母树生物量的影响;红松林下红松幼苗年龄愈大,其数量就愈少,而阔叶林下刚好相反。因此,可以认为:红松形成多层次群落结构后,具有高的生物量积累率,同时也带来环境条件的改变,这种改变表现在数量与质量上,如林冠层优先吸收蓝、红光,透过绿光,使林下多绿光,而这种光对光合作用几乎无效。显然,上层树种以其占据的空间优势和庞大的根系,受这种影响不大,因此生物量逐渐升高。而林下幼树则达到了临界水平,在达到环境容纳量K之前就首先受到各种环境因子的限制而生长不良,当生物量完全达到K时,群落总生物量不再升高,使其限制在环境容纳量“K值”之下<sup>[3]</sup>,植物不能脱离它的不利环境,而只能同化于其环境;因此它只能在它的物理结构和化学组成上来竞争和适应它的环境<sup>[18]</sup>。红松亦如此,当积累的生物量过多时,则通过改变树种的成分来增加阔叶树的比重,以恢复环境质量,故利于种群继续增加。在很多成熟的红松林内,经过若干年的幼树更新、增长的低潮,原来上层红松优势种也进入了自然衰退时期。同时阔叶树迅速侵入,生物量积累速率下降,林内光照和其他条件有利于幼树的增加,因此,有较多阔叶树生长的林下,幼松迅速生长。

周晓峰<sup>[19]</sup>和刘慎谔<sup>[20]</sup>认为,红松更新通过阔叶树阶段,以后形成以红松为主的针阔叶混交林的树种更新阶段,顶级群落是变化的,对于红松来说是一种周期性的波动变化。同时这种波动模式是在无人或偶发自然力干扰下的自然进程,在种群的增长和群落的演替中还会有突变式的波动。例如,主林层老龄个体衰老后,带来下层幼树大量进入上层林冠的生长高峰,完成一次波动。



**植物季节性发育周期的波动(时间格局)** 植物的生长节律,一方面决定于自身的遗传因素,另一方面很大程度上受所在的环境条件的影响,幼年时各样地间生长差异不明显,因为遗传因素起主导作用,十年以后,不同环境下的数量变化较大(营养空间不足)。Kozhevnikov<sup>[30]</sup>发现针叶泰加林群落季节发育的循环波动在某些年份是非常显著的,同时这种波动与逐年的气象条件变化之间的相关性也十分清楚。然而,在具明显季相种的北方针叶林中的波动是轻微的。在落叶阔叶林型种类多的针叶林则以具有较明显的物候波动为特征,此外,其季节发育节律也随气象条件而变化。在春季寒冷而漫长的年份,许多种的营养期开始的日期被推迟,有些季相的期限起了变化,群落内植物种的开花曲线就不太陡峭,有时呈梯形,一些种在某些年份开花很少,而同一年内另一些种却开花茂盛。

开花是陆地植物重要的物候指标,各种植物的开花日期和花期长短有很大变化。Haenrich<sup>[31]</sup>发现酸沼中26种草分别在夏季开花,花期分布均匀,平均为32 d;森林中36种草本植物花期集中在春季,即树叶复萌之前,花期平均18 d;而受人为干扰的迹地71种草本植物花期集中在中夏,平均45-55 d。他认为植物对传粉昆虫的竞争是决定这些区别的主要原因。传粉者与植物形成共生系统,对传粉者的竞争是花期进化的选择动力。热带地区也有季节波动,但在此区降雨是最关键的生态因子(而温度次之),大部分热带雨林随降水量不同分为干季和湿季。热带雨林林木下开花也分二类,一类为季节性开花,花期6-7周,一类延长性开花,花期长达5-6个月。据对南美La Selva热带雨林的考察,前者约占40%,后者占60%。

群落的季相变化的主要标志是群落主要层片的物候变化,特别是主要层片的植物处于营养盛期时,往往对其他植物的生长和整个群落有极大影响,而有时当一个层片的季相发生变化时,甚至能影响到另一层片的出现与消亡,如北方的落叶阔叶林内草本春季开花,夏季该层消失。

群落季相研究的基本方法,是对群落中主要种类的物候观察记载。物候总谱是一个群落季相变化的真实记录。对草地植物季节动态的研究主要是对生物量的季节动态作测量。地下、地上部分生物量一般为有节奏地交替。地上部分的生物量春季低,随水热增加,生物量增加,夏季达最高点;地下部分的生物量夏季减少,秋季增加,冬春季最高,同时还随海拔升高而增加。

## 4.2 波动的起因

按波动的起因可分为生态环境、人为、动物和植物生长周期引起的波动<sup>[1,5]</sup>。

由生态环境引起的波动即指与生态环境(气候、土壤、水文)变化有关的波动。这类波动是由气候和水文状况逐年变化而决定的。在大陆性气候较强的地区,波动更明显;在水分状况稳定的地方,波动不太明显。

由人为引起的波动即指由于人类活动逐年的差异所引起的波动。如种植的多年生作物因施肥不同引起的生长变化。

由动物引起的波动是指某些动物,主要是昆虫和野鼠等大量繁殖的结果引起的。如作物受到这些动物的干扰而导致的波动。

由植物周期引起的波动是指与某些植物生活周期的特殊性及其种子产量逐年不一致有关的波动。植物群落中各成分间逐年的数量比例变化,与其个体的数量和生活力的变化有关。种子产量、实生苗数量及其死亡率的变化,在波动时到处可见。而草本植物生活力的差异,表现在萌生苗数目和活力的变化、生殖枝和营养枝的比例、个体的生产率。在某些种中,还表现在活动与休眠态个体之间的比例。

### 4.3 群落变化的形式

按植物群落变化的形式可分为不显露波动、摆动性波动、植物周期性波动、偏离-突变波动四类<sup>[1]</sup>。

不显露波动以各成份的数量比例发生微小变动为特征, 这种波动对植物的生活及对人类利用来说, 无重要意义。

摆动性波动指各成分在生产率和比例上的短期(1-3年)变化, 随之为优势种(与生活力的变化有关)的逐年可逆性交替。

植物周期性波动以一、二个单-少果种(mono-oligocarpic species)在某一时期占优势为特征的, 通常是与其它植物一起占优势, 这种植物的个体大量发育, 随后由于其完成生活周期而大量死亡。

偏离-突变波动与一个或几个优势种的大量死亡有关。这是由于平均气象和(或)水文状况的区别而有时产生长期的偏差, 或者是食植性动物大量生殖的结果。这种干扰继之以竞争力小的种得以分布, 它们通常以有效的营养繁殖来衍生。外来者的优势是短期的, 植物群落又回复到其“原来状态”。这种波动可能较长(5-10年)<sup>[1,5]</sup>。

## 5 波动性的测量

关于波动性的研究目前主要限于定性陈述, 但已有些从不同角度开展的定量性研究。Buongiorno 等<sup>[32]</sup>将森林矩阵模型同数字规划方法结合起来, 从生长速度的角度提出了生长速度的度量。即所谓的 Forest 矩阵模型, 但很难应用。

彭少麟<sup>[5]</sup>于1993年提出了一个强度测定公式:  $FI = (n_i - \sum_i^N n_i / N + A) / n_i$   
式中, FI 是波动强度,  $n_i$  为表现波动的可测定指标, N 为统计波动的次数,  $\sum_i n_i / N$  为平均统计量(代表正常年份的该指标量), A 为群落比正常年份应自然增长(或减少)的量。

此外, 还可从时间上进行度量。Major 将植被波动类型按以下时间进行度量(均属于波动范围), 他们根据 Pitelka 及 Schultz (1964)、Rabotnov (1950)、Daubenmire (1968) 等修订的划分标准如下:

持续时间	波动类型
逐日的	种类成分的逐日节律, 如蒸腾、光合作用等
1年	季节的, 与群落特殊种类的个体发育以及不同生长期和季相中可能的变化有关
大致4年	小啮齿动物周期, 可能是与从动物种群到植物种群所必需的无机物的周期有关(Pitelka 及 Schultz, 1964)
几十年	气候周期, 对1年生植物的产量、种子供量、盖度和多度均发生变化
几十年	种子活力随年龄的变化和多年生植物随年龄的个体发育变化(Rabotnov, 1950)
几十年到好几十年	群落内替代周期, 分布格式和过程周期, 与种的有限生活范围有关(Daubenmire, 1968)

## 6 年龄结构与波动

某一植物种群在某地定居后, 通过个体间的竞争和对环境的适应过程, 扩展了林木的生存空间, 有利于新一代幼苗幼树的更新和形成一定年龄结构的林分。但是, 随着群落的发育进程, 群落本身所创造的环境又会对其后来个体的侵入起到一定的限制作用, 从而形成不同年龄个体群间的周期性波动现象。

年龄结构呈“正态分布”的种群, 与典型的稳定种群年龄结构(J型)相比, 具有明显波动性。例如在红松林内, 当红松处于幼树阶段的个体占优势时, 会伴随大量阔叶树的更新和发

展,红松幼树和幼苗在阔叶林冠下大量发生,幼树进入主林层后,整个林分又恢复到原来状态,完成一次波动<sup>[7]</sup>。

## 7 波动与演替的区别

波动与演替是同时发生的,而且界限是相对的。在某些波动中,变化相当大,以致于人们如果不知道波动最终的结果是“回到最初的位置”,就会把它误认为是演替。此外,波动变化的可逆性常是不完全的,植物群落回复到的不是其原来的状态,而是接近原来位置的状态。同短期或周期性气候变化相关的,并回复到接近原来状态的植物群落的动态,应当看作波动。而处在“气候周期”间的变化,并不随之回复到“原来状态”,这是由于在周期开始时占优势种的完全死亡之故,或是由于竞争力更强的新种入侵的结果。应把这种变化认为是演替<sup>[33-35]</sup>。

由于森林砍伐或草原开垦等所引起的演替,通常包含植被仍回复到原来的位置之中,因而可考虑以恢复持续时间来划分演替与波动之界线。短期的可逆性变化是波动,而长期的变化则应看作是演替。以前认为波动可逆变化的大致阈值是十一年周期(太阳活动周期),现在认为不正确,具体时间尺度要视研究对象的具体情况而定<sup>[36,37]</sup>。

种类性质上的不同(如以不同种类相区别的阶段或相期)的所有群落动态变化叫演替,而只表现在种的数量上的不同(盖度、频度、多度等不同)的群落动态叫做“波动”<sup>[38,39]</sup>。这也就是说,波动不影响群落宏观结构的动态变化,而演替会使群落的宏观结构发生重大变化。一个循环演替中包括了由于种类组成造成的性质上有区别的波动阶段或时期。波动促进或阻碍着演替,在波动时所发生的生物入侵可分为有效入侵和无效入侵。

## 8 群落波动与超补偿理论

盛承发<sup>[40]</sup>提出的超补偿理论认为,生物针对不利影响(损伤)产生反方向的作用,来弥补这种影响所造成的损失。他还发现许多作物在株高、叶面积、分枝或分蘖数、繁殖数量、生育期长度及生物产量对经济产量的比例等方面存在大量冗余。当环境条件改变后,减少冗余便可高产。他还将冗余理论进一步推广到绝大部分生物中。事实上,这种补偿实际上是植物对环境波动的一种适应性,利用补偿来减少或抵制这种环境波动的影响,维持自身的稳定性。由此可见,植物的超补偿或冗余为植物群落波动提供了基础,它是环境波动的产物。超补偿理论可能会对深入研究波动的机理提供一个新的视角。

在前述波动研究的各方面的基础上,下一阶段波动的研究可能会在如下方面取得进展:波动的机理研究,尤其是微观层次的机理研究;波动的测量方法的改进,尤其是具可操作性的测定方法的建立;植物群落中植物、动物、微生物在波动中的协调性研究,为生物协同进化提供新思维;生物因子与环境因子在波动中的相关性定量化研究;波动与更新、演替、进化的区别与联系,以深入探讨群落动态问题;波动在林业中的应用,尤其是人工林建立和天然林管理中的应用,为可持续性林业服务。

### 参考文献:

- [1] Knapp R. 宋永昌,等译. 植被动态 [M]. 北京: 科学出版社, 1986.
- [2] Miles R. *Vegetation Dynamics* [M]. London: Chapman & Hall, 1979.
- [3] Odum E P. 孙儒泳,等译. 生态学基础 [M]. 北京: 人民教育出版社, 1981, 231-232.

- [4] 彭少麟. 关于植物群落的波动 [J]. 应用生态学报, 1993, 4(2):120-125.
- [5] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学 [M]. 北京: 科学出版社, 1996.
- [6] 武吉华. 植物地理学 [M]. 北京: 人民教育出版社, 1980.
- [7] Pachosky I K. The Description of the Vegetation of the Kherson Government. II [M] Steppes. Kherson. 1917.
- [8] Ramensky L G. The Main Principles Governing the Vegetation Cover [M]. Voronezh. 1925.
- [9] Shenwikor A P. The Volga-meadows in the Middle Course of the Volga [M]. Uljyanovsk. 1930.
- [10] Shenwikor A P. Grassland Science [M]. Leningrad: University Press, 1941.
- [11] Rabotnov T A. Fluctuations of meadows [J]. Bjull Mosk O. I. Prir O. Biol, 1955, 60(3):17-23.
- [12] Schultz V. A bibliography of selected publications on population dynamics, mathematics and statistics in ecology [J]. Statistical Ecology, 1971, 3:417-425.
- [13] Conway G R. Population models as a basis for pest control [J]. Sympos Brit Ecol Soc, 1972, 12:195-213.
- [14] Barkman J J. On the ecology of cryptogamic epiphytes with special reference to the Netherlands [J]. Belmontia, 1958, 2:10-18.
- [15] Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie, 3 [M]. Wien: Aufl, 1964.
- [16] 李俊清, 王业遽. 天然红松林种群数量变化 [J]. 生态学杂志, 1986, 5(5):1-5.
- [17] 李俊清. 红松的种群结构与动态过程 [J]. 生态学杂志, 1990, 9(4):6-10.
- [18] 王业遽. 红松林人工林的经营管理 [J]. 东北林学院学报, 1984, (2):50-62.
- [19] 周晓峰. 红松林的群落动态与经营 [J]. 东北林学院学报, 1984, 增刊:18-28.
- [20] 刘慎谔. 关于小兴安岭的森林更新问题 [J]. 林业科学, 1957, (3):1-5.
- [21] Douglas A E. Climatic Cycles and Tree Growth, III [M]. Carneg Inst Washing Publ, 1936.
- [22] Huber B. Die Jahresringe der Baume und die Messung der Zeit Methoden und Ergebnisse der modernen Jahrring chronologie [J]. Universitas, 1954, 9(10):31-39.
- [23] Gortinsky G B. On the factors determining the germination of seeds and the growth of seedlings of spruce in the forest of the Southern Taiga subzone [J]. Bot Zh, 1960, 49(1):30-39.
- [24] Gortinsky G B. Essay of the analysis of spruce stands yearly productivity dynamics in the Southern Taiga biogeocoenoses [J]. Bot Zh, 1969, 58(2):1-9.
- [25] Tamm G O. Growth and plant nutrient concentration in *Hylocomium proliferum* Lindl. in relation to tree canopy [J]. Oikos, 1950, 2:60-64.
- [26] Korchangin A A. Symposium on the dynamics of vegetation in the FRG [J]. Bot Zh, 1968, 53:1669-1676.
- [27] Ipatov V S. A study of the variation of the soil cover from year to year in a taiga-type boreal forest [J]. Bot Zh, 1969, 54:1939-1951.
- [28] Morozov G F. The Forest Sciences [M]. 4th ed. Leningrad, 1928.
- [29] Yli-vakkuri P. Experimental studies on the emergence and initial development of tree seedlings in spruce and pine stands [J]. Acta Forest Fenn, 1961, 75:136-147.
- [30] Kozhevnikov A V. Certain principles of governing the seasonal development of plant associations [J]. Sci Papers Moscow Univ, 1937, 11:32-45.
- [31] Haenrich E F. Environmental fluctuations on southfacing slopes in the Santa Catalina Mountains of Arizona [J]. Ecology, 1976, 51:959-974.
- [32] Buongiorno J, Michie B R. A matrix model of uneven aged forest management [J]. Forest Sci, 1980, 26:609-625.
- [33] Ginegan B. Forest succession [J]. Nature, 1984, 312:107-109.
- [34] Shugort H H. A Theory of Forest Dynamics [M]. New York: Springer, 1984.
- [35] Stewart G H. Population dynamics of a montane conifer forest [J]. Ecology. 1986, 67(2):534-544.
- [36] 周寿荣. 山东崂山的植物群落学分析 [J]. 生态学杂志, 1989, 8(4):1-4.
- [37] 中静透. 宋凤兰, 译. 自然干扰和森林群落的稳定性 [J]. 生态学进展, 1988, 5(1):56-61.
- [38] Falinska K. The influence of disturbances in forest communities upon the spatial organization of *Cyclamen hederifolium* populations on the promontorio del Gargano (Italy) [J]. Fragmenta Floristica et Geobotanica.1993, Suppl 2:681-698.
- [39] Rogers R, Johnson P S. Approaches to modeling natural regeneration in oak-dominated forests [J]. Forest Ecology and Management, 1998, 106(1):45-54.
- [40] 盛承发. 生物的超补偿理论 [J]. 应用生态学报, 1990, 1(1):11-15.