

群落生态学迎来新的辉煌时代

方精云

(北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学地表过程与分析模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

Community ecology comes to a new era

Jingyun Fang

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Science, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

20世纪中叶以来, 日趋凸显的环境问题把生态学推向了学科前沿, “生态”成为了家喻户晓的名词, “生态”的环境成了人们理想的伊甸园。进入90年代, 生物多样性、全球变化和可持续生物圈三大科学命题更是开启了生态学研究的新时代。三大命题各具内涵、互为关联: 生物多样性构筑人类生存和发展的物质基础, 全球变化是制约人类进步的环境因素, 可持续生物圈是人类文明的方向。然而, 这一切都是以生物多样性为物质基础的。在人类文明进步的历史进程中, 生物多样性提供了人类赖以生存和发展的主要物质来源, 具有不可替代性。

生物多样性主要包含物种多样性、遗传多样性和生态系统多样性三个层次, 其中物种多样性是最基本的层次, 它在很大程度上决定着另外两个层次。另一方面, 物种并不能独立存在, 而是与其他物种和生境组合在一起, 形成一个相互联系的整体, 也就是说, 它必须与其他物种共存于群落之中。这就回到了本专辑的主题: 群落及群落生态学, 也说明了群落及研究群落的重要性。

群落(community)是一个古老的术语, 虽然难以确定它是什么时候、由谁提出的, 但肯定早于“生态学”一词。在早期, 生态学的发展史实际上就是群落生态学的发展史, 生态学研究也主要是观察和描述群落, 尤其是植物群落。植物群落是不同植物在长期环境变化中相互作用、相互适应而形成的组合。有人认为, 最早提出植物群落概念的是大分类学家、瑞典人林奈(Carolus Linnaeus), 那是18世纪中叶的事了(昭田真, 1979)。后来, 大地理学家、德国人洪堡(Alexander von Humboldt)于1807年发表

《植物地理学文集》, 提出了相互联系的群落观点, 对群落研究产生了重要影响。1859年, 达尔文(Charles Darwin)发表著名的《物种起源》, 提出了竞争的概念, 推动了人们对群落中种间和种内相互关系的研究。之后, 丹麦生态学家瓦尔明(Eugenius Warming)把过去植物群落学中零散的知识整理成系统的著作, 这就是《以植物地理学为基础的植物分布学》(1895)。在书中, 他不仅对植物群落进行了分类, 还提出演替和物种起源的问题, 对后来英美学者的植物群落学研究产生了深刻的影响(Worster, 1994)。

经过百余年的积淀, 群落研究终于在20世纪20–40年代达到鼎盛时期。在此期间, 不同观点和流派在各国传统研究的基础上纷纷发展起来。概括来说, 主要有三大学派: 法瑞学派、英美学派和苏俄学派。法瑞学派强调植物群落调查和群落分析; 英美学派重视群落与环境的关系, 尤其强调群落演替的研究; 苏俄学派则重视群落研究与土壤的结合。在这三个学派中, 以英美学派的影响最为深远。该学派以美国生态学家F. E. Clements为代表, 他提出整体论观点(holistic concept), 即把植物群落看成是一个整体, 类似于一个有机体, 称超有机体(super-organism)。同时, 该学派以群落动态为主导思想, 系统研究了植物群落的演替, 提出了顶极群落(climax)的概念, 认为所有生境的植物群落最终都能演替到与区域气候相一致的顶极群落, 即单一顶极群落(monoclimax) (Clements, 1916, 1936)。以A. G. Tansley为代表的英国植物群落学研究也承认Clements的整体论和顶极群落观点, 但在对群落的认识和分类方面却有着明显的区别(Tansley, 1920,

1935), 他提出了多元顶极 (polyclimax) 的观点。与 Clements 的观点相反, 另一位美国植物生态学家 H. A. Gleason 提出了群落的个体论观点 (individualistic concept), 他认为群落的存在依赖于其特定的环境, 而环境却在空间和时间上不断变化着, 因而群落的分布是连续的, 群落之间不应有边界, 或者说群落的分类是不可能的 (Gleason, 1917, 1926)。也就是说, 他强调偶然性和随机性对群落形成和维持的重要性。但直到 20 世纪 50 年代由 Robert H. Whittaker 等人提出环境梯度理论后, 这些观点才得以承认。

Clements 与 Gleason 之争实际上是群落构建中的确定性与随机性之争。近年来, 群落中性理论的兴起, 又将这场历久弥新的观点之争推向了高潮。

经过了二战后的经济复苏和发展, 以及国际生物学计划 (IBP)、人与生物圈 (MAB) 和国际地学—生物学计划 (IGBP) 等重大国际研究计划的相继实施, 人们对群落的认识有了进一步提高。进入 20 世纪 90 年代, 以揭示物种多样性格局和机制为核心的群落生态学研究再次进入辉煌时期, 群落生态学成为生态学理论研究中最为活跃的分支。尽管在 20 世纪 70–80 年代就有过关于群落演替与生态位关系的激烈争论, 但一些重要的新观点、新假说和新理论, 如种库假说、中性理论、生态学代谢理论、中域效应假说等等, 都是于 90 年代以后提出和发展起来的。能量假说、历史成因假说和稍早提出的 Rapoport 法则也在这一时期得到了大量数据的检验。

2004 年, 我们曾在《生物多样性》发表了一期专辑 (第 12 卷第 1 期)。在那期专辑上, 我们主要利用自己实际调查的数据, 分析了我国山地植物群落的结构和物种多样性特征。今天, 为总结群落生态学理论的最新研究进展, 同时也让读者能系统地了解这些最新的研究成果, 我们组织撰写了这部专辑。专辑的大部分文章反映了过去 10 多年, 北京大学生态学系部分师生在长期野外工作的基础上, 学习和研究群落理论的心得, 希望与大家共享, 并希望以此为推动我国群落生态学的发展尽自己的一份努力。

本专辑包括三部分, 共收录 13 篇文章。第一部分主要介绍植物群落清查方法和技术指标, 试图为我国必将要开展的植物群落清查工作提供基础材料和技术储备 (见本期 533–548 页)。第二部分包含 10 篇文章, 系统介绍群落多样性的主要理论和假说, 分别是种—面积关系 (本期 549–559 页)、Rapoport 法

则 (本期 560–567 页)、中域效应假说 (本期 568–578 页)、群落中性理论与生态位理论 (本期 579–593 页)、负密度制约假说 (本期 594–604 页)、种库假说 (本期 605–612 页)、能量假说 (本期 613–624 页)、生态学代谢理论 (本期 625–634 页), 以及地史成因假说 (本期 635–643 页)。其中, 负密度制约假说来自中科院植物所马克平研究组。最后部分包含 3 篇文章, 分别讨论 Rapoport 法则在解释神农架物种多样性垂直格局中的应用 (本期 644–651 页), 我国陆栖哺乳动物的多样性格局及其环境解释 (本期 652–663 页), 以及我国自然保护区分布现状及其合理布局 (本期 664–674 页)。通过本专辑的出版, 希望读者能对群落中的物种多样性理论有比较全面的了解。

最后, 值此专辑出版之际, 感谢我的同事和学生们对群落理论问题的经常性讨论, 他们主要是唐志尧、沈泽昊、王襄平、王志恒、贺金生、郑成洋、朴世龙、韩文轩、牛克昌、乔秀娟、刘怿宁、王少鹏等; 感谢加拿大 Alberta 大学的何芳良教授对“群落构建的中性理论与生态位理论”一文的重要贡献, 也感谢《生物多样性》杂志主编马克平先生和编辑部在编辑出版过程中所给予的巨大支持和帮助。

参考文献

- Clements F (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Clements F (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, **24**, 252–284.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species*. New American Library, New York.
- Gleason H (1917) The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **44**, 463–481.
- Gleason H (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53**, 7–26.
- Makoto Numata (沼田真) (1979) *Methods for Ecological Study* (生态学方法论). Kokin Shou-in (古今书院), Tokyo. (in Japanese)
- Tansley A (1920) The classification of vegetation and the concept of development. *Journal of Ecology*, **8**, 118–149.
- Tansley A (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**, 284–307.
- Warming E (1895) *Plantensamfund-Grundtræk af den økologiske Plantegeografi*. P. G. Philipsens Forlag, Kjøbenhavn.
- Worster D (1994) *Nature's Economy: A History of Ecological Ideas*. Cambridge University Press, London.

(责任编辑: 周玉荣)