

内容简介

本书从植物与环境之间的关系着手,以生态适应和协同进化为主线,从植物在生态系统中的功能地位出发,依次分析群落、种群、个体等不同层次上植物的生态现象,并将每个层次的基础理论与实际应用有机结合。

本书力求反映植物生态学发展的最新动态,将生态系统服务、Meta-种群、构件理论、生物入侵及转基因植物等前沿领域及热点问题在相应章节中进行了介绍;各章都有思考题、推荐读物和推荐网络资源,以方便学生复习和扩大知识面,提高学生的学习能力和综合素质。

本书主要供高等学校生态学、生物科学、环境科学等相关专业师生使用,也可供从事生态学、环境保护领域以及农、林、水等行业的科技工作人员使用和参考。

图书在版编目(CIP)数据

植物生态学/姜汉侨等编著. —2 版. —北京:高等教育出版社,2010.5
(2018.6 重印)

ISBN 978 - 7 - 04 - 029130 - 8

I . ①植… II . ①姜… III . ①植物生态学 - 高等学校 - 教材
IV . ①Q948.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2010)第 042819 号

策划编辑 吴雪梅 责任编辑 高新景 封面设计 张志奇
责任绘图 尹 莉 责任印制 赵义民

出版发行	高等教育出版社	网 址	http://www.hep.edu.cn
社 址	北京市西城区德外大街 4 号		http://www.hep.com.cn
邮政编码	100120	网上订购	http://www.landraco.com
印 刷	潮河印业有限公司		http://www.landraco.com.cn
开 本	850 × 1168 1/16		
印 张	20.75	版 次	2004 年 6 月第 1 版
字 数	450 000		2010 年 4 月第 2 版
购书热线	010 - 58581118	印 次	2018 年 6 月第 6 次印刷
咨询电话	400 - 810 - 0598	定 价	36.80 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物 料 号 29130 - A0

第2版前言

虽然在本教材编写之初便借鉴了国外生态学优秀教材的知识结构,遵循“宏观着眼、层层解剖”的原则,按“生物圈与生态系统—植被与植物群落—植物种群生态—个体生态”的顺序组织编写,但编著者一直未能释怀。原因是这种编写方式是国内此前的生态学教材几乎没有用过的,而打破惯例往往要冒风险。直到2004年本教材问世并持续获得广泛应用和赞许后,这才使我们悬着的心稍微安稳下来。目前,国内高校开设“植物生态学”或相关课程时,选用本教材比较普遍,而且不少高校和科研院所在研究生招生时也选用本教材作为考试指定参考书。在教材使用过程中,很多高校相关课程的主讲教师和青年学子在认同本教材的体系结构及内容有助于读者形成生态学应有的宏观视野、生态视角及创新思维的同时,也提出了不少宝贵意见。这些意见中的一部分在每次重印前就进行了补正,但更多的建设性意见难以在一般性的文字补充中得到很好体现。2007年本教材被列为普通高等教育“十一五”国家级规划教材,从而使我们得以跳出原有的固定框架来审视全书,全面吸收读者的意见,使这部教材在满足国家级规划教材定位的同时,还能更好地满足读者的多方面的需求。

随着高等教育“质量工程”的推进,2003年以来教育部开始组织编写《高等学校生态学本科专业规范》,段昌群教授负责组织该规范的编制工作。经过教育部高等学校环境科学类专业教学指导分委员会的多次讨论,并在全国相关高校反复征求意见,确立了该专业9门核心课程,“植物生态学”即是其中一门。因此本教材进行再版修订时,与该规范要求的课程核心知识内容、知识点进行了无缝对接。由于本教材的使用对象不仅仅是综合性大学的生态学专业,还有农、林、水、环保、生物科学、生物技术等相关学科门类及其专业,因而在修订时也考虑到普适性的需要,尽可能使植物生态学的理论和应用有机地融合为一体,使学科前沿热点与解决实际问题有机贯通,满足本科教育对人才培养“宽口径、厚基础、重能力、强素质”的定位需求。

本教材再版修订时,我们广泛征求了国内专家和同行的意见,特别是李文华、冯宗炜、林鹏、方精云、马克平、彭少麟、陈家宽、王仁卿、周浙昆等先生提出了很多建议。本教材的编写作为环境科学国家特色专业建设和云南省生态建设与可持续发展研究基地、云南省高等学校高原山地生态与资源环境重点实验室的工作内容,得到了云南大学校、院各级领导的高度重视,得到了环境科学与生态修复研究所、生态学与地植物学研究所、环境科学系、生态学系的大力支持,特别是高等教育出版社林金安主任、吴雪梅副主任、高新景编辑等同志的宝贵支持,谨此一并致谢。

本教材第2版由姜汉侨教授、段昌群教授担任主编,杨树华教授、苏文华教授和王崇云副教授任编委,仍按第1版的分工协作完成。姜汉侨、段昌群负责全书统稿工作。初稿完成后,付登高、侯秀丽等博士生,阎凯、李博、韩金保等硕士生以读者的身份对初稿进行了认真的审读,对提高和完善书稿发挥了不可替代的作用,对此表示感谢。

教材编写是一项没有止境的工作。书稿修改的次数越多,感到需要提高的地方就越多。为此,希望使用者对书中存在的问题和错误提出宝贵的意见(电子邮件请发给段昌群,邮件地址为cn-ecology@126.com),以便再次修订时进行补充和完善。

《植物生态学》编写组

2010年2月

第1版前言

在已故老一辈生态学家曲仲湘教授的带领下,由云南大学编写出版了《植物生态学》教材(人民教育出版社1980年第一版,高等教育出版社1983年第二版),在国内生态学界得到了广泛的认同,在长达20多年的生态学教学和人才培养中发挥了重要作用。很多兄弟院校和科研机构多次希望我们对该教材进行修编,但随着学科发展和高校生态学专业教学改革的推进,对本科有关专业生态学基础课进行了调整,植物生态学的课程定位一时难以确定,教材编写工作因而处于停滞状态。1999年,云南大学段昌群教授主持承担了教育部国家理科基础科学教学和研究人才培养基地建设国家名牌课程项目“生态学教学内容的优化与植物生态学教材的编写”。经研究分析,基本理清了涉及该教材编写的基本问题。随后,教育部环境科学教学指导委员会生态学分委员会和中国生态学会教育委员会在昆明联合组织召开“全国高校生态学教学工作研讨会”,对包括植物生态学在内的生态学系列课程基本内容及教材的编写思路进行了讨论和认定,从此教材编写正式启动。2001年云南大学生态学成为国家级重点学科后,进一步推动了教材编写的工作进程。

根据学科发展状况,本教材借鉴了国外有关植物生态学教材的内容组织方式,遵循“宏观着眼、层层解剖”的原则,按“生态系统中的植物及其环境—植被与植物群落—植物种群生态—个体生态”的顺序组织安排内容。就本科教材而言,这种体例围绕植物在生态系统中的地位与作用,以植物群落与种群为基础及核心向宏观及微观延伸,对掌握植物生态学的学科体系,了解学科研究的基本特点是有帮助的。全书内容分为四个部分共十三章。在编写中不断调整,先后共七稿。本教材主要面对高等学校生态学专业、植物学专业、环境科学专业,也可供自然地理学专业,以及高等师范院校和农林院校有关专业使用。

国内专家和同行孙儒泳、李文华、林鹏、祝廷成、宋永昌、杨持、钟章成、方精云、盛连喜、马克平、常杰等教授审阅了大纲,提出了宝贵的意见和建议。我校生态学与环境科学系、生态学与地植物学研究所的金振洲、王焕校、吴玉树、党承林、王宝荣、欧晓昆、吴兆录、周鸿等教授也审阅了大纲。本书编写作为“生态学国家重点学科”和“云南生物资源保护与利用国家重点实验室培育基地”的建设内容,得到了云南大学校、院领导的高度重视。高等教育出版社林金安编审在本书的编写和出版过程中给予了宝贵支持,并做了大量协调工作。谨此一并致谢。

本教材由姜汉侨教授任主编,段昌群教授任副主编,五人共同编写。第一、二、四、五章由姜汉侨教授编写;第三、十一、十三章由段昌群教授编写;第六、七章由杨树华教授编写;第八、九、十章由王崇云副教授编写;第十二章由苏文华副教授编写。姜汉侨负责全书统稿,段昌群协助完成第三部分(种群生态)和第四部分(个体生态)的统稿。丁圣彦教授参加了第五章的编写,姜怡娇完成了部分图件的清绘、文字编排和索引的制作等。肖炎波博士、郭晓荣博士参与了初稿的校读工作。

我们尝试对国内传统植物生态学教学内容的组织进行重大调整,脱离我们久已习惯了的从个体到群体的编写模式,也是基于多年来教学经验的总结。因此,调整顺序与其说是内容的重新安排,倒不如说是思维方式的一种转变。

限于编写者水平,本教材中错误和疏漏一定不少,希望使用者提出宝贵意见,以便进一步修订和完善(电子邮件请发给段昌群, chqduan@ynu.edu.cn)。

《植物生态学》编写组

2004年2月

目 录

第一部分 导论

第一章 绪论	3
1 生态学的学科范畴	3
1.1 人与自然	3
1.2 生态学的定义	4
2 植物生态学研究的基本内容	4
2.1 植物与环境	5
2.2 植物种群与植物群落	5
3 植物生态学的内容体系及研究特点	6
4 植物生态学发展简史	6
4.1 植物生态学的历史前期	6
4.2 植物生态学的建立	7
4.3 植物生态学的新进展	8
小结	9
思考题	10
推荐读物	10
推荐网络资源	10
第二章 植物的生存环境	11
1 地球的物理环境圈层	11
1.1 大气圈	11
1.2 水圈	12
1.3 岩石圈(及土壤圈)	12
2 生物圈	12
2.1 生物圈的概念	12
2.2 生物圈中的植被及其环境	13
3 环境因子的分类	14
4 环境因子的生态学分析	14
4.1 生态因子作用的综合性	14
4.2 主导因子和限制因子	15
5 环境的尺度	16
5.1 环境的尺度和植物的层次	16
5.2 空间和时间尺度	16

小结	17
思考题	17
推荐读物	17
推荐网络资源	18
第三章 植物在生态系统中的作用	19
1 植物在生态系统中的地位	19
1.1 生态系统中的生产者	19
1.2 植物在生态系统中与其他功能成分之间的协同关系	21
2 初级生产	22
2.1 初级生产力的概念	23
2.2 影响初级生产的主要因素	24
2.3 初级生产力的分布	32
3 植物与生态系统的功能	33
3.1 植物与生态系统的物质生产	33
3.2 植物与生态系统的能量流动	34
3.3 植物与生态系统的物质循环	35
3.4 植物对生态环境的改良与调节	37
4 植物与生态系统的平衡	39
4.1 植物在生态平衡中的基础地位	39
4.2 植物的生物多样性与生态平衡	40
5 植物与生态系统的生态服务	41
5.1 资源保障	41
5.2 环境支持	43
小结	44
思考题	45
推荐读物	45
推荐网络资源	46

第二部分 植物群落生态

第四章 植物群落的结构	49
1 植物群落的植物种类组成	49
1.1 群落的最小面积	49
1.2 群落种类成分的数量特征	50
1.3 群落组成成分的分析	56
2 群落的垂直与水平结构	59
2.1 群落的垂直结构(成层性)	59
2.2 群落的水平结构	62

3 群落的外貌	62
3.1 层片结构(生活型组成)	62
3.2 生活型谱	64
3.3 层片与层次	65
小结	65
思考题	66
推荐读物	66
推荐网络资源	66
第五章 植物群落的动态变化	67
1 植物群落的形成和发育	67
1.1 植物的迁移、定居和竞争	67
1.2 植物群落形成的过程	70
1.3 植物群落发育的时期	71
1.4 植物群落的周期性和年际变化	72
2 植物群落原生演替的模式	74
2.1 旱生演替系列	74
2.2 水生演替系列	75
2.3 演替的进展和逆行	77
2.4 关于演替顶极理论	78
3 植物群落的次生演替	80
3.1 次生演替的一般类型	80
3.2 次生演替的规律及应用	83
3.3 植被的恢复与重建	84
小结	85
思考题	85
推荐读物	86
推荐网络资源	86
第六章 植被分类及主要类型	87
1 植被分类及其研究途径	87
1.1 植被分类的目的	87
1.2 植被分类的途径	88
2 基于植物区系的群落分类	92
2.1 群落类型的综合特征	92
2.2 群落分类的一般步骤	95
3 中国植被分类的系统和单位	96
4 地球上的主要植被类型及其特征	98
4.1 常绿木本群落	98
4.2 雨林木本群落	101

4.3 照叶木本群落	103
4.4 硬叶木本群落	106
4.5 夏绿木本群落	107
4.6 针叶木本群落	108
4.7 雨绿干燥草本群落	109
4.8 夏绿干燥草本群落	110
4.9 中生草本群落	111
4.10 湿生草本群落	112
4.11 水生草本群落	113
4.12 干荒漠群落	114
4.13 冻荒漠群落	114
5 植被制图	115
5.1 植被图的种类	115
5.2 植被制图的基本要求	116
5.3 植被制图的步骤	117
5.4 3S 技术在植被制图中的应用	118
小结	120
思考题	121
推荐读物	121
推荐网络资源	121
第七章 植被的分布和植被区划	123
1 气候与植被	123
1.1 气候	123
1.2 植被在“理想大陆”上的分布图式	124
2 植被分布的水平地带性	126
2.1 纬度地带性	126
2.2 经度地带性	127
2.3 中国植被的水平地带性分布	127
3 植被分布的垂直地带性	127
3.1 植被分布的垂直带	128
3.2 植被垂直带与水平带	128
3.3 经度对植被垂直带谱的影响	129
4 地带性植被的过渡类型	130
4.1 纬度地带性植被的过渡带	130
4.2 经度地带性植被的过渡带	131
5 区域性植物群落的分布	131
5.1 区域性的植物群落调查	131
5.2 区域内植被类型的多样性分析	131

5.3 地形对群落分布的影响	132
5.4 植物群落的边界	134
6 植被区划	134
6.1 植被区划的原则和依据	134
6.2 中国植被分区的单位和系统	136
6.3 植被区划成果的应用	138
小结	139
思考题	140
推荐读物	140
推荐网络资源	140

第三部分 植物种群生态

第八章 植物种群的分布与数量	143
1 种群概念与植物种群的特点	143
1.1 种群的概念	144
1.2 种群的特征	144
1.3 植物种群的特性	145
2 种群的分布	148
2.1 种群的空间分布	148
2.2 种群内个体的分布格局	150
2.3 集合种群(Meta-种群)	155
3 植物种群的数量特征	156
3.1 植物种群的数量取样	156
3.2 种群的数量和密度	158
3.3 种群的年龄结构	159
3.4 植物的构件种群	161
小结	164
思考题	165
推荐读物	165
推荐网络资源	165
第九章 植物种群的动态和调节	166
1 植物种群数量动态的描述	166
1.1 生命表及其编制	166
1.2 Leslie 矩阵	170
1.3 存活曲线	172
1.4 种群增长模型	174
1.5 植物构件增长与个体增长	177

2 影响植物种群动态的因素	177
2.1 生殖生态学特征	177
2.2 种群生活周期	180
2.3 干扰与灾变	185
3 植物种群调节	185
3.1 密度制约	185
3.2 非密度制约	188
3.3 无性系生长	190
小结	190
思考题	190
推荐读物	191
推荐网络资源	191
第十章 植物种群的质量与种间关系	192
1 植物种群适应与分化的遗传基础	192
1.1 植物种群遗传结构概述	193
1.2 植物种群的遗传多样性	195
2 植物种群的基因频率变化	198
2.1 Castle-Hardy-Weinberg 定理	198
2.2 引起种群基因频率变化的因素	198
3 植物种群的生态分化与进化	201
3.1 植物种群的生态分化	201
3.2 种群生态分化的成因与遗传来源	201
3.3 植物种群的生态分化与物种形成	202
4 植物种群的数量与质量变化	205
4.1 种群数量与质量的关系	206
4.2 遗传多样性与进化灵活度	206
4.3 过度利用与物种灭绝	207
5 植物种群生态分化中形成的种间关系	208
5.1 竞争	209
5.2 他感化学作用	211
5.3 偏利共生	213
5.4 互利共生	215
5.5 寄生	218
5.6 植物与食草者	219
5.7 食虫植物	222
小结	222
思考题	223
推荐读物	223

推荐网络资源	223
--------------	-----

第四部分 植物个体生态

第十一章 植物的生态适应	227
1 植物对环境的适应	227
1.1 生态适应的概念	227
1.2 环境与植物的适应性	228
2 植物的生活史格局	230
2.1 资源配置	231
2.2 生活史格局的类型	236
3 植物对极端环境的适应与进化	239
3.1 植物对极端自然环境的适应与进化	239
3.2 植物对环境污染的适应与进化	241
4 植物的趋同适应和趋异适应	242
4.1 植物的生态型	242
4.2 植物的生活型	246
小结	248
思考题	249
推荐读物	250
推荐网络资源	250
第十二章 植物与自然生态因子的关系	252
1 植物与光的生态关系	252
1.1 光对植物的生态作用	252
1.2 植物对光的生态适应	257
1.3 光合作用的不同碳代谢途径对环境的适应	261
2 植物与温度的生态关系	262
2.1 温度的生态作用	262
2.2 植物对温度的适应	267
3 植物与水的生态关系	270
3.1 水对植物的生态作用	270
3.2 植物对水因子的生态适应	272
3.3 以水分为主导因子的生态类型	275
3.4 植物对极端水分条件的适应	277
4 植物与土壤的生态关系	278
4.1 土壤的性质与植物的生态关系	279
4.2 以土壤为主导因子的植物生态类型	284
小结	288

思考题	288
推荐读物	288
推荐网络资源	289
第十三章 植物与人类活动的生态关系	290
1 人类优化植物生存环境,扩大植物分布	291
1.1 植物的引种	291
1.2 植物引种的基本原则	292
2 环境污染与植物的生态关系	292
2.1 环境污染对植物的影响	292
2.2 利用植物防治环境污染	294
3 植物生物入侵与生物安全	296
3.1 生物入侵的概念	296
3.2 植物生物入侵带来的生态问题	296
4 转基因植物的释放及生态风险	299
4.1 转基因作物的潜在生态影响	299
4.2 转基因植物释放的生态风险评估	301
小结	302
思考题	302
推荐读物	303
推荐网络资源	303
主要参考文献	304
索引	310



第一部分 导论

植物生态学产生自人类利用植物和植被资源的实践活动中,研究植物与环境间的相互关系。随着人类活动范围的拓展和强度的深化,对自然的干扰和改变达到了前所未有的程度,资源短缺、环境污染、生态恶化普遍发生并日益扩展,成为制约人类社会生存和发展的瓶颈。植物生态学从整体论出发,以植物和植物群体为对象,提供一条人类认识自然的途径和方法,强调生物与环境之间的系统整合、互动依存、协同发展,注重剖析自然生产力的维持条件和发挥生态功能的过程,为人类合理利用自然资源、科学保护生态环境、维护生态安全提供知识储备和理论指导。

植物生态学以群落和种群为基础与核心,着眼于植物在生态系统中的作用,植根于植物生存和发展的条件及过程。导论部分在介绍本学科的知识定位和历史沿革的基础上,从分析植物与环境关系入手,让读者初步认识植物生命活动的环境约束及其支持作用,进而理解植物在地球生物圈及生态系统中的结构地位与功能作用,为后面深入学习植物的群落生态学建构思维空间和深化的视角。

第一章 绪论

本章目录

- 1 生态学的学科范畴
 - 1.1 人与自然
 - 1.2 生态学的定义
- 2 植物生态学研究的基本内容
 - 2.1 植物与环境
 - 2.2 植物种群与植物群落
- 3 植物生态学的内容体系及研究特点
- 4 植物生态学发展简史
 - 4.1 植物生态学的历史前期
 - 4.2 植物生态学的建立
 - 4.3 植物生态学的新进展
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

1 生态学的学科范畴

1.1 人与自然

在人类历史上,人与自然和谐相处始终是一个亘古不变的主题,这是因为人类的生存与发展有赖于自然界提供的资源与环境,也就是有赖于生物圈的存在。

(1) 生物圈与生态系统 生物圈 (Biosphere) 是地球表面上生命活动最为活跃的圈层,它处于大气圈、岩石圈和水圈的界面上。生物圈的自然单元是生态系统 (Ecosystem), 它因生物的生命活动而具有沟通无机界和有机界之间能量与物质转化的特殊功能,形成了适于生命存在的环境,成为支持复杂多样的生命活动的庞大系统。同时,生物圈源源不绝地制造各种“生物产品”,成为人类生活资料最基本的来源。因此,保护自然,实际上就是保护生物圈的结构与功能。

(2) 生态系统与植被 生态系统包括生命系统与非生命系统两大组成部分。生命系统中的生物类群及其种类复杂多样,但主体是由绿色植物构成的植被 (Vegetation)。作为生态系统的第一性生产者,植被把无机物质转化为有机物质、把光能转化为化学能的作用是不可或缺和不可代替的,植被在物质生产的同时创造了适于生物生存的环境,为动物和微生物提供了食料和栖息地。这样,生物与环境之间的关系就由植物起始,扩展到各类生物之间,形成一个结构极其多样的网络。如果植被不复存在,则依赖植被而生存的其他生物亦将随之消失。这样看来,植被是生

态系统的主体和可见标志。作为人类社会经济发展的基础,植被是可再生资源的集合体,也是人类用以维护良好生态环境的基本手段。

人类在利用自然的过程中不断认识自然,植物生态学就是在这样的过程中逐步形成的。

1.2 生态学的定义

德国科学家 Haeckel(1834—1911)于 1866 年提出了生态学(Ecology)一词,并定义为“研究有机体与环境间相互关系的科学”,规定了生态学的研究领域和基本内容。植物生态学和动物生态学也一直沿用这个定义。同时,由于 Ecology 和 Economics 来自同一字源,有些学者提出:生态学应理解为自然的经济学(Economy of Nature),是“管理自然的科学”。其实,Haeckel 在 1870 年就曾对他在 1866 年提出的生态学这个词的理解所作的详细解释中表达了这个意思:“我们把生态学理解为与自然经济有关的知识,即研究动物与它的无机和有机环境之间的全部关系,此外,还包括与它有着直接或间接接触的动、植物之间的友好的或敌意的关系。总而言之,生态学就是对 Darwin 所称的生存竞争条件下的生物相互之间那种复杂关系的研究”(引自 McIntosh,1985)。

1935 年,英国植物生态学家 Tansley 在植物群落演替理论的基础上,提出了生态系统的概念,并定义为:“一个物理意义上的整个系统,它不仅包括各种生物,而且包括了构成我们称之为生物群(Biome)环境的全部物理因子,即最广泛意义上的生境因子。”他认为,生态系统中的能量流动、物质循环维持着相对的生态平衡,这是由于其中各类生物成员与其周围环境之间存在着能动的相互关系,存在着自我维持和调节控制的能力。Eugene P. Odum 围绕着生态系统及其结构和功能这一中心,编写了具有相当影响力的教科书《生态学基础》(Fundamentals of Ecology,1952,1st ed.),并明确定义:“生态学是研究生态系统的结构和功能的科学。”在这个理论框架中,生态系统以生物群落为主体,动物、植物和微生物各按其在系统的营养结构中的作用(生产者、消费者、还原者)定位,共同完成自然界物质和能量的转化,自然界一切生态关系和生态过程都在各类生态系统中发生。生态系统因而成为了现代生态学研究的对象实体。

以上对生态学的几个定义各有侧重。迄今为止,一般仍沿用原有的定义,即生态学是研究生物与环境间相互关系的科学,只是在理解上有了新的扩展,融入了生态系统和自然经济的思想和内容。

对学科理解的不断完善反映了人类对自然界认识的进步,也反映了人们在合理利用资源及生态建设中对生态学的要求。这些,就是生态学继续发展的动力所在。

2 植物生态学研究的基本内容

植物生态学是生态学中较早形成的一门学科,研究植物与环境间的相互关系,包括环境对植物的影响,植物对环境的适应和对环境的改造。

2.1 植物与环境

植物离不开环境,因为植物必须直接从自然环境中摄取各种物质以建造自身,并要求一定的外部环境条件以保证生命活动的进程。所以,植物与环境的关系是与生俱来,而且是无时无刻不在的。不同种类的植物对环境的要求各不相同,而外界环境有其自身的发展规律,并不以植物的需求为转移。面对复杂多样和不断变动的环境,植物必须通过调节内部机能,以维持和扩展自身汇集资源和繁衍后代的能力,这就是“生态适应”的实质。这就是说,在植物与环境的相互关系中,环境如何影响植物、植物又如何适应环境都是要由植物的生存和生活状态表现出来。环境是主导的,植物是主动的。

地球表面上植物千姿百态,环境复杂多样,植物与环境间的关系十分错综复杂。而引发植物与环境间一系列生态关系产生的最初动因,是植物的扩散性和群居性。在自然界,植物的扩散与群居普遍存在。群居性导致群落的形成,引发植物与环境、植物与植物间错综复杂的生态关系;扩散性则因环境的多样性而导致植物种群的生态分化。

2.2 植物种群与植物群落

植物种群 任何植物必属于某一个种,而物种是以种群(Population)的形式存在的。植物种群总是不断散播繁殖体以扩展生存空间,因而总是会在新的地点“遭遇”到不同程度的、新的环境条件。不同的植物种类,其适应能力有强弱之分;即便同一种植物的个体之间,生活力也有高低之别。其结果是:有的植物种类因缺乏适宜的环境条件而不能在新的地点存活;而有的种类却因适应能力很强而不断扩大个体数量和生存空间,并在适应过程中形成一些新的性状。如果变化的方向较为稳定和持续,日积月累,植物变化的性状就会存留下来,成为植物界进化总过程中的阶段性积累。由此可见,生态分化表现为植物个体的性状改变,却是环境影响下种群分异的过程。

植物群落 在植物种群不断扩散和变化的同时,不同种类的植物又总是聚集生长在一起。靠近生长的植物之间或者相互依存、相互结合,或者相互排斥。最后,就会由一定的植物种类组成为一个有规律的生态结合体,称为植物群落(Plant Community, Phytocoenos)。各个群落(Community)适应于一定的自然环境条件,均有其一定的空间位置,在自然界有规律地重复出现,体现了群落与环境的统一。每个群落又都是一个动态系统,它在物质和能量的转化过程中不仅完成物质生产,同时实现了其特有的“自我维持和自我调节”及“抵抗外界干扰”的整体功能。各种植物群落的分布显示了自然生产力的布局;群落之间在物质、能量和物种等方面频繁交流也维持了自然的生态稳定性。

种群和群落的性质及其间的相互关系,影响到生态系统的结构与功能,也反映了资源的消长,并预示着环境的变动。由这两部分结合所产生的生态关系和生态过程就是植物生态学研究的中心内容,种群与群落也就成为了植物生态学研究的基础与核心。

3 植物生态学的内容体系及研究特点

面对复杂的自然系统,生态学从整体论出发寻求科学认识的新途径,即:通过整体来认识部分,通过高层次来认识低层次。基于这样的认识,就可以采用“宏观着眼,层层解剖”的方式,把植物生态学的基本内容按如下顺序安排:

- (1) 生物圈是地球特有的生命支持系统,其自然单元是生态系统;
- (2) 生态系统以植被为主体,植被是生态系统的第一性生产者,是无机界和有机界之间物质和能量转化的枢纽;
- (3) 植被以植物群落为基本单位,其基本特征是在一定的空间尺度内植物与植物之间成为一个整体,并与其所在的环境形成一个功能实体,群落结构的完善程度与其功能状况密切相关;
- (4) 植物群落由植物种群组成,种群在和外部条件的互动变化中发生生态分化,并影响到群落的生物多样性结构;
- (5) 生态分化表现为植物不同的个体群产生的变异,这种变异是在多种生态因子共同作用下、以主导因子为核心驱动力的适应性调整。

据此,植物生态学研究遵循“整体着眼,部分着手;功能着眼,结构着手;动态着眼,静态着手”的原则;强调时间和空间的关联以及外部和内部因素的结合;注意观察自然,把每一个具体的生态现象和生态过程放在一个更大的背景下去考察。这些,也就是植物生态学研究的特点所在。

与植物生态学密切相关的应用性学科,主要的如森林生态学、草原生态学和农业生态学等等,因对象专一,研究的侧重点及范围各有不同,但基本原理还是一致的。

4 植物生态学发展简史

4.1 植物生态学的历史前期

科学是人类对自然认识的不断总结,植物生态学的形成与发展始终是与人类社会发展的需要紧密相连的。根据已有记载,古希腊哲学家 Theophrastus(公元前 370—公元前 285 年)曾从欧洲东部直到印度,沿途考察植物的分布,注意到不同地区生长的不同植物和植被类型。中国的古籍《管子·地员篇》(约公元前 200 年以前)也已记载有江淮平原上沼泽植物的带状分布与水文、土质的关系。其后很长时期,各国在农林业生产、土地开发和植物资源利用中,逐步积累了大量有关植物与环境相互关系的资料。

18 世纪欧洲大陆资本主义兴起,由于经济发展的需要,有些国家派出了探险船舰,航行到世界各地去寻找资源。到 19 世纪中期,许多著名的生物学家曾在这些航行中取得了有关生物学和地理学方面的丰富资料。其中,有重大贡献的如德国 A. Humboldt (1769—1859) 与英国的 Darwin (1809—1882) 等。Humboldt 的专著《植物地理学知识》发表于 1807 年,对世界的植物分布做了理论上的阐述,创立了植物地理学。Darwin

著名的《物种起源》一书,发表于 1859 年,创立了生物进化学说。这两位科学家都具有广博的科学知识,又有对自然现象敏锐的洞察力和缜密的分析力。他们通过植物地理分布和进化论的大量材料,做出了各自的科学概括,成为植物生态学正式诞生前的重要文献和理论依据,为植物生态学的形成奠定了基础。

4.2 植物生态学的建立

“早期的生态学,往往被贬为完全不是一门科学,而只是一种观点。人们用了将近一个世纪的努力,去为复杂的自然现象建立了概念、方法和理论体系。即使如此,生态学也只是被为数不多的从事学术和应用研究的生物学家,以及牧业、林业、渔业和狩猎区的管理人员所熟悉……他们关注着以种群和群落形式出现的生物组织与它们环境的关系”(McIntosh, 1985)。

1895 年,E. Warming (1845—1923) 的著作《以植物生态地理为基础的植物分布学》(德文版,1909 年译为英文版时书名改为《植物生态学》)问世。在这本书中,他把从 Humboldt 以来积累的大量知识进行了系统整理,并以生境特点为依据,提出了一个群系纲一群系一群丛的植被分类系统。三年后,A. F. W. Schimper (1856—1901) 的专著《以生理学为基础的植物地理分布》(1898) 出版。Schimper 从植物生理功能与形态结构、生活力等方面来阐述植物的生态适应;用环境因子的综合作用,来阐明植物分布的多样性;从历史发展的观点,来分析研究植物和群落的起源和发展,从而开辟了生理生态学和进化生态学的广阔道路。以上两本著作对英、美国家的植物生态学的发展起到了极为重要的作用。在同一时期,瑞典的 H. von Post 于 1851 年创立了样方法,对群落进行定量研究。奥地利的 A. Kerner 于 1863 年介绍了研究群落结构和动态的方法。由此,理论框架逐渐形成,一门新兴的学科建立起来了。

植物生态学建立过程中,因地球表面上各个地区的植被及自然环境的差异,发达国家植物生态学的研究以地区性特点为背景,在植被资源开发利用研究中各有侧重,形成不同的学派。主要有三大学派:欧洲学派,英、美学派和俄国学派。虽然研究对象都是植被和植物群落,但使用的学科名称却不相同:欧洲学派对称之为植被科学 (Vegetation Science) 或植物社会学 (Plant Sociology),英、美学派称之为群体生态学 (Synecology),俄国学派称之为地植物学 (Geobotany) 或植物群落学 (Phytocoenology)。以后,大多已采用植被生态学 (Vegetation Ecology) 这一名称。

欧洲学派:再分为北欧 (瑞典、挪威、丹麦) 和西欧 (法国、瑞士) 两个学派。北欧学派的代表人物为 Du-Rietz,中心在 Upsala 大学,主要研究对象是森林,以在生态学的分析方法比较细致为特点。西欧学派的中心在瑞士 Zurich 大学和法国的 Montpellier 大学,因此又被称为 Zurich-Montpellier 学派,研究对象是地中海和阿尔卑斯山地以及受到人为破坏的植被。该学派的代表人物为 Braun-Blanquet,研究特点是植被分类的原理和方法,在群落分析上强调植物区系成分,把特征种 (Character Species) 作为群落分类的主要标志。欧洲的这两个学派,以西欧学派影响较大,代表性著作是 Braun-Blanquet 的《植物社会学》(英译本,1932)。

英、美学派:美国是后起的资本主义国家。在建国前,森林占全国土地总面积的

1/2,到19世纪下半叶才开始对农地的开拓和对森林、草地的利用。这个学派的特点是群落的动态研究和关于演替顶极的学说。美国的代表性人物为F. E. Clements,其总结性专著有《植物的演替》(1916)、《植物演替和指示植物》(1928),以及与Weaver合著的《植物生态学》(1925,1938再版)。英国以A. G. Tansley为代表,研究工作主要是森林、草甸和海滨植被及其利用,他的代表著作是Tansley的两本书:《普通生态学》(1932)和《不列颠群岛的植被》(1935,1946—1953再版)。在这两本书里,第一次提出了“生态系统”和“生态平衡”的概念。

俄国学派:俄国的自然植被开发,也是迟至19世纪60年代以后才开始的。农业经济的发展,促进了草原地区大量的土地开垦,因而植物生态学和土壤学的研究同时兴起,形成两者结合的生态-地植物学。他们着重于草场利用、沼泽开发,以及北极地区的开发利用和土地资源评价等。俄国地植物学派的代表人物是苏卡乔夫(Сукачев)。这一学派的代表性著作是苏联生态学家集体编写的《苏联植被》(1940,1956增订)。

虽然着重于植被和植物群落的研究成为了这一阶段的特点之一,但其实在相当长的一段时间里,“生态学家总是在不同的组织层次上工作,从个体生物和种群,到有着具体物种数目的群落、地生物群落、动植物聚集体、各式各样的景观单位,以及最为无所不包的生态系统,他们之中的每一个都需要不同的方法和概念,并且他们在经验上也是相当不同的”(McIntosh,1985)。这样看来,植物生态学在这一阶段实际上处于一种多层次、多侧面和多种要求并举的发展局面。

在中国,1949年前只有少数几位科学家在植物地理、个体生态和群落生态方面做过一些工作。新中国建立初期,为了摸清国家自然资源家底和对地区的开发及治理,对海南岛、东北、西北、西南等地区开展了大规模的科学综合考察工作,其中包括植物资源和植被的调查研究,带动了植物生态学在我国的第一次大发展。全国生态学者集体编写的《中国植被》(1980),是我国植物生态学在这一时期发展的一个标志。

4.3 植物生态学的新进展

1935年,Tansley提出“生态系统”这一科学概念,美国青年科学家Lindeman首先为这个科学设想提供实验证据。他对湖泊中初级生产者和各级消费者的生物量转化进行了定量研究分析,并于1942年提出了“食物链”、“金字塔规律”、“十分之一定律”等,在营养动力学方面做出了卓越的贡献,为生态系统研究奠定了稳固的基础。但生态系统概念在20世纪40年代还悬而未定,正是E. P. Odum通过他的著作把生态系统概念推至生态学前沿。Odum在其著名的教科书《生态学基础》(1952)中,推出了一个新的生态学理论体系。该体系以生态系统为研究对象,以物质和能量转化为中心,以生态系统的结构与功能为重点。这个体系最初被称为生态系统生态学,由于这本教科书广泛地为世界一些国家用为大学教材,而其理论体系也被国际组织广泛使用,因此被认为是现代生态学的代表。俄国地植物学家Сукачев(1945)也曾提出“生物地理群落”(Geobiocoenose)的概念,被认为是“生态系统”的同义词。不过他本人认为:“生物地理群落是植物群落概念的发展。”到1976年,美国学者Robert E. Richlefs发表了名为《自然的经济学》(The Economy of Nature)的生态学教材,把学科内部长期备受关注的这一

重要观点,用对生态学相关内容重新处理的方式做了系统阐明。

20世纪60年代以来,随着工业化与城市化的发展,工业“三废”、农药化肥残毒、车辆尾气、城市垃圾等造成了严重的环境污染。加之发展中国家植被(特别是森林)破坏严重,自然生态系统的自我调节能力大大减弱,水土流失和沙漠化面积增加,水、旱灾害频繁,生态环境急剧恶化。因此,生物多样性保护和环境质量的改善,成为全世界普遍关注的重大问题。“生态”一词被推向社会,对生态学的研究也就成为了主流。

在这样的形势下,一方面,生态学进一步与生理学、遗传学、行为学、进化论等学科相结合,形成了一系列新的领域;另一方面,生态学与数学、地学、化学、物理等自然科学交叉,产生了一些分支学科。除原有按生物类群划分的动物生态学、植物生态学、微生物生态学以外,还有按生物生存环境,社会科学门类,生态过程、效应和行为,生命组建水平,地理空间尺度,行业门类,研究方法等方面加以区分的分支学科,生态学甚至成了自然科学与社会科学相连接的桥梁之一。到目前为止,已见冠以“生态”一词的分支学科名称有上百个。但应该看到,它们并不都是生态学的扩展而有些是相关学科向生态学的延伸。

同时,生态学研究的国际性不断加强。最重要的是20世纪60年代的IBP(国际生物学计划),及后来的MAB(人与生物圈计划)和IGBP(国际地圈-生物圈计划)。为保证世界环境的质量和人类社会的持续发展,资源的可持续利用和环境优化等问题日益突出。在1992年联合国“环境与发展大会”上又提出了《生物多样性保护公约》,促进各国对资源和环境的保护和管理,大大推动了生态学的进一步发展。在这一迅速发展的形势下,植物生态学面临着进一步完善属于自己的科学理论和方法的任务。

植物生态学的形成与发展从未离开过经济社会发展的推动。从资源的开发利用到由此而引发的环境改变,加之工业化和城市化所造成的环境危机,无不因为关系到人类的生存和社会的持续发展而引起关注。经济要发展,资源要利用,环境要保护,彼此间始终存在矛盾。植物生态学从整体论出发,提供一条认识自然的新途径,强调整体协调发展,注重自然生产力合理布局和生态安全,以此规范人类利用自然的各项活动。



植物生态学是生态学的分支学科,研究植物与环境之间、植物与植物之间的相互关系。植物生态学探讨的问题主要包括:环境对植物的决定作用和塑造作用,植物对环境的适应,以及对环境的改造作用。

根据研究对象的不同层次和空间尺度,植物生态学可以分为植物群落生态、植物种群生态、植物个体生态。把植物置身于地球生物圈及生态系统中,按照生态系统—群落—种群—个体依次剖析植物生存环境的特点、适应环境的方式、改变环境的机制,形成从整体着眼、部分入手的生态学分析和解决问题的视角,是现代生态学区别相关学科的方法论。

植物生态学作为在解决经济社会实践过程中不断发展的学科,在不同的历史时期

具有不同的研究重点。进入新时期,植物生态学在进一步充实群落和种群研究的基础上,宏观上向生态系统层次上延伸探讨植物发挥作用的过程和机制,微观上向个体、分子层次上深化探索植物适应环境的内在机理。鉴于人类社会面临的资源环境问题在很多方面都需要以植物为基础给予解决,植物生态学将日益成为维持人类社会可持续发展的基础学科之一。

思考题

1. 生态学为什么要强调整体观?
2. 植物生态学为什么要以群落和种群为基础与核心?
3. 为什么说植物生态学是管理自然的科学?
4. 植物生态学的学科发展历史对该学科的未来发展具有哪些启示?

推荐读物

1. McIntosh R. P. 1992. 生态学概念和理论的发展. 徐嵩龄译. 北京:中国科学技术出版社
2. Otto T. S. 1992. 生物多样性——有关的科学问题与合作研究建议//中国科学院生物多样性委员会·生物多样性译丛(一). 北京:科学出版社,197-236
3. 沈善敏. 1990. 应用生态学的现状与发展. 应用生态学报,1(1):2-9
4. 段昌群. 2004. 生态科学进展(第一卷). 北京:高等教育出版社
5. 中国科学院. 2009. 创新2005:科技革命与中国现代化. 北京:科学出版社
6. Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读:Chapter 1 and 2,3-30)

推荐网络资源

1. 云南大学生态学国家级精品课程网站:<http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
2. 北京师范大学基础生态学课件:<http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
3. 学术刊物 Frontiers in Ecology and the Environment 网站:www.frontiersinecology.org/
4. 美国生态学会 Issues in Ecology 网站:http://www.esa.org/science_resources/issues.php
5. 学术期刊 Trends in Ecology & Evolution 网站:<http://www.trends.com/tree/default.htm>
6. 中国濒危植物网:<http://amuseum.cdstm.cn/AMuseum/dangerplant/binweizhiwu/main.html>
7. 科学网生态博客:<http://www.sciencenet.cn/u/生态人/>
8. 中国科学院生态学与生物多样性论坛(普兰塔):<http://www.planta.cn/forum/index.php>

第二章 植物的生存环境

本章目录

- 1 地球的物理环境圈层
 - 1.1 大气圈
 - 1.2 水圈
 - 1.3 岩石圈(及土壤圈)
 - 2 生物圈
 - 2.1 生物圈的概念
 - 2.2 生物圈中的植被及其环境
 - 3 环境因子的分类
 - 4 环境因子的生态学分析
 - 4.1 生态因子作用的综合性
 - 4.2 主导因子和限制因子
 - 5 环境的尺度
 - 5.1 环境的尺度和植物的层次
 - 5.2 空间和时间尺度
- 小结
思考题
推荐读物
推荐网络资源

植物的生存环境可以根据其空间范围大体分为全球环境、区域环境、立地环境等,它们分别指的是生物圈、生物气候带、生境(Habitat)。大尺度的环境对植物影响主要是宏观的,而小尺度的环境则是在大尺度环境的影响下,对植物产生直接作用。

1 地球的物理环境圈层

地球的物理环境圈层是:大气圈、水圈和岩石圈(及土壤圈)。它们自成系统又相互影响,它们的近地面部分组成植物的生存环境。

1.1 大气圈

地球外围的大气圈(Atmosphere)厚达1 000 km,该层气体围绕着地球形成了一个连续的圈层,对生命的存在与发展影响很大。大气圈分为平流层和对流层两个圈层。

平流层离地面20~50 km的范围,这里的臭氧层过滤和屏蔽了对生命产生致命影响的太阳短波射线。臭氧层既是地球进化发展到一定阶段的产物,也是所有陆地生命得以存在和发展的重要屏障,是地球生命系统最重要的一个保护膜。

对流层是大气圈的底层,自地面以上到8~18 km的范围。对流层中,大气主要由氮气、氧气、氩气、二氧化碳等混合组成,分别占空气体积的78.09%、20.95%、0.93%、0.03%。大气中含有CO₂和O₂都是植物生命活动所必需的物质。对流层还含有水汽、粉尘和其他化学物质等。

对流层具有较强的保温性能,使地球表面的温度相对稳定在一定范围内,形成适合生命存在和发展的重要物理环境。由于气温的作用,调节了地球环境的水分平衡,有利于植物的生长发育。同时,对流层中存在各种大气物理过程,如辐射过程、增温冷却过程、蒸发凝结过程等,形成了风、云、雨、雪、露、雾、霜、冰等千变万化的天气现象,直接影响植物生长发育过程。

1.2 水圈

地球表面的水圈(Hydrosphere)指占全球71%面积的海洋和江、河、湖泊,还有地下水、气态水及雪山冰盖的固体水,它们共同构成植物丰富的水分物质基础。地球上的水分在气态、液态和固态间可以借助于太阳辐射的热力作用而相互转化。液态水通过蒸发、蒸腾,转化为大气中的气态水,通过降水再回到地面上,形成地球表面的水分循环。大气环流则为水分的分配和转移提供了动力。据估计,生物的吸收、蒸腾、蒸发作用,使地球水圈的全部水分约200万年循环一次。

水是生命最重要的物质条件,水具有较好的热容量,在4℃时具有最大的相对密度,又有很好的溶解性能。液态水可以溶解大量的化学物质,植物所需要的各种无机盐类只有溶于水中才能被植物吸收利用。水是生命最重要的介质。

1.3 岩石圈(及土壤圈)

地球表层的岩石圈(Lithosphere)厚30~40 km,岩石表面经风化作用形成风化壳,贮藏着丰富的化学物质,成为植物生长所需要的矿质营养宝库。这一薄层疏松物质中已经发现90多种化学元素,以矿质养分形式供植物吸收利用。风化壳是土壤的母质,经过生物长时间的作用,才形成为土壤。不同母质所形成的土壤,各有其物理结构和化学性质,它既是绿色植物着生的基地,更是植物生长所必需的矿质养料的储备地。土壤因植被而存在,也是一个独立的圈层——土壤圈(Pedosphere)。

以上三个自然圈层,是生物圈形成和发展的物质基础,是地球环境最基本的组成要素。

2 生物圈

在大气圈、水圈、岩石圈的界面上,有多种多样的生物体构成生物圈层,是地球与其他星球最根本的区别。

2.1 生物圈的概念

生物圈(Biosphere)一词是由奥地利地质学家Edward Suess于1875年首次提出,他认为生物圈是指地球表面的生物及其周围的物理环境所组成的总体,是生活物质及其生命活动的产物所集中的圈层。

根据生物分布的幅度,生物圈的上限可达海平面以上10 km的高度,下限可达海平面以下12 km的深度。在这一广阔的范围内,最活跃的是绿色植物,它能截取太阳

的辐射能量,吸收大气中的 CO_2 和 O_2 ,以及土壤中的水分和养分,使地球各个自然圈之间发生各种物质和能量的转化和循环,形成了无机界和有机界之间的物质循环和能量流动。

地球表面各物理圈层的分布是不均匀的,各类生物在不同地点聚集程度也疏密不等。生物圈的结构因而并不均匀,物质与能量转化的方式也千差万别,这就有可能划分出其基本单元——生态系统。生态系统中,连接生命系统和非生命系统的枢纽正是由绿色植物组成的植被。

2.2 生物圈中的植被及其环境

地球陆地表面的一个被覆层——植被(Vegetation),也是一个独立的圈层。植被在地球表面能量转化和物质循环过程中,是一个中心枢纽,也是一个稳定的因素。地球上总的生物生产量中,植被占 99%。

绿色植物对太阳辐射能的转化量,只占全部辐射能的 1% 左右,还有 99% 左右的生产潜能有待发挥。如以现在的速度计算,植物光合作用所产生的 O_2 ,回到大气圈后再为生物所利用,约 2000 年再循环一次;生物的呼吸作用释放的 CO_2 ,进入大气圈后再为生物所利用,约 300 年再循环一次;整个水圈的大量水分,经过生物的吸收、蒸发、蒸腾和排泄,大约需要 200 万年再循环一次。其他矿质循环和氮素等元素,在生物的作用下,再循环的时间就更长了。总之,生物与地球环境之间的相互作用和相互影响,因植被的作用而达到了一个动态的生态平衡。

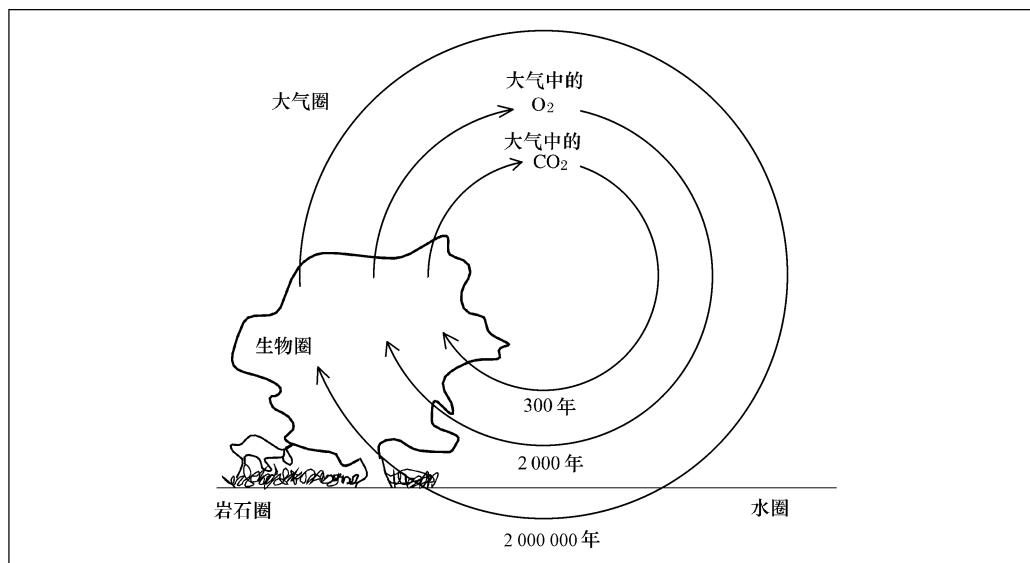


图 2-1 在连续循环中生物圈与大气和水圈进行水、氧和二氧化碳的交换

3 环境因子的分类

植物的自然环境指生物有机体周围外界条件的综合,它们各有其存在的形式和变动的规律,并不依植物的需求为转移,却以各种组合的方式影响植物。其中环境对植物发生影响的因子称为生态因子。每个生态因子的性质各不相同,对植物的作用也不一样,需要加以区分归类。

各种各样的生态因子,一般的分类如下:

(1) 气候因子:包括光照、温度、大气、降水(湿度)等。气候因子往往被称为地理因子,因为它们依地理位置(经纬度及海拔高度)为转移,它们合在一起,就表明了该地方的气候特征。在气候因子里面,太阳辐射又被称为宇宙因子,是主要的能量因子。

(2) 土壤因子:包括土壤温度、土壤水分、土壤空气和无机盐,以及土壤生物等,由以上各因子综合形成土壤的物理和化学性质。土壤条件在很大程度上是由气候来决定的。大气因子直接透入土壤,成为土壤空气、土壤水分、土壤的温度和土壤的气候。土壤也“透入”大气:反射一部分光,辐射热量,蒸发水分,游离那些由植物根的呼吸和土壤微生物活动所产生的气体。

(3) 生物因子:包括动物因子、植物因子、微生物因子和它们所形成的生物联系等。植物之间的相互关系,或者是由于争夺资源和生存空间,或者是通过改变环境而相互影响;植物为动物和微生物提供食料与栖息地,由此而引起的相互关系也是十分复杂的。

(4) 地形因子:指地面沿水平方向的起伏状况,包括山脉、河流、海洋、平原等,和由它们所形成的丘陵、山地、河谷、溪流、河岸、海岸,以及各种地貌类型。地形因子并不是植物生活所必需的,而是通过对水、热条件的再分配而影响植物,因而被认为是一种间接起作用的因子。

(5) 人为因子:把人为活动作为一种因子,是因为人为活动对于各种生态因子的改变所产生的生态效应十分复杂多样。人为因子包括积极的和消极的、直接的和间接的、有意的和无意的。人类的影响力超过其他一切因子,其特征是具有无限的支配力。

4 环境因子的生态学分析

4.1 生态因子作用的综合性

生态因子永远是综合作用于植物,不存在孤立的某一个生态因子单独作用。各个生态因子之间的相互关系错综复杂,对植物所发生的作用是多种多样的,例如,有直接的、间接的,有主导的、从属的,有伴随的、突然的,有调剂的、辅助的、破坏的,还有支配的、制约的,等等。这些复杂的相互关系都具有一定的规律性,需要通过实际事例具体分析。

4.2 主导因子和限制因子

(1) 主导因子:在生态因子的综合作用中,常常会有一个因子为主导,成为主导因子。主导因子的作用包含两个方面:从因子本身来说,当所有的因子在质和量处于相对平衡时,其中某一个因子的较大改变能引起环境的综合性质发生变化;而就植物来说,由于某一因子的主导作用而会影响植物生态适应的方式及途径。一般说来,植物生活所必需的条件——光照、温度、水分、土壤等,常常会在一定条件下成为主导因子。

(2) 限制因子(Limiting Factors):在众多的生态因子中,任何接近或超过植物的耐受极限,而阻止植物的生长、繁殖或扩散的因子就叫做限制因子。它和主导因子在某些情况下是一致的,但在概念上,主导因子着重于植物的适应方向与生存状况,而限制因子则着重于植物对环境适应的生理机制。关于限制因子的研究,著名的是 Liebig 的最小因子定律和 Shelford 的耐受性定律。

最小因子定律(Law of Minimum):又称利比希最低量法则。19世纪,德国化学家 Liebig 在研究谷物的产量时发现,谷物常常并不是由于需要大量营养物质而限制了产量,而是决定于那些在土壤中极为稀少,且为植物所必需的元素(如硼、镁、铁等)。如果环境中缺乏其中的某一种,植物就会发育不良,如果这种物质处于最少量状态,植物的生长量就最少。以后人们将这一发现称之为最小因子定律。而影响植物生长发育的这个最小因子,就是限制因子。

耐受性定律(Law of Tolerance):1913年,美国生态学家 Shelford 提出了耐受性定律。他指出,一种生物能不能存在与繁殖,要依赖于一种综合环境的全部因子的存在,但只要其中一项因子的量或质不足或超过了某种生物的耐受限度,则会使该物种不能生存,甚至灭绝。与最小因子定律不同的是,在这一定律中把因子最小量和最大量并提,把任何接近或超过耐受性下限或上限的因子都称为限制因子。

各种植物对每一种环境因子都有一个耐受范围,其耐受下限和上限(即生态适应的最高点和最低点)之间的范围,即为该物种的生态幅(Ecological Amplitude)或称生态价(Ecological Valence)。植物耐受性不仅随种类而不同,就在同一个种的不同个体中,耐受性也会因年龄、季节、分布地区而有所不同。耐受性定律允许考虑生态因子之间的相互作用,如因子的补偿作用。当然,对限制因子的确定,要通过观察、分析与实验相结合的途径,仅在野外的观察往往是不够的。

(3) 生态因子间的不可代替性和部分补偿性:生态因子中植物生活所必需的条件(生活条件),对植物的作用虽不是等价的,但都是同等重要而不可缺少的。如果缺少其中任何一种,就会引起植物的生长受到阻碍,甚至死亡。因此,生活条件中的任何一个因子,都不能由另一个因子来代替,这就是生态因子的不可替代性和同等重要性定律。

但是,在一定条件下,某一因子在量上的不足,可以由相关因子的增强而得到部分补偿,并有可能得到相近的生态效果。例如,增加二氧化碳的浓度,可以补偿由于光照减弱所引起的光合强度降低的效果。然而,因子之间的补偿作用,也并非是经常的和普遍的。

(4) 生态因子作用的阶段性和不可逆性:每一个生态因子,或彼此有关联的因子结合,对同一植物的各个不同发育阶段所起的生态作用是不相同的。也可以说,植物对生活条件的需求是分阶段的。例如,低温在某些作物春化阶段是必不可少的条件,但在以后的生长时期,低温对植物则是有害的。同时,生态因子一旦对植物产生影响,其作用就不可逆转。

总之,在植物与环境的相互关系中:环境是主导的,它提供植物生长和生活所必需的物质和条件,它的存在与发展有其自身规律,并不依植物的需求为转移;而植物从环境中获取什么和归还什么,却是依植物的生物学特性为准,植物是主动的。植物的生命活动也会对环境产生影响,例如改变光照的质量、强度和水分、热量的数量及变动幅度,由此也影响到土壤的理化性质。但是,个体植物对环境的影响是有限的。随着个体数量的增加,植物群体对环境影响的范围和强度也加大。植物群落就可以形成本身的“植物环境”,并不同程度地影响周围的外界环境。

5 环境的尺度

植物与环境间相互关系复杂,充满变数,如果不在时间上和空间上加以规定,则无规律可循。

5.1 环境的尺度和植物的层次

作为生态系统中的非生命系统,一定的空间、时间范围内生态因子的组合,形成为植物的环境。在研究中,作为主体的植物层次(水平)不同,对环境的尺度(Scale)大小的规定也就不一。环境的尺度是依植物的层次而划定的。

按生物组织水平,植物可以划分为:植被(全球的和区域的)水平、群落水平、种群水平、个体水平。与之相应,环境也可以划分成一系列等级,如:宇宙环境、地球环境、区域环境、小环境、微环境等。不同的层次水平总是有它一定的生态现象和生态过程特点。

5.2 空间和时间尺度

作为生态系统中的非生命系统,各子系统都是由大系统分异而成,既相互关联又相互制约。每一水平都对其上一级和下一级水平施加影响。例如,太阳系是个等级系统,其组分是太阳和各种行星。据研究,太阳与行星的某些关系影响地球从太阳获得的能量,并导致冰期与间冰期、低温和高温的交替出现。温度的变化(与降水量的变化相结合)造成气候的多样性,并影响土壤形成与地貌的分布格局。这些又有助于确定时间与空间上的植被类型,并作为进化的选择动力。这就是说,小环境要受到大环境的制约,短期变化也会影响到中、长期发展。

地球环境的基本特征之一为非均一性,因而形成了区域环境。在空间上,因气候的梯度变化而分异为热带(及亚热带)、温带和寒带;又因地势、地貌和基质而分异为江、河、湖、海和陆地上的沙漠、山地、高原和平原。各个区域都是气候和地表性质的综合体,各自具有其显著的自然环境特点,并形成了不同的植被类型,如森林、草原、荒漠、沼

泽、水生植被等。区域环境进一步分异形成小环境(Micro-Environment),空间范围缩小,对植物的影响就更为直接和具体。某一植物群落生长的具体地段的环境因子的综合,则称为生境(Habitat)。

关于时间尺度,一般可笼统划分为长期、中期、短期。时间尺度对植物界的影响表现为适时性和阶段性,而且不可逆转。因此,生态因子对植物影响的持续性越强,过程也就越复杂。

当然,在一定尺度范围内,时间和空间总是互相关联的。空间范围的大小和时间的长短相结合,对植物各层次的影响强度是不同的。一般说来,小尺度环境对植物的影响比较明显,而大尺度环境则具有时间滞后性。

小结

环境提供植物生长的基本物质和条件,而适合于生命存在的环境又离不开植物生命活动的参与。这就是植物与环境相互关系的实质性内容。因此,可以通过植物的表现来了解环境的作用,同时也能通过植物的作用来改善环境。二者是相辅相成的。

植物生存和发展对环境的要求是多样的,环境中对植物发挥作用和影响的因素构成了植物的生态因子。生态因子的作用具有综合性、主导性、限制性、阶段性、不可替代性及补偿性等特点。

环境对不同研究对象的植物而言,具有很强的层次性,大到生物圈,小到植物个体的立地环境乃至体内环境。大环境决定了植物的生存和分布的可能性,小环境直接影响植物的生存和发展。

思考题

1. 时间和空间上的环境异质性增加生物多样性,那么如何去识别和区分环境的异质性?
2. 在生态学研究时,为什么要强调注意环境的尺度?

推荐读物

1. 伍光和,田连恕,胡双熙,等.2000. 自然地理学.3 版. 北京:高等教育出版社
2. 任美锷.1982. 中国自然地理纲要(修订版). 北京:商务印书馆,19 - 54
3. 牛翠娟,娄安如,孙儒泳,李庆芬.2007. 基础生态学.2 版.北京:高等教育出版社,6 - 14
4. Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读: Chapter 3, The species in the environmental complex,33 - 55)



推荐网络资源

1. Plants And Our Environment: <http://library.thinkquest.org/3715/>
2. Plants and the environment: <http://www.atmosphere.mpg.de/enid/262.html>
3. 学术刊物 Frontiers in Ecology and the Environment 网站: <http://www.frontiersinecology.org/>
4. 美国生态学会 Issues in Ecology: http://www.esa.org/science_resources/issues.php
5. 学术期刊 Trends in Ecology & Evolution 网站: <http://www.trends.com/tree/default.htm>
6. 美国大学《自然地理学》教材网站: http://www.uwsp.edu/geo/faculty/ritter/geog101/textbook/title_page.html

第三章 植物在生态系统中的作用

本章目录

- 1 植物在生态系统中的地位
 - 1.1 生态系统中的生产者
 - 1.2 植物在生态系统中与其他功能成分之间的协同关系
 - 2 初级生产
 - 2.1 初级生产力的概念
 - 2.2 影响初级生产的主要因素
 - 2.3 初级生产力的分布
 - 3 植物与生态系统的功能
 - 3.1 植物与生态系统的物质生产
 - 3.2 植物与生态系统的能量流动
 - 3.3 植物与生态系统的物质循环
 - 3.4 植物对生态环境的改良与调节
 - 4 植物与生态系统的平衡
 - 4.1 植物在生态平衡中的基础地位
 - 4.2 植物的生物多样性与生态平衡
 - 5 植物与生态系统的生态服务
 - 5.1 资源保障
 - 5.2 环境支持
- 小结
思考题
推荐读物
推荐网络资源

生态系统是生物圈的组成单位,也是自然界运行的基本单元。生态系统中的植物是这个系统的初级生产者,其生产的速度和强度,决定了生态系统的结构复杂程度和功能强度。植物既是生态系统中的重要结构成分,更是改变生态系统结构和功能的核心力量。借助植物在生态系统中的重要地位,人类可以有意识地利用和保护这种作用,为经济社会的可持续发展提供生态服务。

1 植物在生态系统中的地位

植物是地球上物质循环和能量流动的枢纽。植物通过光合作用将自然环境中的无机物质合成为有机物质,同时把所吸收的太阳能储存起来,为其他生物直接或间接提供物质和能量来源;同时,植物在食物链和食物网的作用下与其他生物联系起来,使有机界和无机界连接成一个整体,推动着地球生态系统的进化和发展。

1.1 生态系统中的生产者

生态系统中的生物成分,通常按照它们获得营养与能量的方式和在能量流动和物质循环过程中所担负的作用,分为三大类:生产者、消费者和分解者(图 3-1)。

生产者(Producer)是指能进行光合作用的绿色植物和化能合成细菌。由于它们自身制造营养以满足自己的需求,称为自养生物(Autotroph)。同时,植物直接或间接地又是其他生物能量和物质的根本来源,从而是生态系统中最重要、最积极的成分。没有植物,就没有生态系统。

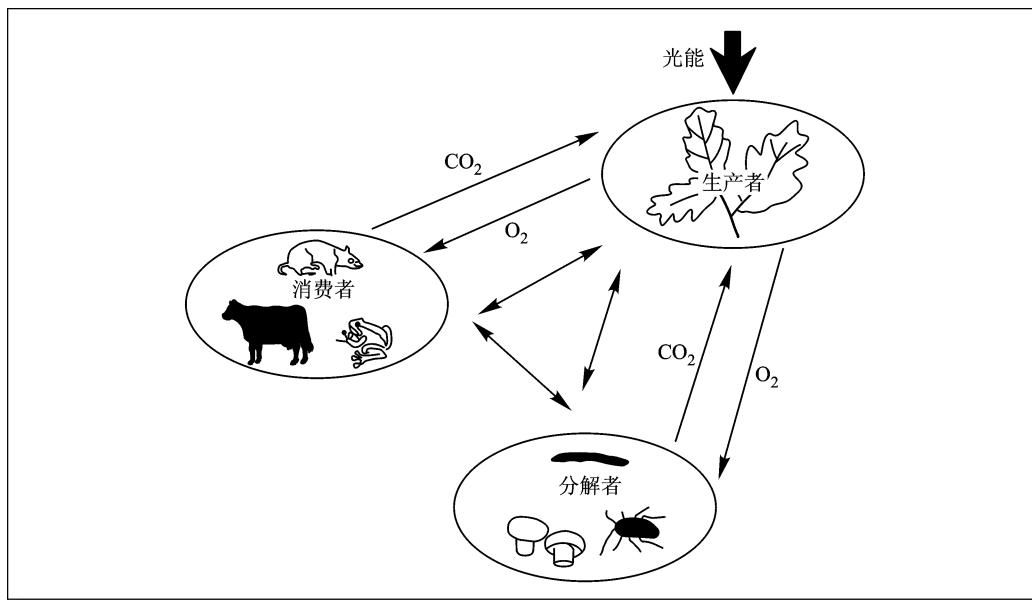


图 3-1 生态系统各功能成分之间的关系

消费者(Consumer)是指生态系统中各类动物、某些腐生和寄生的菌类。它们只能依靠生产者生产出来的有机质为营养获得能量,维持自身生命活动,所以又称为异养生物(Heterotroph)。消费者又可分为初级消费者,即食草动物(Herbivore);次级消费者,即食肉动物(Carnivore);三级消费者,即以次级消费者为食物来源的动物;有的生态系统中还有四级消费者,即以三级消费者为食物来源的动物。

分解者(Decomposer)指微生物和土壤动物,它们主要营腐生生活。这些生物将生产者和消费者的残体进行分解、消化和吸收,在获得能量的同时,将有机体中的养分释放到无机环境中去,为植物的再生产创造了条件。

非生命成分是生态系统中的自然环境部分,它为所有生物的活动提供了空间场所,更重要的是贮存的无机成为植物的生长发育提供了物质准备。

生态系统以能量为中心,以食物关系为纽带,把生物及其周围的非生物环境紧密地联系在一起,通过生产者、分解者、消费者三大功能类群,使能量流动和物质循环在生态系统的生命成分之间及生物与自然环境之间有序进行。生态系统这种依靠营养关系构筑起来的结构,称为营养结构(Trophic Structure)。

生态系统的营养结构中,植物是唯一能够从外界(太阳)获得能量、通过光合作用实现无机物质向有机物质的转化,并在体内的有机质中把这种能量进行贮存,以供植物自身和其他生物利用。植物这种生产是地球上所有生物再生产的基础,从而称为初级生产(Primary Production)。

一个生态系统的复杂程度,往往取决于初级生产的水平。初级生产力越高,为其他生物提供物质和能量的能力就越强,食物链就可能延伸得越长,生态系统中的生物就可能越丰富。物质循环和能量流动的渠道就越多,生态系统就越复杂,就越稳定(图 3-2)。

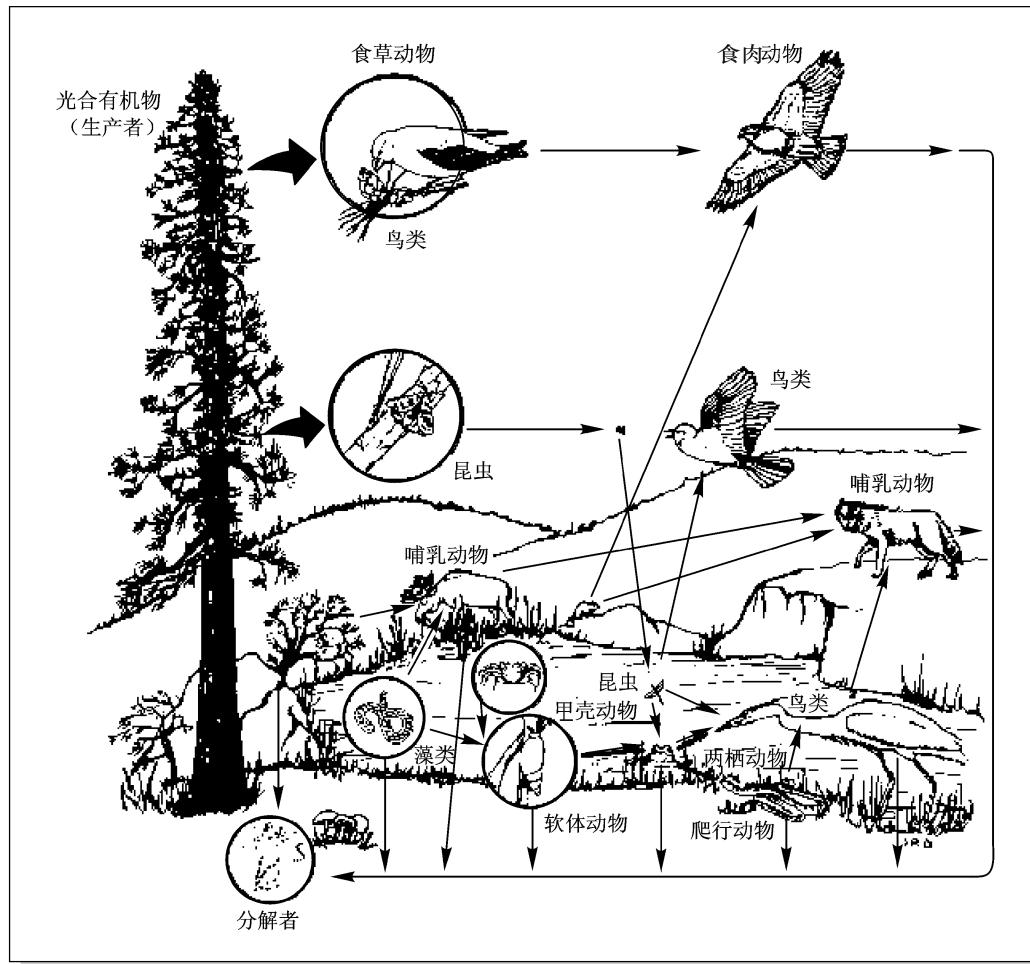


图 3-2 海岸生态系统 来自陆地大量物质的补充,使海岸水域及其临近的陆地往往具有较高的生产力,成为生态系统最复杂的地区之一。

1.2 植物在生态系统中与其他功能成分之间的协同关系

植物在生态系统中的作用是巨大的,但是这种作用的发挥是在其他生物的共同作用下才能实现。在漫长的进化过程中,植物和其他生物以及环境之间建立了互动促进、协同发展的关系。

(1) 分解者的作用是地球化学循环的重要环节,也是植物持续获得营养的基本前提。研究表明,如果没有分解者对植物、动物等生物残体的分解和还原作用,植物根本不可能获得生长发育必需的土壤环境,土壤也根本没有无机营养可供植物利用。也正是如此,在冻原地带,由于长年温度太低,分解者的作用太弱,有机物分解还原的速度太慢,往往土壤中有机质含量很高,但植物生长却缺乏营养。

(2) 植物对营养物质的有效吸收需要微生物的活动和参与。植物的根只能吸收土壤溶液中的物质,而土壤中绝大多数营养物质是以非溶解态存在的,只有微生物的活动

才能使土壤中的营养变成植物可利用的溶解态。已知 50% 以上的微生物栖息在土壤中,每 1 g 表土估计至少有 25 000 个细菌和 20 000 多个真菌。不仅如此,已有的研究表明,60% 的植物都与细菌和真菌建立了相互依赖的关系,这些微生物利用根的分泌物作为自己的养分来源,甚至与植物的根共生形成菌根,扩大吸收面积。

(3) 植物需要动物传播花粉和繁殖体。据统计,靠蚂蚁传播种子的植物达 300 种以上。在已知繁殖方式的 24 万种植物中,有 22 万种植物的传粉和传播种子需要动物的帮助,作物中有 70% 的物种需要动物授粉。参与授粉的动物有 10 万种以上,包括蝙蝠、鸟类和蜂、蝇、蝶、蛾等大量的昆虫,而几乎所有以植物为食的动物都程度不同地在传播种子。传播的方式多为吞食果实,把种子有活力的部分或没有消化完全的种子随粪便排出,并借助动物的粪便埋藏种子、获得定植。在热带雨林地区,某些植物的种子经过鸟类和兽类的消化道去掉果皮以后才能顺利发芽,还有很多植物的繁殖体挂在动物的皮毛上,随着动物的活动而传播、散布。

随着植被恢复和发展,动物的种类和数量也随之发生变化。生态系统中生物成分之间的协同关系是长期进化形成的。因此,生物多样性的增大和生态环境的改善是并行的,有其一必有其二。

2 初级生产

植物的初级生产是地球生物圈所有物质生产的源泉,是生态系统功能实现的物质和能量基础,那么初级生产是如何形成的呢?它受哪些因素的影响呢?地球上的初级生产情况如何呢?本节将重点针对这些问题进行探讨。

绿色植物初级生产能力的大小以初级生产力来表示,影响初级生产力的主要因素为内因——植物的光合能力和外因——外界的水分和温度条件。地球上不同地区水、热配置不同,初级生产力的大小也不同,从而在很大程度上决定了这些区域生物资源的丰富程度(图 3-3)。

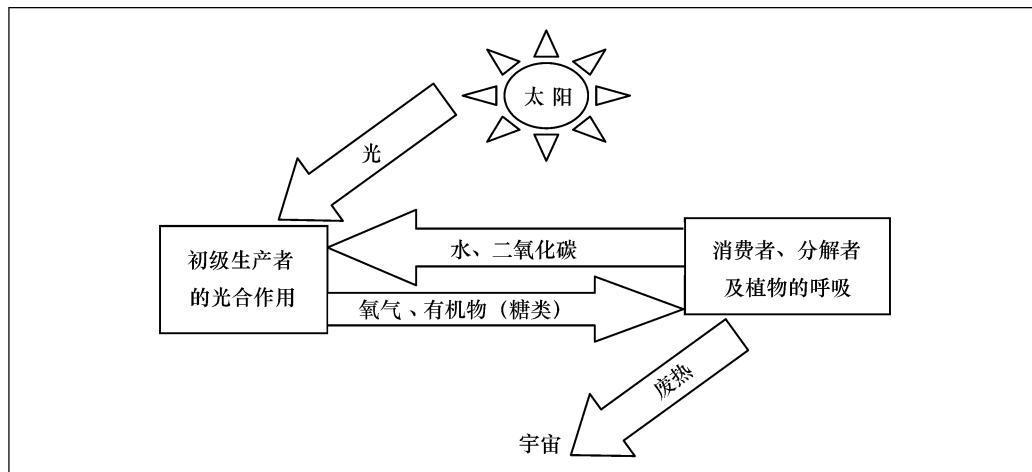


图 3-3 植物作为初级生产者示意图

2.1 初级生产力的概念

初级生产力是指单位面积和时间内生态系统中的植物固定能量、生产有机物质的速度,有时也称为初级生产量。它的表示方法有两种:①以能量固定速度来表示,卡/(米²/年)(cal·m⁻²·a⁻¹);②以生产的有机物质多少来表示,克/(米²/年)(g·m⁻²·a⁻¹)。

初级生产力包括两种不同的形式,总初级生产力和净初级生产力。

(1) 总初级生产力(Gross Primary Productivity, P_g)指植物在单位面积和时间内生产有机物质的总量或固定同化的总能量。

(2) 净初级生产力(Net Primary Productivity, P_n)指植物呼吸消耗(Respiration, R)后剩下的有机物质的量或能量。因此:

$$P_n = P_g - R$$

一般地,我们肉眼观察到的植被,事实上是净初级生产力中,去除一定时间内植物的凋落物(Litter, 植物的枯枝落叶和其他碎屑物, L)和被动物或其他消费者所啃食(Grazing, G)的量。我们把单位时间内单位面积所增加的植物生产量,称为净增生物量(Net Gainable Biomass, ΔB)。这样:

$$\Delta B = P_n - L - G$$

除了以上一些基本概念外,常用的重要概念还有生物量。所谓生物量(Biomass)是指地表单位面积内现存的活植物体总量或贮存的总能量,即现存量(Standing Crop),经常用kg·m⁻²或t·hm⁻²表示。

单位时间和面积中净初级生产力(ΔP_n)除了包括在观察的时间范围内净增加量(ΔB)外,还应包括在该时间范围内的凋落物量(ΔL)和动物摄取量(ΔG),即:

$$\Delta P_n = \Delta B + \Delta L + \Delta G$$

不同生态系统中的植物,以及同一生态系统中植物的不同发育阶段, ΔL 、 ΔG 的大小是不同的。一般地,在成熟的生态系统中,净初级生产力主要用于维持系统中动物的取食和变成凋落物,基本没有净增生物量。

净初级生产力的大小,在不同的生态系统间有很大的差异。往往水、热条件较好的地方,净初级生产力比较大;不同的植物或植被类型,净初级生产力也有很大的差异(表3-1)。

总初级生产效率经常用总初级生产力的能力与同一时期内相应面积所吸收太阳的辐射能的比率来表示。一般地,植物能够利用的太阳能总量是很有限的。热带雨林和湿地往往对太阳能的利用率最高,但也小于2%,大多数森林和高草草原则不到1%。对于干草原、半荒漠只有0.2%~0.5%。目前贮存在地球上植物中的能量约为 3.0×10^{22} J,与已知的煤、天然气和矿物油的储量 2.5×10^{22} J比较接近。每年通过光合作用固定的能量比全球范围内消耗的能量多10倍。人类解决未来能源问题从根本上依赖于提高植物对光能的利用。现在有很多国家已经着手把生产粮食的土地开辟为能源农业用地,培养大量的快速生长和富含能量的植物,以生产生物能源。

表 3-1 不同植物或植被的净初级生产力 ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

C ₄ 植物	
纤毛蒺藜草 (<i>Cenchrus ciliaris</i>)	68
伤寒狼尾草 (<i>Pennisetum typhoides</i>)	64
甘蔗属 (<i>Saccharum</i>)	64
苏丹草 (<i>Sorghum sudanese</i>)	57
玉米 (<i>Zea mays</i>)	55
C ₃ 植物	
草本植物	
波依奥小麦 (<i>Triticum boeoticum</i>)	45
宽叶香蒲 (<i>Typha latifolia</i>)	43
稻 (<i>Oryza sativa</i>)	40
向日葵 (<i>Helianthus annuus</i>)	28
大豆 (<i>Glycine max</i>)	27
凤眼蓝 (<i>Eichhornia crassipes</i>)	20
木本植物	
柳属 (<i>Salix</i>)	20 ~ 35
杨属 (<i>Populus</i>)	20 ~ 25
三叶胶 (<i>Hevea brasiliensis</i>)	20 ~ 26
臭椿 (<i>Ailanthus altissima</i>)	20
少花桉 (<i>Eucalyptus pauciflora</i>)	15 ~ 20
欧洲赤松 (<i>Pinus sylvestris</i>)	17
CAM 植物	
梅皮萨加龙舌兰 (<i>Agave mapisaga</i>)	34
富尔克罗依德龙舌兰 (<i>Agave fourcroydes</i>)	23
印度仙人掌 (<i>Opuntia ficus-indica</i>)	20

2.2 影响初级生产的主要因素

影响初级生产的主要因素,包括植物本身的光合能力以及影响植物光合作用的温度和水分条件。

2.2.1 光合能力

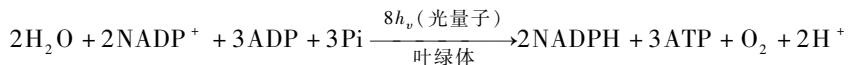
植物群体的光合能力主要是由光合效率、光合时间、叶面积大小决定的。

2.2.1.1 光合效率

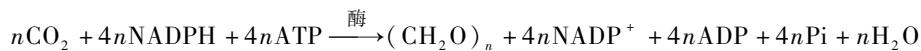
(1) 光合作用的基本过程

在光合作用中,太阳的辐射能被吸收并转化成化学能,每同化 1 g 碳便有 479 kJ 的光能转变成为化学能。光合作用的过程实际上包括两个相互联系的系列反应——光反应和暗反应。

所谓光反应(Light Reaction)就是植物叶绿体把光能俘获,形成高能电子。这个反应需要光量子激发,在植物叶绿体中进行,由叶绿素及相关电子、蛋白质复合体共同完成。光反应产生的高能电子触发叶绿体内的水进行光解,释放出氧气,并通过电子传递形成生物体的能量“通货”——腺苷三磷酸(ATP),并产生高还原性的物质——NADPH,这个过程称为原初反应(Primary Reaction),可表述如:



原初反应中得到的能量(ATP)和还原性物质(NADPH)将用于二氧化碳(CO₂)的固定并形成糖类[(CH₂O)_n]。这个反应发生在叶绿体内部,不需要光就可以进行,故称为暗反应(Dark Reaction),反应过程可表述如下:



从这个反应式可以看出,光反应中产生 ATP 所储存的能量,被转移到糖类中。

光反应是暗反应的基础。光化学反应的效率取决于光量子的能量。唯有叶绿素及其蛋白复合体才能接受光辐射,并把光能转化成稳定的化学能;同样,也只有叶绿体内存在大量而完整的酶系统,才可以将二氧化碳转化成富含能量的有机化合物。在不同的植物中,暗反应进行的方式有较大的差异,从而影响到光合效率。

(2) CO₂ 的固定和还原形式

目前,已知植物固定和还原二氧化碳的形式主要有三种。

C₃ 途径,又称为戊糖磷酸途径,或卡尔文-本森循环:二氧化碳进入叶绿体以后,首先与一个五碳糖化合物 RuBP(1,5-二磷酸核酮糖)结合,在酶的作用下形成两个三碳化合物,再以产生的三碳化合物为原料形成糖类。由于这个过程中有含三个碳原子的化合物的参与,故称为 C₃ 途径。在一般条件下,二氧化碳供给不足是影响这种途径效率的重要原因。

C₄ 途径,又称为二羧酸途径,或哈奇-斯莱克-科特萨克途径:二氧化碳进入叶绿体后,最初形成的固定产物不是三碳分子,而是含四个碳原子的二羧酸,即 C₄ 化合物。形成的 C₄ 化合物再通过 C₃ 途径完成糖类的合成。这种途径本质上是增加了一个俘获二氧化碳的过程,从而使暗反应中有充足的二氧化碳供应。因此,C₄ 途径光合效率常高于 C₃ 途径。

CAM 途径,又称为景天酸途径:在夜晚,植物把二氧化碳吸收后形成有机酸,贮藏到白天有光照时,再释放出来通过 C₃ 途径完成对二氧化碳的固定。这种途径光反应和暗反应不能同步进行,从而光合作用效率很低。

(3) C₃ 植物、C₄ 植物、CAM 植物

把二氧化碳以 C₃ 途径的形式固定和还原的植物称为 C₃ 植物,其他相应地称为 C₄

植物、CAM 植物。植物在二氧化碳固定方式上的差异,是同它所在环境的水、热条件密切联系在一起的。 C_3 植物在热量条件好、水分相对比较充足时,光合效率高于 C_3 植物;CAM 植物更适合在干旱环境中,避免在高温条件下开放气孔吸收二氧化碳,对保存水分特别有利。由于对水分的保持和对二氧化碳的吸收是植物生存中必须解决的两大难题,这些采取不同应对措施的植物在形态结构上都具有较大的差异(表 3-2)

表 3-2 具有不同二氧化碳固定方式的植物的特征

特征	C_3	C_4	CAM
叶结构	片状叶肉,薄壁组织 维管束鞘	叶肉呈辐射状排列在绿色薄壁组织 维管束鞘周围(“Kranz”解剖型) ^a	大液泡
叶绿体	颗粒状 ^a	叶肉:颗粒状;维管束鞘细胞:颗粒状 或非颗粒状 ^b	颗粒状
叶绿素 a/b	约为 3	约为 4	≤ 3
CO_2 最初受体	RuBP(底物: CO_2)	PEP(底物: HCO_3^-)	在光下:RuBP 在暗中:PEP
光合作用最初产物	C_3 酸(PGA)	C_4 酸(草酰乙酸、苹果酸、天冬氨酸)	在光下:PGA 在暗中:苹果酸
光合产物中碳与同位素的比率($\delta^{13}C$)	$-20\text{\textperthousand} \sim -40\text{\textperthousand}$	$-10\text{\textperthousand} \sim -20\text{\textperthousand}$	$-10\text{\textperthousand} \sim -35\text{\textperthousand}$
光合作用的氧抑制	有	无	有
在光下 CO_2 的释放(表观光呼吸)	有	无	无
最适温度下 CO_2 补偿浓度	$30 \sim 50 \mu\text{l} \cdot L^{-1}$	$< 10 \mu\text{l} \cdot L^{-1}$	在光下: $0 \sim 200 \mu\text{l} \cdot L^{-1}$ 在暗中: $< 5 \mu\text{l} \cdot L^{-1}$
叶肉阻力与最小气孔阻力的比率	4 ~ 5	0.5 ~ 1	
净光合能力	微小至高	高至非常高	在光下:微小 在暗中:中等
光合作用的光饱和	在中等强度时	无饱和,甚至在最强光时	在中等至高强度
同化产物再分配	慢	快	不定
干物质生产 ^c	中等	高	低

a. 层积类囊体;b. 片状类囊体;c. 在水生植物中不如此。

b. 资料来自 Black, 1973; Kluge & Ting, 1978; Osmond, 1978; Šesták, 1985。

绝大多数植物都属于 C₃ 植物。C₄ 植物多为一年生植物, 尤其在夏季一年生植物和地面芽植物中 C₄ 植物最多, 而在冬季一年生植物和地下芽植物中很少有 C₄ 植物, 高大灌木和乔木几乎没有 C₄ 植物。目前, 已发现的 C₄ 植物仅存在于被子植物的 18 个科、约 2 000 个种, 另外少数藻类也是 C₄ 植物。在大戟科、菊科中有很多植物处于 C₃ 和 C₄ 的过渡类型, 表明有些植物正在由 C₃ 植物向 C₄ 植物进化。CAM 植物多为热带、亚热带沙漠植物, 所有仙人掌属植物, 热带地区的萝藦科、大戟科和生长在岩石缝隙中的景天科植物都是 CAM 植物; 在附生植物中, 凤梨科和兰科的 50% ~ 60% 都属于 CAM 植物。目前已知有 25 个科 20 000 多种植物属于 CAM 植物。还有部分植物在不同组织器官中采用不同的二氧化碳固定方式, 如萝藦科植物在叶片中以 C₃ 途径, 而在肉质茎中采用 C₄ 途径。

不同的二氧化碳固定途径的植物, 光合效率差异很大。在正常大气条件下, 光合作用效率由高到低依次为: C₄ 植物、C₃ 植物、CAM 植物(表 3-3)。

表 3-3 不同植物光合作用效率比较

植物类群	CO ₂ 吸收	
	μmol · m ⁻² · s ⁻¹ ^a	mg · g ⁻¹ (干物质) · h ⁻¹ ^b
C ₄ 植物	30 ~ 60(70)	60 ~ 140
C ₃ 植物		
冬性一年生荒漠植物	20 ~ 40(60)	
作物	20 ~ 40	30 ~ 60
向阳生境的中生植物	20 ~ 30(40)	30 ~ 60
沙丘和滨海植物	20 ~ 30	
春性地下芽植物	15 ~ 20	25 ~ 40
山地植物	15 ~ 30	25 ~ 60
高秆阔叶草本	10 ~ 20	30 ~ 40
阴地植物	(2)5 ~ 10	10 ~ 30
干燥生境的植物	15 ~ 30	15 ~ 40
北极植物	8 ~ 20	
禾草和苔草(禾谷类和苔草类)	5 ~ 15(20)	8 ~ 35
根半寄生植物	(1)4 ~ 7	
茎半寄生植物	2 ~ 8	
CAM 植物		
在光照下	(2)5 ~ 12	0.3 ~ 2
在黑暗下	6 ~ 10(20)	1 ~ 1.5
木本植物		

续表

植物类群	CO ₂ 吸收	
	μmol · m ⁻² · s ⁻¹ ^a	mg · g ⁻¹ (干物质) · h ⁻¹ ^b
热带作物	10 ~ 15	
演替第一阶段的热带种	12 ~ 20 (25)	
热带藤本植物(阳叶)	15 ~ 20	
热带雨林树木		
阳叶	10 ~ 16	10 ~ 25
阴叶	5 ~ 7	5 ~ 8
苗木(极端阴生)	1.5 ~ 3 (5)	
亚热带和暖温带地区阔叶常绿树		
阳叶	6 ~ 12 (20)	
阴叶	2 ~ 4	
落叶树		
阳叶	10 ~ 15 (25)	
阴叶	3 ~ 6	
针叶树		
落叶	8 ~ 10	10 ~ 20
常绿	3 ~ 6 (15)	3 ~ 18
红树林	4 ~ 8 (12)	
周期性干旱地区硬叶植物	4 ~ 10 (16)	3 ~ 10 (18)
棕榈	4 ~ 10 (20)	
竹林	4 ~ 6	
荒漠灌木(小)	(3) 10 ~ 15 (30)	(4) 8 ~ 15 (35)
荒地和冻原的矮生灌木		
落叶	6 ~ 15	15 ~ 30
常绿	3 ~ 6 (10)	4 ~ 10
隐花植物		
蕨类植物		
在开阔生境	8 ~ 10	
在遮阴处	2 ~ 5	
苔藓植物	2 ~ 3	0.6 ~ 3.5
地衣类	0.3 ~ 2 (5)	0.3 ~ 2.5 (4)

续表

植物类群	CO ₂ 吸收	
	μmol · m ⁻² · s ⁻¹ ^a	mg · g ⁻¹ (干物质) · h ⁻¹ ^b
水生植物		
沼泽植物、浮生植物	12 ~ 25 (30)	
淡水大型植物	(5) 7 ~ 10 (25)	
潮汐区海草	2 ~ 6	5 ~ 30 (50)
浮游藻类	(2) 10 ~ 30	2 ~ 3
$MgO_2 \cdot mg^{-1}$ 叶绿素 · h ⁻¹		

a. 为了比较不同植物类型的光合能力,光合速率被标准化为每单位表面积的速率。表面积为能够接受辐射的叶面积,而不是上下表面积的总和。b. 每单位叶干重的光合速率;这个数值可用来计算获得形成一定重量的另一片叶所需的碳而要求的时间。这就是为什么 CO₂ 的吸收也以重量单位表示。(引自 Larcher, 1990)

C₄ 植物主要存在于热带、亚热带半湿润地区。在 C₄ 植物丰富地区,随着海拔高度增加,C₄ 植物比例不断降低(图 3-4)。CAM 植物分布十分广泛,尤其是在周期性的干旱环境和贫瘠的生境中,很多植物都是 CAM 植物,它们对生存环境没有特殊的要求,这样就能够生存在极端干旱和贫瘠的土地上。

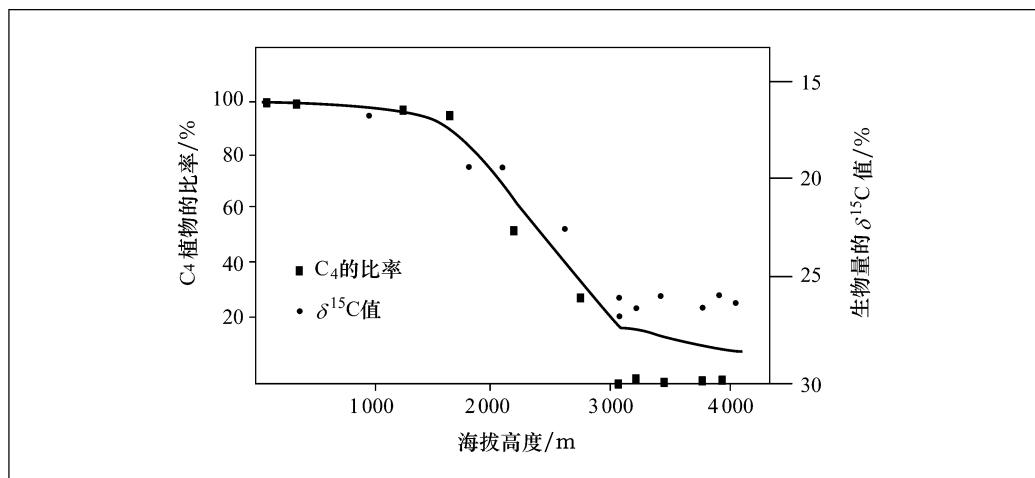


图 3-4 不同海拔条件下 C₄ 植物的比例 (引自 Larcher, 1990)

2.2.1.2 光合时间

光合效率的高低和最终产物的多少,与光合作用发生的时间密切相关。植物在整个生育期,或者全年中进行光合作用的时间,称为光合时间(Photosynthetic Time)。

在自然条件下,不同水、热条件地区的植物,能够进行光合作用的时间有很大的差异。在热带和亚热带湿润和半湿润地区,植物全年保持常绿,光合作用最长;而在热带和亚热带干旱和半干旱地区,以及在温带地区,存在季节性落叶,光合作用就被中断,因

而光合时间较短。光合时间长,光合产物的积累量就要丰富得多。

为了满足人类社会需要,经常需要有意地延长光合作用的时间以提高植物生产。如人工补充光照时间,通过早播和育苗移栽等方法延长植物的生长期。对于禾谷类植物,延长具有净光合能力功能叶片的寿命,都是比较有效的手段。在农业生产上,往往通过合理施肥达到这种目的。

2.2.1.3 光合面积

光合面积指进行光合作用的植物叶片面积。对于一个植物个体或植物群体而言,叶面积通常用叶面积指数(Leaf Area Index,简称LAI)来衡量,它的计算方式是:

$$LAI = \frac{\text{相应土地面积上叶片总面积}}{\text{土地面积}}$$

植物的叶片随时都在进行呼吸作用,只在有光条件下才进行光合作用。叶面积指数太小,不能充分地截获和利用光能;叶面积指数太大,上部叶片可以进行光合作用,有物质生产,但下部缺乏光照,只有呼吸消耗。这两种情况都导致植物群体光合效果欠佳。因此,要使植物群体达到最大的光合作用效率,需要确定一个最适叶面积指数(Optimum Leaf Area Index)。

最适叶面积指数因不同的植物,以及同一植物在不同的生长发育阶段而有较大差别。一般,叶片小、呈直立状态,植株冠型上小下大呈塔型,植物群落上层比较稀疏、中层比较密集,这种情形下最适叶面积指数较大,群体的光合效率比较高。

在自然植物群落中,比较寒冷和潮湿的针叶林地区,叶面积指数很高,但植株的净光合效率并不高;在比较干旱和贫瘠的土地上,植株比较稀疏,叶面积指数较低,群落的光合能力也较低。当然,植物的这种生态状况不是简单地以光合作用来评价,也与它们对极端温度和水分条件的适应有关。

在栽培植物群落中,最适叶面积指数为4左右。如大豆的最适叶面积为指数3.2,玉米为5,小麦为6~9,水稻为4~7。农业生产上经常为了获得最适叶面积指数,需要培育出的植物具有较好的叶片开张角和较好的空间配置方式,同时通过改进施肥措施,以保证植物具有较好的叶片开张角和在植株上的配置方式。

2.2.2 光照、温度和水分条件

充足的光照是光合作用的首要条件。对森林和人工植被,往往上层植物的叶片可以获得充足的光照,而下层光照不足。在水环境中,表层水体中的植物可以获得较充分的光照,水体的透明度越高,光线能够进入水体的深度就越大,能够生存的植物种类就越多。

植物的光合作用是一系列生物化学反应,反应过程中需要大量的酶参与。任何一个需要酶参与的反应过程,都要受到温度条件的影响。温度过高或过低,都影响植物的光合作用过程,进而影响植物的物质转运、积累和分配。

水分是植物生命活动最重要的物质基础和环境条件。在植物的光合作用过程中,不仅需要大量的水分维持植物正常的生理活动状态,而且水分直接参与光合作用的整个过程。

地球上植被初级生产力的大小,与温度、水分的组合密切相关(表3-4)。凡是水、

热配置较好的区域,其初级生产力就高。在地球上,热带雨林、亚热带常绿阔叶林、温带落叶阔叶林的初级生产力水平最高。

表 3-4 水、热组合及其对初级生产力的影响

温度条件 (年平均温度/°C)	水分条件 (年均降水量/cm)	植被类型	净初级生产力 (g·m ⁻² ·a ⁻¹)
25	300	热带雨林	2 200
25	200	热带季雨林	1 600
25	80	热带稀树草原	900
24	20	荒漠与半荒漠	90
22	200	亚热带常绿阔叶林	1 300
20	50	疏林及灌丛	700
11	150	温带落叶阔叶林	1 200
10	50	温带禾草草原	600
3	60	北方针叶林	800
-10	40	苔原	140

水、热组合之所以影响初级生产力的大小,主要是通过影响植物的光合面积、光合时间以及光合效率。在沙漠环境中,水分条件严重不足,植物为了减少蒸腾作用,叶片变小或退化消失,光合面积急剧降低;同时,气孔在白天经常处于关闭状态,真正能够进行光合作用的时间也大大缩短;另外,在该环境中的植物常常属于 CAM 类型,光合作用效率也很低。温度过低或过高,无论什么植物,光合作用的效率都将下降,叶片也大大地变小。

2.2.3 二氧化碳和其他营养条件

在很多情况下,土壤在特定时间中可供植物利用的营养有限,从而限制了植物的生长和发育,植物光合组织和器官不能得到充分的发育,或者处于“饥饿”状态,这些都影响初级生产力的大小。

2.2.3.1 二氧化碳

二氧化碳是第一性生产的基本原料。通常情况下,二氧化碳是水域生态系统初级生产的主要限制因子。很多水生植物为了最大程度地吸收二氧化碳和营养成分,叶片往往变得细长,增大比表面积。在特定的陆地环境中,二氧化碳也可以成为陆地生态系统初级生产的限制因子。在水分条件优良、光照充足的正午,很多森林群落树冠层里二氧化碳变得十分稀缺。在农业生产中,很多大田作物在正午时候,也会出现二氧化碳供给相对不足的情况。在设施农业中,往往利用温室相对封闭的环境,人工补充二氧化碳,以确保植物光合作用对二氧化碳的需求。

在光合作用过程中,植物吸收二氧化碳并释放氧气,而在呼吸作用中刚好相反。当

光合作用消耗的二氧化碳多于同一时间呼吸过程中释放的二氧化碳时,这就是二氧化碳的净吸收或净光合作用。在不利条件下,或者在过熟的森林中,植物光合作用与同时呼吸释放的二氧化碳相平衡,这时植物个体或群落就处于相对稳定的状态,净初级生产力为零。

人类活动的影响使大气中的二氧化碳含量不断升高,这是否就意味着植物光合效率将得到提高呢?就农作物而言,包括小麦、水稻、棉花等在内的许多C₃作物的产量将有不同程度的提高。美国农业部水土保持研究所指出,全球粮食产量将随二氧化碳升高而增加10%~20%,有人甚至认为,过去一个多世纪中粮食增产率中的10%左右是由于二氧化碳气体施肥带来的效益。但是,要充分利用高浓度的二氧化碳,就必须投入大量的肥料来满足作物对矿物质的需要。发展中国家由于经济实力不足,不一定能够充分利用二氧化碳升高带来的正效应,而更多地成为二氧化碳升高带来负效应的主要受害者。对处于自然条件下的植物而言,高浓度的二氧化碳对初级生产的影响差异很大。一个比较有趣的研究结果是,*Agave vilmoriniana*在水分条件良好、二氧化碳浓度加倍时生物量保持不变,但在水分限制、二氧化碳加倍时生物量提高31%;胶皮枫香树(*Liquidamber styraciflua*)在无水分限制、二氧化碳加倍时生物量提高96%,而在有水分限制、二氧化碳加倍时则提高282%。二氧化碳浓度升高对植物初级生产的促进作用是有条件的,特别是二氧化碳等温室气体的升高往往带来大范围的水危机,这在很大程度上抵消了它的积极作用。

2.2.3.2 营养条件

虽然在全球陆地生态系统中初级生产力的决定因素往往是光照、温度和降水,但在局部区域,营养物质的供给状况则成为决定土地生产力的核心因素。例如,施用氮、磷、钾肥的农作物往往能够大幅度地提高生产。实验表明,施肥玉米的产量可以高达 $1\ 050\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$,而不施肥的玉米生产量则只有 $410\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。在未经开垦的原始森林中,植物从土壤中获得的全部营养和植物体内的营养物质,最终都将以枯枝落叶的形式归还给土壤并被分解,因此森林中营养物质的总量总是维持在一个相对稳定的水平。长期砍伐森林或经常大量地从林中带走森林产品,营养物质逐渐耗尽,森林将会衰退。在发达国家,为了保持森林持续的高初级生产力,往往大力开展森林施肥。

水域生态系统的初级生产力的大小往往同水体的营养状况密切相关。对小型池塘中施加磷肥和氮肥,可以使大量的浮游藻类繁殖,相应地提高了鱼类等经济动物的饵料供给水平,经济产量将大大提高。但是,直接向水体排污或大量化肥随地表径流进入水体,大大增加了湖泊藻类的数量,进而使很多湖泊优势藻类由硅藻和绿藻演变成蓝绿藻,水体生态系统的生物构成、环境特征发生了根本性的衰退,即富营养化(Eutrophication)。我国大多数湖泊和近海水域都发生了富营养化,给社会经济带来了很大的影响。在富营养化过程中,磷往往是主导因子,控制江河湖泊中磷的输入量是防治富营养化的核心环节。

2.3 初级生产力的分布

初级生产力的分布具有这样一些特点:

(1) 陆地生态系统中,水、热综合配置好的,初级生产力就高;

(2) 水域生态系统中,营养条件比较丰富的,初级生产力就高。

这样,在陆地生态系统中,热带、亚热带、温带的湿润地区,初级生产力远高于同样气候带的其他区域;在水域生态系统中,靠近陆地区域因有大量营养物质的补充,海岸河口地带的水域初级生产力高(见图 3-2),大洋中的珊瑚礁区域初级生产力也很高,湖泊也有较高的生产力。

初级生产力的分布,不仅同自然气候条件密切相关,还同人类的影响、破坏密切相关。由于过度利用,很多森林、草原已经大量消失,植物进行再生产的生物条件丧失殆尽,初级生产力也极其低下。世界陆地生态系统的初级生产力分布情况见图 3-5。

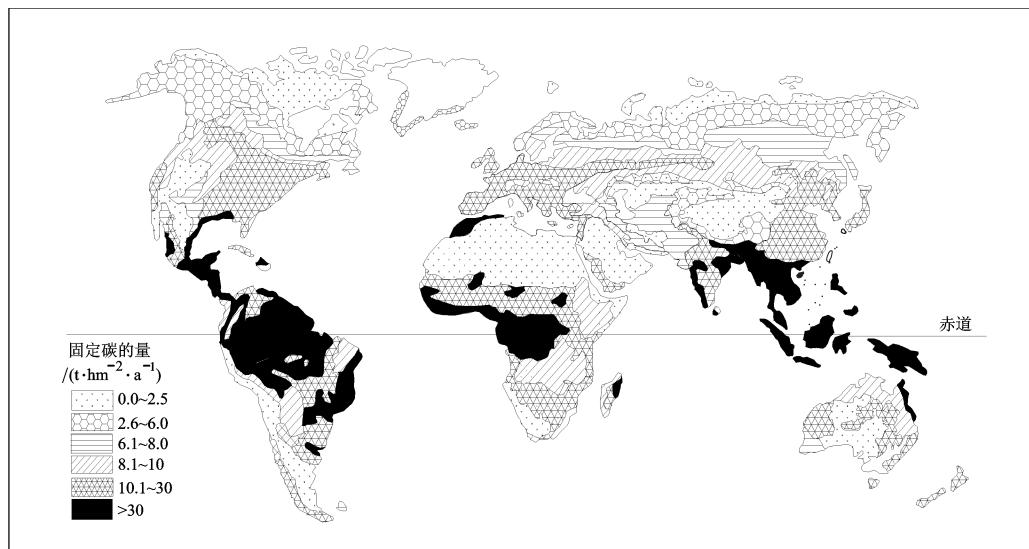


图 3-5 全球陆地生态系统的初级生产力分布 陆地生态系统中,热带、亚热带、温带的湿润地区,初级生产力最高。热带干旱地区(湿度小)和高纬度地区(温度低,光合效率低),初级生产力低。

3 植物与生态系统的功能

植物作为生态系统结构中的枢纽成分,在生态系统的物质生产、能量流动、物质循环以及环境改良等功能过程中发挥着重要的作用。

3.1 植物与生态系统的物质生产

生态系统的物质生产 (Material Production) 是指生物获取能量和物质后建造自身的过程。绿色植物通过光合作用,吸收和固定太阳能,把无机物合成转化成有机物,是生态系统能量储存的基础阶段,称为初级生产,或第一性生产 (Primary Production)。

一般地,植物只能吸收太阳入射光能的一半,其中又有 90% 被消耗在蒸腾作用上,只有 10% 被固定在有机物质中。净初级生产量的最大估计值为太阳总入射光能的 2.4%。

如何提高植物对太阳光能的利用,就成为人类社会维持生态系统功能的重要方略。

初级生产以外的动物性生产称为次级生产,或称为第二性生产(Secondary Production)。没有初级生产,就没有次级生产。初级生产的规模和速度决定了次级生产的可能速度和规模。次级生产的总和小于初级生产。

植物初级生产的重要性集中体现在以下两个方面:

(1) 植物的初级生产力决定了其他生物存在和发展的基本物质条件。热带雨林是地球上植物物种最丰富的区域,也是地球上初级生产力最大的区域,达到 $2\ 200\ g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$,而在温带干旱地区,只有为数不多的草本植物,这里的初级生产力只有 $500\ g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$,热带雨林初级生产力是温带草原的4.4倍,而热带雨林地区高等动物的种类是温带草原地区的8倍多。初级生产力越大,能够为动物直接或间接提供食物来源就越多,能够维持动物生存所必需资源的潜力就越大。初级生产量越大,食物链就可能越长,食物网就可能越复杂,整个生态系统物种多样性水平就越高。

(2) 植物初级生产的方式决定了其他动物获得资源的方式。地球上植物的生产条件主要有陆地环境和水生环境,在这两类不同生产环境中形成了两种不同的初级生产方式。对于水域生态系统,初级生产者大量以浮游植物的形式存在,相应地依赖浮游植物生存的动物主要就是滤食性的。在陆地,初级生产者具有完善的支持系统,在这种环境中直接依靠植物为食的动物主要是选择性取食,摄取幼嫩的茎叶。这样,导致水生动物和陆地动物在组织器官的配置、新陈代谢的方式等方面出现了根本性的差异。

3.2 植物与生态系统的能量流动

生态系统最初的能量来源于太阳,太阳光照到地球表面上,产生两种能量形式:一种是热能,它温暖大地,推动水分循环,产生大气和水的环流;另一种是光化学能,成为地球上一切活有机体进行生命活动的能量来源。

生态系统中太阳的光能经过植物固定后,转变为化学能储存在植物体内;通过食物链,自养生物被异养生物取食,能量也因此转移,较高营养级的生物从较低营养级的生物获得能量。在这一活动过程中,能量不断衰减,也是单向流动的。植物对太阳能固定的速度和规模,决定了能量流动的速度和规模(图3-6)。

生态系统中不同食物链之间相互交叉,形成一个网状结构的食物网(Food Web)。每种生物都是网状结构的一个结点。食物网中生物之间的相互制约和调控,有两种途径:

(1) 上行效应(Bottom-up Effect) 处于较低营养级的生物密度、生物量等决定了较高营养级生物的规模和发展,这种由较低营养级对较高营养级生物在资源上的控制现象,称为上行效应。植物是生态系统中最基础的物质生产者,一个生态系统中植物生产能力的大小、同化光能的规模决定了整个生态系统中其他生物存在和发展的可能性。

(2) 下行效应(Top-down Effect) 较低营养级生物的种群结构依赖于较高营养级生物捕食能力的大小,这种由较高营养级对较低营养级生物在捕食上的制约现象称为下行效应。

上行效应和下行效应在任何一个完整的生态系统中都存在。简单的或不成熟的生态系统主要受上行效应所决定。如北极圈地区,地衣、苔藓的数量决定了驯鹿种群的大小和发展速度;而复杂的或成熟的生态系统,下行效应表现得更为突出。如热带地区

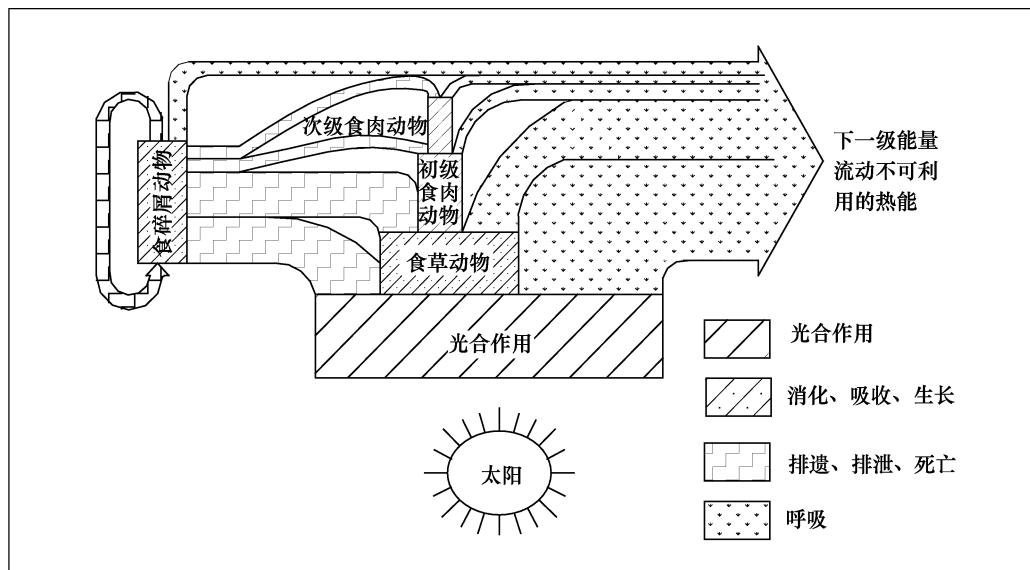


图 3-6 生态系统能量流动模式 生态系统流动能量的总量可用上图清晰表示出来,柱宽大致与流动能量的数量成比例;填充状态表示营养水平,箭头方向表示能量流动方向。

中,很多植物在动物的取食过程中依赖动物传粉和散布繁殖体,如果没有动物的这种活动,植物的发展就受到严重影响。

3.3 植物与生态系统的物质循环

自然界中任何一种元素要么存在于生物体内,要么存在于非生物的环境中。这些元素通过植物吸收到体内,通过其他生物之间的捕食作用进入到消费者体内,随着动植物的死亡和排泄,并在分解者的作用下,最终以无机元素形式回到环境当中,由植物再度吸收利用,如此循环不已,实现物质循环 (Material Cycle)。生态系统中的物质循环只有在生物作用和地球化学作用有机结合的条件下才能完成,从而又称为生物地球化学循环 (Biogeochemical Cycle)。

生态系统中的物质循环和能量流动是紧密结合在一起的。物质是能量的载体,能量是物质循环的动力,在能量的驱动下物质从一种形态变成另外一种形态,从一个物质载体中进入到另外一个载体中。

水是生态系统中最重要的物质,它的循环是物质循环的核心。植物在水的循环中具有重要作用(图 3-7A)。植物群体能够大量地截留、涵养水分,在生态系统中进行再分配,被生物利用后再缓慢释放到环境中。由于植物群体的作用,在较大降雨条件下,缓冲了水分从陆地向海洋的快速转移,也延滞了河流洪水形成。植物群体涵养的水分缓慢释放,调节了陆地环境的水分条件,为陆地生态系统生物的生存和发展提供了水分保障。因此,大力开展植树造林,提高植被涵养水源的能力,减少水土流失,就成为生态建设的重要内容。

二氧化碳和氧气是生命活动的原料,也是生命活动的产物,它们在大气中的含量状况影响着整个地球环境。植物是环境中二氧化碳和氧气的主要调节器。植物吸收二氧化碳,放出氧气,维持着大气中二氧化碳和氧气的平衡(图 3-7B)。

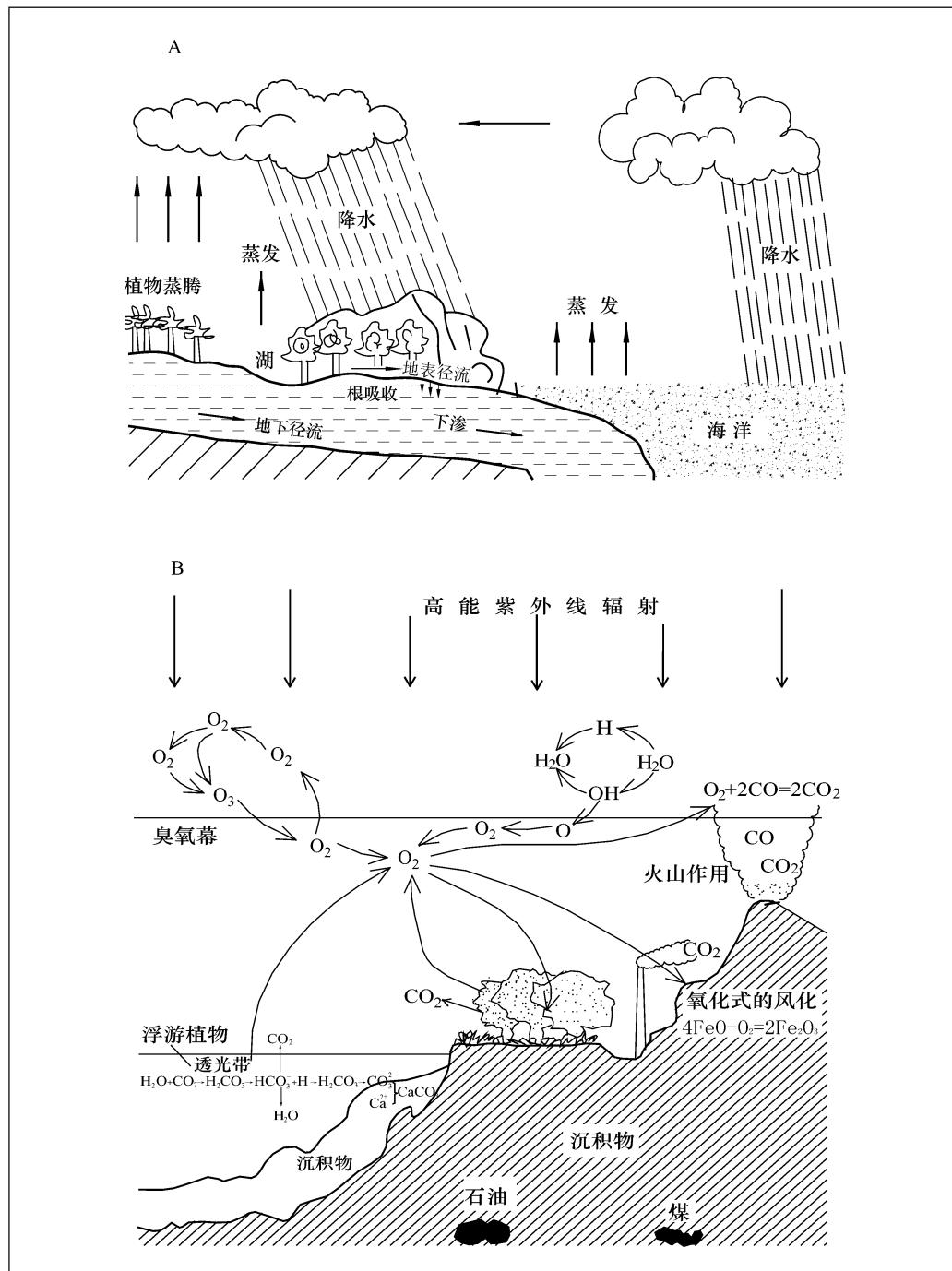


图 3-7 生态系统的物质循环 A. 水循环;B. 碳和氧循环。

人类大面积地砍伐森林、毁坏草原,引起植被大面积消失和退化,大大削弱了生物圈中植物调节二氧化碳和氧气平衡的能力;同时,大规模地燃烧化石能源,释放大量的二氧化碳。人类社会这两个方面的影响,提高了大气中二氧化碳的浓度,形成了温室效应(Greenhouse Effects)。温室效应引起全球温度的升高,使海洋中溶解和涵养的二氧化碳大量释放,又进一步抬升了全球温度,造成恶性循环。为此,对于温室效应的生物防治,主要手段是扩大植被的覆盖,提高植被的质量,充分发挥植物的作用。

3.4 植物对生态环境的改良与调节

植物的生命活动需要从环境中获得光照、热量、水分、无机盐等生存资源,与此同时也会影响环境。一般来说,个体植物对环境的影响是有限的,随着个体数量的增加,植物对环境影响的范围和强度也加大。不同的植物群体因组成和结构的区别而成为不同的群落,每一个群落创造着本身的“植物环境”,并不同程度地影响周围的外界环境。这就是说,植物群落的组成和结构及其规模,对环境影响的程度都是呈正比的。

(1) 植物群落对光照的改变 照射到植物群落的阳光,可以分为三个部分:一部分被植物所吸收,另一部分被反射,还有一部分则透过枝叶间隙而到达地面。例如,较稀疏的栎树林,上层林冠反射的光约占18%,吸收的光约占5%,射入群落下层的光约为77%;针阔叶混交林,上层树冠吸收的光约占79%,反射的光约占10%,射入下层的光约为11%(图3-8)。可见,照射在植物群落上的阳光,大部分被稠密的枝叶逐层吸收和重复反射,由叶透下来的光是很少的,仅为入射光的百分之几。还有少部分穿过枝叶间隙射入群落内部的直射光,则形成大小不等的光点和光斑,虽然成分改变很少,但强度却显著减弱。加上这些光点随太阳的移动而移动,随枝叶的摆动而摆动,因此在群落内的某一点上,直射光的照射时间是不连续的,十分短促。群落内以散射光占优势。

(2) 植物群落对温度的影响 阳光照射的强度和持续时间,直接影响到群落内温度的变化。在森林群落内,白天和夏季的温度比空旷地要低,但是昼夜及全年的温度变化幅度要小得多。这是因为太阳辐射的“作用面”从地面抬高到树冠层,枝叶吸热蒸腾,不断消耗热量,而植物体吸热散热缓慢,导热效果差,所以使群落内部温度变化减缓;加上植物相互遮盖,阻止空气流通,热量不易消失;群落地面还有枯枝落叶层,能缓和土壤表面的温度变化速度,也保证保持了群落内较小的温度变化幅度。

(3) 植物群落对水分的调节 群落能截留降水、保蓄水分,对降落在群落中的水分进行再分配。林冠截留降水的能力与上层树种的生态特性有关,耐阴性树种由于枝叶茂密,截留的降水要比阳性树种为多。群落所能够截留的降水量,取决于群落结构的复杂程度和降水的强度:群落的结构层次愈多,截留的雨雪量愈多;降水的强度愈小,则群落截留降水的百分比就愈高,例如云杉林能截留降水量的30%,松林为18%,桦木林为9%。植物群落所截留的水分,一部分作为地下水(暴雨时有一部分成为地面径流),一部分则通过植物体的蒸腾和地面蒸发,保留在群落内。地面上的湿度加大不仅促成水分小循环,并且可以调节温度的变幅;地面以下的水分保蓄,则能调节江河水流,防止暴涨暴落(图3-9)。

群落内的“植物气候”是在群落所在地的大气候控制下形成的,它在时间上随大气

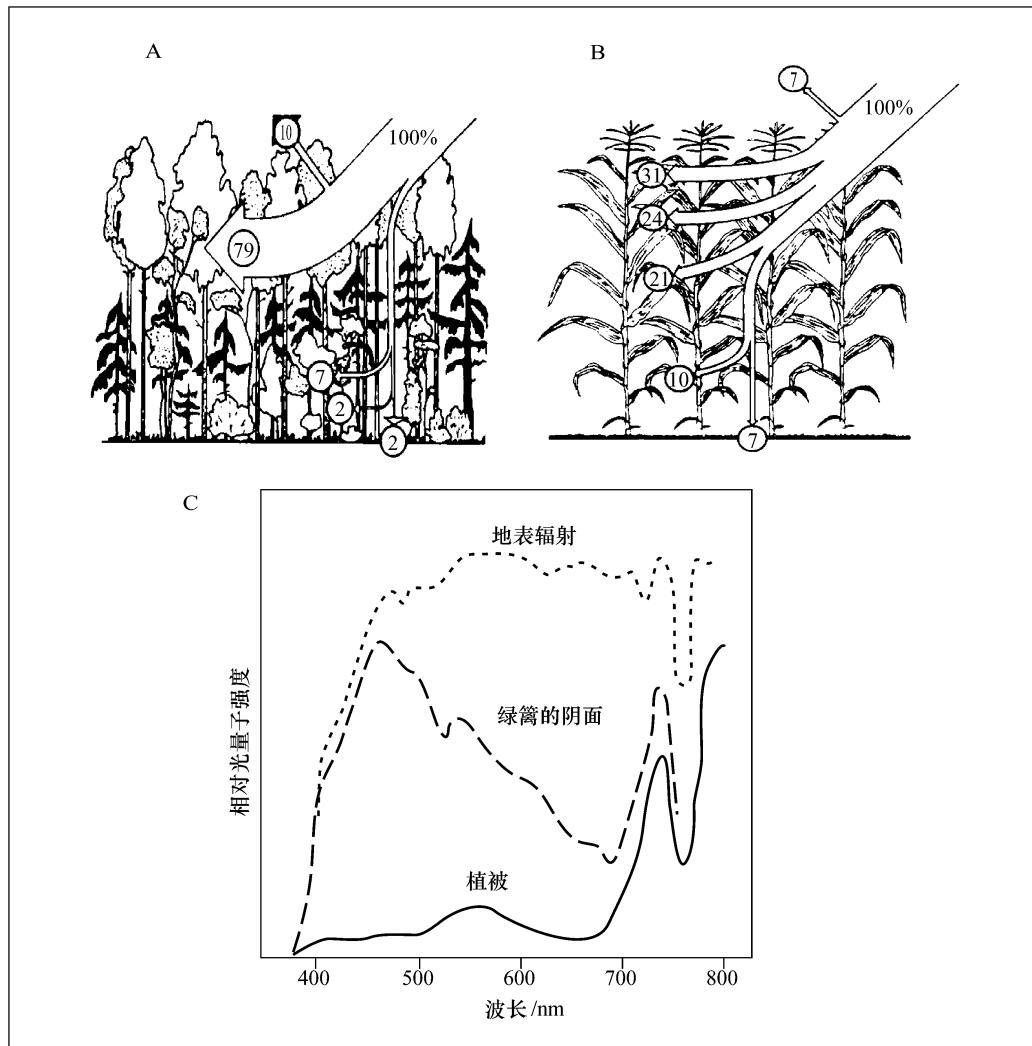


图 3-8 植物对光照的调节 A. 显示自然群落中光照改变的情况;B. 显示人工群落内光照改变的情况;
C. 显示群落中光照成分的改变情况。

候的变化而变化,但是变化的幅度大大减缓;在空间上,植物气候在群落内由上而下逐渐加强,使得不同生态习性的植物各自得到适宜的生长环境,形成群落的结构状况。

不仅如此,因为植物群落对外界环境是开放的,各种群落内的植物气候势必会扩展到群落以外,影响一定范围的外界气候。实践证明,植被对气候的影响范围与其面积的大小成正比,而且只有质量较高且分布均匀的植被才能保证地方气候的良好状况。因此,培育和管理植被,就成了人类改造自然、提高环境质量的有效手段。

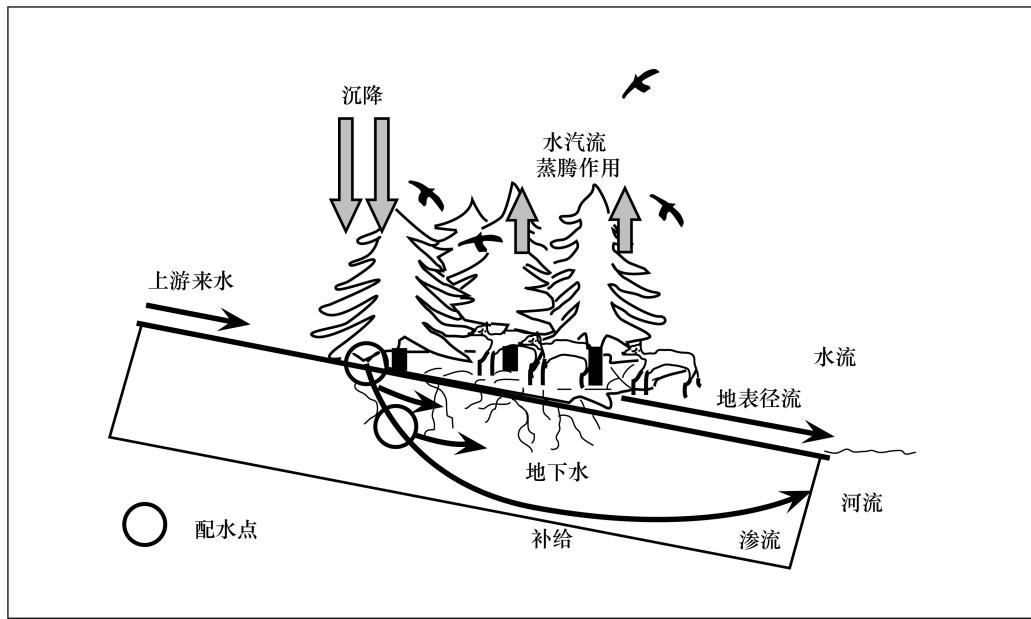


图 3-9 植物对水分的涵养和调节

4 植物与生态系统的平衡

一定空间尺度的生态系统单元内,在一定的时间范围内,生态系统的结构和功能保持相对稳定,对外来的干扰具有一定的缓冲能力,达到生态平衡(Ecological Balance)。

生态平衡是一个成熟生态系统的重要特征,它主要包括:

- (1) 生产者、消费者、分解者三大功能类群之间相对平衡,如生物种类组成及数量比例,营养结构联系和物质循环与能量流动的相对稳定性;
- (2) 生物群落与无机环境之间相对稳定,如物质和能量的输入和输出呈现动态平衡;
- (3) 对外界的干扰和影响具有自我修复、自我恢复的能力。

生态平衡是一种动态平衡,也是一种远离平衡态的“耗散结构”,更是一种非线性的复杂系统。探讨生态系统平衡的条件,作为评价生态系统健康(Ecosystem Health)的基本理论支持,是当今生态系统生态学的重要内容。

4.1 植物在生态平衡中的基础地位

生态系统的平衡是通过生态系统的功能状态所体现出来的。生态系统的功能主要体现在生态系统的能量流动和物质循环两个方面上,而生物种类成分和数量保持相对稳定时,就反映出生态系统结构的相对稳定性。

植物是生态系统中占据主导作用的功能成分。它的数量动态及其生产力,决定了

其他生物存在的规模,以及生态系统物质循环和能量流动的规模和速度,进而决定着生态平衡的层次和水平。

生态系统处于相对平衡的成熟阶段,其中最重要的基础条件是群落演替进入顶极阶段。这时,群落中植物的种类和数量比例相对稳定,以植物为基础的营养结构比较完整,食物链更趋典型,系统内物质和能量的输入与输出达到一种动态平衡。

生态系统的平衡水平,关键在于生态系统的自我调节能力,包括抗干扰的恢复能力和对污染的自净能力,而植物往往处于一种基础地位。尤其是在受损生态系统的恢复和重建中,恢复植物的生产能力是生态恢复的首要基础性工作,恢复植被是生态建设的中心环节。

4.2 植物的生物多样性与生态平衡

生态系统的自动调节能力的大小,决定于生态系统的生物多样性——多样性导致稳定性。生态系统的功能成分越复杂,物质循环和能量流动的渠道越多,在外来干扰和破坏下,可替换的途径越多,从而生态系统的平衡水平就越高。如一个林地生态系统(图 3-10),处于食物网中的鹰有三个食物链,如果某个食物链被中断后,还有其他两条可以弥补和替换,鹰依然可以维持生存和发展。生态系统越复杂,这种弥补和替换的方式就越多,系统就越稳定。

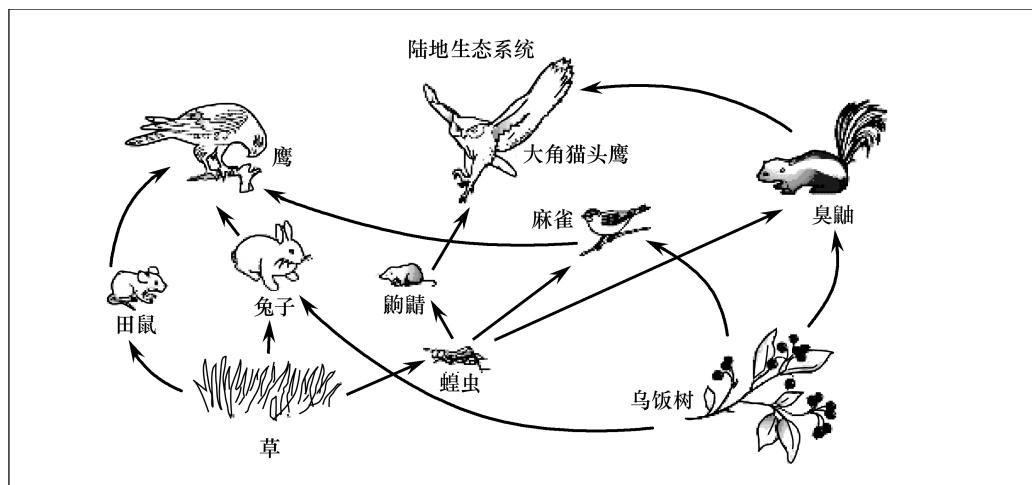


图 3-10 林地生态系统,展示生物多样性导致生态系统的稳定性

生态系统的平衡,是通过负反馈(Negative Feedback)方式进行自动调节的。负反馈是比较常见的一种反馈,它的作用是使生态系统达到和保持平衡或稳态,反馈的结果是抑制和减弱最初发生变化的那种成分所导致的变化。如图 3-11,如果食草动物数量增加,植物就会因为受到过度啃食而减少,植物数量减少以后,反过来就会抑制动物的数量。

在一个生态系统中,植物种类越多,固定和利用太阳能的能力就越强,可提供给不同动物的食物来源和环境支持的能力就越大,从而确保物质循环和能量流动的途径就

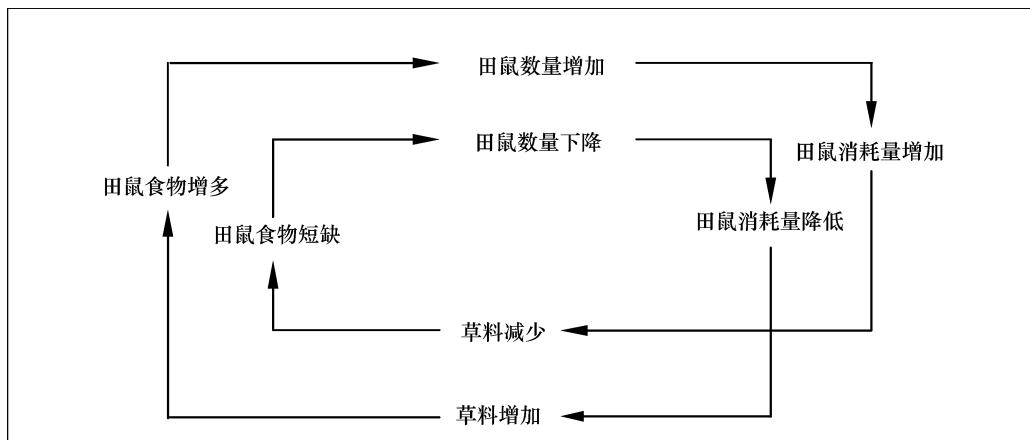


图 3-11 生态系统中田鼠数量与植物(食物)之间的负反馈示意图

越多,系统抵抗外来干扰的能力就越大,生态系统就更容易保持较好的平衡水平。

应该注意的是,一个正在向良性方向发展的生态系统,负反馈是一种具有建设意义的调节形式,而当人类的干扰超过了生态系统的恢复能力时,就将出现正反馈(Positive Feedback),其作用刚好与负反馈相反,不是抑制而是加速最初发生的变化,常常使生态系统远离平衡状态或稳态。例如,一个区域生态破坏后,植物的生长环境丧失,植被的数量和质量水平愈加降低,继而植物对环境的改良作用减小,环境质量将进一步恶化。

5 植物与生态系统的生态服务

所谓生态系统服务(Ecosystem Service)是指自然生态环境、物种、生物学状态、性质和生态过程所产生的物质和能量,及其所维持的良好环境对人类的效用的总称。以前,人们对生态系统的服务比较强调生命支持系统,近年来也将生态系统提供的产品纳入到生态系统服务的范畴。生态系统服务和生态系统服务功能涉及内容十分丰富(参见资料框),现在已成为相关研究的热点。植物作为生态系统的核心成分,生态系统服务和功能的各个方面及其每个环节都离不开植物的作用。在这里,我们把这些作用概括为两个方面,即植物承担着资源保障和环境支持的作用。

5.1 资源保障

植物在生态系统的服务中所承担的资源保障主要表现形式为:

(1) 生物产品生产 生态系统为各种生物提供了生存和发展所依托的食物条件。作为一个生物性的人,同样需要自然的供奉。据统计,已知约有 80 000 种植物可食用,人类仅用了 7 000 种,其中最重要的是小麦(*Triticum vulgare L.*)、玉米(*Zea mays L.*)和水稻(*Oryza sativa*)等 20 种栽培植物。海洋生态系统为人类提供了 20% 的动物蛋白,陆地生态系统则提供肉、蛋、禽、奶、皮革等畜牧产品。生物还是人类的重要药源,在发达

国家有 40% 以上的药物来源于自然动植物,发展中国家有 80% 的人靠传统的草药治疗疾病。人类目前很多疾病的攻克都寄希望从自然界的生物中获得药源。

(2) 生物多样性的产生和维持 地球上现存丰富的生物多样性是经历了 35 亿年进化发展的产物,在这个过程中植物为各种动物提供了生存所必需的资源支持,并不断推动生态系统形成更为完善的物种,推动着生态系统的结构更为完善,功能更为健全,而良好的生态系统又为新物种的形成提供了机会。



资料框

生态系统服务这个概念的首次使用可以追溯到 20 世纪 60 年代。1966 年 R. T. King 的著作《野生生物与人》与 1969 年 D. R. Helliwell 的著作《野生生物资源的价值》中均提到了“野生生物的服务”一词。但是,严格意义上的生态系统服务功能或环境服务功能的研究应始于 20 世纪 70 年代,世界自然保护同盟编制的一份报告 Study of Critical Environmental Problem 首次使用了生态系统服务功能的“Service”一词,并列出自然生态系统对人类的“环境服务”的功能,包括害虫控制、昆虫传粉、渔业、土壤形成、水土保持、气候调节、洪水控制、物质循环与大气组成等方面。1974 年,Holdren 等将土壤肥力的更新和基因的保存列入生态系统服务的范畴,1977 年 Ehrlich 将此命名为“生态系统的公共服务”,Westman 将此称为“自然服务”并提出其价值评估的概念,1981 年 Ehrlich 将此定义为“生态系统服务”,1992 年 Gordon Irene 的《自然功能》一书论述了不同生态系统对人类生产生活带来的影响,这是第一本系统地论述自然对人类服务的著作。

一般认为,生态系统服务功能是指生态系统与生态过程所形成及所维持的人类赖以生存的自然环境条件与效用,它不仅为人类提供了食品、医药及其他生产生活原料,还维持与改造了地球生命支持系统,形成了人类生存所必需的环境条件。生态系统服务是多种多样的,Costanza(1997)等把它们归纳为 17 类,Daily 将其归纳为 15 类。目前,国内外大多数都以 Costanza 等人的分类为基础进行生态系统服务的属性、空间分布以及价值评估研究。生态系统服务及生态系统功能总结归纳见表 3-5。

表 3-5 生态系统服务与生态系统功能

序号	生态系统服务	生态系统功能	举例
1	大气调节	调节大气化学组成	CO_2/O_2 平衡, O_3 对 UV-B 的防护, SO_x 的浓度水平
2	气候调节	调节区域或全球尺度上的温度、降水及其他生物参与的气候过程	调节温室气体,水分的区域和全球分配

续表

序号	生态系统服务	生态系统功能	举例
3	扰动调节	生态系统对环境扰动的容量效应、抑制效应和整合效应	通过植被结构的不同形成不同生境,防止风暴、控制洪水等
4	水调节	调节水流动	为农业(如灌溉)、工业过程和运输供水
5	水供给	储存和保持水	涵养水源,由流域、水库和地下水层提供水
6	控制侵蚀和保持沉积物	生态系统的土壤保持	防止风力、径流和其他动力过程造成土壤流失,将淤泥贮存在湖泊和湿地
7	土壤形成	土壤形成过程	岩石的风化和有机质的积累
8	养分循环	养分的储存、内部循环、更新和获取	固定N、P、K和其他元素,养分的循环
9	废物处理	易流失养分的再获取,过剩或异类养分和化合物的去除或降解	废物处理,污染控制,解毒作用
10	传粉	植物繁殖体的迁移	为植物繁殖供给传粉媒介和动力
11	生物控制	生物种群的调节	关键捕食动物对被捕食动物种类、数量的控制
12	避难所	为定居和迁徙种群提供生境	育雏地,迁徙种群的栖息地,本地主要物种的区域生境,越冬场所等
13	食物生产	总初级生产中可用作食物部分	通过渔、猎、采集及农耕的鱼、猎物、坚果、水果、作物等的生产
14	原材料	总初级生产中可用作原材料部分	木材、燃料和饲料的生产
15	基因资源	种质基因库和遗传改良的遗传来源	抵制植物病原和作物害虫的基因,装饰物种(宠物、园艺植物品种等)
16	休闲	提供休闲活动的机会	生态旅游,体育垂钓,其他户外休闲活动
17	文化	提供非商业用途的机会	生态旅游的美学、艺术、教育、精神和(或)科学的研究

5.2 环境支持

植物不仅是其他生物直接或间接的食物来源,而且也是其他生物生存环境的缔造者。

(1) 土壤的形成和改良 土壤的形成和发育是生物与环境相互作用、共同发展的产物,并主要由生态系统中的生物作用维持更新。一方面,植物枯死、衰老以后都要回到土壤中去,经过分解者的分解后,成为土壤有机质的重要来源;另一方面,根系的分泌

作用改善了根际的微环境,为土壤微生物的活动创造了条件,微生物的氧化、还原、分解等作用成为土壤物理、化学性质改变和土壤结构改良的重要生物条件。

(2) 生态水文作用(Eco-hydrologic Effects) 陆地生态系统对水分的吸收、驻留、缓释等作用,是生物圈中水分循环的重要环节。植被在生态系统的水分循环中处于核心地位。在降雨时,植被的枝叶、树冠和地下根部截留了60%以上的雨水,另外的水分变为地下水。雨过天晴时,植物的蒸腾作用又将大量的水分变成水汽,既降低了气温,又为新的降雨创造了条件。在旱季,储藏在生态系统中的水分缓慢释放出来,形成地表径流补充到江河湖海中,使陆地生态系统中的水分在不同的时间范围内得到较好地分配,减缓了干旱和洪涝灾害(见图3-6)。生态水文过程是生态系统生态学研究的一个重要热点,是流域生态学的中心问题之一,也是探讨生态系统服务功能及其实现过程的关键科学领域。

(3) 植物群落形成的微环境为更多动物生存和发展提供了的生态条件 例如,在植物物种极其丰富的热带雨林地区,从林冠上方到地面垂直起伏达到50多米,光照条件越来越弱,温度依次降低且变幅越来越小,湿度依次增大且更少变化,风力降低。在这个纵深的空间范围内,不同生活方式的动物都可能找到适合自己的生境。相反,在荒漠地区,能够生存下来的植物种类很少,稀疏的植被形成的群落环境也比较单一,能够为动物提供栖息的环境种类也很有限,从而这也成为动物物种比较单一的重要原因之一。

(4) 保护和改善环境质量 由于自然或人为的因素,不少区域发生了环境退化。经过人类的积极干预,通过先锋植物的进入不断改变环境条件,这些新的环境因素又为更多、功能更强大的生物的生存和发展奠定了基础。生态系统对投入其中的污染物具有分解、同化、解毒作用,可以有效地减少污染物的积累、富集和毒害作用。这就是生态系统不断改善环境质量的过程。

大面积的植被在温度、水分的时空调节上的作用更为突出,通过恢复和维持自然原始的植被,不仅是保护生态环境的需要,更是人类生存和发展的基础条件。

小结

植物是生态系统的重要建设者,是地球环境的主要缔造者,是维持区域生态平衡和地球环境良性运转的主导因素。植物的这种作用集中体现在它是生态系统的生产者,在生态系统的物质生产、能量流动、物质循环、环境改良与调节中发挥着不可替代的作用。

植物的初级生产是地球生物圈一切物质生产的基础,不同的水、热条件影响着初级生产的速度、规模,初级生产的分布主要受水、热组合状况和营养供给水平所决定。

植物在生态系统的平衡维持中处于一种基础地位。恢复和重建植物的生产力是生态建设、环境保护的中心环节。一般而言,一个区域的植物生物多样性越丰富,物质循环和能量流动的渠道就越多,生态系统的平衡水平和平衡能力可能就越高。

人类的生存和发展离不开自然生态系统提供的资源保障和环境支持,而这些都来自于生态系统的服务。生态系统提供的服务是所有生命体系相互依赖、彼此支持、协同发展的结果,其中植物作为生态系统的核心成分,在生态系统服务的产生和提供中发挥无与伦比的重要作用,这种作用主要体现在生物产品生产、生物多样性产生和维持、土壤形成和改良、生态水文作用、动物生存环境营造作用、人类环境的维持和改善等方面。生物地球化学循环过程是认识植物的生态系统服务的切入点。

思考题

1. 理解以下基本概念和名词:

生产者(Producer) 营养结构(Trophic Structure) 温室效应(Greenhouse Effect) 植物气候(Plant-dominated Micro-climate) C_3 、 C_4 和 CAM 植物 最适叶面积指数(Optimal Leaf Area Index)
下行效应(Top-down Effect) 上行效应(Bottom-up Effect) 初级生产(Primary Production) 生态平衡(Ecological Balance) 负反馈(Negative Feedback) 正反馈(Positive Feedback) 生态系统服务(Ecosystem Service) 生态水文作用(Eco-hydrological Function)

2. 分析植物在生态系统中的地位和功能,并说明二者之间的关系。

3. 为什么说植物在生态系统中具有基础作用?

4. 植物是如何改良环境的?

5. 哪些因素影响初级生产力? 如何挖掘初级生产力?

6. 比较分析 C_3 、 C_4 和 CAM 植物应对所在环境表现出来的光合效率的差异性。

7. 生态系统的服务包括哪些方面? 植物在生态系统提供服务中是如何发挥作用的?

8. 植物在维护其他生物多样性方面是如何发挥作用的?

9. 生态平衡维持中植物的作用主要体现在哪些方面?

推荐读物

- 李博. 2000. 生态学. 北京:高等教育出版社(重点阅读:第十章,生态系统中的能量流动,331 – 370)
- 周晓峰. 1999. 中国森林与生态环境. 北京:中国林业出版社
- 任海,彭少麟. 2001. 恢复生态学导论. 北京:科学出版社(重点阅读:第九章,生态系统的服务功能,76 – 84)
- Larcher W. 1997. 植物生理生态学. 翟志席,郭玉海,等译. 北京:中国农业大学出版社(重点阅读:2. 碳利用和干物质生产,47 – 128)
- Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读:Chapter 12, Productivity, 303 – 333)



推荐网络资源

1. 云南大学生态学国家级精品课程网站 : <http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
2. 北京师范大学基础生态学课件 : <http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
3. 华中农业大学生态学国家精品课程课件 : <http://nhjy.hzau.edu.cn/kech/stx/>
4. Wikimedia 开放式免费电子图书网“生态系统部分” : <http://en.wikibooks.org/wiki/Ecology/Ecosystems>
5. Wikimedia 开放式免费电子图书网“生态系统能量流动部分” : http://en.wikibooks.org/wiki/Ecology/Energy_in_ecosystems
6. Wikimedia 开放式免费电子图书网“生物地球化学循环部分” : http://en.wikibooks.org/wiki/Ecology/Biogeochemical_cycles
7. Ecosystem Services: A Primer : <http://www.actionbioscience.org/environment/esa.html>



第二部分 植物群落生态

在自然界中,植物以生产者的身份在生态系统中发挥建设性作用。植物这种作用不是以个体方式产生,而是以群体的形式综合发挥效能的。这个群体往往指的就是群落或植被。在植物生态学的研究中,群落与植被这两个术语经常同时使用,因为所指的本来就是同一个对象。而在使用上有所区别的是:“植被”是一个地理的概念,常用于表明一种区域性的植物覆盖(如,世界植被,中国植被)或者泛指大的植物覆盖类群(如,森林植被,草原植被,水生植被);“群落”则是生物的概念,所指的是具体地段中植物有规律的组合及其空间和时间上的变化状况。

群落是植物生态学中常讲常新的研究对象,也是人们认识自然界、研究生态学的重要切入点。虽然植物生态学在不同历史时期侧重点有所不同,但群落一直是植物生态学的核心内容之一。本部分的内容包括:植物群落的结构、群落的动态、植被的分类、植被的分布及植被区划等。值得强调的是,在植物生态学发展过程中,植被和植物群落的研究曾经是植物生态学建立时期的重点,各个学派的经典性成果在学科发展中起到了重要作用,也为构建新的理论体系奠定了坚实基础。也正是植物群落生态学的深厚积淀,在宏观方向上催生了生态系统生态学,在中观方向上深化了种群生态学的发展。

第四章 植物群落的结构

本章目录

1 植物群落的植物种类组成

1.1 群落的最小面积

1.2 群落种类成分的数量特征

1.3 群落组成成分的分析

2 群落的垂直与水平结构

2.1 群落的垂直结构(成层性)

2.2 群落的水平结构

3 群落的外貌

3.1 层片结构(生活型组成)

3.2 生活型谱

3.3 层片与层次

小结

思考题

推荐读物

推荐网络资源

地球表面上,只要有植物生活所必需的环境条件,就会有植物聚集生长并形成群落。植物群居在一起,各种植物具有一定的数量,并各自占有一定的空间位置(水平的和垂直的),这就形成了群落的结构。群落的结构是群落在空间上和时间上生存和变化的综合反映,也是研究群落的入手之处。

1 植物群落的植物种类组成

任何植物群落都是由一定的植物种类所组成,它们是群落结构形成的基础。因此,一份完整的植物种类名单,是一个天然或半天然植物群落的主要特征。

1.1 群落的最小面积

各种类型的群落所占面积或大或小,含有的植物种类有多有少。在对群落的定量研究中,需要划定一定的面积作为样本,清点植物种类,收集基本数据。但是,究竟要有多大的面积才能包含组成某一群落的“基本种类”呢?

欧洲科学家最先提出“最小面积”(Minimum Area)的概念,并据此进行研究。方法是在群落中选择植物生长比较均匀的地方,用绳子圈定一块小的面积(一般在草本群落中,最初的面积是 $10\text{ cm} \times 10\text{ cm}$;森林群落则要用 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 或稍大),登记这一面积中所有的植物种类。然后,按照一定顺序成倍扩大边长(图4-1),每扩大一次,就登记新增加的种类。起初,随着面积的扩大,植物种类的数目也随之增加,以后随着面积再扩大,植物种类却很少甚至不再增加。用种的数目与样方增加的关系绘制出种类

- 面积曲线(图 4-2)。曲线最初陡峭上升,而后水平延伸,在曲线转折处所指示的面积,即为该群落的最小面积。

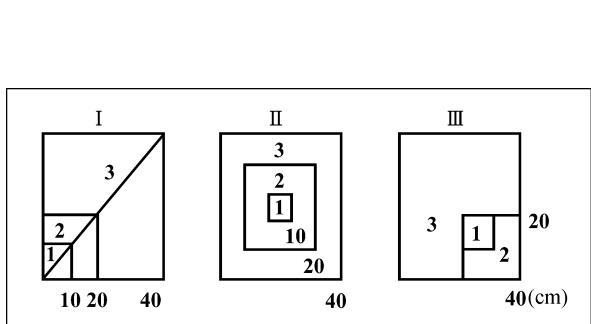


图 4-1 草本群落样地扩大的顺序(任选一种使用)

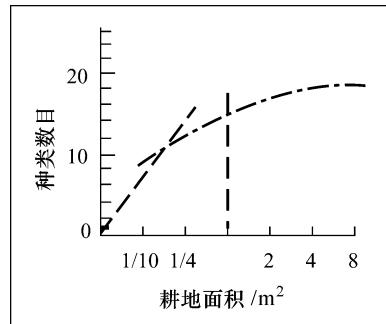


图 4-2 草本群落种类 - 面积曲线示意图

通过各种群落类型的对比,可以发现:环境条件越优越,组成群落的植物种类就越多,群落的结构越复杂,则群落的最小面积相应地就越大。例如,我国西双版纳南部的热带雨林群落,它的最小面积至少为 2500 m^2 ,其中包含了组成群落的主要高等植物 130 种左右;而东北小兴安岭红松林的一个群落中,最小面积约为 400 m^2 ,包含主要的高等植物约 40 种左右。这样,我们就可以从环境条件的优越程度和植物种类数目的多寡、群落结构的复杂程度和群落最小面积的大小等方面,找到一定的相关性,它们之间都是一种正比例关系。

最小面积是群落结构的一项特征,也是设定样地面积的依据,样地面积一般不应小于群落的“最小面积”。当然,最小面积法只用于对生疏的植被类型进行初次调查,或者是专题研究(包括定位研究)时使用。而在一般的普遍调查中,大多根据已有的经验确定样地面积,例如在我国,按大类划分:森林群落的样地面积为 $100 \sim 2500\text{ m}^2$ (由温带到热带);灌丛或高草群落为 $25 \sim 100\text{ m}^2$;中、低草本群落则为 $1 \sim 25\text{ m}^2$ 。为了便于综合比较,同一区域各植被大类的样地面积应该相同。

1.2 群落种类成分的数量特征

组成群落的各种植物对环境都有一定的要求和反应,在群落中各处于不同的地位和起着不同的作用,所有这些都表现为群落中植物的各项数量特征。获取这些基础数据是分析群落结构的第一步工作。

1.2.1 多度

组成群落的各个植物种,其个体数目可能相差很大。对于具有个体数目较多的植物种类来说,该群落所在地的环境(或群落内的植物环境)对它的生存及繁殖较为适宜;同时也表明该种植物对群落内的植物环境,和对其他植物种有较大的影响。一般处于主要层中个体数量最大的种,其作用也就最大。

常用的确定多度(Abundance)的方法有两种:一为直接计算法(记名计数法);一为目测估计法。两种方法都被广泛使用。对森林群落的树木种类,或者在详细的群落学

研究中,常用记名计数法,直接点数各种群的个体数目,然后算出某种植物与同一生活型的全部植物个体数目的比例。植物个体数量大而体形小的群落,如灌木、草本群落,或者在概略性的踏察中,常用目测估计法。

目测估计法是按预先确定的多度等级来估计单位面积上个体的多少。它的优点是迅速,在一般性的植被概查中,可以不受样地大小的限制。但在群落结构的研究时,就要和其他指标结合使用了。已有的等级划分和表示方法大同小异(表 4-1)。

表 4-1 几种常用的多度等级

德鲁提 (Drude)		克列门茨 (Clements)		布朗 - 布朗喀 (Braun-Blanquet)		
Soc. (Sociales)		极多	Dominant	优势	D	5 非常多
Cop ³	很多	Abundant	丰盛	A	4 多	
Cop (Copiosae)	Cop ²	多			3 较多	
	Cop ¹	尚多	Frequent	常见	F	2 较少
Sp. (Sparsae)		少	Occasional	偶见	O	
Sol. (Solitariae)		稀少	Rare	稀少	R	1 少
Un (Unicun)	个别	Very Rare	很少	VR	+	很少

1.2.2 密度

密度 (Density) 指单位面积上的植物株数,用公式表示就是:

$$D = N/S$$

式中,D 为密度;N 为样地内某种植物的个体数目;S 为样地面积。

密度的倒数即为每株植物所占的单位面积:

$$M_a (\text{平均面积}) = \frac{1}{D} (\text{密度})$$

密度是一个实测的数值,只能限于一定面积的样方内才能计算;它又是一个平均数值,同一密度并不就是同一数量。因此,在用不同的样方作密度的比较时,应说明面积的大小。

需要指出,在多个种类所组成的群落中,按种类计算每株植物所占面积,比所有植株平均所占面积要大得多;而且,个体数量愈少的种,计算所得的数值愈大,这是因为所求得的数值只是在假定其他种类都不存在的情况下获得的。由此看来,在群落内分别求算各个种的密度,其实际意义不大。重要的是计算全部个体(不分种)的密度和平均面积。在此基础上,推算出个体间的距离:

$$L = \sqrt{\frac{S}{N}} - d$$

式中,L 为平均株距;S 为面积;N 为植物个体数;d 为树木的平均胸径。

密度的数值受到植物分布格局 (Pattern) 的影响,而株距则反映了密度和分布格局。在规则分布的情况下,密度与株距平方成反比。但在集中分布情况下则不一定如此。

密度是群落水平分化现象的一个标志性特征,如群落中有几十种植物,而每种植物又各有其分布格局,则整个群落中植物水平格局的复杂性就显而易见了。

群落中植物密度的大小,关系到植物物质生产量。在单一种类组成的农作物群落或人工林的研究中,已对密度与产量的关系做了大量工作。

但是,密度只是一个平均数值,每种植物实际上利用了多大的空间,可以从植物枝叶所覆盖的土地面积来加以分析。

1.2.3 覆盖

覆盖(Coverage)是群落结构的一个重要指标,它不仅标志了植物所占有的水平空间面积和在一定程度上反映了植物同化面积的大小,也在一个重要的方面表明了植物之间的相互关系。特别是处于主要层的植物种类,其覆盖的大小决定了群落内植物环境的形成和特点,并影响次要层植物的种类、个体数量和着生地点。覆盖在用绝对数值表示时,木本植物可以直接测量冠幅(包括枝叶空隙),实测的方法不受样方大小的影响,比较客观。一般从个体开始,然后按层和种累积。

由于植物枝叶互相重叠,因此,当按种或按层次测定覆盖时,其数值的总和总是会大于群落的总覆盖度。

植物枝叶所覆盖的土地面积叫做投影覆盖度(Projective Cover),植物基部着生的面积叫做基部覆盖度(Basal Cover)(图4-3)。

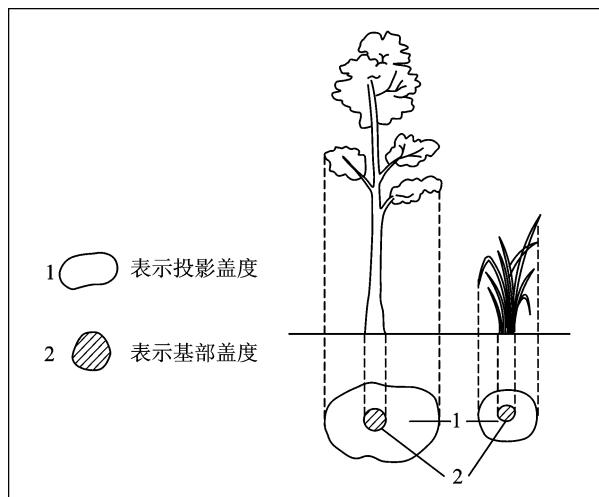


图4-3 植物的覆盖

投影覆盖度一般以百分率表示。在欧洲,植物种的覆盖度也有用事先划定的等级来表示的,均为五级制,常见的有两种,见表4-2。

表 4-2 欧洲常见的两种盖度等级

盖度等级	Hult Sernander	Braun-Blanquet
5	单位面积中占覆盖 1/2	单位面积中占覆盖 3/4
4	单位面积中占覆盖 1/4 ~ 1/2	单位面积中占覆盖 1/2 ~ 3/4
3	单位面积中占覆盖 1/8 ~ 1/4	单位面积中占覆盖 1/4 ~ 1/2
2	单位面积中占覆盖 1/16 ~ 1/8	单位面积中占覆盖 1/20 ~ 1/4
1	单位面积中占覆盖 1/32 ~ 1/16	单位面积中占覆盖 1/20 以下

Braun-Blanquet 的等级还可按盖度等级计算平均值, 称为盖度系数 (Coverage index)。

	盖度	平均数
5 级	100 ~ 75%	87.5
4 级	75 ~ 50%	62.5
3 级	50 ~ 25%	37.5
2 级	25 ~ 5%	15.0
1 级	5% 以下	2.5

在以上计算的基础上, 按下列公式分别计算某一种植物的盖度系数:

$$C = \sum \frac{T_i \times T_j}{S} \times 100$$

式中, C 为盖度系数; T_i 为该种植物某一盖度级出现次数; T_j 为该盖度级的平均数; S 为统计的样地总数。

在 Braun-Blanquet 的研究中, 把各种植物的盖度系数列在群落表上, 以标示该种植物在群落中的重要程度。

至于基部盖度, 则更多用于牧场和林业管理的研究。

在草原群落中, 均以成丛草本植物离地面 3 cm 处 (牲畜吃草高度) 草丛断面面积计算, 因为草丛基部面积比较稳定, 不会随逐年水量变化而变动。草类在群落中实际着生的基部盖度, 可在 1 m² 面积内按上述的方格网求测。还可以用“线段覆盖度”的方法, 即将标志出 cm 的线绳 (全长 1 m) 放在地面, 量出沿线的草丛基部直径, 换算成百分数。

对于树木, 则测定树干直径 (树干距地面 1.3 m 处, 相当于人体胸高处, 故称为胸径), 以圆面积公式计算出树干横断面积 (胸高断面积)。某一树种的胸高断面积与样地内全部树木总断面积之比, 即为该树种的基部盖度 (以百分数表示), 又称为显著度 (Dominance)。有人用它作为估定每种树木在群落中占优势程度的指标之一, 即相对显著度。

1.2.4 频度

频度 (Frequency) 是某种植物个体在同一类型群落不同地段的出现率, 用以了解植

被的均匀程度,可用百分率表示,即:

$$F = \frac{P}{T} \times 100$$

式中, F 为频度; P 为某一种出现的样方数目; T 为全部样方数目。

频度这个概念,早在 1825 年就有人提出,以 Raunkiaer 的工作影响最大。他认为重量和个体数都有不足之处,重量的季节性变化大,个体又大小不一,因而提出用频度来估计植被的均匀程度。他用面积为 $1/10 \text{ m}^2$ 的小样圆(直径为 35.6 cm),在草地群落中任意投掷,记载每个小样圆内的所有植物种类,共 50 次,得到 50 个小样圆的完整名录。根据每种植物出现的次数与样圆数的比例,求出频度百分率,叫做频度系数(Frequency Index),用字母 R (Raunkiaer 的第一个字母)来表示。

1934 年,Raunkiaer 根据对 8 000 多个种的频度百分率的统计,制出一个标准频度图解。图解中,凡频度系数在 $1\% \sim 20\%$ 的植物种归入 A 级, $21\% \sim 40\%$ 者为 B 级, $41\% \sim 60\%$ 为 C 级, $61\% \sim 80\%$ 为 D 级, $81\% \sim 100\%$ 为 E 级。在他所统计的 8 000 多个种中,频度属 A 级的种类占全部种类的 53%,属于 B 级的有 14%,C 级有 9%,D 级有 8%,而 E 级有 16%。这样,这 5 个频度级的关系是 $A > B > C \geq D < E$ (图 4-4),即为 Raunkiaer 的频度定律(Law of Frequency)。这个定律表明,在一个种类分布比较均匀一致的群落中,属于 A 级频度的种类通常很多的;同时,E 级因多为群落的优势种而占有较高的百分比。这就是说:群落内种类分布的均匀性,是与 A 级和 E 级的百分比有关,而当 B、C、D 级都较高时,则表明群落内种类分布是不均匀的。

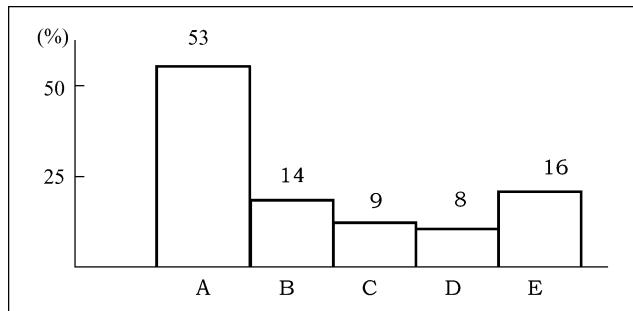


图 4-4 Raunkiaer 的标准频度图解

Raunkiaer 的这一工作是在草本群落中进行的,有人也曾使用于北方较单纯的森林中,对此定律作了验证。

频度是密度的函数,但在多数情况下,二者不成直线相关(只有在最大规则分布与每样方中 1 株时才成直线相关)。在随机分布的情况下,密度与频度的关系,可以用图式来加以说明(图 4-5),也可以用下列公式计算:

$$M = -\log_e \left(1 - \frac{F}{100} \right)$$

式中, M 为密度; F 为频度。

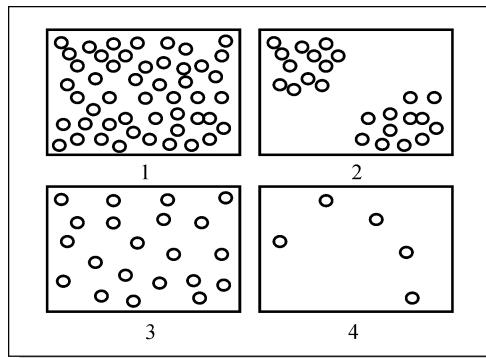


图 4-5 密度和频度之间的关系 1. 密度大频度也大;2. 密度较大频度较小;3. 密度中等频度较大;4. 密度小频度也小。

1.2.5 高度

高度(Height)表示植物在垂直方向上利用空间的程度。植物群落中的各种植物，各自占据一定的垂直空间，并以它们的同化器官(枝、叶)和吸收器官(根)排列在空中的不同高度和土壤的一定深度中，据此可以在群落中划分层次。在水生环境中，生态要求不同的植物也在不同深度的水层中占据着各自的位置。

群落的高度反映了分布地气候条件的优越程度，高度也是反映群落自然生产力的一个重要指标。林业和牧场管理等应用部门十分重视高度这一指标。在林业上通常用优势树木平均高度划分地位级，一般划为五级，高度最大者为Ⅰ级，较小者为Ⅱ级，以此类推。在森林经营中，把树木高度分别以树高与干高加以丈量，特别注重树干高度。而在草场管理中，常研究草类高度和草场退化的关系。

在群落结构研究中，可以分别测定个体、种、层和整个群落的高度。草本或灌丛的高度可以用尺直接丈量，而对乔木则可采用测高仪或目测估定。

1.2.6 体积和重量

植物的高度和粗度的不同比例，形成极其多样的体形，构成了各样的体积(Volume)和重量(Weight)。植物群落内，各种植物所生产的物质数量标志着群落的第一性生产力。

(1) 在森林经营中，通过对树干体积的计算而获得木材的生产量数据。单株乔木的体积，由胸高断面积乘以树高而求得，即：

$$M = \sum G \times H \times f$$

式中， M 为林地蓄积量； $\sum G$ 为树木断面积总和； H 为林木平均高度； f 为形数。

形数是树干体积与等高同底圆柱体体积之比。这是由于树木体形是圆锥形而不是圆柱形，而圆锥形的尖削度又是因各个树种不同。因此，必须按不同树种乘以形数(在制就的森林调查表中查得)，才是该林地木材的真正蓄积量。

草本群落内植物体积的测定，基本方法就是将各种植物的个体浸入带刻度的盛水量杯中，根据排出的水量以获得植物体积的数据。

(2) 群落中植物体重量,即植物的生物量(Biomass),是研究整个群落生产率的基础。重量的测定,一般就是按种类分别直接称重,特别对森林群落中的树木,需要砍树挖根,工作十分繁重。所以,只能在各个种中,选少数组形中等的个体作为样本,称重后再乘以单位面积内该种的个体数,以获得生物量的数据。植物的重量首先应在潮湿的状态下测定(湿重或鲜重),然后在干燥的状态下再测定(干重),由此了解植物(和群落)的总生产量和干物质生产量。而在生物量的专题研究中,则对植物个体的根、茎、叶、花、果分别称重,然后计算各部分之间的比例关系。由此分析该种植物把获得的资源分别用于生长、发育和繁殖的份额。

由于各种植物所积累的有机物质不同,因此相同体积的不同植物种类在重量上是有差异的。这就是说,体积和重量不能相互代替。

1.3 群落组成成分的分析

在种类清点和数量测定的基础上,就可以对组成群落的植物种类成分进行分析。就植物群落结构的研究而言,物种多样性的分析对了解群落组成的性质和进一步研究群落结构形成的机制也都是必要的。

1.3.1 优势度与重要值

优势度(Dominance)用以表示某些种在群落中的优势地位与作用。优势度最大的种即称为群落的优势种(Dominant Species),它们在与其居住地环境及与其他种类的关系中达到了生态上的高度成功。在野外调查中,基本上都是按群落的优势种预先划分群落的。

在大多数的群落学研究中确定种的优势度时,所使用的指标不仅限于各个种的个体数量,而是使用种的盖度和密度。很多学者认为,最大的盖度和密度意味着种在群落中具有最大的影响。当然,频度、高度、生活型和生活强度等特征也很重要。

在草原群落研究中,曾有人将频度与盖度结合起来。首先统计某一草原群落中各种植物的频度,求出频度系数,然后选一个 1 m^2 的面积,确定每种植物盖度的百分数。盖度乘以频度,其积用100除,就获得了每种植物在草原中相对作用大小的数字。

在森林群落研究中,J. T. Curtis & R. P. McIntosh(1951)提出重要值(Importance Value)的概念,根据相对多度(某个种的株数/全部种的总株数)、相对频度(某个种的频度/全部种的总频度)和相对显著度(某个树种的断面积/全部树种的总断面积)来确定森林群落中每一树种的相对重要性,可用公式表示:

$$I = \frac{D(\%) + F(\%) + T(\%)}{300}$$

式中, I 为重要值; $D(\%)$ 为相对密度; $F(\%)$ 为相对频度; $T(\%)$ 为相对显著度。

H. J. Lutz(1930)应用林木图解(Phytograph)的方法比较了混交林中各树种在群落内的的重要性。林木图解法所使用的指标,除相对多度、相对频度和相对显著度以外,还加上等级度。多度、频度、显著度三项主要用于表示现有乔木树种的重要性程度,而等级度一项则用于表示该树种在群落中的过去、现在和将来的重要性。所谓等级度,即把同一树种自幼苗至成年个体的不同年龄个体,按其大小划分为5个等级(Size Class)。

凡乔木幼苗高度在33 cm以下者为第Ⅰ级苗木；高度在33 cm以上而茎干粗不足2.5 cm者为第Ⅱ级苗木；胸高直径2.5~7.5 cm的幼树属第Ⅲ级立木；胸高直径7.5~22.5 cm的成年树木，列为第Ⅳ级；胸高直径22.5 cm以上者为第Ⅴ级。等级度亦可化为百分数，每级占20%。

标准林木图解为一圆形，其中， OA 为相对多度（各树种第Ⅴ级大树与样方所有树种第Ⅴ级大树的比率）； OB 为相对频度（各树种第Ⅴ级大树出现的样方数与样方总数的比率）； OC 为等级度（该树种实有的等级与5个等级的比率）； OD 为相对显著度（各树种第Ⅴ级大树与样方内所有第Ⅴ级大树基部断面积的比率）（图4-6）。将上述四个特征按树种分别综合在图解中，每一树种作一个图解，然后加以比较（图4-7）。

林木结构图解方法适用于亚热带和温带地区混交林结构的动态分析。

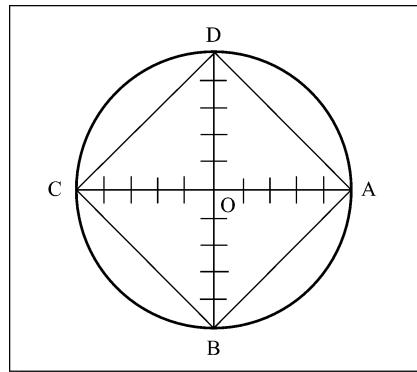


图4-6 标准林木图解

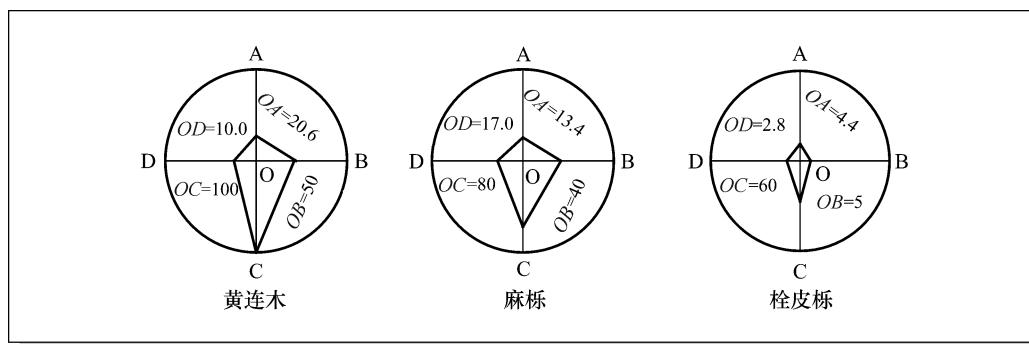


图4-7 南京灵谷寺落叶阔叶林中三个树种的林木图解(曲仲湘等,1952年)

1.3.2 科属统计

不同类型的植物群落，植物种类组成的数目或多或少，各个种类均属于特定的科、属。因此，可以从系统分类的方面来加以统计分析。例如，我国亚热带地域广阔，代表性的植被类型是常绿阔叶林，组成群落的主要植物种类均以壳斗科、樟科、茶科、木兰科和金缕梅科为主；分布在高山上的植物群落，主要由虎耳草科、石竹科、龙胆科、十字花科、景天科的某些种类所组成；村寨附近的植物群落都是由喜硝的伴生植物种类所组成，主要属于藜科、苋科、菊科、荨麻科，等等。这样的分析，可以提供给我们寻找群落间相似性程度的一个方面的线索。

与陆地环境相比，淡水水生环境具有较大的均一性，甚至各个不同的气候带中的淡水湖泊，水体环境的相似性也是很大的。因此，水生植物群落中的植物种类相对较简单，各个气候带间水生植物群落的种类成分至少在属一级都是相同的。

1.3.3 区系地理成分分析

进一步,还可以按照组成群落的植物种类所属的区系地理成分来加以分析,这是判断某一群落类型的起源和分布中心的重要方面。例如,以泛北极成分占优势的植物群落,温带性质很强,其分布中心应在北方;而以泛热带成分占优势者,则具有热带性质,其分布中心应在南方的热带地区。

在区系地理成分中,有一些是某一地区的特有种,或者是孑遗植物,它们分布在一定的植物群落中。通过对它们的分析,也可以判断植物群落的古老性或特有性。这种分析有助于从另一个方面了解群落的性质。

1.3.4 物种多样性分析

从研究植物群落出发,物种多样性(Species Diversity)是指一个群落中的物种数目和各物种个体数目分配的均匀度(Fisher et al., 1943)。这是一个重要的概念,但不同学者对它的理解却有不同。Whittaker(1972)按生物多样性研究的要求,把物种多样性区分为三类:

α 多样性,指的是群落或生境内种的多度, α 多样性主要关注局域均匀生境下的物种数目,因此也被称为生境内的多样性(Within-habitat Diversity)。如果只限于一个群落中物种的多度,则就是群落的物种饱和度(Species Saturation);

β 多样性,指在一个环境梯度上,从一个生境到另一个生境之间所发生的,种的多度变化速率和范围,也被称为生境间的多样性(Between-habitat Diversity),控制 β 多样性的主要生态因子有土壤、地貌及干扰等;

γ 多样性,描述区域或大陆尺度的多样性,是指区域或大陆尺度的物种数量,即在一个区域内,一系列生境中的物种多度。它是这些生境的 α 多多样性和生境之间的 β 多样性的结合,也被称为区域多样性(Regional Diversity)。控制 γ 多样性的生态过程主要为水热动态、气候和物种形成及演化的历史。

Whittaker 对物种多样性研究的这种区分,是以单个群落(或生境)种类统计为基础,扩大到群落之间甚至地区之间物种多样性的对比分析,以便进一步研究物种多样性的形成、演化及维持机制。

物种多样性可以用指数表达。测定公式很多,常用的物种多样性指数主要有 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数等。

(1) α 多样性指数

$$\text{Shannon-Weiner 指数: } H = \sum_{i=1}^s P_i \log_2 P_i$$

$$\text{Pielou 指数(均匀度指数): } E = H/\ln S$$

$$\text{Simpson's 指数(优势度指数) } D = 1 - \sum_{i=1}^s (N_i/N)^2$$

式中, N_i 为种 i 的个体数; N 为群落中全部物种的个体数; S 为物种数目; P_i 为属于种 i 的个体在全部个体中的比例。

(2) β 多样性指数

$$\text{Sorensen 指数: } S_i = \frac{2C}{a + b}$$

$$\text{Jaccard 指数: } C_j = \frac{c}{a + b - c}$$

$$\text{Cody 指数: } \beta_c = \frac{g(H) + l(H)}{2} = \frac{a + b - 2c}{2}$$

式中, a 、 b 为两群落的物种数; c 为两群落共有的物种数; $g(H)$ 为沿生境梯度 H 增加的物种数; $l(H)$ 为沿生境梯度 H 失去的物种数。

Sorensen 指数和 Jaccard 指数反映群落或样方间物种的相似性。Cody 指数则反映样方物种组成沿环境梯度的替代速率。

(3) γ 多样性

γ 多样性测定沿海拔梯度具有两种分布格局: 偏峰分布和显著的负相关格局, 主要指标为物种数。

2 群落的垂直与水平结构

2.1 群落的垂直结构(成层性)

群落中植物按高度(或深度)的垂直配置, 就形成了群落层次。群落的成层性保证了植物群落在单位空间中更充分地利用自然环境条件。

植物群落的成层现象包括地上部分和地下部分。决定地上部分分层的环境因素,主要是光照、温度和湿度等条件; 而决定地下分层的主要因素, 是土壤的物理和化学性质, 特别是水分和养分。植物群落所在地的环境条件愈优越, 群落的层次就愈多, 层次结构也愈复杂; 反之, 则层数愈少, 层次结构也就愈简单。

2.1.1 地上部分的垂直结构

在完全发育的森林群落中, 按植物的高度和生长型, 通常可以划分为乔木层、灌木层、草本层和地被层等四个“基本结构层次”, 在各层中又可按同化器官在空中排列的高度划分亚层。可以把高度相差不超过 10% 的所有树木划为同一亚层。例如某一林地中, 有一批乔木平均高度为 30 m, 那么树高在 27~33 m 范围内的其他乔木, 都列入同一亚层中; 而另一些树高相距过大的树木, 则划为另一亚层。同样, 在灌木和草本层中, 也可以划分亚层(图 4-8)。

群落内各个层次的形成, 均有其生态上和动态上的原因。在森林群落内的不同高度, 光照、温度和湿度条件的质和量都不相同, 变动规律也不一样。只有能够适应于某种环境的植物种类, 才能生活在群落的一定高度范围内, 形成一个层次。这样, 作为一个层次, 都有一定的植物种类及其个体数量, 每个层次各具有一定的小生境特点。

在多层次结构的群落中, 各个层次在群落中的地位和作用各不相同, 各层中植物种类的生态习性也是不同的。以一个郁闭的森林群落为例, 最高的那一个层既是接触外界

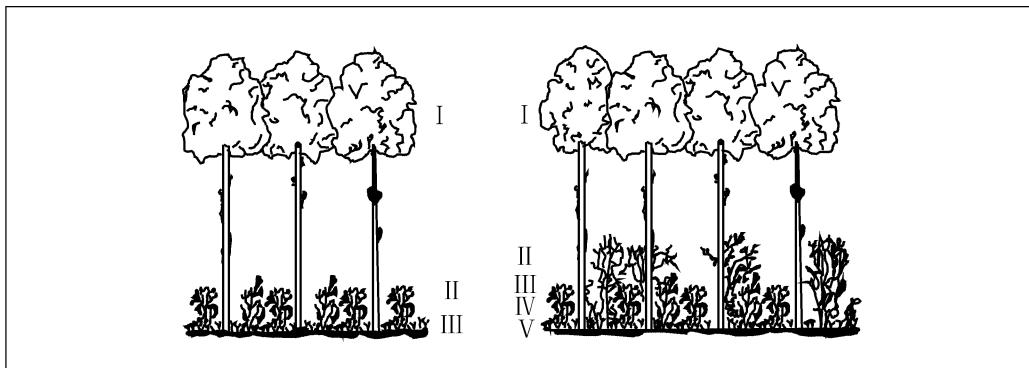


图 4-8 森林中的成层现象(引自 B. B. 阿略兴, 1957)

大气候变化的“作用面”，又在创造群落内特殊的小气候环境中起着主要作用，是群落的主要层，主要层中的优势种称为建群种(Constructive Species)。这一层中的树种或者是阳性喜光的种类或者是耐阴性较弱的种类。上层以下的各层次中，由上而下的植物种类耐阴性也增强。在群落底层光照最微弱的地方，则生长着阴性植物。植物耐阴性愈强，也愈不能适应温度和湿度的大幅度变化，它们都程度不同地依赖主要层所创造的植物环境而生存。由这些植物所构成的层次，在群落内植物环境的创造中起着次要的作用，它们是群落的次要层。次要层中植物的种类、个体数量及着生情况，常因主要层的结构(特别是疏密状况)而有较大的变化，表现是多种多样的。

在有些特殊情况下，群落中较低的层次可能是主要层，突出的例子是热带稀树干草原植被，其分布地气候特别干热，树木星散分布，树冠互不接触，干季时全部落叶，在形成植物环境方面作用较小；而密集深厚的草被层却强烈影响着土壤的发育，同时也影响着树木的更新。显然，这里的草本层是群落内占着主要地位的层次。

植物群落中除了自养、直立、独自支撑的植物所形成的层次以外，还有一些植物，如藤本和附、寄生植物，它们并不独立形成层次，而是分别依附于各层次中直立的植物体上，称为层间植物。随着水、热条件愈加丰富，层间植物逐渐增多。在热带森林中层间植物发育最为繁茂，粗大的木质藤本是热带雨林的特征之一，附生植物更是多种多样。藤本植物和附生植物(一部分苔藓植物除外)基本上是喜光的，它们大多在上层稍有空隙且透光处生长，因而又可以称为“填空植物”。但附生植物的附生高度则与森林内湿度条件有关，在林内湿度很大的情况下，附生植物可着生于树干很高的部位，否则，附生植物的着生高度也相应降低。附生植物种类也是群落结构的一个部分。层间植物主要在热带、亚热带森林中生长，而不是遍及于所有类型。

2.1.2 地下部分的垂直结构

地下(根系)的成层现象和层次之间的关系，和地上部分是对应的。一般在森林群落中，草本植物的根系分布在土壤的最浅层，灌木及小树的根系分布较深，乔木的根系则深入到地下更深处。地下各层次之间的关系，主要围绕着水分和养分的吸收而实现。但是迄今为止，因工作量很大，对天然森林地下分层的研究很少，只是在研究群落生物

量时才有所涉及。

在草原群落中,各种植物的根系密接,强烈郁闭,比地上分层更为复杂。以至于草原群落变化发展的方向,在很大程度上决定于优势植物种类的根系分布特点。例如,当其他条件相似时,随着放牧强度的增加,或者土壤中可溶性盐类含量的加大,草原植物的根系数量显著减少,且愈向土壤表层集中,这就是草原开始退化的标志。因此,要全面研究草原群落的生活规律,必须研究其地下分层结构。

在人工群落中,对地下分层的研究和应用更为广泛。禾本科与豆科混播的牧草,常常能比单一种类获得高产,不仅因为这两类植物的地上部分能充分利用空间和日光,同时也由于地下部分能合理利用土壤的水分和养分。禾本科牧草的须根系入土较浅,豆科牧草的直根系入土较深,它们各处于土壤的不同深度。这样,在土壤的单位体积内,植物的吸收面积比单播时增大了很多。分布在土壤浅层的禾本科植物须根,主要利用由土表下渗的水分;而分布在土壤深层内的豆科植物根系,则主要利用土壤内上升的水分。豆科牧草的根系从土壤深层吸收更多的钙,当其残体分解后,满足了禾本科植物对钙的需要;禾本科植物的根系能吸收更多的磷,又弥补了豆科植物的需要。豆科植物根系上的根瘤菌,则成了禾本科牧草氮肥的供应者。这个例子就可以阐明地下分层的实质及研究的意义。

对群落下分层的研究,主要是对各种植物根系分布的深度和幅度加以研究。其方法,一般是采用形态法和重量法:形态法是挖掘一定深度的土坑,然后借助网格,把土坑壁上暴露出来的植物根系按比例描绘在方格纸上;重量法是在土坑壁上切出 $20\text{ cm} \times 10\text{ cm} \times 5\text{ cm}$ (长×宽×厚)的砖形土块,由地表开始至 35 cm 深处连续切下七块,以后再在 $40\sim 45\text{ cm}$, $60\sim 65\text{ cm}$, $90\sim 95\text{ cm}$ 处各切一块,一共十块。将每一土块中的所有根系洗出,分别按粗根、中根、细根称重,然后制成地下部分分布图(图4-9)。

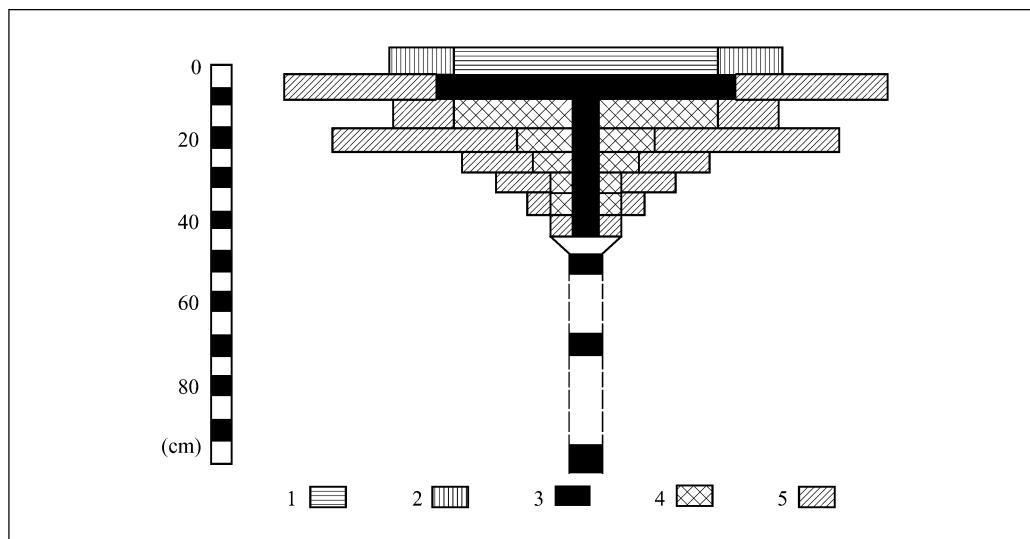


图4-9 粟钙土上的羽茅-西伯利亚蒿草地下部分沿土层深度的分布(表示 1 m^2 根系的干重量)

(引自祝廷成等,1957) 1. 地上部;2. 死地被层;3. 粗根;4. 中根;5. 细根。

2.2 群落的水平结构

植物群落的结构特征,不仅表现于垂直方向上的分层现象,而且也表现于水平方向上的植物配置格局。

2.2.1 小群落

经常可以发现,在一个多层次群落的下层,有些植物种类的分布是不均匀的。例如,在森林中,林下阴暗的地点有一些植物种类形成小型的组合;而在林下较明亮的地点是另外一些植物种类形成组合。在草原中,也有同样的情况。如在并不郁闭的草原群落中,禾本科密草丛中有与其伴生的少数其他植物,草丛之间的空间,则由各种不同的其他禾草和双子叶杂草类占据。植物群落内部这样一些小型的植物组合,叫做小群落(Microcoenon, Microcommunity)。小群落形成的原因,主要是环境因素在群落内不同地点的不均匀分布造成的。例如,小地形和微地形的变化、土壤温度和盐渍化程度的不同,以及森林上层遮阴的不均匀,等等。植物种类本身的生态生物学特点也有很大作用,特别是种的繁殖特征(营养繁殖或种子繁殖)和迁移特征(大量传播体的同时迁移),以及种在一定环境条件下的竞争能力等。

每一个小群落都由一定的种类成分组成,它是群落水平分化的一个结构部分。而且,由于其形成在很大程度上依附其所在的群落。因此,在欧洲的群落学研究中,把它叫做从属群丛(Dependent Association)。对小群落的研究,有助于我们更为全面地掌握群落结构的总体特征,了解群落内小生境变化的特点,以及整个群落的动态趋势。

群落水平分化成各个小群落,就引出了镶嵌性的问题。英美学派研究镶嵌性问题,着重于群落中种的分布格局(Pattern),也就是构成群落的各个植物种的个体配置特点。通过测定各个体间的距离,得出个体均匀分布和不均匀分布的规律。

2.2.2 镶嵌性与复合性

需要指出,群落内小群落所形成的镶嵌性,和群落分布中的复合性是不同的两类概念。镶嵌性是一个群落内部的水平分化,而复合性则是不同群落类型的小片断或斑块相互间隔分布的现象。一般说来:

(1) 在镶嵌性的情况下,群落内部的各个斑块的大小(横切直径)是几十厘米或几米;而在复合性的情况下,不同群落的斑块大小是各为几米到几十米。

(2) 在镶嵌性的情况下,相邻的斑块的植株相互影响,这一点在复合性的情况下可以说是没有或几乎没有的。

3 群落的外貌

在一定的自然环境条件下,群落表现为一定的外貌;不同的植被类型之间,其外貌特征也是不同的。群落的外貌是群落长期适应外界环境的一种表征。

3.1 层片结构(生活型组成)

植物群落的外貌决定于群落的层片(Synusia),每一个层片都是由同一生活型的植

物所组成。层片是群落的生态结构部分。

关于生活型的划分原则和系统,目前广泛采用的是 Raunkiaer 的系统(1907)。这个系统以温度、湿度和水分(以降水量表示)作为揭示生活型的基本因素,以植物体度过环境不良时期时(严冬或夏季干旱)对恶劣条件的适应方式作为分类的基础。具体的是以植物最幼嫩部分(休眠芽、复苏芽)所处位置的高低和保护的方式为标准,把高等植物划分为高位芽植物、地上芽植物、地面芽植物、隐芽植物及一年生植物。在各类之下再按植物体高度、芽有无鳞片保护、落叶或常绿、茎的质地(草质、木质以及旱生形态与肉质性)等特征,细分为 30 个小类:

3.1.1 高位芽植物(**Phanerophytes**)

芽或顶端嫩枝位于离地面较高处,根据植物体型可分为大型(30 m 以上)、中型(8~30 m)、小型(2~8 m)、矮小型(0.25~2 m),然后结合植物是常绿还是落叶,以及芽是否有芽鳞保护这两类特征再分为 15 个亚类,例如常绿的、芽无保护的(大、中、小、矮)高位芽植物;常绿的、芽具保护的(大、中、小、矮)高位芽植物;落叶的、芽具保护的(大、中、小、矮)高位芽植物;肉质多浆汁的高位芽植物;多年生草本高位芽植物;附生高位芽植物。

3.1.2 地上芽植物(**Chamaephytes**)

芽或顶端嫩枝位于地表或很接近地表处,一般都不高出地表 20~30 cm,可受到土表植物残落物保护。分为四个亚类:

- 矮小半灌木地上芽植物,在雨季长出新叶;
- 被动地上芽植物,由于枝条孱弱不能直立而平伏地上;
- 主动地上芽植物,幼枝是横向地性的,平伏在土表;
- 垫状植物。

3.1.3 地面芽植物(**Hemicryptophytes**)

在不利季节,植物体地上部分死亡,地下部分仍然活着,被土壤和残落物保护,并在地面处有芽。有三个亚类:

- 原地面芽植物;
- 半莲座状地面芽植物;
- 莲座状地面芽植物。

3.1.4 地下芽植物(**Geophytes**)

度过恶劣环境的芽埋在土表以下,或于水中,有七个亚类:

- 根茎地下芽植物;
- 块茎地下芽植物;
- 块根地下芽植物;
- 鳞茎地下芽植物。
- 无发达的根茎/块茎/鳞茎的地下芽植物;
- 沼泽植物;
- 水生植物。

3.1.5 一年生植物 (Therophytes)

只能在良好季节生长,以种子的形式度过不良季节。

根据研究的要求,分别使用其系统中的高级单位或低级单位。

另外,还有根据叶型制定的生活型分类。在不同环境下,群落主要层的种类,叶型常有明显的区别。Raunkiaer 创建的叶型分类系统,可以结合他的生活型概念来应用。这个系统分为六级,以叶面积 25 mm^2 为最低界限,由此而上,每一级都比前一级大 9 倍。

- 1 级:鳞叶 (25 mm^2) ;
- 2 级:微叶 (225 mm^2) ;
- 3 级:小叶 (2025 mm^2) ;
- 4 级:中叶 (18225 mm^2) ;
- 5 级:大叶 (164025 mm^2) ;
- 6 级:巨叶(大于 5 级)。

首先把叶子分为常绿或落叶,单叶或复叶,然后按大小分别归到各级,计算它们的比例。这些比例可以肯定地和环境相联系。

3.2 生活型谱

天然和半天然的植物群落,都是由多种生活型的植物所组成,特别是在不同气候区域的主要群落类型中,群落的层片结构是各有特点的。统计某一气候区内地带性植被类型中各类生活型的数量对比关系,可以制成生活型谱。以我国部分类型为例加以比较,见表 4-4。

表 4-4 我国几种群落类型的生活型谱

群落类型	高位芽植物 (Ph)/%	地上芽植物 (Ch)/%	地面芽植物 (H)/%	地下芽植物 (G)/%	一年生植物 (Th)/%
热带雨林(云南西双版纳)	94.7	5.3	0	0	0
亚热带常绿阔叶林(滇东南)	74.3	7.8	18.7	0	0
温带落叶阔叶林(秦岭北坡)	52.0	5.0	38.0	3.7	1.3
寒温带暗针叶林(长白山西南坡)	25.4	4.4	39.6	26.4	3.2
温带草原(东北)	3.6	2.0	41.0	19.0	33.4
亚高山草甸(云南东北部)	6.0	0	74.0	13.0	7.0
高山冻荒漠(云南西北部)	0	30.0	54.0	16.0	0

由表 4-4 可见,每一类植物群落都是由几种生活型的植物所组成,但其中有一类生活型占优势:凡高位芽植物占优势的,就反映了群落所在地的气候在植物生长季节中温热多湿;地面芽植物占优势的群落,反映了该地具有较长的严寒季节;地下芽植物占

优势的,环境比较冷、湿;一年生植物最丰富的,气候干旱。例如表4-4中的温带落叶阔叶林,高位芽植物占优势,地面芽植物次之,就反映了该群落所在地的气候夏季炎热多雨,但有一个较长的严冬季节。至于寒温带暗针叶林,地面芽植物占优势,地下芽植物次之,高位芽植物又次之,反映了当地有一个较短的夏季,但冬季漫长,严寒而潮湿。

3.3 层片与层次

层片的划分强调了群落的生态学方面;而层次的划分,着重于群落的形态。在多数情况下,如按生活型分类的较大单位划分层片,则与层次的划分一致:如乔木层即为大高位芽植物层片;灌木层为矮高位芽植物层片,等等。但是,如果使用生活型较细的单位划分,则层片和层次就不一致了。例如,在常绿-落叶阔叶混交林中,落叶乔木和常绿乔木都处于同一层次,但二者却属于不同的层片,落叶乔木在冬季落叶,而常绿乔木层片的物候进程则不同。二者适应外界环境的方式不同,对植物环境的影响和作用也是不一样的,常常使林下有不同生态习性的植物分成小块生长,形成镶嵌。针阔叶混交林也是如此。

在实践中,通过划分层次以了解群落结构的特点是必要的,然而通过对层片的研究,才能进一步探索群落结构的形成原因。一般,划分层次常常是区分和分析层片的第一步。



小结

群落的结构决定了群落的功能。结构越复杂,自我维持和自我调节的能力就愈加完善,不仅是抗外界干扰的能力而且影响外界环境的能力也就愈强。各种群落的不同结构状况均有其形成原因及过程。要通过分析各个结构部分及各种植物之间的关系,探求群落在空间上(分布)和时间上(动态)的特征。

植物群落的结构是由群落的物种组成所决定的。为了描述群落的结构,需要把构成群落的种类成分的数量特征,包括多度、密度、盖度、频度、高度、体积和重量进行量化分析;同时,还需要把构成群落的物种进行比较和集成分析,包括优势度、重要值以及群落的物种种类特征、区系特征以及物种的多样性状况。

由不同物种构成的群落,在垂直层次和水平层次上的特点也是不同的,同时在群落外貌上也会展现其差异性。群落的外貌主要由构成群落的物种生活型所决定,而且主要受建群种的生活型决定。

思考题

- 理解以下基本概念和名词：

最小面积(Minimum Area) 频度定律(Law of Frequency) 频度系数(Frequency Index) 盖度系数(Coverage Index) 显著度(Dominance) 林木图解(Phytograph) 物种多样性(Species Diversity) 物种饱和度(Species Saturation) 层片(Synusia)

- 为什么说植物群落是植物有规律的组合？
- 组成群落的植物种类，其数量指标有何生态学意义？

推荐读物

- 云南大学生态学与地植物学组. 1976. 植物生态学与群落基本知识. 北京:科学出版社
- 惠特克 R. H. 著. 1977. 群落与生态系统. 姚壁君译. 北京:科学出版社
- 宋永昌著. 2001. 植被生态学. 上海:华东师范大学出版社(重点阅读:90 - 141)
- Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读:Chapter 8 and 9, 179 - 238)

推荐网络资源

- 美国 Ohio University “Plant Community Ecology” 课程网站: <http://www.plantbio.ohio.edu/epb/instruct/commecology/>
- 云南大学生态学国家级精品课程网站: <http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
- 北京师范大学基础生态学课件: <http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
- 中国科学院生态学与生物多样性论坛(普兰塔): <http://www.planta.cn/forum/index.php>

第五章 植物群落的动态变化

本章目录

- 1 植物群落的形成和发育
 - 1.1 植物的迁移、定居和竞争
 - 1.2 植物群落形成的过程
 - 1.3 植物群落发育的时期
 - 1.4 植物群落的周期性和年际变化
- 2 植物群落原生演替的模式
 - 2.1 旱生演替系列
 - 2.2 水生演替系列
 - 2.3 演替的进展和逆行
 - 2.4 关于演替顶极理论
- 3 植物群落的次生演替
 - 3.1 次生演替的一般类型
 - 3.2 次生演替的规律及应用
 - 3.3 植被的恢复与重建
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

植物群落是一个动态系统,其变化、发展是在外界环境影响下由植物的生活活动所造成。各种各样的变化从群落结构开始,反映着群落功能的改变,并因而影响人类和其他生物的生存。

在群落形成和发育过程中,群落内部不断发生季节变化和逐年变化,从群落结构的数量变动起始,最终导向群落质的变化,以至于在一定地段上一个群落取代另一个群落,即为植物群落的演替(Succession)。我们见到的每一个具体的植物群落,都是处于其不断变化发展的一个瞬间。群落的现有结构,就是群落动态中某一个阶段的具体表现。

1 植物群落的形成和发育

1.1 植物的迁移、定居和竞争

任何一个群落的形成,都要具有植物的传播、植物的定居和植物之间的“竞争”这样几个要素。实际上就是植物从扩散到群居的全过程。

1.1.1 裸地的成因和类型

没有植物生长的地段即为裸地(Bare Land)。裸地产生的原因是多种多样的,或者是侵蚀、沉积、风积、重力下塌等地形变迁;或者是干旱、严寒、狂风、暴雪等气候原因;或者是动物的严重危害以致原有群落全部丧失;规模最大和方式最为多样的是人类的活动。

由于上述原因,可能产生从来没有植物覆盖的地面,或者是

原来存在过植被,但被彻底消灭了(包括原有植被下的土壤),例如冰川的移动、流水沉积等等。属于这一类的裸地称为原生裸地(Primary Bare land)。还有一类,即原有植被虽已不存在,但原有植被下的土壤条件还多少有所保留,甚至还有曾经生长在此地的植物种子或其他繁殖体(森林砍伐、火烧后),这样的裸地称为次生裸地(Secondary Bare Land)。在这两种情况下,植被形成的过程是不同的。在第一种情况下,植被形成的最初阶段,只能依靠种子或其他繁殖体自外地传播而来;而在第二种情况下,残留在当地的种子或其他繁殖体的发育,必定是在一开始就起着或大或小的作用。

裸地的共同特征是具有较为极端的环境条件,或者潮湿,或者干燥,常常盐渍化程度较深。裸地的性质会直接影响到群落形成的速度和进程。

在自然力和人为的作用下,裸地在不断地形成之中,其面积可能较大或者较小。了解裸地形成的原因,鉴别裸地的环境特点,将为我们在实践中(例如,荒山荒地的治理、水土保持工程等)采取正确的措施提供可靠的依据。

1.1.2 植物繁殖体的传播

植物之所以占满裸地,是由于它能借助各种方式传播繁殖体(果实、种子及其他),使植物能从一个地方“迁移”(Migration)到新的地点。

繁殖体的传播,首先决定于其产生的数量。植物所产生的繁殖体或多或少,但都有较大比率的繁殖体得不到繁殖的机会,就是说,实际的繁殖率与繁殖体的产生率之间有很大的差异。

能用为传播的繁殖体,在其传播的全部过程中,常包括几个运动阶段,即植物在到达某一新地点的过程中,常常不是只有一次传播。繁殖体迁移的延续性,决定于以下四个方面的因素,即可动性、传播因子、传播距离和地形条件。

1.1.2.1 可动性

可动性可理解为繁殖体对迁移的适应性,它是传播的首要条件。繁殖体的可动性决定于繁殖体本身的重量、大小、面积和有无特殊的构造。

重量较大而又没有翅的果实几乎垂直地坠落到地面;借助于小翅传播的种子,它们的传播距离通常不超过树木的高度,榆科(Ulmaceae)植物的种子可能传播得稍远一些;具有冠毛的果实和种子,如菊科(Compositae)植物的一些种类就能传播较远的距离;体型很小的种子,如鹿蹄草属(*Pirola*)、兰科(Oncidaceae)植物的种子以及蕨类植物的孢子等,可以在大气中飘扬很远。热带岛屿上蕨类植物之所以茂盛,与它们孢子的传播可动性有关。可是,仅依靠重量的减轻来适应远距离传播,往往会降低这些植物在新的环境中生存的可能性,因为它本身所携带的养料,不足以使它在新地点定居中抵抗环境条件的变化。至于借助于动物和人的活动而传播的种子或果实,其表面常具黏汁,或是有钩、刺等特殊的附着器官。

各种以地下茎或萌蘖枝繁殖的植物,其传播的速度最慢但却是最可靠的。因为,当萌蘖枝还没有在新开拓的场所完全生根之前,可以靠母株来供给营养。

1.1.2.2 传播因子

传播因子指传播的动力。靠风力传播的植物繁殖体,一般小而轻,或具有翅、毛等构造。著名的风滚草型植物(如东北草原上的山叉明棵、展枝唐松草),整个植物体成

球形,大风吹来,植物体一面滚动,一面沿途撒出种子。靠水力传播的繁殖体,则多具有可使繁殖体漂浮的气囊、气室。而有些植物的繁殖体却具有钩、刺、芒、黏液等,主要靠附着在动物体上传播。还有些具有坚硬种皮的种子或浆果,则靠动物吞食后携带到另外的地点。

以风和水流为动力的传播,距离可以很远;靠动物传播的,一般就在动物活动的沿线传播;自力传播的,靠果实成熟后炸开而把种子弹射出来,或者以地下走茎或匍匐枝在新的地点着生,传播距离都是很短的。

什么植物曾经在裸地附近生长过?它们多不多?风是从什么方向吹来?它能否帮助传播体掉到裸地中来或是阻碍它们传播?所有这些,有很多都是偶然性的。但是,又能观察到一定的规律,即引起土壤裸露的某些因子本身——风、水、重力、动物和人等,同时也常把新的传播体带到裸地中来。例如,在陆地上,植物群落形成的最初阶段,在它的成分中常常是以容易被风撒播繁殖体的植物为优势;在水边,则是具有能很好漂浮的繁殖体;而在被人为活动引起的裸地上,就会迅速出现喜硝的“伴人植物”。

1.1.2.3 地形条件

地形对于传播的影响主要是作用于传播因子。例如平原、丘陵、高山、河流、湖泊、海洋等等,有的有利于繁殖体的传播,有的却成为传播的障碍;而地形特点多少会影响到传播的方向。

1.1.2.4 传播距离

裸地上首先进入的是哪一些植物种类?它们的数量有多少?这些都与传播距离的远近有关。在天然状况下,通常距母体较远的植物种类,进入裸地较迟,数量也越少。

任何植物从甲地传播到很远的乙地,常常需要很长的时间,同时要经过一系列的过渡地点。若是这些过渡地点没有这种植物可能生长的环境条件,这种植物就不可能到达乙地。这样就很清楚了,任何植物群落中的植物种类成分,不仅决定于该地的生境,同时也与周围地区相应的其他植物群落有关。

1.1.3 植物的定居

植物繁殖体到达新的地点以后,就开始了植物的定居(Ecysis)过程。我们经常可以观察到:植物繁殖体到达了新的地点,可是不能发芽;或是发芽了但不能生长;或是生长了而不能繁殖。只有当一个种的个体在新的地点上能够繁殖时,才能算是完成了定居的过程。

定居的成功与否,首先取决于种子的发芽率和发芽条件。有些植物种类,其种子只能在几天的时间内保存发芽率(杨、柳)。另一些植物则能在有利的条件下,其种子的生活力可保存几年或几十年。环境对种子的影响是双重的:一方面,它影响了种子能否立即发芽;同时,它也决定了种子能否暂时保存而不致腐坏。但是在自然界中,植物的大部分繁殖体都会因得不到适宜的发芽条件或保存条件而死亡。

种子萌发后,幼苗的生长情况又是特别关键的。其中,土地的坚实程度、光照的强度、温度的高低及其变化幅度、水分的多少、营养盐类的供给情况以及动物性的损害(践踏、啃食)等等,都直接影响到幼苗的生长。由于以上种种原因,在定居过程中幼苗的死亡也是很多的。

最后,是植物的繁殖。有些种类的植物,在迁移到新的地点后,能生长但不能开花,或者能开花但不能结果,这种情况是常见的。如果不能繁殖,不仅个体数量不能增加,植物在新地点的生长也只限于一代。

1.1.4 植物之间的“竞争”

随着已定居的植物不断繁殖和新的植物种类不断增加,共同生长而占有大约相同地位的植物,在密集生长的情况下,为获得正常生长所需要的足够数量的生活条件(水分、矿物盐和生长空间)而发生“竞争(Competition)”。能够占据优势的植物常常有生理上的特点,如生长速度快,生理过程(吸水能力、光合作用强度和其他)强度高;对不利的环境条件(病虫害、贫瘠、干旱等等)有强的抵抗力或忍耐力。而生理过程较弱的植物种类或个体,生长就受到抑制,以致死亡。在群落内植物与植物的相互关系中,正如拉孟斯基所言,“并没有‘极具’高度竞争能力的植物,植物的一切优点和缺点在不同的自然环境下都以完全不同的方式表现出来。在中生的条件下具有决定意义的是生长和发育的能力,而在严酷条件下则是抵抗性”。

在原生裸地上,植物群落形成的最初阶段所需的时间较长。这是因为土壤贫瘠,温度和水分变化幅度很大。以后,植物群体不断改善自身的生存条件,演替的速度也会加快。而在次生裸地上,因为上述条件基本具备,所以最初阶段的完成时间要短得多。

其实,植物繁殖体的传播、定居和植物之间的竞争,在任何已经形成的群落中也都是经常发生的。群落中的种向外散播繁殖体,外部也会有新的种类进入群落,这个过程是持续不断的。

1.2 植物群落形成的过程

基于以上作用,在裸地上,植物群落的形成,大体上经历以下的基本阶段:

第一阶段是开敞的植物群落。这一阶段的特征是:偶然混合的植物种形成极为单纯的植丛,大多由一、二年生的杂草植物所组成,地上部分并不郁闭,很多植物有易于传播的种子。多年生草本植物中,以可借助营养器官(具有匍匐茎、萌蘖枝或具蔓)的移动而繁殖的种类占优势。这些植物都是阳性的种类,都能忍受地面温度和水分较大幅度的变化。这种植物的最初组合,称之为“先锋植物群落”(Pioneer Plant Community)。

第二阶段是为郁闭混合的植物群落。其特征是个别植丛的郁闭和混合状斑块结构,一、二年生草本逐渐消失而被能适应竞争的多年生植物所代替。群落的郁闭是结构上的概念,指主要层对地面的覆盖程度。而郁闭度的逐步加大,最终将导致群落密闭性的形成。

第三阶段是相对密闭(Close)的植物群落。这一阶段,群落的结构已有分化,植株过分密集的地方,一些生长落后的个体死亡,所有植物种类均匀混合,能适应于长期生长在该地区的多年生植物占优势。通过植物种类之间的竞争,出现了个体数量占优势的种类,由于这些种类的存在和生长繁殖,改变了原有生长地的环境条件,创造了群落内所特有的植物环境,这些种类就被称为群落的建群种(Constructive Species)。适应于这种植物环境的其他植物种类能够在群落中存在;不适于这种环境的植物种类不可能进入群落。也就是说,要进入这种群落的新种类,要受到植物环境的选择,这就是群

落的密闭性(或者说排他性)。到了这个阶段,群落的植物种类组成相对稳定,成为群落的“基本种类成分”。

当然,群落的密闭性也是相对的。随着群落的发育,原有密闭性就会被打破,新的群落形成后又有其自己的密闭性特点。

1.3 植物群落发育的时期

每一个植物群落都有一个发育过程。一般可以把这个过程划分为三个时期,即群落发育的初期、盛期和末期。

1.3.1 发育初期

一个群落发育的初期,除了优势种开始显现外,群落特点并不明显,主要表现在:种类成分不稳定,每种植物的个体数量变化也较大;群落的结构尚未定型,层次分化不明显,每一层中的植物种类也不稳定;群落的生活型组成和植物的物候进程,都还没有一个明显的特点表现。在这一时期,群落所特有的植物环境正在形成中,特点还不突出。

1.3.2 发育盛期

这一发育时期,群落建群种(即上层优势种)的良好发育是一个主要标志,适应于群落中植物环境的植物种类大多存在,并得到良好的发育。虽然由于建群种的动态能力,引起了其他植物种类的生长和个体数量上的变化,但群落的植物种类组成相对比较稳定。其次,这一时期中群落的结构已经定型,主要表现在层次有了良好的分化,每一层都有一定的植物种类,呈现了一种明显的结构特点。在生态方面,群落的生活型组成及季相变化,以及群落内植物环境都具有较典型的特点。

如果群落的建群种是耐阴性很强的种类(例如冷杉),则在群落发育盛期,还可以见到它们在群落中有良好的更新,幼苗幼树在林下良好生长,形成“复层异龄林”。而在多数情况下,上层树种的耐阴性各异,则“林窗更新”的作用就很显著了。所谓林窗,是指相当于林高直径的林内间隙(过大则是为林间空地)。其形成原因多样,或因风倒,或因雷击,或者是人为个别采伐,由此而形成的林窗普遍存在。在林窗下,森林环境的影响基本存在,却因为局部开敞而光照条件较好,有利于上层树木的种子萌发和幼苗生长。这就为保持原有类型的稳定结构起到了积极的作用。当然,林窗下的局部环境既然多少有异于群落内部,也就不能排斥外来种的进入。

1.3.3 发育末期

在群落发育的整个过程中,群落不断对内部环境进行改造(光照和空气的流动降低,温度和湿度改变;植物的残落物层的加厚,并影响土壤温度和腐殖质的形成;改变土壤水分、有效养料、酸度和通气性,以及植物根系分泌物等等)。最初,这种改造作用对该植物群落的发展起着有利的影响。但当这一作用加强时,群落已改变的植物环境条件往往对它本身产生不利的影响,表现在原来的建群种生长势逐渐减弱,缺乏更新能力。同时,一批新的植物迁入和定居,并且旺盛生长。到了这个时期,植物种类成分又出现一种混杂的现象。但是,直到下一个群落进入发育盛期,被代替的这个群落的特点才会全部消失。由此可见,一个群落发育的末期,也就孕育着下一个群落发育的初期。

在群落的自然演替中,这种上下阶段之间群落发育时期的交叉和逐步过渡的现象是常见的。也正因为如此,我们才有可能据此把演替上下阶段的群落联结起来。

1.4 植物群落的周期性和年际变化

1.4.1 周期性和群落的季相

随着气候的季节变化,群落中各种植物的生长发育也相应地有规律地进行,即为群落的周期性(Periodicity),其中主要层植物的季节性变化,使得群落表现为不同的季节性外貌,即为群落的季相(Seasonal Aspect)。

季相一般按气候的节令和群落外貌的明显变化来划分,如春季、夏季、秋季、冬季。对于草原植被,由于群落的外貌在一年中变化比较多样,一般把季相划分得更细,如前春季、早春季、春季、早夏季、夏季、晚夏季、秋季、晚秋、冬季等。

群落的季相变化,其主要标志是群落主要层片中植物的物候变化。一般,当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着极大的影响,甚至能影响到另一层片的出现与消灭。这种现象在北方的落叶阔叶林内最为显著:早春,由于乔木层片的树木尚未长叶,林内有很大的透光度,林下出现一个春季开花的草本层片;入夏,乔木长叶,林冠荫蔽,这时早春开花的草本层片逐渐在林下消失。又如在荒漠或干草原中,春季出现短生植物层片,形成春季季相;以后就被另一些草本层片所代替。这一类随季节而出现的层片,称为季节层片。由于生长季节中出现依次更替的季节层片,群落的结构也发生了季节性变化。这就是说,植物群落的结构不仅表现为植物在空间上的配置,而且也表现为植物在时间上的配置,群落的季相则是这种季节性结构的表现形式。这一现象在草本植被中特别明显,在热带雨林则表现得最不明显。

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。植物的物候期可分为休眠期、营养期、开花期、结实期等等,一般在群落中确定了待观察的植物种类后,按照节令变化,观察每一个种的物候期(开始的日期、全部进入的日期、结束的日期),用文字记载,或者用规定好的符号标记在每种植物名称后。通过一年的观察,把所观察的结果按日期顺序加以整理。为了便于比较和使用,可以把每一种植物的物候进程绘成一条物候谱带。谱带的长度要与所观察的月份相当,谱带的宽度则可以结合该种植物在群落中的多度或盖度而定,以提供一个数量的概念。同一个群落中的各种植物,谱带的长度要一致。这样,把一个群落中各种植物的物候谱带放在一起,就成为这个群落的物候总谱(图5-1)。

物候总谱是一个群落季相变化的真实记录,也是一项我们用以管理群落的基本资料。在草原群落中,我们可以从群落的季相变化中,了解到适口性强的牧草生长发育的周期性,以便在这些植物开花结果前的旺盛营养期内,合理地安排放牧和割草。并且可以从群落季相变化的分析,来判断对草原群落利用的合理程度。如果放牧强度过大,草原群落的季相变化进程就会向后推迟,这就是群落开始退化的信号。这时就应该及时控制放牧强度,直至暂时停止放牧,以恢复草原。研究森林群落的物候总谱,对优良树种的采种和良种培育工作也有意义。而特别在针、阔叶混交的幼年林中,根据群落的季相变化,我们可以有根据地选择保留和淘汰,以保证健壮树木的良好生长。

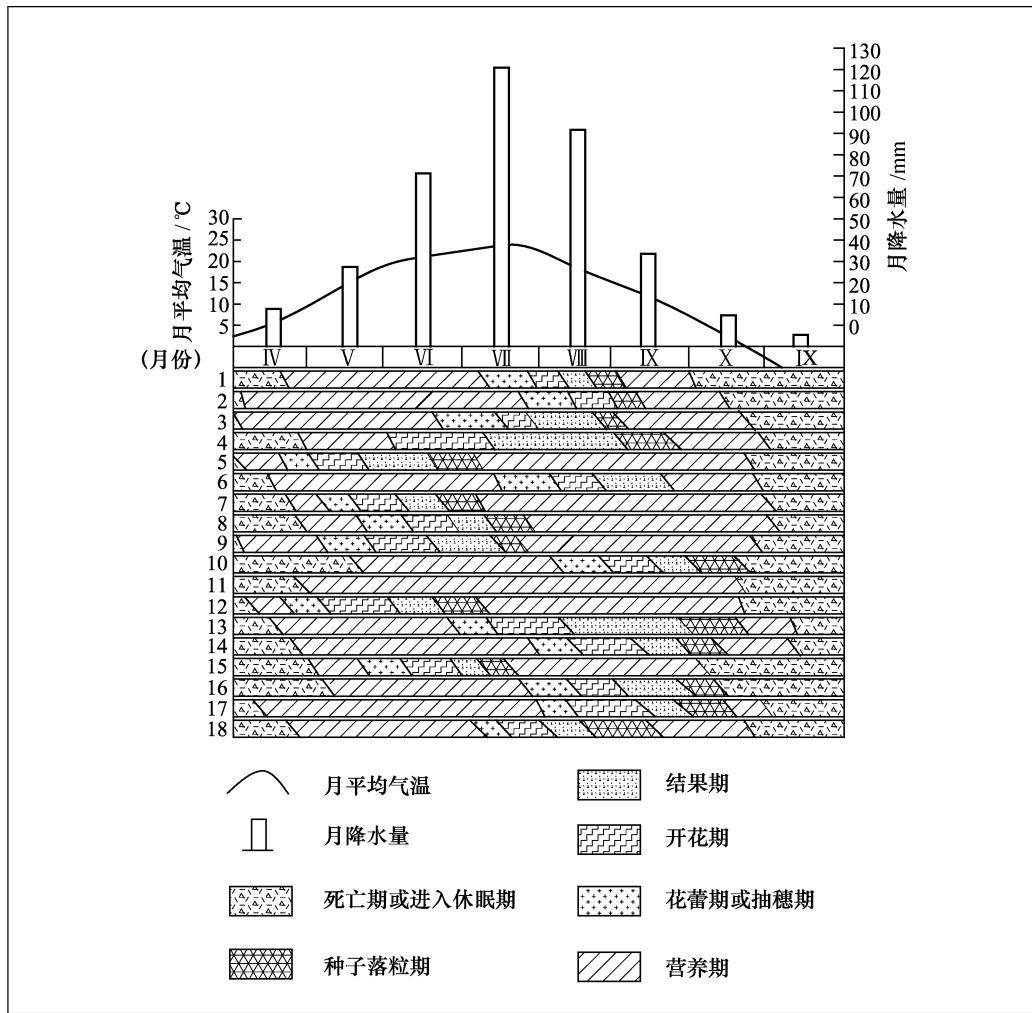


图 5-1 河北省坝上草原主要植物物候谱(引自刘濂,1965) 1. 针茅; 2. 冷蒿; 3. 羊草; 4. 地椒; 5. 背铺萎陵菜; 6. 阿尔泰紫菀; 7. 光茎棘豆; 8. 翻白萎陵菜; 9. 苔草; 10. 隐子草; 11. 白山薺; 12. 毛点地梅; 13. 锥黄芪; 14. 达乌里龙胆; 15. 早熟禾; 16. 茵陈蒿; 17. 花苜蓿; 18. 矮葱。

1.4.2 群落的波动

在群落发育的过程中,群落内的变化持续发生,一些种类的个体数量也会在不同年分中发生波动(Fluctuation)。这种波动,除个体数量变动以外,还影响着植物本身物质积累与消耗的分配。引起这种波动的原因是:年际间气候(热量、水分)的变化;或者人类活动和动物消长带来的影响。在天然植物群落中,草本植物群落随环境变化而发生的波动要比灌丛和森林大。在森林中,优势种的生长发育对其他种类的年际变化影响最为直接。植物个体数量的波动总是围绕一个中间数而发生,有人以钟摆运动来形容。

2 植物群落原生演替的模式

植物群落演替的机制,基本上决定于下列因素:

- (1) 外界因子对植物群落的作用,或者是植物群落本身对环境的作用所引起的变化;
- (2) 植物繁殖体的散布;
- (3) 群落中植物之间的相互作用;
- (4) 群落的植物种类组成中,新的植物分类单位(如种、亚种、变种)或新的生态型的发生。

美国植物生态学家按基质性质和变化趋势划分了演替类型,把在过去没有植被的原生裸地上开始的群落演替称之为原生演替(Primary Succession);把从原有植被破坏后形成的次生裸地上开始的演替称为次生演替(Secondary Succession)。

对原生演替系列的描述,采用从岩石表面开始的旱生演替和从湖底开始的水生演替。这是因为岩石表面和湖底代表了两类极端的环境类型:一个极干,一个多水。在这两类生境上开始的群落演替,其早期阶段群落中的植物生活型组成几乎都是一样的。因此,这两类演替系列基本上可以作为一个模式来说明演替过程。

2.1 旱生演替系列

对于植物的生长来说,裸露的岩石表面上环境条件是极端恶劣的,首先,没有土壤;其次,光照强,温度变化大,十分干燥。

2.1.1 地衣植物阶段

在原生裸地上,最先出现的是地衣,其中以壳状地衣首先定居。壳状地衣将极薄的一层植物体紧贴在岩石表面,而且从假根上分泌有机酸以腐蚀岩石表面。加之岩石表面的风化作用及壳状地衣的一些残体,就逐渐形成了一些极少量的土壤。在壳状地衣的长期作用下,环境条件,首先是土壤条件有了改善,就在壳状地衣群落中出现了叶状地衣。

叶状地衣可以含蓄较多的水分,积聚更多的残体,因而使土壤增加得更快。在叶状地衣将岩石表面遮没的部分,枝状地衣出现。枝状地衣是植物体较高(可达几厘米)的多枝体,生长能力更强,以后就全部代替了叶状地衣群落。

地衣植物阶段是岩石表面植物群落原生演替系列的先锋植物群落。这一阶段在整个系列过程中需要的时间最长。在地衣群落发展的后期,就有苔藓植物出现。

2.1.2 苔藓植物阶段

生长在岩石表面的苔藓植物可以在干旱的状况下停止生长,进入休眠,待到温和多雨时,又大量生长。这类植物能积累的土壤较多,为以后生长的植物创造了更多的条件。

植物群落原生演替系列的上述两个最初阶段与环境的关系,主要表现在土壤的形

成和积累方面,对岩面小气候只有微弱影响。

2.1.3 草本植物阶段

群落的演替继续向前发展,草本植物中首先是蕨类及一些被子植物中的一年生或二年生植物,大多是低小和耐旱的种类。它们在苔藓植物群落中,开始是个别植株出现,以后大量增加而取代了苔藓植物。土壤继续增加,小气候也开始形成,多年生草本植物就出现了。开始,草本植物全为高在30 cm以下的“低草”,随着条件的逐渐丰富,“中草”(高在60 cm左右)和“高草”(高1 m以上)相继出现,形成群落。

在草本植物群落阶段中,原有岩面的环境条件有了较大的改变,首先在草丛的郁闭下,土壤增厚,有了遮阴,减少了蒸发,调节了温度和湿度的变化,土壤中真菌、细菌和小动物的活动也增强,生境也不再那么严酷了。

2.1.4 木本植物阶段

在草本植物群落发展至一定时期,首先是一些喜光的阳性灌木出现,它常与高草混生而形成“高草灌木群落”。以后灌木大量增加,成为优势的灌木群落。继而,阳性的乔木树种生长,逐渐形成森林。至此,林下形成荫蔽环境,使耐阴的树种得以定居并增加个体数量,而阳性树种因在林内不能更新而逐渐从群落中消失,在林下生长耐阴的灌木和草本植物,复合的森林群落就形成了。

在整个原生演替的旱生系列中,旱生生境因群落的作用而变为了中生生境。

在这个演替系列中,地衣和苔藓植物群落阶段延续的时间最长。草本植物群落阶段,演替的速度相对地最快。尔后,木本植物群落演替的速度又逐渐减慢,这是由于木本植物生长周期较长所致。

研究表明,在地衣阶段以前,细菌和单细胞藻类就已经在岩面定居。在玄武岩的3~5 cm深处,每克岩石样本中约含有100个细菌,而在0~2 mm处,每克岩石样本中约有5 000个。在各种微生物中,硝化细菌起着特别重要的作用,主要在于引起岩面的“生物风化”。细菌的这一作用是十分重要的。

2.2 水生演替系列

本节主要介绍淡水湖泊中的群落演替。湖泊中最充足的是水,而水体中缺乏的是光照和空气。在一般的淡水湖泊中,只有在水深5~7 m以上的湖底,才开始有较大型的水生植物生长,在这一深度以下,就是水底的原生裸地了。水生演替系列中有以下的演替阶段(图5-2)。

2.2.1 自由漂浮植物阶段

在这一阶段中,湖底有机质逐渐聚积,这些聚积物主要是浮游有机体的死亡残体,以及湖岸雨水冲刷所带来的矿质微粒。天长日久,湖底逐渐抬高。

2.2.2 沉水植物阶段

在水深5~7 m之处,首先出现的是轮藻属(*Chara*)植物,形成先锋植物群落。由于它的生长,湖底有机质积累较快而多,加之轮藻的残体在湖底嫌气条件下,分解不完全,湖底进一步抬高。至水深2~4 m时,金鱼藻(*Ceratophyllum*)、狐尾藻(*Myriophyllum*)、

眼子菜(*Potamogeton*)、黑藻(*Hydrilla*)、茨藻(*Najas*)等高等水生植物种类出现,这些植物的生长繁殖能力更强,垫高湖底的作用也更强。

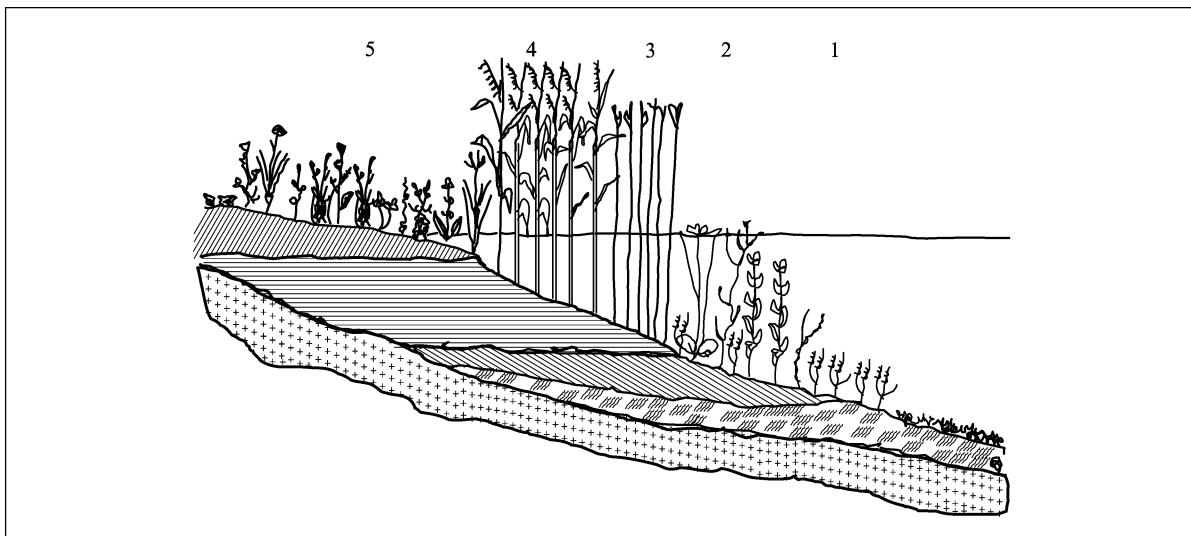


图 5-2 池塘水生植被带演替 1. 沉水植物带; 2. 浮叶植物带; 3. 薹草带; 4. 芦苇带; 5. 苔草带。

2.2.3 浮叶根生植物阶段

随着湖底变浅,浮叶根生植物出现,主要是睡莲科和水鳖科的一些种类,如莲(*Nelumbo*)、荇菜(*Nylia Fhoides*)等。由于这些植物的叶是在水面或水面以上,当它们密集后就将水面完全盖满,使得光照条件变得不利于沉水植物生长,从而使沉水植物向水较深的地方生长。浮叶根生植物的体形较高大,积聚有机质的能力也更强,湖底垫高的过程进行得更快了。

2.2.4 直立水生植物阶段

水继续变浅,直立水生植物出现,并替代上一阶段的群落。这类植物中主要如芦苇(*Phragmites*)、香蒲(*Typha*)、白菖(*Acorus*)、泽泻(*Alisma*)等。其中以芦苇最为常见,其根茎极为茂密,常纠缠绞结,不仅使湖底迅速抬高,而且可以形成一些浮岛。

在湖底填平作用的这一阶段,原来被水淹没的土地开始露出水面与大气接触,开始具有陆生环境的某些特点。

2.2.5 湿生草本植物阶段

新从湖水中升起的地面,含有极丰富的有机质,而且有近于饱和的土壤水分。湿生的沼泽植物开始在这种生境中生长,主要是莎草科植物和禾本科中一些湿生性的种类。在草原地带,这一阶段并不能延续很长。随着地下水位的降低和地面蒸发的加强,土壤很快变得干燥,湿生的草类亦将很快地为旱生草类所代替。而在适于森林发展的情况下,群落演替继续进行。

2.2.6 木本植物阶段

在湿生草本植物群落中,首先出现湿生的灌木。而后,随着树木的长入,逐渐形成森林,地下水位降低,大量地被物也改变了土壤条件,湿生的生境改变成中生生境。

这样看来,水生演替系列也就是湖沼填平的过程。这个过程是从湖沼周围向湖沼中央的顺序发生的。因此我们可以相当容易观察到,在离湖岸不同距离的不同水深处,同一演替系列不同阶段的群落环带状顺序分布着。每一带都为次一带的“进攻”准备了土壤条件,演替系列中每一阶段的群落,在随时间变化的同时也在空间上改变其位置。

上述群落原生性演替过程说明,植物群落的演替实际上是群落的植物生活型组成和植物生长环境的更替。每一个阶段的群落总是比上一阶段群落结构复杂,高度增加,因此利用环境更为充分,改变环境的作用更强。这样,也就为下一个群落创造条件,使得新的群落得以在原有群落的基础上形成和产生。同时,无论是从旱生还是从水生环境开始,通过群落的更替,环境都是向中生化的方向发展。

当然,只有在气候温暖、湿润的地区,才能达到森林群落阶段。北极地区及高山雪线附近,只能达到地衣群落阶段;干旱的荒漠地区,能达到短年生草本群落,或稀疏灌丛阶段;草原地区能达到多年生草本群落阶段。这些阶段的植物群落,在各地区中延续相当长的时期,具有极大的稳定性,英美学派对这样的群落称之为演替顶极(Climax)。

2.3 演替的进展和逆行

植物群落的发展,趋向于群落更完全、更充分地利用环境条件,这样的植物群落,可以认为是进步的和完善的;而在环境逐渐恶化的条件下,群落演替将逆向发展。不同演替方向的群落,在特征上有明显区别(表 5-1)。

表 5-1 群落演替进展阶段和逆行阶段的特征比较

进展阶段的特征	逆行阶段的特征
群落结构的复杂化	群落结构的简单化
地面的最大利用	地面的不充分利用
生产力的最大利用	生产力的不充分利用
群落生产力的增加	群落生产力的降低
新兴特有现象的存在,以及某些对植物环境的特殊适应为方向的物种形式	残余特有现象的存在,以及以对外界环境的适应为方向的物种形式
群落的中生化	群落的旱生化和湿生化
对外界环境的积极影响	对外界环境的负面影响

表 5-1 各项,可以在一定程度上作为植物群落发展方向的鉴别特征。需要着重指出的是,演替系列各阶段的群落,其结构的繁简状况是和群落的生态功能紧密相关的。这一点,在植被恢复与重建工作中应该特别注意。

对于植物群落演替的研究，需要建立定位站或定位点作长期观察。一般的粗略研究，则是采用“空间对比”的方法，即在环境相似但现有群落不同的地段，通过对群落结构的分析，联系它们之间的动态关系。尽管还要辅之以残存植物作为参照，但这种方法显然十分粗略，只能得到群落演替趋势的一般概念。

2.4 关于演替顶极理论

英、美植物生态学派在植物群落的演替研究中，通过一整套演替系列的模式，提出了群落的演替顶极(Climax)理论。随着研究的深入，不同学者对演替顶极理论提出了一些新的认识和解释，主要的有三种：

2.4.1 单元顶极(Mono-climax)理论

这是由 Clements 最早提出的演替理论。这个理论认为，在任何一个自然区，演替系列的最后阶段决定于该地的气候性质，而顶极群落正是该地气候条件的综合反映，称之为气候顶极群落(Climatic Climax)。而由气候条件所促使的演替，最后又被气候条件控制在与“群系”(Formation,一个植被分类单位)相当的顶极群落地位上。只要气候保持不急剧的改变，只要没有人类活动和动物的显著影响或其他侵移方式的发生，它们便一直存在，而且不可能出现任何新的优势植物。这就是所谓的单元顶极(Mono-climax)理论。根据这种理论，一个气候区只有一个潜在的气候顶极群落，区域之内的任何一种生境，如给予充分时间，最终都能发展到这种群落。事实上，在一个气候区域中，总是有土壤的或地形的差异，这些局部环境因素的复合，同普遍的气候环境有明显的差异。在这种生境中，虽然演替进展到稳定的和永久性的群落，但和典型的气候顶极不同，气候顶极可能永远也不会在这种生境中发生。单元顶极理论没有忽视那些极端的情况，而把它们分配在另外的类别中。例如特殊的土壤条件(如高度淋溶的灰壤)，或者是特殊的地形(如陡坡)，或是永久的沼泽等，都是演替系列中的植被，演替可能停止在这个阶段上，并具有较长期的稳定性，称之为亚顶极(Subclimax)。若这一阶段是处于演替系列较初期阶段就停下来，则为了区别于亚顶极群落，就称之为系列顶极群落(Sereclimax)。另外，在某一气候区域中，由于局部环境条件的差异，出现了相邻区域的顶极，则以预顶极(Preclimax,前顶极)和超顶极(Postclimax,后顶极)来加以区别。例如，在草原区域中，局部出现落叶阔叶林，即为超顶极；而局部出现荒漠类型，则为预顶极。还有，如果自然顶极被彻底改变为人工群落，或天然群落长期用于放牧、割草，它们基本上长期处于人为控制或家畜干扰下，就被称为干扰顶极(Disclimax)。

Clements 的演替顶极理论，与美国在群落学研究的初期存在着大面积原始的天然植被有关。在 20 世纪初期，美国本部的东部落叶阔叶林区、五大湖滨松林区、西部山地林区、南部热带沙漠区、北部高草草原区、西部干燥草原区、北方针叶林、苔原区等均少有受到破坏。Clements 所谓的顶极群落，正是这些被称为群系一级的植被单位。群系是根据优势种而确定，只要优势种没有显著变更，群系就被认为是稳定的，即演替顶极的稳定性。对于群系内部的变化，Clements 认为：“虽然外部的调节，在营养期中、在全年中或在连续多年中进行着，例如在沙漠中，一年生植物可能在一年中出现几百万株，而在下一年完全没有，但是这种变化发生在演替顶极的结构内部，而不破坏顶极。只有

人类才能破坏长期处在气候统治下的演替顶极的稳定性。”由此而提出“动态平衡”的理论,即认为达到了“平衡”与“稳定”的顶极群落,即使内部有微小的变化,也不致影响其主要特点,而只是围绕平均数的一种周期性的波动,即群落的波动(Fluctuation)。

2.4.2 多元顶极(Poly-climax)学说

Tansley发展了演替顶极理论,于1954年提出了多元顶极学说(Polyclimax Theory)。他认为,如果一个群落在某种生境中基本稳定,能自行繁殖,并结束了它的演替过程,就可看作是“顶极群落”,而不必汇集于一个共同的气候顶极。这样,一个气候区域内,除了有气候顶极以外,还可以有土壤顶极、地形顶极以及其他等等。这就是说,演替并不导致单一的“气候顶极群落”,而导致一个顶极群落的镶嵌体,它由相应的生境镶嵌所决定。根据这一概念,任何一个群落,在被任何一个单因素或复合因素稳定到相当长的时间,都可认为是顶极群落。顶极群落之所以能维持不变,是因为它和它的稳定生境之间达到了全部协调的程度。从这一点出发,Tansley(1935)在顶极群落学说的基础上,提出了生态系统(Ecosystem)的概念。他认为生态系统是“不仅包括生物综合体,而且也包括人们称之为环境的全部物理因素综合体的整个系统(在物理学意义上)”,还认为生态系统是“地球表面自然界的基本单位”,它有“多种多样的种类和大小”。

2.4.3 顶极群落配置说(Climax Pattern Hypothesis)

英美学派研究的另一个方向是主张组成群落的种群具有“个体性”,即各个植物种都是各自单独地对外界因素起反应,并作为独立的一员进入群落。植物种群的分布决定于环境的变化,由于环境条件在时间上和空间上的不断变化,植物种类组合也随之不断地变化。因此,群落在时间上和空间上都是连续存在的,不可能有清楚的边界。最早是Раменский 和 Gleason(1939)提出群丛个体性(The Individualistic Concept of Plant Association),J. A. Curtis(1955)等人发展了植被连续性(Continuum)的概念。Whittaker(1953,1956)认为在植被的集结中具有首要意义的不是群落而是种群。这一观点初期并未获得重视,只是在20世纪50年代末期,特别是Whittaker根据种群分布独特性和景观环境的梯度分布,提出顶极群落配置说(Climax Pattern Hypothesis)后,才得到更多的支持。顶极群落配置说,或称种群格局顶极理论(Population Pattern Climax Theory)认为,“顶极群落是种群结构、能量流动、物质循环以及优势种替代的稳固状态,它不同于演替阶段群落,在于顶极群落中种群的相互作用是围绕着平均值的波动”。这就是说,顶极群落是由种群格局所形成,受到生态系统中全部因素的综合影响(包括种的特性、散布能力和气候、土壤等生境因素)。顶极群落中,种群结构、能量流动、物质循环和优势种替代都已达到稳定,而这种稳定状况是通过生境的影响,种群已达到动态平衡时才形成的。生境梯度决定种群的格局,如果生境变化,种群的动态平衡也将改变。由于生境的多样性,而植物种类又繁多,所以顶极群落的数目是很多的。Whittaker(1970)认为:“尽管存在着干扰和不连续现象,顶极群落与其用镶嵌来解释,还不如用与环境梯度格局相应的逐渐过渡的群落格局来解释为好。格局中的中心、分布最广的(稳定状态的、未受干扰的)群落类型,就是占优势的或气候的顶极,它反映地区的气候”。由此,他建议用普遍顶极(Prevailing Climax)一词以代替气候顶极。

由上可见,不论是单元顶极说、多元顶极说或顶极群落配置说,都承认顶极群落是

经过单向变化后达到的相对稳定状态。单元和多元顶极理论承认群落是一个独立的、不连续的单位,而顶极配置说则不承认群落是独立的、不连续的单位。某些西欧学者建议将气候顶极群落用来标志与一定的水平带(或山地垂直带)的气候相适应的植物群系,即地带性植被类型。在俄国的植被演替研究中,也经常使用演替系列和演替顶极的概念,“只是在使用中并未使演替顶极具有绝对的意义”(E. M. Лавренко, 1959)。

英美学派的演替顶极理论,是植物生态学发展过程中的一项突出成果。其意义在于开启了一个复杂系统整体进化的思路,Tansley 的生态系统概念就是在此基础上提出的。对这个理论的探讨,涉及到对群落及其动态的一些基本问题的认识,均有待于深入研究。

3 植物群落的次生演替

在天然条件下,原生植被受到了破坏,就会发生群落的次生演替,并由各种各样的次生植物群落形成一个次生演替系列。群落的次生演替是地球上现状植被的普遍现象。

次生演替的最初发生是外界因素的作用所引起的,如火烧、病虫害、严寒、干旱、长期淹水、冰雹打击等等,但是最主要和最大规模的是人为利用植被的活动,如森林采伐、草原放牧和割草、耕地放荒等等。次生演替的研究具有很大的实际意义,因为在我们利用和改造植被的工作中,所涉及到的绝大部分都是次生演替的问题。可是,认识和分析次生演替,要基于对原生演替的一般了解。

3.1 次生演替的一般类型

引起植物群落次生演替的原因十分多样,主要是人为利用植被和土地的活动所造成。除了毁林开荒和乱砍滥伐林木等破坏性活动外,在植被资源经营中,次生演替的发生主要有三种:森林采伐演替、草地放牧演替和火烧引起的次生演替。前者把地面植物全部清除,森林在次生裸地上逐步恢复;后者对草地持续干扰,导致群落退化,停牧后草地又逐步恢复。

3.1.1 森林的采伐演替

森林被采伐后,依森林群落的性质(如针叶林或阔叶林)和采伐方式(如皆伐或择伐、渐伐),以及对于林内优势树种的苗木、幼树和地被物的破坏程度,都为群落的演替造成不同的条件,影响到森林的复生过程。

现以云杉林皆伐以后,从采伐迹地上开始的群落过程为例加以说明。云杉林是温带地区的一个主要森林群落类型,在我国北方和我国西部和西南地区亚高山针叶林中也是一个常见的森林群落。由于优势种是没有根萌芽或树基萌蘖的针叶树,因此在针叶林全面皆伐后,其复生过程要经历较多的发展阶段和较长的时间。

云杉林被采伐后,一般经历以下的演替阶段(图 5-3):

3.1.1.1 采伐迹地阶段

采伐迹地阶段亦即森林采伐时的消退期。较大面积的采伐迹地上,原来森林内的小气候条件完全改变:地面受到直接的光照,挡不住风,热量很快升高,又很快散发,形

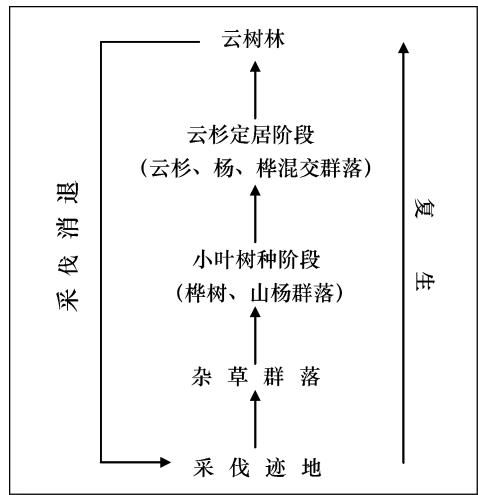


图 5-3 云杉林采伐演替阶段

成霜冻等等。因此,不能忍受日晒或霜冻的植物,就不能在这里生活。原来林下的耐阴或阴性植物消失了,而喜光的植物,尤其是禾本科、莎草科的一些杂草种类到处蔓生,形成杂草群落。

3.1.1.2 小叶树种阶段

云杉是生长慢的树种。它的幼苗对霜冻、日灼和干旱都很敏感,很难适应迹地上改变了的环境条件。可是新的环境却适合于一些喜光的阔叶树种(桦树、山杨、桤木等)的生长,它们的幼苗不怕日灼和霜冻,因此在原有云杉林所形成的优越土壤条件下,它们很快地生长起来,形成以桦树和山杨为主的群落。当幼树郁闭起来的时候,开始遮蔽土地,太阳辐射和霜冻则从地面移到林冠上;同时,郁闭的林冠也抑制和排挤其他的喜光植物,使它们开始衰弱,然后完全死亡。

3.1.1.3 云杉定居阶段

由于桦树和山杨等上层树种缓和了林下小气候条件的剧烈变动,又改善了土壤环境,因此小叶林下已经能够生长耐阴性的云杉和冷杉幼苗。最初这种生长固然是缓慢的,而到 30 年左右,云杉就在桦树、山杨林下形成第二层。加之桦树、山杨林天然稀疏,林内光照条件进一步改善,于是云杉逐渐伸入到上层林冠中。虽然这个时期山杨和桦树的细枝随风摆动时开始撞击云杉,击落云杉的针叶,甚至使一部分云杉树因此而具有单侧树冠,但云杉继续向上生长。一般当桦树、山杨林长到 50 年时,许多云杉树就伸入上层林冠。

3.1.1.4 云杉恢复阶段

过了一些时候,云杉的生长超过了桦树和山杨,组成了森林上层。桦树和山杨因不能适应上层遮荫而开始衰亡。到了 50~100 年,云杉终于在上层造成严密的遮阴,在林内形成紧密的酸性落叶层,桦树和山杨则根本不能更新,这样又形成了单层的云杉林,其中混杂着一些遗留下来的山杨和桦树。

可是,复生并不是复原,新形成的云杉林与采伐前的云杉林,只是在外貌和主要树种上相同,但树木的配置和密度都不同了。而且,因为桦树和山杨林留下了比较肥沃的土壤(落叶层较软,土壤结构良好),山杨和桦树腐烂的根系还在土壤中造成了很深的孔道,这就使得新长出的云杉能够利用这些孔道伸展根系,从而改变了云杉浅根系所导致的易倒伏性,获得了较强的抗风力。

当然,森林采伐后的复生过程,并不单纯决定于演替各阶段中不同树种的喜光或耐阴性等特性,还要决定于综合的生境条件的变化特点。引起森林消退的原因、作用的强度和持续时间,对森林采伐演替的速度和方向具有决定的意义。如果森林采伐面积过大,而又缺乏种源;如果采伐后水土流失严重发生,那么森林复生所必需的基本条件就不具备。群落的演替也就朝完全不同的方向进行了。

3.1.2 草原的放牧演替

与上述森林采伐演替稍有不同的是:草原放牧演替是逐渐和缓慢发生的。

由于牲畜的啃食和践踏,对草原群落的影响基本上包括以下几个方面:① 在牲畜践踏下,草原植物的柔弱部分和丛生禾草的草丛不耐践踏,因而逐渐减少以致完全消失。② 畜群践踏和死地被物丧失,甚至表土消失。③ 促使能以某种方式防止啃食的植物种类(具刺,或密被茸毛,或有特殊香味,或有乳汁的植物)茂盛生长,而一些适口性强的草类都被消耗。④ 影响到草原群落中原有草类的正常发育,促使一年生和春季短生植物的发育。⑤ 增多了外来成分(杂草植物),引起草原群落种类组成上的混杂性。⑥ 践踏草原土壤,破坏土壤结构。在湿润地段,土壤愈趋坚实,而在干旱地段,土壤愈趋松散,因而促使土壤冲刷,加强土壤的干燥度(土壤的毛细管作用增强)。土壤的这一变化有利于草原中旱生植物增多。⑦ 牲畜过分践踏,引起土壤表层盐分增加,严重的则形成碱斑地,这样就降低了草原群落的产量和质量。⑧ 牖畜啃食植物的地上部分,影响地下部分营养物质的积累,使地下部分的发育受到一定的限制。⑨ 牖畜的粪便给土壤带来了大量肥料。⑩ 牖畜把草类的种子踏入土中,这能促使种子更好地发芽,也把种子携带到其他地方,扩大某些植物种类的分布。

草原群落的大多数植物种类,具有一定的耐牧性。一般正常的放牧,能促使牧草的发育,增强其再生性,提高营养价值。因此,草原经过放牧并不一定就会使草的产量下降。关键问题在于控制放牧的强度,防止草原群落退化。已经实行的轮牧制,有助于草原恢复。

在草原放牧的次生演替系列中,可以按放牧强度而分出轻度放牧阶段、适度放牧阶段、重度放牧阶段、过度放牧阶段等等。各个阶段都具有一定生活型的优势种类作为标志。草场的生产量亦随草原群落的退化而逐级降低。以致到了过度放牧场阶段,已经接近于次生裸地,草原的恢复就需要经历更长时期了。

属于人类经济活动而造成的植被次生演替,还有割草演替、耕种后撂荒地的植被演替等等,就不一一列举了。

3.1.3 火烧对植被的影响

因火烧而引起的次生演替是很常见的。形成大面积火烧的基本条件首先是火源,以及气候干燥和高温。自然界的火源或由于火山活动,或因自发燃烧和雷电引发,但最

为常见的火烧是人为活动所引起的。

火对植被及土壤最重要的影响之一是有机物的损失。而有机物的损失情况,取决于火的持续时间、燃烧强度和可燃物的湿度。植被经过火烧后,地面裸露而受雨水冲刷,破坏土壤表层结构,降低水在土层中的下渗速度,增加地表径流,引起土壤侵蚀。同时,火烧可矿化地表和土壤中的有机物,火的作用是加速有机物的矿化过程。微生物分解枯枝落叶需要几年,树桩或倒木分解需要数十年甚至上百年,而火可以在很短时间内一次完成。

森林群落的火可分为3种主要类型:地下火、地表火和林冠火。地下火大多没有火焰,慢慢烧毁土层中的有机物;地表火的过火快,烧毁地面的枯枝落叶及草丛和灌木的地上部分;林冠火发生于树木的林冠层,过火后树干和地被物常保留。这3种林火不可能绝对分开,同一地段2种或3种火常同时发生,再加上风力的推动,常使小火变大,迅速蔓延,彻底破坏大片植被。

火烧植被会改变群落种类组成。群落地段经过火烧后,耐火的种类在群落中的数量会得到增加,不耐火的种类受到抑制,数量减少,甚至从群落中消失。大量的研究资料表明,火烧后次生裸地的木本先锋植物,大多是具菌根的植物。

一些学者的研究认为,在植被管理上,火烧的作用也可适当利用。例如,草地植被有些植物的种子在土壤表层中一直保持休眠,直到地面过火后才会萌发。因此,对草地植被进行适度“火干扰”会促使草地生态系统的良性循环。但是,这样的措施和火烧清理森林采伐迹地一样,要很有节制地进行,否则效果会适得其反。

3.2 次生演替的规律及应用

3.2.1 次生演替的一般特点

自然植被遭到破坏后次生演替的趋向、速度及所经历的阶段,决定于原生植被受到破坏的方式、程度和持续时间。

首先,次生演替的趋向。当停止对次生植物群落继续破坏时,次生植物群落的演替,一般仍然趋向于恢复到受破坏前原生群落的类型,但过去各种植物种类组成的比例当然不可能完全重复出现。这就是说,复生后所形成的群落,只是在类型上和原来的群落相同,但质量上已经不会完全相同了。

其次,次生演替的速度。由于大多数的次生群落甚至次生裸地,还多少保存着原有群落的土壤条件,甚至还保留了原有群落中某些植物的繁殖体,次生裸地附近也可能存在着未受破坏的群落。因此,次生演替系列中的最初阶段,演替速度一般都较快。

最后,次生演替所经历的阶段。这完全决定于外界因素作用的方式和持续时间。云杉林采伐,一次就消退到次生裸地阶段,但同时也就很快地开始了复生的过程。羊草草原的放牧消退(退化)过程却是逐渐进行的,在消退过程中的任何一个阶段上,只要停牧,停止牲畜继续对群落的影响,群落就从那个阶段开始它的复生过程。

3.2.2 次生群落的利用和改造

较长时期以来,对次生群落的利用和改造引起了普遍的注意。各类次生群落中都有一些可利用的植物,例如含单宁的、含芳香油的、含油脂的、含生物碱的原料植物或其

他用途的植物。因此,在研究次生演替的同时,对于各种次生群落,要按其可利用的价值分别对待:有的可以保留,有的需要加以改造。但是,在直接利用次生群落时,一方面要掌握它生长速度较快、具有较大可塑性、容易加以改造这样一些特点;同时,又要注意它的不稳定性,这就是说,任何次生群落只是次生演替系列中的一个阶段,如果利用不当,它会继续消退,而且不大可能恢复到原来的类型。

3.3 植被的恢复与重建

大面积植被破坏加剧了生态系统的退化,究其原因,多数是对原有植被资源的过度利用,也有的是对土地的利用方式不当,造成土地裸露,引发水土流失,规模由小到大,强度由弱到强,其结果是资源匮乏,土地贫瘠,水源枯竭,环境恶化,严重影响人类社会的发展,因此必须恢复与重建植被。

植被恢复的最终要求是恢复生态系统的基本功能。因此,首先需要鉴定待恢复区的形成原因以及环境特点;所在地的气候、土壤及地形状况;外界因素作用的性质、方式,作用的强度和持续时间;待恢复区受破坏的程度和面积;摸清基本情况是采取正确治理措施的基础。

一般说来,在环境条件较好,而植被破坏程度较轻或较零散的地区,可以采用封闭的方式,停止继续干扰,开始群落的恢复性演替,这就是多山地区所采用的“封山育林”。如果受破坏地区周围尚有保存较好的原生植被,则自然恢复的速度会加快。这种方式在天然林轮伐和草场轮牧中已充分运用。

如果破坏十分严重,就要进行植被重建,以人工手段植树、造林、种草以恢复植被覆盖。在植被重建中,选择适宜的植物种类是一个关键问题。在多数情况下,如果荒山荒地面积很大,水土流失严重,一般都是选用喜阳耐旱和速生快长的乡土树种,或播种或育苗移栽,保证成活后,在天然状况下经历群落的次生演替。这就是说,首先解决从无到有的问题,然后逐步改造次生林,提高群落的质量以增强其保持水土进而改善环境的能力。

群落的演替是组成群落的植物生活型的更替和植物环境的形成过程,是改善环境的重要手段,但不可能一次到位。因此,不论是采用半天然恢复或者是人工恢复,都要以提高群落质量为目标,逐步实施。这就要求按时检查和动态管理,发现问题及时采取措施。从研究工作的角度来看,这是检查原有生态设计是否科学合理的一个必要步骤,也是定位或半定位研究群落演替的重要选项。

20世纪70年代以来,从尽快恢复生态系统功能的要求考虑,国外已有用较短时间直接建成顶级群落的例子,最先是日本的宫胁昭在一些城市进行;我国一些城市也在进行同类试验。建成顶级群落就要选择符合当地气候条件的原生森林树种,进行人工培育,关键是育苗成功,幼树能够在露地正常生长。我国有些自然保护区,就曾设计在保护区的“试验区”恢复原生林,以扩大和加强生态系统功能。就地育苗移栽,条件当然很好。如果能和邻近城市环境保护林的建设结合,那就更好了。

与此同时,近年来大中型水源地、淡水湖泊以及湿地的建设与保护受到重视。湿地是一大生态系统,它能过滤和降解污物以提供清洁淡水,被喻为“地球的肺”。湿地又

是许多鸟类的栖息地,保护湿地是保护生物多样性的必要措施之一。我国已将大江源头湿地划为自然保护区,大中型湖泊周边湿地的消失,原来辟为农耕,近年来我国已实行“退耕还湖”,用以建设湿地,并辅以对城市和农田的进湖污水进行处理后通过湿地再进入湖泊,再加上在湖泊周边山坡造林,防止水土流失,使湖泊周边的湿地逐渐恢复。湿地重建对保护已经匮乏的淡水资源也意义深远。

经济发展离不开资源,而资源的利用不当必定影响和改变环境。因此,植物资源的成规模开发利用和自然保护经常是一对矛盾。目前,生态建设与保护已经是全社会普遍关注的问题。我国已经开展的三北防护林和长江上游防护林建设、沙漠治理、草场改良、荒山绿化等都是政府行为引导下全民参与的长期的巨大工程。为了“可持续发展战略”的实施,植物生态学要研究“局部与整体、当前与长远、需要与可能、数量与质量”等一系列问题,提出问题所在及解决问题的方式和途径。为管理自然资源和自然环境的规划提供前瞻性的科学依据。



小结

从群落的形成、发育到演替是一个连续的过程,有时还是一个交错的自然过程。一个群落从形成之初就开始了群落的发育,而在发育中也就孕育着演替,标志是主要层优势种(建群种)的改变。在这一系列过程中,随着植物种类的更替,群落的结构发生改变,功能也逐步加强。研究植被动态过程的意义在于了解植被功能消长的原因,以便合理利用资源,妥善管理。

植物群落的形成和发育是各种植物适应各类环境的系列生态过程。一开始主要是适应非生物环境,随后则是在适应非生物环境的同时还要适应生物环境。植物群落的演替是构成群落的植物在适应环境的同时,又改变了环境,并创造新环境为更适合此环境的植物创造了条件,从而新的植物的进入和扩展在替换原有植物的同时,又再不断创造新环境。在这种周而复始的变化中,实现了群落的结构变化和功能提升。群落的这种演替发展最后将进入一个持续稳定的状态,这时的群落就是顶级群落。顶级群落可能有多种,但主要是由气候因素决定的。

群落的演替根据起始状况的不同,分为原生演替和次生演替。原生演替中,无论是旱生演替还是水生演替,最终都向中生环境的植物群落方向进行。次生演替的速度和方向取决于迹地被破坏的程度及种子库的特点。次生演替的思想和理论是植被恢复、植被管理的重要科学依据。



1. 理解以下基本概念和名词:

原生演替(Primary Succession) 演替顶级(Climax) 次生演替(Secondary Succession) 演替系列(Succession Series) 季相(Seasonal Aspect) 物候总谱(Phenospectrum) 先锋植物群落(Pioneer

Plant Community)

2. 群落演替形成的原因是什么?
3. 原生演替模式对次生演替研究有何意义?
4. 如何应用群落演替的原理指导植被的恢复与重建?

推荐读物

1. 王伯荪,彭少麟. 1997. 植被生态学. 北京:中国环境科学出版社(重点阅读第十章)
2. 克纳普 R. 主编. 1984. 植被动态. 宋永昌,等译. 北京:科学出版社
3. 宋永昌. 2001. 植被生态学. 上海:华东师范大学出版社
4. Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读:Chapter 11 Succession, 268 – 302)

推荐网络资源

1. 美国佐治亚大学 Odum 生态学院网站:<http://www.ecology.uga.edu>
2. 国际长期生态学定位研究网站:<http://www.ilternet.edu/>
3. 美国生态学教学与实验网:<http://tiee.ecoed.net/vol/v3/experiments/floristic/abstract.html>
4. 美国马里兰大学植物演替讲座网站:<http://www.life.umd.edu/classroom/bsci124/lec34.html>
5. 云南大学生态学国家级精品课程网站:<http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
6. 北京师范大学基础生态学课件:<http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
7. 中国科学院生态学与生物多样性论坛(普兰塔):<http://www.planta.cn/forum/index.php>

第六章 植被分类及主要类型

本章目录

- 1 植被分类及其研究途径
 - 1.1 植被分类的目的
 - 1.2 植被分类的途径
- 2 基于植物区系的群落分类
 - 2.1 群落类型的综合特征
 - 2.2 群落分类的一般步骤
- 3 中国植被分类的系统和单位
- 4 地球上的主要植被类型及其特征
 - 4.1 常绿木本群落
 - 4.2 雨绿木本群落
 - 4.3 热带木本群落
 - 4.4 硬叶木本群落
 - 4.5 夏绿木本群落
 - 4.6 针叶木本群落
 - 4.7 雨绿干燥草本群落
 - 4.8 夏绿干燥草本群落
 - 4.9 中生草本群落
 - 4.10 湿生草本群落
 - 4.11 水生草本群落
 - 4.12 干荒漠群落
 - 4.13 冻荒漠群落
- 5 植被制图
 - 5.1 植被图的种类
 - 5.2 植被制图的基本要求
 - 5.3 植被制图的步骤
 - 5.4 3S 技术在植被制图中的应用
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

要合理地利用和管理植被,必须识别和确定植被类型,而当类型众多时还需要加以划分和归类。一个好的分类有助于为制定各种植被类型合理利用提供可靠的基础资料。

1 植被分类及其研究途径

1.1 植被分类的目的

科学的分类,目的是充分反映事物的内在联系,建立自然的等级系统。植被分类实际上就是植被和植物群落研究的一个综合性的结果。

划分植被类型,鉴别不同的植物群落单位,主要应根据群落本身的特点,即植物种类组成、群落结构、生态外貌,以及群落的动态、群落的地理分布等各个方面,结合群落所在地的环境条件,通过分析比较后确定。

植被分类在理论上和实践上如此重要,但到目前为止,要像植物系统分类那样,制订一套全球通用的完整的分类系统,还存在困难。因为,一个自然单位,其内部应该是同源的,而外部则是间断的,并具有明显的边界。天然植物群落同一类型的各个植物群落之间并无遗传上的亲缘关系,其内部常常沿着某一环境梯度发生变化,绝对的一致性是不存在的。而且,不同群落之间通常是沿着许多关系复杂的环境梯度彼此发生关系,群落间的界限并不容易截然分开。因此,面对大量的群落调查研究资料,植被分类需要按照不同的原则和方法进行。

1.2 植被分类的途径

一般说来,根据植物群落主要特征的相似或差异程度进行比较和归类,基本可以达到分类的目的。但是,植被是一个很难分类的对象,困难在于两个方面:等级的建立和决定等级类别所适用的原则。因此,虽然植被分类的工作从19世纪就已开始,但由于植被的区域性差异和各地区研究的侧重点不同。这个领域迄今仍然处于一种不定型和不成熟的状态,还没有一个能够获得普遍接受的系统。

在过去近两个世纪中,不少科学家根据各种不同的原则建立植被分类系统,已经做了许多尝试:

1.2.1 群落外貌的途径

1806年,A. Humboldt发表了第一个植物生长型的分类。几年之后,他公布了一个反映优势植物生长型的植被分类系统。在这个系统中,他第一次提出植被分类的基本单位是群丛(Association)。他所划分的16个主要单位是按气候类型相联系的纬度带和经度带来排列的。

这16个类型是:森林(Forest),高8m以上;林地(Woodland),2~8m的小高位芽植物;密灌丛(Scrub),低于2m的木本植物;草地(Grassland),草本(通常是禾草或苔草)是优势种;稀树干草原(Savannah),又分为灌木稀树干草原(Shrub Savannah)及树丛(Groveland)两类;稀树草地(Parkland);草甸(Meadow),稠密草地,非禾草,生境湿润;干草原(Steppe),又分为草甸性草原(Meadowsteppe)、真草原(True steppe)与灌丛干草原(Shrubsteppe)三类;草本沼泽(Marsh);木本沼泽(Swamp);荒原(Fellfield)。

群落外貌(Physiognomy)的概念,具有一种便于掌握的明显好处,即使连一种植物的名称都不知道,或者全然不了解任何生态学知识,也能应用这些概念。而在大多数语言中,例如森林和草地等词,远在群体生态学创立以前,就已得到普遍的应用。但是,这种方式也包含着明显的局限性,单独依靠外貌会把生态学关系差异悬殊的那些类型囊括在一起。

首先从地球表面上最大的植被单位开始,进而把它们划分为越来越小的单位。群落外貌系统是这种途径的梗概。但是,由于植被和群落在外貌上明显差异的类型相对很少,一旦有20个以上的主要单位需要识别时,它的作用就无效了。因此,植被的外貌类型虽然仍反映于现代植被分类的著作中,但仅限于分类的高级单位,而且很少被单独采用。

1.2.2 植物区系的途径

西欧科学家以植物社会学为名在植被分类方面有系统的研究,具有代表性的是法国-瑞士植物学派的分类理论和方法。这一学派在确定植物群丛时,特别强调了群落中种类成分的一致性,又对特征种予以最大的注意,特征种相同的群落(称为群丛个体)就属于同一个群丛。

群丛以上的分类单位是:群丛属(Alliance)一群丛目(Order)一群丛纲(Class)一植被圈(Circle of Vegetation),各高级分类单位也是根据特征种来确定的。要进行这样的分类,首先要为许多严格同质的个体群落准备一份具有多度-覆盖度评分的植物名录,

然后根据各个名录间相似性程度(通过存在度或恒有度),把个体群落组合起来,求出确限度最大的种——特征种,以确定一定群落类型的性质,并作为区分不同群落类型的标志。这一途径的特点是分类程序的标准化。

在使用这一套理论和方法时,详细的植物区系资料是最有帮助的。植物区系(Floristic)的概念创立于1921年。那时人们已普遍知道,种并不是一个生态单位,植物分类学所确定的一个种,是不同的生态变异个体的代表,它们可能分布在生态上不同的地区。

在植被分类上,群落的植物种类组成的重要性是毋庸置疑的,但植物种类组成似乎在辨别群落分类低级单位划分方面最有裨益。而 Braun-Blanquet 的植物种属系统,提示了一条科学探索的途径,即开始于植被的最小单位,然后把它们联合成相继较大的、更加异质性的单位,进而导向一个世界范围的分类,即所谓“堆集的”(Agglomerative)研究途径。这正好与群落外貌的研究途径相辅相成,后者从最为异质性的单位开始,然后自上而下进行划分。

1.2.3 优势度的途径

在群落的辨识和区分中,优势种一直起着重大的作用。生境的生态学特征,可以借助于通过竞争业已成功地取得优势的那些种反映出来。

在植被分类中,曾经采用过三种着重优势度(Dominance)的方法:

第一种方法是在北美洲的群落学研究中,注意力往往被局限于群落最高层的优势种,这是因为这些植物最直接地受到气候的影响,它们通常是与地球上气候图式联系着的。此外,在正常情况下,它们对群落中的其他成分产生强有力的影响。但是,最上层的优势种,通常是生态幅较广的植物种。倘若仅局限于群落的最高层,则分类仍然过于粗糙和一般,不能令人满意。

第二种方法是北欧所使用的“森林生境类型”,即依据灌木、草本,甚至苔藓地衣的优势度来确定群落类型。在芬兰,这种分类方法已经经历了半个世纪以上的考验,并已证明了它的价值。然而,只有在乔木层的种类像芬兰那样单纯的地区,这样的分类系统才会取得令人满意的效果。这是因为群落的上层树种变化极小,土壤或小气候的差别就由一系列林下植物清晰地反映出来,而在其他区域里,却可能是上层树木比林下植物更清楚地反映某些生境类型之间的差别。

第三种方法是普遍考虑群落各层的优势种,而不只强调某一个层。在上层的植物种类生态幅度很大的情况下,可以由从属层的不连续性来提示生态上的格局,这个方法在温带地区业已成功地使用,并且获得了良好的效果。在热带地区也已使用,但是,特别在优势种不明显的混交雨林中,完全按优势种来对群落加以划分是相当困难的。在我国的热带雨林分类中,对于这种类型,采用了标志种(Symbol Species)的办法以示区别。

1.2.4 环境的途径

从生态学的角度出发,为什么不首先以环境(Environment)作为植被分类的依据呢?这样,就必然会克服由于植物迁移分布的偶然性所造成的困难。

19世纪中叶,De Candolle曾试图应用这种分类法,他按植物对气候因子的需求,把

它们分成高温植物(Megistrotherm)、喜旱植物(Xerophyte)、中温植物、低温植物、极低温植物。之后, E. Warming 根据植物生活的特殊基质, 又把它们分为砂生植物(Psammophyte)、石隙植物(Chasmophyte)、酸土植物(Oxylophyte)和盐地植物(Halophyte)等等。

但是, 问题在于地球上没有两个地区在因子的互补上是相同的。况且, 如果不考虑植被的结构与种类成分的话, 那么, 当一个因子足以造成生态学上等值的结果时, 人们将无法加以判断。这就是说, 不首先依据植被来揭示环境, 则这种等值的程度是不容易被“猜测”出来的。

当然, 在决定哪些群落是同质的, 并把它们组合成为群丛, 进而归纳成更大的单位时, 以及在决定它们之间多大程度的变异是可以允许的时候, 环境特性的分析是有用的。同时, 对环境的密切注意, 亦可用来核对和检验植物种类的意外情况。

1.2.5 演替的途径

演替(Succession)在植被分类上的重要性, 是英美学派所特别关注的问题。美国学者的动态-发生途径就是采用“个体发生原则”来为每个区域确定系列。把发生在先前有过某一群丛的地段, 与现存相似生境的群丛, 加以对比后联系起来。这样, 他们一方面把“成熟的”植物群落和“未成熟的”植物群落划分开来, 成为两个平行的分类系统, 即顶极群落分类系统和演替系列群落分类系统; 另一方面, 又把这两个系统看作是同等的分类系列, 两套系列中的分类单位基本上是对应的。在演替过程中, 演替系列群落固然可演变为各个不同阶段的顶极群落单位; 同样, 各个顶极群落单位在向另一个群落系列转变时, 亦可成为演替系列群落单位(Tansley, 1935)(表 6-1)。

表 6-1 顶极群落单位和演替系列群落单位的转变

顶极单位(Climax Unit)	系列单位(Serial Unit)
群系型(Formation Type)	
群系(Formation)	
(气候的、土壤的或生物的)	
群丛(Association)	演替群丛(Associes)
单优群丛(Consociation)	演替单优群丛(Consocies)
组合(Society)	演替组合(Socies)
集团(Clan)	集群(Colony)

顶极群落的稀见性, 不是所想像的那样困难。因为许多受到干扰的植被, 在种群结构上能部分显示出顶极类型的性质, 通过这些性质, 可以引申到顶极类型。同时, 顶极类型也能够恢复这种性质至原来状态。

但是, 演替现状本身对于植被分类并不提供适当的基础, 它应当被视为植被的一个特征而受到考虑。

1.2.6 排序的途径

采用这一方法的理论依据是认为植物区系是连续的(Continual)。当人们朝着任何

方向旅行时,新遇到的植物种类一个接一个地出现。与此同时,又有一些种则接连地消失。许多种类的地理分布,一般都表现出区域性的相互关系。在每个种的分布区边缘,它通常是稀见的,并且仅分布在一个局部的生境中,愈靠近其分布中心,它往往就变得非常丰富,随之而出现的是,它不仅可以在不同类型的生境中存在,而且可以至少作为一个演替系列表现出来。因此,任何一个试图把景观作为一个整体而反映其植被丰富程度的分析方法,一定会导向这样一种结论:植被同区系植物一样,也是一个连续体。把植被当作一个连续体看待的人声称,植被的客观分类是不可能的,植物群落必须依据相似的程度排列在连续不断的序列中,即一个顺序整列。

排序(Ordination)的理论依据,在于植物群落与其环境间有互为原因与反应的关系,找出种群或群落与环境、或某一环境因子相互间原因与反应的具体表现形式。因而,样地经过排序,就便于比较分析。通常样地的排序可采取两类方式:一类是生境的排序,即以群落生境的数据,也可以是其中某一主要因子的变化,排定样地生境的位序;另一类是群落排序,即依据植物群落的特征,如群落组成和种群定量特征,把一个地区内所调查的植物群落样地,按照相似度(Similarity)排定各样地的位序。在制表时,特征相关却有区别的顶极群落之间的间隙,可以通过将某些群落摆在二者之间而架起桥梁来。即使人们把注意力仅局限于稳定的植被,但承认了跨落在交错群落(Ecotone)上的那些样区(Sample),也就给有区别的植物群落之间提供了明显的桥梁。

但是,在某些情况下这一方法也存在问题:随着时间的进展和群落的互相更替,经历着次生演替的一个地区,在连续体的标示上将处于不同的地位。例如,为美国威斯康辛州所编制的一个连续体索引中,南向陡坡作为地形-土壤顶极而出现的大果栎(*Quercus macrocarpa*)纯林,同槭、桦林遭受火灾后演替系列中的大果栎群落(在徐缓地形的一片深厚土壤上),从排序的观点来看,却具有完全相同的地位。

因此,人们要么着重选择不连续性的基本原则,要么着重选择植被连续性的基本原则。

1.2.7 生态系统的途径

几个世纪以来,在生物种的分类历史中,研究者寻求单一的属性,用作包罗广泛的分类基础。实践证明,这样的做法最后都变得陈腐。直至遗传学所激发的进化观念提示出如下的原理,即“生理学、形态学、化学成分、细胞学、解剖学、地理分布等,对分类都是重要的”,才促使现代分类学在更加广阔的基础上向前迈进。

植被的分类也曾经历了一段多少与种的分类相同的历史。目前,生态系统(Ecosystem)的概念,在开辟广阔前景方面起着转折点的作用,并有希望缩小意见的分歧。倘若注意力仅局限于每个生态系统的一个部分(例如,仅局限于森林的下木、优势种或土壤),那就会导致对相同的景观镶嵌体作不同的处理。但是,倘若把生态系统当成一个基本单位,分类就必须适应其全部的成分,并表明各部分的相互关系。以前所考虑的大部分观点,既有其长处,又有其局限性。而生态系统原则容许它们之中每一个有用特征相互联系,并可能是引向自然分类系统的最快捷的研究途径。

总之,上述各个植被分类的研究途径,都有其产生的历史和背景,而且集中反映了国际上各生态、地植物学派的研究特点。总的说来,欧洲学派植被分类参照植物分类系统,

设立(植被)门、纲、目等单位;美国则着重使用群系概念,一个自然地带中的顶极类型就是一个群系。由于各种研究途径的传统对植被分类系统及各级分类单位的理解和安排都不尽相同,反映在各种专著上,分类单位的称呼虽一样(如群系,群丛),但内涵不同。

联合国教科文组织(UNESCO)提出了一份“世界植被分类提纲”(联合国教科文组织分类法,1969年最后修改的成果),基本上采取了外貌-生态学分类的原则,将全球植被划分为五个群系纲(Formation Class):密林(Closed Forest)、林地(Woodland)、密灌丛(Scrub)、矮灌丛和有关的各种群落(Dwarf-scrub and Related Community)和草本植被(Herbaceous Vegetation)。在此五级以下,分别按常绿、落叶,或高、中、矮再划分次一级单位(群系亚纲),一直划分到亚群系。

2 基于植物区系的群落分类

在上述的各种分类途径中,基于植物区系组成的群落分类是法国-瑞士地植物学派植被研究的突出成就。这个分类途径强调群落的植物种类组成,使用群落类型的综合特征,归纳相似的群落个体,区别不同的群落类型,其特点是分类程序的标准化,简要介绍如下。

2.1 群落类型的综合特征

群落类型的综合特征,是法瑞学派用于群落分类的特征。它用于确定一组分析特征相似的若干群落,是否确实属于同一类型,以及它们之间彼此差别的程度如何,因而又被称为群落的质量特征。群落类型的综合特征有存在度(或恒有度)、确限度、相关系数等诸项。

2.1.1 种的存在度和恒有度

在同一类型的各个群落中,某一种植物所存在的群落数,即为存在度(Presence)。存在度大的植物种类愈多,则各群落的相似性程度就愈大,而这一群落类型的种类组成就更为均匀一致。

属于同一类型而在空间上分隔的各个植物群落,虽然相似,但不会完全一样,这首先表现在种类组成上,有些种类在各个群落中都存在,而有些则只存在于其中的几个群落。这样,可以将同一类型中各群落所有的植物种类,按其出现的次数比率,划分出存在度的等级,或按10%为一级划分为十级,或以20%为一级划分为五级,例如:

- I 级:该种植物存在于20%以下的群落中;
- II 级:该种植物存在于21%~40%的群落中;
- III 级:该种植物存在于41%~60%的群落中;
- IV 级:该种植物存在于61%~80%的群落中;
- V 级:该种植物存在于81%~100%的群落中。

如果以每个群落中相同的面积(形状可以不一样),把种按存在度排列时,所得到的数值称之为恒有度(Constance)。这样看来,恒有度和存在度二者间的不同,仅仅在于是否有一定面积的限制。可以说,所谓恒有度就是“在一定面积以内的存在度”。二

者都是用来说明同一群丛中各个群落种类组成的一致性程度,而恒有度可以避免由于取样面积不等而造成的参差不齐。

需要指出,存在度和恒有度与“频度”在应用范围上是不同的。频度作为分析特征,只限于应用在一个植物群落中,存在度或恒有度则表明某种植物在各群落中存在的程度(图 6-1)。但是,在分析某一群落类型的性质时,却要特别注意那些数量变化较大和生长情况不一致的种类,由此找出这一群落类型在不同空间和时间上结构的变化,从而进一步探索引起这种差异的原因。

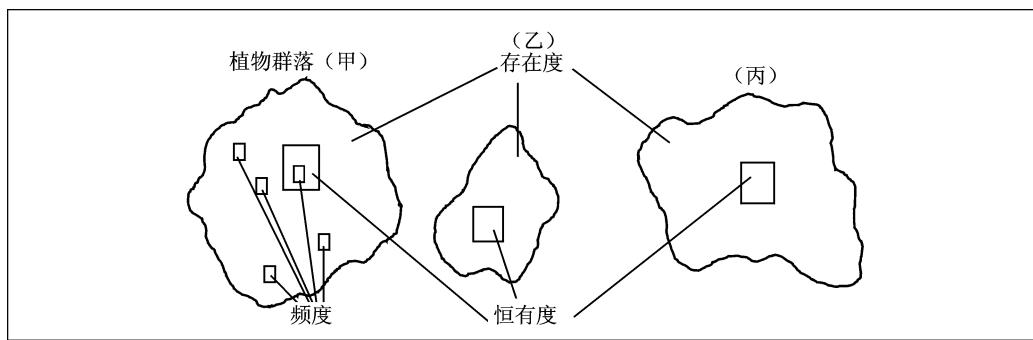


图 6-1 频度、存在度与恒有度的比较

2.1.2 确限度

确限度(Fidelity)用于表示一个种局限于某一植物群丛的程度。我们知道,各种植物的生态幅度是不相同的,某些植物种类的生态幅度较广,可以存在于几种群丛中;而有些种类则具有较小的生态幅度,只局限生长在某一群丛中。

Braun-Blanquet 根据植物种类将群落类型的局限性程度,归并为 5 个确限度等级:

特征种:确限度 5 确限种,只见于或者几乎只见于某一植物群丛中的植物。

确限度 4 偏宜种,最常见于某一植物群丛,但也可偶然见于其他植物群丛中的植物种。

确限度 3 适宜种,在若干植物群丛中能或多或少丰盛地生长,但在某一特定的群丛中占优势或生长最旺盛的种。

伴随种:确限度 2 不固定在某一特定植物群丛内的植物种。

偶见种:确限度 1 少见以及偶尔从别的植物群丛侵入进来的种,或从过去群丛中残遗下来的种。

以上属于 3~5 级确限度的种,称为特征种(Characteristic Species),即为特定群丛的标志。应用这个方法的前提是:只有把一定自然区域的所有群落都加以详细调查,并通过不同群落类型间大量样地的对比后,才能肯定地确定哪些种是特征种。但如果这样的比较仅仅限于较小地区的植被,则确定的特征种称为地方性特征种,只有有限的价值。当然,如果具有关于种的分布区的详尽资料,对特征种的确定是大有帮助的。

2.1.3 群落系数

在对群落进行综合中,要把特征相似的群落资料归并在一起,以样地间植物种类的

共同性程度来说明群落间的相似性,其数学表达式即为群落系数(Coefficient of Community)或群落相似系数(Coefficient of Community Similarity)。群落相似系数的计算方法很多,不下数十种,但最为基础和常用的是 Jaccard 相似系数和 Sørensen 相似系数。

2.1.3.1 Jaccard 相似系数

数十年来,人们设计了不少群落系数,其中大部分都很类似,而且都是由 Jaccard 相似系数推导而来的。Jaccard 相似系数是植物群落相似性的一种最简单的数学表达式,此系数是根据两样地间共有种数与全部种数之比来表达,其公式为:

$$IS_J = \frac{c}{a + b - c} \times 100$$

式中,a 为样方 A 中种的总数;b 为样方 B 中种的总数;c 为样方 A 和 B 中的共有种数。

Jaccard 于 1912 年首先提出这个系数时认为,如果两个样方建立在一个群落中或同一群丛的各个群落中,那么这两个样方相似系数应该是 100%。但 P. Grieg-smith (1957) 指出,这样的结论需要修正。例如,如果这些样方面积不同,而较大的样方中有一个或几个稀见种是较小面积的样方中所没有的,则这两个样方的相似系数值将小于 100%;甚至如果两个样方虽然具有同样的面积,而且建立在一个群落的范围之内,也将因为植物种的不均匀分布而相似系数值小于 100%,这还决定于种的数目和个体数目之间的关系。因此,在使用 Jaccard 公式时,只能用于比较面积相同的样方。否则,就可能得到不可靠的结果。

Jaccard 公式只适用于某个种的存在(记为 1)或不存在(记为 0)的二元数据。如果是群落的定量数据(如生物量等),则可采用 Spatz 相似系数(由 Jaccard 相似系数推导出来的,1970),计算公式如下:

$$IS_{sp} = \frac{\sum M_w / M_g}{a + b + c} \times \frac{M_c}{M_a + M_b + M_c} \times 100$$

式中,a,b,c 的含义与 Jaccard 式中 a,b,c,完全相同; M_w 为被比较的样地 A 和 B 中共有种的较小定量值; M_g 为样地 A 和 B 中共有种的较大定量值; M_c 为样地 A 和 B 中共有种的定量值总和; M_a 为样地 A 中独有种的定量值总和; M_b 为样地 B 中独有种的定量值总和。

当然,用群落结构的其他指标所取得的资料,例如直接用频度值代替定量数据,也可仿效处理。如使用 Braun-Blanquet 的盖度-多度等级,则必须先将各等级换为盖度平均百分数(Meancover Percentage),再代入 Spatz 相似系数的计算公式。

2.1.3.2 Sørensen 相似系数

Sørensen 相似系数是使用得较为广泛的一种相似系数,其公式如下:

$$IS_s = \frac{2C}{A + B} \times 100$$

式中,A 为样地 A 中种的总数;B 为样地 B 中种的总数;C 为样地 A 和 B 中共有种数。

按这个公式所求出的数值,比按 Jaccard 公式求出值为大,比较接近于实际情况。同样,本公式也只适用于二元数据,而在处理定量数据时,可选用由本公式推导出来的

Motyka 相似系数,其公式为:

$$IS_{MO} = \frac{2 \sum M_w}{M_A + M_B} \times 100$$

式中, M_w 为样地 A 和 B 中共有种的较小定量值; M_A 为样地 A 中全部种的定量值总和; M_B 为样地 B 中全部种的定量值总和。

此式也可以用频度值或 Braun-Blanquet 盖度系数值计算。

计算得到两样地的相似系数值以后,一般将数值排列为三角矩阵或对称矩阵。然后,调整各样地的位置,使较大的数值能聚集在一起。这样,就可以参照群落的其他结构特征,以确定阈值,把在阈值以上聚在一起的样地归类。

20 世纪 60 年代以来,已广泛应用电子计算机于群落的分类和排序,进行关联分析 (Association Analysis)、聚类分析 (Cluster Analysis)、主成分分析 (Principal Component Analysis) 和相互平均法 (Reciprocal Averaging) 等数量分类方法。但是,Jaccard、Sørensen 相似系数以及由它们推导而来的计算公式仍然是数量分类中最基本和应用较为广泛的数学模型。

群落的相关系数,有助于确定两个不同群落在区系组成方面的亲近性。当然,为了判断的准确,还应当结合其他特征,例如结构、生境等等方面的相似性或差异性进行比较,这在群落分类工作中是经常使用的。

2.2 群落分类的一般步骤

群落分类一定是在某一自然区域全面植被调查后才有可能进行。为了进行完整的综合对比,只能采用那些在发育和成熟度上相近,可以用于对比的植物群落(群丛个体)。

按照法瑞学派群落分类的要求,首先要确定的是分类的基本单位——群丛,方法是:

(1) 选择外貌结构一致、种类成分一致、生境特点一致的群落作为调查样地,进行群落种类组成、结构特征和生态环境特征调查。计算群落的分析特征和综合特征。

(2) 把在野外按优势种初步划分为同一“类型”的具有多度—覆盖度评分的植物名录汇集成一张初始表(至少应有 3~5 个以上的样地资料)。然后,按照“数字成块”的要求纵横调整样地和植物的位置,并统计这一“群落类型”中各种植物的存在度(或恒有度)。然后把同一地区中各个“类型”的初始表归成综合群落表,求得确限度,其中确限度 3 级以上的即为该群丛的特征种。这样即可正式确定群丛。

在初始表整理过程中,还可能发现有一些种只存在于几个样地而另一些种只存在于另外几个样地,即为群丛的区别种 (Differential Species),它们可以反映群丛分布的不同地段环境的差异,通常用于区分群丛以下的单位。

用这种表格对比的方法逐步向上一级分类单位归纳。但是,随着调查区域的扩大,发现在一个地区表现为具有严格生态幅的种,在另外的地区却表现为更为广泛的生态幅,为了给确限种以地理上的限制,就把它称为地方性特征种 (Local Charistical Species)。

(3) 把初表对比分析和整理的结果,编制成综合群落表,进一步再和其他群落分类的文献资料对比,最后把它纳入一定的系统中,做出群落分类表。如果研究者对这个地区级的群落分类很熟悉,把综合表与其他综合表比较后,即可直接做出群落分类表。群落表完成后,需经过野外检验。

法瑞学派植物群落系统分类的理论和方法,在欧洲得到普遍应用。虽然在特征种的问题上曾经有过讨论和修正,但无论如何,作为一项基础性研究,这种规范化的工作程序还是有意义的。

3 中国植被分类的系统和单位

我国幅员广阔,自然条件和植物种类都极为丰富和复杂,植被类型也因此非常多样。对我国丰富多彩的植被进行分类,是我国植被研究的重要基础。

新中国建立以后,各地区在大规模的自然资源综合考察中,进行了大量的植被调查。同时,结合农、林、牧业生产发展的任务,对一些重点地区和重要植被类型深入进行了研究。随着工作范围的扩大和工作的不断深入,各地对植被类型划分的依据、各级分类单位的标准和植被分类系统的拟订等方面也作了探索。

1976年,全国植被研究的专家,全面总结我国大规模植被资源调查研究的资料,集体编写了《中国植被》专著。

在植被分类中,按群落本身的特征,以植物区系组成、生态外貌、生态地理和动态等方面作为分类的依据。划分植被的高级类型时,侧重于外貌、结构和生态地理;确定中级以下单位时,则主要着重于植物种类组成。采用的主要分类单位为三级,即植被型(高级单位)、群系(中级单位)和群丛(基本单位)。每一级分类单位之上,可设一个辅助单位,即植被型组、群系组与群丛组;并根据需要,在每一级主要单位之下设亚级,如植被亚型、亚群系等,以作为补充。各级单位和系统可与国际上相同的单位对应,但鉴于已有各学派使用的分类单位,名称虽相同但标准和内涵仍不完全一致。各级单位的排列顺序是:

植被型组
 植被型
 (植被亚型)
 群系组
 群系
 (亚群系)
 群丛组
 群丛

各级分类单位的具体划分标准如下:

- 植被型组(Vegetation Type Group)为最高级分类单位。凡建群种生活型相近因而群落外貌相似的植物群落联合为植被型组,如针叶林、阔叶林、荒漠、沼泽等。
- 植被型(Vegetation Type)为中国植被分类中主要的高级分类单位。在植被型

内,把建群种所属生活型(一或二级)相同或相似,对水、热条件要求一致的植物群落联合为植被型,如寒温性针叶林、落叶阔叶林,常绿阔叶林、草原等,都是地带性植被类型。

- 植被亚型(Vegetation Sub-type)为植被型的辅助单位。在植被型内,根据优势层片的差异,进一步划分亚型。这种层片结构的差异,一般是由气候亚带的差异或一定的地貌、基质条件的差异引起。如落叶阔叶林分出三个亚型:一是典型落叶阔叶林,以温性落叶乔木层片占绝对优势,为温带湿润地区的地带性代表类型;二是含常绿树种的落叶阔叶林,乔木层中除占优势的落叶阔叶乔木层片外,出现了常绿阔叶乔木层片,是温带与亚热带之间的过渡类型;三是荒漠河岸落叶阔叶林,以耐盐、耐大气干旱的旱生落叶阔叶乔木层片占优势。

- 群系组(Forestation Group)根据建群种亲缘关系近似(同属或相近属),生活型(三或四级)近似或生境相近而划分。同一群系组的各群系,其生态特点相似。如温性常绿针叶林(植被亚型),可以分出温性松林、侧柏林、铁杉林等群系组;常绿阔叶林可分为青冈林、石栎林、润楠林、木荷林等群系组;草原可以分出丛生禾草草原、根茎禾草草原,小半灌木草原等群系组;温性落叶阔叶灌丛可以分出山地旱生灌丛、山地中生灌丛、河谷灌丛,沙丘灌丛,盐生灌丛等群系组等。

- 群系(Forestation)为中国植被分类系统中主要的中级分类单位。凡是建群种或共建种相同(在热带或亚热带有时是标志种相同)的植物群落联合为群系,如兴安落叶松林;辽东栎林;台湾肉豆蔻、白翅子树、长叶桂木林;大针茅草原;红砂荒漠;芨芨草草甸等。由于建群种或共建种相同,一个群系的结构、区系组成、生物生产力以及动态特点都是相似的。一般情况下,地带性群系主要分布在气候亚带范围内,非地带性群系则局限在某一特定生态因子的一定梯度范围内。在类型等级上,群系还常局限在某一植被亚型内。但对少数广生态幅的建群种,也会遇到例外的情况。如马尾松林,从北亚热带一直分布到南亚热带,同时在几个气候亚带内出现。又如羊草草原和沟叶羊茅草原,在草甸草原和典型草原内均可遇到。还有极个别的种,如芦苇,不但在地域上分布很广,而且可形成沼泽、盐生草甸等不同的植被类型,但在不同的生境中,其体态、群落外貌和结构均有很大的变异。因此,按其最适生境将芦苇放入沼泽类型。

- 亚群系(Sub-formation)是群系的辅助单位。在生态幅度比较广的群系内,根据次优势层片及其所反映的生境条件的差异(这种差异常超出植被亚型的范围)而划分亚群系,如羊草草原,可以分出羊草-中生杂类草、羊草-丛生禾草、羊草-盐中生杂类草三个亚群系。但对大多数群系来讲,并不需要划分亚群系。

- 群丛(Association)是植被分类的基本单位。凡属于同一群丛的各个植物群落,在群落的种类组成方面应具有共同的正常成分;群落的层片配置相同,季相变化和生态外貌相同,以及具有相似的演替趋势。

根据上述分类系统和各级分类单位划分标准,中国植被分为 11 个植被型组,29 个植被型,550 多个群系,群系以下的单位留待各地区进一步划分。

4 地球上的主要植被类型及其特征

地球表面各地的环境条件差异很大,植被的区域性也很强。为了对全球植被有一个全面的认识,有必要对全球陆地上主要植被类型及其特征有一个概括性的了解。

Brockman-Jerosch 和 Rubel 在《按生态外貌观点划分植物群落》(1912 年)一书中提出了一个植被高一级分类的单位及系统。这个系统根据植被的生态外貌,将世界植被划分为四个基本的植被型(Vegetation Type):木本植被型、草本植被型、荒漠植被型、悬浮植被型。在植被型之下再划分群系纲(Formation Classes)及亚纲(Subclasses)、群系组(Formation Group)。这个系统概括了全球主要的植被类型,并且具有很大的扩展性,经过阿略兴(1935)及其他科学家不断修改和补充,可再细分到群系、群丛组、群丛。直到目前,这个系统仍为一些教科书所使用。

为了与植被分布的内容连接,就按这个系统的群系纲级单位,对地球上的主要植被类型及其特征加以简要介绍(群系纲以下均采用通用的类型名称)。

4.1 常雨木本群落

常雨木本群落(*Pluviilignosa*)又可分为两大类群,即常雨乔木群落(热带雨林)和常雨灌木群落(红树林)。

4.1.1 热带雨林

热带雨林(Tropical Rain Forest)是潮湿热带典型的森林类型,其分布地水、热条件充沛,且全年分配均匀。在典型雨林分布地区,全年平均温度常在 25~30℃ 之间,最热月和最冷月的温差约 6℃,最冷月平均温度通常在 18℃ 以上,而最高温度很少超过 36℃,温度日较差要大于年较差。全年降雨量约 2 000~4 000 mm,雨量特大的地区如夏威夷群岛的山区,可达 12 000~20 000 mm,全年各月雨量分配较均匀,无显著干季,空气相对湿度常达 90% 以上。土壤类型为砖红壤。热带雨林下,虽然每公顷面积上新鲜有机质的年产量可高达 100~200 t,但在高温高湿气候条件下,有机质分解迅速,植物吸收快,因而土壤中的营养物质保存很少,土壤较贫乏。

热带雨林的主要结构特征是:种类成分特别丰富,生活型组成以裸芽高位芽为主;林冠不齐,色彩不一;层次多而分层不明显;树干高大挺拔,树皮薄,光滑而色浅;树木分枝小,灌木作小树状;大乔木具有板状根(Buttress Root),或具有气生根(Air Root)及支柱根(Brace Root);叶型为常绿的中型叶或大型羽叶。下层植物常具滴水叶尖及花叶现象;常见有老茎生花(Cauliflory)的乔木;附生、寄生植物发达,有叶面附生植物;藤本植物发达,多木质大藤,常为扁茎,并见有绞杀植物(Strangler)(图 6-2)。

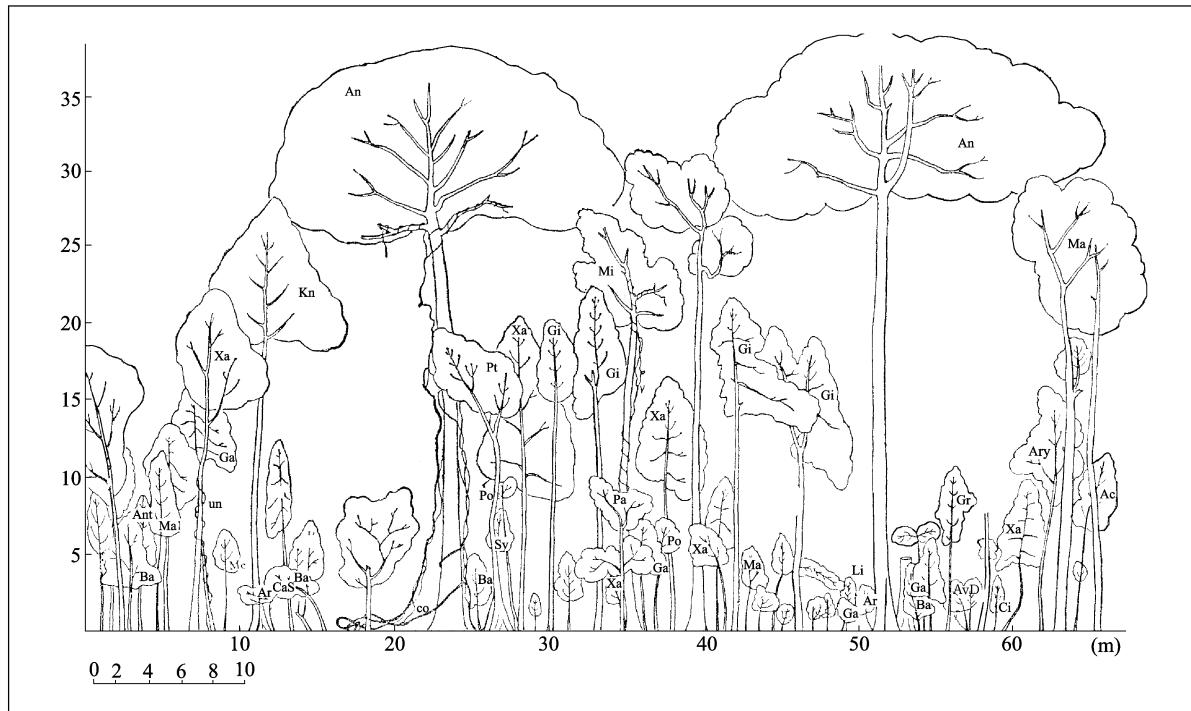


图 6-2 云南西双版纳大药树、龙果、橄榄林典型地段垂直剖面图 An. 大药树 *Antiaris toxicaria*; Gi. 大叶白颜树 *Gironniera subaequalis*; Ma. 杠果 *Mangifera indica*; Ba. 木奶果 *Baccaurea sapida*; Xa. 萝罗黄叶树 *Xanthophyllum siamense*; Ga. 大叶藤黄 *Garcinia tinctoria*; Co. 风车藤 *Combretum yunnanense*; Po. 龙果 *Pouteria grandifolia*; Ci. 大叶桂 *Cinnamomum iners*; D. 琼南子栋树 *Decaspermum fruticosum*; Mal. 越南白背桐 *Mallotus cochinchinensis*; Li. 伞花木姜子 *Litsea umbellata*; Al. 长毛八角枫 *Alangium kurzii*; Ac. 降真香 *Acronychia pedunculata*; Ary. 滨木患 *Arytera litoralis*; Mi. 王氏银钩花 *Mitrephora wangii*; Ar. 云南紫金牛 *Ardisia yunnanensis*; Kn. 小叶红光树 *Knema globularia*; Sy. 滇南山矾 *Symplocos hookeri*; Cas. 印栲 *Castanopsis indica*; Ant. 越南五月茶 *Antidesma chonmon*; Pt. 翅子树 *Pterospermum lanceaefolium*; Me. 角木 *Memecylon ligustrifolium*; Un. 光钩藤 *Uncaria laevigata*。



资料框

热带雨林的分布

热带雨林分布在地球上赤道南北的热带地区。理察斯 (P. W. Richards, 1952) 将世界上的热带雨林分成三大群系类型：

(1) 印度—马来雨林群系 包括亚洲和澳洲的所有热带雨林。在亚洲，主要分布于菲律宾群岛、南洋岛、越南、印度和缅甸的西部，中国南部已属这一类型分布的北部。在澳洲主要分布于伊里察、太平洋群岛及大洋洲大陆东岸的一部分地区。

亚洲热带雨林的植物种类成分复杂。单是马来西亚(包括马来半岛及新几内亚)全部有花植物约有 20 000 种，其中马来半岛热带雨林的乔木种类在 9 000

种以上。森林最上层是由龙脑香科(Dipterocarpaceae)的许多种类组成,可称之为混交的龙脑香林。乔木至少分为三层,上层平均高度约36 m,树冠多少呈伞状,宽度大于深度,树冠之间彼此分离;乔木中层平均高约18 m,树冠相互连接,宽度略小于深度,植物种类很多;乔木下层树冠和乔木中层一样密集,多为以上两层乔木的小树,以及一些不超过15 m的小乔木,小乔木分属于多个科,其中以番荔枝科(Anonaceae)的种类为最多。乔木下层以下,植物非常稀疏,分层也不明显,但仍可分为灌木层和草本层。灌木层:平均4 m高,包括灌木状棕榈及幼树;草本层:平均高1~2 m,多为乔木幼苗,如小棕榈以及蕨类植物等,通常乔木幼苗的数量要比草本植物多。

(2) 美洲雨林群系 主要分布于亚马孙河流域的低盆地,其西到安第斯山山麓,东到圭亚那,南到玻利维亚、巴拉圭,北至墨西哥及安的列斯群岛。这是三大雨林群系中面积最大的一个。巴西橡胶(*Hevea brasiliensis*)就原产于这一群系的群落之中。

美洲雨林中,豆科的大乔木常很突出,在溪流两旁泛滥平原的粘土上和低丘不受泛滥的地方,都分布有豆科乔木的单优势种雨林。在较低的山地,特别是较黏的壤土上,分布着混交雨林。乔木上层高达35 m以上,树冠伞形,树冠间不连接,主要由玉蕊科、樟科、五加科的各个树种组成。上层和中层形成郁闭的林冠,而下层乔木更为茂密,番荔枝科和堇菜科植物特别多。灌木层多为以上各层幼树,以及棕榈科、竹芋科和蕨类等高大草本,其下还有矮草;林下比较空旷与阴暗。凤梨科(Bromeliaceae)附生植物很发达,也是这一雨林的特点。这些附生植物常以其莲座状叶形成漏斗,以储备雨水和营养物质。也可见到仙人掌科的附生植物,如棒佐保天属(*Rhipsalis*)的各个种。

美洲雨林与印度-马来雨林群系比较,虽然所占面积最大,但在种类成分上要少得多。

(3) 非洲雨林群系 分布于刚果河、尼日尔河下游、几内亚湾及马达加斯加岛的部分地区。尼日利亚沙沙森林保护区(Shasha Forest Reserve)的原始混交雨林,可作为这一群系的代表。

就外貌看,这里的森林和上述两个群系相似。乔木分三层,下层树冠连续郁闭,但上、中两层较为稀疏,反映了当地季节性干旱的气候特点。林高达40 m以上,高低不齐,特别是上层乔木,常具有特别硕大的伞形树冠,冠径宽达25 m以上,例如罗费拉木(*Lophostoma procera*)。

我国台湾南部、海南岛,以及云南南部河口、西双版纳一带的热带雨林,均属于印度-马来雨林群系,具有一切雨林的生态特征,而且多半是混交雨林,一般林高40 m以上,主要乔木分属于梧桐科、无患子科、楝科、龙脑香科、桑科、豆科等,小乔木中茜草科、番荔枝科、棕榈科植物特别丰富,草本层中多高矮不一的蕨类植物。但由于纬度偏北,

并受季风的影响,我国的热带雨林属于热带北缘类型,按其分布地的环境条件,可分为湿润雨林、季节雨林和山地雨林三类。其中,季节性雨林群落上层树种多少表现出干湿季节变化,带有向季雨林过渡的特征。

热带雨林中有着很多经济价值较高的资源植物,其中包括名贵木材、药材和水果。如巴西橡胶从巴西热带雨林中引种出来,至今已有 100 多年历史,还有金鸡纳、油棕、可可、咖啡、胡椒等等。热带水果的栽培更为普遍,常见的有菠萝、树菠萝、番木瓜、番荔枝、芒果、香蕉、荔枝、龙眼以及椰子等等。其中一些种类,由于长期以来人工栽培,已能适应在靠近热带的若干亚欧大陆地区生长。

4.1.2 红树林

红树林(Mangrove Forest)是热带海岸的一种适应于特殊条件的常绿阔叶林,分布于不受风浪冲击的平坦海岸及海湾浅滩上,其基质是通气不良的淤泥,并受到海潮的影响。

红树林主要由红树科(Rhizophoraceae)和马鞭草科(Verbenaceae)植物组成,都是常绿灌木,灌木状小乔木和不高的乔木,一般高度在 10 m 以下。在涨潮时,仅树冠部分露出于海水上,退潮时才露出树干以及特殊适应的支柱根和呼吸根,在群落外围,支柱根最为发达,常交织成网状,扎入淤泥之中,以抵抗海水的冲击,呼吸根则伸出淤泥之外以进行呼吸。

红树植物是盐生植物,其枝叶均有不同程度的旱生构造。红树植物果实长形,成熟后脱离母体插入淤泥,萌发新苗,这是一种特殊的适应方式——胎萌(Vivipary)现象,为红树群落在热带海岸的普遍发育提供了保证。

我国的红树林见于海南岛、广东、广西、福建及台湾沿海,共计有红树植物 11 科 18 种,每处均由少数种类组成较密集的丛林,最高不超过 15 m,而雷州半岛的红树林不超过 6 m。在组成种类中,常见的有白骨壤(*Avicennia corniculatum*)、桐花树(*Aegiceras conicumatum*)、秋茄树(*Kandelia candel*)、红茄冬(*Rhizophora stylosa*, *R. spiculata*)、木榄(*Bruguiera conjugata*)等等。常常由其中的一种组成单优群落,或是几种混交在一起(图 6-3)。

红树林是海滩的良好防浪植被。各种红树植物都含有丰富的单宁,是很好的鞣料资源。

4.2 雨绿木本群落

雨绿木本群落(Hiemilignosa)是热带范围内,具有大陆性气候或有明显干季地区的典型群落。在干季,木本植物落叶,草本植物也多半枯黄;而在雨季来临时,树木和草都普遍发育。雨绿木本群落包括季雨林(Monsoon Forest,或称季风林)、稀树乔木林(Savanna Forest,或称萨瓦纳林)和多刺疏林(Thorn Forest)。它们的发育决定于雨季期间的雨量多寡。雨量较多但干季明显或较长的地区,发育成为接近热带雨林的季雨林;当热量高而雨量较少时,发育成稀树乔木林;雨量更少处,则为多刺疏林。

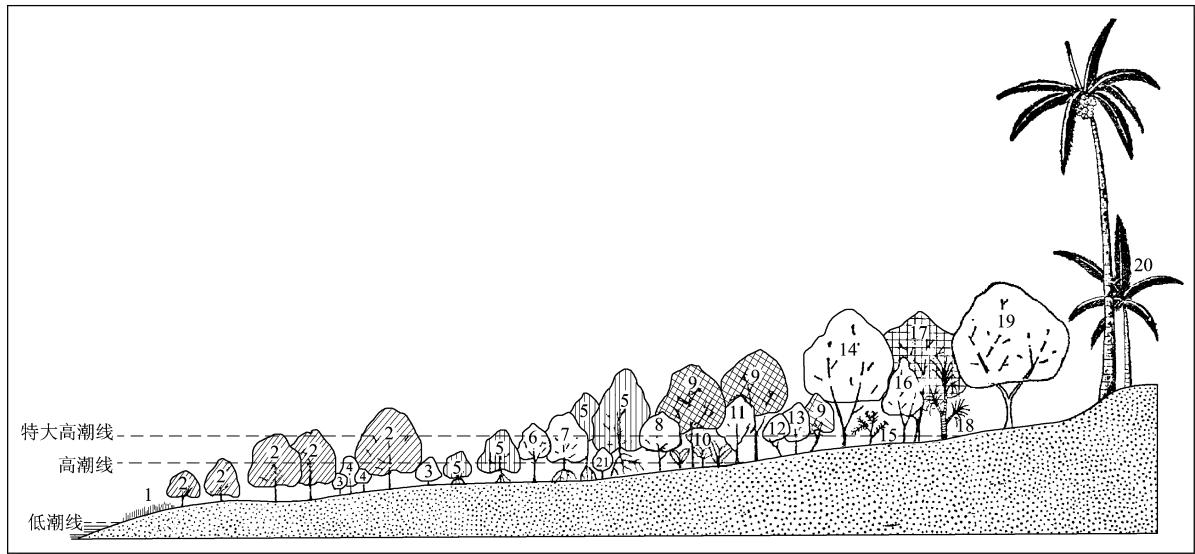


图 6-3 红树林的生态系列图(海南岛文昌县清澜港) 1. 川蔓藻(*Ruppia rostellata*) ;2. 海桑(*Sonneratia caseolaris*) ;3. 桐花树(*Aegiceras corniculatum*) ;4. 海榄雌(*Avicennia marina*) ;5. 红树(*Rhizophoraceae apiculata*) ;6. 木榄(*Bruguiera gymnorhiza*) ;7. 红海榄(*Rhizophora stylosa*) ;8. 秋茄树(*Kandelia candel*) ;9. 海莲(*Bruguiera sexangula*) ;10. 卤蕨(*Acrostichum aureum*) ;11. 角果木(*Ceriops tagal*) ;12. 瓶花木(*Scyphiphora hydrophyllacea*) ;13. 槴李(*Lumnitzera racemosa*) ;14. 海漆(*Excoecaria agallocha*) ;15. 苦郎树(*Clerodendrum inerme*) ;16. 玉蕊(*Barringtonia racemosa*) ;17. 银叶树(*Heritiera littoralis*) ;18. 露兜簕(*Pandanus tectorius*) ;19. 黄槿(*Hibiscus tiliaceus*) ;20. 椰子(*Cocos nucifera*) ;21. 老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)。

4.2.1 季雨林

季雨林普遍分布于东南亚地区,以印度、缅甸中部最为典型,我国南部也有分布。

季雨林分布地区年降雨量约 1 500 mm 左右,但有明显的干季。群落高度较低,种类较雨林贫乏。群落季相变化明显,旱季期间大多数乔木落叶,下层仍有一些常绿树种,但或多或少带有旱生特征;群落结构比雨林简单,通常上层密,下层也密,而中层则较稀疏;林内仍有藤本和附生植物,但数量较少,缺乏木本附生植物。在亚洲,可以分出三个季雨林群系,即混交林、柚木林和莎罗双林。混交林分布很广,以缅甸为典型,在乔木层中有许多名贵木材树种,诸如黄檀(*Dalbergia atiolia*)、紫檀(*Pterocarpus santalinus*)、蔷薇木(*P. indica*)、黑木柿(*Diospyros melanoxylon*)、檀香木(*Santalum album*)等等。下木层中常有很多竹子和不大的棕榈科植物。

我国的季雨林见于南部干湿季明显的热带地区,有落叶季雨林、半常绿季雨林、石灰岩季雨林。其中,半常绿季雨林具有较多的常绿成分,也带有明显的过渡性质。

4.2.2 稀树乔木林

稀树乔木林(Open Woodland) 又称为萨瓦纳(Savanna)。分布地年降雨量 900 ~ 1 500 mm,最热月和最冷月平均温差达 14℃,干季长达 4 ~ 6 个月之久。在非洲和南美洲,稀树乔木林占有很大面积,在亚洲和澳洲则较少。

稀树乔木林的基本特点是:乔木矮生,落叶,不整齐,树木稀疏,树冠稀薄而不茂密,

大量阳光可透入地面。乔木常为羽状叶，有时具有膨大的绿色叶柄，借以在落叶后进行光合作用。也可以遇到一些常绿树，如棕榈、松柏等。稀树乔木林下由禾本科和其他双子叶植物组成的草本层特别发达。非洲的稀树乔木林中最典型的乔木树种为豆科的金合欢属(*Acacia*)、柏林豆属(*Berlinia*)和刺桐属(*Erythrina*)的各个种，美洲该类植被最典型的树种为山扁豆属(*Cassia*)，还可见到仙人掌属(美洲的特点)。我国西南地区干热河谷的现状植被中，也可见到这一类型的片断。

季雨林和稀树乔木林都有一定的资源价值。如季雨林中的名贵木材柚木、紫檀等都是造船和建筑业中的良材。还有若干耐旱的经济植物如剑麻、番麻、爪哇木棉等等。稀树乔木林的许多树种，可作为紫胶虫的寄主树。

4.2.3 多刺疏林

多刺疏林是在热带大陆性气候更强、干旱时期更长的条件下发育的类型。这一类型由旱季落叶的乔木和灌木组成，高度很低，树木常为羽状叶，植物体多刺。典型种类有金合欢属(*Acacia*)、柏拉木属(*Prosopis*)和巴荆木属(*Parkinsonia*)的各个种。有时也见有纤细的藤本和极少数附生植物，但草本植物很不发达，尤其缺乏禾本科植物。多刺疏林在非洲、美洲和大洋洲都很典型，美洲的这类群落常被称为卡汀珈群落(*Caatinga*)，群落中乔木散生，相距很远，大多数落叶，亦有矮生常绿种类，典型的乔木如木棉科的纺锤树(*Cavanillesia arborea*)，其树干膨大如大萝卜，木质部为疏松柔软的特殊储水组织。多刺肉质植物也很多，主要是仙人鞭属(*Cereus*)、仙人掌属(*Opuntia*)、大戟属(*Euphorbia*)的各个种，这些种不仅在美洲，而且在我国南部各地也可见到。

4.3 照叶木本群落

照叶木本群落(*Laurilignosa*)通常称为常绿阔叶林(Evergreen Broad-leaved Forest)。因为这类树木的叶片革质，有光泽，表面无茸毛，所以又称为照叶林或樟叶林。这一类型分布于南北纬 $25\sim40^{\circ}$ 之间的亚热带地区，诸如我国长江流域、朝鲜南部、日本、美国东南部、智利、阿根廷、玻利维亚、巴西的一部分，以及大洋洲的新西兰、非洲的东南沿海等地。

常绿阔叶林分布地区都属于亚热带海洋性气候。在北半球，这类地区受海陆季风影响很大。夏季温暖潮湿的气流由海洋向大陆移动，有着丰富的降水，因而高温湿润。冬季因干燥而寒冷的大陆气流自大陆中心向海洋移动，降水少，无严寒但有时出现霜雪。由于季风的季节交替，使一年中温差较大。年平均温度约 $15\sim18^{\circ}\text{C}$ ，最热月平均约 $24\sim27^{\circ}\text{C}$ ，最冷月约 $4\sim13^{\circ}\text{C}$ ，年温差达 $15\sim19^{\circ}\text{C}$ ，绝对最低温在 0°C 以下。夏季最有利于植物生长。

组成常绿阔叶林的树木以樟科(*Lauraceae*)、壳斗科(*Fagaceae*)、山茶科(*Theaceae*)、木兰科(*Magnoliaceae*)、金缕梅科(*Haimamilidaceae*)的树种为典型代表。树皮深色而粗糙，枝端的芽有鳞片保护以度过寒冷的冬季。树木叶片中等大小，椭圆，渐尖，叶片排列方向与太阳光线垂直，树冠表层的叶子多少具有旱生结构。

在群落外貌上，林冠比较整齐，色彩比较一致，常年以暗绿色为主。群落的内部结构比较简单，乔木层优势种明显，其下有显著的灌木层和草本层，分层清晰。藤本以草

质或木质的小藤为主,附生植物则以地衣苔藓为主。

在常绿阔叶林分布的区域里,还有由裸子植物组成的常绿针叶林。其中,一类是扁平而光泽的针叶,在枝条上羽状排列,并且与光线垂直,被称之为“假羽状复叶”,如巨杉属(*Sequoia*)和油杉属(*Keteleeria*)的一些种类都属于这类针叶树;另一类则具有紧密着生的鳞片状叶,如扁柏属(*Thuja*)和木楠属(*Heydera*)的种类。这些常绿针叶林群落面积不很大,但也是有代表性的类型。

照叶林分布在美洲、亚洲和非洲。美洲的照叶林以佛罗里达为典型。那里的优势乔木有栎属各个种(如 *Quercus virginiana*、*Q. laurifolia*、*Q. nigra*),林中也生长有大花玉兰(*Magnolia grandiflora*)、美洲山毛榉(*Fagus americana*)等。

非洲的照叶林以加那列群岛为典型。主要乔木树种有加那列月桂树(*Laurus canariensis*)、印度鳄梨(*Persea indica*)等,在林下生长着很多革质硬叶的常绿灌木,真蕨类和藓类均较繁盛。

亚洲的常绿阔叶林以中国和日本为典型。这类森林的上层乔木,常以壳斗科的青冈属(*Cyclobalanopsis*)、栲属(*Castanopsis*)、石栎属(*Liquidambar*)等为优势,而樟科、茶科、冬青科、杜英科、金缕梅科、木兰科的树木常混生其间。灌木层以杜鹃科、五加科、小檗科、蔷薇科、灰木科、木樨科、芸香科等为常见。草本层中,可以见到多量的蕨类植物。在石灰岩地区,以榆科的树种为主。

中国的常绿阔叶林更以分布面积大、类型多样为特点。中国的常绿阔叶林包括了典型常绿阔叶林、季风常绿阔叶林、山地常绿阔叶林、山顶常绿阔叶矮曲林四个大类11个类群,大部分保留在亚热带山地。其中,典型常绿阔叶林属中亚热带地带性类型,季风常绿阔叶林属南亚热带类地带性类型。

我国的典型常绿阔叶林分布在长江以南至福建、广东、广西、云南北部之间的广阔山地丘陵和西藏南部的山区,分布区具有明显季风气候特征,年降雨量在1 400~2 100 mm之间,四季分明,对常绿树种的生长极为有利。典型常绿阔叶林群落外貌终年常绿,林冠整齐,群落高度一般为15~20 m,上层乔木多为壳斗科、樟科、山茶科、木兰科的常绿树种;较高的灌木层一般是杜鹃属、乌饭树属、山矾属、山茶属的植物所组成,较矮的灌木层多由紫金牛属、杜茎山属的植物构成;草本层一般以蕨类植物为主和禾本科的植物为主,如苔草属、山姜属的植物,以及淡竹叶等(图6-4)。

我国的季风常绿阔叶林主要分布在台湾玉山山脉北半部、福建戴云山以南及两广南岭山地南侧等海拔800 m以下的丘陵、台地以及云南南部、贵州南部、东喜马拉雅南侧坡地等海拔1 000~1 500 m的盆地、河谷地区。分布区气候温润多湿,年降雨量1 000~2 000 mm,相对湿度80%以上。季风常绿阔叶林的上层树种以壳斗科和樟科中一些喜暖的种类为主,还有桃金娘科、楝科、桑科的一些种类;中、下层则有较多的热带成分,如茜草科、紫金牛科、棕榈科、杜英科等。我国分布的季风常绿阔叶林,实际上是亚热带常绿阔叶林向热带雨林、季雨林的过渡类型(图6-5)。



图 6-4 云南昆明市西山滇青冈林的群落垂直剖面图 1. 滇青冈 (*Cyclobalanopsis glaucooides*) ;2. 滇石栎 (*Lithocarpus dealbatus*) ;3. 香叶树 (*Lindera communis*) ;4. 细齿叶柃 (*Eurya nitida*) ;5. 滇含笑 (*Michelia yunnanensis*) ;6. 梁王茶 (*Nothopanax delavayi*) ;7. 丰产鳞毛蕨 (*Dryopteris fructuosa*) ;8. 对马耳蕨 (*Polystichum tsus-simense*) ;9. 浆果苔草 (*Carex baccans*) ;10. 竹叶草 (*Oplismenus compositus*) ;11. 刚莠竹 (*Microstegium ciliatum*) ;12. 卵叶兔儿风 (*Ainsliaea triflora* var. *obovata*)。

我国常绿阔叶林分布地区的针叶树种也很丰富,紫杉科的紫杉属 (*Taxus*)、榧属 (*Torreya*) ,粗榧科的粗榧 (*Cephalotaxus*) ,松科的松属 (*Pinus*) 、金钱松属 (*Pseudolarix*) 、油杉属 (*Keteleeria*) 、铁杉属 (*Tsuga*) 、黄杉属 (*Pseudotsuga*) ,杉科的杉木属 (*Cunninghamia*) 、柳杉属 (*Cryptomeria*) 、台湾杉属 (*Taiwania*) ,柏科的柏木属 (*Cupressus*) 、福建柏属 (*Fokienia*) 等等,都是有代表性的针叶树。在低平地区,多为栽培的或次生的针叶林。长江流域一带,以马尾松 (*Pinus massoniana*) 林、杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 林为主,而云南和四川西南部山地,则广泛分布着云南松 (*Pinus yunnanensis*) 林。

常绿阔叶林中蕴藏着极为多样的木材资源。美洲的巨杉、花旗杉,我国的杉木、楠木、栎木等均为良材,许多地区已栽培为人工林。此外,常绿阔叶林分布地区的资源植物,如油桐、香樟、茶叶,以及油料、芳香油、鞣料、水果等等,种类很多,而且大多已被用来栽培。

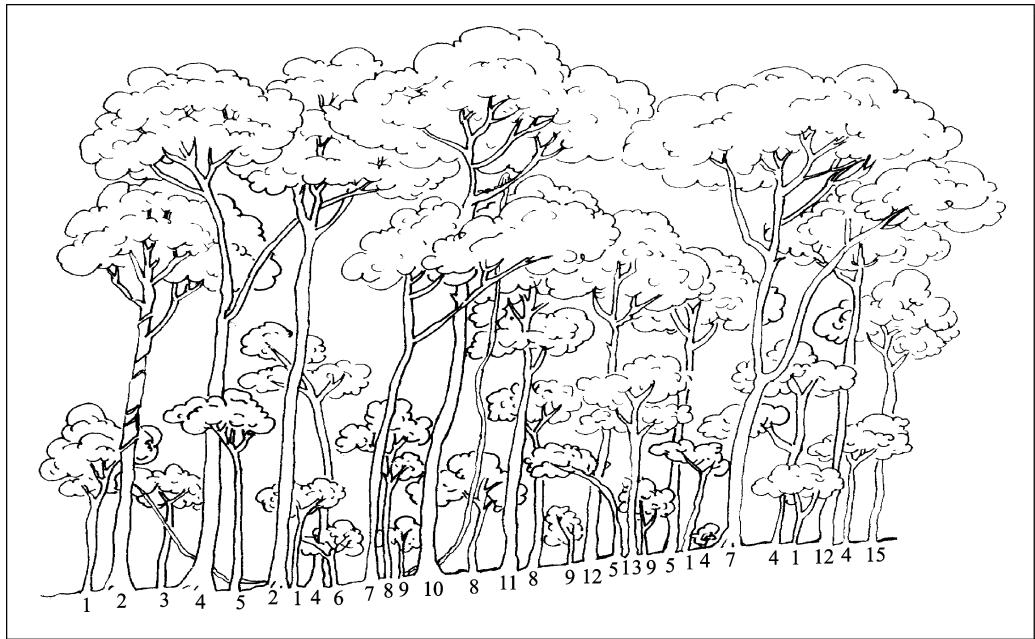


图 6-5 云南西畴罗浮栲、杯状栲、截果石栎群落垂直结构剖面图 1. 草鞋木 (*Macaranga henryi*)；2. 云南柿 (*Diospyros yunnanensis*)；3. 滇粤山胡椒 (*Lindera metcalfiana*)；4. 罗浮栲 (*Castanopsis fabrii*)；5. 绣毛吴萸叶五加 (*Acanthopanax evodiaefolius* var. *pseudevodiaeefolius*)；6. 细管蒲桃 (*Syzygium leptanthum*)；7. 水仙石栎 (*Lithocarpus naiadarum*)；8. 毛果柃 (*Eurya trichocarpa*)；9. 粗细木 (*Gomphandra tetrandra*)；10. 红花荷 (*Rhodoleia parvipetala*)；11. 双齿山茉莉 (*Huodendron biaristatum*)；12. 棱子果 (*Eberhardtia aurata*)；13. 多花山竹子 (*Garcinia multiflora*)；14. 截果石栎 (*Lithocarpus truncatus*)。

4.4 硬叶木本群落

硬叶木本群落 (*Durilignosa*) 分布于具有干燥气候的亚热带地区, 以地中海区域最为典型。该区域气候的特点是: 夏季干燥炎热, 最热月平均温度 $22 \sim 23^{\circ}\text{C}$, 而降水量仅为 $20 \sim 30 \text{ mm}$ 。冬季却温和多雨, 一月份平均温度为 $5 \sim 15^{\circ}\text{C}$ 。年降水量 $500 \sim 750 \text{ mm}$, 大部分在冬季降雨。由于夏季的炎热和干燥, 导致植物产生硬叶等旱生适应, 并以休眠状态度过不良季节。冬春, 群落中出现许多短生的鳞茎植物和块茎植物。

硬叶木本群落中, 有硬叶乔木群落 (Sclerophyllous Forest, 硬叶林) 和硬叶灌木群落 (Sclerophyllous Shrub, 硬叶灌丛) 两个类型。它们的叶子具有最典型的旱生构造: 叶常绿, 坚硬, 机械组织发达, 叶片通常不大, 被盖茸毛, 不具光泽, 呈暗淡的灰绿色。更为旱生的适应是叶子退化或形成针刺状, 叶子变小而茎仍为绿色, 进行光合作用。大多数硬叶植物花色美丽, 以黄色为主。许多植物能分泌挥发油, 连同芳香的花, 使硬叶常绿从林具有强烈香味。

硬叶木本群落在世界上有三个基本分布区域, 即欧洲的地中海沿岸、美洲的加利福尼亚南部和大洋洲的西南部和东部。此外, 中国西南部、非洲南部、南美洲智利中部也有一定分布。



资料框

世界硬叶木本群落林主要分布区

在地中海分布最广的是硬叶灌木群落,人类的长期影响是形成这一类型的原因之一。这类群落的各个类型,在不同地区各有当地的民族名称。在科西嘉岛称为马基(Macchia)或马克维斯(Magvis),群落高0.5~4 m,占优势的是一些常绿、旱生、帚状的植物,如大果黑钩叶、淡红半日花(*Cistus ladaniferus*)、夹竹桃(*Nerium oleander*)等。在法国南部称为伽里哥宇(Garigue),是常绿矮灌丛,分布普遍。群落高不超过1 m,通常不形成整齐的灌丛,组成群落的植物种类不多,以硬叶多刺的灌木栎(*Quercus coccifera*)灌丛较为普遍。另一类由矮棕榈(*Chamaerops humilis*)组成的灌丛,分布面积不大,西班牙称为托米里亚尔(Tomiliares)群落,是地中海西部由一些具芳香而有很多茸毛的植物占优势的矮灌丛,以百里香属(*Thymus*)占优势的灌丛最为普遍,还有以迷迭香属(*Rosmarinus*)、薰衣草属(*Lavandula*)等植物占优势的群落。在希腊称为伏利干那群落(Phryganion),分布于巴尔干半岛,由小刺和粗刺的常绿灌木、芳香的唇形科灌木组成的灌丛,都属于这一类。北美加利福尼亚的硬叶林占优势的乔木是常绿的栎属植物,其他常绿种类比欧洲多。在加利福尼亚沿海,与马基群落很相似的灌丛,称为沙巴拉群落(Chaparral),是由硬叶常绿的灌木栎类(*Quercus*)所构成。

大洋洲的硬叶林,优势乔木是桉属(*Eucalyptus*)的若干种类,常由其中的一个种构成单优群落,高大而整齐的乔木高达60~70 m,分枝很高,虽然乔木相距很近,但林内仍很明亮,这是由于桉树的叶子呈肋状,阳光易于射入林内。桉树林的下层非常发达,其中以豆科和山龙眼科植物较多,林内缺乏藤本和附生植物。大洋洲的硬叶灌丛也是多种多样的,与地中海的马基群落在外貌上非常相似,其高度不超过1~2 m,当地称为斯克列布群落(Scrub),意为密灌丛。灌木的叶片坚硬,排列成肋状,灰绿色,无光泽,常被蜡层,有时没有叶,而代之以枝状叶,常见的种类有灌木状的桉属和金合欢属的各个种。

中国的硬叶常绿阔叶林主要分布于中国西南部的金沙江河谷两侧高、中山,其分布的海拔范围约为2 600~3 900 m左右,大多在山地阳坡或石灰岩基质上,向西可延伸到西藏东南部雅鲁藏布江河谷。这一类型群落由硬叶常绿栎类(*Quercus*属的高山栎组)树种所组成,树木有明显的耐寒耐旱特征,中型叶偏小,革质坚硬,叶缘一般具尖刺状齿,叶面稍光滑,而叶背均密被黄毛或灰色短绒毛,树皮厚而粗糙,枝多而密集。群落结构简单,多为单优势种森林,少数也有两种硬叶栎类共优,或混生其他针叶和落叶树种。中国的硬叶常绿阔叶林,就其起源与发生方面看,是一类古老的残遗植被,可能是古地中海近海植被的直接衍生物,因喜马拉雅山抬升以来地史环境的变迁,而产生了分化和新的适应。

4.5 夏绿木本群落

夏绿木本群落(Aestilignosa)通常称为落叶阔叶林(Deciduous Broad-leaved Forest),

是温带湿润海洋性气候条件下的森林群落。其分布地气候的特点是四季分明,夏季炎热多雨,冬季寒冷。在一年中至少有四个月份具有10℃以上的温度,最热月份平均温度13~23℃,最冷月份平均温度下降到-6℃,年降水量约500~1 000 mm。由于植物生长季节内水、热条件充分,使中生植物有可能繁盛发育,落叶树叶的质地较薄,无革质,通常无茸毛,呈鲜绿色。树干和枝条都有厚的皮层,也常受树脂保护,芽有坚实的芽鳞。代表性的树种如山毛榉属(*Fagus*)、栎属(*Quercus*)中的落叶种类,槭属(*Acer*)等。有大型叶的,如悬铃木属(*Platanus*)、七叶树属(*Aesculus*),或是羽状叶,如木岑属(*Fraxinus*)、花楸属(*Sorbus*)、胡桃属(*Juglans*)等,一部分落叶阔叶林的树种叶片较小,如桦属(*Betula*)、赤杨属(*Alnus*)、杨属(*Populus*)、柳属(*Salix*)的某些种,由它们所构成的森林,又称之为小叶林。

森林层次分明,通常乔木只有一层或二层,由一个或几个树种组成,林冠整齐,乔木层之下,有一个灌木层和1~2个草本层。群落具有明显的季相变化:春季,乔木先花后叶,它们绝大部分是风媒花。林下草本层的植物,则很迅速地抽叶开花,花朵具很鲜艳的颜色。到了夏季,乔木盛叶,形成郁闭的林冠,由于林下光照很少,春季多年生短命植物也已结束了当年的生活周期,另一类耐阴性的草本植物相继出现。秋季,乔木结实落叶,大部分乔木的种子或果实都具翅,或具其他适于风力传播的结构。林中藤本植物不发达,数量也少,以葎草属(*Humulus*)、常春藤属(*Hedera*)、铁线莲属(*Clematis*)等为常见。所有附生植物都属于苔藓、地衣和藻类。

中国的落叶阔叶林分布较广,但每一片的面积并不大。在很多情况下,夏绿林中混交了若干针叶树种,如赤松(*Pinus densiflora*)、油松(*P. tabulaeformis*)、华山松(*P. armandi*),在较南地区则为柳杉属(*Cryptomeria*)、粗榧属(*Cephalotaxus*)等,这些针叶树均可成为纯林。林下灌木和草本都极丰富。

4.6 针叶木本群落

针叶木本群落(Aciculignosa)主要指温带针叶林(Needle Forest),几乎全部分布于北半球的高纬度地区。在欧亚大陆北部和北美洲,它们的北方界限就是整个森林带的北方界限。气候的特点是:夏季温暖,冬季严寒,最温暖的月份(七月)的平均温度约10℃以上,不超过20℃,最冷月份在我国东北地区达-20℃,在西伯利亚则可至-52℃;一年日均温超过10℃以上的只有1~4个月,而严寒月份经常持续2~3个月;在雪被不多的地方,有很厚的冻土。一般说来,植物的生长期很短。年降水量约300~600 mm,集中于夏季。

针叶林的外貌非常容易识别:由云杉属(*Picea*)和冷杉属(*Abies*)树种组成的森林,树冠圆锥形枝条下倾,像许多尖塔排列在一起,云杉林呈灰绿色,冷杉林呈暗绿色;由松属(*Pinus*)组成的森林,树冠圆形而上部平整,呈深绿色;由落叶松(*Larix*)组成的森林,树冠塔形而稀疏,呈鲜绿色,冬季落叶。云杉林和冷杉林比较郁闭而林下阴暗,又称之为“阴暗针叶林”;松树和落叶松则林冠较疏而林下明亮,被称为“明亮针叶林”。群落的结构非常简单,乔木层常由一个树种构成,林下有一个灌木层和一个草本层和苔藓层。

欧亚大陆北部的针叶林主要在西伯利亚低洼地,由西伯利亚冷杉、云杉和西伯利亚松共同形成稍为沼泽化的森林,称为“泰加群落”(Taiga),它的特点是阴暗、沼泽化和缺乏阔叶树,但广义的理解,泰加群落包括了欧亚大陆高纬度的所有针叶林。

北美洲的针叶林占据很大面积,分布于平原地区。由云杉属的 *Picea glauca*、*P. mariana*、*P. engelmanni*,冷杉属的 *Abies balsamea*、*A. lasiocarpa*,落叶松属的 *Larix laricina* 和松属的 *Pinus banksiana*、*P. hexilis* 等树种构成,林下植物的科属和欧亚大陆相似,美洲针叶林树形更为巨大,林内植物种类更加丰富。

我国大陆型针叶林分布面积不大,仅分布于北纬 46° 以北的大兴安岭,是泰加群落的南延部分,建群种为兴安落叶松 (*Larix*),混生少量阔叶成分,而冷杉和云杉极为少见。我国具有阔叶成分的针叶林,分布于小兴安岭和长白山山地,主要为红松 (*Pinus koraiensis*) 林(小兴安岭)和黄花落叶松 (*Larix koreana*) 林(长白山),在林内混交的有鱼鳞云杉 (*Picea jezoensis*)、红皮云杉 (*P. koraiensis*)、东陵冷杉 (*Abies nephrolepis*)、枫桦 (*Betula costata*)、兴安桦、黑桦、山杨、蒙古栎,以及椴、槭、榆属的若干阔叶树种。

亚高山针叶林在中纬度的高山上分布也很普遍,我国甘肃、青海、四川、云南等省均有分布,通常出现于亚高山海拔 2 500 ~ 4 000 m 的地区。这类针叶林以冷杉和云杉的不同种类为主,有时可见到落叶松林。桦属、槭属、杨属的若干种类亦混生林内(图 6-6)。

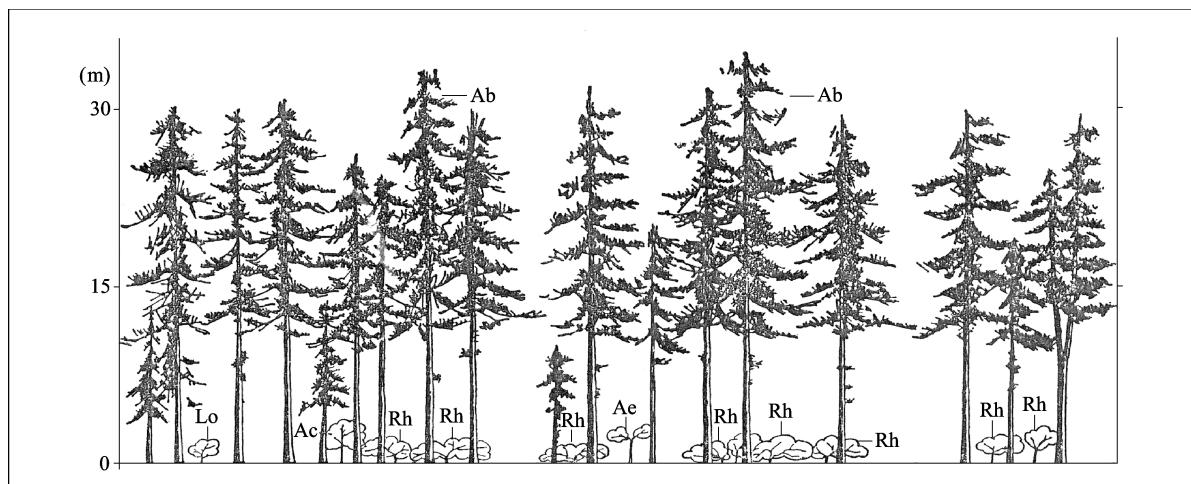


图 6-6 西藏墨脱冷杉林结构图(墨脱拿格南,3 600 m) Ab. 墨脱冷杉 *Abies delavayi* var. *Motuoensis*; Ac. *Acer* sp. Ae. *Acanthopanax evodiaefolius*; Lo. *Lonicera* sp. ; Rh. *Rhododendron* spp. 。

大面积的针叶林是木材的宝库,合理开发利用和进一步培育资源,一直是林业的重要任务。针叶林中的林副产品及其他资源植物,诸如松油、松脂、鞣料、药材等已广泛应用于生产。

4.7 雨绿干燥草本群落

雨绿干燥草本群落 (Hiemiduriherbosa) 指分布在热带地区的稀树干草原,又称为萨瓦纳群落 (Savanna) 或热带草原。稀树干草原广泛分布于南美的圭亚那及奥里诺科河

沿岸和巴西地区。此外,大洋洲和亚洲的印度、缅甸一带也有分布。气候特点是终年温度很高,雨量稍多但都集中在雨季,干季长达4~6个月或更长,几乎没有降雨。

草本植被构成整个群落的背景。以热带的高秆禾本科植物占优势,高度通常在1 m以内,组成了密草丛。草本植物的旱生特征突出,例如禾本科植物的叶子狭窄而直立,茎干坚硬;双子叶植物的叶子不大,硬质而常萎缩,有些植物有块茎以储存水分。旱生的乔木单独分散分布,多为矮生,多枝,树冠呈伞状,扁平,羽状叶,小叶能动,排列成最能避免阳光直射的位置,在不良季节脱落,芽具芽鳞,树皮很厚。

世界各地的稀树干草原类型,在植物组成上各不相同:非洲的稀树干草原,草本植被主要由禾本科植物组成,双子叶植物很少,散生的乔木以伞状金合欢(*Acacia spirocarpa*)和猴面包(*Adansonia digitata*)为典型;南美洲的稀树干草原,在委内瑞拉和圭亚那称为里牙诺(Liano),在巴西中部称为坎普(Campo),草本植被中双子叶植物较多,禾本科植物不高,多疏丛类型,散生的乔木也较低矮;大洋洲的稀树干草原中常见的乔木主要是桉属(*Eucalyptus*)的各个种和特殊的木本百合科植物,即所谓的“草本乔木”,如黄万年青(*Xanthorrhoea*)。

4.8 夏绿干燥草本群落

夏绿干燥草本群落(*Aestiduriherbosa*)即为温带草原,多年生禾本科草类连绵成片,占据温带内陆辽阔的黑钙土或栗钙土地带。在欧亚大陆上,温带草原从黑海沿岸往东,横贯中亚和西亚,经蒙古而至我国的黄河中游、内蒙古和东北西部,连成一片连续而宽大的带,介于干荒漠和针叶林或夏绿林之间。

草原分布地区的气候,介于荒漠和温带森林气候之间,年降水量较少,集中于夏季,变率大而多暴雨,冬季少雨而严寒期甚长。

草原的绝大部分植物是密丛的禾本科草类,根部入土较深。生活型以地上芽和地面芽植物为主。叶子普遍具有旱生特征:叶狭窄,有绒毛,卷叶,有蜡层等,常常是暗绿色。组成群落的种类成分各处不同,但针茅属(*Stipa*)植物是典型植物,特别以欧亚大陆最为丰富,被称为斯捷帕群落(Steppe)。这类草原分布较广,各地仍有一些专门称呼,例如匈牙利多瑙河低地的草原,被称为普施塔群落(*Puszta*);北美中部也有大面积草原,称为普列利群落(Prairie);南美阿根廷、乌拉圭一带的草原称为潘帕斯群落(*Pampas*);大洋洲的草原称为马里群落(Mallee)。南非也有很小面积的这类草原。

在不同的地理位置和夏季雨量多寡的情况下,草原的成分和结构都有差异。欧亚大陆的草原可分为干草原和草甸草原两大类。草甸草原分布于整个草原地带的北部,占优势的是宽叶禾本科植物,例如直立雀麦(*Bromus erectus*)、剪股颖(*Agrostis tenuifolia*)等,双子叶植物在群落中较多,针茅属植物数量不多,草层郁闭、茂盛。干草原分布于雨量较少的地区,种类成分较少,而以针茅和其他窄叶禾本科植物为优势,如列兴针茅(*Stipa lessingiana*)、沟叶羊茅(*Festuca sulcata*)、细草(*Koeleria gracilis*)等等,双子叶植物减少。越到南方,“风滚草型”植物越为多见,组成群落的草层不很郁闭,在空隙处,伴生了一定数量的一年生植物和短生植物。

在更南和更干地区,在草原向荒漠过渡中,还出现荒漠化草原。北方草原下发育的

土壤为黑钙土,而南方草原下的土壤一般都为栗钙土。

我国的草原类型也是多种多样的,各种类型仍以针茅属植物为主,一般较密集低矮,其间混生较多的双子叶植物,尤以蒿属(*Artemisia*)、甘草属(*Glycyrrhiza*)、胡枝子属(*Lespedeza*)、苜蓿属(*Medicago*)等为多,常有多毛具刺的菊科植物,但鳞茎植物较少,“风滚草型”植物如针尖藜(*Teloxys aristida*)、棉嵩(*Bassia divaricata*)等也有存在。

4.9 中生草本群落

中生草本群落(Pratoherbosa)通常称之为草甸或草地(Meadow),由中生性草本植物组成。所谓中生性植物,是指“正常生长在中度的湿度、通气、温度和土壤无机物质条件下的植物”。

组成草甸的植物种类非常丰富,其中以地面芽植物为主,双子叶植物的数量大大增加,分层复杂,季相变化多样,在盛花季节最为美丽,有“五花草甸”之称。草甸的类型很多,按其生长地的生境和群落的生态特点,可分为三大类,即泛滥地草甸、旱生草甸和山地草甸。草甸植被在地球上一般不单独成带。泛滥地草甸在欧亚大陆北部有着广泛的分布,面积也较大,在西伯利亚的很多河流两旁,常有达10 km以上的泛滥地,因河水春季泛滥时间较久,加之气候寒冷,不适于木本群落生长,所以高纬度的泛滥地草甸,多半是原生的。此类草甸中常见的植物有草甸看麦娘(*Alopecueus pratensis*)、草甸早熟禾(*Poa pratensis*)、白剪股颖(*Agrostis alba*)、草甸羊茅(*Festuca pratensis*)等。在较湿之处以苔草属(*Carex*)的各个种为常见。旱地草甸又称大陆草甸,分布于森林带的平原或分水岭地区,主要是次生性植被。土壤瘠薄之处,草层较低矮而稀疏,占优势的是各种杂类草,如毛茛科、菊科、豆科及一些阔叶的单子叶植物。而禾本科植物常居于群落的下层,为向草原过渡的草甸,其种类成分仍以中生植物为主,但混入较多的旱生植物,常称之为草原化草甸。我国这类草甸占有较大面积,它分布于草原的外围或较北的湿润地区。群落中占优势是双子叶植物和具根茎的禾本科植物,以猫尾草属(*Phleum*)、雀麦属(*Bromus*)、早熟禾属(*Poa*)、羊茅属(*Festuca*)等为主。东部以羊草属(*Aneurolepidium*)、冰草属(*Agropyron*)、鹅冠草属(*Roeugneria*)等的种类为主。双子叶植物中以豆科、菊科占优势,其次是伞形科、唇形科、毛茛科植物,还有百合属(*Lilium*)、萱草属(*Hemerocallia*)、藜芦属等。这类群落的特点是种类繁多而覆盖稠密。

山地草甸可分为亚高山草甸和高山草甸两大类型。亚高山草甸是指亚高山森林带以内的草甸,是由植株较高的多年生草本植物所构成,种类多样,层次多而季相显著,以多种双子叶植物为优势,如毛茛科、伞形科以及蓼科、蔷薇科、龙胆科、唇形科和石竹科的各个种类,禾本科常处于次要地位。此外还有多种花大、色艳、叶绿而脆的单子叶植物,在夏秋季之间形成非常美丽的亚高山五花草甸。在树线以上的高山区,则分布着高山草甸,其特点是草层比较低矮,外貌和结构比较简单,常由一些特殊的高山植物组成,苔草属(*Carex*)和嵩草属(*Cobresia*)植物占优势,草丛之间散生多种双子叶植物,植株低矮,花色美丽(图6-7)。

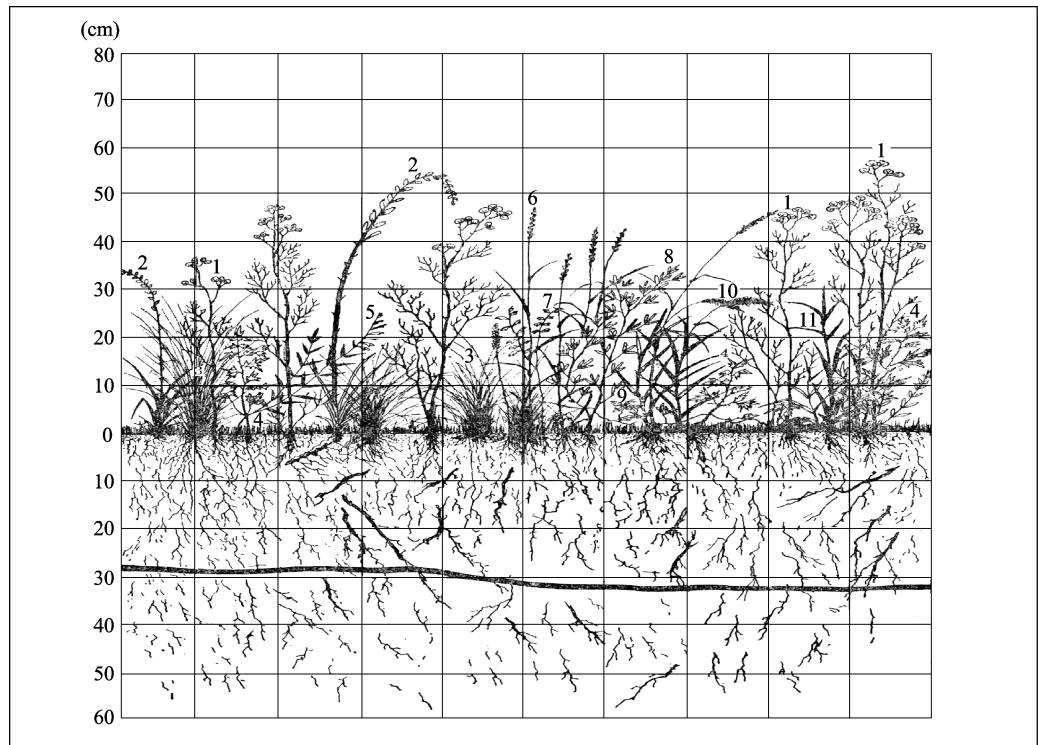


图 6-7 线叶菊草原群落剖面图(松嫩平原) 1. 线叶菊;2. 知母;3. 贝加尔针茅;4. 防风;5. 黄芩;
6. 羊草;7. 远志;8. 细叶胡枝子;9. 蔓委陵菜;10. 大油芒;11. 糙隐子草。

草甸也是适合于发展畜牧业的场所,而且饲草的质量远比草原为高。许多著名的栽培牧草,如红花三叶草(*Trifolium pratense*)、紫苜宿(*Medicago sativa*)都产自草甸区域。亚高山草甸也是山地畜牧基地,其产草量及利用价值也远比高山草甸为高。

4.10 湿生草本群落

湿生草本群落(Emersiherbosa)通常称为沼泽(Marsh),分布于世界各地,不形成单独的植被地带,而是散布于各个地带之中。在针叶林带、森林冻原带以及冻原带中分布最为广泛,因为那里的地表在生长季节中经常处于多水状态。在热带、亚热带的湿润地区也较常见,但面积不大。由于都是因土壤过度潮湿所形成,所以各地带中沼泽的类型非常近似,甚至可以见到相同的科属。

沼泽可分为森林沼泽、草本沼泽和藓类沼泽。有时它们之间的界限是不易划分的,例如云杉林和松林的沼泽化,在地被层中出现藓类植丛,逐渐成为建群层片。同时在森林砍伐和火烧后,因地下水位升高,也能形成具有乔灌木的藓类沼泽。只有草本沼泽才是真正的湿生草本群落,它有时是由草甸沼泽化而成,有时是水生植被向陆生植被发展的一个演替阶段,但分布最广的是在近水河滩和积水的低洼地。

草本沼泽中,占优势的是一些湿生的草类,绝大部分是多年生的,很多植物具有根

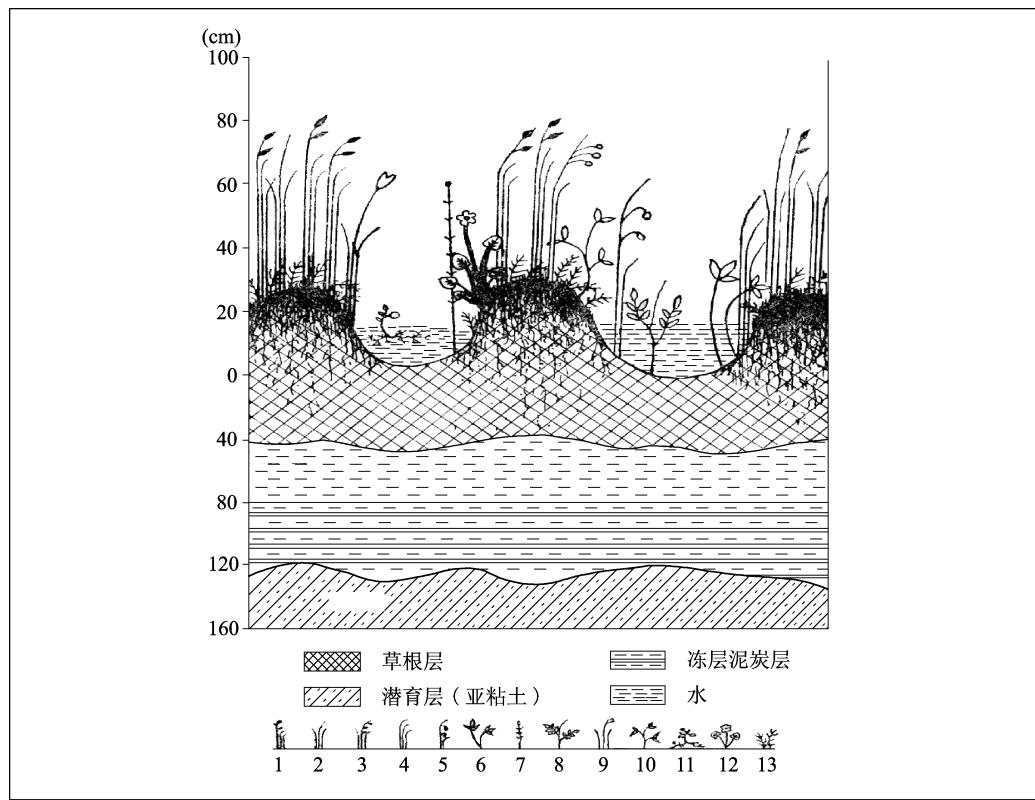


图 6-8 东北三江平原乌拉草沼泽剖面图 1. 乌拉苔草;2. 踏头苔草;3. 白羊羊胡子草;4. 毛果苔草;5. 沼苔草;6. 睡菜;7. 水木贼;8. 沼委陵菜;9. 燕子花;10. 越橘柳;11. 小狸藻;12. 驴蹄草;13. 泥炭藓。

状茎而形成大片植丛,例如苔草属的各个种、羊胡子草属(*Eriophorum*)等,许多植物在营养器官中常有通气组织。

我国的沼泽以温带地区及青藏高原的分布面积最大,东北的三江平原、若尔盖高原是我国著名的沼泽分布区。草本沼泽的种类组成较为丰富,覆盖度大,生产力高。组成我国沼泽的植物约有 101 科,占种类最多的科为莎草科与禾本科,其次为毛茛科、蔷薇科、灯心草科、黄眼菜科、茅膏菜科等等。主要建群种有木里苔草(*Carex miliensis*)、毛果苔草(*Carex lasiocarpa*)、乌拉苔草(*Carex meyeriana*)以及芦苇(*Phragmites communis*)、杉叶藻(*Hippis vulgaris*)等,其中有很多经济植物(图 6-8)。

4.11 水生草本群落

水生草本群落(Submersiherbosa)是由各种水生植物组成,分布于湖泊、河流和海洋等各种水生环境中,常由多种眼子菜(*Potamogeton* spp.)及各种淡水藻类植物形成水底的草本群落。根部固着水底而叶子飘浮水面的植物也很多,它们组成了“根生浮叶植物”群落,常见的如莲花(*Nelumbo nucifera*)、睡莲(*Nymphaea stellata*)、水鼈(*Hydrocharis asiatica*)和菱角(*Trapa bicornis*)等。所有飘浮水面而不固着水底的植物

组成“飘浮植物”群落。这些植物通常体形很小,适于随水飘浮,如常见的满江红(*Azolla imbricata*)、浮萍(*Lemna minor*)等,但也有较大体型的植物,特别是热带地区,如凤眼莲科的水葫芦(*Eichornia crassipes*)。水生草本群落普遍分布于世界各地,各地水生植物群落中,植物的科属及生态特征都有一定的相似性。海洋水底植物中的藻类植物特别丰富,不同深度有不同的藻类分布,有花植物的大叶藻属(*Zostera*)常在海底形成大片植丛。

4.12 干荒漠群落

在地球上,干荒漠群落(*Siccideserta*)占有很大面积,特别在热带以外的内陆地区,诸如撒哈拉、中亚、西亚、阿拉伯、南非、大洋洲等地,这些地区降水量极少,通常年降水量都不超过300 mm,有的地区低于100 mm;空气湿度低、温度变率大、日照强烈、风大等,都是荒漠地区的气候特点。

在这种环境下,生长的是一些特殊生活型的植物,可分两类:一类植物具有特别的旱生结构,根系极发达,常深达10~15 m以上,而且具有极大的渗透压(可达100~160个大气压),即使有极少量的地下水也能吸收,地上部分叶面缩小或成为无叶类型,以茎代行光合作用,或具硬叶及厚层表皮,绒毛,蜡层发达,或成为肉质茎叶等等。另一类生活型为春季短生植物,多半是一年生,也有多年生植物,地上部分单茎矮小,高30~40 cm,在非常干旱的年份仅高2 cm;多年生的大都具块茎或鳞茎,这些植物的生长期极短,大约2~2.5月,很多植物仅三周即可完成整个生活周期。干荒漠中,群落结构很特殊,植株之间相距很远,覆盖非常稀疏。

我国的荒漠是中亚干荒漠的一部分,分布于西北各省,可分为砂地荒漠、石质荒漠和盐地荒漠三大类型。砂地荒漠常因沙丘的流动而植被稀疏,在内蒙古戈壁一带以沙蓬(*Agriophyllum arenarium*)、沙拐枣(*Calligonum niongolicum*)为这类植被的主要成分。在流沙比较固定之处,琐琐树(*Haloxylon ammodendron*)常成疏林;在地势低下、水位较高之处,由白刺(*Nitraria* spp.)组成灌丛,此外,柽柳属(*Tamarix*)的若干种也是砂地荒漠的典型植物。石质荒漠在极干旱地区,常寸草不生,一片荒凉,只有在较湿润处,发育了所谓“草戈壁”,群落中以多年生有刺灌木为主,植物的枝条常呈灰白色,细瘦而密集成团,叶灰绿,多毛或带肉质,有时见有小叶或无叶植物。不同区域植物种类不一,其中以锦鸡儿属(*Caragana*)、蒿属(*Artemisia*)、麻黄属(*Ephedra*)等为常见。盐荒漠中仍以藜科植物为主,如猪毛菜属(*Salsola*)、碱蓬属(*Suaeda*)的各个种,沿河低处有盐生沼泽,高处有胡杨(*Populus euphratica*)形成小片森林。

4.13 冻荒漠群落

冻荒漠群落(*Frigorideserta*)适应极端寒冷的气候条件,可分为两大类型:极地冻荒漠和高山冻荒漠。极地冻荒漠又称冻原或冰沼(*Tundra*),分布于南北两极的森林带以外,气候终年严寒,无四季和昼夜之分,植物的生长期仅2~3个月,年降水也少,风大,在地表以下的不同深处为冻土层。

该群落的主要特征是:以中生的藓类和地衣中石蕊(*Cladonia*)和冰岛衣(*Cetraria*)

占优势,其上散生灌木和小灌木。草本植物中,一年生植物极少,具鳞茎、块根的植物也少,大部分是多年生草本,在群落中不占优势,往往隐藏于活的藓类地衣层之中。由于低温,植物残体不易分解,形成具有泥炭层的冻原土(即冰沼土)。在高山上部的高山草甸以上,分布着类似极地冻荒漠的高山冻荒漠群落。

以上各个类型是根据植被外貌而划分的高等级分类单位,涵盖了地球表面陆地部分(包括淡水水体)整个植被所属类型。其中,多数类型的性质与特点与分布地气候条件吻合,都是各自然地带的典型性代表类型。它们不仅是研究各地植被的根据,也是衡量各地区各种次生群落性质的标准。由于人类活动范围的日益扩大,现在这些类型的原生群落大多保存于各地的自然保护区内,它们是历史的产物,是宝贵的资源库。还有一些类型不能单独成带,虽零散却广泛分布于地面多水地段,如草甸、沼泽和水生群落。这些类型是水体性质的标识,特别对水体污染的反映最为直接。

5 植被制图

植被图或称植被类型图或植物群落分布图。一个地区的植被图,是该地区植被研究的结晶,图上的内容和表现出来的结果,取决于对该地植被认识的深度和研究水平。植被图可以给我们提供群落在空间上分布特点的形象而完整的概念;可以帮助了解植被分类、起源、动态,以及群落之间的关系等理论问题;也反映了植被资源的分布及植物资源利用现状,并由此评价土地利用和布局的合理性问题,作为自然植被的开发利用和生态规划的依据。

5.1 植被图的种类

根据不同的用途,植被图一般可分为三类:

(1) 现状植被图(Real Vegetation Map) 现状植被图是以调查地区现有的植被类型为对象,按比例如实绘制在图上。一般地区性的植被调查的成图都为现状植被图。现状植被图用于反映所研究地区的植被现状,是生态环境现状评价的主要基础图件。

(2) 复原植被图(Restorative Vegetation Map) 所谓复原植被,是指未受人类影响和改变之前就存在的地带性和非地带性植被。复原植被图主要用以显示当地的原始植被类型及其分布规律。事实上,已有的全球植被分布图示就是与气候相联系的复原植被图。就一个地区而言,研制复原植被图的意义在于:可用于反映地区自然生产力布局的原型,是评价现有植被及其组合质量的标准,也是自然生产力再布局的参考样本。

编制复原植被图是一项基础理论研究,主要是参照残存的原生植被片断,结合当地的气候特征、土壤剖面形态、地形特点,研究植被的分布规律和演替规律,参考当地的历史记载、考古和孢粉分析资料等,去推断原有的植被类型。

(3) 潜在植被图(Potential Vegetation Map) 如果复原植被图是回顾过去,则潜在植被图就是预测未来。潜在植被图的研制目前已受到极大的重视。这是由于植被已被

人类改变了几千年,人们希望知道在这样的景观中,在一定的气候与土壤条件下,会有什么样的植被能天然生长。这不仅有助于土地管理,而且有助于揭示一个地区的自然生态潜力。潜在天然植被是以现有的植被知识、从它的发展趋势及其与生境的关系建立起来的,它反映了一个地区现状植被发展可能达到的最高阶段。潜在植被图可作为生态恢复规划的基础。

5.2 植被制图的基本要求

植被制图首先要确定比例尺,比例尺的选择取决于研究区域的大小,以及要在图上表示些什么,准备说明和解决什么问题。植被图的比例,按其大小通常分为四类:

(1) 小比例尺植被图 比例尺 1:1 000 000 或更小,只能表现优势植被单位,按照《中国植被》的分类系统,小比例尺的上图单元只能表示植被型或亚型,但却具有概括性强、简单明了、一目了然的特点,可以明显表示出植被的水平地带性和垂直地带性规律。

(2) 中比例尺植被图 比例尺为 1:100 000 至 1:1 000 000 之间,上图单元可以是植被亚型或群系组。中比例尺的植被图在某种程度上既要求具有大比例尺图的准确性,又要求具有小比例尺图的概括性,图面上反映出来的图斑,能与植被分布格局状况一致。

(3) 大比例尺植被图 比例尺为 1:10 000 到 1:100 000 之间。表示大多数植物群落类型,能够提供生态系列和复合体中各群丛地段的分布,以及用于制定集约程度较高的土地利用规划。

(4) 特大比例尺植被图 比例尺为 1:1 000 或 1:5 000。这种图仅是为特殊目的而绘制,一般用于自然保护区和某一重点研究区的植被调查,可用于自然保护区的本底状况研究和监测依据。

大比例尺和特大比例尺的图都要求在野外直接测绘,可以借助“空间定位技术”以确定群落边界;而中、小比例尺图则是根据已有资料在室内编制而成。小、中、大或特大比例的图件,所含的信息量不同,可根据研究区域的大小,选择合适的比例尺,一般来讲,全国范围的调查的比例尺可选用 1:1 000 000 ~ 1:4 000 000,省级的选用 1:250 000 ~ 1:500 000,县级的选用 1:50 000 ~ 1:100 000。

即使我们选择了适当的比例尺,同一级群落单位所占面积大小也不可能是一致的,加上从底图到成图的依次缩小,有些面积太小的类型不能在图上表现出来。如果是群落复合体,就可用复合体上图;如果不属于上述情况,而这个类型又十分重要,必须在图上反映,则可使用“超比例尺图例”。这样看来,虽然植被制图的上图单位必定是植被分类的某一级单位,但在同一张图上常常不能统一使用植被系统分类同一等级的单位。总是会有不同分类等级植被单位的类型同时上图。特别是现状植被图的制作更是如此。这些,都可在图的说明书上加以说明。



资料框

制图比例尺的换算标准

比例尺种类	比例尺	图上 1 mm 代表地面的实际长度	图上 1 mm ² 代表地面的实际面积
特大比例尺	1:1 000	1 m	1 m ²
	1:5 000	5 m	25 m ²
大比例尺	1:10 000	10 m	100 m ²
	1:50 000	50 m	2 500 m ²
中比例尺	1:100 000	100 m	1 hm ²
	1:500 000	500 m	25 hm ²
小比例尺	1:1 000 000	1 km	1 km ²
	1:5 000 000	5 km	25 km ²

5.3 植被制图的步骤

5.3.1 选择底图

植被图制作的底图即地形图。为保证精度,底图应比成图大一倍。例如,要研制 1:250 000 的植被图,则底图的比例尺应为 1:50 000。

5.3.2 图的简合

简合,是根据所选定的比例尺和上图单位,把一些次要的细节合并和简化。例如,把低级单位综合成高级单位,选择典型植被类型和去掉过渡性植被类型,以及把个别植被类型合并为组合。目的是为了使图重点突出,清晰易读。

图斑形状的简合通常是为了反映不同植物群落面积的相互关系和分布规律,避免图面上杂乱无章。简合后的图应编号准确,图斑与图例相符。须有特殊的地形、地物标志,如房屋、道路、河流、水库、制高点等重要标志物的名称。

5.3.3 图例设计

图例设计的关键问题是设定上图单位和设计图例:

(1) 一般的区域调查,所能绘制的是“现状植被图”。在这类图上,原生植被和次生植被都有,分布规律和演替关系并存,因此不可能用植被分类的同一年级单位上图。例如,有些类型面积很大可用群系一级,而有的类型虽重要但只有几个群系且面积都小,上图时只能用植被亚型一级。另外,面积过小的类型不能单独上图,又要归并在某一优势类型上图等等。

(2) 图例设计的要求是图面清晰,色彩应用得当,便于区别。在植被制图中,一般

是潮湿的类型用冷色,干燥的类型用暖色,一旦规定,就要统一使用。

5.4 3S 技术在植被制图中的应用

3S 技术是指遥感技术(Remote Sensing, RS)、地理信息系统(Geographic Information System, GIS)和全球卫星定位系统(Global Positioning System, GPS)的简称。其中,遥感技术包括航空遥感和卫星遥感;地理信息系统指在计算机支持下,对空间数据进行采集、存储、运算、显示和分析的管理系统;全球卫星定位系统主要用于野外调查样地的地理定位,一般用于在中小比例尺(1:100 000以上)的植被制图。3S 技术是近年来宏观生态学研究的重要技术支撑平台,应用3S 技术可大大提高植被制图的时效性、综合性、可比性和经济性。

5.4.1 利用遥感进行植被调查的原理

植物的光谱特征可使其在遥感影像上有效地与其他地物相区别。不同的植物各有其自身的波谱特征,从而成为区分植被类型的依据。

从植物的典型波谱曲线来看,控制植物反射率的主要因素有植物叶片的颜色、叶片细胞构造和植物的水分等。植物的叶片中叶绿素对紫外线和紫色光的吸收率极高,对蓝色光和红色光也强烈吸收,对绿色光则部分吸收、部分反射,所以叶子呈绿色。叶子的多孔薄壁细胞组织(海绵组织)对0.8~1.3 μm的近红外光强烈地反射,形成光谱曲线上的最高峰区。其反射率可达40%,甚至高达60%,而吸收率不到15%。不同的植物,其叶片的组织结构和所含色素不同,具有不同的光谱特征。如禾本科草本植物的叶片组织比较均一,细胞壁多角质化并含有硅质,透光性较阔叶树差,在可见光区的反射低于阔叶树,而在近红外光区可高于阔叶树。阔叶树叶片中的海绵组织使得它在近红外光区的反射明显高于没有海绵组织的针叶树。光谱特征可以有效地区分出针叶树、阔叶树和草本植物(图6-9)。

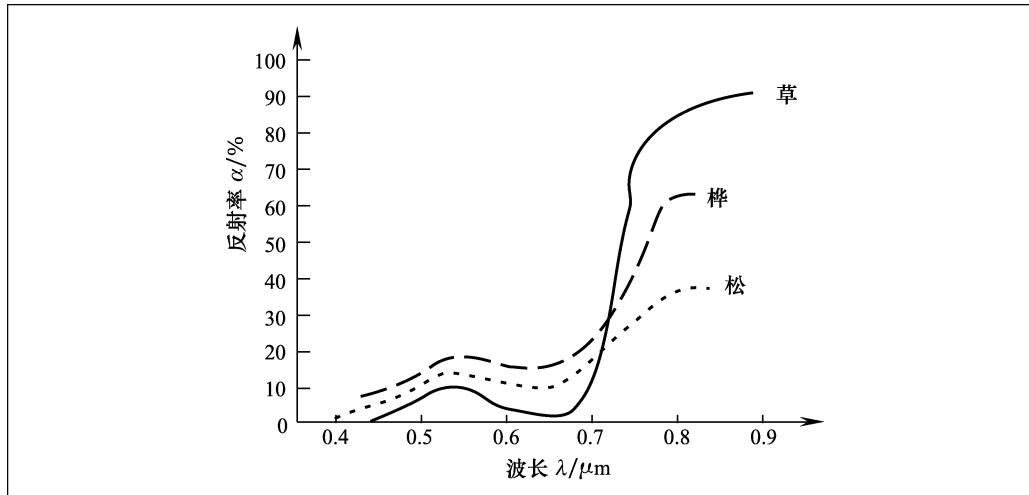


图 6-9 不同植物光谱反射曲线比较

此外,植物覆盖程度也对植物的光谱曲线产生影响。当植物叶子的密度不大,不能形成对地面的全覆盖时,传感器接收的反射光不仅是植物本身的光谱信息,而且还包含有部分地面的反射光,是两者的叠加。不同植被类型,由于群落结构和季相不同,因而具有不同的光谱特征。最明显的是,落叶树冬季无叶,在遥感图上显示不出植物的影像特征,而常绿的树木仍然保持植物反射光谱曲线的特征,两者很容易辨别。

在高分辨率遥感影像上,不仅可以利用植物的光谱来区分植被类型,而且可以直接看到植物顶部和部分侧面的形状、阴影、群落结构等,可比较直接地确定乔木、灌木、草地等类型。

草本植物在高分辨遥感影像上表现为大片均匀的色调,灌木的遥感影像呈不均匀的细颗粒结构,乔木形体比较高大,有明显的阴影,可据此看到其侧面的轮廓。在此基础上,就可以区分出各种混交类型,如针阔叶混交林、常绿落叶阔叶混交林、森林草地、灌木草地等等。

5.4.2 遥感制图步骤和方法

5.4.2.1 资料准备

对一个地区进行植被遥感制图,首先根据研究的精度和比例尺选择影像。确定比例尺为1:10万以上的,可选择ETM数据(分辨率为15m);1:5万以下的可选择SPOT数据(分辨率10m、5m、2.5m)等。同时,还要准备相应比例尺的电子地图以及相关专业的专业电子图件,如降雨量等值线图、土壤图、温度大于10℃的积温等值线分布图等。

5.4.2.2 影像处理

(1) 影像校正 原始卫星影像数据不具有大地坐标,不能和其他专业地图匹配,必须进行几何精校正。参照地形图,找出同名地物点,作为地面控制点,把从地形图上获取的大地坐标赋予影像数据,利用线性插值的办法对影像进行重采样,使卫星影像具有大地坐标,以方便地和其他空间数据结合。

(2) 影像分区 如果研究区域较大,特别在地质地貌有明显变化的区域,在判读之前,需要细化各地理单元,同时将影像进行分区,避免因类型太多难以分辨。

(3) 影像分层 影像分层的目的是使原始影像的复杂程度尽量减少,方法是利用卫星影像数据的多波段组合以获取地物影像特征的原理来简化影像信息。实现方法很多,如阈值法、比值法等。其中最常用归一化植被指数(NDVI)对影像进行比值处理:

$$\text{NDVI} = (\text{Band}_4 - \text{Band}_3) \div (\text{Band}_4 + \text{Band}_3)$$

式中,Band₄为TM近红外波段光谱值;Band₃为TM可见光波段(红)光谱值。

植被覆盖部分在近红外波段的反射值高于可见光波段,所得的值大于0。特别是森林植被部分差别更大,所得的值接近于1。通过归一化植被指数,可将植被层和非植被层分开。在此基础上,再进行影像分层,把原始影像分解和简化到最低程度。影像的分层分级判断既符合人的知识和思维规律,又能与图像处理有效结合,避免了逻辑上的分类错误。但是,影像分层的工作必须小心仔细,要多做试验,全面观察,避免以偏概全。

5.4.2.3 影像判读

遥感影像判读的方法分为两类:目视解译和计算机监督分类。目视解译一般用于

大比例尺(1:10 000以下)、高分辨率(5 m以下)的植被制图;而对于中、小比例尺的遥感植被制图,由于调查研究区域的范围较大,一般需要采用计算机监督分类或目视解译与监督分类相结合的方法。无论采用何种方法,影像判读的基本步骤为:

(1) 建立解译系统 分析研究区域已有的植被资料,结合影像特征,研究地物原型与影像模型之间的关系,建立各类植被的解译标志。同时根据各类植被的影像解译标志和所研究区域的植被分布特点、影像数据分辨率,建立植被类型判读的分类系统,并初步试判。

(2) 地面考察 对试判结果进行实地考察,建立影像特征与地物原型的对应关系。野外考察的关键是考察路线和对象的设定。所设置的考察路线要尽可能观察到研究区各主要类型。一般,首先是分析遥感卫星影像,针对影像色彩的差异,综合现有交通条件设置考察路线,并根据植物群落的分布规律和地区性差异,确定重点核查的路线和类型。考察中要特别注意所研究的地区“同物异谱”、“异物同谱”现象,加深对影像和地表现状之间的相互关系的认识,为准确判读提供坚实的基础。

(3) 详细解译和野外复查 根据野外考察的结果,对试判结果进行修正。在详细解译的过程中,配合GIS技术,准确地确定各种植被类型。对把握性不大的植被类型,应再次进行野外核查,确认可信度,直到符合判读精度。

5.4.2.4 成图

遥感判读的目视解译结果,可由人工逐张转绘成图,也可用计算机制图。计算机监督分类或监督分类与目视解译相结合的判读结果,一般采用GIS技术直接制图。



植被分类实际上是植被和植物群落研究的综合结果。划分植被类型,主要根据群落本身的特点,即植物种类组成、群落结构、生态外貌,以及群落的动态、群落的地理分布等各个方面,结合群落所在地的环境条件,通过分析比较后确定。

目前的植被分类主要根据群落外貌、植物区系、优势度、环境、群落演替、群落排序和生态系统类型等的途径进行分类。各个植被分类的研究途径,都有其产生的历史和背景,而且集中反映了国际上各生态、地植物学派的研究特点。欧洲学派植被分类参照植物分类系统,设立(植被)门、纲、目等单位;美国则着重使用群系概念,一个自然地带中的顶极类型就是一个群系。由于各种研究途径的传统对植被分类系统及各级分类单位的理解和安排都不尽相同,反映在各种专著上,即分类单位的称呼虽一样(如群系、群丛),但内涵不同。目前还没有一套全球通用的植被分类系统,但对植被大类的性质和特点都有共同的认识。

基于植物区系组成的群落分类(法国-瑞士学派)使用群落类型的综合特征归纳相似的群落,区别不同类型。其特点是工作程序规范化,可以借鉴。

中国的植被采用植被型(高级单位)、群系(中级单位)和群丛(基本单位)三级主要单位。每一级分类单位之上,可设一个辅助单位,即植被型组、群系组与群丛组;根据需

要,在每一级主要单位之下设亚级,如植被亚型、亚群系等,以作为补充。各级单位和系统可与国际上相同的单位对应。鉴于已有各学派使用的分类单位,名称虽相同但标准和内涵仍不完全一致。

植被类型确定后,就可以着手植被图的绘制,以提供群落在空间上分布特点的形象和完整的图景。植被图可以帮助了解植被分类、起源、动态,以及群落之间的关系等理论问题,也反映了植被资源的分布及植物资源利用现状,并由此评价土地利用和布局的合理性等问题,以作为自然植被的开发利用和生态规划的依据。植被图可分为现状植被图、复原植被图和潜在植被图。植被制图根据研究区范围的不同,并可采用的比例尺不同,可采用3S技术研制植被图。

思考题

1. 理解以下基本概念与名词:

存在度(Presence) 恒有度(Constance) 确限度(Fidelity) 特征种(Charistical Species) 群落系数(Coefficient of Community) 植被型(Vegetation Type) 群系(Formation) 群丛(Association)
现状植被图(Real Vegetation Map) 复原植被图(Restorative Vegetation Map) 潜在植被图(Potential Vegetation Map)

2. 植被分类主要有那些途径,它们之间有何联系和区别?

3. 中国植被分类系统的特点是什么?

4. 地球上主要植被类型的主要特征是什么?

5. 简述植被制图的要点及其在生态建设中的作用。

推荐读物

- 吴征镒. 1980. 中国植被. 北京:科学出版社, 143 - 658
- 惠特克 R. H. 著. 1985. 植物群落分类. 周纪纶, 等译. 北京:科学出版社
- Muller-Dombios D. & Ellenberg H. 著. 1986. 植被生态学的目的和方法. 鲍显诚, 等译. 北京:科学出版社
- 沃尔特 H. 著. 1984. 世界植被. 中国科学院植物研究所生态室译. 北京:科学出版社
- 梅安新, 等编著. 2003. 遥感概论. 北京:高等教育出版社
- Barbour M. G., Burk J. H., Pitts W. D., Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读: Chapter 10 – Classification and ordination of plant communities, 240 – 267)

推荐网络资源

- 美国马里兰大学植物生物学课程网站相关内容: <http://www.life.umd.edu/classroom/bsci124/>

lec35short. html

2. 世界植被图: http://www.blueplanetbiomes.org/world_biomes.htm
3. Unique Plants of the Biomes-Lesson Plan Library: <http://school.discoveryeducation.com/lessonplans/programs/plantsofthebiomes/>
4. Cary Institute of Ecosystem Studies: <http://www.ecostudies.org/>
5. 湿地植被研究案例: Wetland Classification of the Kenai Peninsula Lowlands, Alaska: Plant Community Descriptions: http://www.kenaiwetlands.net/plant_community_classification_i.htm

第七章 植被的分布和植被区划

本章目录

- 1 气候与植被
 - 1. 1 气候
 - 1. 2 植被在“理想大陆”上的分布图式
- 2 植被分布的水平地带性
 - 2. 1 纬度地带性
 - 2. 2 经度地带性
 - 2. 3 中国植被的水平地带性分布
- 3 植被分布的垂直地带性
 - 3. 1 植被分布的垂直带
 - 3. 2 植被垂直带与水平带
 - 3. 3 经度对植被垂直带谱的影响
- 4 地带性植被的过渡类型
 - 4. 1 纬度地带性植被的过渡带
 - 4. 2 经度地带性植被的过渡带
- 5 区域性植物群落的分布
 - 5. 1 区域性的植物群落调查
 - 5. 2 区域内植被类型的多样性分析
 - 5. 3 地形对群落分布的影响
 - 5. 4 植物群落的边界
- 6 植被区划
 - 6. 1 植被区划的原则和依据
 - 6. 2 中国植被分区的单位和系统
 - 6. 3 植被区划成果的应用
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

植被类型的分布与环境条件密切相关,影响植被分布的首要要素是气候条件。各种不同类型的植被在一定区域中的组合特点关系到自然生产力布局和生态安全。生态保护和建设、生态修复、生态规划及土地的合理利用等均有赖于对植被类型分布及区域组合规律的认识。

1 气候与植被

植被是陆地表面的覆盖物,是气候形成三要素中地面性质的重要部分,而植被的类型和分布又决定于气候的类型和格局。

1. 1 气候

影响生命存在和发展的首先是气候条件。地球气候形成要素有三个方面:太阳辐射、大气环流和地面性质。

太阳辐射是气候系统的能源,在气候形成中起主导作用。太阳辐射量的纬度差异显著,这是热量分布自南向北递减的基本原因。冬季,太阳辐射总量由南向北迅速减少;夏季,随纬度增高,白昼时间延长,在一定程度上弥补了正午太阳高度角偏小的影响,故南北差异不大。地球表面因辐射平衡而出现温度随纬度和季节分布所形成的气候模式,称为天文气候。尽管这只是一个理想的简单模式,但它反映了地球气候的基本轮廓。

地球表面热量的纬度差异,导致温压场的变化,为大气环流的建立提供了基本条件。如果地球表面呈均匀性质,则地表气压完全决定于纬度。在热力和动力因子作用下,气压的水平分布呈现规则的气压带,且高低气压带交互排列:赤道低压带、副热带高

压带、副极地低压带和极地高压带。大气由高压带向低压带流动,造成全球地面盛行风系,称为行星风系,主要包括三个盛行风带:信风带(南、北纬 30° ~ 35° 以北、以南);西风带(南、北纬 35° ~ 60°);极地东风带(图 7-1)。

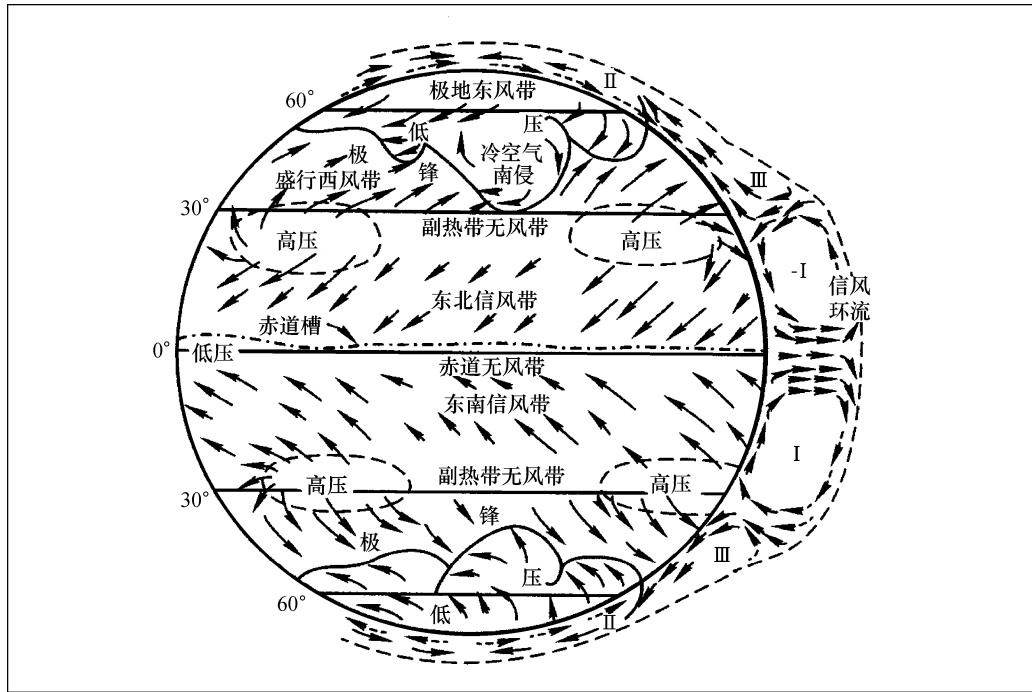


图 7-1 地球大气环流模式

但是,实际上地球表面性质很不均匀,既有广阔的海洋,又有巨大的陆地,而且交错分布。因此,实际的气压分布,不仅因纬度而不同,也因海陆分布而不同。北半球因北美大陆和亚欧大陆及介于其间的北大西洋和北太平洋的有力控制,气压带排列就不如南半球典型。海陆对于气压分布的影响因季节而异:冬季寒冷大陆产生高气压中心;夏季则是海洋上形成强大的高压中心。这样就形成了季风环流:夏季,海洋的暖湿气流携带大量水分向陆地移动,形成降水;冬季,大陆中心的气流向海洋运动,形成干冷的天气。这就是说,大气环流是热量和水分的转移者。

作为气候形成要素的下垫面,除海陆之间的性质差异外,还包括陆地上的地面起伏和地面覆盖物。前者,即地形对气候的影响,主要是对水、热条件的再分配;后者,植被的覆盖率及其质量,影响到近地面的大气成分、水分小循环、温度变化幅度,以及气候作用于地面后所产生的一系列效应。植被对气候形成的作用,已被人们用为生态环境改善的重要手段了。而且,由于植被与气候的密切关系,植被具有对气候条件的指示作用,特别是在缺乏气象台站的多山地区和边远地区,通过植被类型以大致了解当地气候的一般特点,常常是宏观生态学研究中可以使用的办法。

1.2 植被在“理想大陆”上的分布图式

在研究世界植被分布规律中,在世界植被图的基础上,假定所有的大陆连成一块,

而不变更它们的纬度,就会形成植被分布的模式图,已有的如 Brockman-Jerosch 和 Rubel 根据欧非大陆所作植被在“理想大陆”上的分布图式;Щенников(1950)关于欧亚大陆上从赤道到北极的植被类型分布图解。较全面的是 H. Walter(1973)表示北半球和南半球不对称植被带的“平均大陆”(Average Continent)图式(图 7-2)。

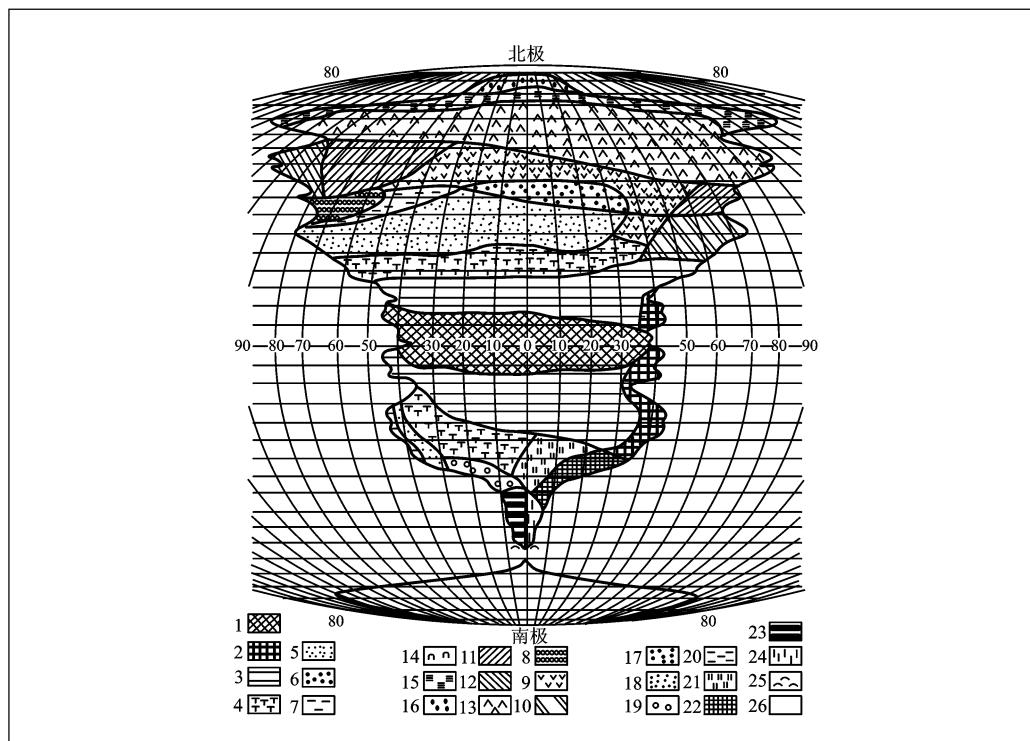


图 7-2 表示北半球与南半球不对称植被带的“平均大陆”(自 C. Troll 修改) 热带:1. 赤道雨林;2. 信风/地形雨热带雨林;3. 热带落叶林(和湿萨瓦纳);4. 热带刺灌丛(和干萨瓦纳)。北半球的温带:5. 热荒漠;6. 寒内陆荒漠;7. 半荒漠或草原;8. 冬雨硬叶木本群落;9. 具寒冷冬季的草原;10. 暖温带常绿林;11. 落叶林;12. 海洋性森林;13. 寒温带针叶林;14. 副极地桦木林;15. 冻原(tundra);16. 寒荒漠(cold desert)。南半球的温带:17. 海岸;18. 雾荒漠(mist-desert);19. 冬雨硬叶木本群落;20. 半荒漠;21. 亚热带草地;22. 暖温带雨林;23. 寒温带森林;24. 垫状植物的半荒漠或草原;25. 亚南极洲草丛草地;26. 南极洲大陆冰盖。[瓦尔特(Heinrich Walter),1973]

在这张图上,可以观察到如下的趋势:在热带和北半球的温带,极地带,植被带大体上沿纬度线伸展。然而,在南、北半球 40°左右的东部一侧,贸易风的加湿作用使得这里没有干燥的区域;在西侧情况复杂一些,西部的亚热带区域,荒漠延伸到海岸。在南半球,荒漠也是达到海岸为界。然而,在纬度 35°的旋风雨区域,却找到相反的情况,西部边缘明显较湿,海岸性气候的影响显著地深入到大陆内部。在“平均大陆”图上所反映的植被分布的地带性规律,比在植被图上更容易看出。

地球上的气候按纬度、经度与海拔三个方向改变,植被也沿着这三个方向成带交替分布。前二者构成植被分布的水平地带性,后者构成植被分布的垂直地带性。

2 植被分布的水平地带性

植被分布的水平地带性,包括由南至北因热量变化而形成的纬度地带性,和由海洋至大陆中心因水分变化而形成的经向变化。

2.1 纬度地带性

在低纬度地区(例如赤道),地面全年接受太阳总的辐射量最大,其季节分配亦较均匀,因而终年高温多湿,长夏无冬。在北半球,随着纬度的北移,地面受热逐渐减少,一年中季节差异增大,到了高纬度地区(例如北极),终年寒冷,长冬无夏。这样,从南到北就形成了各种热量带,每一个带由东向西延伸,又由南向北依次更替。与此相应,各种植被类型也成带状依次更替,在湿润的气候条件下,植被类型由南到北的顺序为:热带雨林—亚热带常绿阔叶林—温带落叶阔叶林—寒温带针叶林—极地苔原,即为植被分布的纬度地带性(latitudinal zonality)。

世界植被分布中,纬度地带性规律表现明显的地区是非洲大陆。在非洲的赤道两侧,热带雨林分布很广,它的南面和北面依次大体对称地分布着热带季雨林—热带稀树草原—热带荒漠—半荒漠和硬叶常绿林等植被类型。这里经度地带性规律不明显,居于次要地位(图 7-3)。

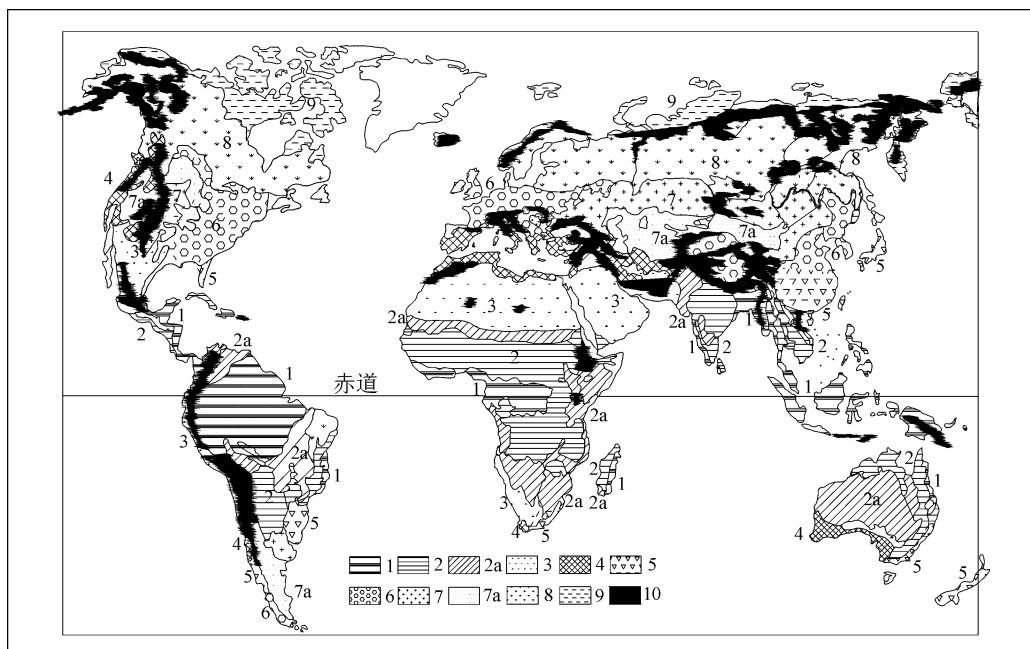


图 7-3 植被带(很简化的,没有土壤或人类发展影响的植被区域) 热带和亚热带:1. 低地和山腰(云雾林)的常绿雨林;2. 半常绿和落叶林;2a. 干燥木本群落,天然的稀树草原或草地;3. 热的荒漠和半荒漠,向极上至纬度 35°(也见 7a)。温带和北极带:4. 冬雨硬叶木本群落;5. 潮湿暖温带木本群落;6. 落叶(开阔的)林;7. 温带草原;7a. 具寒冷冬季的半荒漠和荒漠;8. 寒温带针叶林;9. 冻原;10. 山岳。[瓦尔特(Heinrich Walter),1973]

2.2 经度地带性

海洋上蒸发的大量水汽,通过大气环流输送到陆地,是陆地上大气降水的主要来源。在同一热量带范围内,陆地上的降水量从沿海到内陆渐次减少,相应的植被类型也依次更替:沿海地区空气湿润,降水量大,分布着森林植被;距离海洋较远的地区,大气降水量减少,干旱季节长,分布着草原植被;到了大陆中心,大气降水量最少,地面蒸发量大于降水量,气候极为干旱,则分布着干旱荒漠植被。植被因水分状况而按经度方向成带状依次更替,即为植被分布的经度地带性(Longitudinal Zonality)。

经度地带性规律表现最明显的是北美洲的中部。它的东面是大西洋,西面是太平洋,从大西洋沿岸向西,依次出现南北向延伸的森林(常绿阔叶林、落叶阔叶林)—草原—半荒漠—荒漠,至太平洋沿岸又出现森林。这里纬度地带性规律表现不明显,只处于从属地位。在欧洲大陆,自极地至大陆中心,也表现出植被分布的经向变化。

这就是说,有些地区,纬度地带性规律很明显,另外一些地区则经度地带性规律很明显。但是这两个规律的作用在任何地点都是存在的,只是主次的程度不同而已。

2.3 中国植被的水平地带性分布

我国地处欧亚大陆的东部,东临太平洋,西连内陆。由于受海洋季风影响,在我国从东到西表现为从湿润到干旱的明显变化,依次分布着三个大的植被区域:湿润森林区域、半干旱草原区域和干旱荒漠区域,反映了经度地带性。在湿润森林区域内,从我国最南端的南沙群岛到最北的黑龙江,跨越着50多个纬度。南北热量悬殊,从南到北依次分布着热带雨林—亚热带常绿阔叶林—温带落叶阔叶林—寒温带针叶林,表现了明显的纬度地带性。我国的草原区域和荒漠区域的北部为温带内陆,可以分为温带草原区、温带荒漠区;西南半部的青藏高原,为海拔多在4000 m以上的高寒内陆。在高原上,可以分为高寒草甸草原区和高寒荒漠区。虽然它们也是一种南北的差异,但形成南北差异的原因,首先是高耸的高原地形条件,其次才是纬度差异的影响。

3 植被分布的垂直地带性

植被分布的垂直地带性(Vertical Zonality)指在各个水平带的山地上,植被按高度交替变化呈地带性分布。从低海拔平地向高山上上升,气候条件逐渐变化。通常海拔每升高100 m,气温下降约0.5~1℃左右,湿度则随着海拔升高而增大,其他气候因子及其配合方式,都会有很大变化。在高山上部,气候寒冷、湿润、多风、温差大和光照强,顶部则终年为冰雪所覆盖。气候条件的垂直差异,导致了植被垂直分布上的变化,形成了具有一定特点的植被垂直带。这就是说,山地植被垂直带是以所在地的植被水平地带为基带,由此形成具有一定特点的植被垂直带系列。但是,由于山体所处的地理纬度和海陆位置不同、山体大小和高度不同,以及山地地形(坡向和坡度)的变化,所引起的气候垂直变化也并不都是完全均一的。一般,是按与气候条件相适应的优势植被类型确定垂直带。

3.1 植被分布的垂直带

早在 18 世纪末, A. von Humboldt 就已描述了热带美洲安第斯山脉的植被垂直带。因为比较完整, 可以作为一个模式加以介绍:

(1) 山地 600 m 高处, 分布着热带雨林, 森林中有大量的棕榈、香蕉等热带植物, 这里全年温度大约保持在 27℃ 左右;

(2) 海拔 600 ~ 1 200 m 之间, 占优势的是亚热带森林, 森林中含有木本蕨类和榕树;

(3) 1200 ~ 1 900 m, 是以桃金娘科和樟科的乔木为优势的森林;

(4) 1900 ~ 2 500 m 高处, 为常绿阔叶林所占据, 全年平均温度大约为 19℃;

(5) 海拔 2 500 m 开始, 为落叶阔叶林, 年平均温度约 16℃, 落叶阔叶林一直分布到 3100 m;

(6) 3 100 ~ 3 700 m 处是最后的一个森林带, 年平均温度大约 13℃, 以针叶林占优势;

(7) 3 700 ~ 4 100 m 之间, 在森林带以上, 分布着以杜鹃属植物为主的常绿和落叶的高山灌丛, 年平均温度约 8.5℃;

(8) 4 400 ~ 4 800 m, 高山草地, 年平均温度约为 4.5℃;

(9) 海拔 4 800 m 以上, 年平均温度约 1.5℃, 仅见低等植物, 是永久积雪和冰川区域。

随着海拔的升高, 群落高度降低, 群落的结构愈来愈简单, 种类减少。每一座高山, 只要山顶存在着永久雪盖, 森林群落的乔木分布就有一个上限, 称为树线。树线以上, 还有高山灌丛与高山草地, 这就是绿色植物分布的最上限。由此而上, 常年为冰雪所覆盖, 其下限称为永久雪线。在永久雪线以下, 有一个冬季才有积雪而夏季积雪消融的区域, 其下限称为季节性雪线。雪线的海拔高度随纬度而不同, 低纬度地区约在海拔 5 000 m 左右, 随着由赤道到极地纬度的增高, 山地雪线的海拔高度逐渐下降, 树线的高度也依次下降。

植被分布的垂直地带均以水平地带为基带。不同纬度起点的山地植被带多寡不同, 越近赤道地区, 高山上的垂直带越多, 由赤道至极地逐渐推移, 山地垂直带的数目越趋减少, 到了极地, 则整个山体为冰雪封盖, 只有近山麓处的一个植被带——冻原带。

3.2 植被垂直带与水平带

从上述植被的垂直分布序列中, 我们可以发现植被在垂直方向上的成带分布与地球上植被水平分布顺序有其相应性。

如果以赤道的高山植被垂直带与湿润地区赤道到极地的水平植被带分别作一比较, 可以看出: 自平地至山顶和自低纬度到高纬度的排列顺序大致上相似(图 7-4), 垂直带与水平带上相应的植被类型, 在外貌上也是基本相似的。其原因在于纬度和高度上, 在热量递减方面, 有其相似之处。

虽然植被分布的垂直带与水平带之间有着一定程度上的相似性, 但是在它们之间

仍存在着差异。

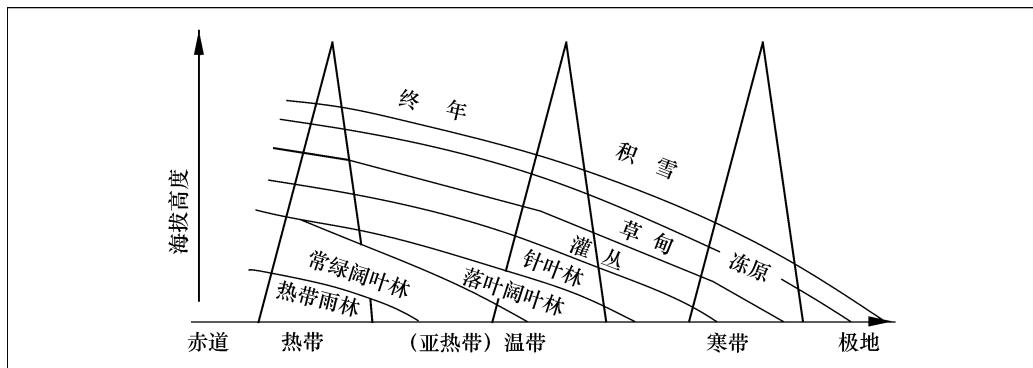


图 7-4 植被垂直带和水平带相应的示意图

(1) 引起纬度带形成的环境因素和引起垂直带形成的环境因素，在性质、数量以及配合状况上都是不尽相同的：① 虽然从赤道到极地和从山麓到山顶，年平均温度都是依次降低的，但其他气候因素的周期性变化各不相同。例如，随着由赤道到极地的推移，发生了一年中的季节变化，在具有季节变动的地区，山地也保持着季节的变化。只是，如果在平原没有冬季（亚热带），在山上就有冬季，如果在平原已有冬季（温带），则山上的冬季就比较长。② 光的周期性区别也特别明显。由赤道往极地，夏季白天逐渐延长，冬季则黑夜延长，最后，在极圈外，出现了长期的极昼和极夜，而在低纬度山地，仍保持着可以在平原上看到的白天和黑夜的交替节律。

(2) 纬度带和垂直带的宽度不同：纬度带的宽度以几百千米计，很少是几十千米的；垂直带的宽度是以几百米计，很少是几千米的。

(3) 纬度带相对地不间断，而垂直带则具有较大的间断性。纬度带伸展了很大的距离，绝大部分是连续成片的；而山地垂直带的植被，因受山地所处的山河位置、山体形态、海拔高低、中小地形变化及坡度、坡向等因素的影响，常使垂直带的分布界限并不是很均匀齐一，而是在一个较宽的海拔高度范围内变动，垂直带间植被类型的交错和镶嵌过渡现象常常十分明显。

由此可见，垂直带与水平带植被类型分布上的相似性，只不过是植被的优势生活型和外貌基本相似。但在相应的两个植被带中，植物群落的植物种类成分和群落的生态结构是并不一样的。

栽培的人工群落，它们的分布也受制于气候条件。但是，一年生作物群落和某些多年生作物群落，它们只栽培于一年中某一个生长时期，因此无论在水平带或垂直带上，同一个种的作物群落分布幅度较天然植被要大得多，它们在分布上的差异由同一个种的不同品种表现出来。

3.3 经度对植被垂直带谱的影响

在纬度位置相同的情况下，经度位置对于山系的植被垂直带谱，也有着显著的影

响。例如,我国东部吉林的长白山与西部新疆天山都位于北纬42°左右,但因所处经度地带不同,山地垂直带谱明显不同。

长白山占东经128°,离海岸很近,其垂直带的起点植被为针叶、落叶阔叶混交林,垂直带谱自下而上为:针叶、落叶阔叶混交林带(海拔200~1 100 m)—山地寒温性针叶林带(1 100~1 800 m)—亚高山岳桦林带(1 800~2 100 m)—高山灌丛带(2 100~2 300 m)—高山矮灌木冻原带(2 300~2 691 m)。

天山中段占东经86°,位于内陆,基带属荒漠带。天山中段山地北坡的植被垂直带谱如下:荒漠带(海拔500~1 000 m,包括白琐琐砂荒漠、假木贼砾质荒漠和蒿属荒漠)—山地荒漠草原和山地草原带(1 000~1 700 m)—山地针叶林(云杉林)带(1 700~2 700 m)—亚高山草甸带(2 700~3 000 m)—高山草甸、高山垫状植被和终年冰雪带(3 000~3 800 m)。

可以看出,经度起点的植被垂直带,向上首先变为同纬度的海洋型植被(即近海洋处同高度的植被类型),而后,随着海拔的增高,出现与纬度地带性相应的植被带。这是因为经度带山地随着海拔的上升,在温度降低的同时,水湿条件增加,逐渐离开经度地带干旱气候的影响。所以,山地上部的垂直带植被类型和同纬度的其他山地是基本上相似的。

4 地带性植被的过渡类型

自然地带之间的热量和水分条件的变化不是决然断然的:温度从赤道到极地依次降低,雨量从海洋到内陆依次减少,加之地形变化所造成的局部生境,常会使得两个植被地带接触面的一定范围内形成过渡性的植被类型。植被过渡的形式有两种:混交过渡、镶嵌过渡。

4.1 纬度地带性植被的过渡带

以欧亚大陆为例,纬度地带性植被的过渡带表现为:在针叶林和落叶阔叶林之间,形成了针叶、落叶阔叶混交林带;在落叶阔叶林与常绿阔叶林之间,形成了常绿阔叶、落叶阔叶混交林带;在常绿阔叶林带之中,也有许多过渡带。我国的亚热带最为辽阔,大约占北纬22~33°之间,在我国东部,气候带可以进一步划分为北亚热带、中亚热带及南亚热带,三带虽同属于常绿阔叶林植被,但在群落的种类组成和层片结构上显然有异。北亚热带的常绿阔叶林中,混生一定的落叶阔叶林层片,而南亚热带常绿阔叶林中,混生一定的热带植物成分。

在亚热带常绿阔叶林和热带雨林之间,也有过渡带。这些过渡带在我国东部沿海地区,如福建、广东等地,建群层片中除了照叶林的成分外,还混生有热带成分,而下层植物基本就是雨林常见的植物;群落结构上,林冠参差不齐,藤本附生植物发达,茎花、板根等均有所见,只是不如热带地区发达。而热带雨林和季雨林的交错区间,过渡现象也是存在的,主要表现在落叶树种的增减和季节性变化。

4.2 经度地带性植被的过渡带

在欧亚大陆上,森林带和草原带之间,存在着一个森林草原带;在草原带和荒漠带之间的半草原化荒漠带,就其性质而言,也是一个过渡植被带。至于植被的过渡性类型,就更为多样。例如,从草原到沼泽,其间过渡类型大致是:荒漠化草原→(真草原)→草甸化草原→草原化草甸→(真草甸)→沼泽化草甸→(沼泽)。

5 区域性植物群落的分布

地带性规律存在于每一个区域,而我们经常接触和研究的正是区域的植被多样性问题。

5.1 区域性的植物群落调查

在对一个新的区域进行植被调查研究之前,要尽量收集当地的气象,土壤,水文,地质,农、林、牧、副、渔业,植物区系以及当地利用植被等方面的资料,以获得一个轮廓的了解。在实施植被调查研究时,采取“重点深入,副点对照,一般了解”的方法,对调查区的主要群落类型进行调查,一般的步骤是:路线踏察—选点取样—样地观测记载。

在这里,要强调指出群落调查的取样技术。在一个区域中,植被类型或多或少,各个类型分布的面积或大或小,都要按一定的规格取样以获得数据,这就有一个取样的标准与方法的问题。

既然是样地,当然要求它有代表性和典型性,至少应该能够代表它周围同类型的一片。因而分布面积越大的类型,就越需要更多的样地。至于样地的典型性,视研究的目的而定,一般要求是该类型群落的组成种类较齐全,群落结构较完整。

在植被较为单纯一致的北方地区,也有采取随机取样的方法,以求客观。Raunkiaer研究草地群落结构所得的频度定律是一个著名的例子(见第四章)。以后,也出现了各种根据统计学原理所作的取样方法设计,或者是定向等距离采样,或者是根据地图建立随机取样的框架,到现场找到预定的点。使用随机取样的先决条件是,当地天然植被必须有足够大的面积,而且结构均匀。

总之,究竟采用什么样的标准和方法,要根据所要解决的问题而定。重要的是,所采集的各组样地要能够反映所代表的植被类型的总体特征。

5.2 区域内植被类型的多样性分析

任何一个区域,植被类型都是多种多样的。在样地资料归类整理后,首先要区分地带性和非地带性类型,以及它们分布的格局。在地带范围内任何一个地区,水平地带性植被主要占据宽广的分水岭(如高原)、平原以及多山地区的开阔平地。这些平坦的地段,接受大气候的影响比较均匀一致,具有地带的代表性。在这类地段上分布的原生植被类型,即为“显域植被”(地带性植被,Zonal Vegetation)。在上一章介绍的植被类型中,除沼泽和水生草本群落外,都是地带性植被类型或称显域植被。垂直地带性植被在

山地占据相应的海拔高度范围,是山地各垂直带的显域植被。

在已开发地区,可能这些群落已没有成片的天然分布,那么就需要从其他方面去找线索。例如从村落、寺庙保留的小片天然林或零星树木推测,或者从山地保留下来的森林,按垂直分布规律向下推断,等等。当然,根据一些线索所作的推断,只能提供地带性类型的一般概念,不可能具体到一个群落,但通过推断所作的确定仍然是必需的。

至于非地带性植被类型,情况就比较多样了。某些群落类型可能是在本地带占优势,而在相邻地带只是楔入或零散分布,这在两个植被带连接的一定范围内常见,这种超越地带分布的植被片段(Fragment),称之为“隐域植被”(Intraazonal Vegetation)。还有一种情况,是在各个地带都可能存在,而本身不能形成为一个植被带,则称为“泛域植被”(Azonal Vegetation),例如湖泊的水生植被和沼泽。影响它们分布的主导因素,主要是各种地形条件或基质条件形成的局部生境。上面所说的,都是天然的相对稳定的原生植物群落。

由于人为的原因,还形成多种多样的次生植物群落,它们以一定的演替系列与原生植物群落联系。次生群落的分布状况和形成原因十分多样,但共同特点是:组成群落的主要树种都是阳性树种,都能适应较干燥和贫瘠的土壤条件,所以扩展的速度快、范围大。其中,有些次生植被类型在某些地区广泛分布,例如,我国东北山地的杨、桦林;亚热带东南地区的马尾松林;以云贵高原为中心,包括四川、广西部分地区的云南松林等。它们现有的大面积分布,是原生的常绿阔叶林受到破坏后所致,在干扰因素继续存在的条件下,可以延续相当长的时期,可以称之为“持久性次生类型”。

在分析某一区的次生群落时,应同时注意到它们的形成原因和现有分布状况,以便进一步研究它们在资源消退和生态功能衰退的趋势,为生态建设提供科学依据。

5.3 地形对群落分布的影响

在生态因子中,地形并不是一个直接作用于植被的因子,但因地形变化而引起生境水、热条件的再分配,形成了局部特殊的小气候和土壤条件,从而影响了植物群落的分布。

5.3.1 大地形对群落分布的影响

大地形主要构成山地植被垂直带的分布。大的山脉对气候特别是气流运行有阻挡作用,所引起的温、湿度条件的变化非常明显,常常成为气候和植被区域的分界线。例如,我国的秦岭山脉,以东西横贯而造成南北气候与植被的差异;云南的高黎贡山山脉,南北纵贯而造成东西两侧气候和植被的差异。世界各地一些巨大的山脉均有同样作用。大地形和中地形对植被分布的影响,主要是由于地面起伏形成了局部生境条件,例如坡向、坡度、沟谷、洼地等方面的变化,造成了山地生境的复杂多样,影响着植物群落的分布。

处于不同纬度带的山地,坡向的作用并不相同。例如,在中纬度地区,高大山体南、北二坡面植被垂直带的海拔高度并不一致,北坡上,北方类型的植被带所占海拔高度要比南坡上低一些。这是因为,北坡上接受了北方气候影响,相对比较冷湿,土层也较厚,常称为阴坡,植物群落则具有更多中性和湿性的特征;而南坡更多接受南方气候影响,

比较温暖干燥,土层也较薄,则为阳坡,阳坡上的群落具有喜暖耐旱的特征。东坡和西坡按其生境条件处于过渡地位,但是因为太阳在下午照射西坡,下午日光的晒热作用要比上午更加强烈,西坡比东坡较暖较干。因此,常称东坡为半阴坡,而西坡为半阳坡。就水分条件而言,一个地区的干湿季越明显,干季越长或全年干燥,则不同坡向的差异就越明显,对群落分布的影响也就越大。在各种地形状况下,植物群落都会由其组成和结构反映出生境的特点,可以利用群落对生境的指示作用,研究土地的合理利用问题。

在多山地区,河谷及其两侧山地因多样的局部生境,是植物分布的通道,同时也造成了植被的跨带分布。特别是人迹少见的河谷,常常会保留一些有价值的孑遗植物和古老植被。



资料框

地形的基本划分

山地地形,通常按绝对高度作如下划分:

极高山	大于 5 000 m	高 山	3 500 ~ 5 000 m	中 山	1 000 ~ 3 500 m
低 山	300 ~ 1 000 m	丘 陵	小于 500 m		

可以按地形的起伏形态划分:

巨地形——平面宽度以数十或数百千米计;垂直高度以数百和数千米计,相当于大型的地理景观。这类地形可以用 1:1 000 000 以上比例尺的地图表示出来。

大地形——平面宽度从 200 m 到 10 km 或者更多;垂直高度从几十米到百米,很少达到数百米。例如河流的分水岭、阶地等。可用 1:10 000 到 1:50 000 比例尺的地图来表示。

中地形——平面宽度从数十米到 200 m;垂直高度从 2 m 到 20 m。可用 1:5 000 到 1:10 000 比例尺的地图表示。

小地形——平面宽度从 2 m 到 50 m;垂直高度一般不超过 1 m。可用 1:500 比例尺的地图来表示。

微地形——平面宽度从 10 cm 到 2 m;垂直的差异从数厘米到 1 m。可在百分之一或更大比例的地图上表示。

也可按坡度和相对高度划分出以下四个地形的基本类型:

平地——坡度不超过 0.5 度;

丘陵地——相对高度 200 m 以下;

山地——相对高度超过 200 m;

坡地——平坡(坡度 2 ~ 7 度)、缓坡(坡度 7 ~ 15 度)、山地(相对高度 200 米以上)、陡坡(坡度 15 ~ 40 度)、峭壁(坡度超过 40 度)。

平原以小地形和微地形的变化为主。越是高大的山体,因为地形层层套结,其地形变化就越是复杂。

5.3.2 中、小地形对群落分布的影响

中、小地形对植物群落分布的影响主要是使群落分布形成生态系列和群落复合体。

(1) 生态系列(Ecological Series):指在一个连续的地形条件下,由于某一主导因子的递增或递减,形成了群落依次分布的系列。例如,在地形较平缓的湖泊到湖岸,随着小地形的缓慢改变,水分条件逐渐变化,植物群落的不同类型也随之在空间上顺序排列。常可见到水生群落—湿生群落—陆地群落的分布序列;在北方的河流和漫滩上,常见草甸化沼泽—草甸—草甸化草原—草原的生态系列,等等。可见群落在时间上变化的同时,也在空间上改变位置,群落的演替和分布是有紧密联系的。

(2) 群落复合体(Community Complex):在一定地段上,因小地形有规律地起伏,不同植物群落片断交错分布,重复出现。这一分布状况称为群落复合体。它与生态系列的不同之处,在于生境中主导因子的变化并不在一个连续的平面上,因而不能形成各类群落的带状或环状的系列分布。例如,因小地形的变化,盐渍地上地毡状分布着各种植物群落,是由于土壤的不同盐渍化程度而产生的;草原上的群落复合体主要决定于土壤的水分条件,而水分条件的变化也是因地形的起伏所引起的。

复合体以小地形的重复变化为转移,是群落的一种分布现象。可以在植被制图时作为一个上图单位使用,但它本身不是一个植被分类单位,不能混淆。

5.4 植物群落的边界

群落边界一般是由群落优势种的分布边界来判定。在自然界,存在两种情况:一种是边界明显,另一种是不明显,即逐渐过渡的。一般说,地形变化越急剧,群落的边界也越明显。在地形条件基本一致的情况下,也会由于土壤的质地、母岩的性质、盐渍化程度等因素而出现明显的群落边界。不明显的群落边界通常都是由于环境条件的变化是逐渐而连续、相邻的两个群落混交过渡而形成的。但是,即便在两个植物群落间的过渡地段,也必然存在着某种界限。在这条界限两侧,每一群落都以同等的程度朝着对立的群落发生变化,可以根据群落优势种的数量变化结合环境条件来加以确定。

6 植被区划

陆地上的植被,不仅可以根据其植物种类的组成、群落结构以及对环境的适应关系等进行系统的分类,并划分为各种植被类型,并还有必要根据植被类型空间分布及其组合特征进行区域划分,显示出现阶段植被的分布与环境条件以及植被类型之间的关系,由此了解植被资源特点,从而为地区的合理开发和生态恢复提供可靠的科学依据。

6.1 植被区划的原则和依据

6.1.1 植被区划的原则

(1) 区域分异原则 植被区划是在一定地段上依据植被类型及其地理分布的特征

划分出高、中、低各级彼此有区别,但在内部具有相对一致性的植被类型及其有规律组合的植被地理区。地球上三向地带性规律是形成植被地域分异的基础。在空间尺度上,任一植被类型都与该区域,甚至更大范围的自然环境相关,不同的区划单位各具有独特的植被及其地理配置特征,植被随着区域所处的地理位置和地形状态的不同,彼此在地面上有规律地排列着,区划所划分的单位具有在空间上的连续性、完整性和不重复性。

(2) 发生学原则 自然环境是植被形成和分异的物质基础,虽然在特定区域内生态环境状况一致,但由于自然因素的差别和人类活动的影响,使得区域内植被类型的物种构成、群落结构存在某些相似性和差异性。在进行植被区划时,要根据自然地域分异规律的一般原理,结合地域的实际进行。区划既要考虑其在空间上的分离性,又要考虑不同地区在历史发生、能量流动、元素迁移及其植被演替上的联系。划分出来的每一个地域,都应该是一个统一发生体,具有“发生”上的共性,包括区域的自然地理特点,植被类型、结构、相互关系以及与生态环境紧密相关的资源态势和以植被为主的自然生产力的分布格局等。

(3) 综合性和主导因子原则 任何地区的植被,总是综合反应着该地区的水平地带性特征。但复杂的地势和地貌引起的水、热差异十分剧烈,植被区划必须既有综合的观点又要把握住其主导作用的因素与特征。区划首先要反映热量 - 水分综合条件的植被水平地带性差异,同时也要反映由于地势和地貌差异而引起的植被的非地带性特征。

6.1.2 植被区划的依据

(1) 植被类型 植被区划以植被类型及其空间分布规律为基础,强调植被的地域分异性。任何地区的植被都是地带性植被和非地带性植被的组合。植被区划一般以地带性植被为区域植被的主体,结合非地带性植被类型,综合考虑它们的形成原因、分布特点和类型间的相互关系,包括植被类型的空间组合、演替系列、与原生植被类型的关系,以及各类型群落的结构和功能的关系。

植被类型的高级单位,尤其是反映大气候条件的地带性植被类型,是植被区划高级单位的依据;植被分类的中、低级单位,则是植被区划中中、低级单位的依据。在各种天然植被已遭到严重破坏的地区,各种栽培植被也是植被分区的重要参考。

(2) 植被的植物区系成分 群落中植物种类的区系成分反映了群落的地理 - 历史特点。一般,在植被区划中比较重视群落的建群种、优势种,以及一些“标志种”的地理 - 历史成分,但也注意某些数量虽少的地区特有种和孑遗种。植被区划与植物区系分区有密切的相关性。

(3) 环境条件 植被是在一定的气候、地貌、地质、土壤等综合作用下存在,因此,一些重要气候指标:如温度、降水及其季节分配,以及积温、无霜期、干燥度等都是植被区划的重要参考指标。在考虑地区的环境条件时,植被区划应当与气候、地貌(大的地貌单元和地貌组合)、土壤等自然地理要素相符合。

6.2 中国植被分区的单位和系统

6.2.1 中国植被分区的单位

目前,各国所采用的植被分区的单位、系统及命名并不一致。俄罗斯的植被区划单位由上而下划分为:植被区域,以种类成分中科的组成为特征,与区系区相近;植被带,以纬度地带性植被的主要层片结构为依据;植被省,以群系为依据;植被县,以群丛为依据,并结合地形和土壤;植被小区,划分原则与上一级相同,更注意地形和母质的差异。Braun-Blanquet 和 Schmithusen 的植被区划单位是自下而上划分的,分为:植被小区,以自然植被的顶级群落为依据;植被州,以地带性群丛及地区特有种为依据;植被省,以至少有特有的顶级群落和地区特有种为依据;植被界,最高植被区划单位,以群落纲和群落纲组为依据。

我国的植被区划按照先地带性、后非地带性;先水平地带性、后垂直地带性;先高级植被分类单位、后低级植被单位;先大气候(水、热条件)、后地貌、基质的顺序,采用由高到低的三级制:

第一级 植被区域(Region) 以一个或两个“植被型”占优势的广大水平植被地域,并有一定的、占优势的植物区系成分,是大气候热量和水分综合影响所决定的植被高级地域分异体,其中可以划分亚区域。在我国,通常是按水分条件(降水的季节分配、干湿程度等)及植物区系成分的差异而引起的地域分异而划分。植被区域的命名式为:热量带 + 占优势的植被型 + “区域”;亚区域则为:水分相性(东、西部等) + 地带性植被型 + “亚区域”,例如:亚热带常绿阔叶林区域,西部常绿阔叶林亚区域。

第二级 植被地带(Zone) 主要根据植被区域或亚区域内由于显域的植被型或亚型的差异而划分。在某些情况下可以划分亚地带。其命名式为:区域内热量分异带 + 地带性植被亚型(或植被型) + “地带”或“亚地带”,例如:中亚热带常绿阔叶林地带,中亚热带北部常绿阔叶林亚地带。

第三级 植被区(Province) 为植被地带内的分异,主要根据占优势的中级植被分类单位(如群系、群系组)或其结合来划分。其组合特点包括了山地垂直带和非地带性植被。其命名式为:地理或行政区简称 + 大地貌 + 植被亚型或群系组 + “区”,例如:滇中高原盆谷青冈林区。

6.2.2 中国植被分区的系统

按照前述中国植被区划的原则和单位,我国划分为 8 个植被区域(包括 16 个植被亚区域)、18 个植被地带(包括 8 个植被亚地带)和 85 个植被区。全国的植被区划单位系统如下:

- I. 寒温带针叶林区域
 - I A. 南寒温带落叶针叶林地帶
- II. 温带针阔叶混交林区域
 - II A. 温带针阔混叶混交林地帶
 - II A i. 温带北部针阔叶混交林亚地帶
 - II B i. 温带南部针阔叶混交林亚地帶
- III. 暖温带落叶阔叶林区域
 - III A. 暖温带落叶阔叶林地帶
 - III A i. 暖温带北部落叶栎林亚地帶
 - III B i. 暖温带南部落叶栎林亚地帶
- IV. 亚热带常绿阔叶林区域
 - IV A. 东部(湿润)常绿阔叶林亚区域
 - IV A i. 北亚热带常绿落叶阔叶混交林地帶
 - IV A ii. 中亚热带常绿阔叶林地帶
 - IV A ii a. 中亚热带常绿阔叶林北部亚地帶
 - IV A ii b. 中亚热带常绿阔叶林南部亚地帶
 - IV A iii. 南亚热带季风常绿阔叶林地帶
 - IV B. 西部(半湿润)常绿阔叶林亚区域
 - IV B i. 中亚热带常绿阔叶林地帶
 - IV B ii. 南亚热带季风常绿阔叶林地帶
- V. 热带季雨林、雨林区域
 - V A. 东部(偏湿性)季雨林、雨林亚区域
 - V A i. 北热带半常绿季雨林、湿润雨林地帶
 - V A ii. 南热带季雨林、湿润雨林地帶
 - V B. 西部(偏干性)季雨林、雨林亚区域
 - V B i. 北热带季节雨林、半常绿季雨林地帶
 - V C. 南海珊瑚岛植被亚区域
 - V C i. 季风热带珊瑚岛植被地帶
 - V C ii. 赤道热带珊瑚岛植被地帶
- VI. 温带草原区域
 - VI A. 东部草原亚区域
 - VI A i. 温带草原地帶
 - VI A i a. 温带北部草原亚地帶
 - VI A i b. 温带南部草原亚地帶
 - VI B. 西部草原亚区域
 - VI B i. 温带草原地帶
- VII. 温带荒漠区域
 - VII A. 西部荒漠亚区域

- VII A i . 温带半灌木、小乔木荒漠地带
- VII B . 东部荒漠亚区域
 - VII B i . 温带半灌木、灌木荒漠地带
 - VII B ii . 暖温带灌木、半灌木荒漠地带
- VIII . 青藏高原高寒植被区域
 - VIII A . 高原东南部山地寒温性针叶林亚区域
 - VIII A i . 山地寒温性针叶林地带
 - VIII B . 高原东部高寒灌丛、草甸亚区域
 - VIII B i . 高寒灌丛、草甸地带
 - VIII C . 高原中部草原亚区域
 - VIII C i . 高寒草原地带
 - VIII C ii . 温性草原地带
 - VIII D . 高原西北部荒漠亚区域
 - VIII D i . 高寒荒漠地带
 - VIII D ii . 温性荒漠地带

6.3 植被区划成果的应用

植被是自然生产力的综合反映,植被区划是地区性植被分布研究结果的总结。植被分区不仅可显现植被形成与一定环境条件的关系,同时也可揭示特定地区植被的起源和分布与邻近地区的关系。因此,植被区划的结果是地区植被资源的管理和利用、生态环境保护,以及生态建设规划的科学依据,是实施可持续发展战略的重要基础工作之一。

6.3.1 生态评价

生态评价是我国自然资源合理开发利用的重要基础。如流域水资源开发利用、矿产资源开发利用、生物资源开发利用、大型工程项目建设、公路修建等,在规划和可行性研究阶段都必须进行严格的生态评价。

所谓“生态评价”主要是以自然生产力合理布局为核心,按“资源的可持续利用和优良的生态环境”的标准,建立评价的指标体系。针对区域的生态环境特点和空间分异规律,定量分析各区域中生态系统类型的空间布局、开发利用状况及其合理性程度,对评价区域的总体状况作出结论。

植被区划对评价各地区生物生产力及植被资源的空间分布是必不可少的。在评价中,应用植被区划可详细地分析区域中植被的组合规律及其与环境条件的关系,结合社会经济发展的需要,分析现有植被类型的空间结构、资源分布和生产潜力,对各种自然资源开发可能对其造成的影响作出确切的评价,对不合理的部分进行“诊断”,因地制宜地制定出解决问题的途径,促进区域的自然资源开发与生态环境保护协调发展。

6.3.2 生态功能区划

生态功能区划是根据区域的生态环境要素、生态环境敏感性与生态服务功能的空

间分异规律,将区域划分成不同生态功能区的过程。

生态功能区划的目的是使区域最大限度地发挥生态系统在资源保障和环境支持这两大方面的生态服务功能,为制定区域生态环境保护与建设规划,维护区域生态安全,以及资源合理利用与工农业生产布局、保育区域生态环境等提供科学依据,并为环境管理部门和决策部门提供管理信息和管理手段。

我国现在实行的“生态功能区划”,按生态区—生态小区—生态功能区三级进行地域划分。其中Ⅰ、Ⅱ两级是生态本底的划分,基本是以植被区划为基础进行划分的。

生态功能区划中的Ⅰ级区一般表现为生物气候带。生物气候带是在纬度、大气环流特点及大地势结构影响之下形成的,在同一个带内,具有相似的垂直带结构、表征地带特征的土类和植被类型,以及与地带性的土类和植被类型相对应的热量、气温和水分组合。生物气候带内由于地理位置和地形条件不同,使地带内的不同生物气候特点或其组合上产生明显差异。这是在生物气候之内的“生态区”分异的重要基础。

生态功能区的Ⅱ级区(亚区)的划分主要依据生态系统类型的组合或结构,这种生态系统类型的组合和结构是以植被为表征的,包括山地垂直带和非地带性植被的特点和地域差异。在Ⅰ级生态区内,由于地貌差异所引起的气温和水分条件配置的特点、土壤和植被组合的特点,以及土地类型和土地资源组合的特点,都比较一致,是区域中生态保护和生态恢复的方向和依据。

生态功能区划的Ⅲ级区(生态功能区),是在区域植被组合规律相对一致的前提下,根据不同地区的生态服务功能、生态敏感性和生态脆弱性进行划分。这是在不同的生态亚区内,由于地表切割程度、山脉和河谷的走势、岩性对地貌发育的影响等各个方面引起的生态亚区内的分异。不同生态功能区主要反映区域在水源涵养、土壤保持、生物多样性保护、天然林保护和生态农业建设等方面的功能。

6.3.3 生态保护和管理

植被区划是生态保护和管理的重要基础。可根据植被区域特征,确定自然保护区的核心区、过渡区和试验区;根据水源涵养、水文调蓄、土壤保持、荒漠化控制等方面的要求,确定所划定的植被分区中的生物多样性集中地、土壤侵蚀、沙漠化、石漠化、盐渍化、酸雨敏感性等“生态敏感区”;根据植被的组合规律和演替规律,提出区域的生态恢复方向和生态建设目标,为自然生产力的合理布局和维护区域的生态安全提供科学依据。



小结

地球表面的环境条件复杂多样,植被的类型及其分布状况也就十分多样。植被大范围的分布以成带现象为主。决定植被成带分布的是气候条件,主要是热量、水分及其配合状况。地球上的气候条件按纬度、经度与高度三个方向改变,植被也沿着这三个方向交替分布,前两者构成植被分布的水平地带性,后者构成垂直地带性。

各个植被带内的植被的区域性分布为“隐域性”或“非地带性”植被类型,影响它们

分布的主导因素,主要是各种地形条件或基质条件形成的局部生境。

陆地上的植被,可以根据植被类型空间分布及其组合特征进行区域划分。植被区划可反映环境条件以及植被类型之间的关系和区域中植被资源特点,是地区自然资源的合理开发,生态评价、规划和恢复的科学依据。

思考题

1. 植被的水平地带性和垂直地带性之间有何联系和区别?
2. 在进行地区植被分布的研究中,如何处理各种次生植被类型?
3. 简述地形对植被分布的影响。
4. 简述植被区划的要点及其在生态建设和管理中的作用。

推荐读物

1. 宋永昌. 2001. 植被生态学. 上海:华东师范大学出版社,485 - 547
2. 沃尔特 H. 著. 1984. 世界植被. 中国科学院植物研究所生态室译. 北京:科学出版社
3. 阎传海. 2001. 植物地理学. 北京:科学出版社
4. 吴征镒. 1980. 中国植被. 北京:科学出版社,749 - 758
5. 伍光和,田连恕,等. 2000. 自然地理学. 3 版. 北京:高等教育出版社,1 - 62
6. Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读:Chapter 20 Major vegetation types of North America, 558 - 635)

推荐网络资源

1. 世界植被: http://www.blueplanetbiomes.org/world_biomes.htm
2. Unique Plants of the Biomes-Lesson Plan Library: <http://school.discoveryeducation.com/lessonplans/programs/plantsofthebiomes/>
3. 美国地质调查局和内务部,Field Guide to the Plant Community Types of Voyageurs National Park; <http://pubs.usgs.gov/tm/2007/tm2a4/>
4. 珍稀植物群落类型图研究案例:Vegetation map of the rare plant community types in the Pryor Mountains and Pryor Mountain desert, Carbon County, Montana: <http://www.archive.org/details/pryormapofr00lesirich>



第三部分 植物种群生态

群落是由不同生物的种群相互作用、动态发展形成的结构功能体。一个群落的结构层次及其在生态系统中的功能水平是由构成它的种群为内因所驱动造就的。种群是当代植物生态学研究的重点和热点。

种群是指在特定空间里能够自由交配、繁殖后代的同种生物的个体集合。它既是物种存在的实体形式，也是物种变异进化的单位，还是物种适应环境发展的基础。种群是从个体到群落及生态系统的联系纽带，也是群落及生态系统的根本组成单元。种群生态学关注的就是在特定区域的同种生物的个体群与环境相互作用的生态过程和机制。

植物种群的研究包括两方面，一方面侧重种群数量特征的变化研究，一般称为植物种群生物学，主要探讨种群的数量动态和消长规律，包含植物繁殖的个体数量变化以及伴随种群个体营养生长而出现的生物量变化；另外一方面侧重种群质量特征的变化研究，一般称为植物种群遗传学，主要探讨种群的分化、适应和进化。后者往往和种内分化（如生态型）及物种的形成联系起来。植物的种群动态是在特定环境中种群数量和质量相互作用的结果。种群统计学和种群遗传学是研究种群生态的重要手段，并在此基础上诞生出新型交叉学科，如生态遗传学（或遗传生态学）、进化生态学、基因地理学等。

植物种群生态研究在农林业生产、草场管理、病虫害防治、环境保护、濒危物种保护与管理等方面具有重要的理论指导意义。

第八章 植物种群的分布与数量

本章目录

- 1 种群概念与植物种群的特点
 - 1. 1 种群的概念
 - 1. 2 种群的特征
 - 1. 3 植物种群的特性
- 2 种群的分布
 - 2. 1 种群的空间分布
 - 2. 2 种群内个体的分布格局
 - 2. 3 集合种群(Meta-种群)
- 3 植物种群的数量特征
 - 3. 1 植物种群的数量取样
 - 3. 2 种群的数量和密度
 - 3. 3 种群的年龄结构
 - 3. 4 植物的构件种群
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

种群(Population)是生物在自然界存在的形式和基本单位，植物种群是植物群落结构和功能的基本单元，是具体群落地段上生态位的实际占有者，同时又在不同的群落生态背景中适应分化。

种群研究始于对植物种群的研究，Karl Nageli 在 1874 就发表了关于植物种群数量动态的论文。但是，由于植物个体边界的不确定性、繁殖方式复杂、世代重叠等生物学特性，这一研究中断了。以后，种群研究一直以动物种群为主。直到 Harper(1977)提出构件理论以后，才使植物种群与动物种群的研究融会贯通起来。

一般来说，种群具有三个基本特征：

(1) 空间特征：种群具有一定的分布区域、分布形式和空间等级结构；

(2) 数量特征：种群在单位面积上(空间内)有一定的个体数量，并将随时间而发生变化；

(3) 遗传特征：种群有特定的基因构成，种群内的所有个体具有一个共同的基因库，基因频率具有空间分布型，并随时间而变化(进化)。

对植物种群生态的研究，最终是要说明植物种群的动态分化与适应的过程。

1 种群概念与植物种群的特点

种群是一个特定区域中由一个物种构成的具有独特性质的生物群体。自然种群的数量统计往往是群落分析的基础。因此，

首先应明确种群的概念以及植物种群的特点。

1.1 种群的概念

种群的一般定义是“同物种个体的集合”，指某一特定时间内某一特定区域中由同一物种构成的个体群，它们具有共享同一基因库或存在潜在随机交配能力的独特性质。植物种群的概念与此相符。在不同的学科领域，往往用不同的名词来表示种群这个概念，如在分类及系统生物学中用“居群”，在遗传学中用“群体”（群体遗传学领域），还有用“人口”、“虫口”等。

种群一方面可以从抽象的意义上来理解，仅指个体组合成的集合群，如 Odum (1983) 划分的生命系统等级层次中所指的概念。另一方面，种群也应用于具体的对象，在这种情况下，种群在时间和空间上的界限多少是以研究是否方便来划分的，具有很大的人为随意性，常使得种群的边界变得模糊不清，也在一定程度上引起了种群概念的扩大化，造成一定的混乱。而且，这种人为的划分可能忽略种群分布的连续性，不能真实地反映种群的结构。但在确定种群时，人为主观因素的介入是不可避免的。现代种群研究的含义，是“自然种群”、“实验种群”和“理论种群”三位一体相互补充构成的。

实际上，任何植物的自然种群都是自然植物群落整体中的一个成员，其特征和过程必定与生存的群落环境不可分割。因此，Rabotnov (1945) 曾定义过群落种群 (Coenopopulation) 的概念，指凡是在某个植物群落中的任一个种的所有不同年龄状态的个体的集合，都是一个特定的群落种群。

1.2 种群的特征

种群的基本特征包含遗传和生态两个方面，遗传方面指的是保持种群内个体间遗传内聚力的随机交配，是种群保持物种独立界限和共享同一基因库的基础；生态方面指的是种群的生态特性，是描述具体种群生态特质的基础，具体包括：

- (1) 空间性质：区域的和生长的空间范围和边界，反映出相应的生态耐受性和适应范围，以及个体间基因交换的强度和亲缘关系的远近；
- (2) 数量特征：丰度、密度、个体或集合的大小、生物量等；
- (3) 分布性质：一个区域内均匀的（同质的）或异质的分布特征；
- (4) 物候学特征和节律性：种群在完成其生长和生命周期中的生命力大小和成功的程度，以及种群在年际和季节方面的特性；
- (5) “群居”性质或社会性质：多数植物具有聚集生长的特征，种群密度下降到某一临界值时，其授粉率、繁殖力随之下降；
- (6) 相互关联的性质：种内和种间关系，如竞争、传粉、捕食、互利等；
- (7) 动力学性质：表现为繁殖、死亡和迁入/迁出等，即种群的时间动态和空间扩张与收缩。

需要指出，种群虽然由个体组成，但个体存在的时间与种群的历史根本无法相提并论。种群并不等于个体的简单相加，而是具有自己的突现特性 (Emergent Property)，诸如数量统计特征、空间格局、种群行为、遗传变异和生活史对策等性质。

1.3 植物种群的特性

与动物不同的是,植物的生态生物学特点表现为:营固着生活,个体不能移动;自养性营养;具有无限的分生生长和多样的繁殖系统;具有构件结构和高度的表型可塑性。因此,植物种群的数量特征、空间分布、生活史策略等方面具有一定的特殊性。

1.3.1 植物是营固着生长的自养性生物

众所周知,植物是营固着生活的生物,绝大多数是自养性生物,植物生活所需的资源(光照、水分、各种营养物质等)只能从定居地周围获得。因此,植物与环境及植物间的相互作用也具有空间局限性。植物以其地下部分固定自身,一旦定居下来就不可能移动,只能以传播体进行迁移。漂浮植物可随水流漂移,具种翅、冠毛的种子可随风飞舞,某些植物的枝叶在外界刺激下会产生“行为”,但植物都不具有像动物个体那样逃避不利环境的自主移动性。植物只能以分化适应来应对环境变迁,主要靠控制组织器官生长的方向和数量来调整对空间的利用和回避不利影响。植物地上部分和地下部分的空间排列决定了对光、水和营养物质的利用效率,对个体的适应和生存具有重要意义。因此,植物种群的数量和动态与空间密切相关,空间异质性对植物种群的影响较为深刻。

1.3.2 植物体具有无限分生的能力

植物在发育过程中,细胞在结构和功能上发生特化,在这个过程中,具有分生能力的细胞构成分生组织,包括茎、根和侧枝的顶端,如使茎增粗的形成层和木栓形成层,以及单子叶植物茎和叶中的居间分生组织。从分生组织的来源来看,植物的分生组织有原生、初生和次生之分,原生分生组织是胚细胞保留下来的,初生分生组织是原生分生组织刚刚衍生形成的,而次生分生组织则是由成熟组织的细胞(薄壁细胞)反分化而形成的。由此可见,多种分生组织使植株具有不断生长的能力,叶片脱落、枝根折断或者根系受损都能自我修复,能重复发育中所经历的过程。更重要的是,植物的无限分生能力使植物可通过植株的某个部件复制出一个完整的个体,即无性系生长或克隆生长(Clonal Growth)。

1.3.3 植物是构件生物

20世纪60年代,Harper等人在进行浮萍(*Lemna*)的培养实验中建立了构件生物(Modular Organism)和单体生物(Unitary Organism)的概念,这是对生物个体特性再认识的结果。单体生物指的是一个合子经胚胎发育成熟后的生物体,其器官、组织各个部分的数量在整个生命阶段中保持不变,它们只存在大小不可逆转的增长,在形态结构上保持高度的稳定。构件生物的合子发育成幼体后,在其生长发育的各个阶段,可以通过其基本结构单位的反复形成而得到进一步的发育,如高等植物和某些低等动物。

构件理论强调同时从基株(Genet)和构件(Module)两个水平来认识植物种群的数量动态。基株是Keys和Harper(1974)首先采用的术语,用来描述一个合子发育而来的全部产物,即遗传个体(Genetic Individual)。不管合子的产物的大小如何,或者通过无性增殖形成了怎样的无性系,都只是一个基株。基株是与构件相对的术语,用于描述由

构件结构形成的整个植物体。从广义上讲,植物体上凡是具有潜在重复能力的亚单位均可视作构件,包括脱离母体可独立生长的无性系小株或分株(Ramet)或分蘖(Tiller),甚至是不同龄的小枝、叶和芽等,具体可依据植物的特性和研究目的,自由选择合适的构件单位。另外,构件之间具有个体间相互竞争资源的现象。



资料框

构件理论

植物种群的构件理论主要包括:

- (1) 高等植物及某些低等动物是构件生物。构件生物的生物体都是由重复的形态学单位或构件单位组成,它们的发育是通过其构件结构的反复形成而实现的。
- (2) 构件结构是多层次的。构件生物的生物体是一个多层次的构件系统。可根据研究目的和物种特性选择适当层次的构件单位作为研究对象。
- (3) 构件具有生死动态及年龄结构等种群特征。
- (4) 构件种群的年龄分布可反映出个体构件的活力,特定年龄的构件对基株生长发育的贡献大小,以及基株对邻体干扰、竞争等环境条件的反应对策。
- (5) 构件结构一般是营固着生活的生物的特征之一。营固着生活的生物面对竞争或捕食时无法逃避,只能通过降低或提高构件的出生率或死亡率作出形态学的反应。

植物的生长习性与大多数动物的生长习性有着根本的差异,因此,植物和具有类似植物生长习性的动物的个体界限确定一直是种群统计中一个难以解决的问题,植物种群统计学一直滞后于动物种群统计学的研究。直到 Harper (1977)、White (1979) 等提出了植物种群统计的构件理论,才使这一问题不再成为研究者的困惑。构件理论的出现,是一种新的科学范式,在 20 世纪 70 年代被誉为一场革命。Harper 也被称为“第一位用他自己的种群生态学语言与动物生态学家交流的植物生态学家”(Wilson, 1969)。

1.3.4 植物的生殖方式复杂多样

植物的不可移动性使研究者更容易跟踪植物的生存或死亡,但是,在外界(非生物或生物)的刺激下,植物可以通过无性方式自我增殖,或是增长自身的部件(花、叶、根、茎、枝条等),这反而使我们面临着一个更复杂的研究对象。

通常,植物的生殖方式有有性和无性之分。首先,植物个体的性别不如动物明显,性别表现更为多样和复杂,具有高度的易变性。显花植物的单朵花具有两性花、单性雄花和单性雌花之分,单株植物的性别表现可分为 7 种类型,种群的性别表现有单型和多型之分(表 8-1)。自然条件下植物的有性生殖过程,有专性自交(Selfed)的种(异交率小于 0.10),有专性异交(Outcrossed)的种(自交率小于 0.05),还有自交和异交混合型的种。植物种群的交配系统是由自交到异交连续的过渡谱带构成的。不同植株或同一

植株的不同花之间的交配都可称为异交。异交按个体间亲缘关系的远近,可进一步区分出远交(Outbreeding)与近交(Inbreeding)。从植物花粉传播的途径来看,有风媒和动物传粉之分。从生殖次数来看,有一年生一次结实(Annual Semelparous)、多年生一次结实(Perennial Semelparous)和多年生多次结实(Perennial Iteroparous)之分。

表 8-1 植物的性别表现方式

性别表现	性别类型	说明
植物单株的性别表现	雌雄同花(Hermaphrodite)	一株上具有雌雄同花的花朵
	雌雄同株(Monoecious)	一株上既有雄花也有雌花
	雄株(Androecious)	全株只有雄花
	雌株(Gynoecious)	全株只有雌花
	雄花两性花同株(Andromonoecious)	一株上既有雄花也有两性花
	雌花两性花同株(Gynoomonoecious)	一株上既有雌花也有两性花
植物种群的性别表现	雄雌花两性花同株(Trimonoecious)	一株上具有雄花、雌花和两性花
	两性花或雌雄同花	种群中只有两性花植株
	雌雄同株	种群中只有雌雄同株的植株
	雄花两性花同株	种群中只有雄花两性花同株的植株
	雌花两性花同株	种群中只有雌花两性花同株的植株
	杂性同株(Polygamousmonoecious)	种群中只有雄花雌花两性花同株的植株
	雌雄异株(Dioecious)	种群中既有雌株也有雄株
	雄花两性花异株(Androdioeciuos)	种群中有雄株和两性花植株
	雌花两性花异株(Gynodioeciuos)	种群中有雌株和两性花植株
	雄雌花两性花异株(Trioecious)	种群有雌株、雄株和两性花植株

许多植物都具有无性生殖的能力,即营养增殖(Vegetative Propagation)或称无性系生长,通过营养生殖体如珠芽、匍匐茎、根茎、枝条、分蘖株等形成新的植株,并与原来的植株保持一致的基因型。营养生殖体具有的休眠芽常隐藏在地下,保护植物度过环境条件不利的阶段,因此植物的生活史特征成为植物种群进化策略的最重要方面。由于植物中无性生殖的普遍存在,长寿命植物的种群多由年龄复合、世代重叠的个体组成。

1.3.5 植物具有高度的表型可塑性和生态耐受性

植物的生长具有高度的表型可塑性(Phenotype Plasticity)。若环境条件不同,植株间生物量相差很大,例如个体大小、产籽数量等可相差若干数量级,生殖的年龄和次数也会随环境条件发生较大的波动。在不同的环境条件下,植物体在形态上分化的程度较高,这就是说,植物的形态变异中有较多的环境饰变的成分。在环境胁迫下,植物不能通过趋避行为逃避不良影响,只能在进化过程中形成较高的生态耐受性,以生理调节提高生活力,甚至以构件死亡作为牺牲,保障基株的延续世代。

2 种群的分布

植物在分布区内只能生长在适宜的生境中,其种群具有空间等级结构。植物种群的分布和丰度是在相应的环境条件下适应和分化的结果,因此,必须探索决定种群数量特征和引起变化的因果关系。

2.1 种群的空间分布

任何植物种群的密度在自然环境中都有很大差异,有的植物可密集生长在一起,如浮萍、满江红(*Azolla imbricata*)、富营养化水体中的凤眼莲(*Eichhornia crassipes*,水葫芦);有的植物种群却很稀疏,如多数珍稀濒危植物、野生的人参(*Panax ginseng*)。但任何植物都以种群的形式存在,不可能只有空前绝后的一株。多数植物种也不会只有一个种群,而是由不同空间尺度的种群组成。

现代生物的分布取决于生态条件(气候、地形、土壤、岩石等)、分类群的移动性、历史上的气候因素和地质因素,以及人为破坏、干扰和利用等因素的联合作用,但主要取决于物种的进化历史。种的分布是在进化尺度上的种群适应过程。每个物种都有自己特定的空间范围,即地理分布区(Geographical Range)。这一分布区的形成,一方面是物种从散布中心或起源中心传播开来的结果,另一方面也是散布的限制因子或生态障碍作用的结果。每种植物的空间分布都依赖于其个体的迁移特性和对环境的需要,植物可以传播到各处但只能在最适合于其生存的条件下生长(Gleason, 1926)。实际上,很少有一个物种的种群是由一个孟德尔种群(Mendel Population),或称为局域繁育种群(Local Breeding Population)、繁殖群(Deme),即每一世代都能完全随机交配的种群所组成。物种通常形成许多隔离的、位于分布区内的不同适宜地段且彼此间缺乏基因交流的混交群,彼此之间在生态学、遗传学和形态学上存在一定的分化(图8-1)。

根据种群间空间隔离的程度和基因交流的可能性,同一物种的种群可能有3种类型:

- (1) 同地种群(Sympatric Population):占据相同的空间或重叠的空间,个体间存在每个世代随机交配的可能性;
- (2) 异地种群(Allopatric Population):彼此相隔很远,不存在每个世代随机交配的可能性;
- (3) 邻接种群(Parapatric Population):生活在毗邻的地区,在空间上是邻近的或没有空间隔离,但在接触区彼此间的交配是可能的。

种群分布可分为连续(Continuous)和间断(Disjunction)两种极端类型,一般的种群分布则是处于两者之间的某种中间类型。

连续分布的种群是在生境一致的广大空间分布,大片草原和森林的优势种类似于这种分布,但是①表面一致的生境实际上可能是不一致的;②不可能达到完全的随机交配。

连续分布有种特殊的情形,即连续的生境是呈线状分布的,如河岸、海岸、山箐等。在这种生境中,种群呈线状分布(Linear Distribution)。但线状分布兼有不连续的特征,

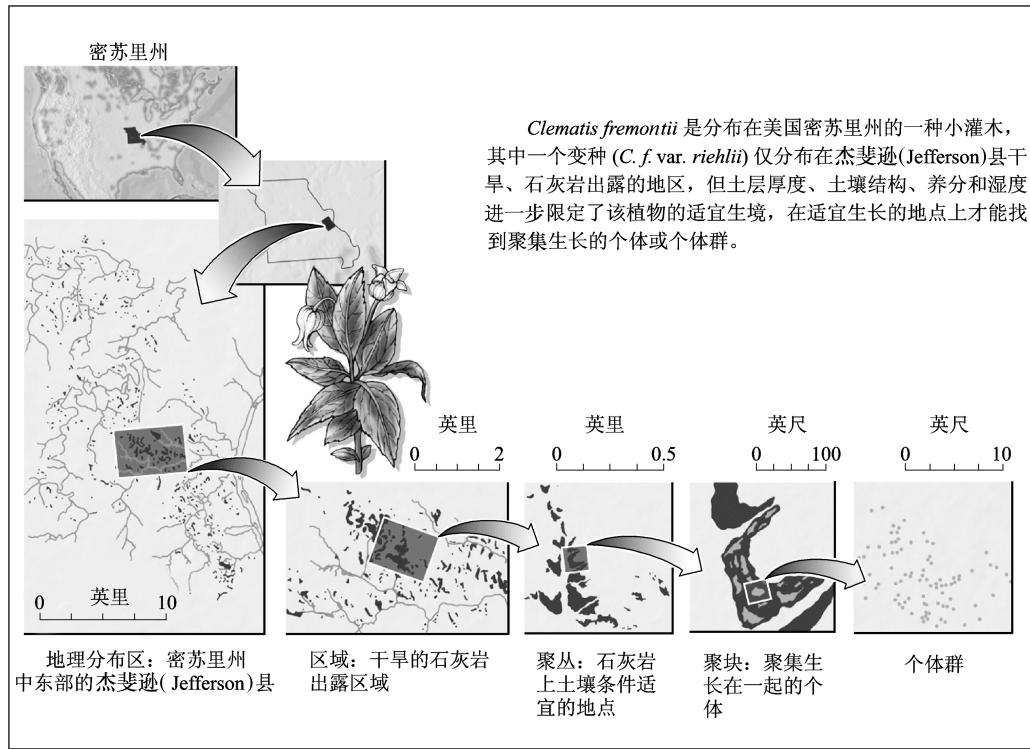


图 8-1 *Clematis fremontii* var. *riehlii* 种群的空间等级结构(引自 Rechle, 2001)

如同一水系上游地区不同支流的种群间是彼此隔离的。

间隔的种群分布，称为岛屿模型(Island Model)的分布，海岛上生长的植物、淡水湖泊中的水生植物都属于这种类型(图 8-2)。另外，森林破坏后造成的生境片段化，植物生长的有利生境被不利生境分割开来，也形成了彼此隔离的岛屿种群。如濒危植物银杉(*Cathaya argyrophylla*)分布在我国的亚热带山地，片段化十分严重，集中分布于八面山、大娄山、大瑶山和越城岭 4 个集结地，即使在每个集结地，银杉仍呈岛屿状分布，成为不同群落中的种群。

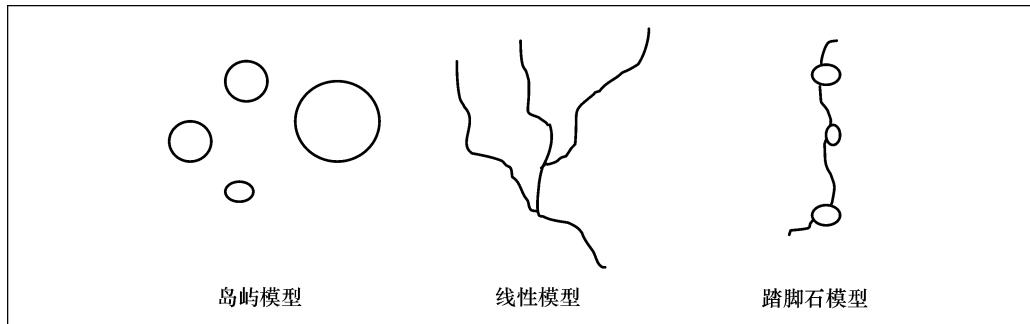


图 8-2 种群分布模型

线状分布与岛屿模型结合的种群分布形式称作踏脚石模型(Stepping Stone

Model), 生境兼含有连续分布和间断分布的性质, 在河漫滩或海岸沙滩上生长的植物, 沿岸呈不连续的分布, 但彼此间又能沿一定的狭窄通道相互联系, 如柳(*Populus*)、红树(*Rhizophora*)、椰树(*Cocos nucifera*)等。我国西南的金沙江等河谷中存在间断性的干热河谷, 其中出现的一些特殊植物种群亦呈踏脚石模型分布, 如金沙江河谷中的木棉(*Bombax malabaricum*)、桔菊木(*Nouelia insignis*)、攀枝花苏铁(*Cycas penzhihuaensis*)等。

2.2 种群内个体的分布格局

在分布区内, 个体也不一定是均匀一致地分布。由于植物种群生长地的生物(物种特性、种内或种间关系)和非生物(如气候、地形、土壤条件等)环境间的相互作用, 种群在一定的水平空间范围内其个体扩散分布形成一定的形式, 称为种群的空间分布型(Spacial Distribution), 或者种群的空间格局(Spatial Pattern), 社会性(Sociability), 聚集(Gregariousness)。植物种群的空间格局不但因种而异, 而且同一个种在不同的发育阶段、不同的种群密度和生境条件下都有明显的区别。

2.2.1 种群分布格局的类型

种群的空间格局是种群特性、种群关系和环境条件的综合作用下形成的种群空间特性, 是种群在长期进化历程中形成的适应性, 也是对现实环境波动的、适时的生态学反应。从理论上讲, 种群内个体空间分布型有随机分布(Random Distribution)、均匀分布(Uniform Distribution)和集群分布(Contagious Distribution)[或核心分布(Clumping Distribution), 或集聚分布(Aggregated Distribution)]三种。Whittaker(1975)提出第四种分布型, 即嵌式分布(Mosaic Distribution)(图8-3)。

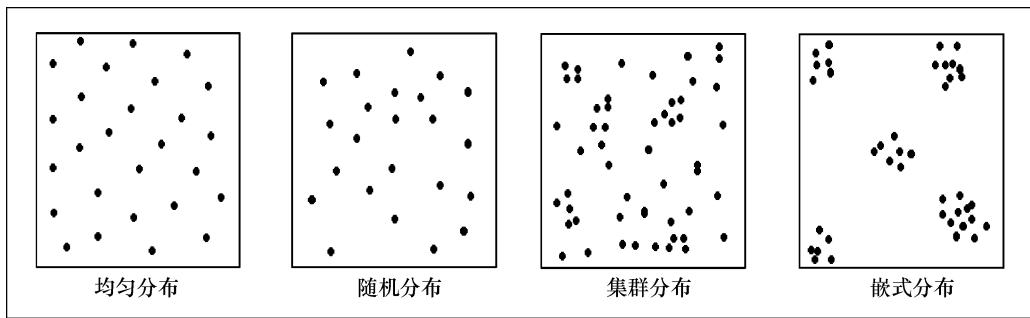


图8-3 种群分布格局的类型

(1) 随机分布 指种群个体的活动或生长位置完全由随机因素决定, 个体间彼此独立生存不受其他个体的干扰, 它的出现与其余个体无关, 任何个体在某一位置上出现的几率相等。随机分布在自然条件下并不多见, 只有在生境条件基本一致或者生境中的主导因素是随机分布的时候才会出现。如种子随机散布形成的幼苗种群随机分布; 进入稳定期的单优森林群落或原始热带雨林中, 上层优势种也常表现为随机分布。

(2) 均匀分布 个体间保持一定的平均距离, 个体间形成等距的规则分布。在自然条件下均匀分布并不多见。竞争的个体间形成均匀相等的间隔, 如领域性的生物通常表现为均匀分布。此外, 优势种呈均匀分布、地形或土壤等物理因子呈均匀分布, 以

及自毒现象(Autotoxin)等也能导致均匀分布。人工栽培的植物种群一般都是均匀分布的。

(3) 集群分布 个体的分布很不均匀,常成群、成簇或成斑块地密集分布。集群分布是最为广泛的一种分布格局,在自然条件下,大多数植物种群都是集群分布的。

(4) 嵌式分布 嵌式分布表现为种群簇生结合为许多小的集群,而这些集群又是有规则的均匀分布。嵌式分布的形成原因与集群分布相同,原本属于集群分布的范畴,由 Whittaker(1975)将其独立为新的一类。

2.2.2 分布格局的成因

影响种群格局的因素主要由环境的空间异质性和物种适应性决定,表现为3个方面:

(1) 植物的形态结构特点 种群的空间格局与该物种的生长习性和亲代的散布习性密切相关,这是一个种特有的内在适应性决定的,其中营养增殖、种子的重量和传播力是影响种群格局的重要因素。行无性繁殖的植物,其个体的形态学特征影响着格局的尺度。由于重力的作用,种子多散布在母树周围,种子萌发后往往形成集群分布的幼苗。

(2) 环境因素的配置 自然界中各种环境因素的分布并非均匀一致,而是呈梯度变化,特别是小地形、温度、湿度、光照、土壤厚度等小尺度生境条件的分异,对种群的空间格局有着显著的作用。种群因其自身的生物学适应范围,随环境梯度变化而形成相应的分布格局。Harper(1965,1977)曾提到,当草地很湿的时候,牛蹄留下的脚印对次年春天鳞茎状毛茛(*Ranunculus bulbosus*)的生长有明显的影响,虽然牛蹄印已经不见了,但鳞茎状毛茛的幼苗整齐地聚集生长在牛蹄印的轮廓里,称为安全岛(Safety Island)(图8-4)。

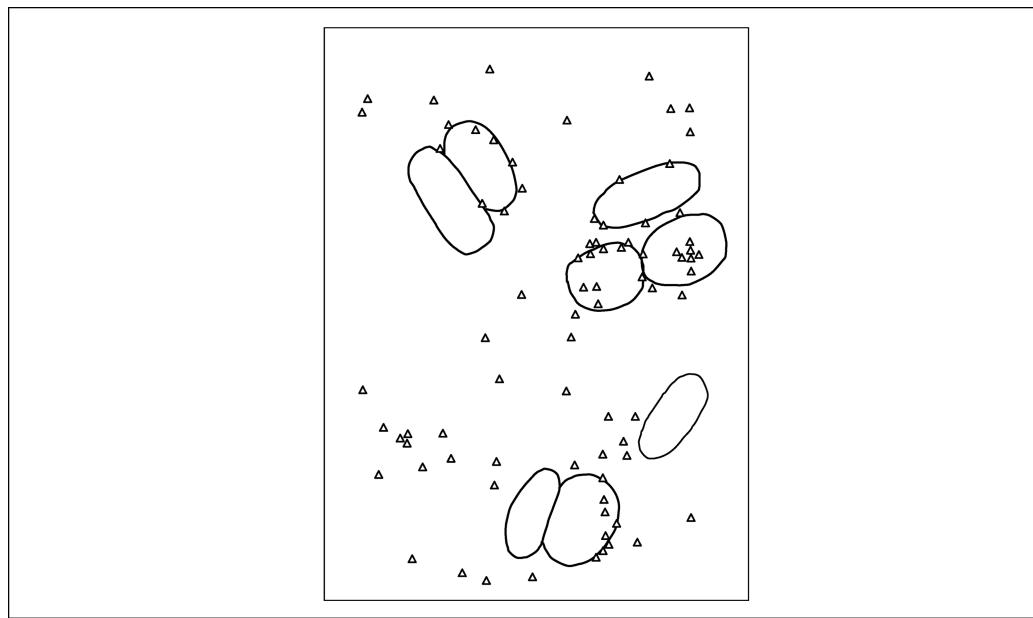


图8-4 种子萌发的安全岛(Harper,1965,1977)

(3) 生物之间的相互作用 各物种间存在着许多复杂的种间关系,导致内在的本质联系和过程更为复杂。例如,动物贮藏种子的行为就有可能影响到植物后代种群的

格局,被动物遗忘的种子在贮藏点萌发形成聚集的幼苗群;经鸟类传播种子的植物也可能形成类似的格局形式。植物种群的种间联结和种群间的排他行为,如他感化学作用(AAllelopathy)也是影响种群分布的重要因素。人参(*Panax ginseng*)的根际微生物会产生致毒物质,其种子落在母株周围则不能萌发生长。

2.2.3 植物种群空间格局的研究

种群空间格局具有丰富的生态学内涵,研究的内容包括分布格局模式的判定,聚集分布的格局规模(Scale)、格局强度(Intensity)和格局纹理(Graining)的描述,可以分为如下4个方面。

2.2.3.1 直观判断

植物群落学中有关个体聚集度的指标体系,如Braun-Blanquet(1932)的5级制,还有Malmgren(1979)的9级社会性等级等(见第四章)。

2.2.3.2 分布格局模型

通过离散分布(Discrete Distribution)的理论拟合,来判别种群的分布型。主要有:

(1) 泊松分布(Poisson Distribution),随机分布。调查样方中,包含 x 个个体的样方出现概率 P_x ,符合泊松分布。其一般式为:

$$P_x = \frac{e^{-m} m^x}{x!}$$

式中, P_x 为在某个取样单位中,刚好有 x 个个体的概率($x=1, 2, 3, \dots$); e 为自然对数的底($e=2.71828\dots$); m 为每个取样单位中的平均数。

(2) 正二项分布(Binomial Distribution),要求个体必须是独立的。调查样方中,空白和密度大的样方出现的频率都极少,而接近平均株数的样方出现的频率最大,个体均匀分布。其一般式为 $(p+q)^n$ 的展开式:

$$p(k) = \frac{n! p^n q^{n-k}}{k!(n-k)!}$$

式中, $q=1-p$; n 是每个取样单位中可能出现的最大个体数目; k 是表示个体间集聚强度的参数,可由下式粗略估算:

$$k = \frac{m^2}{S^2 - m}$$

式中, S^2 是取样单位的方差; m 是每个取样单位中的平均个体数。

(3) 负二项分布(Negative Binomial Distribution),集群分布。一般式为 $(p+q)^{-n}$ 的展开式。

(4) 奈曼A型分布(Neyman Distribution),集群分布。

2.2.3.3 聚集强度测定

分布格局的理论拟合曾经是研究种群空间格局的主要方法,但是许多拟合的结果往往符合两种甚至两种以上的分布,出现生态学意义上的混乱,甚至自相矛盾。20世纪50年代后期,出现了聚集强度指标体系,采用聚集强度指数分析判断种群空间格局的方法。聚集强度指数既可用于种群分布型的判断,在一定程度上又可以提供种群个体行为和种群扩散在时间序列上的信息。以后发展迅速,日益受到数量生态学家和种

群生态学家的重视。

聚集指数有 10 多种(赵志模等,1984),常用的有平均拥挤度 m^* 和聚块性指数(m^*/m)(Lloyd,1967)、丛生指数(I ,David & Moore,1954)、Cassie 指数(Cassie,1962)、扩散指数(C ,森下正明,1959)、负二项参数(k ,Waters,1959)、 m^*-m 回归分析法(Iwao,1968,1971,1976)、幂函数(Taylor,1961)等。

2.2.3.4 格局分析

格局分析(Pattern Analysis)反映的是种群聚集分布的规模、集聚斑块(Patchiness)的大小和格局纹理的粗细,广泛使用的是 Greig-Smith(1952,1964)的区组分析(Block Analysis),或称为等级方差分析法(Hierarchical Analysis of Variance)。采用棋盘式的相邻格子样方法或样带法,以聚集程度随样方大小的变化来提供格局的信息。首先是区组的划分,区组 1 为原始的样方,区组 2 的值为区组 1 两相邻样方的值相加,区组 4 为区组 2 两相邻样方组的值相加,以此类推,形成以 2^n 方式组合成的各级区组。分析各区组的观察值,然后分别对各区组进行方差分析得到均方或方差。以各级区组的单位格子数为横坐标,均方值或方差值为纵坐标,绘制区组-均方图,分析和确定格局规模。图上曲线峰值所对应的区组大小就是种的分布格局规模(图 8-5),具体面积 = 单位格子数 \times 单位格子面积。Greig-Smith 创立该方法时建议使用的是 512 个单位格子,从中还可判断种群分布的类型,判断的标准是:① 当曲线水平时,属随机分布;② 当曲线下降时,属均匀分布;③ 当曲线上升时,属集聚分布。但 Greig-Smith 的方法往往由于取样不够(受工作量或可能性的限制),不能全面反映真实的格局情况,代表性差。为了克服邻接格子样方的格局分析缺陷,杨在忠(1983)和杨持等(1984)发展了二维网函数插值法(Two Dimensional Net Function Interpolation Method,具体见案例 8-1)。

此外还有 Hill(1973)提出的双向轨迹方差法、Goodall(1974)的随机配对法等。

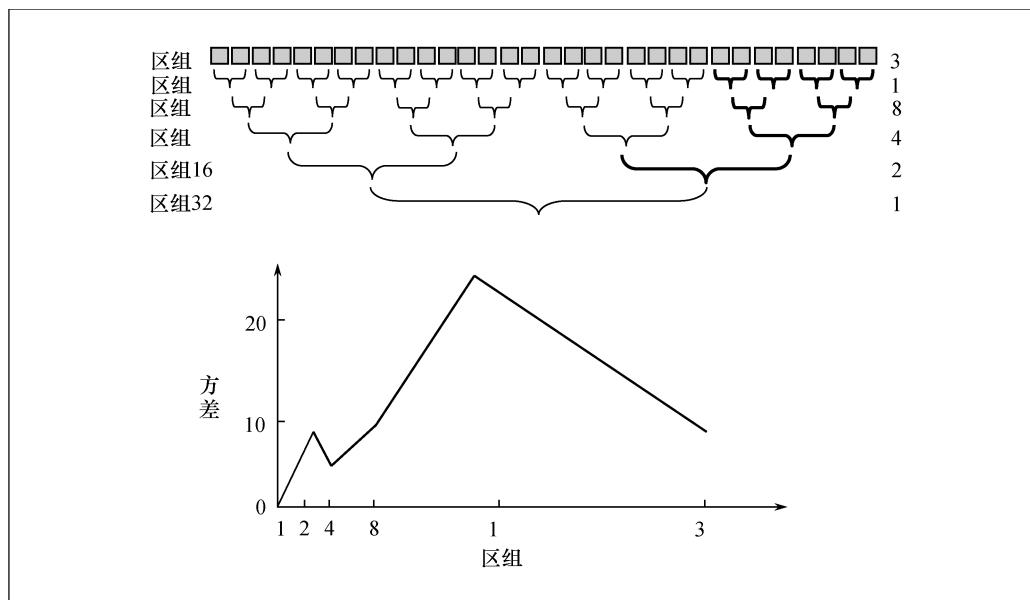


图 8-5 Greig-Smith 区组分析法示意图

案例 8-1 利用二维网函数插值法调查羊草 (*Anourolepidium chinense*) 群落的种群格局(杨持, 1984)。

设置 $12\text{ m} \times 40\text{ m}$ 的大样方, 按间隔 1 m 纵横拉线, 形成大小为 1 m^2 的二维网格, 然后从每条网线的端点(行从左到右, 列从上到下)以 20 cm 为区间, 观测记录各区间线段两旁各 1 cm 范围内的各种植物的“有”或“无”(记为 1 或 0)。最后形成 61×201 的原始数据矩阵。整个样方共有 12 261 个结点(每个节点代表 0.04 m^2), 实测结点为 5 060 个, 其中有 480 个为纵横线的交点, 应从两次记数里减去一次, 故实际可用的实测结点为 4 580 个, 其余的 7 681 个结点的数值, 均可用插值公式求出(邱佩璋, 1978)。二维网函数插值计算见图 8-6。

	$a(x_0, y_5)$	$a(x_i, y_5)$		$a(x_5, y_5)$	
$a(x_0, y_i)$		$a(x_i, y_i)$			$a(x_5, y_i)$
$a(x_0, y_0)$		$a(x_i, y_0)$		$a(x_5, y_0)$	

图 8-6 二维网函数插值计算示意图(引自杨持, 1984)

按插值公式计算的 $a(x_i, y_i)$ 的值, 是 0 至 1 之间的数值, 为了将它转换为二元数据, 要选择一个适当的划线值 r , 当 $a_{ij} \geq r$, 取值为 1; $a_{ij} \leq r$ 时, 取值为 0。 r 值的选定, 是根据大于等于 r 的结点数/总结点数 = 实测值为 1 的结点数/实测结点数。在调查的内蒙古典型羊草草原群落中大针茅 (*Stipa grandis*)、西伯利亚羽茅 (*Achnatherum sibiricum*)、小叶锦鸡儿 (*Caragana micophylla*) 的 $r = 0.5$; 落草 (*Keoleria cristata*)、糙隐子草 (*Cleistogenes squarrose*)、扁蓿豆 (*Mellessitus ruthenica*)、狭叶柴胡 (*Bupleurum scorzonerifolium*) 的 $r = 0.6$ 。将全部数据换算为 0 和 1 的二元数据后, 可由计算机打印成各个种与结点配置一致的分布格局图(图 8-7), 格局图可提供以下多项信息: 分布类型、聚块相对位置、聚块合计面积。与实际测绘的图形比较, 因为计算机图形在轮廓上有些改变, 相对误差一般在 $0.8\% \sim 8.4\%$ 之间。

2.2.3.5 植物种群格局的时空变化

种群个体分布在空间内的式样和个体数量在时间上的变化, 同样随种群生长和繁殖过程而变动, 由种的生物生态学特性和特定环境条件决定。种群格局的时空动态表

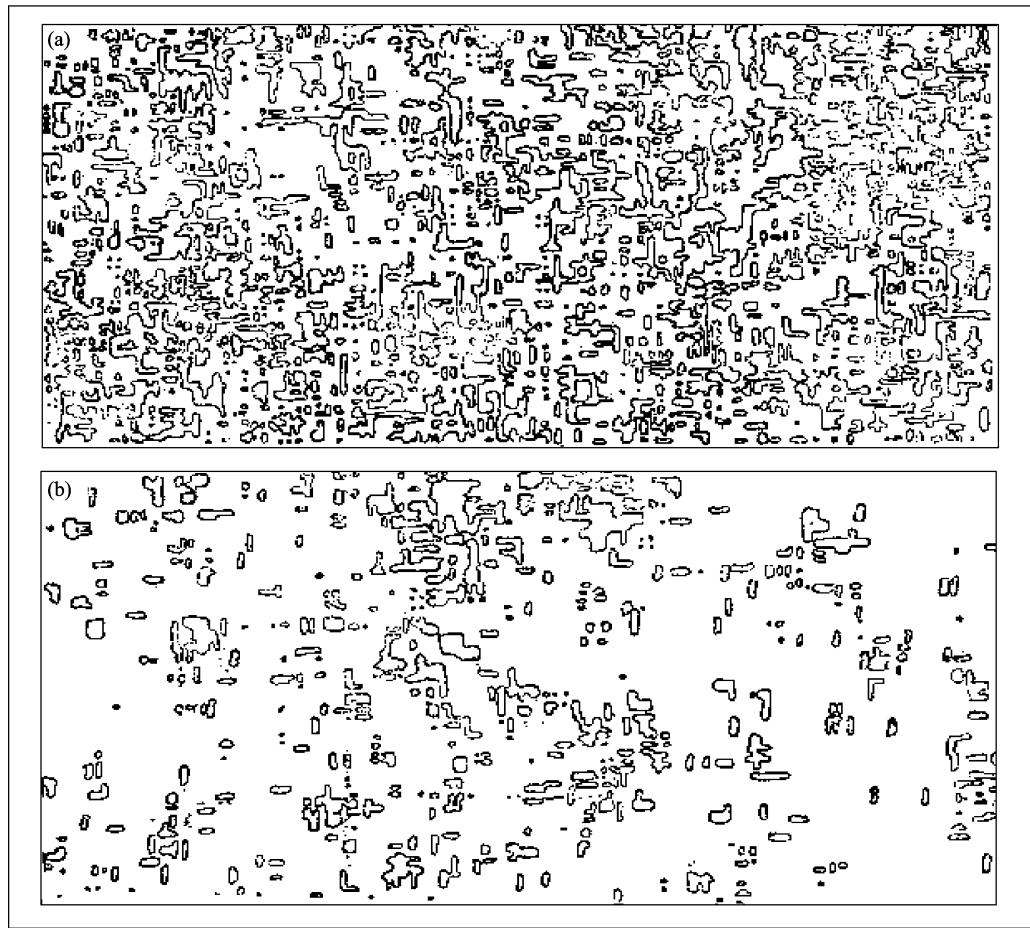


图 8-7 大针茅种群个体分布格局图(a)和冰草种群个体分布格局图(b)(引自杨持,1984)

现为种群分布类型、格局规模、格局强度和格局纹理的变化,是种群与生境相互作用的空间表达形式和种群过程的空间具体反映,涉及传播、侵入、定居、扩散、收缩等过程。

2.3 集合种群(Meta-种群)

任何植物的种群都具有时空分布的不均匀性特征。如果考察一个区域内组成某种植物的所有种群的分布,我们会发现在不同尺度下种群呈缀块式的分布。在环境异质性的作用下,种群呈斑块式分布,种群间彼此处于半隔离的状态。如果考察种群的时间动态,则可以发现,局域种群(Local Population)的消亡、灭绝和再定居是反复发生的过程。植物的片段化生境呈现出不同的尺度,可以是面积广大的北方林,也可以是生长在蚂蚁堆上的一些特殊植物。

呈缀块的局域种群间可以通过种子的迁入和迁出相互联系,还可以通过花粉流相互交换基因。我们将空间上隔离但彼此以一定的个体交换相互联系的种群称为集合种群(Metapopulation,又译为异质种群、复合种群等),即由若干局域种群或亚种群

(Subpopulation)组成的种群。我们也可以采用描述单个种群的统计参数来描述集合种群。很显然,局域种群的分布不可能具有相同的生境条件。有的生境条件优越,植物生长旺盛,可以生产大量的种子,提供潜在的迁出者;而有的种群生长在分布区边缘,长势较差,往往不能有效地繁衍后代,容易消亡,必须不断地纳入新的个体以维持种群。



资料框

宏观与微观层次上的 Metapopulation 概念

White(1979)对 metapopulation 有一个截然不同的用法,指某种具潜在独立性的植物形态学单元的集合,这是微观层次的概念,与构件种群 (Modular Population) 的含义一致。White 的 metapopulation 概念是对构件理论的补充,译为“微种群”较为适宜。

而集合种群是以空间等级尺度研究局域种群以上的种群集合的生态过程。具体涉及到以下因素:①决定物种地理分布的近期原因(生态学尺度的);②物种间生态的和进化的相互作用和稳定共存的原因;③维持和组织遗传变异的种群结构。集合种群概念尤其对保护生物学中生境破碎化问题有着重大的理论价值。集合种群的研究途径把种群生态学和种群遗传学问题看作种群局域性的动态和迁移,以及灭绝与入侵的局域性过程。

3 植物种群的数量特征

种群结构的要素是数量、密度、年龄、性比等,即种群数量统计的基本参数,这些基本参数从不同的侧面反映着种群结构的历史和现状,并可预测种群的动态趋势。

3.1 植物种群的数量取样

植物种群数量特征与空间分布式样的确定,不可能通过调查整个分布区或较大区域内的所有个体来获得。取样有主观和客观两大类:前者是人为判断在研究的群落种群集中分布的代表性地段,设置典型样地;后者通过某种统计学方法设置样地。客观取样通常是采用随机取样来进行一个近似的估计,随机样方的面积总和达到调查区域的1%就能基本满足研究的需要。样方(Quadrat)面积视植物的生长型而定。一般,草本植物的样方边长为0.5 m或2.0 m;乔木的样方边长为10~50 m。在样方内记录种类的组成,并进行个体的计数和植物盖度的估计。

为了避免人为主观判定,应尽可能对所调查的种群进行随机取样,有以下方法:

(1) 常规随机取样法(Regular Random Sampling) 样方的随机定位可以通过随机数对的选择来确定。沿一轴线确定样地,选取随机数对来确定样方的坐标位置。如图8-8中的随机数对(5,15)表示,从轴线向上5 m,从轴线端点向前15 m,为样方的左下角。在2 400 m²的调查范围内随机设定12个2 m²的样方,即取样密度为1%。实际应

用中,通常是沿着一条样带,按固定的距离(10 m)进行机械取样。对于斑块状的生境,机械取样不能较好地反映种群的密度。

(2) 分层随机取样法(Stratified Random Sampling) 在存在明显环境梯度的地点上,常规取样可能导致样方集中于某种梯度范围内。在这种情况下,不仅要保证样方的随机性,也要保证能反映出不同梯度下的种群特征。首先将调查区域划分为面积相等的亚区,每个亚区随机设置相等的样方(见图 8-8)。

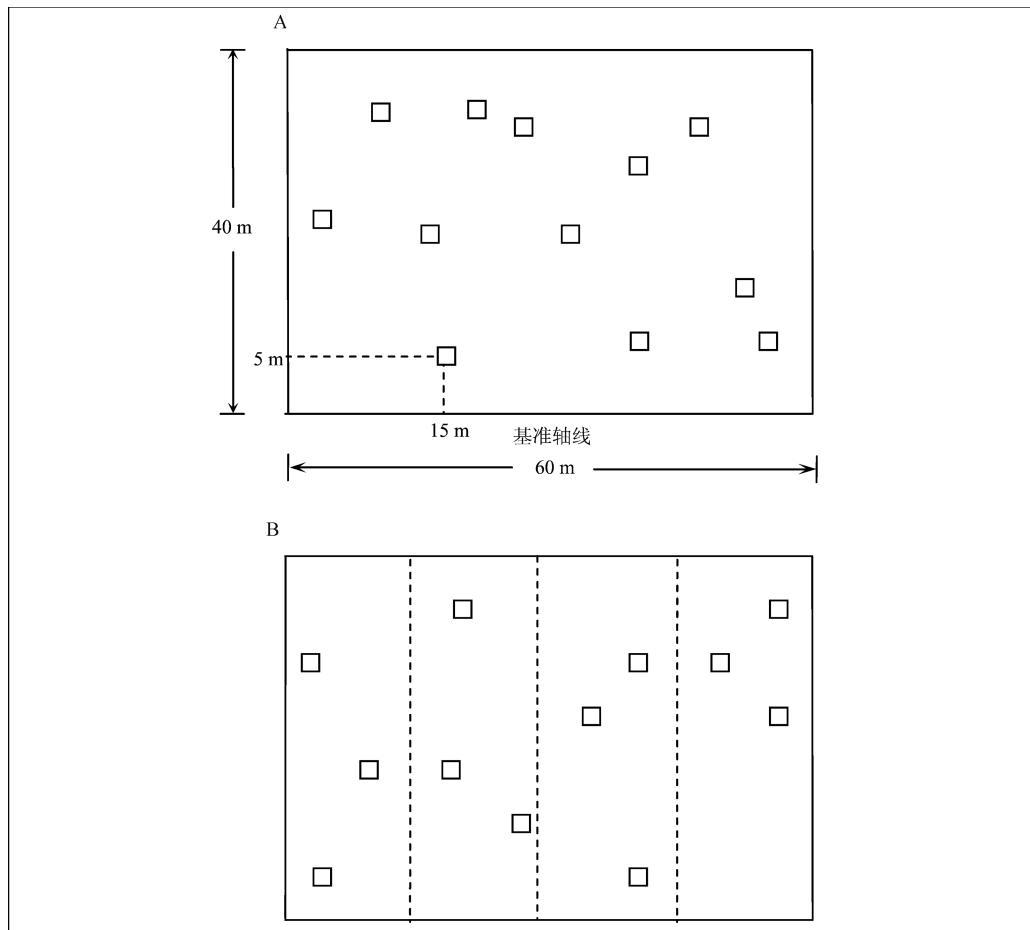


图 8-8 常规随机取样与分层随机取样示意图(仿自 Barbour 等,1998) 图中在 $2\ 400\text{ m}^2$ 的调查范围设置 12 个 2 m^2 的矩形样方(样方面积为调查范围的 1%)。A. 常规随机取样的一个样方以随机数对(5,15)来定位,样方以基准轴线以上 5 m、端点向前 15 m 为中心,以此类推。B. 分层随机取样首先将 $2\ 400\text{ m}^2$ 的调查范围均分为 4 块,每块中再随机设置 3 个样方。

(3) 相邻格子样方法(Contiguous Grid Quadrats) 又称邻接格子样方法,在植物种群格局研究中常用。根据具体调查植物的生活型,确定最小单元格子,乔木通常为 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$,或者再细分为 4 个小样方;草本可设为 $0.2\text{ cm} \times 0.2\text{ cm}$ 。

(4) 无样地法 用罗盘确定一条直线为调查线,在这条调查线上设置随机样点,根据测定距离的不同有 4 种做法:① 最近个体法:最近的一个个体与随机样点的距离;② 最近邻个体法:与随机样点距离最近的个体与其最近邻株间的距离;③ 随机对法:

随机样点与最近个体连线,以此连线的垂直线为分界线,确定最近个体与此分界线另一侧最近个体间的距离;④ 中心四分法:测量 4 个象限中距离最近的个体与随机样点的距离,每个样点调查 4 个距离取平均值。无样地法调查足够多的取样点以后,就可根据平均距离估计种群密度。

3.2 种群的数量和密度

种群的数量指的是一定范围内某个种的个体总数,也称之为种群大小(Population Size)。如果用单位面积或单位体积内的个体数来表示种群的大小,则为种群密度(Population Density),即

$$\text{密度}(D) = \frac{\text{种群个体数目}(N)}{\text{面积}(S) \text{ 或体积}(V)}$$

调查植物种群的密度通常不是按物种的整个分布范围来计算,而是从其分布范围内最适生长空间来计算密度,即生态密度(Ecological Density)。种群密度高的地区可能是种群最适的生长空间,但物种在其分布范围内个体的分布又多是不均匀的,因此确定种群的生态密度不容易。

在实际的种群计量中,计量单位因生产实践的要求不同而存在差异,不一定以个体为单位。如林业生产上不仅要计立木株数,也要计立木材积;在农业上研究产量形成过程的时候,计株数的同时更关注茎、叶、果实、根的数量及其生物量分布,通常要计算相对生长率(Relative Growth Rate, RGR)。

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

式中, W_1 、 W_2 分别表示在不同时间 t_1 、 t_2 条件下相应的生物量。

珍稀濒危植物的种群大小和种群密度通常都很低。以银杉(*Cathaya argyrophylla*)为例,野生植株现存不足 5 000 株(株高 > 1 m),这相当于银杉整个自然分布区内的现存种群大小;在广西境内,银杉种群现存数量为 534 株,其中花坪林区和大瑶山林区内的种群大小分别为 211 株和 323 株。在花坪林区和大瑶山林区内分别有 6 个和 11 个种群的分布点,其中大瑶山林区内的一个分布点上,在 1 200 m² 的样地内仅记录株高大于 0.5 m 的植株 4 株。

种群数量特征的变化取决于其成员的整体行为。在任何一个种群中,个体的差异始终存在,这是因为种群内的所有个体不可能生活在完全一致的局部小环境中。因此,种群的数量特征也存在着种群内的分化。个体的大小、个体间的邻接度、生境异质性、受遗传控制的发芽时间差异等都能影响种群内个体的表现与生活史,进而反映在种群的数量特征上。

种群的数量(密度)在种群内在或外在的因素影响下,总是随着时间变动而保持动态平衡或者改变。内在因素指种群固有的出生率和死亡率,外在因素则包括竞争、捕食,以及物理环境方面的因素。

一般而言,种群数量因出生和迁入而得到补充,也因死亡和迁出而损失,随时间的变化(t 到 $t+1$ 时刻),种群数量的改变将是:

$$N_{t+1} - N_t = B + I - D - E$$

式中, B 、 I 、 D 、 E 是一段时间内种群的出生数、迁入数、死亡数和迁出数。

种群的个体寿命、出生率、死亡率等都深受环境因子的影响, 环境因子的周期性变化会引起种群大小的周期性波动, 灾难性的变化可造成种群数量的急剧变化。在最适合的环境中, 个体数量变化较小或种群数量相对恒定, 处于较差的环境中种群数量往往波动较大。

3.3 种群的年龄结构

3.3.1 概念

种群的年龄结构(Age Structure)是种群内不同年龄的个体数量分布情况。一个种群的年龄结构不是同龄就是异龄。一般将栽培植物或一年生植物视为同龄种群, 自然植物的多年生种群则视为异龄种群。异龄种群是由不同年龄的个体所组成, 各龄级的个体数与种群个体总数的比例称为年龄比例(Age Ratio)。按从小到大的年龄比例绘图, 即是年龄金字塔(Age Pyramid), 它表示种群年龄结构分布(Population Age Distribution)。种群的年龄结构是判定种群动态的重要方面, 也可以看出不同植物种群在不同环境条件下的适应分化。出现在植物群落演替系列不同阶段的植物种群, 其种群结构是不同的, 因为群落环境在演替中不断地变化着。

3.3.2 年龄结构模型的分类

根据年龄金字塔的形状, 可分为增长型种群、稳定型种群和衰退型种群三种。增长型种群的年龄结构呈正金字塔形, 中老龄级的个体所占比例最小, 幼龄级个体的比例最大, 除补充已死去的老龄个体外仍有剩余, 种群数量可继续增长; 稳定种群的年龄结构模式呈钟形, 每一龄级的个体死亡数与进入此龄级的新个体数大致相等, 种群处于相对稳定; 衰退种群的年龄结构呈倒金字塔形, 幼龄级个体数较少, 老龄级个体数相对较大, 多数个体已过生殖年龄, 种群处于衰退并将逐步消失。

案例 8-2 缙云山马尾松(*Pinus massoniana*)种群的年龄结构

马尾松种群在我国亚热带森林生态系统的组成中占有重要的地位, 在森林生态系统的演替中起着先锋种群的作用。董鸣(1988)以样方法和每木调查法为基础, 并结合空间差异代替时间变化的方法, 研究了缙云山马尾松种群的年龄结构。选择了15个样地, 样地面积针阔混交林为2 500 m², 马尾松林为500 m², 灌草丛上设100 m²。每个样地内, 测量并记录每一马尾松个体的胸高直径和株高, 并确定年龄。树龄在20年以下的个体用计数主侧轮生枝的轮数确定树龄, 树龄大于20年、轮生枝不明显的个体改用年轮木芯确定, 年轮木芯在树木的根茎处获取。以龄级为横轴, 年龄比为纵轴, 作出15个样地的马尾松种群年龄结构图(图8-9)。15个年龄结构图可归为三类: ① 个体年龄不超过10年(样地1); ② 个体年龄不超过30年且有10龄以下个体(样地2~7); ③ 个体年龄大多在30岁以上, 没有或很少有10龄以下个体(样地8~15)。

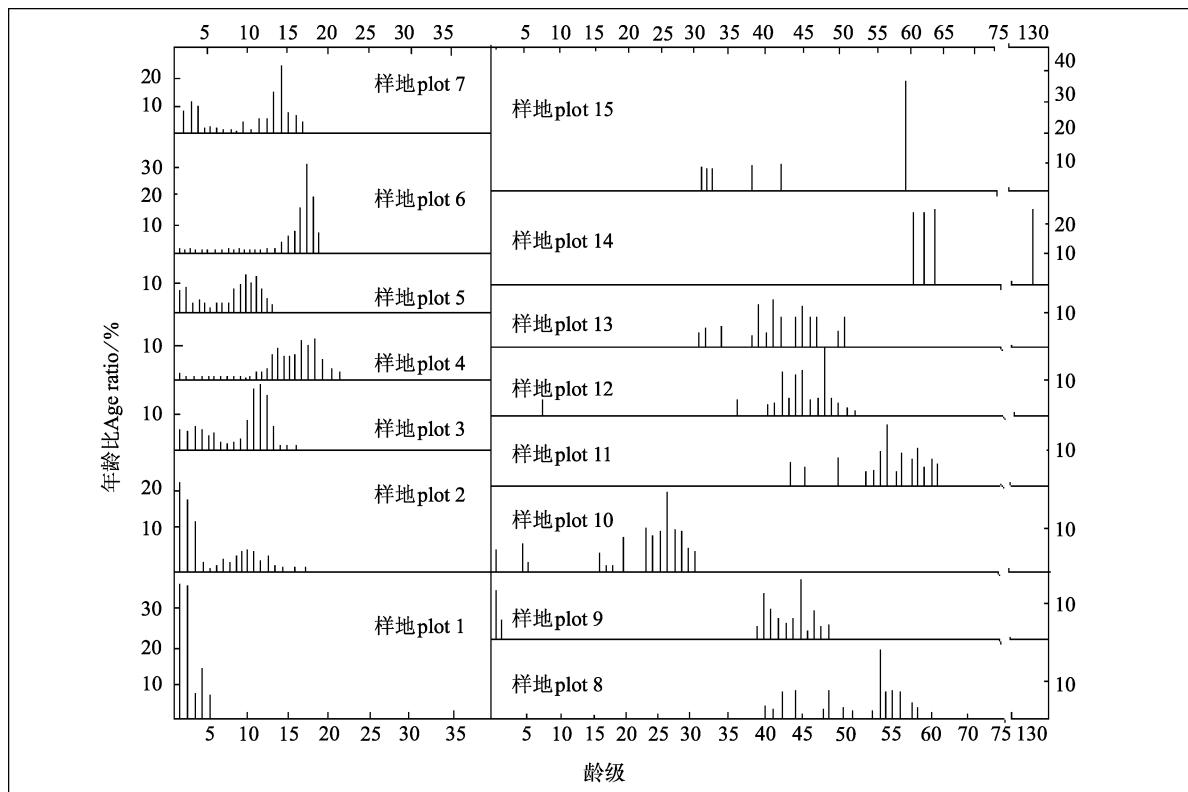


图 8-9 缙云山 15 个样地上马尾松种群的年龄结构图(一年为一个龄级, 董鸣, 1988)

同动物种群的年龄统计一样,划分植物生活史中的重要阶段更具有生态意义。植物不同龄级的个体可划分为性不成熟的幼年阶段、性成熟的生殖阶段和性衰退的老年阶段。Rabotnov(1969)将多年生草本植物个体或种群划分为 8 个顺序的重要阶段:①有活力的种子;②幼苗;③幼体;④未成熟的营养生长阶段;⑤成熟的营养生长阶段;⑥初始繁殖;⑦营养生长和生殖生长最旺盛的阶段;⑧衰老。

如果多年生种群仅有前 4 个或 5 个阶段的个体,这很可能就是群落演替系列当中的某种侵入种;如果种群含有所有 8 个阶段的个体,就可能是稳定的并能良好地自我更新;如果种群中仅含后 4 个阶段,则种群可能处于衰退当中,或者种群的更新出现时间上的间断。

构件生物种群的年龄结构有两个层次,即:①个体的年龄结构;②组成个体的构件年龄结构。构件年龄结构是单体生物所不具有的。

3.3.3 植物年龄结构的研究方法

对于植物来说,个体年龄的确定是一个较为复杂的问题。除温带乔木以外,其他生活型的植物(灌木、多年生草本、藤本、热带树木等)的个体实际年龄均较难判定。一般采用以下方法:

(1) 生长特征确定年龄 有些多年生草本或灌木植物在生长过程中会留存芽龄痕

等生长印记,以此可作为年龄估测的依据。木本植物的轮生枝台数、小枝节数也可反映其生长的年限,亦可作为年龄判别的标准。

(2) 年轮 温带或亚热带生长的乔木可根据年轮来判别个体的年龄,通过近生长锥的年轮取样,并与树木的胸高直径(Diameter at Breast Height,DBH,胸径)建立回归模型,则可通过胸径的测定估测树木的年龄。

(3) 表现结构替代 植物个体的实际年龄判定在理论上和实际操作上都存在着困难。植物种群的表现结构(高度、重量、茎级)更能反映植物种群现存的状况和发展趋势。通常,胸径与植物的年龄或生活阶段有明显的正相关关系,可直接以胸径作为相对年龄来反映木本植物的年龄结构。对于许多进行克隆生长的植物来说,个体的大小更具有进化意义。

乔木种群统计中常用的表现结构有种群立木级(Size Class)(曲仲湘和文振旺,1955,见2.6节)结构和种群高度结构。在实际的植物种群研究中,各种树木的生长状况和植株大小不一,立木级的等级划分和胸茎步进阶级的大小可根据实际情况调整。

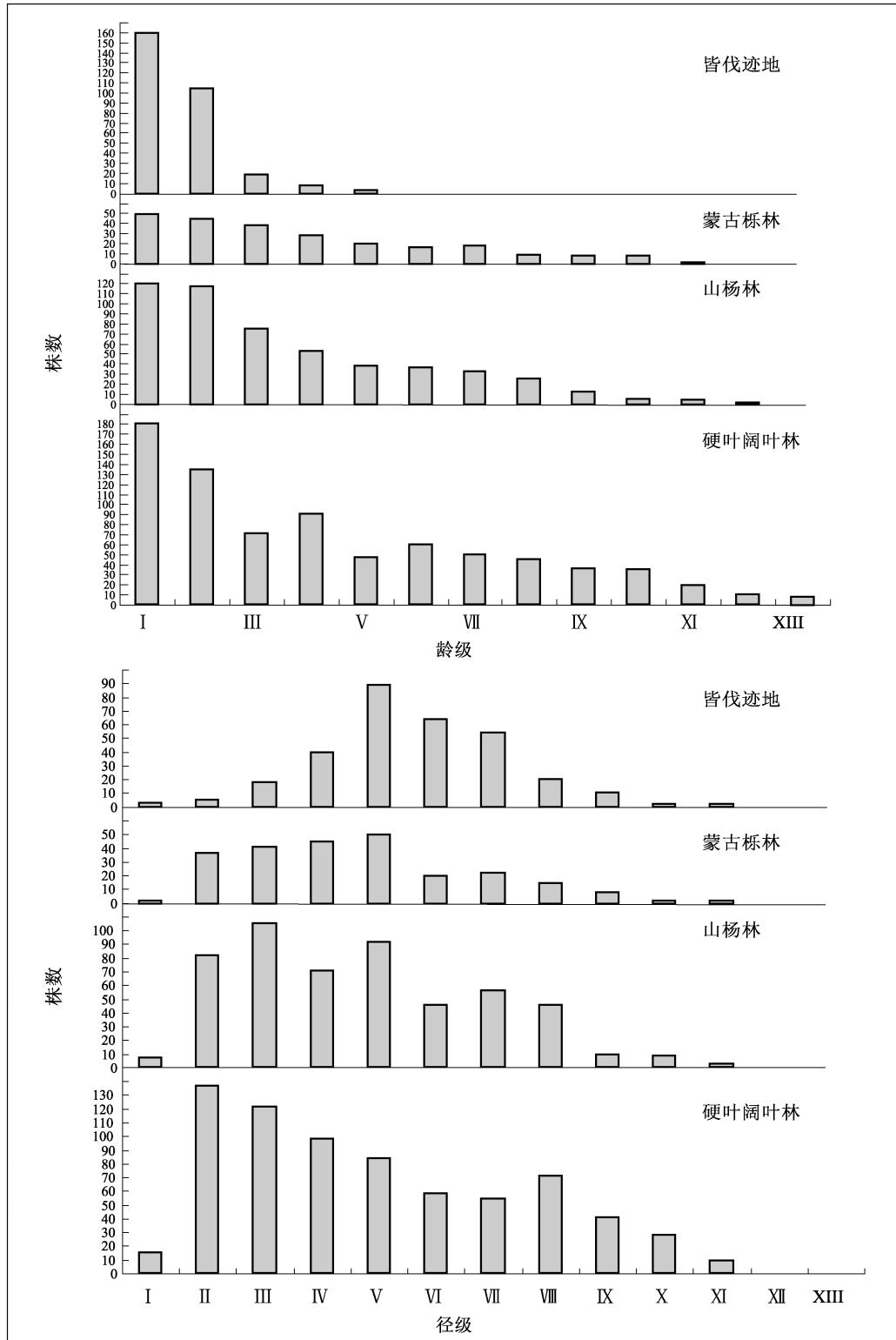
案例 8-3 刺五加(*Acanthopanax senticosus*)的种群结构

刺五加是阔叶红松林及其次生林下的一种无性系灌木,有重要的药用价值。祝宁和藏润国(1993)通过对刺五加年龄结构和表现结构在不同群落生境中的研究,旨在揭示其与生境、群落演替阶段和干扰程度的关系。

研究地点设在东北林业大学帽儿山实验林场生态定位站,在硬叶阔叶林、山杨林、蒙古栎林和皆伐迹地4种不同群落中,随机选取20 m宽的样带,沿带每隔10 m机械设置1个10 m×10 m的样方。设硬叶阔叶林51个样方,山杨林50个,蒙古栎林58个,皆伐迹地38个。样方中调查刺五加无性系小株的年龄、基茎和高度。10龄以下的可根据芽鳞痕直接查出,10岁以上芽鳞痕不明显的植株,则从植株基部割下,查数年轮确定年龄。年龄以2年为一龄级,基茎以0.2 cm为一茎阶,高度按0.2 m为一高度级。根据调查结果绘制龄级、高度级和径级分布图(图8-10)。结果表明刺五加种群的结构与所处群落的演替趋势一致,种群的平均年龄与其所处的群落稳定性有关,群落越趋于稳定,刺五加种群的平均年龄越大。林下和皆伐迹地上刺五加种群的表现结构(高度和基茎)及其株数分布有较明显差异,表现结构与刺五加的生物学和生态学特性有关,同时也受控于群落生境、干扰程度、种群年龄阶段和平均生长速度。

3.4 植物的构件种群

植物种群可从基株和构件两个层次上加以划分,整个植株可作为一个种群模型加以理解(图8-11)。无性系植物的一个种群是由一个或多个基株的或多或少独立的分株组成,无性系种群(Clonal Population)指一个或数个无性系和基株在一定空间和特定时间内构成的集合。无性系种群是群落水平的种群概念,有别于个体水平的分株种群,强调由无性系生长形成的植物种群。由于植物具有无限分生生长过程和复杂的构件结构,因此只在基株水平上进行的种群数量研究无法真实地反映种群的发展过程。在构件水平上进行植物种群的定量研究具有重要的理论和实践意义。



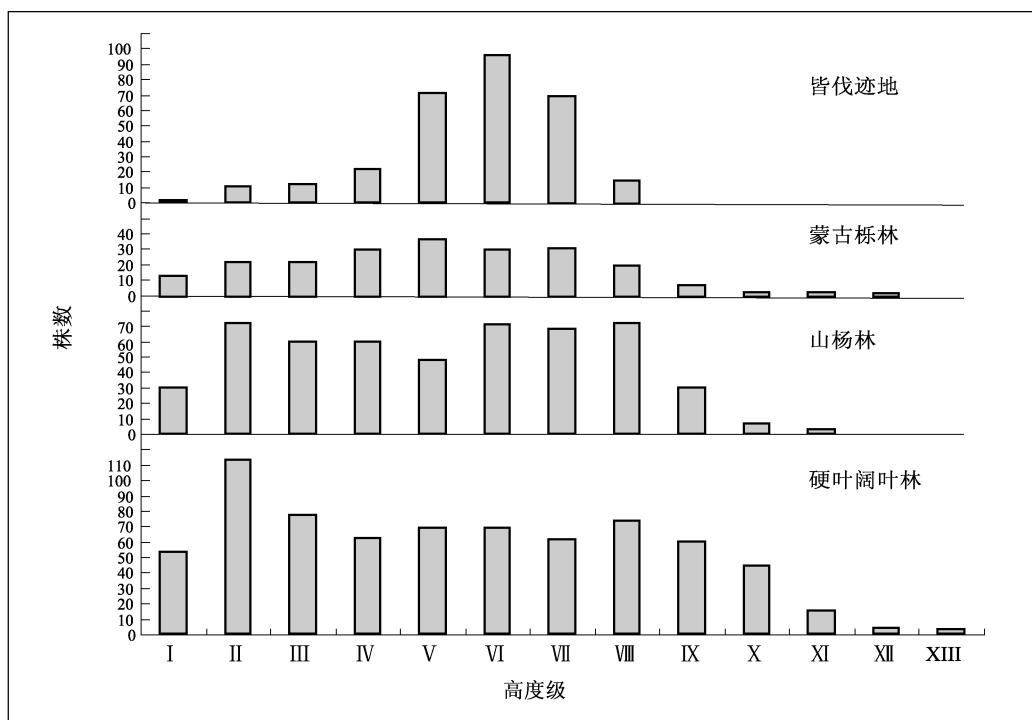


图 8-10 刺五加种群年龄结构和表现结构分布图(引自祝宁和藏润国, 1993)

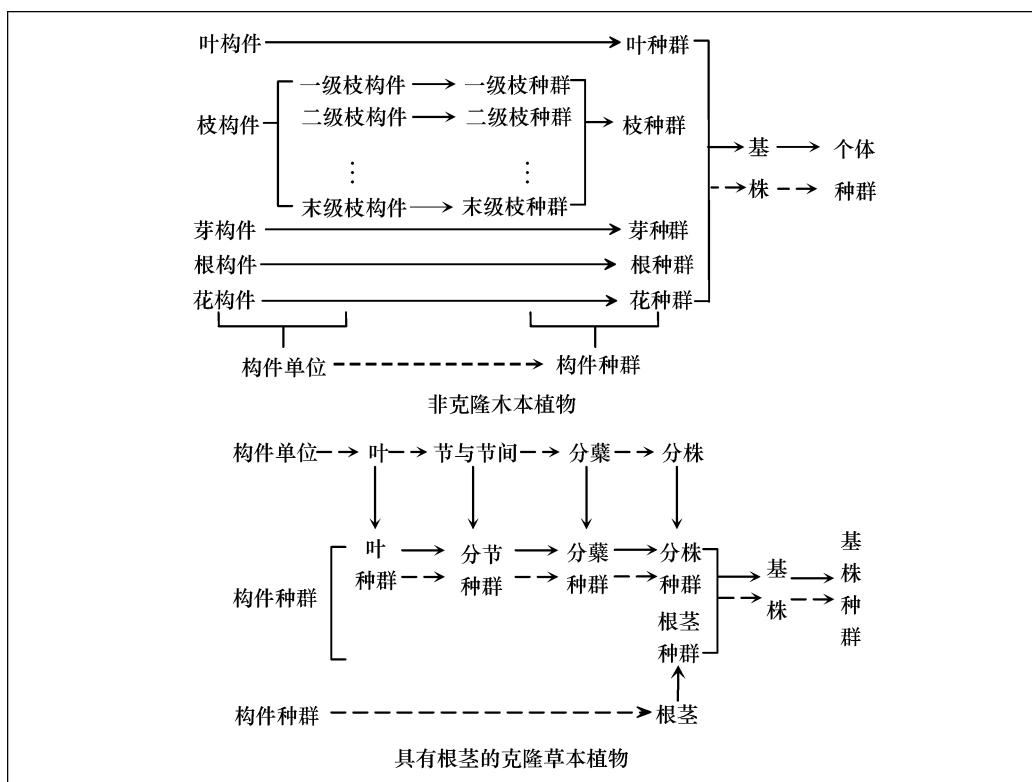


图 8-11 植物的构件组成、构件种群和基株种群(引自刘庆, 钟章成, 1995)

案例 8-4 以生物量表示的大头茶构件种群结构(图 8-12)

大头茶(*Gordonia acuminata*)是我国亚热带常绿阔叶林优势建群树种之一。殷淑燕和刘玉成(1997)以生物量分析了大头茶根、茎、枝、叶、芽等构件种群,以空间差异代替时间变化,划分 9 个龄级的大头茶纯林种群。植物体对各构件生物量投资是不均衡的,重点偏斜于枝,其次是茎,根所占比率基本保持不变。作为光吸收的主体,叶生物量的增长与受三维空间限制的其他构件不同,初期增长迅速,但到达停滞期比其他构件都早,因当 LAI 达最大值后,更多的叶并不能给植物带来更多的光吸收。30 龄到 45 龄,叶构件生物量几乎没有变化。经历自疏(Self Thinning)以后,叶构件的生物量又开始增长,枝构件与此类似。

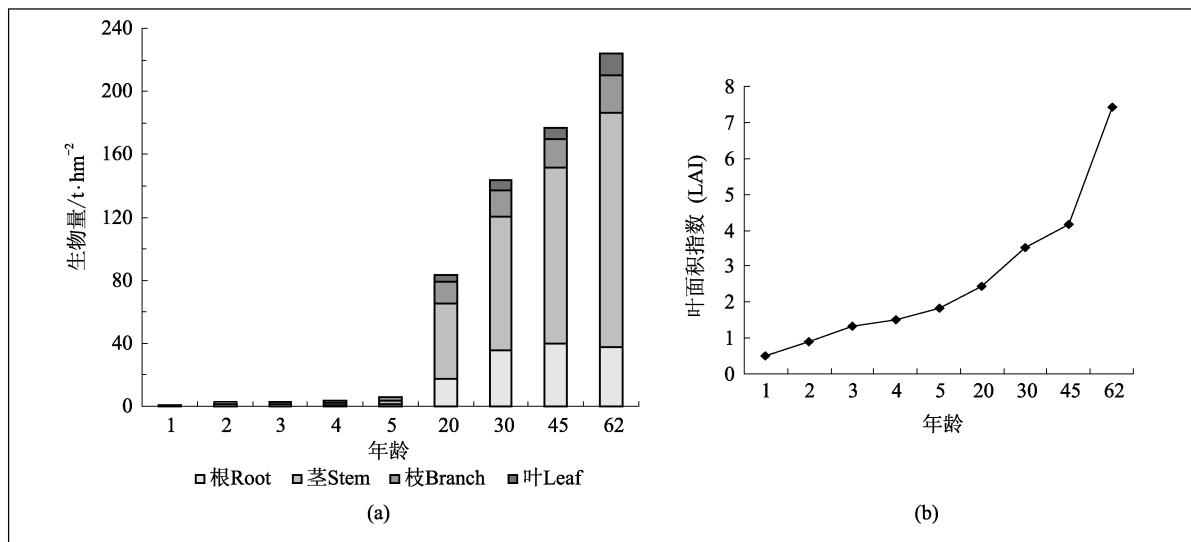


图 8-12 大头茶(*Gordonia acuminata*)构件种群(a)生物量动态和(b)叶面积指数动态(引自殷淑燕和刘玉成,1997)



植物种群的分布与数量特征是植物的生物属性与环境特征相互作用的产物。不同植物在各自的环境中都有不同的分布式样和数量表现,并且在环境变动中表型表现出不同的动态特征。掌握分布与数量特征是认识和描述植物种群的基础,也是进一步探讨植物种群在不同环境中的适应与分化的基本内容。

植物种群有别于动物种群,需要在个体和构件两个层次上进行表征才能全面反映它的生态特征。在空间上,植物因对资源的利用方式和繁殖属性使其分布格局往往也十分多样和复杂。根据研究工作的需要,选取科学合理的研究方法,是植物种群生态学研究的关键所在。选取取样方法、确定样本大小,推断种群的年龄结构,分析种群的构件及其数量,都是相关工作的重点和难点。



思考题

1. 理解以下基本概念和名词：
种群 空间格局 年龄结构 构件生物 构件种群 集合种群
2. 植物种群有何特点？
3. 植物种群和动物种群有何根本区别，如何理解植物种群的两个层次？
4. 植物种群的分布有哪几种模型？试举例说明。
5. 什么是种群的空间格局，有哪些类型，成因是什么？
6. 植物种群的年龄结构有何特点？如何确定植物种群的年龄结构？



推荐读物

1. Huxley J. 1952. 新系统学. 胡先骕, 等译. 北京: 科学出版社
2. 周纪纶, 郑师章, 杨持编著. 1992. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 23 - 49
3. 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟著. 1995. 植物种群学. 广州: 广东高等教育出版社, 85 - 114
4. 周纪纶. 1982. 种群的基本特征和种群生物学的进展. 生态学杂志, 1(2): 33 - 38
5. 钟章成. 1992. 我国植物种群生态研究的成就与展望. 生态学杂志, 11(1): 1 - 4
6. 张大勇, 等著. 2000. 理论生态学. 北京: 高等教育出版社, 施普林格出版社, 120 - 150
7. Elton C. 1927. Animal Ecology. London: Sidgewick & Jackson
8. Merrel D. J. 1991. 生态遗传学. 黄瑞复, 等译. 北京: 科学出版社
9. Pielou E. C. 1978. 数学生态学引论. 卢泽愚译. 北京: 科学出版社, 82 - 166



推荐网络资源

1. 美国生态学会植物种群生态学分会网站: <http://www.esa.org/plantpop/>
2. 美国南伊利诺伊大学植物种群生态学课程网站: <http://www.plantbiology.siu.edu/PLB452/plb452home.html>
3. 云南大学生态学国家级精品课程网站: <http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
4. 北京师范大学基础生态学课件: <http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
5. 中国科学院生态学与生物多样性论坛(普兰塔): <http://www.planta.cn/forum/index.php>
6. 网络公开图书馆: 英国生态学会会议论文集, <http://openlibrary.org/a/OL219140A/British-Ecological-Society-Symposium>

第九章 植物种群的动态和调节

本章目录

- 1 植物种群数量动态的描述
 - 1. 1 生命表及其编制
 - 1. 2 Leslie 矩阵
 - 1. 3 存活曲线
 - 1. 4 种群增长模型
 - 1. 5 植物构件增长与个体增长
- 2 影响植物种群动态的因素
 - 2. 1 生殖生态学特征
 - 2. 2 种群生活周期
 - 2. 3 干扰与灾变
- 3 植物种群调节
 - 3. 1 密度制约
 - 3. 2 非密度制约
 - 3. 3 无性系生长
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

植物种群的数量动态处于自身和外界环境的调控之中,在时间(季节、年际间)和空间上保持着动态平衡。

植物种群的调节有着内源性的因素(生殖动态、生活史对策、遗传适应等)和外源性的因素(气候因素、种间关系等)之分,其中包含了环境与遗传的反馈机制。可以认为种群调节方式是在自然选择等进化因素控制下的进化结果,也是植物种群对环境所作的适应性反应。种群数量的偶然性剧变也可以造成进化上的深远影响,引起质的变化。维持种群数量在某个稳定的水平是有利的,大规模的衰减可能导致物种灭绝,大量的增长又会过快地耗竭环境资源。

种群调节是一个自然的过程和普遍的现象,但人类活动的自觉与不自觉干扰会打破这一自然过程的平衡。例如,农林生产上,以人工调节来努力维护和创造高产种群持续的条件;不过人类的某些活动又会使某些种群的自然调节过程失控,如植物资源过度利用、过度放牧、杂草的无意引入、环境污染、水体富营养化、转基因作物的基因逃逸等(相关内容参见第十三章),都会引起种群灭绝或种群暴发而破坏相应的生态平衡。只有认识种群的动态特征和调节机理,才能合理利用和科学管理植物种群。

1 植物种群数量动态的描述

1. 1 生命表及其编制

生命表(Life Table)亦称寿命表,始创于 17 世纪(Evraunt, 1662),起初用于人口统计学中。在生物研究中,最早是由昆虫

种群生态学家所采用(Pearl & Park, 1921; Morris & Miller, 1954)。

生命表用于记录在自然条件和实验条件下,种群在整个生命周期内的出生和死亡数量,以及出生、死亡发生的年龄。结合植物的繁殖能力,还能得出种群的生殖表(Fertility Schedule),反映特定年龄群的繁殖率。根据不同年龄段的出生和死亡的数量,可以估计种群将来消长的趋势。

1.1.1 列表生命表

1.1.1.1 特定年龄生命表

特定年龄生命表(Age-Specific Life Table)又称动态生命表(Dynamic Life Table)、同生群生命表(Cohort Life Table)、水平生命表(Horizontal Life Table)、定群生命表等(图9-1)。这种生命表以种群的年龄阶段作为划分时间的标准,系统观测记录一个同时出生的个体群(同生群Cohort,统计群),在不同的发育阶段或年龄阶段的死亡与存活、死亡原因、繁殖数量。为此,需要纵向地跟踪收集所抽取的同生群(在相同的环境条件)从出生到最后死亡的全部资料。这种生命表适用于可以按实际年龄级来编制的植物种类。实际上,要获得所需的完整数据比较困难,特别是世代重叠、寿命较长的植物种群。

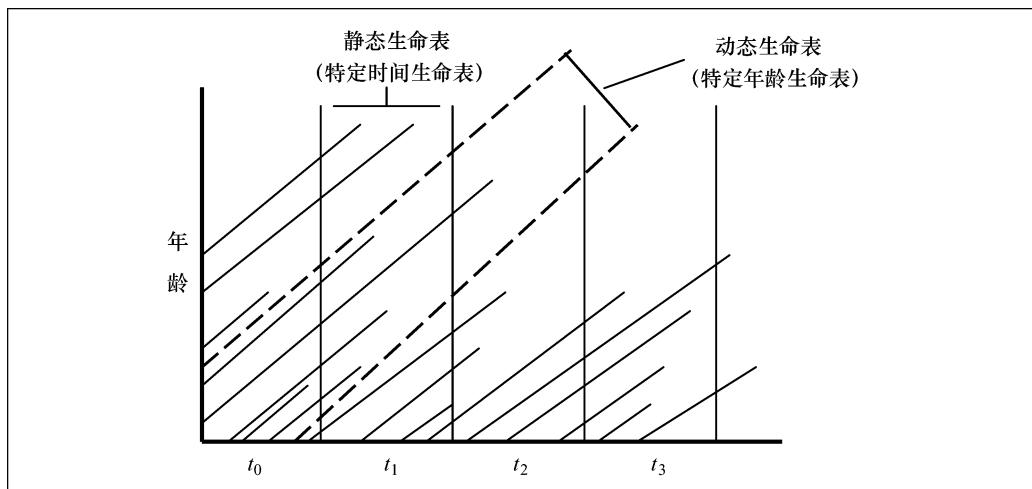


图9-1 静态生命表与动态生命表

案例9-1 一次结实早熟禾(*Poa annua*)的同生群生命表(Law, 1975)

表9-1是一个早熟禾实验种群的同生群生命表, a_x 是这个实验种群同时萌发的个体,不包括新增的新生个体, x 的间隔为3个月。同时,实验中假定各龄级间的年龄结构是稳定的,在观察的样方内无迁入或迁出。表中, k_x 为亏损度(Killing Power或Killing Value),定义为 $\lg a_x - \lg a_{x+1}$ (或相当于 $\lg a_x/a_{x+1}$); B_x 是某龄级的平均每株产生的种子数,相当于平均每株的生育力或繁殖系数。表9-1中反映出这一同生群随年龄增长而出现的存活(l_x)、死亡(d_x)、亏损(k_x)和种子产量(B_x)的动态特征。

表 9-1 早熟禾 (*Poa annua*) 实验种群的同生群生命表(引自 Law, 1975)

年龄 (每龄 3 个月) x	存活数 (每一季 的) a_x	存活数 (标准化) l_x	死亡数 (标准化) d_x	死亡 率 q_x	$\lg a_x$	$\lg l_x$	$\lg a_{x+1}$ $k_x \rightarrow 1$	该龄级的 单株平均 种子数 B_x
0	843	1000	143	0.143	2.926	3.000	0.067	0
1	722	857	232	0.271	2.859	2.933	0.137	300
2	527	625	250	0.400	2.722	2.796	0.222	620
3	316	375	204	0.544	2.500	2.574	0.342	430
4	144	171	107	0.626	2.158	2.232	0.426	210
5	54	64	46.2	0.722	1.732	1.806	0.556	60
6	15	17.8	14.24	0.800	1.176	1.250	0.699	30
7	3	8.56	8.56	1.000	0.477	0.551		10
8	0	0	-				-	

1.1.1.2 特定时间生命表

特定时间生命表 (Time-Specific Life Table) 又称静态生命表 (Static Life Table), 或垂直生命表 (Vertical Life Table) (图 9-1), 是在一个特定的时间断面观察种群各龄级的存活状况, 并以此来估计每个年龄组的死亡率。静态生命表反映的是不同出生时间的个体, 经历不同环境条件后的种群特征, 现存个体的年龄结构反映了以往的出生率和死亡率。这种生命表编制基于以下三个假设:

- (1) 种群数量是静态的, 即密度不变;
- (2) 年龄组合是稳定的, 即种群的年龄结构与时间无关;
- (3) 个体的迁移是平衡的, 即迁入等于迁出。

静态生命表在自然种群, 特别是世代重叠、寿命较长的种群中应用价值很大。

此外还有动态混合生命表 (Dynamic Composite Life Table), 与动态生命表相似, 只是将不同年龄同一时期标记的个体作一个组来处理, 这个组不是同生群, 因为这组个体不是同年出生的。这种生命表主要应用在动物种群研究中。

案例 9-2 云杉 (*Picea asporata*) 种群的静态生命表 (江洪, 1988)

江洪 (1988) 编制了四川亚高山针叶林的不同群落类型中的云杉种群特定时间生命表。编制时假设: ① 在特定时间内种群密度不变 (种群数量是静态的); ② 种群年龄结构稳定; ③ 种群迁入与迁出是平衡的。调查样地为 1 200 m^2 ($40\text{ m} \times 30\text{ m}$), 通过标准木解析建立年龄回归模型, 年龄预测精度达 95% 的显著水平。其中, 海拔 3 000 ~ 4 000 m 阴坡分布的藓类 - 云、冷杉林的云杉种群生命表见表 9-2。这是一个幼年的云杉种群, 林中拥有大量的一年生幼苗 (达 $67\text{ 424 株}/\text{hm}^2$), 但一年生幼苗的死亡率高达 99.7%, 仅有 0.3% 的机会进入 2 ~ 5 年龄级。此后在 5 ~ 15 年期间较稳定, 大约 20 年后还要经历一次死亡的考验, 才能进入林冠上层。

表 9-2 云杉种群静态生命表

x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x^*	a_x	$\lg a_x$	$\lg l_x$	k_x
1	1000	1997	997	501	506	0.5	67424	11.119	6.903	5.954
5	3	2	714	2	5	2.0	175	5.165	0.954	1.253
10	1	0	60	1	3	4.6	50	3.912	-0.299	0.062
15	1	0	64	1	3	3.9	47	3.850	-0.361	0.066
20	1	0	68	1	2	3.1	44	3.784	-0.427	0.071
25	1	0	73	1	1	2.3	41	3.714	-0.497	0.076
30	1	0	79	1	1	1.4	38	3.638	-0.573	0.082
35	1	0	0	0	0	0.5	35	3.555	-0.656	3.555

期望年龄 = 1.011 649

* 因表中既不是全部生命史的统计, 又不是同生群的动态跟踪, 期望寿命 e_x 并没有实际意义(江洪, 1988)。

1.1.2 图解生命表

这是一种简化的生命表, 由 Segar 和 Mortviner 于 1976 年提出 (Beagon & Mortimer, 1981; 周纪纶, 1983)。这种生命表是以图形记录的方式, 将种群数量变动的过程以流程图的形式表示, 并标志各种变量的数值, 具有直观方便的特点(图 9-2)。

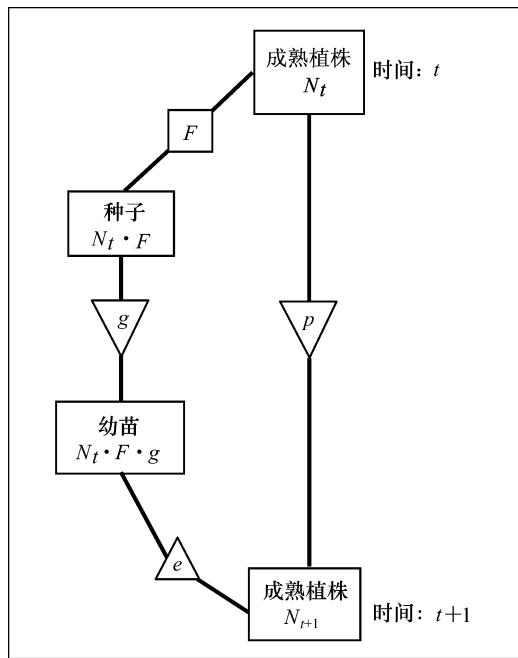


图 9-2 种子植物种群的图解生命表 (Beagon, 1981)

图 9-2 表示, 一次性结实植物种群从 N_t 到 N_{t+1} 一个世代的数量动态。其中, p 为

成株的存活率($0 \leq p \leq 1$)； N_{t+1} 是 t 时间到 $t+1$ 时间的成熟个体存活数； F 为生育力，即平均每株产生的种子数； g 是种子萌发率($0 \leq g \leq 1$)，萌发产生的幼苗数量为 $N_t \times F \times g$ ； e 是成长率，幼苗成长为成熟植株的数量为 $N_t \times F \times g \times e$ 。所以，植物种群一个世代的数量动态变化，是其生活史中两个世代成株、种子、幼苗各生活态级的存活、出生、死亡过程的综合效应。对于多次结实、具有连续交配和世代重叠的植物种群来说，图解模型按龄级进一步细化(图9-3)。

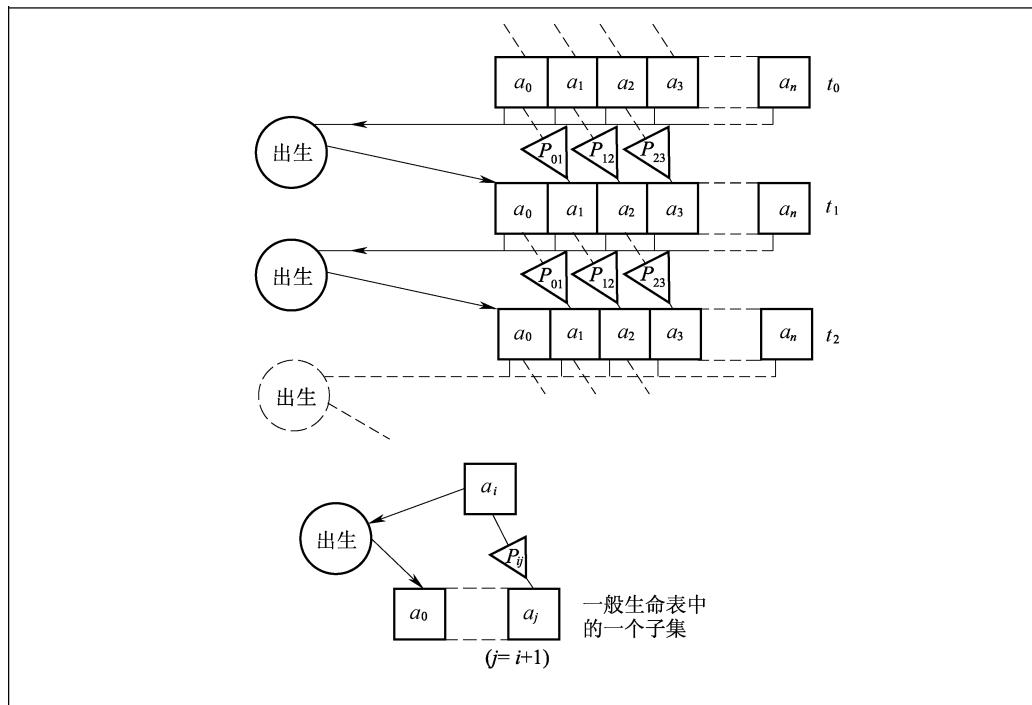


图9-3 多次结实植物种群生命表图解(Beagon, 1981) a_0, a_1, \dots, a_n 表示各龄级的个体数, a_n 是最高龄级的个体数。 P_{ij} 为某个龄级的特定龄级存活率, 例如 P_{01} 是指从 a_0 龄级中能到达 a_1 龄级的存活率($0 \leq P_{ij} \leq 1$)。出生的部分以圆圈来表示, 它与成株数量的关系, 在图中的下部表示为生命表中的一个子集。

1.2 Leslie 矩阵

种群生命表的构建都是在假设种群数量和年龄结构不变的前提下进行的。事实上,任何一个多年生多次结实的植物种群,总是会因各龄级个体的逐年死亡和新生个体的逐年增加,导致种群数量和年龄结构的变化,以及各龄级死亡率和出生率的变化。Lewis (1942) 和 Leslie (1945a, 1945b) 分别独立地为研究生殖种群的年龄结构,提供了 Leslie 矩阵 (Leslie Matrix) 的方法,可以依据生命表的参数,建立种群数量和年龄结构变化的确定性模型,进行定量表述和预测。

对于一个世代重叠具有年龄结构的种群增长,假定其各年龄级的特定存活率 P_x (平均每个 x 年龄的个体在一定时间单位内的存活概率)和特定生育力 B_x (每个 x 年龄的个体在一定时间单位内平均生殖的后代数)保持不变时,种群各年龄级的数量从时

间 t_1 到时间 t_2 的变化可表示为图解生命表(图 9-4)。

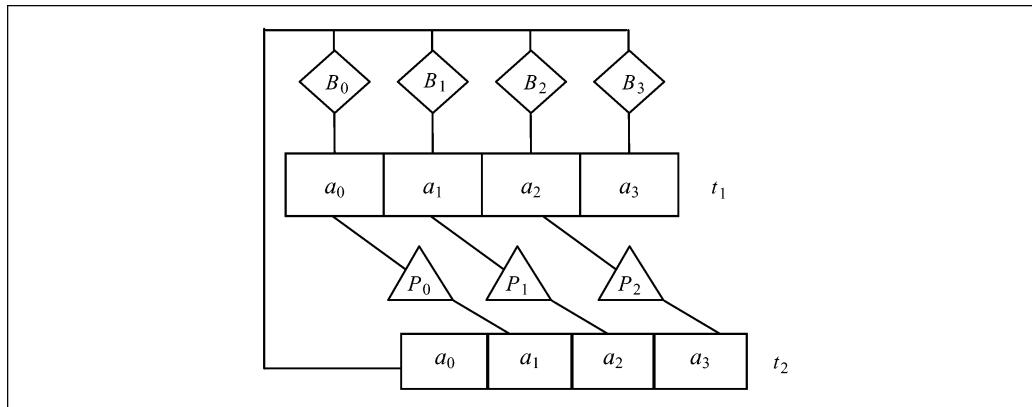


图 9-4 世代重叠种群的年龄结构变化(Beagon, 1981)

从而, t_2 时刻各年龄级的数量可表述为:

$$\begin{aligned}t_2 a_0 &= t_1 a_0 \times B_0 + t_1 a_1 \times B_1 + t_1 a_2 \times B_2 + t_1 a_3 \times B_3 \\t_2 a_1 &= t_1 a_0 \times P_0 \\t_2 a_2 &= t_1 a_1 \times P_1 \\t_2 a_3 &= t_1 a_2 \times P_2\end{aligned}$$

以上公式用矩阵运算方法表示为:

$$\begin{bmatrix} t_2 a_0 \\ t_2 a_1 \\ t_2 a_2 \\ t_2 a_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} B_0 & B_1 & B_2 & B_3 \\ P_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} t_1 a_0 \\ t_1 a_1 \\ t_1 a_2 \\ t_1 a_3 \end{bmatrix}$$

这就是 Leslie 矩阵,其一般式表示为:

$$a_{t+1} = M \times a_t$$

式中, a_{t+1} 是 $t+1$ 时刻种群各年龄级个体数向量; a_t 是 t 时刻种群各年龄级个体数向量; M 是各年龄特定生育力 B_x 和特定存活率 P_x 构成的转移矩阵(Transition Matrix)。

应用 Leslie 矩阵的条件,是要求时间间隔完全相等,这对于难于确定年龄和不宜划分为相等时间间隔的种群来说不便应用。Lefkovitch(1965)建立了种群生活史不均等阶段分组的种群模型,代替相等的时间分组,并允许属于某一阶段的个体留存在本阶段,即 Lefkovitch 矩阵。

案例 9-3 早熟禾(*Poa annua*)同生群的 Leslie 矩阵(Law, 1975)

Law(1975)曾把早熟禾的一个同生群的生活史划分为 5 个阶段,即种子、幼苗、幼株、中龄株和老龄株。除种子外每个阶段均定为 8 周。图 9-5 为其图解生命表,共有两组参数(0~1),一组是关于种子动态的参数,包括种子生存率(P_s),幼龄株的种子增殖率(B_1),中龄株的种子增殖率(B_2),老龄株的种子增殖率(B_3)。另一组为幼苗动态

参数,包括种子成苗率(g_s),幼苗到幼龄株的存活率(P_0),幼龄株到中龄株的存活率(P_1),中龄株到老龄株的存活率(P_2)。

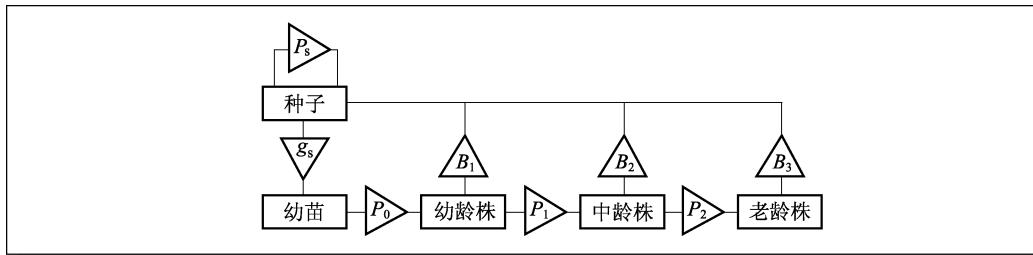


图 9-5 早熟禾的生活史阶段(Beagon, 1981)

早熟禾同生群 Leslie 矩阵模型表示为:

$$\begin{bmatrix} P_s & 0 & B_1 & B_2 & B_3 \\ g_s & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix}$$

P_s 并非生育力,是种子库中未萌发种子的存活率。考虑各龄级存活率(P_0 、 P_1 、 P_2)与特定龄级的种子增殖率(B_1 、 B_2 、 B_3)是受整个种群密度影响的,Law 建立了各龄级存活率、特定龄级的种子增殖率与种群密度(N)的函数关系,其中:

$$N < 27\,726 \text{ 时}, P_0(N) = 0.75 - 0.25 \exp(-0.000\,05N)$$

$$N > 27\,726 \text{ 时}, P_0(N) = 0$$

$$B_1(N) = B_3(N) = 100 \exp(-0.000\,1N)$$

$$B_2(N) = 200 \exp(-0.000\,1N)$$

结合存活率、增殖率与种群密度的函数关系,建立早熟禾同生群 Leslie 转移矩阵(M)为:

$$\begin{bmatrix} 0.2 & 0 & B_1(N) & B_2(N) & B_3(N) \\ 0.05 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_0(N) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.75 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.75 & 0 \end{bmatrix}$$

其中,在生活史的间隔时间中,种子库中 20% 的种子保持休眠并继续存活,其中 5% 的种子萌发。幼苗个体的存活率 $P_0(N)$ 在种群密度很低时起始值为 0.75,这里假设幼龄株到中龄株的存活率(P_1)和中龄株到老龄株的存活率(P_2)也为 0.75。应用 Leslie 矩阵 $a_{t+1} = M \times a_t$ 可模拟早熟禾种群的数量和年龄分布,以及各龄级的动态变化(图 9-6)。

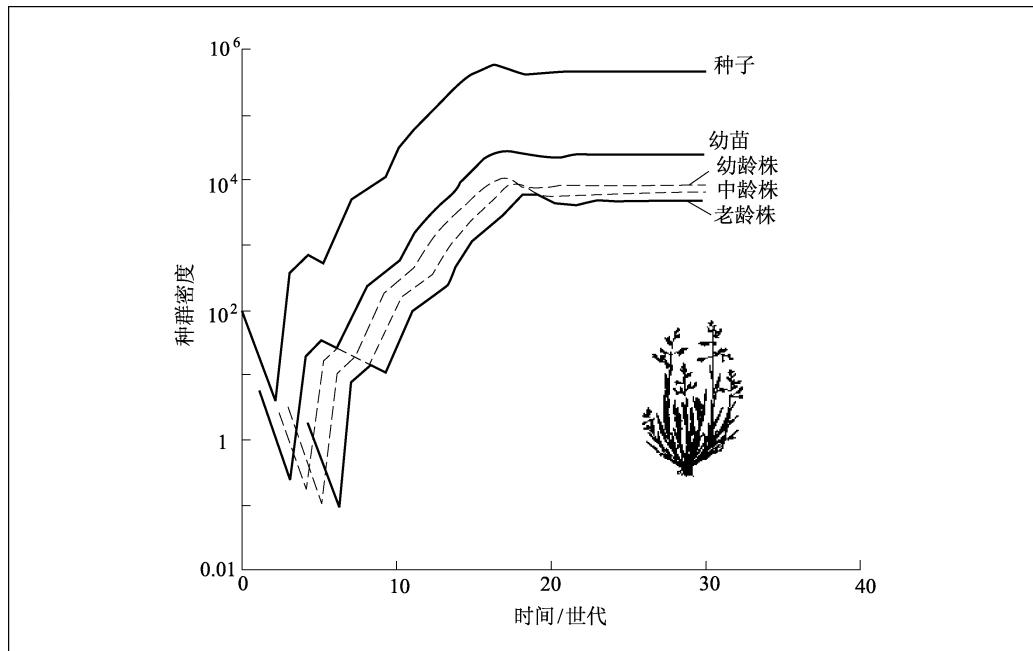


图 9-6 Leslie 矩阵模拟早熟禾种群中 5 个龄级的分布动态(引自 Law, 1975)

1.3 存活曲线

存活曲线(Survivorship Curve)是以个体死亡数来表述特定年龄的死亡率,根据生命表中的存活数(l_x)的对数值相对于时间变量绘制而成,是描述种群数量特征的基本方法之一。与生命表一样,存活曲线不是某一标准种群特有的,它可以表述在不同的生境、不同的时间下种群的性质。Deevey(1947)以相对年龄(即平均年龄的百分数)作横坐标,以存活数(l_x)作纵坐标,绘制存活曲线,划分出了三种基本类型。有的学者作了进一步细分(Slobodkin, 1962; Odum, 1983)(图 9-7)。

A 型(Deevey I 型):凸形曲线,种群个体在接近生理寿命时仅有较低的死亡率,达到生理寿命后,则大量死亡。

B 型:进一步分为三种。

B1 型:台阶形曲线,在生活史的不同阶段个体的死亡率有较大的差异。

B2 型(Deevey II 型):呈直线,是一条理论曲线,因为现实环境中很少有死亡率恒定的情况。

B3 型:近似 S 形曲线,幼体的死亡率较高,成体的死亡率降低并且接近于不变。

C 型(Deevey III 型):凹型曲线,早期死亡率极高,以后死亡率低而稳定。

Leak(1975)指出,乔木种群双对数化后的存活曲线若为一条直线则表示该种群是稳定种群,若为凹型则为增长种群,若为凸型则为下降种群。并且,稳定种群和增长种群的存活曲线符合负幂函数分布($y = ax^{-b}$),而下降种群的存活曲线不符合负幂函数分布。

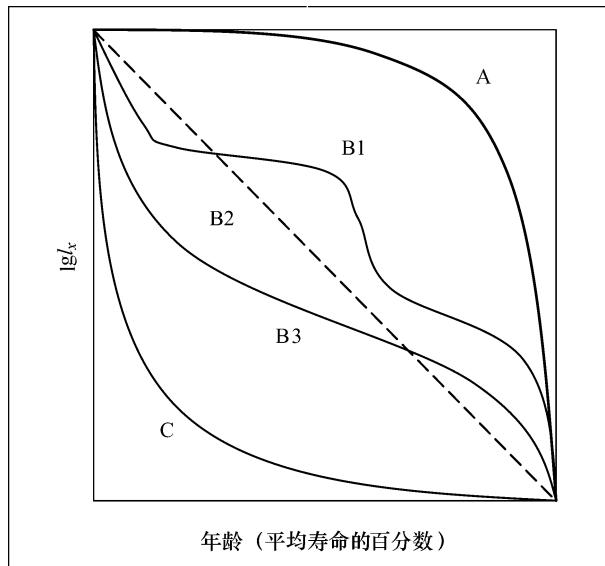


图 9-7 存活曲线示意图

不同生活型的植物,其种群各龄级的生存、死亡和繁殖动态具有与有利和不利环境条件相适应的特征。高位芽植物中的乔木植物的存活曲线 3Deevey III 型,高位芽灌木的存活曲线有 Deevey III 型也有 Deevey II 型,地上芽的矮小半灌木植物与灌木多有类似之处。描述多年生草本的存活与死亡过程,常用亏损曲线(Depletion Curve)来代替常规的存活曲线。以种群当年存活个体数(N_x)的对数为纵坐标,年份为横坐标,即可绘出该种群的亏损曲线(图 9-8),并可计算出种群的半衰期(Half Life Time)。

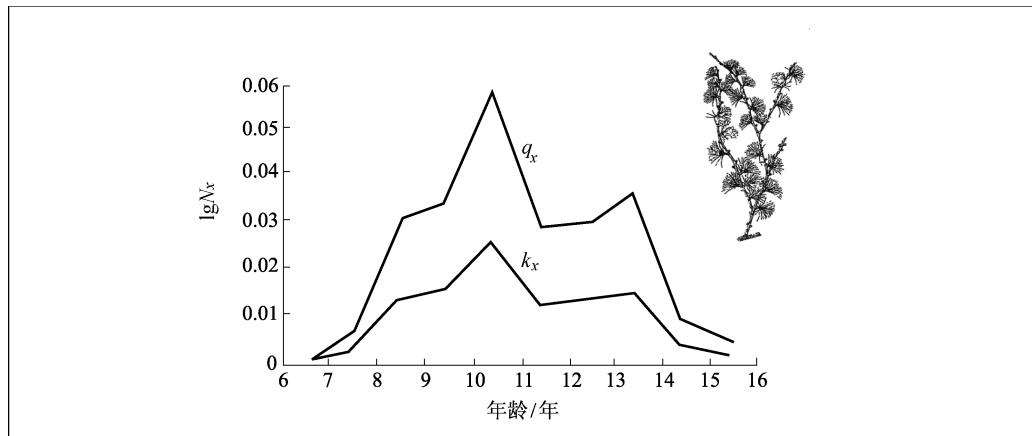


图 9-8 兴安落叶松(*Larix gmelinii*)同生群(1965—1987)的死亡曲线(q_x)和亏损曲线(k_x)
(引自周纪纶等,1992)

1.4 种群增长模型

种群增长模型是以指数增长模型和逻辑斯谛增长模型为基础的。

1.4.1 指数增长模型

指数增长(Exponential Growth),也称对数增长(Logarithmic Growth)(图9-9),也就是Malthus所说的几何级数的种群增长(Geometric Growth)。种群增长的方程式为:

$$N_t = R_0^t N_0$$

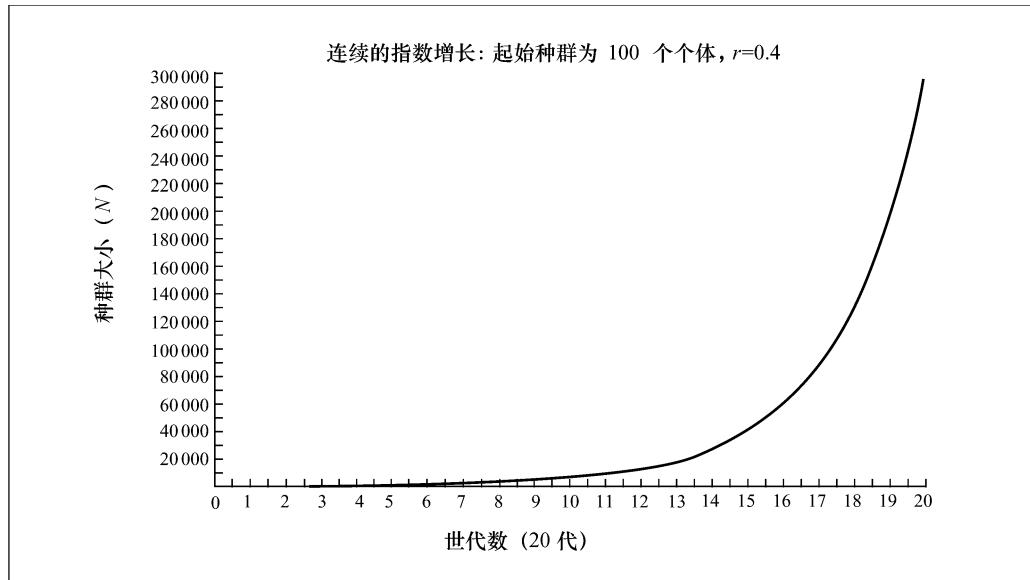


图9-9 种群的指数增长曲线

式中, R_0 为每代的生殖力; N_0 为起始的种群大小; t 为世代数。指数曲线呈J形,所以指数增长也叫J形增长型。

在上式中,如果 $R_0 > 1$,种群将以指数方式增长;如果 $R_0 = 1$,种群将保持恒定;如果 $R_0 < 1$,种群将缩小。

满足指数增长的三个条件是:

- (1) 种群处于无限环境条件下,即个体增长不受空间或密度与资源限制;
- (2) 个体不死亡;
- (3) 每代的生殖力保持恒定。

但通常情况下,每个种群都有一定的死亡率(d)和出生率(b),假设不发生种群迁移,环境依然无限,出生率和死亡率与种群大小无关,此时种群的瞬时变换率为:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N$$

令 $r = b - d$,则方程式为:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

式中, r 称为种群的内禀自然增长率或种群瞬时增长率, 是种群生物潜能或生殖潜能的一种度量。

1.4.2 逻辑斯谛增长模型

种群的无限增长在自然条件下很少发生, 通常要受到有限环境条件的制约, 而且种群的增长过程是与密度相关的, 即种群的出生率和死亡率并非与种群数 N 无关。我们将有限环境和与密度有关的种群增长称为逻辑斯谛增长 (Logistic Growth) (图 9-10)。逻辑斯谛增长曲线呈 S 形, 此曲线有一条上渐近线, 即环境对种群增长的限制。该种群增长的数学模型由比利时学者 Verhulst 于 1838 年创立, 1920 年后才引起人们的重视。

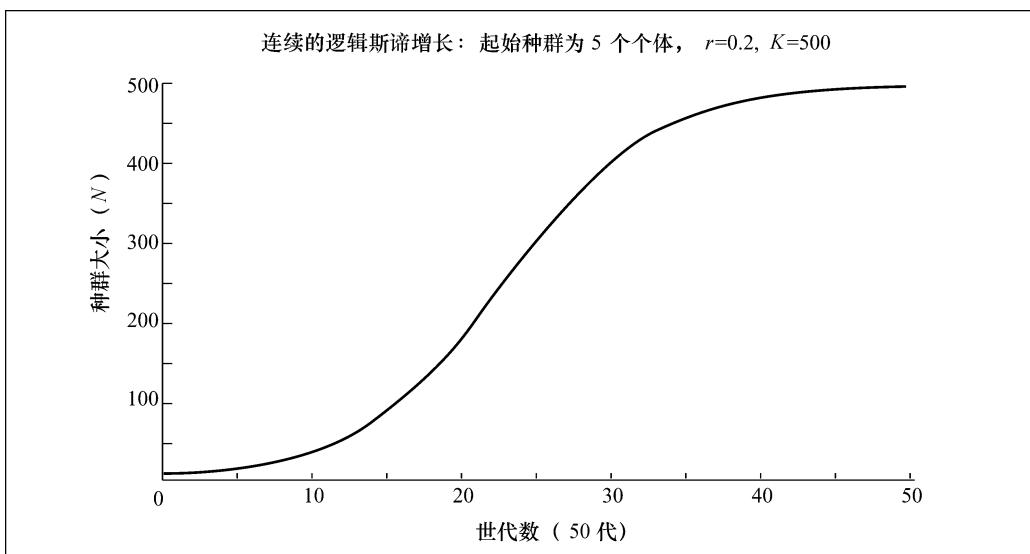


图 9-10 种群的逻辑斯谛增长曲线

逻辑斯谛方程是：

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K - N}{K}\right)$$

r 是种群的瞬时增长率, 与净增长率不同;

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

N 是种群实际大小; K 是常数, 是种群大小的上限, 也叫做环境负载力 (Carrying Capacity)。

逻辑斯谛增长成立的条件:

- (1) 种群中的所有个体具有相同的基因型和表型, 具有相同的死亡和生殖特征;
- (2) 种群的个体数量是合适的计量单位;
- (3) 种群内禀自然增长率 r 不随种群数量的变化而改变, 即 r 是常数;
- (4) 种群大小的上限或环境承载力固定不变。

无论是指数增长模型还是逻辑斯谛增长模型, 都是将种群波动的过程过分简单化

了,出生与迁入的联合效应和死亡与迁出的联合效应之间的平衡、环境条件的改变,以及生殖的不连续性等因素,都可以引起种群数量的动态改变。

1.5 植物构件增长与个体增长

构件理论的核心是将植物种群结构分成两个层次:一是基株层次,是一合子发展而来的全部产物,由遗传个体的数量来表示,无论是一棵幼苗还是由它经无性生长形成的庞大的无性系(Clone),都被视为一个基株,基株的数量与动物种群的个体数量是对等的,用 N 表示,基株构成植物的个体种群;另一层次是组成基株的构件层次,通常,枝、叶、花、芽、种子,以及树的萌生枝、无性系的分株、禾本植物的分蘖株等,都为基本的构件单位。构件不仅是一个营养单位,同时也是一个繁殖单位,植物体上凡是具有潜在重复能力(分生组织)的形态学单位都可视为构件,构件可具有独立的生存能力,如分蘖株、种子、芽、根茎等,或不具有独立的生存能力,如枝、叶、花等。每一基株的构件数量用 η 表示。一个植物种群的构件总和就为 $N\eta$,植物的种群特征变化将由二者的变化及它们的组合效应所左右。

由无性繁殖形成的构件种群也有年龄结构、种群增长特征、空间配置、性比(单性花、雌雄同株)等种群特征,对这些构件种群特征的了解更有助于说明实际的植物种群动态过程。植物基株上的种群模型理论,即“整个植株可作为一个种群模型”,说明一个植物个体本身也是由个体水平以下,属同一无性系的“种群”组成。

2 影响植物种群动态的因素

种群增长是靠种群补充超过种群的耗损来实现的,植物种群中个体的补充首先决定于自身生殖生态学的特征,另外,植物生活周期中的关键过程以及左右这些过程的主导生态因子都影响着植物种群的补充。

2.1 生殖生态学特征

植物种群的生殖生态学特征指的是个体的生活史进入生殖阶段以后所表现出来的生殖行为特征,包括种子的产量、生殖年龄、生殖次数、生殖分配、生殖价和生育力等。

2.1.1 生殖年龄与生殖次数

植物的生殖年龄指植物从种子萌发到进入有性生殖所经历的时间或年龄,这不仅取决于物种的繁殖生物学特性,还取决于其生境条件和干扰条件的有无和强度。植物种群在一定程度上能提前或推迟生殖年龄以适应环境变化,但调节是有幅度的,一旦环境的变迁超过其调节的幅度而出现有性生殖失败以后,植物种群往往以无性生殖方式来谋求持续生存和发展。当然,一贯的无性生殖不能通过遗传重组产生适应环境变动的遗传变异组合,而会进入进化上的盲端。但只要条件适合,种群又将以有性生殖过程产生后代。

植物种群按其生活史特征可分为一次结实(Semiparity)和多次结实(Iteroparity)两类。

一次结实的植物种群在结实后所有的个体将死亡,下一代从种子重新开始,因此种群的世代是不连续、不重叠的。一次性结实的植物有一年生(Annuals)、二年生(Biennials)和多年生(Perennials)之分,差别在于有性生殖过程是在当年(一个生长季)完成,还是在第二年甚至经历多年才完成。

多次结实的植物种群存在世代重叠,各次结实的时间间隔也不固定。在自然条件下,许多树木都不是每年结实,结实的频率有的隔年,有的间隔两年,甚至三、五年或更长。例如,果树结实就有大、小年之分,

Silvertown(1982)提出“最佳生殖频率”(Optimal Life History Patterns)概念,指出植物种群的生殖年龄以及生殖次数是种群对环境变化的适应性调节,其目标是提高种群的适合度,及留下尽可能多的后代来取代自身的位置。最佳生殖频率指的是植物种群力求在不同环境条件下使其生态寿命更长,能量利用率更高,通过各种生殖方式使 $\sum l_x b_x$ (l_x 是生存数, b_x 是生殖率)达到最大值。

一次性生殖的一、二年生植物,总是在其适宜生长期结束之前,以最多的适合生殖的个体数来完成生殖的过程。多年生一次结实的植物,往往采用延迟生殖的方式,在生殖前通过无性生殖和营养储备积蓄充足的力量,等到适合于生殖的年份(生命终结前),倾力结籽,产生大量的后代。竹类的无性种群就是最好的例子,竹类往往生长数十年,甚至上百年,然后同步开花、结实。多次结实的植物,以增加生殖频率来弥补不利环境的频繁干扰所带来的生存率降低的影响,或缓和每次生殖种子数量偏低的消极影响。不管怎样,植物种群的生殖年龄和生殖次数都是为了保证最大的种子产量,扩大下一代种群的个体数量。

2.1.2 生殖分配

生殖分配或生殖配置(Reproduction Allocation, RA),指在植物种群的整个生活史中,生殖器官耗用的营养元素和积累的有机物质占总同化产物的比例。实际的应用中,将植物干重分为生殖部分和非生殖部分。生殖分配是物种的生物学特性,不同环境条件下植物个体积累的总物质量可能有差异,但其生殖分配的百分数往往是恒定的。能量投入或有机物并不是惟一限制植物种子产量的因素,某些营养元素如氮、磷、钾等的作用也不容忽视。

在自然界中,一次结实的草本植物的生殖部分一般占其总净同化能量的20%~40%,多次结实植物则只占其年总净同化能量的20%以下。但以收获种子为目标的一年生谷类作物,在人工选择下,生殖分配低限为25%,高可达40%以上(图9-11)。特定植物的生殖分配是一种生物学特性,不同个体生长的环境条件可以不同,积累的生物量有大有小,但其生殖分配的百分数往往是稳定的。Harper和Odgen(1977)在欧洲千里光的盆栽实验中发现,不同处理单株的干重可相差7倍,但成熟株的RA值在21%左右(图9-12)。

2.1.3 生殖价与生育力

生殖价(Reproductive Value, RV)指年龄为x的个体在其死亡前产生后代(种子)的数目(Fisher, 1930)。一个稳定年龄结构的种群的生殖价可表达为:

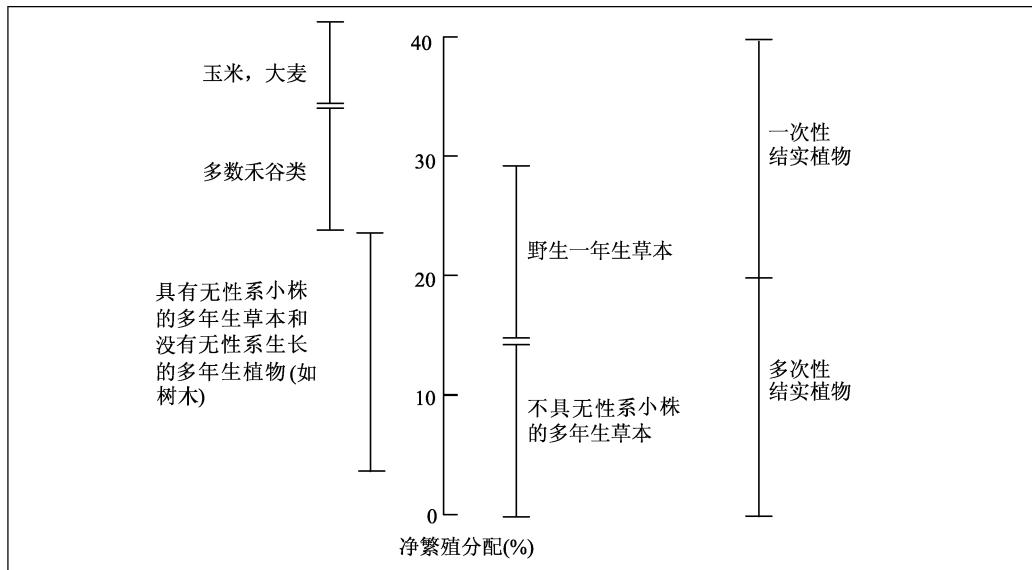


图 9-11 不同生长型植物年净同化中的生殖分配(Odgen, 1968)

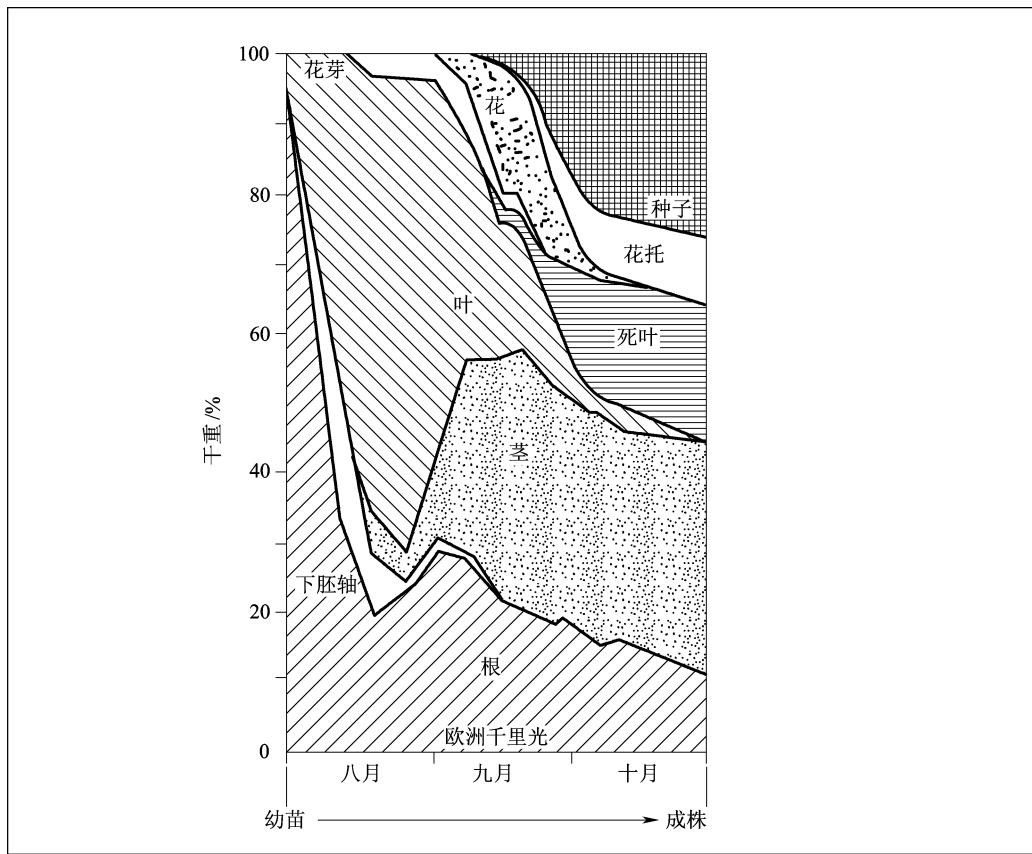


图 9-12 欧洲千里光从苗期到结实期的植株各部分干物质分配(Harper & Odgen, 1977)

$$V_x = b_x + \sum \left(\frac{l_{x+i}}{l_x} \right) b_{x+i}$$

式中, V_x 为生殖价; l_x 为年龄为 x 的个体生存率; b_x 为年龄为 x 的个体的平均生育力, b_{x+i} 是后续年龄级的平均生殖力; l_{x+i}/l_x 是年龄 x 的个体生存至年龄级 $x+i$ 的概率。从此公式可知, 生殖价由两部分组成, 即①现时 x 年龄级的个体的平均生殖力, 加上②后续各年龄级个体的平均生育力与各年龄级个体存活率的积。

生育力 (Fecundity) 在动物种群中是指雌性产卵的数目, 是雌性的特征; 而生殖力 (Fertility) 则是指发育成幼体的受精卵的数目, 是雌雄两亲所决定的一种特征。就植物种群而言, 特定年龄个体产生的种子数目就是生育力。

种群在 x 年龄开始第一次生殖以后, 其余生还能产生的种子数称为剩余生殖价 (Residual Reproductive Value, RRV)。根据定义, 剩余生殖价为:

$$RRV = \left(\frac{l_{x+1}}{l_x} \right) V_{x+1}$$

式中, $V_{x+1} = b_{x+1} + \sum (l_{x+1+i}/l_{x+1}) b_{x+1+i}$ 。实际上, RRV 等于总生殖价 (Total Reproductive Value) 减去 x 年龄第一次生殖季节的生殖价, 即 $RRV = V_x - b_x$ 。

Silvertown (1987) 指出, 生殖分配 (RA)、生育力 (b_x) 和剩余生殖价 (RRV) 之间, 存在以下关系。生殖分配 (RA) 的增加与产生子代 (种子) 的数量 (b_x) 的关系可能有 3 种形式, 即 (a) b_x 与 RA 同步增大; (b) b_x 比 RA 增加更快; (c) b_x 比 RA 增长慢 (图 9-13)。

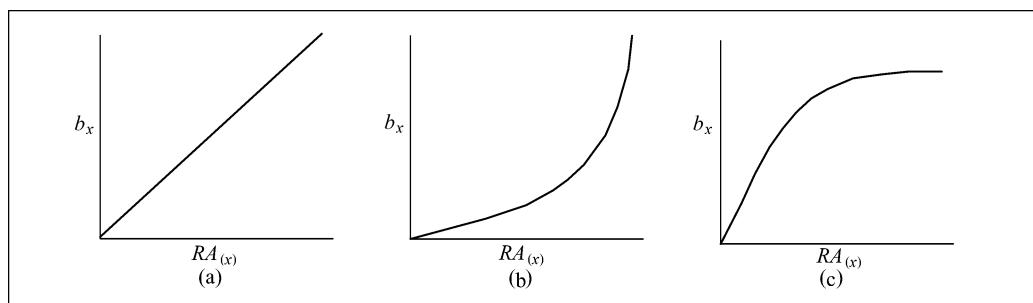


图 9-13 生殖分配与子代 (种子) 数量的关系 (Silvertown, 1987)

如果出现 (b) 或 (c) 的情况, 在自然选择下种群要达到最大种子产量, 一是尽可能多地把全部资源一次性投入集中生殖, 即一次结实的生殖方式, 在生活史前期尽最大可能争取高的存活率在生命终止前实现最大的生育力; 二是采用多次结实的生殖方式, 即在适合的 RA 值范围内 (以较少的生殖投入), 来实现较大的存活率和较多的生殖机会 (次数), 以求在整个生活史阶段产生较多的后代。

特定的生殖分配下产生的总后代数为当前的 b_x 与 RRV 之和。一次结实植物的 b_x 与 RRV 的关系呈凹型曲线, 二者之和的最大值出现在 RRV 为 0 时。多次结实植物的 b_x 与 RRV 间的关系呈凸型曲线, 二者之和的最大值出现在 $RRV > 0$ 时 (图 9-14)。

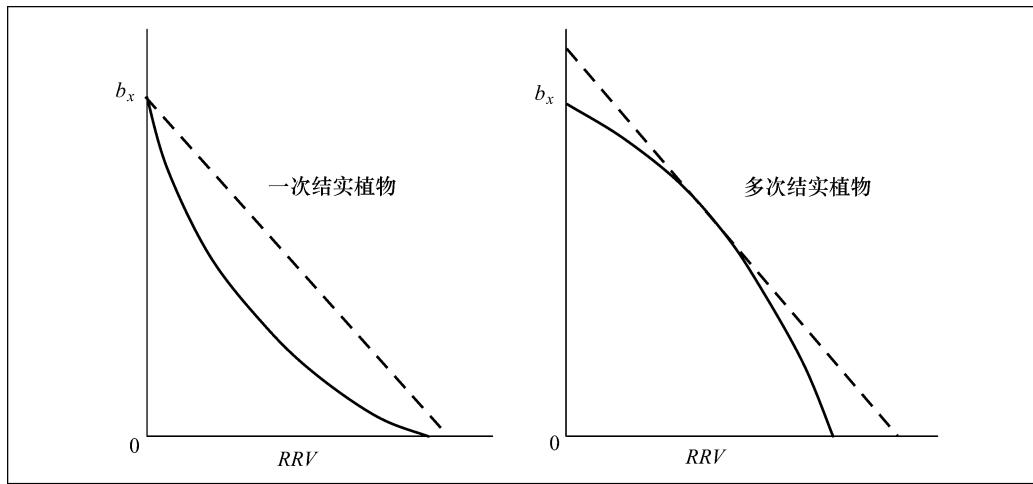


图 9-14 当前生育力与剩余生殖价间的两种关系

2.2 种群生活周期

生活周期(Life Cycle)指从种子到种子的全部过程。植物种群的生活周期的基本阶段包括：种子库(Seed Pool 或 Seed Bank)、幼苗同生群(Seedling Cohort)、开花(Flower)、种子生产(Seed Production)、种子散布(Seed Dispersal)或种子雨(Seed Rain)(图9-15)。

2.2.1 种子雨与种子库

种子是植物种群生活史的初始阶段，几乎是植物个体一生中惟一具有迁移能力的阶段。在特定时间从母株上降落的种子量，Harper(1977)形象地称之为种子雨。种子雨是指在单位空间(生境)和时间内，种子输入与输出的流通量，故也称之为种子流(Seed Flow)。种子和植物的无性繁殖体构成了植物的潜在种群(Potential Population)。

种子库是单位面积(容积)土壤中贮存的种子量(Harper, 1977)(图9-16)。种子库的库量变化取决于收支：所谓的收方是种子雨(进入单位生境中的种子数量)；支方是被动物吃掉的损失量，因致病菌或外因影响引起的种子死亡量(腐烂和衰老)，以及种子的萌发量。收支相抵以后的余额才是种子库中的活种子量。例如，生长在美国缅因州的美国五针松，平均每株结球果804个，其中44个在树上即被松果甲虫或松果蛾所杀死，29个被松鼠破坏，剩余的731个球果在9、10月份释放种子，落到地面后几乎被鹤鸟吃光，还有田鼠和野鼠也大量采收这些种子。为了保证种子库中的种子有足够的机会萌发和成长，植物的种子雨往往形成时空上的适应特征，要么避开不利的灾害减少损失，要么种子雨终年不停缓慢地释放，以期部分种子能把握住有利的时机。有些植物的种子成熟后，仍留存在树冠而推迟释放，称为冠层种子库(Canopy Seed Storage)，如短叶松(*Pinus bankisana*)的种子可留存于树冠达20年之久，其中50%的种子仍具有生命力(Lamont et al., 1991)。

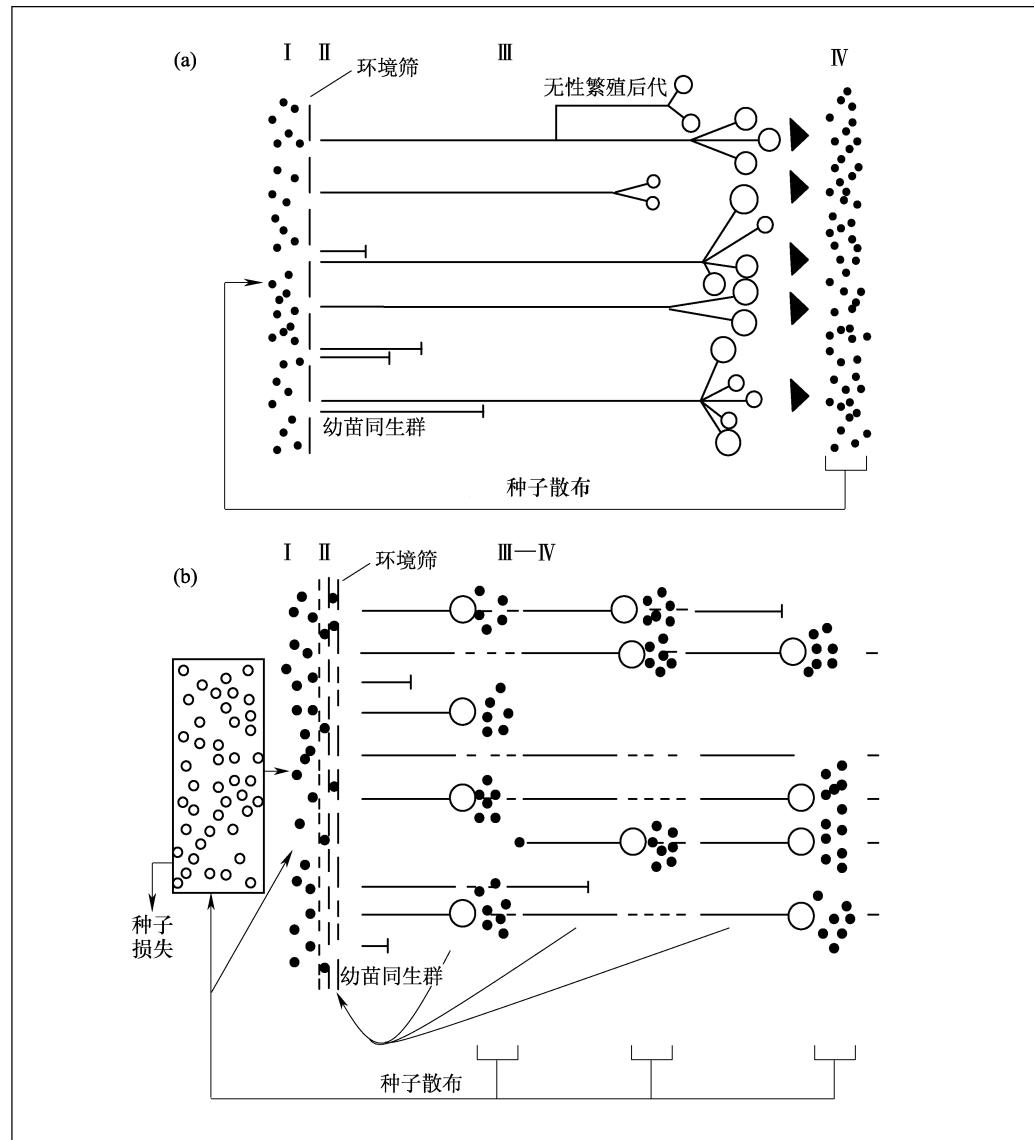


图 9-15 植物种群的生活周期 (Harper, 1977) (a) 一次性结实植物种群; (b) 多次性结实种群一个同生群种群。I. 土壤中的种子库; II. 幼苗的补充量(环境筛); III. 生长阶段按植物量或数量计数的构件单元; IV. 生活史末期的种子产生。

种子库分为休眠种子库和活动种子库,其中的种子多数处于休眠状态(图 9-16)。休眠种子可分为固有休眠 (Innate Dormancy)、诱导休眠 (Induced Dormancy) 和强制休眠 (Enforced Dormancy) 3 种类型。休眠种子在受到刺激或激发后打破休眠进入活动种子库,萌发成幼苗。Roberts (1973) 根据种子的贮藏行为把种子分为正常性种子 (Orthodox Seed) 和顽拗性种子 (Recalcitrant Seed) 两大类,具顽拗性种子的植物主要是水生植物和多年生木本。顽拗性种子通常不经过脱水干燥,在脱离母体时通常含有大

量的水分,存在胎萌现象;同时对水分的缺失存在高敏感性,目前对顽拗性种子脱水导致死亡的机理还不是很清楚。

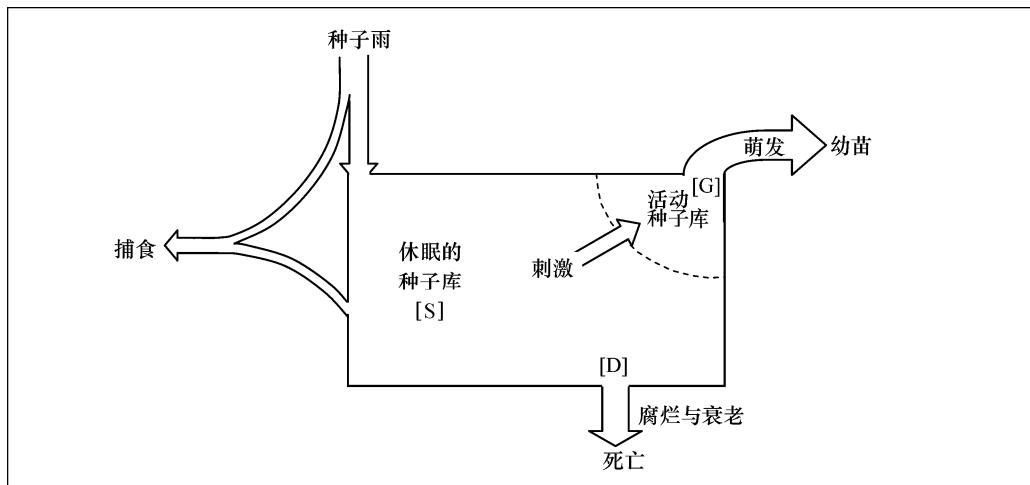


图 9-16 植物的种子库(Harper, 1977)

辽东栎(*Quercus liaotungensis*)是我国暖温带落叶阔叶林的优势树种之一,其种子雨有两个峰值(图 9-17),其种子库受多种因素的影响。种子收集器里的壳斗数与种子数差异不显著,说明鸟类对林冠层的种子扩散有部分影响,但并未对地面种子库总量产生明显影响;种子收集器和地表样方种子数量差异显著,表明辽东栎种子库扩散主要由林中啮齿动物完成,样地标记重捕发现辽东栎林中啮齿动物包括大林姬鼠(*Apodemus peninsulae*)、社鼠(*Niviventer confucianus*)和花鼠(*Eutamias sibiricus*)等(马杰等,2004);种子库的虫寄生率高达 45.4%,被昆虫寄生的种子发芽率明显低于正常成熟的种子,被昆虫寄生的种子或者不能发芽,或者能发芽但随后死亡(于晓东等,2001)。

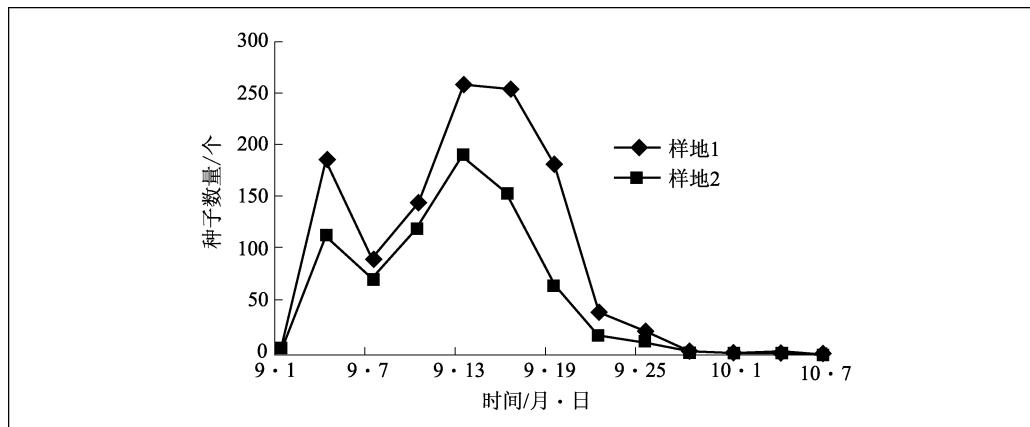


图 9-17 东灵山辽东栎林两个样地的种子雨动态(马杰等,2004)

种子库中所包含的种子具有高度的遗传异质性,分别来自不同基因型的母株,以及不同的世代。新萌发形成的一群幼苗代表着不同的基因型和世代,这对种群适应多变的环境是十分有利的。

2.2.2 芽库或其他繁殖体

芽库(Bud Pool)是植物构件种群补充的重要来源。植物中普遍存在着许多特殊的营养繁殖器官,如根茎、块茎、地面走茎、鳞茎和珠芽等,这些繁殖体都有许多休眠芽,构成植物种群的芽库。芽库的生物学效果显然不能等同于种子,首先休眠芽总是集团分布的,母株上的休眠芽形成的个体具有相同的基因型;休眠芽之间存在着相互制约。另外,休眠芽也有一定的寿命,其萌动需要一定的条件,如切断与母株的连接,休眠芽即可生长成为新的个体。休眠芽形成的部位在不同的植物间也有差异,例如元江栲(*Castanopsis orthacantha*)的萌生枝条出现于伐桩的基部,而高山栲(*C. delavayi*)则出现于伐桩的顶部。

2.2.3 种子传播和萌发

种子传播的生态意义在于,一方面可以补充种群个体,另一方面,可以拓殖新生境,形成新种群。

种子的传播主要依靠风力和动物,这一过程受到传播障碍和传播力的影响。传播障碍可以是自然障碍如高山、河流、海洋等,也可以是生态障碍如生境、温度等。传播力(Vagility)是植物传播体如种子等固有的传播能力,包括适应各种传播因子(风、水或动物携带)的机制。

种子落到地面以后,还可能发生二次性移动,借助外力远离母株。但通常种子很少能够远离母株或种子源。种子传播的数量和距离与种子源和传播力密切相关,可用以下公式表示:

$$N_s = C^{-dx}$$

式中, N_s 为种子数量(对数值); x 为距母株或种子源的远近; d 为传播力的度量(下降速率、风力等); C 为常数。

种子萌发是从潜在种群转变为现实种群的关键。幼苗更新及幼苗的分布特征都取决于这一动态过程。有的种子可在短期时间内爆发性地全部萌发,有的则周期性地部分萌发。种子萌发不仅取决于自身的活力、寿命等,而且取决于外界环境条件。

Harper等(1965)提出安全岛(另见第八章),或称为安全生境(Safety Habitat)或安全域(Safety Site)的概念,指出地表微环境的重要性,适合种子萌发和幼苗生长的微环境称为安全岛,不适合的则称为不安全岛。

2.2.4 幼苗更新与环境筛

种子传播往往是随机的,但种子的保存和萌发却严格地受到微环境的制约,种子的初始密度和分布格局往往与幼苗的密度和格局不相一致,地表微环境的差异对种子保存和萌发,以及幼苗的成长都具有强大的筛选作用,称环境筛(Environmental Seize)。

种群新成员的补充与更新,是一个种子生态特性和幼苗更新能力与环境筛相互作用的过程。这一过程不仅影响种群的数量动态,也会对种群的空间分布格局造成深远

影响。

2.3 干扰与灾变

干扰(Disturbance)和灾变(Catastrophe)对植物种群增长的影响也不容忽视。所谓干扰和灾变的差异,仅在于强度、范围和发生的频率。火烧、台风等干扰会影响种群更新的过程,某些松科的植物需要火烧才能使其球果中的种子脱落,而且火烧的加温作用有助于打破种子休眠。成熟热带雨林中的某些植物种群需要台风等干扰形成的林窗(Gap)进行个体更新。

灾变对植物种群的影响往往是灾难性的,火山喷发会使植物种群(包括土壤种子库)彻底消亡,此时只能由先锋物种的种群定居,开始新的种群补充和更新过程。

3 植物种群调节

任何植物产生的大量后代都不可能全部存活,个体数量也不会一成不变,而总是处于某种动态变化当中,表现为随四季变化的种群消长、不规则波动或按几年为一周期的年际波动。另外,种群个体总是限定在一定的环境界限内,不能随意散布。种群数量的极端情况都是不利的:数量过小会出现遗传漂变而导致种群遗传素质单一化,容易灭绝;数量长期过剩,则会使环境的资源枯竭,失去种群生存的条件。任何物种在动态波动中,都有使种群恢复到其平均密度的趋势,这就是种群的调节机制。种群的平衡数量,可以使种群具有最大的持续力。通常,种群调节的各种因素可以分为密度制约(Density-dependent)和非密度制约(Density-independent)两大类。

3.1 密度制约

密度制约因素的作用与种群密度有关,最典型的植物种群的密度制约调节有自疏(Self Thinning)和他疏(Alien Thinning)。

3.1.1 自疏和 $-3/2$ 次幂定律

自疏是指同一种群随着年龄的增长和个体的增大,种群的密度降低的现象。自疏属于种群的一种邻接效应(Neighbour Effect)。植物种群密度较低时,个体之间不会形成争夺有限资源的相互作用。当个体数量增多,因资源的限制而相互影响时,就会产生邻接效应。种群内个体的基因型不同,所处微生境也可能有所不同,个体间抑制对方的作用强度和耐受程度都存在差异,结果有的个体可获得更多的资源,长得更快,而有的个体会死亡。

植物与动物不同,高密度种群中的邻接效应将在两个层次上起作用,除了在基株水平上以外,还能在构件水平上发生,表现为个体与构件的自疏现象。同株个体或相邻个体的构件如枝、叶、花、果等因有限资源的制约而相互影响、相互抑制,可引起构件的出生率和大小变化,以及构件死亡,使植株的形态改变,整株生物量减少,以及生殖投入减少,甚至于出现植株死亡。

许多研究表明,在限定的环境负载力下,种群密度对个体的影响明显:植物种群密

度较低时,植株间的距离大到不会产生相互影响,成熟的生物量肯定与个体的现存量有关;但密度高到个体间出现相互影响以后,植物种群密度与个体生物量之间存在一定的相关。

但是,单位面积的生物量与密度无关,特定地点能够维持的单位面积产量总是恒定的,资源的可利用率决定了最终的产量。例如,不论播种的密度如何变化,个体成熟后单位面积的产量总是恒定的。这称为“产量恒定法则”。与产量恒定相类似,种群个体的产量与密度有着倒数的线性关系,即密度(d)增大,个体产量(W)减少。Shinozaki 和 Kira(1956)把它概括为倒数的产量法则,其方程式为:

$$1/W = Ad + B$$

种群密度和生物量的相互影响对种群的动态调节可用 $-3/2$ 次幂定律($-3/2$ Power Law)来说明。 $-3/2$ 次幂定律由Yoda等人(1963)提出,植物的生物量与密度之间存在一定的关系,通常是“对数生物量”与“对数植物密度”呈逆相关,存在一个 $-3/2$ 的斜率。这种关系表现有相当的恒定性,草本、灌木和乔木中都存在这一关系,至少在100个以上的植物种中得到验证(White, 1980; Gorham, 1979)。生物量常用植物平均干重来衡量,Yoda指出植物的平均干重(w)和存活个体密度(d)之间的相互关系可表示为:

$$w = Kd^{-a}$$

或

$$\lg w = \lg K - a \lg d$$

式中, K 和 a 是常数, a 是密度和植物平均干重的对数曲线的斜率, $\lg K$ 是曲线在纵坐标上的截距。不同植物的 K 值约在 $3.5 \sim 4.5$ 之间(White, 1980),而 a 等于 $-3/2$ 。即,

$$w = Kd^{-3/2}$$

如用单位面积的生物量(B)来表示上式,则

$$B = wd = Kd^{-1/2} \quad (\text{Westoby, 1981})$$

$-3/2$ 次幂定律反映的是植物种群动态调节当中的一条自疏线,这条线的斜率为 $-3/2$ (考虑植物平均干重,考虑植物单位面积生物量时为 $-1/2$)。当植物种群的单位面积生物量和个体数均处在这条斜线之下时,总的生物量将增加直至达到这条线,个体将随生物量的积累而逐渐死亡,死亡率取决于生物量的积累率。植物的个体或生物量越大,非光合的部分也就越多。个体越大(数量越少)时,环境能够支持更多的生物量。

$-3/2$ 次幂定律提供了一种数学的方法来说明植物种群的调节。植物种群的调节不仅与密度有关,而且与个体大小(生物量)和株型等有关,而后者反映出植物种群调节中的邻接效应,以及植物种群在构件水平上的适应分化能力和植物体的高度可塑性。



资料框

自疏过程中植物种群密度与个体大小的变化

1. 植物的平均大小(重量)随时间增加;
2. 种群未至自疏线以前,不发生密度相关的死亡;
3. 自疏过程在高密度种群出现的时间要早于低密度种群;
4. 相同平均重量的树木在稀疏种群中要更年幼;
5. 稀疏和稠密的种群最终都将达到一个重量增加与死亡相平衡的阶段,即 $a = -1$,此时植物总重量不再增加;
6. 稠密种群首先到达 $a = -1$ 的平衡点。

(引自 Silvertown, 1987)

作物产量与密度之间并不一定符合 $-3/2$ 次幂定律,因为收获的产量不等同于植株的重量或生物量。但对一些植物体的待利用部分来说,合理的种植密度确实能获得最高的产量。

肥沃的土壤或高肥的条件会导致自疏现象更加显著,即苏卡乔夫效应(Skatschov Effect)。Yoda(1963)对加拿大蓬(*Eriogirum canadensis*)的施肥自疏试验,以及 White 和 Harper(1970)对萝卜所作的相同试验,都证明肥料会增加种群的自疏。

3.1.2 自疏的机理

$-3/2$ 次幂定律描述了植物种群自疏过程中存活个体密度与重量(生物量)之间的相互关系,但并未具体说明在稠密种群稳步逼近自疏线的过程中,种群内的个体间发生着什么变化。哪些因素决定了植株的死亡、存活和生物量的变化?

邻接效应仅说明种群中存在的一种相互作用的基本模式,并不能具体说明作用如何产生和进行。自疏过程往往出现个体利用资源量的分化,特别在稠密种群中。植物个体利用资源量的分化可用个体重量分布频率来反映。在单种或混种的实验中,起始阶段幼株的重量分布呈正态分布,个体大的植株出现的几率完全是随机的,也可能有土壤微地形和安全岛等因素的差异。随后,种群中会均匀地出现少量较大的个体,这些个体株高最高,生物量最大,形成高过其他许多小个体植株的冠层。这时植株重量分布频率呈高度的偏斜分布,绝大多数为小个体。接着,个体死亡开始出现,最小的个体首先死亡,小个体所占的比例也逐步下降。最后存活下来的个体在空间上均匀分布(图 9-18)。上述过程,形成了一种资源利用等级,导致种群成员间不同的生长速率。在这个等级的底端是受压制的个体,顶端是处于支配地位的个体。

资源利用等级的形成并非偶然和随机的结果,就个体而言,这与个体的一定遗传素质有关,包括①开始的投入(种子的重量差异);②特定环境中个体基因型的生长速率及持续时间;③邻接个体的特性及相互影响。从种群的角度看,资源占有的不平等是种群通过自我调节机制实现的一种适应和分化,是种群质量决定数量的一种反映,毕竟能够使种群延续才是最终的目标。在资源利用等级形成的过程中,具体与以下因素

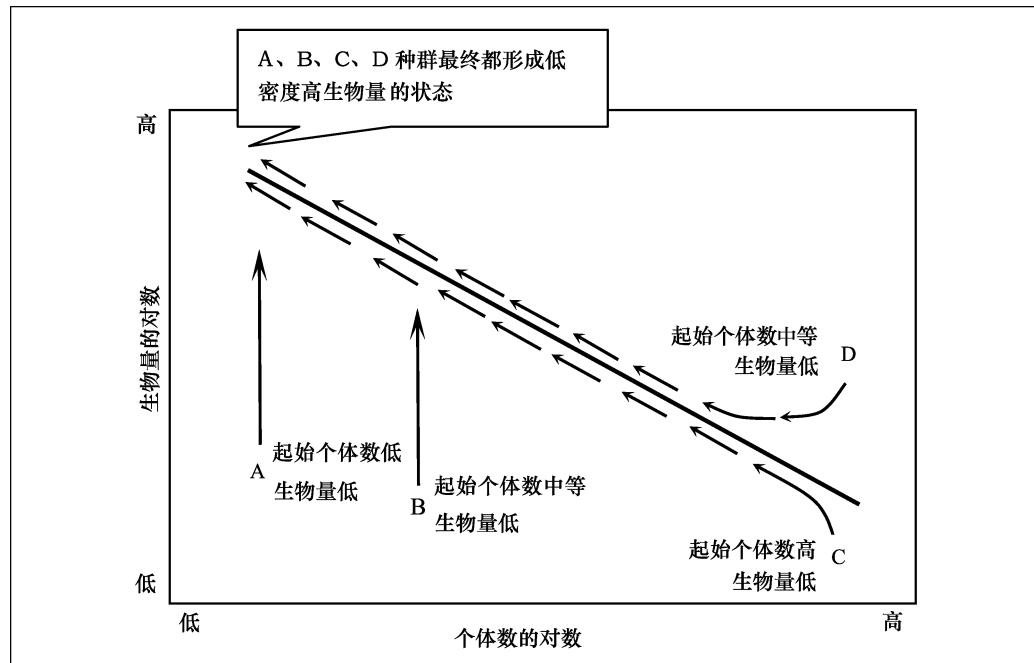


图 9-18 植物种群的自疏过程

有关：

- (1) 体型大的个体通过直接竞争抑制体型小的个体的生长；
- (2) 邻接个体的大小和相邻远近对植物的生长速率有负面影响；
- (3) 植物生长的相对生长率(RGR)与个体大小相关；
- (4) 其他因素如抗病虫害的遗传素质差异造成生长速率的不同。

3.1.3 他疏

他疏指不同植物种的种群之间,因某一种群密度增加和个体增长,引起另一种群个体死亡的现象。他疏与自疏一样不仅表现在基株水平的个体死亡上,也体现在构件死亡引起的植株体型变化。他疏涉及不同种群的竞争,由种群的出生率、生育力、耐受力、抗性等方面差异引起。植物同种个体间争夺完全相同资源的竞争远强于种间竞争,因为不同植物种的生态分化以使其能够充分地利用不同的资源。尽管如此,他疏现象仍普遍存在,因为多数植物都不是单独生长的,而是集合为植物群落。而不同植物间生活史对策、生活型、竞争能力等方面的差异又十分巨大,因此有时他疏作用的效应也十分明显。种群密度在自疏过程中下降以后,可以观察到他疏现象。在植物群落的演替过程中,不同的植物种群可以相互结合,也会相互排斥。

3.2 非密度制约

非密度制约的种群调节,可以对种群增长引起正的或负的效应,一般认为完全不受种群数量或密度的影响。典型的非密度制约因素是外界的自然因素,如温度、降水量、

湿度、水肥条件和土壤状况等非生物因素。非密度制约因素改变种群数量或密度时，并不会引起种群固有出生率或死亡率的变化。并非所有的生态因子都是植物可以利用的资源，有些如温度、湿度和风等只是环境条件，而光照、水、 CO_2 和矿质元素等既是资源也是条件。

环境资源的限制在植物种群调节中有着明显的作用，因为几乎所有的植物都是自养生物，而且都是需要为数不多的几种资源，如光、水分和养分等。同时，固着生长的植物只能从其定居地周围获取资源，也就更易受资源限制的影响。植物的营养生长是种群生存的基础，在特定的环境资源条件下，植物种群可通过反馈作用来调节基株或构件的生死动态，以保持植物种群对环境资源的需求与环境资源的可利用性，在时间上和空间上的动态平衡。

人工栽培群落的维持依靠的是及时灌溉、充足养分等条件的维持。淡水水体富营养化以后，藻类种群暴发形成水华，要减少水华就必须降低水体中 N、P、K 等营养物质的浓度，以限制藻类种群的增长。

3.2.1 光资源限制

光对植物种群的调节有重要作用，因为光是植物体的能量来源，推动着植物种群的一切生命活动。光照充分与否决定了植株的生长状况。光是一种特殊的资源，光量子是瞬时的，不可在环境中贮存。当个体的植冠邻接时，就会出现种群冠层（叶层）中的光限制作用。

植冠层捕获光能的效率主要取决于叶面积大小或叶面积指数 (LAI)，和净同化率 (NAR) 或相对生长率，或植物生长率 (C)，也有人采用叶面积比率 (LAR)，或叶面积延续时间 (LAD) 来说明。

冠层或叶层中存在光强随高度自上而下逐渐减弱的现象，即叶层消光现象。

由于群落中光强的垂直变化，不同层次叶的光合作用强度也不同，呼吸作用、净同化率也随之发生层次性的变化。

光强的垂直变化不仅影响种群内个体的生长，而且对植物的种群调节有着直接的作用，最典型例子就是 Oskar 侏儒群^{*} 的存在。在温带和热带森林中，可以发现很多上层乔木树种在林冠下层存在许多低矮个体，这些个体都有较大的年龄，个体大小与年龄极不相符。这种种群增长的习性称为 Oskar 综合征 (Oskar Syndrome)。Oskar 侏儒群形成一个种群补充的后备梯队，一旦上层出现空间（林窗），这些个体便能迅速占据这个空间。铁杉、云杉、山毛榉科和槭树科的一些树种都发现了 Oskar 侏儒群，光照不充分使得这些个体生长迟缓，但侏儒植株能在林下存在很长时间，经历较低的死亡率。这种种群更新的方式很容易让我们联想起土壤中休眠种子的种群补充。

3.2.2 CO_2 的限制

空气中 CO_2 的含量低但比较稳定，如果不存在邻接效应，植物是不会出现 CO_2 供给不足的情况。但密集生长的种群中，冠层和近地面大气中的 CO_2 会出现明显的昼夜

* Gunther Grass 的小说 *The Tin Drum* 中有一个人物叫 Oskar，他从 3 岁就停止长大。因此称这些乔木的林下种群为 Oskar 侏儒群。

变化。植物利用 CO_2 的效率是不同的(C_3 植物和 C_4 植物),当大气中 CO_2 的含量降低时,可引起植物组织气隙中的 CO_2 浓度低于补偿点,出现 CO_2 供应不足的情况,造成 CO_2 的限制。

3.3 无性系生长

植物的无性系生长或营养增殖是植物中普遍的一种繁殖特性,许多植物特殊的营养繁殖器官对种群的生长调节有着重要的作用,依靠这些器官,植物种群的无性系能够长期地生存和持续发展。无性系生长主要依靠植物体的休眠芽,休眠芽受控于自身的生理特性,外界刺激也可使休眠芽激活。

例如 Harberd(1961)观察到苏格兰丘陵牧场上的紫羊茅(*Festuca rubra*)的无性系小株可伸长至直径 200 m 以上。典型的以无性系生长来调节种群的植物还有广布于东亚的竹类植物。



小结

植物种群随繁殖体的传布和定居,能在一定的生境中成长起来,但植物种群的数量动态特征在不同的环境中有不同的表现,是种群生态分化的重要表现之一,对种群的生存和进化有着重要的影响。

生命表是进行植物种群数量动态研究的常用方法,并在此基础上分析种群存活特征,诊断影响种群动态的主要因素,建立种群增长模型,预测种群的发展。种群的数量动态一方面与环境有关,另一方面是种群内在本质所决定。这包括种群的生殖生物学特点、繁殖属性、繁殖体的特征等。植物种群的调节,包括自疏和他疏两个方面,前者是种内竞争,往往能优化种群的结构;后者是种间竞争,往往在短期内可能制约植物种群的发展。



思考题

1. 理解以下基本概念和名词:

生命表 特定年龄生命表 特定时间生命表 存活曲线 指数增长 逻辑斯谛增长 生殖年龄
生殖次数 生殖分配 生殖价 生育力 种子雨 种子库 环境筛 自疏 他疏

2. 简述植物种群生命表编制的主要方法。

3. 简述存活曲线的类型。

4. 植物种群增长包括哪两个层次?试述之。

5. 论述生殖分配与子代种子产量间的关系。

6. 简述植物种群的生活周期。

7. 论述植物种群自疏的机理和过程。

8. 试列举说明植物种群非密度制约调节的类型。



推荐读物

1. Silvertown J. W. 1987. Introduction of Plant Population Ecology. 2nd ed. Singapore: Langman Singapore Publishers (Pte) Ltd., 51 – 76
2. Colinvaux P. 1986. Ecology. USA: John Wiley & Sons. Inc., 172 – 191
3. Harper J. L. 1977. Population Biology of Plants. New York: Academic Press, 33 – 147
4. Barbour M. G., Burk J. H., Pitts W. D., Gilliam F. S., Schwartz M. W. 1998. Terrestrial Plant Ecology. Third edition. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc., 57 – 87
5. 崔启武, Lawson G. 1982. 一个新的的种群增长数学模型——对经典的 logistical 方程和指数方程的扩充. 生态学报, 2(4): 403 – 414



推荐网络资源

1. 科罗拉多州立大学 Gary C. White 教授的种群动态课程网站: http://welcome.warnercnr.colostate.edu/class_info/fw662/
2. 种群模拟程序 Populus 网站: <http://www.cbs.umn.edu/populus/index.html>
3. Excel 下的种群分析工具: <http://www.cse.csiro.au/poptools/>
4. 种群分析系统: <http://classes.entom.wsu.edu/PAS/index.htm>
5. 植物的生活史: http://www.bgfl.org/bgfl/custom/resources_ftp/client_ftp/ks2/science/plants/index.htm

第十章 植物种群的质量与种间关系

本章目录

- 1 植物种群适应与分化的遗传基础
 - 1.1 植物种群遗传结构概述
 - 1.2 植物种群的遗传多样性
- 2 植物种群的基因频率变化
 - 2.1 Castle-Hardy-Weinberg 定理
 - 2.2 引起种群基因频率变化的因素
- 3 植物种群的生态分化与进化
 - 3.1 植物种群的生态分化
 - 3.2 种群生态分化的成因与遗传来源
 - 3.3 植物种群的生态分化与物种形成
- 4 植物种群的数量与质量变化
 - 4.1 种群数量与质量的关系
 - 4.2 遗传多样性与进化灵活度
 - 4.3 过度利用与物种灭绝
- 5 植物种群生态分化中形成的种间关系
 - 5.1 竞争
 - 5.2 他感化学作用
 - 5.3 偏利共生
 - 5.4 互利共生
 - 5.5 寄生
 - 5.6 植物与食草者
 - 5.7 食虫植物
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

种群的质量(即内在的遗传素质和进化策略)最终决定着种群的分布、数量和动态特征,而这些特征又是种群生态分化的首要体现。

植物现实生存状态的质量和适应潜力均有其遗传基础。物种遗传多样性的大小是长期进化的产物,也是其生存(适应)和发展(进化)的前提(Soltis & Soltis, 1991)。种群在自然选择、突变、基因流和随机遗传漂变的作用下,其遗传特征即种群遗传结构将发生变动,新的遗传特征又为种群的生态分化提供新的基础。

种群的生态分化当然是在多少有差异的环境中发生,但是,即便在同一环境中,靠近生长的不同种群之间也会相互影响,形成复杂的种间关系,影响生态分化过程。而植物种群总是在不断提高自身生存质量的过程中产生新的分类群,并形成新的种间关系。植物界就是在这种内外因素的结合中不断进化。

1 植物种群适应与分化的遗传基础

植物种群适应不同的环境并发生生态分化是有一定遗传基础的。植物种群所包含的遗传变异特性,表现为多态性(Polymorphism)和多型性(Polytypism),前者指种群内所有个体所含遗传多样性的高低,后者指种群间存在的遗传差异程度。植物种群遗传基础的特性,表现为种群遗传结构(Population Genetic Structure),即遗传多样性(变异)在种群间和种群内的时空分布型,可用相应的遗传结构统计参数来描述。

1.1 植物种群遗传结构概述

1.1.1 基因、基因型和表现型

Mendel 的遗传理论否定了 Darwin 时代流行的融合遗传, 确定了颗粒遗传物质的存在。但当时 Mendel 本人也不知道决定遗传的颗粒存在于生物体的什么地方。随着细胞学的发展, 染色体、减数分裂和受精过程的陆续发现, 为 Mendel 的遗传学理论提供了细胞学的证据。Morgan 等确立发展的染色体遗传学说, 将基因定位在染色体上。

Mendel 假设的遗传因子, 即现在所说的基因(Gene), 对于二倍体生物而言, 在体细胞的常染色体上是成对分布的, 其本质是 DNA 分子片段(在某些病毒中是 RNA)。

基因型(Genotype)指的是个体的遗传组成或遗传信息的总和, 与表现型(Phenotype)的关系表现为:

$$P = G + E + GE$$

式中, P 为表现型; G 为基因型; E 指一切非遗传性因子, 包括生物自身的非遗传因子以及它的物理和生物环境; GE 指基因型和环境的相互作用, 通常太小, 可以不加考虑。

基因表达激活各种结构基因和调节基因, 从而形成不同的代谢体系, 分化形成不同的细胞、组织和器官, 构成形态各异的植物个体。基因表达在调控过程的影响下形成不同水平的遗传变异, 包括分子水平、生理化学水平、细胞水平(染色体水平)和个体的形态水平。例如, 同工酶(Isozyme)是生化水平的变异, 指具有相同底物特异性的酶的多分子形式, 不同位点基因和相同位点的等位基因形成的酶互称同工酶, 同一位点的等位基因形成的酶互称等位酶(Allozyme)。同工酶或等位酶是基因表达的直接产物, 经电泳、染色后, 显色在凝胶上分离的酶带称为酶谱(Zymogram), 这是表现型, 不能代表基因型。酶谱经遗传分析, 确定相应的基因位点和等位基因后才能用于遗传多样性分析。

从基因型与表现型之间的关系可以看出环境变化对植物变异的影响, 换句话说, 植物所表现出的变异性中, 有遗传因素和环境因素引起的, 另外还有发育过程中出现的多态现象。植物必须在一定的环境条件下成长, 各种性状也是在各种环境条件影响下实现表达过程, 环境条件不同, 可以使性状发生差异, 也就是发生生态分化。植物的环境可塑性极强, 千差万别的自然环境条件引起的环境饰变非常惊人。环境饰变表现为个体生理生化的调节和形态上的调整等方面, 是没有发生遗传性改变的生态分化。相同基因型的个体生长在不同环境中会出现较大的形态差异, 往往给植物分类带来麻烦。环境异质性产生的选择作用要逐步淘汰留下可育后代相对较少的个体。要认识这一过程, 首先需要分析种群的基因型频率和等位基因频率。

1.1.2 基因型频率和等位基因频率

1.1.2.1 基因型频率

某种基因型的个体数占总个体数的百分比即为基因型频率。

假设常染色体上一个独立的位点上有一对等位基因: A 和 a , 则在二倍体的种群中可能的基因型有三种 AA 、 Aa 、 aa , 假设三种基因型的数量分别为 N_{AA} 、 N_{Aa} 、 N_{aa} , 则种群的大小 N 应为:

$$N = N_{AA} + N_{Aa} + N_{aa}$$

若以 D (Dominants) 表示基因型 AA 的比例, 则

$$D = \frac{N_{AA}}{N}$$

若以 H (Heterozygotes) 表示基因型 Aa 的比例，则：

$$H = \frac{N_{Aa}}{N}$$

若以 R (Recessives) 表示基因型 aa 的比例，则：

$$R = \frac{N_{aa}}{N}$$

D, H, R 之和必须为 1，即 $D + H + R = 1$ 。

1.1.2.2 等位基因频率

种群中某个基因的数目与该座位上等位基因总数目的百分比即为等位基因频率。

我们定义 A 基因在种群基因库内的频率为 p ， a 基因在种群基因库内的频率为 q 。而在二倍体的种群内，染色体的总量是个体总数的 2 倍，则同一位点上等位基因的总数也是个体总数的 2 倍，即 $2N$ 。则有：

$$f(A) = p = \frac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N} = D + \frac{1}{2}H$$

$$f(a) = q = \frac{2N_{aa} + N_{Aa}}{2N} = R + \frac{1}{2}H$$

同样 p 和 q 之和必须为 1。

可以看出，基因频率只是指示整个基因库内的遗传变异，而基因型频率同时表明了这些遗传变异是如何组织成基因型的。上述一个位点上基因型的频率与基因频率的关系可以用图 10-1 表示。

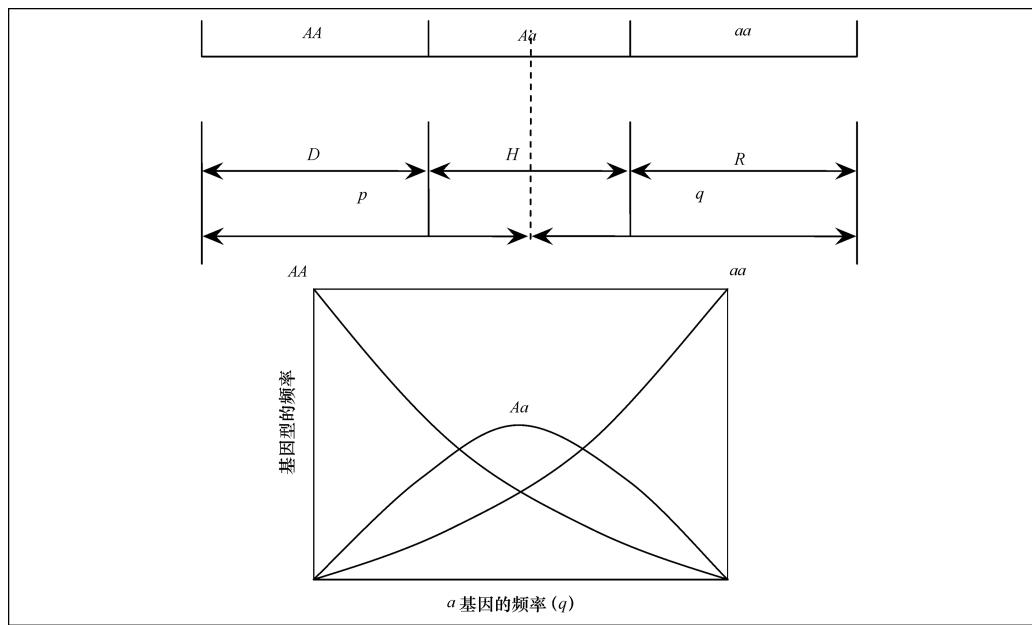


图 10-1 基因型的频率与基因频率的关系

1.1.3 种群遗传结构

种群的遗传结构(Genetic Structure)指遗传多样性(变异)在种群间和种群内的时空分布型,反映种群的遗传特征。种群的遗传结构是由物种的进化史、生态因子、生活史特征及遗传体制(Genetic System)决定的。其中遗传体制要素包括繁殖方式、染色体编制方式、染色体周期史、重组指数、染色体多态性的有无以及种群动态等(黄瑞复,1993)。植物种群的遗传特征决定了植物种群的生态分化,这些特征是受遗传控制的,并促使种群遗传结构本身的进化,进而使种群发展新的适应分化,或调试新的适应策略。这就是说,有了种群遗传结构的信息,才可能认识种群生态分化的适应机理和物种形成的过程。

种群的遗传结构是通过种群的遗传结构参数来表述的,包括三个方面的度量:种群遗传多样性、种群间遗传分化和种群间遗传距离。种群的遗传分析是以等位基因频率统计开始的,但等位基因频率还不能直接作为衡量种群遗传变异的指标,需作一系列的数据转换。种群的遗传结构在特定的进化因素作用下将发生变化。

1.2 植物种群的遗传多样性

1.2.1 遗传多样性的概念

遗传多样性(Genetic Diversity)既是生物多样性的重要组成部分,又是整个生物多样性的基础和出发点。多样,是指存在多种形态,即同一基因位点上存在不同的等位基因。最初 Ford(1975)对遗传多态现象的定义,是指同一种生物在同一生态环境中同时存在两个或两个以上明显差别的类型。其中,最罕见的类型的频率比单靠突变所能维持的要高。遗传多态现象可以是暂时的,也可以是相对稳定的,即平衡多态现象。

确定生态环境的均一或自然选择作用的一致,以及突变率的大小都存在实际困难。通常,人为确定两种标准:① 99% 标准:Nei(1975)将多态位点定义为,最常见的等位基因的频率小于或等于 0.99 的位点。也就是说,种群内某一位点出现两个以上等位基因时,不常见等位基因的频率之和大于 0.01,则这样的位点称之为多态的,否则为单态的。② 95% 标准:即最常见的等位基因频率小于或等于 0.95,不常见的等位基因的频率之和在 0.05 以上。这两种标准都是主观武断的,但宁可取 99% 的定义(Merrell, 1981)。此外,还有一种“无标准”,即出现不同类型即判定为多态。

1.2.2 种群遗传多样性参数

种群的遗传多样性参数主要有以下几种:

(1) 多态位点百分数 多态位点百分数 P (Percentage of Polymorphic Loci) 按下式计算:

$$P = \frac{k}{n} \times 100\%$$

式中, k 是测定为多态的位点数目; n 是所测定的位点的总数。

(2) 预期杂合度 预期杂合度 H_e (Average Expected Heterozygosity per Locus) 是根据 Castle-Hardy-Weinberg 定律(见后)预期的平均每个位点的杂合度,公式为:

$$H_e = \sum_{i=1}^n H_i/n = \sum_{i=1}^n \left(1 - \sum_{j=1}^{m_i} q_{ij}^2\right)/n$$

式中, H_i 是第 i 个位点上的预期杂合度; n 是所测定位点的总数; m_i 是第 i 个位点上所测到的等位基因总数; q_{ij} 是第 i 个位点上第 j 个等位基因的频率。

只要种群内存在等位基因, 就会依据 Castle-Hardy-Weinberg 定理组合成杂合位点, 杂合位点的多少与位点变异的多少呈正比。因此, 杂合度可以反映出种群遗传多样性的大小, 也称为“基因多样性指数”(Index of Gene Diversity)。 H_e 可以同时衡量种群中等位基因的丰富度和均匀度, 且受样本大小的影响较小。

(3) 基因分化系数 基因分化系数 G_{ST} (Coefficient of Gene Differentiation) 也常用于种群遗传多样性的估计中。在平均预期杂合度的基础上, 可将种群的遗传多样性进行分解, 把总种群的总(遗传)多样性(H_T)分解为各亚种群内的基因多样性(H_S)和各亚种群间的基因多样性(D_{ST}), 从而求解出基因多样性在种群内和种群间的分布型, 对任一位点来说, 都有以下关系:

$$H_T = H_S + D_{ST}$$

其中,

$$H_S = \sum_{i=1}^n \left(1 - \sum_{j=1}^{m_i} p_{ij}^2 \right) / n$$
$$H_T = 1 - \sum_{j=1}^m r_j^2$$

式中, p_{ij} 是第 i 个种群第 j 个等位基因的频率; m_i 是第 i 个种群在该位点上的等位基因数; n 是所测定的种群数; m 是该位点上的等位基因数; r_j 是该位点上第 j 个等位基因在总种群中的平均频率。

各亚种群间的基因多样性比率为:

$$G_{ST} = \frac{D_{ST}}{H_T} = \frac{(H_T - H_S)}{H_T}$$

G_{ST} 的值在 0 到 1 之间, 接近 0, 各种群的所有等位基因频率几乎相同; 接近 1, 说明总基因多样性几乎全部存在于各种群之间。

1.2.3 影响种群遗传多样性的因素

生物变异的产生过程和维持机制是进化的主要内容之一, 是物种形成和适应起源的先决条件。遗传多样性的重要性体现在两方面:

(1) 任何一个物种都具有其独特的基因库和遗传体制, 物种多样性也就显示了遗传多样性;

(2) 植物种群是植物群落和生态系统的基本单元, 生态系统离不开物种多样性, 也就离不开物种所具有的遗传多样性。

Hamrick 和 Golt(1990)收集了植物方面的等位酶资料, 在种群和物种两个水平上分析决定等位酶多样性的 8 个主要因素, 涉及 165 属、499 种共 653 篇研究结果(1968—1988)(表 10-1)。这 8 个因素是:

(1) 物种系统地位(Major Phyletic Group);

(2) 生活型(习性)(Life Form);

(3) 分布地区(Geographic Range);

- (4) 分布范围(Regional Distribution)；
- (5) 繁育系统(Breeding System)；
- (6) 种子传播机制(Seed Dispersal Mechanism)；
- (7) 生殖模式(Mode of Reproduction)；
- (8) 演替阶段(Successional Status)。

结果表明,分布地域广、寿命长、基因交流频繁、结实量高和处于演替末期阶段群落中的物种,具有较高的遗传变异性。影响种群遗传变异分布(种群遗传结构)的主要因素是繁育系统和基因交流的程度。自交种一半多(51%)的遗传变异存在于种群之间;异交种大部分遗传变异存在于种群内,仅有9.9%存在于种群间。最典型的是裸子植物,其遗传变异水平是植物中最高的,遗传变异的绝大部分(93.2%)存在于种群内(仅有6.8%产生于种群间的差异)。这是因为,大多数裸子植物种分布范围广、寿命长、风媒异花授粉、结实量高。这些特性有利于遗传变异的产生和保持;有利于促进种群间的基因交流,从而限制种群间的分化(葛颂,1988;Hamrick,1989)。

表 10-1 不同类型植物的遗传变异水平和种群分化大小

	物种数	P	H_e	G_{ST}
分类地位				
裸子植物	55~80	0.709	0.173	0.068
双子叶植物	246~338	0.448	0.136	0.273
单子叶植物	80~111	0.592	0.181	0.231
生活型				
一年生	146~190	0.507	0.161	0.357
短命多年生草本	119~159	0.413	0.116	0.233
短命多年生木本	8~17	0.418	0.097	0.088
长命多年生木本	110~131	0.647	0.177	0.076
分布范围				
特有种	52~100	0.400	0.096	0.248
狭域种	82~155	0.451	0.137	0.242
地区种	180~193	0.529	0.150	0.216
广布种	85~105	0.589	0.202	0.210
繁育系统				
自交	78~123	0.418	0.124	0.510
混合、动物传粉	60~85	0.400	0.120	0.216
异交、动物传粉	124~172	0.501	0.167	0.197
异交、风媒	102~134	0.661	0.162	0.099

(引自葛颂,1996)

2 植物种群的基因频率变化

植物种群的生态适应与分化最终是由种群的遗传基础决定的,除了环境饰变以外,植物种群的生态分化中还有遗传性变化所产生的适应与分化,即种群的遗传分化,这表现为种群的基因频率变化。

2.1 Castle-Hardy-Weinberg 定理

在 20 世纪的头 10 年,当 Mendel 的工作被重新发现的时候,W. E. Castle(1903,美国遗传学家)、G. H. Hardy(1908,英国数学家)和 W. Weinberg(1908,德国物理学家)分别推导建立了 Castle-Hardy-Weinberg 定理(The Castle-Hardy-Weinberg Principle)。

2.1.1 Castle-Hardy-Weinberg 定理

这一定理指出:当没有增加或减少种群变异性的动力时,在一个大的、随机交配的种群中,起始的变异性将保持不变。定理的要点是:

- (1) 大的种群,理论上是无限大的;
- (2) 随机交配,具有性别分化的种群中,某性别的个体与任何相反性别的个体有同等交配的机会;在任何满足①的种群中,如果只考虑一对等位基因遗传时,无论亲代的基因型频率如何,只要经过一代的随机交配,基因型频率的平衡就可固定下来,若没有其他因素干扰,继续随机交配,基因型频率此后也保持代代不变。
- (3) 没有进化动力,即没有突变、自然选择、基因流和随机遗传漂变的影响,基因频率可代代保持不变;
- (4) 子代基因型频率可根据亲代基因频率按下列二项式展开来计算:

$$[p(A) + q(a)]^2 = p_{AA}^2 + 2pq_{Aa} + q_{aa}^2$$

这个展开式就是处于 Castle-Hardy-Weinberg 平衡状态下的种群在任何一代中基因频率和基因型频率之间的关系。

2.1.2 Castle-Hardy-Weinberg 平衡

符合 Castle-Hardy-Weinberg 定理的种群我们称之为“处于 Castle-Hardy-Weinberg 平衡”。在此平衡下,不管当前种群的遗传变异水平如何,都可以维持现有的水平,个体间的杂交也不会使遗传变异性消失。因此 Castle-Hardy-Weinberg 平衡是一种保守的、种群维持现状的理想情形。进化换个角度来理解,可以称为是对 Castle-Hardy-Weinberg 平衡的偏离。

事实上,满足 Castle-Hardy-Weinberg 平衡条件的自然种群可以说是不存在的。Castle-Hardy-Weinberg 定理的意义在于让我们从理想状况出发去理解进化是如何发生的。要说明种群基因库中基因频率的改变,必须引入特定的能够改变种群基因频率的因素,即进化驱动力,Castle-Hardy-Weinberg 定理是研究各种进化驱动力的基础。

2.2 引起种群基因频率变化的因素

自达尔文的《物种起源》专著发表以来,自然选择(Natural Selection)思想被广泛承

认,自然选择几乎成了进化的代名词(Pianka,1988),这种误解由来已久。而现在已经明确,自然选择只是引起基因频率改变的动力之一。除此之外,还有突变(Mutation)、基因流(Gene Flow)和随机遗传漂变(Random Genetical Drift)。

植物种群的基因库处于动态变化之中,主要取决于两个因素:①种群分布;②种群的繁育系统。突变、遗传重组和基因流动增加种群的遗传变异量(提高遗传多样性),自然选择和随机遗传漂变则减少种群的遗传变异量(降低遗传多样性)。在实际的种群中,四种进化动力单独起作用的可能性比较小,通常是几种因素同时作用,相互制约、相互影响,从而不断改变种群的基因频率,使其产生生态分化和形成新种(图 10-2)。

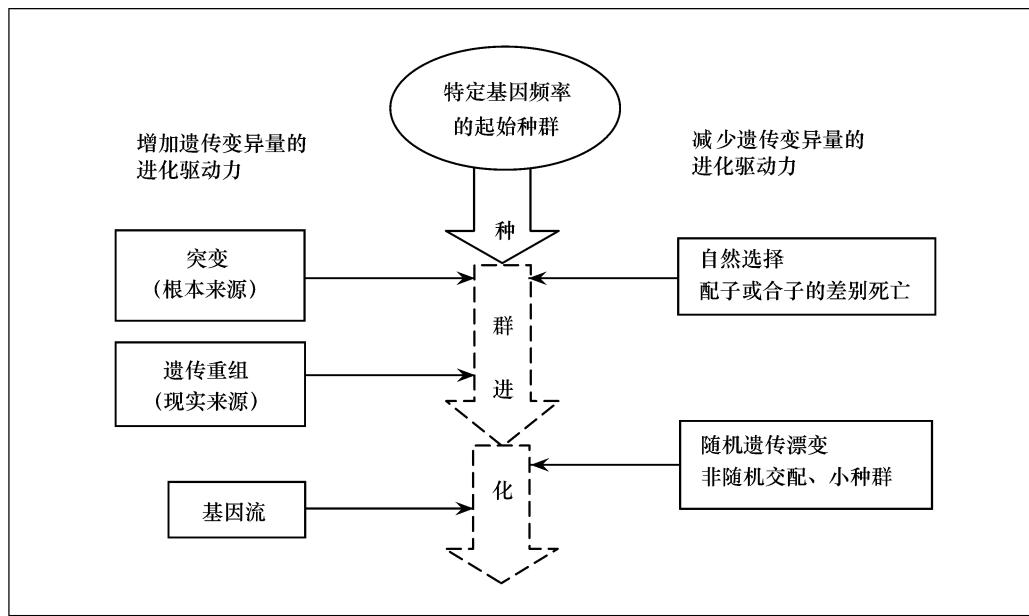


图 10-2 种群基因库的动态变化及因素(仿自 Solbrig,1979)

2.2.1 突变

突变是所有遗传变异的最终来源,其作用是增加种群中遗传变异的总量。遗传重组可在现有遗传体制的基础上,通过有性生殖过程产生更多的现实变异,但并不是一种进化动力。广义而言,突变是指遗传重组以外的任何可遗传的变异;狭义的突变则是指基因突变或点突变。Fisher(1930)经过理论计算,证明一个新突变即使有一定程度的选择优势,但被种群吸收的概率是很低的。如果在一定突变率的压力下,突变将成为一种进化动力。突变所引起的变化,并不顾忌到是否有利或可能有利。同时,突变率可在增变基因和反增变基因的作用下,处于自然选择的控制之内,即由外界环境的因素决定。另外,某一位点的突变率因所处的遗传背景不同而有所差异。现在所检测的突变率数据表明,其数量级在 $10^{-6} \sim 10^{-9}$ 之间。

2.2.2 自然选择

自然选择是达尔文和华莱士提出的进化论核心思想。自然选择作用的种群内,具不同性状的个体间存在差别生存。但二人强调的自然选择范畴是不尽相同的,达尔文

理解的自然选择强调的是相互竞争形成的种群压力,是生物因素造成的选择;而华莱士提到的自然选择才是我们常提到的物理环境因素对生物的选择。在植物适应方面的研究,更多地是讨论外界物理环境变化所引起的局域种群的生态分化,而不是达尔文强调的 Malthus 式的种群增长形成的自然选择(Harper, 1977)。不论是生物的还是非生物的环境因素,最终都通过自然选择过程,将遗传性变异塑造成进化上的各种分类阶元。在这一过程中,自然选择直接作用于表型,间接作用于基因型。

现在理解的自然选择不仅仅是产生差别生存,更具有进化意义的是引起差别繁殖,即繁殖成功的个体才是适应的,这对衡量所有有机体的进化适合度(Fitness)有了一个统一的标准。能够成功繁殖的个体具有较高的生存、生殖、忍耐环境波动和征服新生境的能力,繁殖成功使它们将其有利于进化适应的基因在种群里扩散,使整个种群向更适合的生境扩张,向更适应的方向发展。通常,自然选择促使种群适应局部的特定环境,进而导致种群间的局部分化。自然选择引发了突变和基因流以外所有有规律的基因频率变动,对不利的等位基因起到净化和定向的选择。

2.2.3 基因流

基因流指个体或传播体从其发生地分散出去而导致不同种群之间基因交流的基本过程,可发生在同种或不同种的种群之间。基因流的强弱和程度因不同的种或种群、不同的时间地点而有很大差异,但基本的作用是削弱种群间的遗传差异。基因流时常与迁移(Migration)一块讨论,实际上这里指的迁移是指传播(Dispersal),即个体(包括传播体)离开(或进入)某一种群的运动,而不是生态学意义上的迁移。尽管通常情况下迁移事件是偶发的和罕见的,但对进化的结果却是重要的。事实上,证明基因流的存在是需要谨慎的,邻近种群基因频率相似不一定就是基因流产生的融合作用,也许是选择压力相同造成的;而邻近种群间基因频率出现的较大差异,也不能说不存在基因流。这时,自然选择作用超过了基因流,于是种群在强大的选择压力下,即便存在一定的基因流,还是发生了较大的遗传分化,而且可以迅速地发生(Antonovice, 1968; Antonovice & Bradshaw, 1970; Jain & Bradshaw, 1966)。

植物的迁移有两种方式:种子(或无性系植株)传播和花粉流,都需通过有性繁殖将外来基因组整合进种群的基因库中。可以看出,植物迁移的单位通常是个体或构件,至少含有 1 套完整的单倍体基因组(花粉),这与突变只涉及到的单位点改变是根本不同的。通过基因流实现新基因的输入,还需克服若干生殖上的障碍。植物传播可用迁移率来定量,但也可能是非凡的随机事件,这样的事件可能具有更大的进化意义(Merrell, 1981)。

2.2.4 随机遗传漂变

随机遗传漂变有很多同义词(Merrell, 1981),是指在很小的种群内基因频率的随机波动。种群波动时刻都将引起随机漂变,另外非随机交配在种群内普遍存在,这意味着发生的近交会提高繁育种群内的纯合子数量,小种群的纯合程度将高于大种群的。在小种群内,遗传变异大量丧失,不利的等位基因有时可因漂变而固定。因此,小种群面临更大的消亡危险。随机遗传漂变在解释种群遗传分异时,也是不容忽视的因素。种群数量特征的时空动态会改变种群的遗传结构;隔离的小种群间会因漂变造成的非适

应性改变而分化。在 Kimura 等提出的中性突变 - 随机遗传漂变理论 (Neutral Mutation-random Drift Theory of Evolution) 中, 强调在分子水平上发生的随机遗传变化, 没有适合度方面的效应。

3 植物种群的生态分化与进化

种群的进化伴随着种群的生态分化。这一过程已记录于古生物的化石中, 也时刻发生在现实的进化过程中。植物的进化不但反映在高级分类阶元的大进化 (Macro-evolution) 上, 也可体现为种内的遗传分化过程, 即小进化 (Micro-evolution) 中。

3.1 植物种群的生态分化

植物种群的空间结构特征意味着植物必须适应不同的环境条件, 并因此产生种群的生态分化。植物营固着生长的习性决定了植物的适应性反应有着相对较广的幅度, 并且种群的生态分化也更为强烈。一般来说, 植物种群的生态分化可以分为有直接遗传基础的分化(固定的)和没有直接遗传基础的(可逆的)分化, 包括:

- (1) 植物体内的生理生化调节——如细胞渗透压的变化适应不同的水分状况;
- (2) 生长发育过程的调节——趋光性, 缩短生长周期;
- (3) 形态结构的饰变——不同环境中构件差异性的生长和发育;
- (4) 构件水平的种群调节, 构件出生率、死亡率的变化——植株体型的改变, 树冠不同部位叶片大小、形状等的差异;
- (5) 遗传变异——生理生化水平、染色体水平、形态等方面遗传性改变。

所有这些分化可以出现在种群内和种群间, 生态分化过程使植物能够扩散到不同的环境中, 并在变动的环境中生存和成功繁殖能育的后代, 如果种群的这一变化过程赶不上环境变化的速率, 则种群将灭绝。

3.2 种群生态分化的成因与遗传来源

种群的生态分化是在一定隔离机制的形成过程中进行的, 在这一过程中, 4 种进化驱动力相互影响、相互协调、相互制约。在 4 种进化驱动力中, 一类因素是加剧种群分化的过程, 小生境差异形成的自然选择作用的不同、小种群在随机遗传漂变中造成的遗传差异性丧失, 以及突变过程将进一步引起种群的遗传分异和种群间的歧化过程; 另一类因素是削弱种群间的分化过程, 即基因流。风媒植物种群间存在广泛的花粉交流, 可以减弱种群间的分异, 因此风媒植物种群的遗传变异较多地体现为种群内的个体间差异, 种群间的遗传差异相对较少(图 10-3)。

隔离机制是在遗传控制之下, 减少或阻止不同种群同地个体之间的杂交繁殖。地理隔离对隔离不同的种群有作用, 但并不是隔离机制。归根结底, 地理隔离只是由空间变数造成的; 生殖隔离由生物因素引起的, 是特定的遗传差异所造成的。

值得注意的是, 交配前, 隔离机制限制种间或种群间的杂交, 防止产生不能生存的、不育的或适应力极差的杂种; 交配后, 隔离机制则不能防止这种配子浪费。

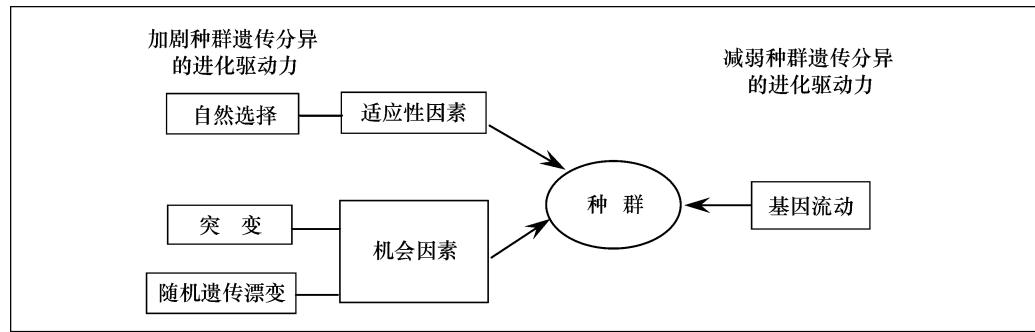


图 10-3 种群遗传分异及其进化驱动力

生殖隔离机制在本质上一定是彼此独立的,不同种有多种类型的隔离机制,实际上,几种不同的隔离机制对近缘种之间的生殖隔离都在起作用(Grant, 1963; Dobzansky, 1970; Stebbins, 1971)。尽管任何一种隔离机制只能产生部分生殖隔离,然而几种机制的联合效应就能完全切断近缘种间的基因流。

3.3 植物种群的生态分化与物种形成

种群的生态分化是植物在适应不同生长环境条件时必然发生的过程。在环境异质性所导致的自然选择作用下,植物只有以遗传素质为基础,形成分子水平、生理生化水平、细胞水平和个体形态上的适应性才能够生存和发展。在不断的种群分化中,以渐变或跳跃的方式形成生殖隔离,新种或新的分类群就产生了。



资料框

生殖隔离机制(包括种群彼此隔离的主要方式)

I. 生殖(遗传)隔离机制

1. 交配前和合子前的隔离机制防止杂交和防止杂合子的形成。

(1) 生境隔离或生态隔离。种群占据相同的大地区,而潜在的配偶由于所需生境不同而碰不上。

(2) 时间隔离或季节隔离。种群的交配时间或开花时间不一致。

(3) 行为(习性和性别)隔离。潜在的配偶会相遇,但由于求爱行为的方式不能紧密配合而并不交配;不同物种的雌雄性别间,相互的吸引力较弱或缺乏。

2. 交配后合子前的隔离机制是即使设法进行了交配,也妨碍受精和形成合子。

(1) 结构(机械的或形态的)隔离。动物交媾或植物传粉因外生殖器或花器结构不同而受到妨碍或限制。

(2) 配子不亲和性。

① 就体外受精而言,配子彼此不吸引。

② 就体内受精而言,配子在外源种的雌性生殖器官内或柱头上生活力弱或不能生存。

3. 交配后和合子后的隔离机制降低杂合子的生活力和育性。

(1) 杂种没有生活力或生活力很弱。 F_1 杂合子不能生存或降低生活力。

(2) 杂种不育。杂种 F_1 能生存但不育。

① 发育性不育。杂种 F_1 由于生殖腺发育不正常或减数分裂本身不正常而不育。

② 分离性不育。杂种 F_1 因染色体分离不正常,配子含有不正常、不平衡的染色体或染色体片段的组合。

(3) 杂种衰变。杂种 F_1 正常,有活力,也是可育的,但 F_1 或回交杂种生活力或育性降低。

3.3.1 植物的种内变异

同一物种的个体间、种群间出现的变异,是种群分化的重要方面。生态学、系统学和遗传学都关注种内变异的研究,因为这是植物在适应与分化中,生存和进化的根本所在。这三门学科对这一问题的研究各成体系,并根据各自的研究需求,创立自己的术语。

植物生态学特别是植物群落的研究中,应用植物分类学确定的种。但是,生态学所理解的种却并不完全同于分类学。只是由于在确定群落类型时应用生态型等概念还有一定的实际困难。不可否认,近缘分类群之间即使是不太严格的区别,也能提供重要的生态学信息。

种内变异的式样在不同种间有着较大的差异,就植物而言,通常可区分为:

(1) 同一物种不同地区的种群间变异,即种群多型性,由大空间尺度的气候条件所决定;

(2) 种群内个体间变异,即种群多态性,环境变化的时间较短,1~5倍于生活周期,或环境变化的空间尺度较小,1~10倍于植物体;

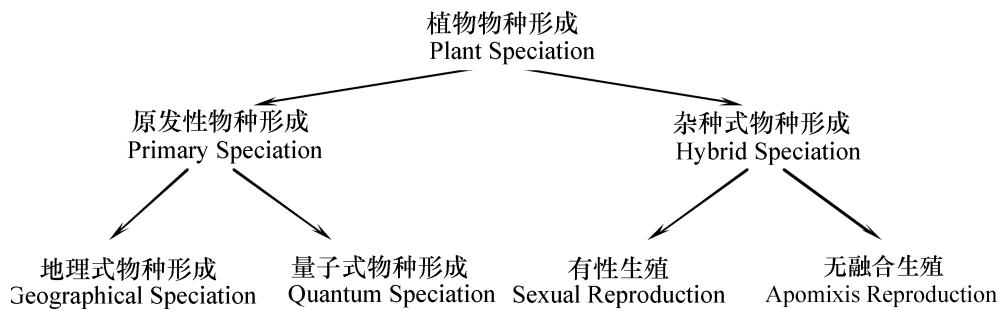
(3) 基因型内的变异,或遗传引起的如杂合性(Heterozygosity),或环境引起的如表型可塑性(Phenotypic Flexibility)。

种内变异的大小取决于如下因素:① 种的地理和生态范围;② 分布区地理位置;③ 环境异质性;④ 繁育系统;⑤ 种的进化年龄;⑥ 个体寿命。

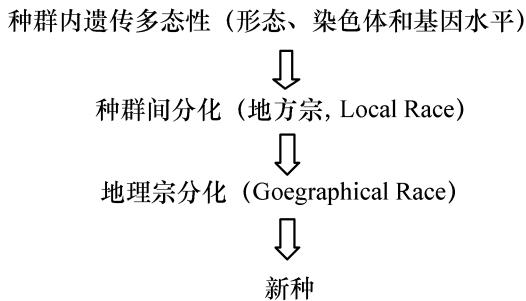
3.3.2 植物种形成方式

物种形成总是靠种群生态分化的积累,种群分异程度达到形成完善的生殖隔离机制时,新种即产生。

Grant(1981)在讨论植物物种形成时采用了如下的分类法:



原发性物种形成指的是种群间的差异在进化过程中不断加大,直到种的水平,又称为进化性趋异(Evolutionary Divergence)。地理式的物种形成表现为:



3.3.2.1 渐变的物种形成

传统的物种起源概念是指地理的物种形成,是渐变的物种形成过程,通常需要十分漫长的过程。根据这一概念,初始的两个种群在新种形成以前,其地理分布区是完全隔开,互不重叠的,因此也称,完整称呼是“分布区不重叠的物种形成”。如果初始种群的地理分布区相邻接(不完全隔开),种群个体在边界区存在一定程度的基因交流,则称邻接物种形成(Parapatric Speciation),或“分布区相邻的物种形成”。

同种繁育种群间的空间隔离或物理分隔是物种形成的必要前提,则物种形成是一个逐渐的过程,涉及到大量基因座位上遗传差异的积累,而生殖隔离机制是作为这些隔离种群遗传趋异中偶然的副产物而出现的。如果种群后来变成为同域分布,自然选择仍可强化生殖隔离。

3.3.2.2 跳跃的物种形成

跳跃式物种形成(Saltational Speciation)是新种爆发式的起源,也称量子进化(Quantum Evolution)(Simpson, 1944)。快速的物种形也称为量子式物种形成(Quantum Speciation),这种物种形成的方式往往还未出现明显的生态分化,但生殖隔离机制就形成了,通常在同域发生。量子物种形成的定义是这样的:进化改变主要集中在物种形成初期相对较短的时间(相对于种的寿命而言)之内的物种形成过程。植物异源多倍体种(Alloploids)的形成就是跳跃式的进化。

量子物种形成指的是物种形成过程时间短,进化快,但并没有一个衡量多快的进化速率才是跳跃式的标准,定义模糊。

跳跃式的进化或量子式物种形成必须具备两个条件:

- (1) 显著的突变(或大突变)发生,突变个体与同种群的其他个体之间生殖上隔离;
- (2) 新产生的突变个体能够以一定的方式繁殖和延续下去,突变基因的频率迅速增长并在种群中固定下来。

实际上,植物在自然界中的显著突变是很少发生的,而且这种突变保持和发展下去的几率更小。可以认为发育调控的某些基因突变、染色体的结构或数量的变异可以产生显著变异的个体,在自然界可能存在,但我们很少观察到。环境的急剧恶化可使植物种群个体数量锐减,幸存者转为自花授粉,并激发染色体一系列的快速重排。因此,跳跃式进化又称为灾变式物种形成 (Catastrophic Speciation)。

此外,量子式物种形成中涉及到随机因素,以及或多或少的隔离因素。如脱离母种群后在一定程度上发生环境隔离的小种群,因遗传漂变和强选择作用而与母种群发生快速的遗传偏移,这些小种群可能形成新的物种,这也就是所谓的建群者原理(Founder Principle)。可是,小种群不稳定,很容易灭绝。

3.3.3 植物物种形成与动物物种形成的差异

植物物种形成有其特殊的地方,例如通过染色体突变、异源多倍化、杂种途径等,形成新种相对较多,因突变引起繁育系统变异而导致生殖隔离的情况也较多。植物界中多倍体较为普遍,尤其是异源多倍体广泛存在于高等植物中。一般认为,长寿命和无性繁殖可增加植物体细胞染色体加倍的几率,出现较多的多倍体种,如多年生草本植物。

植物和动物物种形成存在明显差异,主要表现在如下方面(Singh, 1990):

- (1) 植物不能移动,不能自主逃避不利环境,可能受到比动物更强的选择压力;
- (2) 植物的配子源于经过细胞分化的体细胞,体细胞突变可能影响配子;动物的繁殖细胞通常不受体细胞的影响;
- (3) 植物的可塑性大,可进行长期的营养生长,在外界刺激下转向生殖过程;而动物的发育过程较为复杂,通常按既定的“程序”进行;
- (4) 植物对基因的不平衡性有更高的耐受能力;
- (5) 植物有单配子体世代,许多隐性致死基因可在此阶段排除。

由于这些因素,植物物种形成中急剧变化的过程较常见,更可能同域发生。

4 植物种群的数量与质量变化

植物种群的适应与分化体现在数量动态与质量变化两个方面。数量动态是种群个体和构件的消长(包括空间上的扩张和收缩),资源的可利用性降低或种

间关系出现过度胁迫时,种群以数量上的波动作为反应。就个体而言,留下取代自身并能成功繁殖后代的个体就是适合度高的个体。种群数量的动态充分反映了特定环境条件下植物的生存状态。而种群的进化还决定于种群适合度的另一个方面,即种群的持续能力,这由种群的质量所决定,如生活史策略、进化灵活度与当前适合度等。

4.1 种群数量与质量的关系

植物种群数量与质量的关系包含着所有植物种群生态现象的内涵。植物种群的任何生态适应性,无论是生理的还是形态的反应,最终都有一定的质量基础,就是种群基因库所包含的所有遗传信息,即种群的遗传结构。这些遗传信息决定了种群遗传多样性水平、个体生理生化特性、实现特定功能的形态特征和生活史对策等。对植物种群而言,生活史特征是比较重要的方面。种群遗传素质有过去进化的积累,有反映适应现实生态环境的能力,还有适应将来变动环境的分化能力。植物种群的质量规定了植物在特定环境中的分布和数量,以及动态变化特征。植物种群的数量和动态是种群的质量水平在特定环境变量和种间关系作用下的结果。

4.2 遗传多样性与进化灵活度

遗传多样性的大小和相对分布反映着植物种群的质量,且总是与生物适应环境的能力相对应的。植物在异质环境中适应分化,形成了不同的局域种群,即分布在特定生境中的亚种群,亚种群内保持着与环境匹配的特征组合。在进化的历程中,植物以现有的等位基因或突变新产生的基因去适应不同的环境及环境变迁,并逐步积累起对异质环境和波动环境的遗传性改变,最终体现为种群的遗传多样性。

植物的遗传多样性是适应现实环境和潜在变动环境的基础。遗传多样性水平与植物的适应能力由“生态学的”时间尺度(现在的时间)下“最近的”(Proximate)或“生态学的”因素,和“进化的”时间尺度(地质的时间)下“终极的”(Ultimate)或“进化的”因素所决定。

一方面,种群总是生存于现实的生态环境,当前的异质性物理环境,规定了种群的分化程度和发展方向,个体(或构件)的生长和死亡,及种群数量大小、波动和继续生存;种间关系约束着植物种群在现实群落中的生态地位,避免植物种群在环境变迁中的生态位泛化,使其总是适应于特定的环境条件。另一方面,种群又是历史的产物,是进化发展的结果,植物当前种群所具有的遗传多样性水平是进化积累的结果,包含着对以往变迁环境的适应性遗传变化,这也是适应将来可能的环境波动的潜在基础。如果种群对环境变迁的适应跟不上环境变迁的速率,则必将灭绝。

种群适应当前生态环境的相对适合度,称之为当前适合度(Present Fitness)。从进化历史的角度来看,种群能够适应过去或将来的潜在变动环境,

这反映着种群的进化灵活度(Evolutionary Flexibility)。由此可见,种群遗传多样性决定着当前适合度和进化灵活度。

当前适合度与当前特定时空下的一系列生态条件密切相关,表现为个体的生态幅度和生理耐受能力,与个体的生死有直接的关联,进而影响种群在现实生态环境中的数量动态和空间分布。进化灵活度与环境变动有关,包括变动的幅度和频度。这种环境的变动存在于过去,也可能出现于将来。进化灵活度使植物能够不断开拓新的生境和应对不同的干扰,保证种群的延续。

就生长习性相似或近缘种的植物而言,进化灵活度与当前适合度之间有着此消彼长的特性。乔木树种具有较高的当前适合度,而一年生的草本往往具有较高的进化灵活度;演替系列中的先锋种通常有较高的进化灵活度,顶极种则具有较高的当前适合度; K -选择种的当前适合度高, r -选择种的进化灵活度高(参见第11章相关内容)。当然,过快的环境变迁可使植物种群在分化和适应的可能性成为现实之前就灭绝掉,例如冰期的冰川推进、火山喷发等灾变。

4.3 过度利用与物种灭绝

灭绝(Extinction)指一个个体、种群或物种从一个给定的生境或生物区系消失。有三类情况:当一个物种从整个地球的生物区系消失,称为灭绝种或绝种(Extinct Species)。一个物种在其生活过的某栖息地不再存在,但在其他地方有发现,称为局部灭绝(Local Extinction)。一个物种受环境胁迫等不利因素影响而缩小其分布区通常引起局部灭绝。当一个物种的数量减少到对群落中其他成员的影响微不足道时,该物种称为生态灭绝(Ecological Extinction)。

4.3.1 物种灭绝是自然过程

在地球上长达35亿年的生物进化历史中,不断有物种形成,也不断有物种灭绝,都是进化过程的结果。自从生命最初在海底沉积物中开始出现,生物的灭绝也就随之出现。目前地球上的物种是过去大约几十亿个物种中的现代幸存者。

根据化石记录,古生物学家对地球上以往的自然灭绝速率进行了推算,认为一个物种从形成至灭绝(即生存期),约持续100万年到1000万年。估计自然灭绝为每年大约有1~10个物种消失,如果地球上现有1000万个物种,即自然灭绝率为每年 10^{-7} 至 10^{-6} ,这个数值与导致新基因出现的突变所发生的平均频率差不多。

4.3.2 过度利用造成的物种灭绝

物种的形成和灭绝是一个复杂而漫长的自然过程,而人类过度利用生物资源以及破坏植物的生存环境则加速了这个过程。人类活动包括森林砍伐、环境污染、生境破坏和片段化、植物资源的破坏性利用等等,直接威胁着生物多样性。

远古时代人类就开始了生物资源的利用,当时的采集和捕猎基本不会对物种的生存产生较大影响。而随着生产力水平的不断提高,人类干预自然和掠夺资源的能力也随之加强。某种植物物种的消失,还会引起相应食物链关系的破

坏,以及许多生态关系的变更,如果是植物群落中的关键种(Keystone Species),则影响可能波及整个生态系统。不少物种可能在人类尚未认识它们之前就消失了。

种群是物种的存在形式,是生态系统的功能单位;物种灭绝造成种群及其所在生态系统结构的损伤和功能的破坏,已经严重影响到人类的生存与社会发展。1992年,联合国“环境与发展大会”提出了《生物多样性保护公约》,与会各国首脑签名承担责任。生物多样性可划分为三个水平:基因多样性、物种多样性、生态系统多样性。其中,物种多样性是中心,它既关系到基因多样性的保存,又关系到生态系统结构与功能的保持。要保护物种多样性,就要从一个又一个的种群着手,首先是生态系统的关键种和作为潜在资源的种,要重点保护好这些相关植物野生种群所栖息的植物群落,因为这些群落中包含着许多种群分化中形成的复杂种间关系,需要做的工作是十分繁重的。

5 植物种群生态分化中形成的种间关系

植物种群在不同环境条件下分化,而环境条件中的生物因子是一大类。植物之间的相互关系普遍存在,可以是直接的(空间的占有和资源的分配),也可以是间接的(通过改变环境),由此延伸到和其他生物的关系,更是错综复杂。种间关系(Interspecies Relationship)或种间相互作用(Interspecies Interaction),其性质可由种间相互作用的效应来判断。

种间关系错综复杂,一般可归纳为三类:促进效应(Stimulation Effects)、抑制效应(Deppression Effects)和中性效应(Neutral Effects)或无影响。E. P. Odum(1971)认为这3种效应在种群动态上的区别是:促进效应引起种群数量的增加(+);抑制效应导致种群数量减少(-);中性效应则不表现增加和减少(○)。在此基础上,Odum(1971)将种间关系区分为9种类型(表10-2)。

种间关系往往体现为相应的生态学现象,如竞争排斥、他感化学作用、附生现象及附生群落、寄生与菌根、动物与植物的协同进化等等。

表 10-2 种间相互作用的类型

类型名称	效应		种间相互作用的性质
	物种 A	物种 B	
中性作用(Neutral Effects)	○	○	A 与 B 彼此无抑制与促进
直接竞争(Direct Competition)	-	-	彼此之间有直接抑制
间接竞争(Indirect Competition)	-	-	资源争夺的间接抑制
偏害作用(Amensalism)	-	○	A 受抑制,B 无损益
寄生关系(Parasitism)	+	-	A 为寄生,B 为寄主

续表

类型名称	效应		种间相互作用的性质
	物种 A	物种 B	
捕食关系 (Predation)	+	-	A 为捕食者, B 为被捕食者
偏利共生 (Commensalism)	+	○	A 获益, B 无损益
原始合作 (Protocooperation)	+	+	非专性的互利
互利共生 (Mutualism)	+	+	专性互利

(引自 Odum, 1971)

5.1 竞争

竞争 (Competition) 指两个或两个以上的有机体或物种彼此相互妨碍、相互抑制的关系。一般而言, 竞争涉及有机体共同利用的资源量出现短缺, 例如光照度降低、光质变化、湿度变化、限制水分蒸发、限制养分吸收、土壤表层性质变化、土壤 pH 变化, 以及毒性物质分泌等。

5.1.1 竞争类型

依据划分的侧重点不同, 竞争一般可分种内竞争 (Intraspecific Competition) 和种间竞争 (Interspecific Competition); Park (1954) 将竞争分为干涉性竞争 (Interference Competition) 和利用性竞争 (Exploitation Competition); Nicholson (1954) 分为争夺竞争 (Contest Competition) 和分摊竞争 (Scramble Competition); Elmen (1973) 分为主动竞争 (Active Competition) 和被动竞争 (Passive Competition) 等等。

利用性竞争是对同一有限资源的共同利用而产生的竞争, 是一种间接的竞争; 干涉性竞争是种间领域性方面的竞争, 是十分直接的竞争。植物种间竞争主要是前者。

低密度或是所有个体均充分获取各自所需的资源时, 不会发生竞争, 死亡率为 0; 密度上升后, 资源供应率不再满足所有个体的最大需求时, 竞争开始发生。分摊竞争和争夺竞争是两种极端形式: 前者, 每个个体获得等量的资源但都不足以维持生存所需, 结果死亡率为 100%; 后者, 则因为资源量仅能维持一定数量的个体, 只有部分个体获取相等且足够的资源而存活, 其余个体死亡。

植物竞争的特殊性在于, 一方面, 植物体不能移动, 个体过密导致的资源争夺只能以部分个体的死亡来结束; 另一方面, 植物是构件生物, 竞争可以在个体和构件两个层次上发生, 包括植株的竞争和构件的竞争。植株之间表现为最终生物量恒值的分摊竞争和高密度下部分植株死亡的争夺竞争; 每个植株上构件之间的竞争则主要是争夺竞争。

研究植物竞争已设计出了不少方法, 其中许多方法应用较广, 但仍有不完善的地方。在两种植物总密度恒定的前提下, 改变两种植物的个体比例, 对比不同

比例栽培下的产量与单种栽培时的产量的变化,以此判断竞争作用的有无。这种实验通常在盆中进行,很难代表自然条件下的情况,而且用单一密度下的单种产量作为比较标准,密度变化可能结果就不同。此外还有添加实验、去除实验和添加序列实验等。

5.1.2 竞争与生态位

5.1.2.1 生态位理论

竞争常常与生态位(Niche)概念联系在一起。生态位的概念和理论在生态学中有着重要的地位,是种群生态分化的具体表现之一。

当前的生态位概念包含3层含义:①有机体在特定生物群落中的时间和空间位置及其功能关系;②它们在环境梯度变化(温度、湿度、pH、土壤等)中的位置;③与群落中其他种群的关系。现在一般认为,没有两个物种会占据相同的生态位。植物种群分布于不同的地区,并生长在不同的群落中,从而形成地理分割和群落分割。生长在同一群落内的两种植物,也因营养的选择吸收、个体大小、根系深浅和物候等方面的差异,而彼此隔离。

生态位理论中涉及生态位宽度(Niche Width)、生态位重叠(Niche Overlap)和生态位分离(Niche Separation)等方面的内容。实际上,群落中物种的多样性可理解为生态位关系,包括群落总的生态位空间、生态位重叠和每个物种的生态位宽度。



资料框

易与生态位混淆的一些概念

分布区(Area)——是物种分布的地理范围,及物种在水平空间上的分布。

生境(Habitat)——或称生态环境(Ecotope)、群落环境(Biotope),指植物生长的环境,可用物理和化学术语、海拔高度、地理位置等加以描述,通常表示相互作用的生物与非生物因子组合而成的生活空间,为植物或植物种群的出现提供起码的条件。

生态幅度(Ecological Range)——或称生态价(Ecological Valence),指植物的环境耐力或对环境的适应范围或适应程度。

5.1.2.2 竞争排斥与生态位理论

俄罗斯微生物学家Gause(1934)通过实验观察提出“一个生态位,一个物种”的观点,这种观点常称为竞争排斥原理(Competition Exclusion Principle),也称为Gause原理或Grinnell原则(Grinnell's Axiom)。这一概念与竞争紧密相关,即“完全的竞争者不能共存”(Hardin, 1960)。

既然竞争涉及利用同一资源的两种有机体,那么竞争的有机体必然存在某种程度的生态位重叠。种内竞争应强于种间竞争,因为前者存在更多的生态位重叠。然而,自然选择压力总是驱使植物群落内的物种利用不同的环境资源,导致竞争最小化。

在多变的生境中,植物的适应使其对资源的选择性减弱,生态位宽度因而增加,即

促进生态位泛化(Generalization);在稳定的生境中,植物对稳定生境的适应可导致对资源的选择性加强,而使生态位宽度变窄,即促进生态位特化(Specialization)。竞争既能导致生态位泛化,也能导致生态位特化。

早期的竞争排斥原理是在培养瓶中研究生活史简单的微生物得出的,后来经过对生活史更复杂的动物进行实验研究和野外观察,发现即使亲缘关系很近的分类群之间也存在很小的生态位分离,足以使其共存,而不是发生竞争作用。在进化历程中,物种之间可能更多的是形成协调共存的关系,共同营建、改善生存环境,建立错综复杂的生态关系,更为有效地利用环境资源,提高生产力,而不是一味地竞争排斥、消灭对方。

5.1.3 竞争模型

5.1.3.1 Lotka-Volterra 竞争模型

Lotka-Volterra 竞争模型是广泛引用的竞争模型,此模型是在单种种群逻辑斯谛增长模型基础之上演化而来的。在逻辑斯谛增长模型中已包含有种内竞争的部分,即:

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K}$$

其中, rN 是种群无限增长的部分, rN^2/K 是拥挤(竞争)引起的种群衰退。

如果引入第二个物种,则会出现第二种竞争即种间竞争,对物种 1 来说:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right)$$

其中, α 是物种 2 的每个个体对物种 1 种群增长的抑制(竞争)效应。同样,对于物种 2 来说:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right)$$

β 是物种 1 的每个个体对物种 2 种群增长的抑制(竞争)效应。

上面这对方程是 Lotka(1925) 和 Volterra(1926) 独立发展完成的,虽然有诸多限制,却是量化竞争的一个出发点。

5.1.3.2 投入产出竞争模型

投入产出竞争模型主要用于草本植物研究,本质上与 Lotka-Volterra 竞争方程相同(C. T. de Wit, 1960, 1961)。C. T. de Wit 采用混种植物中每种植物的投入产出比来衡量竞争。模型如下:

$$\text{投入比率} = \frac{\text{种 A 输入量}}{\text{种 B 输入量}} \quad \text{产出比率} = \frac{\text{种 A 输出量}}{\text{种 B 输出量}}$$

投入量一般指栽种的繁殖体或传播体,如种子、幼苗、珠芽或根茎的长度等;产出量一般指种子量,也可以是草本植物的枝条量、分蘖量和生物量等。对两种植物投入的繁殖体和衡量产出量的单位必须相同。此模型是建立在替换序列实验基础之上,固定总的初始投入量,种 A 和种 B 采用建立不同比例混种,从完全只有种 A 到二者均匀混合,反之亦然。得出的结论与 Lotka-Volterra 竞争模型的预期结果相似。

5.2 他感化学作用

他感化学作用(AAllelochemic Interaction)也称为异生相克,指一个物种或有机体受

到另一个物种或有机体所释放的代谢产物的影响,包括促进和抑制。这些代谢产物往往具有选择性,即影响某些特定的物种而不影响其他物种。他感化学作用是一种典型的非共生(Amensalism)现象。有人认为他感化学作用是种侵略性的竞争方式,但二者本质上是有区别的。竞争是从环境中移除可利用的资源引起的,而他感化学作用则是以向环境中添加物质来实现。仅限于植物之间的他感化学作用称为他感作用(Allelopathy)。

5.2.1 植物与食草者间的他感化学作用

对于特定食草动物而言,并非所有的植物都是可食的。食草者可能完全不取食某些植物,或偏好取食某些植物,或在食物短缺的情况下才取食某些植物,这在大型的食草者中很容易观察到。Ehrlich 和 Raven(1965)在研究了蝴蝶与植物间的关系后指出,许多蝴蝶种类仅取食一种或几种植物,“植物的次生性代谢产物(生物碱、醌类、油脂、糖苷、黄酮类和晶体)在植物的可利用性上起到了重要作用,这不仅对蝴蝶如此,可能对所有以植物为食的生物和植物上的寄生种来说都是相同的。”目前,植物次生性代谢产物的作用和功能了解得并不完全,这些物质可以是植物正常代谢过程中的偏途产物,往往作为色素、激素合成中的中间产物或功能不明的物质,也可能是代谢的最终产物。不管怎样,这些物质都影响着食草者的取食。反过来说,食草者也会产生相应的酶去分解一些不可食或有毒的部分。作为对食草者的防御,如果抑制性的化学物质是代谢的最终产物,而不是正常代谢的中途产物,说明需要能量的投入。或者说,这其中自然选择作用主导着这些产物的产生过程、含量的大小或分布等等,对于食草者相应的分解酶来说也是同样的,这便是协同进化(Coevolution)的过程。植物的不可食性和其他所有性状一样都存在个体差异,并可形成不同的生态型。Cates 和 Orians(1975)通过研究食性较广的蛞蝓对植物的取食作用以后发现,演替群落中的先锋种(*r*-选择)的可食性要比顶极群落或演替后期出现的物种(*K*-选择)高,可以推测,*r*-选择的植物在对食草者的防御中投入的能量要相对较少。

植物对食草者的防御可以通过以下方式实现:

- (1) 植物可以通过产生毒素降低可食性;
- (2) 产生单宁等物质降低适口性;
- (3) 通过食草作用的诱导(包括邻近个体间的信息传递),使植物发生化学变化,如形成植物抗毒素(Phytoalexins);
- (4) 通过产生激素影响的昆虫的发育过程,如许多植物体中可产生脱皮激素、幼龄激素等。

5.2.2 植物间的他感化学作用

植物之间的他感化学作用,其化学物质有两种来源,一是植物活体部分,如根系等分泌、淋溶下来的化合物;二是植物枯死部分分解释放出来的。严格地说,活体部分产生的化学物质引起的效应才属于他感作用的范畴,但要作这种区分极为困难,实际上是否包含了两种来源的作用。

要确定他感作用的存在,必须:① 确定两种植物之间存在负的关联;② 在人工模拟实验条件下确定他感化学物质的效应;③ 自然条件下再现试验结果。其中,化学物质的定性和定量测定,以及在土壤中的含量和留存时间等方面也要详细说明。

Muller(1966)研究了南加利福尼亚的海岸鼠尾草(*Salvia leucophylla*)与一年生草地的空间分布关系。在鼠尾草灌丛周围1~2 m,甚至6~10 m的范围内,一年生的植物无法生长。Muller发现,这不是水分竞争所引起,也不是土壤差异造成的,而是鼠尾草的叶片能释放出挥发性油,对周围一年生植物的种子萌发和生长造成毒害。野外确实检测到这些挥发性的油能够在土壤中存在数月,也可在一年生植物的种子里发现。但是实地的土壤中并没能检测出可引起抑制作用的浓度。Muller和他的学生在后来的研究中,揭示了查帕拉(Chaparral)灌丛中相似的他感作用。但也有研究者指出,其他因素如食草动物的作用(鸟类取食种子)、土壤湿度的变化等在Muller等人的试验中并没有完全排除,实际的情形可能更复杂(Batholomew, 1970; Halligan, 1973; Kaminsky, 1980)。

Rice(1984)指出植物间的相互化学影响,可以是直接的作用,也可以通过土壤微生物起间接作用,如可以首先抑制固氮微生物,使与之伴生的高等植物的生长因缺氮而受到抑制。例如,弃耕地演替系列早期的植物会产生抑制固氮菌和蓝藻植物的物质,使弃耕地上的喜氮植物消失。

5.3 偏利共生

偏利共生(Commensalism)是指有利于一种有机体而对另一种则无影响的相互作用。

5.3.1 附生

附生植物(Epiphyte)生长在别的植物体上,epiphyte一词的本意就是指“在植物上”。附生植物对宿主植物仅是一种附着的物理作用,并不从宿主植物上摄取养分。附生植物可形成一类群落,例如,温带地区许多树种的树皮上生长的地衣就是一种最常见的附生植物;在亚热带,空气湿度较大的山地云雾带,树木上可附生大量的地衣或苔藓,形成苔藓林;热带地区,森林中树干上、枝条的顶端和连接处,积累了或多或少有机碎屑,都生长着大量的附生植物。由于扎根于很薄的土壤层和生长在林冠高处,附生植物可能暴露在相对高温、暂时干旱和明亮的光照下。但是,热带地区的附生植物已经进化出一系列形态和生理适应特征,使它们能够在特化的小生境中存活下来,因此对所附着的植物有选择性,在树冠不同部位生长特定的类型。典型的附生植物包括地衣、藓类、蕨类、兰科植物(亚洲热带)、凤梨科植物(美洲热带),以及仙人掌等。

附生是一种非常有趣的生态关系,进一步可发展为其他种间关系。一种是互惠共生关系,即附生植物积累的养分,经雨水淋溶可沿树干直接进入宿主周围的土壤而使其受益;寄生植物很可能最初是从附生植物进化而来的,如果附生植物的根穿透树皮进入韧皮部和木质部并发展成吸器(Hausrotia),就成为寄生植物。事实上,寄生的程度有高有低。还有,附生植物起初可能对宿主不会造成不利影响,但当附生植物的个体大小和重量增加时,就会对宿主形成威胁、产生伤害,绞杀植物(Strangler)就是最典型的例子。绞杀植物是榕属(*Ficus*)植物,其种子经鸟传播落在宿主体上发芽成长起来,开始是典型的附生植物,随后长出气生根落到地面,逐渐长粗,将宿主包裹起来,枝叶不断扩展并盖过宿主,结果阻止宿主进一步生长,使宿主逐渐死亡(图10-4)。藤本植物与被缠绕的植物之间一般认为是单惠共生关系,以茎缠绕支持植物的称缠绕植物(Twiner, Twining Plant);以不定根、气生根、分枝、卷须或钩刺等结构攀爬支持植物的称攀缘植

物(Scandent Plant)(图10-5)。藤本植物尤其是木质藤本植物会对支持植物产生一定的负面影响,并与之争夺阳光等资源。

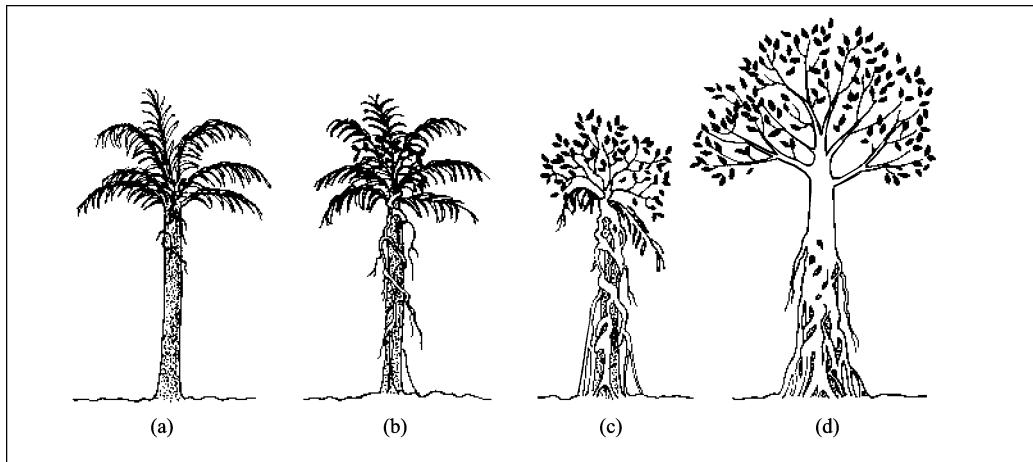


图10-4 绞杀植物(*Ficus leprieuri*)绞杀油棕(*Elaeis guineensis*)的过程(仿自Barbour等,1987)

- (a) 绞杀榕定居长出气生根;(b) 气生根到达地面,枝干开始扩展;(c) 绞杀榕压制油棕,油棕走向死亡;
(d) 油棕死亡,仅留下榕树。

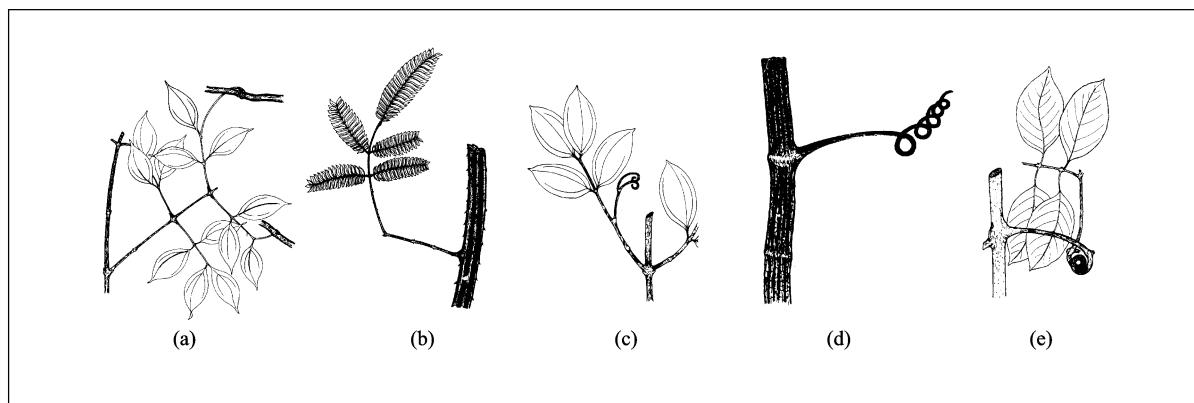


图10-5 西双版纳热带沟谷季节雨林中一些藤本植物的攀缘结构(引自王宝荣,1997) (a) 牛目椒(*Strychnos cathayensis*)敏感的枝尖附着器;(b) 藤本金合欢(*Acacia rugata*)茎枝上的倒钩刺;(c) 滇南马钱(*Strychos nitida*)生于叶腋的成对钩刺;(d) 扁担藤(*Tetrastigma planicaule*)不分枝的粗壮卷须;(e) 二籽扁蒴藤(*Pristimera arborea*)的螺旋状叶柄。

5.3.2 庇护植物群

植物群落中总有一些植物种群是其他物种的庇护所,除为鸟兽昆虫提供栖息地以外,一些植物可庇护其他植物。一般是由遮阴而降低温度、减慢土壤变干的速率,一些植物形成的小生境成为另一些植物种子萌发、幼苗成长的安全岛。例如内蒙古东部森林草原的沙丘带,红皮云杉(*Picea koraiensis*)的幼苗往往仅在沙窝中半旱灌木丛中出现;美国西部干旱区总是在佛罗里达紫荆(*Cercidium floridum*)的附近才有巨仙人掌(*Carnegiea gigantea*)的幼苗(Niering等,1963; Steenbergh等,1969)。许多荒漠中的一

年生植物总是与某种灌木紧密地联结在一起(Muller, 1953; Muller 等, 1956)。这些都表明庇护植物群(Nurse Plant Syndrome)的存在,庇护者无损而受庇护者可从中受益。

5.4 互利共生

互利共生(Mutualism)是一种专性的、双方都有利的相互关系。两个种分离时,双方都受压抑。亲缘关系较近的物种之间似乎不形成互利共生关系。互利共生中常见的例子有地衣(藻类+真菌)、菌根(真菌+高等植物)、共生固氮(细菌或蓝绿藻+高等植物)、传粉(昆虫、鸟类、哺乳类+有花植物)、动物传播植物的繁殖体和喜蚁植物。美国学者 McDougall(1935, 1949)把互利共生分为合体共生(Conjunctive Symbiosis)和间断共生(Disjunctive Symbiosis)两类,合体共生是指一种有机体直接在另一种有机体上生活,但不是寄生关系;间断共生则指植物与传粉者系统和植物与种子传播者系统,甚至还包括某些食草动物与草之间的相互关系。

5.4.1 互利共生的种群模型

May(1978)提出了两个互利共生种群的一个简单模型,这个模型是以 Lotka-Volterra 模型为基础的。该模型表示为:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= rN_1 \left[1 - \frac{N_1}{(K_1 + \alpha N_2)} \right] \\ \frac{dN_2}{dt} &= rN_2 \left[1 - \frac{N_2}{(K_2 + \beta N_1)} \right]\end{aligned}$$

这里,种群 $N_1(t)$ 和种群 $N_2(t)$ 的增长基本是遵行 Logistic 方程的,但由于存在互利共生,因此种群的容量是有所增大的, $K_1 \rightarrow K_1 + \alpha N_2$, $K_2 \rightarrow K_2 + \beta N_1$ 。

模型假设:①两个种群的内禀自然增长率是一样的;②虽然两个种群都会增长,但不可能出现超饱和的状态,必须要求 $\alpha\beta < 1$,在一定的阈值下有一个稳定的平衡点。

实际上,互利共生,特别是专性或高度专化的互利共生,其情形远比这个模型要复杂得多,下面分别加以介绍。

5.4.2 菌根

菌根(Mycorrhizae)指真菌与高等植物根的共生。按共生的特征可将菌根分为内生菌根(Endomycorrhizae)和外生菌根(Ectomycorrhizae)两大类型,菌根尤其是内生菌根一般是非专性的,但有些外生菌根对宿主有很强的专一性。除十字花科、莎草科、灯心草科、松科和水生维管植物无内生菌根外,内生菌根几乎遍布所有高等植物。一般认为,土壤中能被植物吸收的可溶性磷含量低、扩散能力差,常不能满足植物生长的需求,菌根真菌则能为高等植物提供磷,而真菌从高等植物根中获取糖类和其他有机物,或利用其根的分泌物。因此,对于在正常情况下形成菌根的植物种,具有菌根的个体的生长率、生殖率、耐旱能力、抗病能力常明显高于不具菌根的同种个体(Koide, 1988; Koide, 1991)。外生菌根广泛存在于温带的落叶阔叶树及裸子植物,生长在酸性,淋溶强,贫瘠土壤上的北方针叶林,其优势树种都具外生菌根。

5.4.3 共生固氮

共生固氮(Symbiotic Nitrogen Fixation)是指能把气态氮转化为有机氮的原核生物

与不具此种转化能力的真核植物的共生关系,原核生物把转化的有机氮供给共生的真核植物,并从共生者取得水分、无机盐、有机酸、糖及其他高能的大分子。

固氮需要消耗能量,并在局部厌氧环境下进行。

固氮共生的典型例子是豆科植物与根瘤菌(*Bacterium radicola*)形成的根瘤(Root Nodules)。其他类型的固氮共生也较普遍,如角苔(*Anthoceros*)的配子体、水生蕨类植物满江红(*Azolla*)、苏铁(*Cycas*)的根,甚至单子叶植物小二仙草科的格乃拉属(*Gunnera*)的叶中,都发现了有固氮能力的共生藻类,如蓝藻植物念珠藻(*Nostoc*)和鱼腥藻(*Anabaena*)。

许多高等植物是与土壤中的放线菌类(Actinomycetes)共生而形成根瘤。如桤木(*Alnus*)、胡颓子(*Elaeagnus*)、沙棘(*Hippophae*)、看麦娘(*Alopecurus*)、木麻黄(*Casuarina*)、马桑(*Coriaria*)、杨梅(*Myrica*)、罗汉松(*Podocarpus*)以及苏铁(*Cycas*)等许多属中,都具有与放线菌类共生的根瘤,如果以根瘤单位计算,它们所固定的氮素,还高过许多豆科植物。

叶瘤(Leaf Nodules)是热带、亚热带所特有的固氮共生现象。虽然高等植物的氮素来源并不全是靠共生的菌类所提供,但有些植物要有叶瘤的存在才能正常生长。据不完全统计,叶瘤植物达370多种,其中茜草科的九节(*Psychotria*)、茜木(*Pavetta*)和紫金牛科的朱砂根(*Ardisia*)及薯蓣科的薯蓣(*Dioscorea*)等是最为常见的叶瘤植物。

5.4.4 动物传粉

植物靠动物传粉(Pollination),是发生于有花植物与动物传粉者之间的共生。靠昆虫、鸟类和蝙蝠等传粉的花,常能使花粉远离雄蕊传播。异花传粉增加种群内和种群间的基因流,增强遗传重组,避免近交,提高遗传变异。

植物种常在形态上形成针对传粉者特定行为和形态特征的适应,通常是:①花瓣、花萼或花序具有视觉上、嗅觉上或是两者兼之的吸引力;②花粉粒具复杂的表面结构,或具黏性,有时彼此聚集成块;③花粉或蜜腺对传粉者具有营养价值;④植物与传粉者之间的协同适应。有些植物的专化结构高度发展,往往造成与传粉者的相互依赖,如丝兰属(*Yucca*)的多个种与丝兰蛾(*Tegeticulla*)存在着专化的传粉关系,还有如热带无花果(*Ficus* spp.)与帮助传粉的马蜂(*Blastophaga*)有明显的互惠关系,马蜂帮助传粉但约要吃掉50%的无花果胚珠。在极端情况下,植物的分布和生存在很大程度上由传粉者支配。

在温带,昆虫是主要的传粉者,特别是膜翅目(Hymenoptera)昆虫。蜜蜂(*Apis*)和竹蜂(*Bombus*)比其他的昆虫更具有识别开花植物的种类、记忆其开花特性的能力,且成为这种植物的忠实传粉者。适应蜂类传粉的花,常有的显著特征是:①两侧对称;②机械强度高,常具供昆虫落脚的结构,藏匿的两性器官通常与落脚结构接近;③鮮亮的色彩,通常是黄色或蓝色;④具有适量的蜜腺,有些蜜腺部分地藏匿着;⑤胚珠多數、雄蕊少數。蜂类传粉者的特征则是:①对蓝、黄和紫外光具良好的色泽感应;②有高度的智能和长久的记忆;③具探测蜜腺的长吻。

在热带,传粉昆虫较缺乏,鸟类则是更为重要的传粉者,如亚洲和非洲的太阳鸟(Nectarinidae)、夏威夷的弯喙鸟(Drepanidae)、南北美洲的蜂鸟(Trochilidae)等。南

北美洲的蜂鸟体型小,通常重不及10 g,长不及7 cm,能不停地飞动或悬空逗留,它们的喙具有不同的形状,能适应各种形态的花,还可为下垂的花传粉。而旧大陆的传粉鸟类不像蜂鸟那样轻巧,不能悬空逗留,与之相对应的传粉的花是生长在粗壮的茎上或粗壮的花序分枝上,可为鸟类提供可靠的立足点,传粉的鸟与被传粉的花的特征对它们互利共生具有极其重要的意义。

5.4.5 动物与植物的传播

许多植物依靠鸟类和哺乳类来传播它们的种子,植物果实的进化和动物的取食习性间可以形成比较明显的协同进化。

通常,植物的果实由种子和其他一些有营养的物质组成。依靠脊椎动物传播的植物,其果实被食以后,种子外部有营养的部分被消化,而种子经过消化道以后不会受到伤害。植物的果实成熟以后,会受到真菌、细菌及破坏性的取食者的伤害。要避免种子的损失,植物必须具有一些特征。Herrera(1982)认为有4种方式:

(1) 果实成熟时,有害动物的数量最少。例如,温带地区秋冬时昆虫活动减少,此时结果比较有利;

(2) 果实成熟缓慢,以减少暴露在不利因素下的可能性,当然也减少了被传播的可能性;

(3) 果实的营养成分不平衡,减少被食;

(4) 果实具有化学或机械防御,这种形式的能量投入最大。有毒果实避免被多数动物取食后,可由特定的能够“脱毒”的动物取食并传播种子,植物特意地“选择”了它的传播者。

一些取食坚果的动物有储藏食物的习性,通常将果实埋藏在不同的地点,但有的地点可能被遗忘,或者被食以前就萌发成幼苗。例如,北美白皮松(*Pinus albicaulis*)的种子较大但没有种翅,就是以此方式靠乌鸦或松鼠来传播种子。

5.4.6 喜蚁植物

喜蚁植物(*Myrmecophytes*)是与蚂蚁有专化互惠共生关系的高等植物,二者可以在协同进化中形成非专性共生体,甚至专性共生体。这种共生关系表现为植物的茎或叶刺上具有特殊的适合蚁类栖居的结构,具有供蚁类食用的大型花外蜜腺,和在叶尖分泌丰富蛋白质的功能,可为栖居其上的蚁类提供安全住所和丰富食物,而蚁类则须捕食和攻击食草动物。现发现20个有花植物科中有喜蚁植物,分布于世界各地。

喜蚁植物最突出的例子是生活在中美洲的角金合欢(*Acacia cornigera*),这种植物的茎干上生有成对的中空的大角状刺,刺的髓松软易被挖空,具螯刺的小蚁(*Pseudomyrmex ferruginea*)在其上筑巢。具螯小蚁食用角金合欢叶基蜜腺分泌的蜜和叶尖产生的蛋白质,从而获得住所和食物,在角金合欢植株上完成整个生活史。蚁群可分泌对其他昆虫具有毒性的蚁酸,对企图取食角金合欢叶子的昆虫进行主动攻击,承担保卫的职责,并能截断接触角金合欢的其他植物的枝条,使角金合欢免受食草者和竞争者的侵扰,角金合欢因此获得生存和竞争上的利益(Janzen,1966)。

表 10-3 具螯小蚁与角金合欢共生效应

特征	蚁存在	蚁迁移
根、枝条重/g	41 750	2 900
叶的数目	7 785	3 460
45 天平均枝生长/cm	72.86	10.23
死亡率/%	28	56
有其他昆虫出现的枝/%	白天 2.7 晚上 12.9	白天 38.5 晚上 58.8
每个枝上平均虫数	白天 0.039 晚上 0.226	白天 0.881 晚上 2.707

(引自 Janzen, 1966)

其他比较著名的喜蚁植物有马来西亚雨林中的茜草科植物蚁窝花 (*Myrmecodia*) 和蚁管花 (*Hydnophytum*)；含羞草科的肉穗花金合欢 (*Acacia spadicigera*) 和球瘿金合欢 (*A. sphaerocephala*)；马鞭草科的管海州常山 (*Clerodendron fistaloum*)；蔷薇科的白木香 (*Rosa bankiae*) 等。蚁窝花和蚁管花的茎是蜂窝状的块体，由贮水组织构成，蚂蚁可以生活其中，植株能从蚂蚁的残渣和孔隙当中堆积的腐殖质中吸收养分。

除了喜蚁植物以外，许多植物因蚁类对其种子的传播而受益，如蚂蚁对舞草 (*Desmodium gyrans*) 的传播作用。植物、蚁类和食草昆虫之间的关系往往因种而异，有时并不一定是互利的。

5.5 寄生

寄生或寄生现象 (Parasitism) 是指宿主植物与其机体上寄生物之间的关系，通常是一种植物生长在另一种植物的体表或体内，从中吸取养分。这是一种偏利关系，宿主植物为寄生植物提供定居空间和营养源，这种以空间关系和营养关系为基础的寄生现象抑制着宿主的生长发育，可能造成极为不利的影响。寄生植物与宿主在相互的适应过程中，存在使不利因素减弱的趋势。

侵染植物体的各种致病菌 (Pathogens) 就是一种典型的寄生植物，能够导致种群的消亡。如农林生产中时常使作物减产的立枯病、根腐病等。这些致病菌多为专性寄生植物，在自然界中对单优种群的危害要比多优种群更大。致病菌的密度越高，植物受侵染的机会也就越高。植物时刻接触各种致病微生物，对绝大多数致病菌有完全的抵抗能力。

高等植物中完全依靠宿主的寄生植物 (全寄生植物) 并不多见，常见的有菟丝子 (*Cuscuta*)、列当 (*Orobanche*)、菰 (*Balanophora*)、大花草 (*Rafflesia*)、帽蕊花 (*Mitracetemon*) 等。

5.6 植物与食草者

以植物个体的全部或部分为食的动物称为食草者 (Herbivores) , Barbour 等 (1980) 首先将食草者分为两大类,第一类是以植物的死体为食,称腐食者 (Saprophages),也称食碎屑者 (Detritovores),绝大多数是细菌和真菌,有少量的高等动物;第二类是取食植物活体的,称为生食者 (Biophages),又再分为活体寄生者 (Parasites), 噎食者 (Browsers 或 Grazers) 和捕食者 (Predators) 3 类,后两类的区别是嗜食者取食部分,捕食者取食全株或种子。实际上二者并无本质区别(图 10-6)。

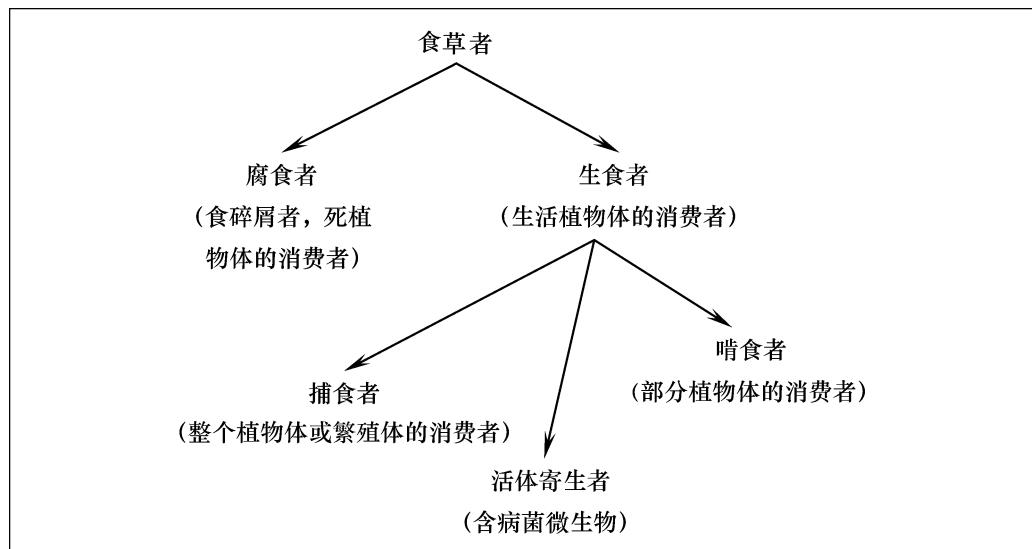


图 10-6 食草者的分类 (Barbour 等, 1987)

食草者直接消耗植物积累起来的有机物,从生态系统的角度考虑,食草作用反映了种间复杂的相互依赖、相互制约的关系,构成食物链和食物网的基础,使物质循环和能量流动能够进行。对于典型的多年生植物或植物群落来说,假设植物每年每单位面积总生产量为 100 个单位,一般估计植物呼吸消耗 50 个单位,食草者平均取食 38 个单位,其中生食者为 15 个单位,腐食者为 23 个单位,植物能储存的只有 12 个单位(图 10-7)。

脱落组织可占树木总生产量的 20%、一年生草本的 90% 以上。除热带以外,当年的枯枝落叶并没有完全被消费掉,在温带完全的消费需要 2~3 年,北方针叶林需要 5~15 年。这可以导致枯枝落叶逐年的积累,直至出现突发的干扰如火烧,将枯枝落叶中截留的养分重新释放,使系统恢复平衡。枯枝落叶的消费速度取决于土壤温度、土壤湿度和枯枝落叶的化学成分。针叶叶片呈酸性,含较多的木质素,通常抑制细菌种群的活性。

5.6.1 植物与食草者的种群模型

Lotka-Volterra 的猎物 - 捕食者种群模型是建立在第二、第三营养级 (小型动物捕食关系) 基础上的,而植物种群与取食植物的动物种群间的相互关系是生产者与消费者之间的关系,食草动物或草食性的昆虫一般都只是嗜食植物现存生物量的一部分,而不

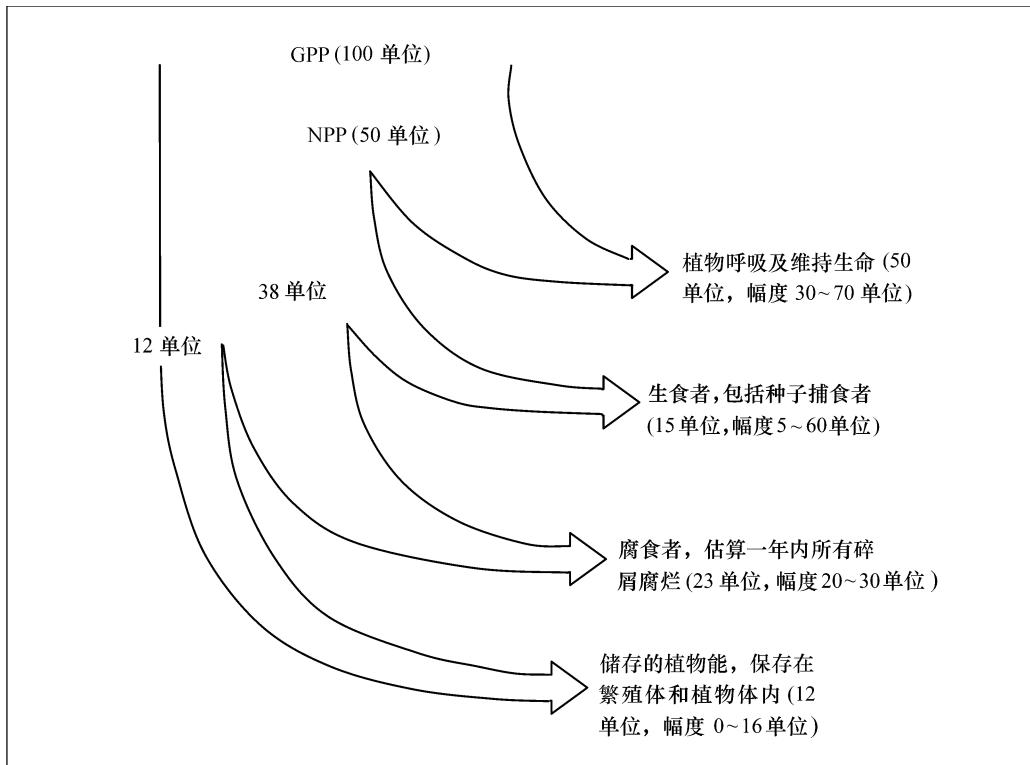


图 10-7 多年生植物生产量的消费(Barbour 等, 1987)

是消灭掉整个植物个体。Caughley (1976) 把植物与啃食者间的关系概括为啃食系统 (Grazing Systems), 按啃食过程对植物的影响, 啃食系统分为两类:

5.6.1.1 相互作用的啃食系统

在这种系统中, 食草动物对草、叶、枝的啃食作用会影响植物下一季的生物量或生产力。例如, 澳大利亚的野兔种群泛滥引起草场衰退, 过度放牧使载畜力下降, 美国黄石公园的鹿类种群影响桦木林的更新, 等等。

Caughley (1976) 根据这类啃食系统中相互作用的种群特性, 对 Lotka-Volterra 的猎物 - 捕食者种群模型进行修正, 提出了 Caughley 模型:

$$\frac{dV}{dt} = r_1 V \left(1 - \frac{V}{K} \right) - C_1 H [1 - \exp(-d_1 V)]$$

$$\frac{dH}{dt} = H \{ -a + C_2 [1 - \exp(-d_2 V)] \}$$

式中, V 是植物密度; H 是草食动物密度; r_1 是植物种群的内禀自然增长率; K 为未放牧植物的最大密度; C_1 是每头食草动物的最大取食率; d_1 是植株稀少时动物的啃食效率; a 是草场被啃平时动物的下降率; C_2 是当植物高密度时对动物种群下降状况的改善率; d_2 是植物稀疏时动物的繁殖能力。

第一个公式描述的是植物种群的密度变化, 前一部分是植物种群的 Logistic 增长,

后一部分是动物啃食的速率;第二个公式描述动物种群的变化,表征随可利用性食物量的变化,动物种群内禀增长率的变化情况。动物种群的增长率决定于 $\{ -a + C_2[1 - \exp(-d_2 V)] \}$,如果植物种群密度很高, $1 - \exp(-d_2 V) \approx 1$,此时动物种群的内禀增长率 $= C_2 - a$ 。

根据 Caughley 模型预测,放牧强度控制在使植物现存量维持在未放牧时植物现存量的一半时,植物种群和啃食者种群能够围绕平衡点持续的振荡。

5.6.1.2 非相互作用的啃食系统

指动物的取食作用不会影响植物种群的下一代生物量,或者说食物资源增长率(g)是恒定不变的。例如,鸟类和小型哺乳类只取食植物的种子,其取食活动并不会影响植物的生产量。二者之间的关系主要表现为,植物食物的供应量变化影响着动物种群的密度。Caughley 同样给出了非相互作用的啃食系统的模型。

对植物种群来说,植食动物种群对其密度的影响表现为:

$$\frac{dV}{dt} = g - CH$$

式中, V 是植物种群的现存量; g 是增殖率; C 是植食动物恒定的取食率。如果 C 不是恒定值,将随植物稀疏过程而下降,这时植物种群的密度变化为:

$$\frac{dV}{dt} = g - CH[1 - \exp(-dV)]$$

对植食动物种群来说,如果其后代的种群增长受食物资源供给量的限制,则种群密度变化为:

$$\frac{dH}{dt} = rH\left(1 - b \times \frac{H}{g}\right)$$

式中, b 是植食者每个后代的取食速率; r 是植食种群内禀增长率; bH/g 是供维持原种群的可利用食物的比例,可供下一代取食的食物量为 $1 - bH/g$ 。如果食物资源不受限制,植食动物种群增长。随 H 上升,植食者的增长率也缓慢上升,直到所有食物均被动物取食时,种群变化会在 $H = g/b$ 时稳定,我们用 g/b 替换为 K ,即可转化为 Logistic 方程:

$$\frac{dH}{dt} = rH\left(1 - \frac{H}{K}\right)$$

5.6.2 食草者对植物的影响

一般认为,食草者对植物的影响都是消极的、有害的,是单向的能量流动,仅对食草者有利。伤害的程度随食草者损伤的部位和植物的发育阶段而异。啃食枝叶、吸吮组织液、采食花和果实、破坏根系等对植物个体和种群的影响都是不同的。例如,纵坑切梢小蠹啃食云南松的茎干和枝梢,啃食作用并不易使整株死亡,小蠹虫上寄生的蓝色真菌进一步侵染茎干以后,可使植株死亡。

但是适当的强度的啃食可以提高植物的光合作用,与排除啃食的对照样地相比能积累更多的生物量。一种解释是啃食可以调整植冠的叶片密度,使所有的叶片都接受充足的光照从而提高光合作用效率,而没有啃食作用的情况下,许多叶片被严重荫蔽,没有光合生产只有呼吸消耗。同样,枝条的去除可以调节植物的激素平衡,能够激发枝

条旺盛的生长。这种食草作用对植物的积极效应称为补偿性生长 (Compensatory Growth)。

幼苗在靠近同种成体的地方,成长的可能性应比远离同种个体的地方要低,因为成年植株上带有特化的食草者和病原体种群,它们容易侵染附近的后代个体。多数种子落在母树周围,丰富幼苗也将吸引更多的食草者。一般而言,种子成功发芽和幼株的成功定居随距母树的距离而增加,但有一个最适的距离。

食草者可以缓解植物之间的竞争压力。食草者能够有效取食数量多的植物种的芽、种子和幼苗,从而降低其种群密度,允许其他较不普遍的植物种在其适宜的地点生长起来,从而增加局部生境中的物种多样性。

5.6.3 植物对食草者的适应

植物对食草者的适应反映在对食草作用的防御上,可分为机械防御和化学防御。许多植物具有防止被食的结构,如各种刺、加厚的表皮等;化学防御表现为许多植物能产生毒素和降低适口性的化合物等(见植物与食草者间的他感化学作用)。另外,植物还能通过降低体内的含水量和含氮量起到防卫作用。

5.7 食虫植物

食虫植物 (Insectivorous Plant) 指能捕食昆虫和其他小动物的植物。食虫植物的根系不发达,不能获取氮等养分,多生长在缺乏矿物质的土壤和沼泽中,具有诱捕昆虫和其他小动物的变态叶,并能分泌出黏液、消化液等。如猪笼草属 (*Nepenthes*)、茅膏菜 (*Drosera*)、捕蝇草 (*Dionaea*) 等。



植物种群是在特定时空条件下具有一定数量和一定遗传特质的个体集合。种群规模越大,遗传多样性水平越高,种群发展潜力和适应能力就越强。不同植物及其种群的遗传变异水平不同,种群的基因频率变化受内因和外因的共同作用,长期的定向选择导致某些基因频率定向变化,形成相应的生态分化。生态分化积累到一定程度,就产生了生态型,乃至形成新物种。

植物种群在长期适应环境的过程中,与同一环境的其他物种形成了复杂的种群关系。这种关系无论是相互促进,相互抑制,还是中性的,都是相互作用、协同进化的结果。即使是相互竞争的关系,甚至是捕食关系,也不是以消灭对方为目标,而是在对手存在的情况下使自己更强。双方在应对对方的过程中不断提高彼此的适应能力。

植物与植物之间、植物与动物及其他生物之间的这种相互作用,是经过长期的相互适应建立起来的依存关系,也因此构建了生物群落。由此可见,植物种群的适应与分化是在群落中进行的,联系各植物种群的纽带是种间关系,种间关系的本质是相互之间的物质交换、能量流动和信息传递。



思考题

1. 理解以下基本概念和名词：

种群遗传结构 遗传多样性 基因频率 等位基因频率 异地物种形成 竞争生态位 他感化学作用 他感作用 附生植物 绞杀植物 庇护植物群 互利共生 喜蚁植物 寄生 食虫植物

2. 植物种群的生态分化包括哪些方面？

3. 简述植物种群遗传分异的进化驱动力。

4. 论述植物种内变异的式样及其决定因素。

5. 简述植物物种形成的式样，以及与动物物种形成的差异。

6. 论述当前适合度与进化灵活度间的关系。

7. 简述植物间的共生互利。

8. 论述他感化学作用。

9. 论述植物与食草者间的关系。



推荐读物

1. Merrel D. J. 1991. 生态遗传学. 黄瑞复, 等译. 北京: 科学出版社
2. 马世骏. 1964. 昆虫种群的空间、数量、时间结构及其动态. 昆虫学报, 13(1): 38 - 55
3. 黄瑞复. 1993. 云南松的种群遗传与进化. 云南大学学报(自然科学版), 15(1): 50 - 63
4. Barbour M. G., Burk J. H., Pitts W. D., Gilliam F. S., Schwartz M. W. 1998. Terrestrial Plant Ecology, Third edition. Menlo Park, CA: Benjamin/Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc., 118 - 177
5. Stebbins G. L. 1957. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press
6. Odum E. P. 1983. Basic Ecology. Philadelphia: Saunders College Publishing, 368 - 401
7. Ehrilich P., Raven P. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. Evolution, 18: 586 - 608
8. 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟著. 1995. 植物种群学. 广州: 广东高等教育出版社, 219 - 272
9. 周纪纶, 郑师章, 杨持编著. 1992. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 160 - 193



推荐网络资源

1. 康奈尔大学的他感作用网站: <http://csip.cornell.edu/Projects/CEIRP/AR/Alelopathy.htm>
2. 绞杀榕: http://www.blueplanethomes.org/strangler_figs.htm
3. 加州大学植物园网站的生活型介绍, 包括: 喜蚁植物、附生植物、腐生植物、寄生植物、食虫植物等: <http://www.botgard.ucla.edu/html/botanytextbooks/lifeforms/index.html>
4. 喜蚁植物: <http://www.myrmecos.net/antplants.html>
5. 传粉的适应: <http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/ibc99/koning/pollenadapt.html>

6. 榕与榕小蜂 :http://www.figweb.org/Figs_and_fig_wasps/index.htm
7. 美国植物学会的寄生植物网站 :http://www.botany.org/parasitic_plants/
8. 美国植物学会的食虫植物网站 :http://www.botany.org/Carnivorous_Plants/
9. 植物对食草者的防御 :http://en.wikipedia.org/wiki/Plant_defense_against_herbivory
10. 蚂蚁与植物的关系 :<http://www.zi.ku.dk/personal/drnash/Atta/index.html>



第四部分 植物个体生态

植物种群是通过有差异性的不同个体组成的群体，在与环境相互作用中，通过个体之间的差异生长、差异繁育改变种群结构和影响能力，并进而改变种群在群落及生态系统中的功能地位。因此，研究个体适应环境的能力、过程和潜力是深入认识植物及其种群的抓手。

有效繁殖的最大化是植物生命活动过程的终极目标。植物的生长、发育和繁殖都以资源为基础，但在不同环境及不同生长发育阶段中，植物获取资源的能力不同，分配到不同生命环节以实现最大繁殖效能的资源水平也不同，从而使不同的植物形成了与其生存环境相对应的资源配置策略，进而形成了纷繁复杂、多种多样的生长、发育和繁殖方式。人类活动将影响和改变植物长期以来形成的这种生态过程。

光照、水分、营养、二氧化碳是植物需要的核心资源，温度是影响资源有效供给及植物获取和配置资源的主导因素，因而植物个体生态学往往以研究植物与光、水、气、热的相互关系为主体，剖析植物的生存和发展方式及生态过程。人类目前已经成为影响植物最主要的生物因素，他们通过改变植物生活环境和生存方式从而成为制约植物发展的强大力量。如何在满足人类需求的同时避免对植物世界的颠覆性破坏和影响，是现今社会及植物生态学领域关注的重要问题。

植物个体生态学是植物生态学最活跃的前沿领域之一，它往往与植物生理生态学异曲同工。由于胁迫环境或极端环境往往是揭示植物适应能力和水平的重大窗口，从而相关研究往往也以逆境生态学/生理学（胁迫生态学/生理学）的形式出现。近年来，基因组学、环境科学等广泛发展和拓展，并与植物个体生态学相融合，形成了一系列新兴学科，诸如植物基因组生态学、植物生态基因组学、植物生态毒理学、植物环境生态学等。人类社会在农林业生产、草场管理、病虫害控制、环境保护、濒危物种保护与管理等方面的需求越来越强，对植物内在因素与外在环境过程的相互作用认识也将提出更高的要求，这必将推动植物个体生态学向着更高层次和水平发展。

第十一章 植物的生态适应

本章目录

- 1 植物对环境的适应
 - 1.1 生态适应的概念
 - 1.2 环境与植物的适应性
 - 2 植物的生活史格局
 - 2.1 资源配置
 - 2.2 生活史格局的类型
 - 3 植物对极端环境的适应与进化
 - 3.1 植物对极端自然环境的适应与进化
 - 3.2 植物对环境污染的适应与进化
 - 4 植物的趋同适应和趋异适应
 - 4.1 植物的生态型
 - 4.2 植物的生活型
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

适应是生命的本质特征之一,是生命科学中的基本问题,更是生态学的中心问题。从植物个体的角度来看,适应需要个体调动所有的能力,基于全部组织器官水平上统一协调,以应对环境的变化。这时植物需要综合平衡资源获取与配置、维持当代生存和繁衍产生后代等矛盾;从植物种群的角度来看,适应是指群体中生存和发展能力较强的个体在应对环境中胜出,不断扩大比例,从而提高整个种群的适应性,驱动植物的进化。

1 植物对环境的适应

1.1 生态适应的概念

适应(Adaptation)是指植物在生长发育和系统进化过程中为了应对所面临的环境条件,在形态结构、生理机制、遗传特性等生物学特征上出现的能动响应和积极调整。

针对适应,因研究问题的着眼点不同,有的强调结果,有的强调过程。生理学、生物化学等在讨论适应时,主要是针对适应结果。从功能和效用方面对适应所产生的结果的合理性进行解释和阐述;而在生态学和进化科学中,主要从进化发展的历史着眼,从现有结果出发进行比较分析,探讨适应的起源、形成和发展过程,尤其是要分析植物适应形成的机制。

适应是一种结果。现存的植物是经历亿万年、代复一代地适应当时的环境条件,传承到今天所呈现的一种适应结果。能够存活下来的生物,都在一定程度上表明:它越过了环境对它的挑战,它的形态结构、生理生化功能、分子生物学机制,以至于它的个体

特征,以及在种群、群落和生态系统中的行为,对经历过的环境都是合适的。也正因为如此,现存生物无论其内部结构和功能差异有多大,都可以认为它拥有一个成功的适应和进化历史。判断生物是否适应,就是看面对所在环境经历一定的时间阶段后能否维持自己生命的连续性,而标志就是能否产生后代。从这个意义上来说,适应是以结果来衡量生命历程的一种生物学现象。

适应更是一个过程。任何生物,无论是一个个体,还是群体,都需要随时随地应对所在的环境并做出积极的响应,这是生命维持其存在和发展的必由之路。适应是维持生物不断发展、壮大的一个手段。某种生物一旦不能对环境的变化及时做出积极有效的反应,即不适应,它就会被淘汰。

适应是发生在种群水平上的一种生物学现象。在一个种群中,适应性越强的个体,其后代在种群中的比例会越来越大,这样,个体适应性的差异在种群中得到了体现,而种群也通过不断地改变适应性更强的个体比例来提高整个种群的适应性。

适应是相对的,任何适应性都有一定限度。生态幅宽的植物对多种环境都有较好的适应性,但对极端环境的适应性可能就不及特化了的专一性植物,而能够适应极端环境的植物,进入到优越的环境中时,它的生长、繁育能力也不能与“正常”的植物相比。任何适应性都是适应的幅度和适应的专一性的综合统一。

衡量植物适应性的终极标准是保持生命延续的能力大小。在正常环境中,适应性往往强调竞争力、生活力、生长势,获取的资源越多,则能够保持繁殖性能、维持生命延续的机会就越多;在不利环境中往往强调抵抗性以及对极端环境的忍耐极限。任何植物的生态适应都要同时具备在正常环境中保持较好生长势头、在恶劣环境中维持生命延续的两种基本能力。植物在其一生中,如何平衡这两种能力,就集中反映在植物生活史策略上。

1.2 环境与植物的适应性

植物对环境的适应程度可以用适合度来衡量。任何植物对环境因子的适应性都有一定的界限范围,对某环境因子能够忍耐的最小剂量为下限临界点(Lower Critical Point),而其忍耐的最大剂量则为上限临界点(Upper Critical Point),植物适合度最大时环境因子的状况为最适点(Optimum Point),这就植物的“三基点”(图 11-1)。揭示植物的适应性往往从植物的“三基点”着手。

植物适应的上限和下限之间的环境范围就是植物的适应范围,又称为植物的生态幅(Ecological Amplitude)。植物长期适应环境使其形成了较为稳定的生态幅,在该生态幅之间的环境区域就是植物的分布区。

植物对某个环境因子适应范围,是在其他环境因子相对稳定情况下界定的。当其他环境因子发生变化时,植物的生态幅将发生变化。例如,当环境的湿度发生变化时,植物对温度的适应范围也将发生变化(图 11-2)。当有多种植物共同存在一特定环境中时,因植物之间的竞争会使很多植物的生态幅变小(图 11-3)。这时,我们可以把没有其他植物竞争时植物的分布区称为生理分布区(Physiological Distribution Area),而竞争条件下植物的分布区称为生态分布区(Ecological Distribution Area)。前者是理想分布区,或者是潜在的分布区,后者是现实分布区。

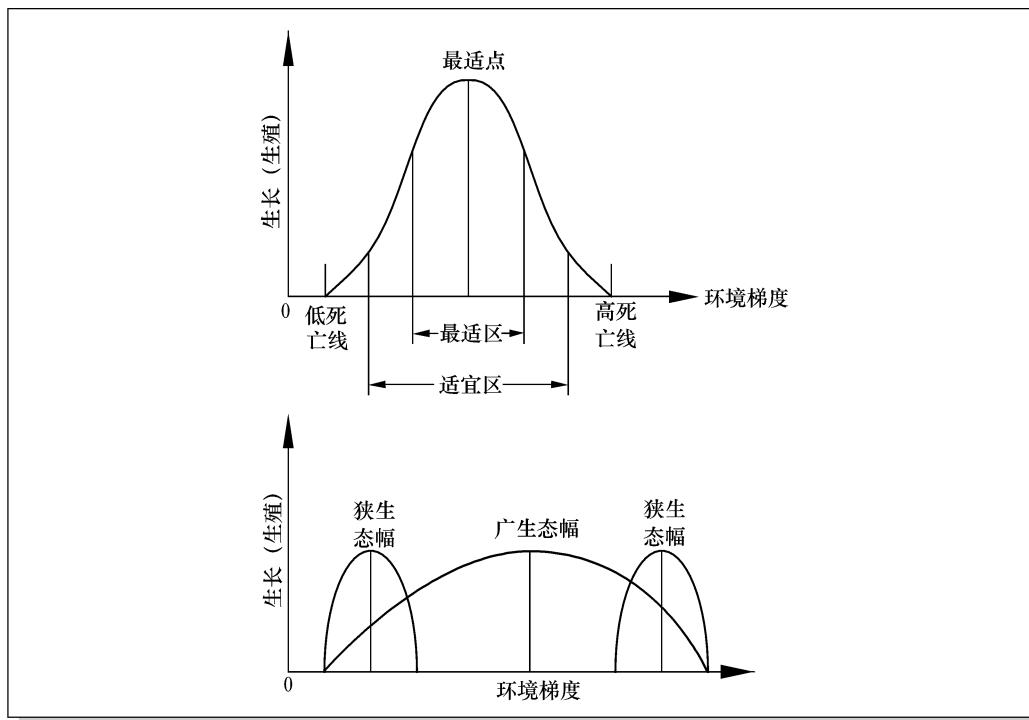


图 11-1 植物的适应曲线

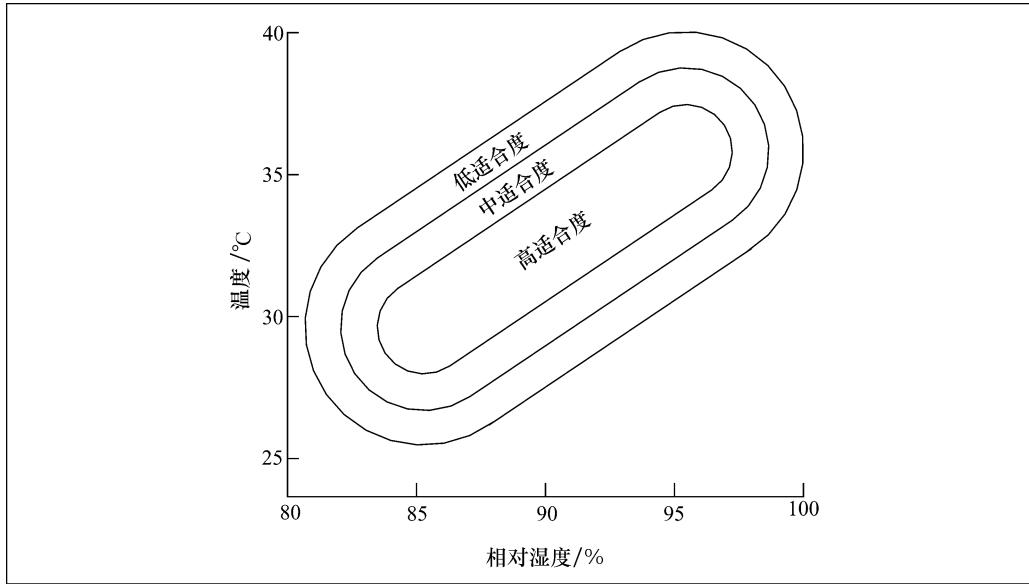


图 11-2 湿度发生变化时,植物对温度的适应范围发生了改变

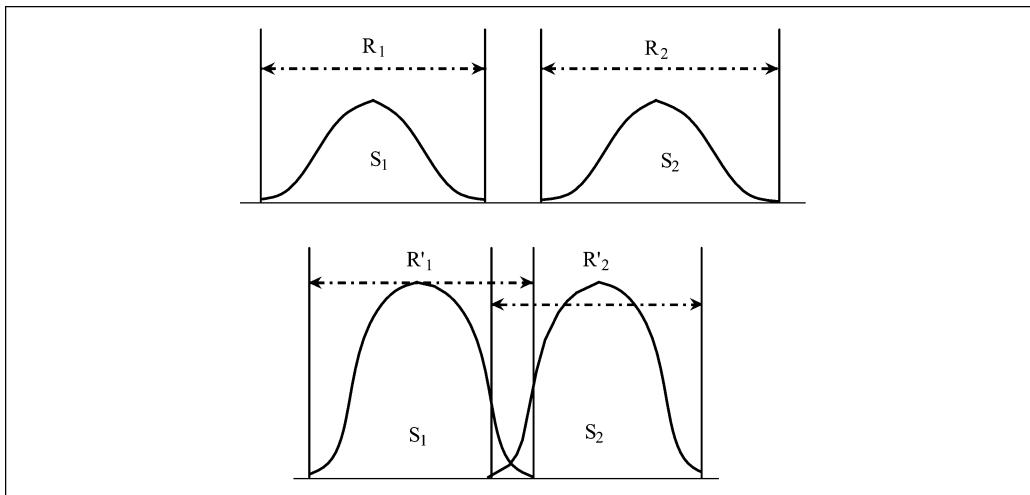


图 11-3 竞争使植物的生态幅变小 物种 S_1 在正常条件下的生态幅为 R_1 ，物种 S_2 在正常条件下的生态幅为 R_2 ，在竞争环境中它们的生态幅分别变为 R'_1 和 R'_2 ，并且 $R'_1 < R_1, R'_2 < R_2$ 。

不同种类的植物，生态幅大小差异很大。有的能够在环境因子变化幅度很大的条件下生存和发展，具有广泛的分布区；有的相反，只能在狭小的范围内生存。有的植物对某一生态因子的适应范围较宽，而对另外一生态因子的适应范围很窄。

植物在不同生长发育阶段对生态因子的耐受性是不同的。幼苗期和繁殖期对生态因子的变化最敏感，往往成为临界期（Critical Period）。物种的生态幅大小往往取决于它在临界期的耐受性。

事实上，任何植物的生存环境都是比较严峻的。水、肥、气、热组合很好的地方很少，即使组合很好，植物彼此之间还将面临激烈的竞争，生存资源总体上是短缺的。这样，对绝大多数植物而言，时刻面临的都可能是不特别适宜的环境，即胁迫环境（Stress Environments）。任何植物，都必须具备最基本的抵御胁迫环境的能力。

生态学经常研究极端环境条件下植物的适应性，因为极端环境能够充分展示植物的所有适应潜力和局限，植物能够在较短的时间内表现出多方面的综合特征和性状。通过揭示这种能力和过程，可以分析植物的综合适应能力和进化前途。人们对生态适应的了解和把握，很多都是通过研究极端环境条件下生物的特征而获得的。

环境污染是一种人为导致的新环境，是绝大多数植物从来没有经历过的环境。目前污染物已经在全球范围内广泛扩散，形成了影响和限制植物生存和发育的生态因子。污染条件下植物的生态幅曲线不同于自然条件下的生态幅曲线，如图 11-4。从这个生态幅曲线中可以看出，它属于单尾曲线，在很小剂量条件下适合度会略有升高，随后便快速下降。这是由于较低浓度的污染物能够刺激植物的生长，甚至有的物质本身就是植物需要的微量营养元素。

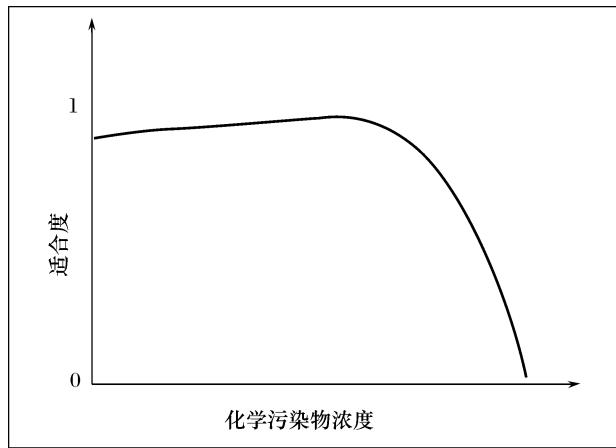


图 11-4 污染条件下植物的生态幅曲线

2 植物的生活史格局

由于不同的植物长期面临的环境不同,获取资源和分配资源的方式差异很大,从而使不同的植物形成了比较稳定的适应环境的方式。

植物的生活史格局(Life History Patterns)指的是植物在生活史中维持生存、生长和繁殖方式的组合。这种组合以资源的获取和配置为核心,以实现最大的繁殖成功为目的,是植物适应环境最集中的体现。

2.1 资源配置

每个植物都具有生长(Growth)、维持生存(Maintenance)和繁殖(Reproduction)三大基本功能,而植物有限的资源总量使每个方面的功能只能获得有限的资源,植物必须采取一定的策略来配置这些资源。植物策略本身也是生活史格局的同义语。

资源配置(Resource Allocation)策略是植物长期进化过程中形成的,一方面,个体配置资源的方式主要由遗传属性决定,这种遗传表现很自然地受到所处环境的修饰和限制;另一方面,即使植物在环境中的表型具有很大的可塑性,这种可塑性本身也要受到遗传因素的控制。

植物策略(Plant Strategy)的核心主要强调的是在特定环境中提高生殖、生存和生长能力的组合方式。对有的植物而言,成功的生活史格局是个体自身保存很少而将大多数可利用的资源转移到生殖作用中,而对另外的植物,则是保持较慢的生长却将大多资源放在抵抗食草动物的啃食、病虫害的侵袭和恶劣的非生物环境方面。在同一个环境中常常可以看到不同生活史格局的植物共居在一起。

在一种特定的环境中可以有多种成功的生活史方式,但并不是所有的生活史格局在任何环境中都可以取得同等的成功。例如,在沙漠环境中有少浆液植物、多浆液植物等,但多浆液植物不可能生活在热带雨林和北极苔原中。

对一种植物而言,资源配置格局不仅在短期内是一个成功的资源配置形式,而且在很长的时间范围内也能维持这种资源配置的方式。但植物资源配置的成功与否往往是由其所在的环境所决定的。经常受干扰的环境有利于那些将资源主要配置到生殖过程中的植物。在特别严酷的环境中,经常可以看到的植物主要是那些在整个生活史当中只繁殖一次的植物。相反,在稳定的森林环境中,大多数木本植物主要将资源用于生长,而用于繁殖的资源则较少。

在研究资源的配置中,可以借助经济学原理分析收支状况。植物获取的资源作为收入,这些收入总是围绕生存、生长、繁殖三个方面来配置(消费)的。资源的配置可以进行收益-成本分析(Analysis of Benefit Cost,简称ABC,或益本分析),进而可以预测最优资源配置格局。衡量资源配置优劣的最终指标是生殖成功,而衡量和评价生殖成功是以整个生活史中有效生殖总量为基础的。

如果在某个方面配置太多,就意味着在其他方面可利用的资源量减少。例如,配置资源到某个构件的量较多,相应地其他构件获得的资源量就降低了;对当代资源配置如果过多地倾向于繁殖过程,那么就意味着来年的营养生长会受到影响,并进而制约资源的获取,乃至影响以后各个世代种子的数量和质量。已有的事实表明,如果植物在第一年种子产量很高,往往第二年产量显著下降。这就是果树产量往往有大小年的缘故。极端的情况是,如果当年挂果太多,甚至导致植株死亡。例如竹类植物一旦开花往往导致大面积死亡就属于这种情况。

植物的基本需求有三个方面,即对碳的同化、对水的吸收、对无机营养的吸收。这三个方面都是不可偏废的,而在植物中却又没有统一的等价物作为标准,也常常很难准确地估算植物收益和成本。如光合作用与光呼吸是性质不同的两个过程;花是一种繁殖支出,但花萼以及某些植物的花冠为绿色,也能进行光合作用。还有,在本质上,植物的资源配置方式由其遗传特性所决定,但是却又受环境条件的影响很大,常常很难分清哪些收益和成本是本应如此,而哪些又是植物进行的自我调整。

虽然植物的成本分析有一些局限性,但目前依然是研究植物如何针对不同的环境、不同功能过程中实现资源最优化配置的重要理论思想。

2.1.1 资源获取的资源配置

对植物而言,资源获取(Resource Acquisition)是由不同的组织器官来完成的,叶片或其他相应的绿色组织进行能量和二氧化碳的同化,根系完成水分和营养的吸收。而植物,又要把资源配置到不同的组织器官中,以平衡地上和地下器官对不同资源的获取能力。物种之间根茎中的资源配置,其变化往往大于种内的变化。

为获取资源而进行的资源配置比较成熟的思想是资源比假说。利必希(Liebig)的最小因子原理告诉我们,植物的生长受环境中最少资源的影响最大。获取最少资源的能力越强的植物,就是资源配置越成功的植物。根据资源稀缺程度配置资源是植物为获取资源而进行资源配置的基本原则,是资源比假说的基本思想。例如,在茂密的森林内,光照是稀缺的资源,如果植物的资源主要配置在地上部分,这类植物往往是对光竞争的优胜者;干旱环境中,水是最稀缺的资源,如果主要资源配置在地下部分,则在竞争地下资源时占据有利的地位。

资源比假说,不仅能够预测一般环境中的植物能否存活和发展,而且还能对群落的不同演替阶段的植物发展进行正确的预测。如在演替开始阶段,土壤营养比光的限制作用更强,这时对资源配置倾向于根的植物是有利的;随着植物丰富度的增加和植物对土壤改良作用的加强,地下营养就不再成为最主要的限制因素,这时的环境有利于那些将资源主要向地上部分配置的植物发展。

在资源比假说的基础上,还有多元限制假说。这个假说认为,自然选择使植物能够充分地优化对资源的利用,最理想的适应环境的植物应该是那些能够准确地吸收自身所需物质的植物,这样的话,在一个特定环境里,由于竞争使其中的资源都可能得到较充分的利用,则每一种资源对植物都将是限制性的。正因为如此,在增加二氧化碳、水分和无机营养的供给时,很多植物都会出现加速生长;不少植物往往在某个阶段获取过量的资源,以备随后资源短缺之需。实验表明,植物在根茎比方面具有很大的灵活度。

2.1.2 生存维持的资源配置

根据生活史中繁殖活动的方式,可以将植物划分为一次结实植物和多次结实植物;根据寿命可以将植物划分为一年生植物、两年生植物、多年生植物。这些植物生存方式不同,生存维持的资源配置对策也就不同。

2.1.2.1 一次结实植物和多次结实植物

在整个生活史中只进行一次生殖作用就死亡的植物称为一次结实植物(Monocarpic Plant 或 Semelparous Plant),如一年生植物、两年生植物和某些多年生植物。

一年生植物往往把所有的资源都倾注到生殖过程中,而没有存留的资源维持进一步生长。只有为数很少的一年生植物在某些较好的环境中,可以逾越环境的制约,再进一步生长。如蓖麻在北方是一种典型的一年生植物,但种植到南方以后,则成为多年生植物,从典型的草本植物发展成为灌木或小乔木。

在北方森林中,树木被砍伐后,降低了植被的竞争,释放了部分可利用的资源,但形成的林窗受恶劣的气候干扰比较大,生境在一年中的波动也很大,这时只有那些能够快速生长和繁殖的植物才能够生存下来,一般都是林窗演替中的短命植物。

不仅如此,多变、严酷的环境条件往往也青睐一年生植物。例如美国加州死亡谷沙漠中,干旱和高温等极端环境大大降低了植物多年生器官存活的可能性,但更重要的因素是这里的环境变化特别大,降水从 19 ~ 94 mm 不等,而且往往集中在很短的时间范围中。这样,能够给植物提供资源的时段是很短的,只有在很短的时间完成营养生长和繁殖生长的短命植物才能适应这种环境,因而 90% 以上都是一年生植物。在撒哈拉沙漠中的植物 *Boerrhavia repens* 生活史极短,从种子到新一代种子只需要 10 天左右的时间。

一年生植物从种子到新一代种子的时间不超过 12 个月,两年生植物大多在一年中进行营养生长,而在第二年完成繁殖后死亡。事实上,自然界很多植物很少是完完全全的两年生植物,它们之所以被划分为两年生植物,是因为植物成花之前需要积累和储藏必要的糖类。在达到必要的积累时,外围环境已经变得比较恶劣,如低温或干旱等,只有等到环境好转时再完成开花、结果过程。这样,整个过程需要两个年头。这些植物在

条件适合时,也可能在第一年就开花,而条件不好时,不少两年生植物需要3年或3年以上才完成开花过程。

一次结实的多年生植物或两年生植物所在的环境往往有周期性的不利干扰。这样,推迟生殖过程有明显的优点,这就是可以使植物贮备更多的资源,以利于生殖过程的完成和质量的提高。例如,非严格意义上的一年生植物*Calile maritima*,在竞争上往往优于严格的一年生植物*C. edentula*,前者在次年种子生产中比后者更多、更好。对有些植物而言,生长季节越短,越需要通过推迟生殖过程而提高资源的储备。例如,白香草木樨(*Melilotus alba*)在低海拔条件下是一年生植物,但在高海拔环境中生殖作用推迟到第二年完成。

一年生植物将生殖作用推迟到第二年或第三年,面临遭遇恶劣环境致死的危险,但却提高了植物体的大小和结实力,后者的收益补偿了前者的风险。植物越冬可能要付出的致死代价,可以通过提高生殖能力得到弥补,也是这个道理。

在生活史中重复进行繁殖作用的植物称为多次结实植物(Polycarpic Plant或Iteroparous Plant)。大多数多年生植物为多次结实植物,主要是木本植物。

寿命越长,植物为维持本身存活付出的代价就越高。木本的多年生植物为此形成了维持支持组织的专项投入。Loehle对北美159种植物的生长速率、抵抗性能、生殖作用和寿命进行了比较分析,得到了三点基本结论:其一,成熟年龄与寿命正相关,表明植物在早期的投入主要集中到生长过程和维持自身生存的过程中,而在生殖方面的投入较少;其二,生长速率和寿命呈负相关,意味着长寿植物维持自身的投入高于生长方面的投入;其三,寿命越长的植物投入到木材生产方面要比直接投入抵抗腐烂和病害要好。

2.1.2.2 植物抵抗动物、病害而对资源的需求

植物生活史中,程度不同地要经受动物的取食和病害的侵袭,抵御动物和病害是植物生存中资源消耗的一个重要方面。

1994年,Rosenthal和Kotanen将植物抵御取食和病害的资源配置分为两大类:其一是耐受力的提高,包括被啃食或受伤后增加对营养的吸收和加强光合作用,资源集中分配,有大量的植物通过形成皮刺、刚针、尖锐的叶刺等,防御动物的啃食;其二是通过化学防御避免动物啃食和病害的侵袭,植物合成大量防御性化学物质,如生物碱,难闻的醇、甙、酚、胺等一系列化学物质,为此所消耗的资源将对植物的生长产生影响,植物要为此付出生理代价。至于植物合成化学物质、抵御动物取食对植物的生殖作用会产生怎样的影响,目前研究还不多见。推测这种影响主要是消耗了总的资源,从而影响植物资源配置到生殖过程的总量,间接影响植物的生殖过程。

2.1.3 生殖繁衍的资源配置

假定以植物在整个生活史中获得最大的种子产量为最高适合度,或者以成功繁衍后代并最大程度地将种质基因有效地传递给后代为衡量适应性的终极标准,那么不难想像,有时候对一次结实植物是有利的,而有时候对多次结实植物是有利的。

在何种环境条件下有利于一次结实,何种环境有利于多次结实,在第十章中已进行了讨论。结果表明,在自然选择下植物要达到最大种子产量,一种策略是在生活史前期尽最大可能争取高的存活率,而在生命终止前实现最大的生育力,这样就最大程度地把

全部资源一次性投入集中生殖,即一次结实的生殖方式。另外一种策略是采用多次结实的生殖方式,即在适合的 RA 值范围内(以较少的生殖投入),来实现较大的存活率和较多的生殖机会(次数),以求在整个生活史阶段产生较多的后代。

为了更进一步比较多次结实和一次结实的生态适应的本质,我们进行如下分析:

一次结实植物的增长可以表示为:

$$N_{t+1} = N_t \times B_m$$

多次结实植物的增长可以表示为:

$$N_{t+1} = N_t \times B_p + N_t$$

这里,出生率 B 表示一年种子的生产总量。 m 和 p 分别表示一次结实和多次结实。对上述公式进行变换得:

一次结实植物:

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = B_m$$

多次结实植物:

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = B_p + 1$$

假定一次结实和多次结实的增长速度 $\left(\frac{N_{t+1}}{N_t} = \lambda\right)$ 是相等的,则有:

$$B_m = B_p + 1, \text{ 即 } B_m - B_p = 1$$

这个公式由 Cole 于 1954 年得到,称为 Cole 模型。

但是,这个公式有其明显的不合理性,即没有考虑到对于同样存活的植物个体,从幼苗到成熟整个过程中,存活率和繁育能力是不同的。为此,Charnov 和 Schaffer (1973) 提出了一个修正模型:

$$B_m = B_p + P_a/P_j$$

式中, P_a 和 P_j 分别表示成熟个体和幼年个体的存活率。

从这个公式可以看到,① 当成熟个体死亡率高而年幼个体死亡率低时, P_a/P_j 远大于 1,这时 B_m 远大于 B_p ,即有利于一次结实植物。出现这种情形的环境特征是:越到生活的后期,生境变得越残酷,植物营养体难以度过不断恶化的环境状况。处于这种环境的植物常见的是,温带和寒带中的一年生植物,干旱和半干旱地区的短命植物等;② 当成熟个体死亡率较低而年幼个体死亡率高时, P_a/P_j 接近于 0,这时 B_m 接近于 B_p ,这时表面看来一次结实和多次结实没有太大差别,但事实上有利于多次结实植物。

对于绝大多数植物而言,幼年个体的生存力都低于成年个体。无论是在环境较好但竞争激烈的森林环境中,还是在很恶劣的极地环境里,对幼年个体的生存挑战都很大。这时植物就要避免一次地将全部资源投入、而年幼个体却又难以存活导致所有生殖投入化为泡影的危险,而要将这种风险分解到不同的世代中。显然,最优的策略就是尽可能地延长寿命,多次进行繁殖生育。

一次结实植物在很多条件下是有优势的:大量植物同时开花,增加了个体间遗传杂交的机会,提高了遗传多样性;一次性大量种子的产生,即使有动物的侵袭也能使一定数量的种子得以存留下来。竹类是不同的,它是多年生、一次性结实的植物,主要靠营

养繁殖,一旦开花结实就意味着死亡,这时的种子主要是度过不良阶段的手段。

即使是木本的多次繁殖的植物,繁殖能力和种子的产量在年际之间也不是均等的。当营养条件和气候条件好时,植物生殖作用完成的质量和数量就高,当年种子产生并能够保存下来形成幼苗的机会也就越多,幼苗间的竞争也就越激烈,竞争获胜的幼苗发展潜力将更大。

植物生殖过程中消耗的资源是多方面的,从花粉到种子、幼苗整个环节中都需要资源,这些环节之间资源的配置是相互关联的(表 11-1)。

表 11-1 影响陆生植物生殖资源配置的主要关联环节

I. 有性生殖

A. 受精作用的投入与种子生产

1. 花粉的生产与子房的生产
2. 花粉的数量与花粉的大小(风媒、动物传粉系统)
3. 配子的生产与传粉者得到的回报(子房的数量/花蜜的分泌)

B. 种子与幼苗的形成

1. 种子的大小与种子的数量
2. 种子的成熟性与种子休眠
3. 种子的传播与种子的附属组织(依靠风传播的种子具有的附属组织,果实的质量和大小)
4. 种子的质量与幼苗的大小

II. 营养繁殖:不同营养繁殖方式之间资源配置

生殖繁衍中环节多重而且复杂,在资源总量有限的情况下相互牵制,但对于特定的植物而言总要设法实现生殖过程内资源的优化配置。例如,依靠风传播种子的植物生产出大量的花粉,以确保传粉和受精过程的完成;依靠昆虫和脊椎动物传粉的植物虽然花粉生产中的投入较低,但需要有另外的投入以吸引传粉者,并给予应有的回报。花粉的数量、子房的数量、吸引传粉者的投入、种子的形态和结构、果实的附属组织等这几方面之间在植物中需要很好地平衡,每一方面的资源配置都需要其他方面的互动响应,才能确保生殖过程的顺利进行。

种子的大小在不同的物种之间差异很大,最大的如椰子果实达到 10 kg,最小如兰科的种子、几百万粒种子还不到 1 g。即使每一种植物的种子的大小本身是一个相对稳定的数量性状,但也有很大的变异性。另外,种子的形态、颜色、表面结构、附属组织的多少和形态等都与植物所在的生物环境和非生物环境密切联系,都是植物应对环境资源配置方式差异的体现。

2.2 生活史格局的类型

植物的适应都是以最大限度地提高适合度为终极要义,而对适合度的分析只有放

到该类植物的生活史当中才有意义。植物种类虽然繁多,适应环境的方式多样,但植物经过漫长的进化历程后在生活史诸多方面具有相似或相近的特征,使我们对植物生活史划分成为可能。

一方面,生长在相似时空尺度的植物具有相似或相近的生活方式,同时由于植物生活史各要素之间具有互补性,从而使不同环境条件下植物的生活史可能相似或相近,这样植物的生活史格局具有同一性的特点;另一方面,影响植物的环境更直接的是微环境,微环境的差异在任何生境中都存在,从而一个区域的植物群落中可能有多种不同生活史样式,这样生活史格局又具有差异性。一个区域植物生活史格局是这种同一性和差异性的统一。

群落的演替和种群的变化使植物生活环境具有某些可预见性,相应地可以预见群体中植物的生活史特征。植物的内在生理过程与生态适应在总体上是一致的,这样也可以通过植物的生理特征反映植物的生活型及繁育格局。通过对植物生活史样式的归类有助于我们理解和认识植物的适应性。

2.2.1 r - 和 K -型生活史对策

R. H. MacArthur 总结了以往很多学者的研究成果,认为生物的生活史样式无非是向生殖过程配置资源两种极端状况中的一种形式。有两种状况: r -对策型、 K -对策型。

对于 r -对策型,植物主要通过最大限度地扩大其内禀增长率 r 而达到对环境的占领,多存在于多变并且难以预测的环境中,有很高的死亡率。对于 K -对策型,植物个体群在环境最大容量附近波动,主要通过密度制约进行调整。两种极端类型的特点见表 11-2。

表 11-2 r - 和 K - 对策型植物的特征

性状	r - 对策型	K - 对策型
环境特点	多变,不可预测	稳定或可预见
死亡率	非密度制约	密度制约
存活状况	幼龄期死亡率高	比较一致或年龄越大死亡率越高
种群大小	变化大	相对稳定,接近环境容量
竞争作用	比较迟缓	很激烈
发育时间	很短	很长
寿命	很短,小于 2 年	很长,往往大于 5 年
种子库	有	无
资源配置	以生殖为核心	以维持生存为主,生育延迟
生殖方式	一次结实	多次结实
整体特性	高繁殖力,生产性	高存活率,效益型

(资料自 Pianka, 1970. American Naturist, 104:592-597)

一般来说,严格意义上的 r -对策型和 K -对策型植物是比较少的,大多数植物都在这两种极端状况之间。

2.2.2 R -、 C - 和 S -型生活史对策

R -、 C - 和 S - 对策型是由英国生态学家 Grime 于 1979 年提出的一种生活史格局。他把生活史对策划分为三种基本形式:适合在资源丰富的临时性环境中的称为杂草对策型(R , Ruderal),主要将资源配置给生殖作用;适合在资源丰富的稳定环境或可预测环境中的称为竞争对策型(C , Competitors),主要把资源配置到植物的生长过程;适合在资源比较紧张的胁迫环境中,称为耐受对策型(S , Stress-tolerators),主要把资源配置到抵御不良环境、维持生存。它们之间的区别见表 11-3。

表 11-3 R -、 C - 和 S - 对策型植物生活史比较

性状	R -型	C -型	S -型
生活型	草本	多种多样	多种多样
茎的形态	小型化	树冠高大浓密	多种多样
叶型	多种多样	多种多样	革质、针形
叶	落叶	落叶	常绿
寿命	很短	或长或短	很长
开花	每年	每年	间歇
生殖成熟期	早	晚	晚
生殖投入	多	小	小
持久的组织器官	种子	芽、种子	叶片和树干
生长速度	快	快	慢
对胁迫的响应	快	快	慢
枯枝落叶层	少,不经常有	丰富,经常有	少,但经常有
对食草动物的适口性	经常高	多种多样	低
整体特性	生殖型	生长型	维持型

(资料自 J. P. Grime, 1979. Plant Strategy and Vegetation Process. Wiley.)

如果把这三种对策型作为三个极端状况分别置于一个三角形的顶端,就可以得到生活史格局的多种样式组合,称为 Grime 模型(图 11-5)。

从图 11-5 中可以看出,除了三种极端类型外,植物的生活史样式有多种多样的组合或过渡类型。如竞争杂草型主要出现在资源比较丰富的环境中,但干扰剧烈使得高密度的竞争难以形成。同时,资源对立地条件下的植物而言也并非十分丰富,也使非竞争型的杂草型难以成为主导成分。

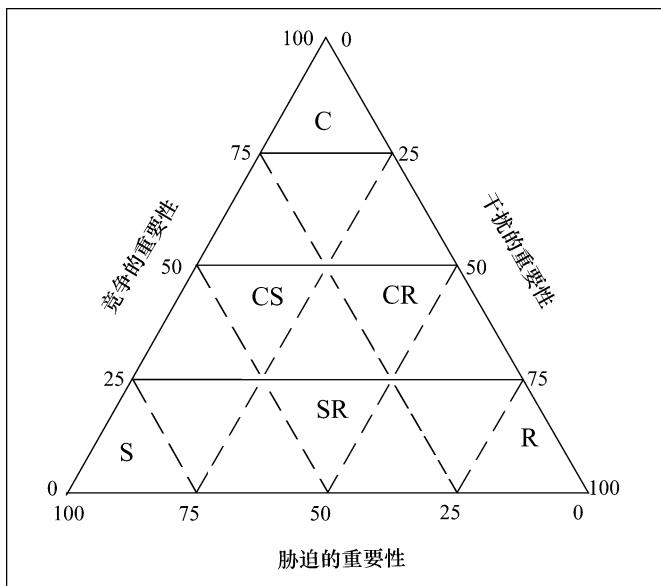


图 11-5 Grime 模型：根据竞争、干扰和胁迫出现的概率确定生活史格局变化的模型

CR：竞争杂草型；CS：胁迫忍耐竞争型；SR：胁迫忍耐杂草型。

应该强调的是，生活史样式是生物长期适应环境的综合体现。由于环境是多种多样的，其变化是绝对的，生物的适应往往又需要一定的过程，而且在适应过程中某一方面的变化必然影响其他性能的变化和植物性能特征的调整，从而适应永远都是一个过程。目前，从生活史样式研究植物适应性的形成过程、适应出现的后果以及生活史对策，是种群生态学、生理生态学、进化生态学的重要前沿问题。

3 植物对极端环境的适应与进化

极端环境是对植物适应能力的最大考验。无论是生活在较优越的环境中，还是生活在严酷的环境中，都存在极端环境，只是对不同的植物所指的极端环境差异较大而已。极端环境对相应的植物都是维持生存和发展的主要瓶颈，对植物的进化产生重要影响。

植物面临的极端环境有两类，一类是自然极端环境，主要指的是光、热、水、气配置极差的自然恶劣环境，另一类是人类引起的污染环境。

3.1 植物对极端自然环境的适应与进化

3.1.1 极端环境影响植物遗传的表达和表型范围

环境不同，导致植物表达的基因以及基因表达的速度不同。极端环境使植物应对不利环境的基因得到充分表达，以调动植物内的所有潜能，度过不利时期。

植物的表型是内在的遗传变异和外界环境共同作用的产物。极端环境条件下植物

的表型既是植物遗传潜质的表现,也是应对环境的主体对象。植物的表型不同,适应环境的能力就不同,它们个体间表型差异最后就反映在适合度的差异上。通过自然选择,使适合度高的个体在种群中及其后代种群中的比例提高,从而使不同植物的表型在植物群体中得到不同的表现。

极端环境使能够适应该环境的表型得到保存,个体中存在的遗传变异就能在这些个体间进行重组并传递给后代,增加了种群的遗传变异,进而使这些植物适应极端环境的能力进一步得到提高。

虽然表型变异是由遗传变异所决定的,但极端环境为遗传变异的表达提供了条件和展现的机会。植物的遗传变异是应对极端环境的决定性力量。

3.1.2 极端环境中的选择作用诞生了很多不利于常规条件下植物生活的性状特征

极端环境具有高强度的选择作用,植物在这种环境条件下只有调整生存策略才能积极应对。植物在其遗传控制的范围内改变资源配置方式,调整生活史格局,资源首先用于维持生存,确保基本资源的获取,在繁殖方面的投入降低。如在干旱条件下,植物配置资源主要集中到根部,使根能够获取较多的水分,维持植物新陈代谢所需的基本水分要求,而生长处于停滞状态,种子的生产也大幅度降低。

一种植物,其生活史中即使大多数时间处在较好的生活环境,而一旦环境变坏,适合度(Fitness)往往显著降低。Cohen(1966)和Gillespie(1973)研究表明,植物在波动环境中的平均适合度(W)是各阶段适合度(x_i)的几何平均数:

$$W = \sqrt[n]{x_1 x_2 x_3 \cdots x_i \cdots x_n}$$

假设植物A在适宜环境中的适合度为1.0,在恶劣环境中的适合度为0.4,则植物A的平均适合度为0.83;植物B在良好环境中的适合度为1.0,在不好环境中的适合度为0.8,则B的适合度为0.87。从这可以看出,不利环境中植物的适合度对整体适合度的影响很大。

也正因为如此,即使整个环境不错,而一旦生活史中有一段时间遭遇恶劣环境,植物的整体适应性受这种环境的影响最大,进而为适应这种不利环境,往往植物将形成特有的投入机制——新的保护性组织和器官,而这种组织和器官是正常情况下植物并不需要的。植物的很多异型现象都是这种适应机制的产物。如幼小个体植物的叶片与成熟个体的叶片形态结构的差异性都可以从这方面获得解释。

植物应对不良环境所消耗的资源,对正常环境中的植物以及正常状态下的植物是一种负担,但是这种性状特征一旦被遗传固定后,即使在正常环境中,植物也依然保持这种属性。

3.1.3 极端环境影响植物种群大小,既可能加速植物灭亡,也可能加速植物的新生

极端环境导致植物死亡率的增加,植物配置到生殖过程中的投入降低,后代产生的数量减少,质量降低,整个种群规模减小。这时种群近亲繁殖机会增加,近交衰败可能性大大增强;同时,由于种群规模减小,遗传漂变增多。这些都可能导致种群规模降低到最小有效种群以下,引起种群乃至物种的灭绝。极端环境导致植物种群灭绝的例子很多。如农业上的重大气候灾害,外来物种的引入使土著种类分布区减小乃至最后

消失。

极端环境强有力的选择作用,使植物种群中能够适应环境的表型得到快速地扩大,相关的遗传基因得到遴选,并在群体中存在的频率提高,引起整个植物群体遗传结构的定向改变,导致适应性进化快速发生。这种过程在人类有目的地干预下,大大加快了物种的进化进程。例如,几乎所有的粮食作物及其抵抗极端环境的能力都与其原初状态或自然条件下的特征发生了本质性的变化。

植物在对环境适应的同时,也在改变环境。例如群落在旱生或水生演替中,一批又一批的植物总是不断改善环境的极端状况,使之向中生环境发展。在这一系列的过程中,环境越来越适合植物的生存和发展,原有植物不断被生产力水平更高的植物所更替。如果从整个地质历史时期环境的变化来看,这个过程就构成了植物系统进化的图景。

3.2 植物对环境污染的适应与进化

3.2.1 环境污染不同于“常规的”极端环境

在人类没有左右地球环境的时候,植物面对的极端环境主要是干旱、极端温度、土壤贫瘠等极端自然环境。而在人类全球王国时代,植物面临的极端环境加上了污染物质、生态破坏等人为极端环境。如果说,生态破坏对植物的影响在本质上类似于自然极端环境的作用,而环境污染特别是大量的化学污染物,则是绝大多数植物在系统发育过程中从未经历过的环境因子。包括植物在内的地球上现存的所有生物,均受控于这种“全新的”和“业已存在的”极端环境,唯有同时适应这两类极端环境的植物才能获得生存和发展。在环境污染全球化的今天,污染的环境对植物的选择作用和植物的响应能力对生物圈的影响更为深刻和久远。

应对污染是植物在进化中面临的全新挑战,植物没有应对污染的遗传贮备,即使有某个基因刚好是抵抗污染的有效基因,也往往因为这种基因在正常情况下是一种遗传负担而在基因库中存在的频率极低。适应污染并不是“正常”植物所必需的能力,所以能够适应污染的植物及其适应能力是有限的。鉴于绝大多数化学污染物是植物从来没有接触过的,其毒害和危险对于这些生物无疑是致命的;越是珍稀濒危的生物对环境污染的敏感性越高,在污染条件下灭亡的可能性越大。污染已经是导致当今生物多样性丧失和物种大灭绝最重要的成因。

3.2.2 植物对污染的抗性和适应

即使在污染比较严重的地方,可能依然有植物的存活,说明植物对污染有一定的抗性和适应性。植物对污染的抗性表现主要有以下几个方面。

(1) 植物对污染物的拒绝吸收 植物有多种途径和方法阻止污染物进入生物体内,例如:关闭气孔阻止气态污染物进入体内;分泌有机物质如糖类、氨基酸类、维生素类、有机酸类等到根际,通过改变根际环境(pH 和 Eh 值)来改变污染物的理化性质和形态,由游离态转变为络合态或螯合态,使污染物的可移动性降低,减少根的吸收;增厚植物的外表皮或在根周围形成根套等。应该注意的是,植物拒绝吸收污染物的同时,也降低了自身获取资源的能力,对污染的适应也是要付出代价的。

(2) 植物对污染物的结合与钝化 当植物不能拒污染物于体外时,还可以通过结合钝化污染物,使进入体内的污染物变成低毒、安全的复合物,尽可能使污染物不能到达敏感分子或器官,不影响新陈代谢。植物细胞内有大量的糖类、氨基酸、蛋白质、脂类、核酸等,均含有极性键或活性集团,可以与大量的污染物结合形成络合物或螯合物。

(3) 植物对污染物的分解与转化 不少污染物进入植物体后,通过生物体内酶促反应,可以转化为低毒或无毒物质,或转化为水溶性物质而利于排出体外。生物对外来毒物的这种防御机制称解毒作用。植物对污染物的分解转化方式主要有:氧化、还原、水解、脱烃、脱卤、羟基化、异构化、环裂解、缩合、共轭等作用,逐步将污染物代谢成毒性较低或完全无毒的物质。如植物对有机污染物酚、氰等分解能力较强,可以降解为 CO₂ 和 H₂O;大量研究表明,植物的存在明显增加了葱和蒜在土壤环境中的去除。

(4) 植物对污染物的隔离作用 隔离(Compartmentalization)是植物将污染物运输到体内特定部位,以多种方式结合、固定下来,使污染物不能达到生物体内的敏感位点(靶细胞、靶组织或活性靶分子),以至于污染物对生物体的毒性很小或没有毒性影响,这是生物产生抗性和适应性的又一途径,也可称为生物的屏蔽作用(Sequestration)。很多超积累植物体内含有大量的有毒重金属元素,但对植物的影响较小,重要的原因就是这些有害元素主要集中在液泡中被隔离起来了。

3.2.3 污染条件下植物的分化与进化

在污染条件下植物会出现快速的分化,并发生微进化。利用分子钟理论研究发现,污染条件下植物的分化速度远远超过了在“自然条件”下的分化速度。例如,曼陀罗 20 年左右的污染经历达到的遗传分化水平,在自然条件下需要 20 万年才能完成(段昌群等,1996)。

污染条件下生物的快速适应与进化是有其原因的。任何植物要在污染条件下保持存活,必须要对这种环境进行快速的应答。这时植物必然要调动可能的方式、动员大量的资源来减少污染产生的影响。没有这种能力的植物被淘汰,而有这种潜力的植物保存下来,并快速在种群中扩展,使整个植物种群发生了快速的重建。在重建过程中,种群的遗传结构发生变化,抗性基因的频率发生定向的提高。这种现象就是群体水平上的适应进化。

4 植物的趋同适应和趋异适应

在自然界,经常发现这样一些现象:一方面,属于同一个种的植物个体群,因为长期生活在不同的环境中,它们在高度、叶片的大小、开花的时间以及其他相关性状上都有或大或小的差异;另一方面,不同种类的植物,由于长期生活在同一环境中,受相同或相近环境因子的影响和制约,它们在形态结构、生理生化特征等方面却很相似或相近。前者称为趋异适应(Divergent Adaptation),后者则称为趋同适应(Convergent Adaptation)。

4.1 植物的生态型

植物的趋异适应引起了植物种内的生态分化,形成不同的生态型(Ecotype)。所谓

生态型就是植物对特定生境适应所形成的在形态结构、生理生态、遗传特性上有显著差异的个体群。生态型是同一种植物的不同种群对不同环境条件发生遗传响应的产物。

4.1.1 生态型的内涵发展及其研究意义

自从分类学家 Linnaeus 提出物种的概念以后,他的跟随者们发现分类上的物种并不是生物在自然界存在的最小单位,因为同一个物种内部不是完全相同的,其个体在不同的地域、不同的环境中,在高度、大小、形态、结构乃至很多方面都有很大的差异。但都认为种内的变化是不能遗传的。

早在 1895 年,植物学家 Kerner 就采取移植栽培的方法对此进行了研究。20 世纪早期,瑞典植物学家 Gote Turesson 通过长期的定位研究,对生长在流动沙丘、砂砾、海滨和森林等不同生境中的山柳菊 (*Hieracium umbellatum*) 进行了多方面的比较,发现了这些在形态结构方面差异很大的个体群属于同一种植物,它们的差异是可遗传的。Turesson 首次提出生态型这一概念。

Turesson 对欧洲常见的 50 种植物的生态型进行了系统的研究,得出了判断生态型的基本原则:① 它们的差异是基于遗传背景上的;② 可以通过形态、生理、表型等方面差异进行判定;③ 所在的生境有明显的差异;④ 遗传上的差异是适应不同生境的结果;⑤ 不同生态型之间杂交是可育的;⑥ 个体群自身是一个统一体,不同的个体群之间是有区别的。

1922 年细胞遗传学家 Jens Clausen、分类学家 David Keck 和生理生态学家 William Hiesey 以美国的斯坦福大学为基地,在美国太平洋海滨至海拔 3 600 m 的高山建立了 3 个定位研究基地,开展了长达 16 年的系统研究,分析了 60 种植物在生长、形态、遗传等方面的种内变异。例如,对 *Artemisia vulgaris* 来说,横穿加利福尼亚中部,在海滨生长的、在内陆生长的,及在盆地和平原上生长的三个生态型,不仅有显著的形态差异,而且还有染色体数目的变化,染色体的基数分别是 $n = 9$ 、 $n = 27$ 、 $n = 18$ 。当然,并非所有的生态型分化都涉及到染色体数目的变化,如腺委陵菜 (*Potentilla glandulosa*) 的分布虽遍及全球,但从温暖到北极和高山等众多生态型中,染色体数目并未发生变化。

1946 年,苏格兰生态学家 J. W. Gregor 将海滨区耐盐的与正常草地上不耐盐的两种不同生态型的车前 (*Plantago maritima*) 种植到两者之间的过渡区 (Ecotone),发现这些生态型不同的植物虽然遗传方面有固定的差异,但一种生态型与另外一种生态型之间的极差在变小,出现了很多中间类型。Olaf Langlet(1959) 在全瑞典 590 个不同的地点搜集了塞尔维亚松 (*Pinus sylvestris*) 种子并种植到同一个地点,结果发现不同生态型的塞尔维亚松的差异呈现连续过渡现象,并且提出了生态梯度 (Ecoline) 这个概念,着重强调一个物种的属性与环境梯度相关联的连续性变化。

生态型这个概念的提出,对植物生态学产生了重大影响,与生态型相关的研究成为个体生态学或生理生态学的重要领域。现在生态型这个概念的内涵与 Turesson 当初提出时有一些变化。目前,生态型几乎是种群的同义语,一方面不同生态型之间有特定的差异,甚至是同一个生境中的不同个体群之间,也因立地生态因子的细微差异而存在生态型方面的差异;另一方面,不同生态型之间也保持一定的连续性,在特定的环境中都存在或能够发现它们的过渡类型。对它的区分往往因考虑问题的角度不同而有差异。

生态型是研究物种适应、分化、进化的重要切入点,它不仅是生态学中常讲常新的领域,也是现代生物学各种技术,如分子生物学技术、生化遗传手段综合应用到生态学研究的热点领域。这些研究,在理论上可以揭示生物的适应和进化等重要基础理论问题,在实践中可以用到定向育种等生产实践当中。

4.1.2 生态型的划分

在生态型的研究中,往往根据引起植物种内分化的主导因素对植物的生态型进行划分。

4.1.2.1 气候生态型

气候是光照、温度、水分等多种生态因子的组合,不同区域中这些组合不同,植物的适应方式也有较大差异,从而形成了众多的气候生态型。

不同的气候生态型在形态、生理、生化上都表现有差异,如对光周期、温周期和低温春化等都有不同的反应。分布北方的生态型表现为长日照类型,南方的生态型一般表现为短日照类型,海洋性气候生态型要求环境有较小的昼夜温差,大陆性气候生态型则要求较大的昼夜温差。南方的气候生态型种子发芽对低温春化没有明显要求,北方的气候生态型如不经低温春化,就不能打破休眠。

在由多种生态因子综合影响的气候环境中,不同的生态因子在不同条件下对植物的生态影响是不同的,从而形成以某个生态因子为主导因素的生态型。

(1) 光照生态型 水稻的晚稻、中稻、早稻属于光照生态型。水稻是世界上分布面积最大的农作物之一。以我国为例,北至黑龙江省、南至海南省,跨越 35 个纬度,从南到北日照长度差异很大。水稻抽穗时需要短日照。晚、中、早稻自南而北的分布,主要决定于幼穗分化对日照长度的要求。从晚稻到早稻,幼穗分化的临界日长是由 12 小时到 15.5 小时逐步递增,这与从低纬到高纬该时期的日照长度依次增加是一致的。在日照长度和气温的双重影响下,我国华中地区能够满足抽穗所需要的短日照时,气温已太低,不能栽种晚稻的迟熟品种,从而水稻有早稻和中稻;相应地,华北地区只有早稻和很少的中稻,东北和西北地区则只有早稻类型。

(2) 温度生态型 小麦的冬小麦和春小麦属于温度生态型。小麦是我国的主要粮食作物之一,分布范围很广。但南、北区域种植的小麦品种有很大的差异。一般,北方主要以冬小麦为主,生长期中温度较低,生长周期较长,特别是需要经过低温春化,植物才能从营养生长转变为繁殖生长。由于生长周期较长,北方小麦淀粉积累、转化成蛋白质等方面较为充分,品质较好。南方的小麦一般属于春小麦,它的生态属性与冬小麦相反。当然,在西南高原山地上,也因为温度状况与北方比较类似,这里的小麦冬性特点也比较突出。

(3) 水分生态型 水稻和陆稻主要是由于土壤水分条件不同而分化形成的水分生态型。野生稻是沼生植物,栽培到陆地上以后,在陆稻上还保留着适应沼生环境的器官特征,如陆稻的根、茎、叶中都有残留的通气组织,使根部能通过气体通道获得空气。这种具有通气组织的特性,在一般陆生植物中是没有的,说明陆稻起源于水稻,是适应于旱地土壤所分化形成的生态型。陆稻虽然在较大程度上摆脱了对浸泡水的绝对依赖,但也只能生长在降雨比较多、空气湿度较大的热带地区,同时也付出了适应代价——

陆稻在产量和质量性状上并没有水稻好。

4.1.2.2 土壤生态型

土壤是植物生长繁衍的主要环境,也是植物所有营养元素的基本来源,除了气候的差异性外,对植物影响最大的就是立地环境中的土壤条件。土壤生态型往往强调因土壤化学性质不同,如酸性程度、盐碱程度、特殊元素组成上的差异引起的生态型分化。在蛇纹岩成土的区域,土壤中镍、铬的含量很高,在这种有毒土壤中的植物与其他非蛇纹岩地区的植物在很多性状上有很大的差异。Kruckberg 比较了宝石花 (*Streptanthus glandulosus*) 耐金属生态型和正常植物的差异,发现它们对镍和铬的耐受剂量差异达到 100 倍以上,而且二者对营养物质的吸收也有较大的差异。

耐金属生态型的形成十分迅速,Bradshaw 等研究发现,正常条件的细弱剪谷颖 (*Agrostis myriantha*) 和羊茅 (*Festuca ovina*) 连续生长在废弃的尾矿上 30 年后就能产生显著的生态分化。段昌群等对连续生长在铅镉锌矿区 10~20 年的曼陀罗 (*Datura stramonium*) 和玉米 (*Zea mays*) 进行了分析,发现经历污染时间越长,植物与从来没有污染经历的同类植物的遗传距离越大,并且在种群的染色体数量和形态、DNA 及基因组的大小上都出现了显著差异。

目前,关于重金属抗性生态型的研究已经成为一个重要的研究热点,主要是发现和寻找吸收和积累重金属能力强、生物量比较大的植物,采用植物提取的方式实现对污染土壤的整治。已经发现有很多植物能够吸收和积累重金属,这类植物称为超积累植物 (Hyperaccumulative Plant)。在超积累植物中,目前还没有发现能够有较高生长性能的植物。从植物的资源配置角度来看,在重金属污染环境中,植物获取资源能力降低,维持生存付出比较高,同时又要保证必要的生殖投入,从而能够用于生长的资源就十分有限,若要同时达到超积累和快速生长两种性能,对植物而言是十分困难的。目前,在该方面应用比较多的是利用金属矿指示植物进行植物地球化学找矿、监测环境污染等。

4.1.2.3 生物生态型

以生物因素为主导因子导致植物出现的生态分化,属于生物生态型。

自然界中,植物之间的竞争也导致植物生态型的分化。如稗子 (*Echinochloa crusgalli*) 在水稻田中秆直立,与水稻同高,与水稻几乎同时成熟,而在其他地方的稗子则秆较矮,分散,开花时间也不太集中。

植物为了抵御动物的啃食,往往也形成了一些特殊的适应性特征,成为牧场生态型 (Grazing Ecotype)。这些生态型与一般的同类植物相比,生长比较缓慢,地下部分比较发达,矮化,次生代谢产物比较发达,皮刺、叶刺等保护性组织发育充分。

生物生态型最常见的是人类生态型。所谓人类生态型 (Anthropogenic Ecotype),又称为人类诱因形成的生态型,指的是人类活动定向改变了其属性的植物类型。人类对植物的影响有直接的,也有间接的。几乎所有的栽培植物与它同类祖先的野生植物之间都具有极大的差别,它们由人类选育出来,在人类的培育和栽培下维持繁茂的生长和超常的繁衍,而一旦离开了人类的扶持,种子无法传播,大量种子集中在一起很难发芽或后代个体竞争激烈。如一穗小麦落到地下,在自然条件下几乎没有一颗种子可以长成新的成熟个体。世界上大多数栽培植物,与其祖先或相应的野生植物相比,都可以看

成是以人为主导因子的人类生态型。

以玉米为例,全世界有 70 多个国家种植玉米,面积达 1.3 亿 hm² 以上。为了满足各种不同的需求,培育了多种多样的品种。目前,世界各地鉴定和分类了 300 多个玉米种族(不同生态型的聚合),由几万个不同的玉米栽培品种组成,这些种质的 50% 适应低海拔(0~1 000 m);40% 适应高海拔(2 000 m 以上);其余适应中海拔。40% 的玉米种族为粉质型胚乳;30% 为硬粒型;20% 为马齿型;其余为爆裂种和甜玉米等。这些既是玉米不同的生态类型,更体现了玉米的遗传资源。

又如水稻,除了前文所述的生态类型外,还有大量为特殊区域、特殊目的人工繁育出来的品种。虽然水稻属于东南亚热带起源的植物,但形成了感光性(对日照长度方面的要求)、感温性(对温度、温周期的要求)、基本营养性(对土壤营养方面的要求)差异显著的人工品种类型。相应地,在农业生产上,引种的水稻品种一定要与引入地的生态条件相适应。早稻类型感温性强,晚稻类型则不仅感温性强,而且感光性也强。南种北引或从低海拔地区引到高海拔地区种植,生育期延长,晚稻还要考虑能否安全齐穗,故一般引种生育期较短的品种;北种南引或高海拔地区引到低海拔地区种植,生育期缩短,故一般应引种生育期较长的品种。从抗寒、抗病性考虑,早稻要选择苗期较抗寒的品种,晚稻要选择后期较抗寒的品种。

很多植物经过长期的选择适应,形成了与人类同步迁移、环绕人居环境生存的格局,这就是伴人植物(Companion Plant)。伴人植物也是一类人类生态型。伴人植物的种类很多,除了某些植物是人类有意识地引种和栽培的以外,绝大多数都是一些有害的杂草。伴人植物的消极作用主要体现在对城市生态系统生物多样性的影响上,对其生态适应机制的探索是城市生态学中的重要研究内容之一。

4.2 植物的生活型

4.2.1 植物生活型的概念与划分

生活型(Life Form)是不同种类的植物对相似环境的趋同适应而在形态、结构、生理,尤其是外貌上所反映出来的植物类型。

相同的生活型反映的是植物对环境具有相同或相似的要求或适应能力,往往是根据植物外貌、寿命等外部可见的特征进行度量的。如以往将植物划分为乔木、灌木、半灌木草本、木质藤本、草质藤本、多年生草本、一年生草本、垫状植物等,就是比较常用的分类。植物的生活型也是群落学研究中植物功能群(Function Groups)或生态种组(Ecological Species Group)划分的基础。

除了生活型、功能群等概念来说明植物趋同适应的结果以外,还有生态类型。所谓生态类型(Ecological Group)就是适应相同或相似的生态环境而在生物特征上呈现比较一致的一类生物的统称。如阳性植物、阴性植物,水生植物、陆生植物,常绿植物、落叶植物、针叶植物等。与生活型相比,生态类型包括的植物适应相同或相似环境的范围要大,所指的植物类别比较宽泛。

1986 年,德国学者 Humboldt 将植物营养型(Vegetative Form)用于描述植物的外部形态,后来丹麦学者 Warming 改用生活型,不仅用于植物形态的描述,而且用于反映植

物与环境的相互关系和描述植被中植物的类型;Raunkiaer 依据植物的营养体对气候的适应方式,以植物在不良季节休眠芽的位置和形态对生活型进行划分,建立了 Raunkiaer 生活型系统。

Raunkiaer 生活型系统以温度、水分(比较强调湿度)作为影响植物生活型的基本因素,以植物体度过极端环境的适应方式作为分类的基础。具体的是以休眠或复苏芽所处的位置的高低和保护的方式为依据,把高等植物划分为高位芽植物、地上芽植物、地面芽植物、地下芽植物及一年生植物五大生活型类群,在各类群之下再按照植物体的高度、芽有无芽鳞保护、落叶或常绿、茎的特点(草质、木质)以及旱生形态与肉质性等特征,再细分为 30 个较小的类群(详见第四章 5.1.2)。该系统主要强调的是芽如何抵抗和度过不良环境的方式,根据适应极端环境的特点来构建生态型系统的(图11-6)。

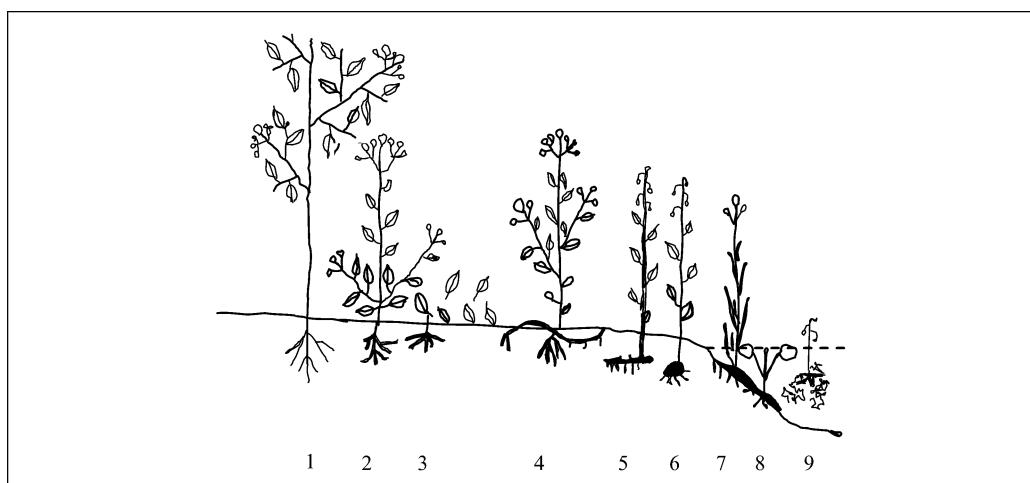


图 11-6 Raunkiaer 根据适应极端环境的特点来构建生态型系统 1.高位芽植物;2~3.地上芽植物;
4.地面芽植物;5~9.地下芽植物。图中黑色部分为多年生,非黑色部分当年枯死。

Braun-Branquet 根据各类植物的定居特点,修订和补充了 Raunkiaer 生活型系统。Whittaker 则认为植物的许多特征,如高度、生态习性(木本或草本、茎型或叶型、落叶或常绿等)是划分生活型的主要依据,并将所划分的类型定义为生长型(Growth Form)。

目前,关于生活型的划分主要以 Raunkiaer 生活型系统为基础,结合 Whittaker 的生长型含义,根据具体研究工作的需要,进行必要的调整或修订。如我国学者高贤明、陈灵芝提出的植物生活型分类系统(1998)。

4.2.2 不同生活型植物对生境的适应方式

植物的生活型与生境特点是密切联系的。不同的生活型在本质上就是对所在环境长期适应的综合反映模式。对植物而言,生境中最核心的要素是温度、水分及其配置状况。这里,主要介绍几种典型的植物生活型及其对相应生境的适应性。

(1) 常绿植物(Evergreen Plant) 常绿植物是指长年保持叶片,尤其是在水分胁迫时仍保存叶片的植物。常绿植物的优势在于当水分条件变好时,已有的组织快速复水

并恢复活力,又能及时进行光合作用和物质生产,不会因为新的光合组织和器官的形成导致光合作用的停滞;但是这类植物为了保持叶片的存在,需要付出代价,尤其是在不能进行生产时需要消耗水分,呼吸作用也消耗大量的能量。

常绿植物主要分布在水热条件较好的地区,但在极端寒冷的冻原、极地、热带和亚热带地区的高山环境中,部分植物也保存叶片。应该注意的是,不少常绿植物在水分条件很差时也有大量的叶片脱落,只保存部分叶片,这也是通过减小表面积避免不必要的水分丧失。

(2) 干旱落叶植物(Drought-deciduous Species) 干旱落叶植物是指在旱季叶片脱落、保持休眠状态,以避免水分丧失的植物。典型的干旱落叶植物存在于地中海气候条件下,如美国西海岸灌丛群落,在高温干旱的夏季叶片脱落,而在寒冷潮湿的冬季保持最大的生长状态。如奥寇梯罗(*Fouquieria splenden*)虽然是沙漠灌丛植物,但叶片并不抗旱,一年落叶4~5次,而一旦降雨则在一个星期内可以快速长出新叶。有的植物如假紫荆(*Cercidium Floridum*)具有绿色的茎,在干旱季节没有叶片,在降雨后新的叶片也能快速长出,这样就使它既能在干旱或寒冷的条件下生长,也能在优越的条件下快速地生长。

(3) 深根植物(Phreatophyte) 深根植物,又称吸地下水植物。这类既能生长在河边,也能生活在干旱地区,它们以深入地下的庞大根系从地下获取稳定的水源,从而使它们可以度过特别干旱的时期。它们当中很多能够长成参天大树,如三角叶杨(*Populus fremontii*)、柳树(*Salis spp*)、悬铃木(*Platanus racemosa*)、扇棕(*Washingtonia filifera*)。有的在盐生环境中生长的植物也属于深根植物,如大齿槭(*Acer grandidentatum*)、滂叶槭(*Acer negundo*)。这些植物即使生活在河边也很少从地表吸收水分,而是借助深入强大的根系从地下获得水分。深根植物在幼小阶段吸收土壤表层的水分,但随着植物的长大和根系的发育,转而从地下深处吸收水分。

(4) 短命植物(Ephemerals) 有一年生植物在其生活史中有一个短暂的中湿条件,植物可以利用这个条件快速萌发并完成整个生活史。如在特别干旱的沙漠中,一年甚至多年只降一次雨,这时只有在中生环境中生长、并能够快速完成生活史的短命植物能够存活下来。这种植物的发芽和死亡状况不受光周期的影响,主要受土壤水分和温度的影响。 C_3 植物和 C_4 植物对生境的适应性或要求是不同的,从而在一个区域里,如在澳大利亚东南地区的沙漠地带,在夏季活动的短命植物一般为 C_4 植物,在冬季活动的短命植物一般为 C_3 植物。



植物对环境的适应有两个层次,一是通过个体的生理生态活动的调整,适应不利环境和极端环境;二是通过群体的适应性适应环境。前者主要体现在植物获取和配置资源的策略方面,核心是繁殖策略,这些是本章讨论的主要内容;后者主要体现在种群中具有高适合度的个体取代或扩大比例,相应地改变了种群遗传结构,提高了种群的整体

适应性,这些内容在上一章中进行了论述。

一般来说,植物适应性的核心标准是整个生活活动过程中有效繁衍后代的多少。在正常环境中,适应性往往通过竞争力、生活力、生长势表现出来,这样的植物获取的生存资源越多,保持繁殖性能、维持生命延续的机会就越多;在不利环境和极端环境中,适应性往往通过抵抗性以及对极端环境的忍耐极限表现出来。植物在整个生活史过程中如何使自己在正常环境中保持竞争力、在恶劣环境中维持耐受性,就构成适应性的关键;如何平衡这两种能力,就集中反映在植物生活史策略上。

每个植物都具有生长、维持生存和繁殖三大基本需求,而植物可获得的资源总量是有限的,有限的资源总量使每个方面的功能只能获得有限的资源,植物必须采取一定的策略来配置这些资源。植物策略的核心就是在特定环境中条件下生殖、生存和生长方式及资源分配的组合方式。一年生植物往往把所有的资源都倾注到生殖过程中,而没有存留的资源维持进一步生长;而多年生植物,特别是木本植物采用多次结实的生殖方式,即在维持生存的基础上通过多次生殖机会而获得在整个生活史阶段产生最多的后代。无论一次生殖还是多次生殖,一年生植物还是多年生植物,草本植物还是木本植物,这些都是植物长期进化过程中形成的策略。包括 r -对策和 K -对策植物, C -、 R -、 S 对策,都是植物综合权衡表现出来的应对方式。

极端环境是认识植物适应性的窗口,也是推动植物进化的重要力量。极端环境包括自然极端环境如干旱、高温等,和人类引起的污染环境两种类型。在污染条件下植物会出现快速分化,能够适应的植物在较短时间内可形成耐受生态型。

同种植物的不同个体群长期生活在不同的环境中,从而在很多性状上出现显著分化,这就形成了趋异适应,趋异适应造就了植物生态型分化;相应地,不同种类的植物如果长期生活在同一环境中,它们的性状很相似或相近,于是形成了趋同适应,这种适应机制导致了不同植物具有相同或相近的生活型。

思考题

1. 理解下列基本概念与名词:

适应 (Adaptation) 下限临界点 (Lower Critical Point) 上限临界点 (Upper Critical Point) 最适点 (Optimum Point) 生态幅 (Ecological Amplitude) 生理分布区 (Physiological Distribution Area) 生态分布区 (Ecological Distribution Area) 临界期 (Critical Period) 胁迫环境 (Stress Environments) 生活史格局 (Life History Patterns) 植物策略 (Plant Strategy) 收益 - 成本分析 (Analysis of Benefit Cost) 资源获取 (Resource Acquisition) r - 和 K - 型对策 R -、 C - 和 S -型对策 适合度 (Fitness) 趋异适应 (Divergent Adaptation) 趋同适应 (Convergent Adaptation) 生态型 (Ecotype) 超积累植物 (Hyperaccumulative Plants) 牧场生态型 (Grazing Ecotype) 人类生态型 (Anthropogenic Ecotype) 伴人植物 (Champion Plants) 生活型 (Life Form) 植物功能群 (Function Groups) 营养型 (Vegetative Form) 生长型 (Growth Form)

2. 什么是生态适应?为什么说适应是一种结果,也是一个过程?

3. 如何理解植物适应的核心集中体现在生活史格局上?而生活史格局最主要的问题又集中在资源

的获取与配置上?

4. 为了获取资源,植物如何配置资源?
5. 分析一次结果和多次结果的植物在维持生存、生殖繁衍中是如何配置资源的? 各有什么优缺点?
6. 比较 r -对策型和 K -对策型植物的特点。
7. 比较 R -、 C -、 S -对策型植物的特点。
8. 极端环境对植物的适应和进化产生怎样的影响?
9. 举例说明趋同适应与趋异适应,以及生态型、生活型、生态类型。
10. 人类生态型说明了什么问题? 对我们保护生物多样性有哪些启示?
11. 举例说明植物的生活型及其适应环境的机制。

推荐读物

1. 常杰,葛滢. 2001. 生态学. 杭州:浙江大学出版社(重点阅读:第二章第三节,如何理解生命系统,23-24;第四章第一节,环境因子对生物的一般作用,64-66)
2. 段昌群. 1996. 对生物适应环境对策及生物多样性维持机制的信息论探讨. 大自然探索,12(4):87-91
3. 李博主编. 2000. 生态学. 北京:高等教育出版社(重点阅读:第四章,种群生活史,63-81)
4. 宋永昌. 2002. 植被生态学. 上海:华东师范大学出版社(重点阅读:第五章 5.1,群落结构组分的识别与表达,91-116;6.7 生态种组,182-192)
5. 徐炳声. 1994. 植物的生态变异//陈家宽,杨继主编. 植物进化生物学. 武汉:武汉大学出版社,102-121
6. 祖元刚,孙梅,康乐主编. 2000. 生态适应与生态分化的分子机理. 北京:高等教育出版社 & 施普林格出版社
7. Hoffmann A. A. , Parsons P. A. 1997. Extreme Environmental Change and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press(重点阅读:5. Evolutionary Outcomes: Comparative and Optimality, 125-166)
8. Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. New York: Addison Wesley Longman Inc. (重点阅读:Chapter 5, Allocation and Life History Patterns, 88-117)
9. Silvertown J, Charlesworth D. 2003. 简明植物种群生物学. 李博,董惠琴,等译. 北京:高等教育出版社(重点阅读:第十章,植物生活史的进化:繁殖、生长、衰老和死亡,233-258)
10. Rose M. R. and Lauder G. V. 1996. Adaptation. San Diego: Academic Press(重点阅读:Chapter 3, Optimization and adaptation, 93-124)
11. 蒋高明主编. 2004. 植物生理生态学. 北京:高等教育出版社(重点阅读:第2章,植物生长的环境,8-42)

推荐网络资源

1. 维基开放式免费电子图书网“环境响应部分”: <http://en.wikibooks.org/wiki/Ecology/Environmental>

_Response

2. 云南大学生态学国家级精品课程网站:<http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
3. 北京师范大学基础生态学课程网站:<http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
4. 著名学术期刊 Trends in Ecology & Evolution 网站:<http://www.trends.com/tree/default.htm>
5. Pearson Education Inc. 出版的大学生态学教材配套网络:<http://www.aw-bc.com/ecologyplace/>
6. 著名学术期刊 Evolutionary Ecology 网站:<http://www.springerlink.com/content/100160/>
7. http://www.dep.state.fl.us/secretary/ed/life/honeymoon/files/plantreproduction_hisp.pdf

第十二章 植物与自然生态因子的关系

本章目录

- 1 植物与光的生态关系
 - 1.1 光对植物的生态作用
 - 1.2 植物对光的生态适应
 - 1.3 光合作用的不同碳代谢途径对环境的适应
- 2 植物与温度的生态关系
 - 2.1 温度的生态作用
 - 2.2 植物对温度的适应
- 3 植物与水的生态关系
 - 3.1 水对植物的生态作用
 - 3.2 植物对水因子的生态适应
 - 3.3 以水分为主导因子的生态类型
 - 3.4 植物对极端水分条件的适应
- 4 植物与土壤的生态关系
 - 4.1 土壤的性质与植物的生态关系
 - 4.2 以土壤为主导因子的植物生态类型
- 小结
- 思考题
- 推荐读物
- 推荐网络资源

在自然界,植物对环境的适应及其生态分化无时无刻不在发生,这种适应和分化表现在个体的形态、生理,生活史等诸多方面。分化的方向和途径主要由种群及个体所面临的环境条件而定。在环境条件的综合影响中,植物生活所必需的条件——光照、温度、水分、土壤等,总是会在一定条件下成为影响植物生态适应的主导因子,对植物产生深刻的影响。

1 植物与光的生态关系

植物生长发育的能量直接来源于太阳辐射,但太阳辐射的生态作用不仅限于提供能量。光也是组织、器官分化和个体发育的重要启动因子。

1.1 光对植物的生态作用

光照在地球上的时空分布是不均匀的,其差异主要表现在光照度、光谱成分(光质)和日照长度,这三个方面的变化都能影响植物的生长发育、形态结构和生理生化等方面。而在一定光照条件下长期生活的植物,对光照度、光质和日照长度有一定的要求,形成了与光照环境特点相适应的特征。

1.1.1 光照度对植物的生态作用

1.1.1.1 光照度与植物的生长

植物生长的物质基础来自光合作用合成的糖类,而其生长发育的能量,来源于光合作用转化的太阳能。植物光合能力的高低与其生长速度有着密切的联系。

植物净光合速率对光照度变化的响应有三种基本形式(图 12-1)。除 CAM 植物外,植物在黑暗中不进行光合作用,只进行呼吸作用,净光合速率为负值。增加光照后,净光合速率负值逐渐减小。净光合速率为零时的光照度称为光补偿点 (Light Compensation Point)。此后,随着光照增加,CO₂吸收速率迅速增加。当光照增加到一定时,光合速率不再增大,出现光饱和现象。这时的光照度称为光饱和点 (Light Saturation Point)。光饱和现象反映出这时影响光合作用的其他因子,如 CO₂ 浓度、Rubisco 的活性等已经取代光照变成限制因子。有些植物如石斛,光合速率随光照增强到一定程度后,光照再增强光合速率反而下降,这一现象称为光合作用的强光抑制。有些 C₄ 植物,当光照升高至自然最大太阳光强时,叶片的光合速率也不出现光饱和点,如玉米。CAM 植物则在黑暗条件下也能吸收 CO₂,有时观察不到光合补偿点。

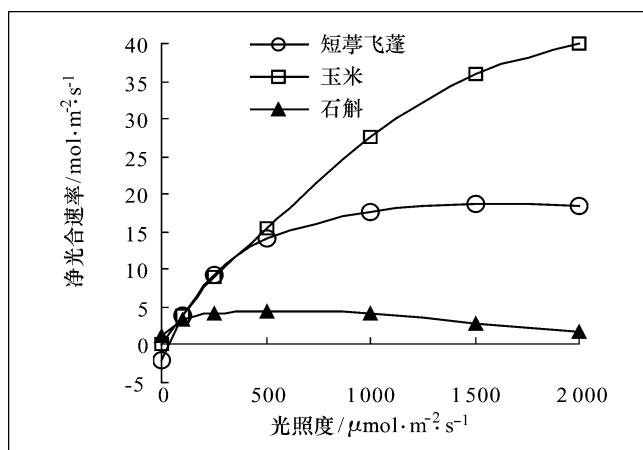


图 12-1 正常 CO₂ 浓度下短日飞蓬、玉米和石斛净光合速率对光照变化的响应

同种的不同个体、同一个体的不同发育阶段和处于不同位置的光合器官及不同生境下生长的个体,光合补偿点、光合饱和点等光合生理特征会有很大差异(图 12-2)。

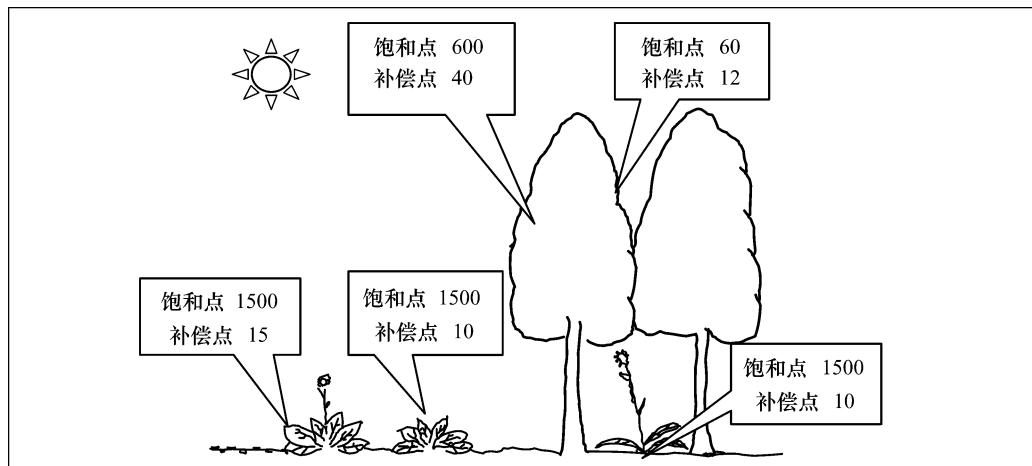


图 12-2 短日飞蓬不同生境下的个体、青冈林冠不同方向叶片的光合补偿点、光合饱和点示意图(单位: $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

由于净光合速率还受其他许多因素的影响,如 CO_2 浓度、温度、湿度、土壤水分和碳代谢途径等。自然条件下植物的净光合速率的日变化并不总是与光照度的日变化相一致(图12-3)。晴天中午日照最强时,短草飞蓬的净光合速率会出现低谷,这一现象被称为光合作用的“午休现象”。引起“午休现象”的因素很多,主要如叶片受热过度、呼吸作用过盛、水分不足、光合产物在叶片中积累、酶和色素的光氧化、气孔关闭、周围空气中的 CO_2 被耗尽、太阳辐射过高等。景天酸代谢途径的植物,如铁皮石斛在中午光照最强时会出现光下呼吸,净光合速率为负值,反而夜间为正值。也有的植物如玉米,净光合速率与光照度的日变化相一致。

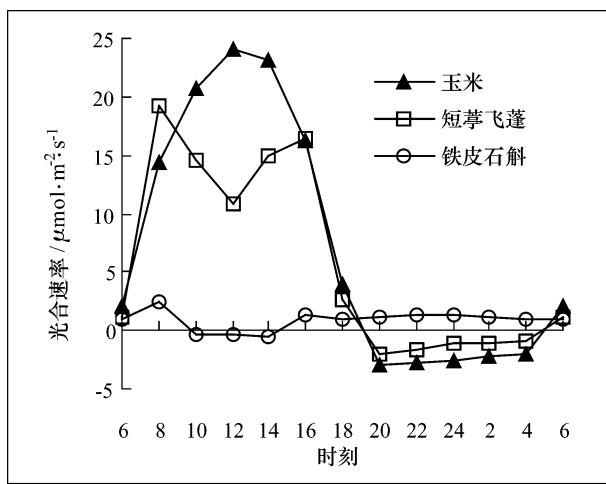


图12-3 玉米、短草飞蓬和铁皮石斛叶片净光合速率的日变化示意曲线
(引自李潮海,2002;苏文华,2001,2003)

1.1.1.2 光照度对植物的形态结构和发育的影响

强光抑制细胞分裂和伸长,对植物的高生长有抑制作用,但组织和器官的分化加快,对枝叶和根的生长有促进作用。光照充足的树木,树干粗壮,枝繁叶茂。光照不充足的树木,干高、纤细,枝叶稀疏。

光照度对叶片的排列方式、形态构造和生理性状有明显的影响,影响叶片数量、叶柄长度、叶片大小、叶片和角质层厚度、气孔数目以及叶脉的数量。

光照度还影响光合作用合成的物质在根、茎与叶之间的分配,影响在植物的纵向生长与径向生长之间的投入(表12-1)。阳生植物(马尾松)幼苗在弱光照下茎/根比最低,中等光强下其茎/根比最大,强光下根部生物量的增加可超过茎的增加速度,茎/根比降低。耐阴(黎蒴)植物随着生境光强由高变弱,茎/根比逐渐增高。弱光照射下,植物幼苗有时增加高生长,是以减少根和茎的直径生长为代价的,其茎/根之比较大。阳生和阴生植物在生境光强由强变弱时,叶片生物量在总生物量中的比例都逐渐增加。

表 12-1 不同光照条件下幼苗生长量比较

树种	相对光强/%	高/cm	基径/cm	生物量/(g/株)			根茎比
				叶	茎枝	根	
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	100	79.6	1.50	43.7	41.9	38.5	1.09
	40	75.2	1.09	25.5	29.3	16.5	1.78
	16	70.3	0.90	19.2	9.6	11.8	0.81
黎蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	100	86.6	1.34	35.0	30.8	64.2	0.48
	40	97.7	1.25	31.6	35.3	55.1	0.64
	16	94.8	1.18	32.5	29.9	36.6	0.82

(引自温达志等 1999)

充足的光照对植物花芽形成、开花和果实的生长成熟是有利的。通常植物被遮光后,花芽的数量会减少,已经形成的花芽也会由于养分供应不足而发育不良或早期死亡。结实期遇到弱光,会引起落果或果实发育不良、种子不饱满等。

光强对果实中糖分的形成和积累、花青素的含量也有影响。强光条件下,果实中糖分积累丰富,花青素含量高。因此,在光照充足条件下生长的苹果、梨和桃等,果实甘甜、色彩艳丽,品质好。

1.1.1.3 光照度与植物的温度

植物是变温有机体,其体温高低主要取决于与环境间的能量交换。太阳辐射是影响植物能量平衡的主要因素之一。光照度直接影响植物体温的高低,在强日照下,植物的叶温可高出气温 10 ℃以上,有时可高出 15~20 ℃。肥厚的植物器官如肉质叶、肉质茎、果实和树干等,温度甚至会高出气温 20 ℃以上。即使是短暂的光照也会导致叶片温度升高,林下阴性植物受到光斑照射后,叶片温度能很快升高 8~20 ℃,致使叶片受到热害,甚至死亡。

1.1.2 光质对植物的生态作用

太阳辐射是一个连续光谱,植物的生长发育是在全光谱下进行的。生物圈接受的太阳辐射波长为 290~3 000 nm,其中,各光谱成分对植物的影响和作用不同(表 12-2)。400~700 nm 为可见光,所携带的能量足以推动光合作用的光反应,又不会破坏有机分子,称为光合有效辐射(Photosynthetically Active Radiation, PAR)。可见光中的绿光在光合作用中很少被吸收利用,而被叶片透射或反射,所以绿光被称为生理无效光。可见光以外的部分对植物也具有重要的生态作用,尤其是紫外光和红外光。

表 12-2 太阳辐射不同波长范围对植物生命的效应

光谱区	波长/nm	百分数/%	光合作用	辐射的效应		
				形态建成	光害	热
紫外线	290~380	0~4	不重要	轻微	重要	不重要
光合作用有效范围	380~710	21~46*	重要	重要	轻微	重要
红外线	750~4 000	50~79*	不重要	重要	不重要	重要
长波辐射	4 000~10 000		不重要	不重要	不重要	重要

* 取决于太阳的位置和云的多少。(引自 Ross, 1981)

光对植物的形态和结构有显著影响。黑暗中生长的植物,叶片小,缺少叶绿素,侧枝少、节间长,植株细弱呈黄白色,机械组织不发达,根系不发达等,称为黄化苗。在黑暗中生长而产生黄化苗的现象称为黄化现象(Etiolation)。黑暗中黄化现象的出现表明,光对植物正常的形态建成是必需的。研究发现,光对植物形态建成的作用是低能耗作用,与光强无关。而且,只有红光(650~680 nm)、远红光(710~740 nm)、蓝光(400~500 nm)和紫外光与植物的形态建成有关。通常把只需低能的光控制植物形态建成的作用称为光形态建成(Photomorphogenesis),也称为光控发育。光的调节作用几乎存在于从分子到个体水平,从种子萌发到种子形成的生长发育过程。其作用机理与多种光敏受体(Photoreceptors)有关,如光敏色素、隐花色素、紫外光-B受体等。

红光与远红光在光形态建成中的调控作用正好相反,红光对形态建成等的影响,可被随后的远红光处理所逆转。红光打破需光种子的休眠;远红光使种子保持休眠状态。红光抑制茎的伸长,促进分蘖;远红光促进茎伸长,抑制分枝。森林中处于林冠下生长的松柏科植物,其茎的伸长受林冠下的远红光促进,植物把较多的能量提供给茎尖,使茎尽快伸至林冠以获得更多的光照,因而抑制了分枝。

蓝光和紫外光对植物的生长有显著抑制作用。高山植物比较矮小,与紫外光丰富有关。紫外光分为UV-A(315~400 nm)、UV-B(280~315 nm)和UV-C(100~280 nm)三部分。其中,UV-B光量子的能量足以打断O₃分子中氧原子间的化学键,对植物细胞有一定的伤害作用。太阳辐射中的UV-B能被大气中的O₃分子有效地吸收,从而减弱到达地球表面的辐射强度。但是,在全球变化过程中,平流层臭氧的耗损降低了它对UV-B辐射的吸收作用,从而导致到达地球表面的UV-B辐射明显增强。这一现象引起了科学界广泛的关注。

不同波长的光能够促进光合产物以不同的方式转化储藏,因而不同波长下生长的植株体内有机物成分会有所不同。

1.1.3 光的周期性变化对植物的生态作用

地球表面的光照具有周期性变化,不仅一天中昼夜更替,而且一年中日长和夜长随四季不断变化。北半球夏季白昼长于夜晚,冬季白昼短于夜晚,“夏至”日长最长,“冬至”日长最短。在一定地区和一定季节,日长和夜长在年际间是固定不变的。许多植物只能在昼夜更替的环境中才能正常生长,当把它们置于连续不断的白昼中,新陈代谢就会出现紊乱。

自然界中,许多植物的种子萌发、植株开花、落叶休眠等不同生长发育阶段每年都在特定的季节进行,具有明显的季节性,这与光的周期性变化有密切关系。美国园艺学家Garner和Allard在18世纪20年代观察到美洲烟草在华盛顿地区夏季长日照下,植株生长高达3~5 m时仍不开花;如用黑布遮光以缩短日照时间后,夏季也能开花。冬季温室栽培时,株高1 m即可开花。但如果人工延长每天的光照时间,则保持营养生长而不开花。他们从这些实验中提出了美洲烟草的花诱导决定于日照长度的理论。后来发现,许多植物开花对一天中的日照长度都有一定的要求。一天中白天和黑夜的相对长度称为光周期(Photoperiod)。光周期不仅影响花芽诱导与开花,而且在种子萌发、茎的伸长、叶的生长、根和储藏器官的形成、休眠和衰老等植物个体生长发育中也已观察

到光周期的影响。植物对光周期的反应称为光周期现象(Photoperiodism)。

同样的生理过程或发育阶段在不同植物中对光周期的反应会截然不同。桦树种子只有在长日照下才能萌发,独行菜种子则只能在短日照下萌发。马铃薯的块根为短日照所诱导,洋葱鳞茎的形成却为长日照促进。短日照诱导一品红花芽形成并开花,菠菜则在长日照下才能开花。长日照抑制温带大麦的分蘖,却促进热带、亚热带起源的水稻分蘖。

植物光周期现象对日照长度的特殊要求,常常限制物种自然迁移和扩展,也是有些物种在异地引种时的主要障碍。因此,植物南北引种时,尤其要注意被引物种对光周期的要求。园艺生产中,则可利用人工控制光照时数,实现有些花卉的常年供应。

1.2 植物对光的生态适应

1.2.1 光强变化与植物的生态适应

1.2.1.1 植物对光强变化的适应

植物对不同的光照度会做出不同的反应。强光环境下植物的适应对策是提高对光能的接受和转换能力,并防止或减弱强光引起植物体升温和失水。光照强时,单位面积的光量子丰富,为了提高单位面积固定CO₂的能力,植物将更多的物质能量投入增加叶肉细胞,尤其是栅栏组织细胞的数量,叶片变厚。由于投入叶片面积扩展的物质能量减少了,叶片变小。同时,为了使到达叶肉细胞的光量子得到充分利用,必须有充分的CO₂能够进入叶片,因而气孔数量增加。提高单位面积固定CO₂能力与羧化酶数量和电子传输能力及电子受体数量的增加直接相关,叶片表现出具有较高的光合饱和点。强光条件下的植物,由于光照辐射能够满足其生长需求,营养和水分就可能是限制植物生长的主要因素。叶片以较厚的角质层反射过多的光线,减弱蒸腾失水。为补偿蒸腾作用造成的水分丢失,较多的生物量投入到了根部,使得某些植物根系发达。

而弱光环境下,植物则以捕获更多的光能和降低消耗为对策。光照弱时,单位面积的光量子数量少,为了能够捕获更多的光量子,植物一方面投入更多的物质扩大对光的接受面积,叶片变大。另一方面,由于进入单位面积叶片的光量子数量不多,不需要更多层的细胞接受,叶片内细胞层数少,叶片变薄。这样叶片大而薄,单位面积的呼吸消耗减少,不仅暗呼吸速率下降,光合补偿点也下降。弱光条件下植物减少根和茎的直径生长,增加高生长以尽快摆脱光照度不足的状况。此外,叶片数目减少,叶柄伸长,避免由于自我遮阴造成的光能捕获减少。

植物叶片具有一定的运动性能,可以改变叶片面对光线的角度,调节叶片对光能的接受量,最大可能地利用光能和避免过剩光能造成的光破坏。研究还表明,栅栏组织的叶绿体通过不同的运动排列方式来实现对光辐射的最佳吸收。强光胁迫下,叶绿体沿径向细胞壁排列,以尽量减少接收过量的太阳辐射;处于弱光条件时,叶绿体则充满整个细胞,以扩大接受太阳辐射的表面积。

在自然环境中存在光线不足的情况,也存在光强过剩的情况。例如,当森林形成大的林窗时,林下植物暴露在直射阳光下,植物吸收的光能超过其利用光能的最大能力,过剩光能会造成自由基等有害物质的积累,降低净同化效率和速率,造成光抑制,甚至光破坏。像沙漠植物等长期生活在强光环境中的植物,必须形成光保护系统来适应高

光强,避免高光的伤害。



资料框

植物对高光强的适应保护机制

植物对高光强的适应保护机制表现在形态、生理、生化等方面,主要集中在以下几个方面:

- (1) 植物叶片通过叶片表面的腺毛或绒毛调节对光能的反射,以减少过剩光能对植物体的伤害。
- (2) 热耗散消耗过剩光能,保护光合机构。
- (3) 利用抗活性氧的体系,降低和消除活性氧的伤害,并耗散掉过剩光能。
- (4) 有的植物通过光呼吸也可耗散过剩的光能。
- (5) 当有过剩光能出现时,光系统Ⅱ的捕光复合体(LHCⅡ)发生磷酸化,减少向光系统Ⅱ(PSⅡ)传递的光能,增加向光系统Ⅰ传递的光能,从而减少了光系统Ⅱ的过剩光能。

植物光合机构避免强光破坏的保护机制是多种多样的、相互联系的,形成了一个复杂的保护网。不同的保护机制可能因物种不同、生长经历和环境条件的不同,因而所起的作用不同。

植物长期生长在一定光照条件生境中,形成相适应的习性。如果光照突然发生较大改变,常常会对叶片或植株造成危害。光照度突然增加过大,由于太阳辐射的增热效应,会造成对叶片、茎干的灼伤。如果光照突然降低过多,将会导致植物体饥饿死亡。通过驯化,许多植物可获得非常宽的光照适应范围。

1.2.1.2 阳性植物、阴性植物和耐阴植物

长期生长在不同光强环境下的植物在形态结构和生理等方面产生了相应的适应,形成了阳性植物、阴性植物和耐阴植物三大以光强为主导因子的生态类型。

阳性植物(Heliophytes)是在全阳光照的环境中才能生长健壮和繁殖,在荫蔽和弱光条件下生长发育不良的植物。阳性植物多生长在旷野、路边,如蒲公英、薊、刺苋、槐树、柳树等。演替初期的先锋植物都是阳性植物。草原和沙漠植物及多数农作物也都是阳性植物。

阴性植物(Sciophytes)是在较弱的光照条件下比在强光下生长良好的植物。但阴性植物对光照的要求也不是越弱越好,当光照低于它们的光合补偿点时,也不能生长。阴性植物多生长在光照明暗、潮湿的生境,如背阴的山涧和森林中。铁线蕨、观音座莲等蕨类植物是阴性植物,凤仙花、冷水花、秋海棠、人参、三七、半夏也都是阴性植物。

耐阴植物(Shade-tolerant Plant)是在全光照条件下生长最好,尤其是成熟植株,但也能忍受适度的荫蔽或其幼苗可在较荫蔽的生境中生长的植物。它们既能在全光照条件下生长,也能在较荫蔽的地方生长,只是不同植物的耐阴性不同。树种中侧柏、胡桃,药用植物中的桔梗、党参、肉桂等是耐阴植物。演替晚期树种和顶级树种以耐阴植物居

多,如滇青冈、青冈、云杉等。

阳性植物、阴性植物长期生长在不同光强环境下,在形态结构和生理特征等方面产生了明显的分异。尤其是叶片有明显的区别(表 12-3)。

表 12-3 阳性植物、阴性植物的形态结构和生理特征比较

	项目	阳性植物	阴性植物
形态结构	叶片厚度	厚	薄
	叶肉细胞层数	多	少
	叶绿体	小	大
	气孔/面积	较大	较小
	叶柄维管形成	增加	减少
	叶表面角质层	厚	薄
生理特征	光合补偿点	高	低
	光合饱和点	高	低
	光抑制	无	有
	暗呼吸	高	低
生化特征	叶绿素/干重	大	小
	叶绿素 a/b	大	小
	RUBP 羧化酶	多	少

(资料来源:Boardman,1997)

阳性植物枝叶稀疏、透光性好,自然整枝良好。阴性植物有两种典型的树形,一种是形成较开阔的单层树冠,增加枝条的水平生长,枝条角度近于水平,减少高生长,叶片生长在枝条的两侧,并能加速自疏树冠下层的枝条,减少自我遮阴;第二种类型是个体较高,分枝性不强,形成紧凑的树冠甚至不分枝,树干瘦细,维持快的纵向生长,使之尽快脱离弱光环境。

同一株植物不同位置叶片也会表现出阳性植物、阴性植物叶片的特征,植冠的南向外层的叶片常表现出一些阳性植物叶片的特征,而植冠内部和北向的叶片常表现出一些阴性植物叶片的特征。

1.2.2 光的质量变化与植物的生态适应

在紫外线辐射强的地区,植物通过类黄酮等次生代谢物质的合成产生相应的保护反应;在形态解剖结构上,植物用于防御的资源增加,如增加表皮厚度、表皮腔中的单宁含量、外表皮酚醛树脂含量。

自然界的阴生环境多存在于森林内部,光谱中的蓝色成分较多,阴生植物的叶片为了提高细胞捕捉光量子的效率,不仅增加细胞中叶绿素的数量,而且叶绿素中吸收蓝光能力强的叶绿素 b 数量更多。

一些喜光、种子细小的植物,其种子都具有需光萌发习性。如种子细小的先锋植物,种子在远红光丰富的环境中保持休眠。当这些种子落到森林内部地面或土壤中后,由于林内丰富的远红光迫使它们保持休眠,一旦森林被破坏或出现林窗,它们马上萌发。许多杂草种子也是如此,它们可长期在土层中休眠,一旦被翻到地表则立刻萌发。种子需光萌

发的特性,使其避免在缺少适宜的光照条件下萌发,进而造成幼苗死亡和浪费种子。

1.2.3 光的周期性变化与植物的生态适应

1.2.3.1 植物对光周期的适应

在每日和每季都在变化的环境中植物能否生存下去,取决于能否成功地利用有利时机,避开不利环境。如生长在冬季温度很低的地方的植物,必须在低温到来之前及时地进行生理生化等方面的变化,以抵御即将到来的低温。冬季结束后,休眠的植株或种子及时地萌动和萌发,在春夏有利的生长季节中充分生长发育。

实现正确的变化节奏,就要求植物应具备准确的时间反应能力。在太阳辐射变化中,日照长度的变化最稳定和最显著。因此,日照长度变化是四季变化最可靠的指标。在植物长期对季节变化的适应过程中,形成了通过测量昼夜相对长短的变化来确认或预知即将发生的季节变化,在每年的一定时间开始或完成相应的生长发育反应,并为下一季节做好适应准备。

1.2.3.2 短日照植物、长日照植物和中性植物

按植物花芽形成对光周期的响应,可把植物分为短日照植物、长日照植物和中性植物。

短日照植物是指只在短日照条件下开花的植物,或在连续光照下也开花但被短日照促进的植物,如一品红、苍耳、紫苏、牵牛和夏菊等。这类植物如果适当地缩短光照,或延长黑暗可提早开花;相反,如果延长光照,或缩短黑暗可推迟开花或不能开花。短日照植物一般在秋冬季开花。

长日照植物是指只在长日照开花的植物或开花被长日照促进的植物,如紫菀、牛蒡、萝卜、小麦、大麦和菠菜等。这类植物如果延长光照,可提早开花;相反,如果缩短光照,则可推迟开花或不能开花。长日照植物一般在春季开花。

中性植物的开花不受日长控制,只要生活周期达到开花成熟状态即可开花,如蒲公英、番茄、黄瓜和四季豆等。这类植物的开花对日照长度要求的范围很广,一年四季都能开花。

短日照植物和长日照植物只有在短于或长于某一定日长时才能开花,这一日长称为临界日长。不同植物临界日长不同。长日照植物开花的临界日长度不总是长于短日照植物的临界日长度。因此,区分短日照植物、长日照植物不是根据它们的绝对临界日长,而是取决于它们是超过还是短于临界日长才开花(图 12-4)。

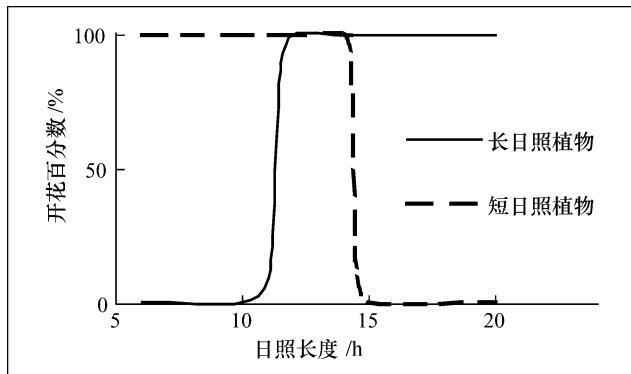


图 12-4 短日照植物、长日照植物光周期现象示意图

短日照植物和长日照植物开花需要一定临界日长。但这并不就是指它们一生都必须在临界日照长度下生长,而只是在发育的某一时期经一定数量的光周期诱导后才能开花。

不同植物生长、发育中光周期现象对日照长度的不同要求,主要与其原产地生长、发育季节的自然日照长度密切相关。短日照植物多起源于中、低纬度地区,长日照植物多起源于高纬度地区。此外,有些植物光周期现象的日长特征,还反映出地球陆地的变迁。

1.3 光合作用的不同碳代谢途径对环境的适应

大多数植物光合作用的碳代谢途径为 C₃ 途径。为了固定 CO₂,必须开放气孔让 CO₂ 进入叶片,而气孔开放又会导致大量的水汽蒸腾损失。在温度不太高、潮湿的环境中,这种情况不会成为生存的问题。但如果在强光、高温、干燥的气候条件下,大量蒸腾将导致失水,气孔被迫关闭,光合作用停止;或者由于气孔开度减小,进入叶片的 CO₂ 也随之变小,限制了羧化酶的活力。此外,叶片温度升高时,羧化酶的活性下降,而氧化酶的活性升高,植物的呼吸增强,净光合速率下降。因此,C₃ 植物不适宜在强光、高温、干燥的生境中生活。

在干燥环境中生活的植物具有其他的 CO₂ 固定途径,即 C₄ 途径和景天酸代谢途径(CAM)。

C₄ 植物中光合作用的光反应、暗反应分别在不同的细胞中进行,来自空气的 CO₂ 最初是在叶肉细胞中与磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)结合形成 4 碳的二羧酸(苹果酸或天门冬氨酸),4 碳的二羧酸运送至维管束鞘细胞后放出 CO₂,再通过 PCR 循环还原为糖类。PEP 羧化酶对 CO₂ 有较高的亲合性,因而 C₄ 植物可保持较低的内部 CO₂ 浓度,扩大了叶片内部与外部空气间 CO₂ 浓度差,提高了空气中 CO₂ 向叶内扩散的速率。与 C₃ 植物相比,C₄ 植物仅需较小的气孔开度就可获得相同的 CO₂ 交换量。由于气孔开度减小,水分丢失少,C₄ 植物保水效能更好。另一方面,叶肉细胞中 CO₂ 向维管束鞘细胞转运,使维管束鞘细胞中 CO₂ 的浓度可达到很高水平。这有利于羧化酶催化羧化反应,使植物可以将更多的太阳能转变为储存在糖类中的化学能。在光照强、高温、干燥的气候条件下,C₄ 植物光合速率远比 C₃ 植物高。此外,C₄ 植物具有聚集 CO₂ 的性能,使它们在低 CO₂ 的条件下也可保持高效的羧化反应。有的水生植物,如黑藻也以 C₄ 途径进行光合作用,使其在低 CO₂ 浓度的水中可保持较高的羧化效率。

CAM 植物光合作用在许多方面与 C₄ 植物相似,CO₂ 也经两次固定。C₄ 植物 CO₂ 的两次固定是同一时间在不同的细胞中进行,在空间上被隔开。CAM 植物 CO₂ 的两次固定却是在同一细胞内的不同时间进行,在时间上被隔开。CAM 植物多生活在高温、干燥、缺水的环境中,在温度较低、湿度较高的夜间开放气孔放入 CO₂ 进行第一次固定,而在高温、干燥的白天关闭气孔进行 CO₂ 的第二次固定。因此,CAM 途径大大降低了水分消耗,光合作用的水分利用率大大高于 C₃ 植物和 C₄ 植物,尤其适应于沙漠等白天高温、干燥、缺水的生境。

最近发现,有些水生植物,如苦草(*Vallisneria spiralis*)和水韭(*Isoetes howellii*)也是 CAM 植物。水体中 CO₂ 的移动较空气中慢得多,CO₂ 的吸收不易是制约水生植物光合作用的主要因素之一。水中 CO₂ 夜间比白天高,夜间更利于 CO₂ 的吸收。水生植物

以 CAM 途径进行碳代谢,对提高其生存、竞争力有利。

2 植物与温度的生态关系

植物的生理活动、生化反应都必须在一定的温度条件下才能进行,植物的发育有时也要靠特定温度诱导。不同植物对温度的适应能力差别很大,温度是制约植物分布的主要环境因子之一。

2.1 温度的生态作用

植物体内物质和能量代谢的生理生化过程是生长发育的基础,各个生理生化过程都受温度的影响。植物的正常生长要在一定的温度范围内才能进行,在此温度范围的低温阶段,随温度升高,生长加速,到一定限度,随温度升高,生长下降。因此,可用“最适温度”、“最高温度”和“最低温度”来描述植物的“基本温度”(Cardinal Temperature)要求。植物不同发育阶段、不同器官的基本温度不同;不同物种、同一物种的不同种群的基本温度要求也不同。同一物种在不同温度的生境有不同的生长势和竞争能力。

自然界中温度是变化的,有些是有规律的周期性的变化,如温度的昼夜变化和四季变化;也有偶然性的变化,如极端温度。植物的生长和发育除需要一定的温度量外,完成正常的生长周期还需要有一定的变温。这一方面是因为不同的生理过程和生长发育阶段有不同的温度需要,另一方面是有些植物的某些发育阶段的开始需要变温的刺激或诱导。

因此,温度对植物的生态作用表现在温度量和温度变化两个方面。

2.1.1 温度与植物的分布

自然状况下,冬季温度过低或夏季温度不足,限制了有些植物不能向高纬度或高海拔地区分布;夏季高温或冬季低温不足,则阻碍有些植物向低纬度或低海拔扩散。此外,植物需要在一定的温度以上才能开始生长发育,同时植物也需要有一定的温度总量才能完成其生活周期。一定时间内的温度总量也是限制植物分布的重要因素。

通常把一种植物生长发育期或某一发育阶段内,高于某一特定温度数值以上的昼夜温度总和,称为该植物或某一发育阶段的积温(Heat Sum)。积温可分为有效积温和活动积温两种。

有效积温是指植物生长发育期或某一发育阶段内的日平均温度,减去生物学零度,再乘以该时期天数,即:

$$K = (T - T_0) \cdot Y \quad (1)$$

式中, T 为该时期的平均温度; T_0 为生物学零度; Y 为天数; K 为有效积温。

所谓生物学零度是指在该温度值以下,植物不能生长发育。不同地区、不同植物种、不同品种,甚至不同发育阶段,生物学零度的数值可能是不同的。在积温的实际计算中,一般温带地区以 5 ℃ 或 6 ℃ 为植物的生物学零度,亚热带地区以 10 ℃ 为生物学零度,热带地区以 18 ℃ 为生物学零度来计算有效积温。

活动积温是指植物生长发育期或某一发育阶段内的日平均温度,减去物理学零度,

再乘以该时期天数,即:

$$K = T \cdot Y \quad (2)$$

式中, T 为该时期的平均温度; Y 为天数; K 为活动积温。

一种植物的整个生长发育期或某一发育阶段要求一定的积温量,而且植物整个生长发育期或某一发育阶段需要的积温量是一个常数(积温法则)。也就是说,对于某一植物(1)式中的 K 是一常数。(1)式可变形为:

$$T = (K + T_0 \cdot Y)/Y = K/Y + T_0 = KV + T_0 \quad (3)$$

式中, $V=1/Y$ 为植物的发育速度; T_0 为生物学零度或发育起点温度。

(3)式表示,温度与植物的发育速度呈直线关系。在植物生长发育适宜的温度范围内,温度升高,生长发育加快,完成生长发育的时间缩短;温度降低,生长发育减慢,完成生长发育的时间延长。

温度影响植物分布的最明显的表现是,从赤道到两极和由低海拔到高海拔的植被类型带状分布格局,即植被分布的纬度地带性和垂直地带性。不同的植物,限制其分布的温度也不同,有的受冬季低温的制约,有的受夏季高温的制约。这些差异导致了不同种类植物的分布区相互重叠的复杂格局,也导致了在相同温度条件下各地同类植被在总体特征上会有差异。

2.1.2 温度与植物的生长

温度对植物生长的影响首先表现在温度对光合作用的影响。温度是通过影响暗反应中的酶来影响光合作用,而光反应则几乎与温度无关。此外,温度还通过影响气孔开度影响光合作用。植物的光合作用只能在一定的温度范围内进行,高温和低温都降低光合作用。表现出光合作用也具有温度三基点,即光合作用的最适、最高和最低温度。一般把达到最大净光合速率值的90%以上的温度范围称为光合作用的最适温度范围。光合作用的温度三基点和最适温度范围因植物种类不同而有很大差异(表12-4),这种差异反映出各自生境或起源地的温度特点。

表12-4 在自然的CO₂浓度和光饱和条件下不同植物光合作用的温度三基点(℃)

植物种类		最低温度	最适温度	最高温度
草本植物	热带C ₄ 植物	5~7	35~45	50~60
	C ₃ 植物	-2~0	20~30	40~50
	温带阳性植物	-2~0	20~30	40~50
	阴性植物	-2~0	10~20	约40
	CAM植物夜间固定CO ₂	-2~0	5~15	25~30
木本植物	春天开花植物和高山植物	-7~2	10~20	30~40
	热带和亚热带常绿乔木	0~5	25~30	45~50
	干旱地区硬叶乔木和灌木	-5~1	15~35	42~55
	温带冬季落叶乔木	-3~1	15~25	40~45
	常绿针叶乔木	-5~3	10~25	35~42

(引自李合生等)

植物生长与温度也有很大关系。在一定的变温条件下更利于生长,尤其是昼夜变温。试验表明,昼夜变温对植物生长普遍具有促进作用,昼夜温度相等时生长较差(图12-5)。多数种类都要求昼温高、夜温低,但如果夜温过低又会对生长有抑制作用,甚至产生伤害。农业生产中的低温危害,多数都是由于夜温过低造成的。

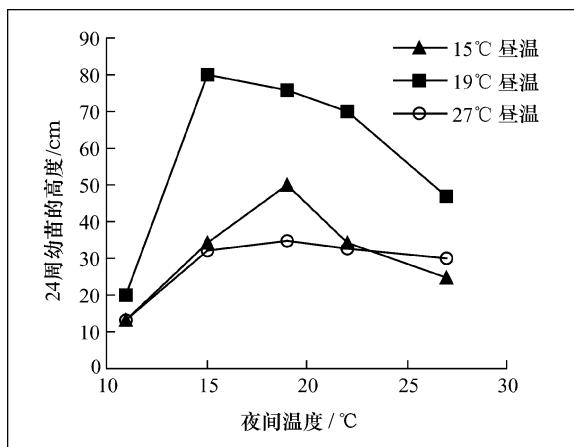


图 12-5 不同昼夜变温条件下北美红杉幼苗高生长的变化曲线(仿 Kimmins)

昼夜变温对植物生长的促进作用与代谢产物的积累有关。夜间温度下降,呼吸作用降低,消耗减少,光合产物的日净积累增加。

2.1.3 温度与发育

植物的生活周期是由多个生长发育阶段组成的,某一生长发育阶段又是在一定的温度范围才能进行。同时,完成生长发育阶段需要一定的温度累积。有时,特定的温度还是由一个生长发育阶段向另一个阶段转换的启动信号。因此,温度与植物的发育有密切的关系。

2.1.3.1 变温与种子萌发

有些种皮较厚的种子,可以在其生境中自然萌发。但将种子放在培养箱中恒定的最适温度下时,种子反而不萌发或萌发率很低。如设定为变温,种子则萌发较好或萌发率显著提高(图12-6)。另外,有些需光萌发的种子受到变温处理后,在黑暗中也能萌发。还有的种子需要在低温下经过后熟才能萌发,如蔷薇科植物中的苹果、桃、梨、樱桃等种子经过低温(5℃左右)处理1~3个月,萌发率可达90%以上。

2.1.3.2 春化作用

冬性一年生植物如在秋天播种,则当年发芽、生长,越冬后次年春天拔节开花。如

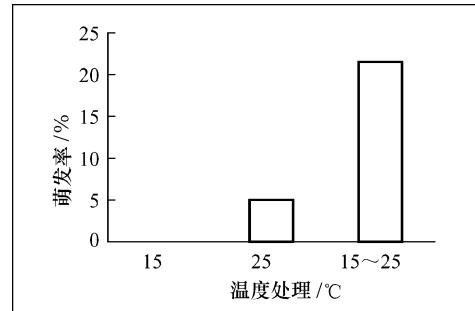


图 12-6 恒温、变温条件下滇青冈种子萌发率比较

果是在春天播种,接下来的夏天、秋天和冬天一直营养生长,不开花,到次年春天才开花。假如种子吸胀后进行一段时间的低温处理,就能当年播种,当年开花。这表明冬性一年生植物必须在其营养生长期经历一定的低温期,才能由营养生长阶段发育到生殖阶段。植物这种需经低温诱导才开花的过程称为春化作用 (Vernalization)。除了冬性一年生植物外,一些两年生植物和多年生植物的花芽形成和开花也有低温要求。

不同植物完成春化对低温的程度和持续时间有不同的要求。冬性、半冬性和春性三种类型的小麦,春化作用需要的低温和持续时间明显不同(表 12-5)。这种差异与其原产地的温度特点有关。

表 12-5 各类型小麦通过春化需要的温度和天数

类型	春化温度范围/℃	春化天数/天
冬性	0 ~ 3	40 ~ 45
半冬性	3 ~ 6	10 ~ 15
春性	8 ~ 15	5 ~ 8

在一些情况下,春化作用是质的效应,而在另一些情况下则是一种量的效应。例如,延长春化时间或适当降低春化温度可缩短植物达到开花的天数或提高开花率(图 12-7)。植物在春化过程结束之前,如果遇到较高的温度,则低温的效果会被减弱或消除。这种由于高温消除春化作用的现象称为脱春化作用或去春化作用 (Devernalization)。

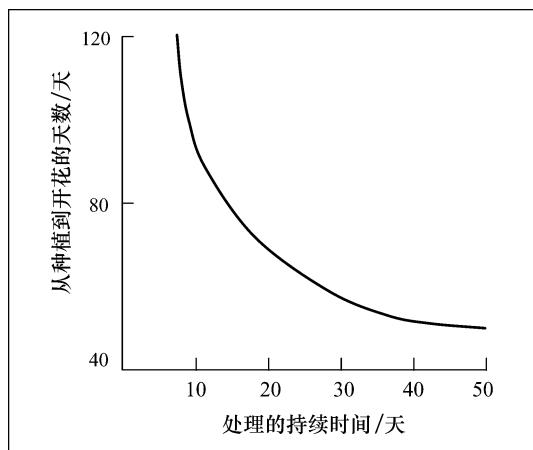


图 12-7 冬黑麦种子低温处理时间对开花的影响(仿李合生等)

不同植物感受低温春化的时期有差异。大多数一年生植物在种子吸胀以后即可接受低温诱导,也可以在苗期进行。而大多数二年生和多年生植物只能在幼苗生长到一定大小才能接受低温诱导,完成春化作用。

2.1.3.3 四季变温与植物生长发育

除赤道地区外,地球表面的温度在一年中有明显的季节变化,植物的发芽、生长、开花、结果、落叶、休眠等生长发育阶段都在不同的季节进行。温度条件也导致植物一年四季生长不均等,有的季节生长迅速,有的季节生长缓慢或停止。四季温度变化越分明,植物在外部形态和内部生理生化方面表现出季节变化越明显。常绿植物和落叶植物的形成,乔木树干的粗生长的强弱不同,木质部细胞大小有别,形成可标志年际生长的年轮线,都与四季温度变化有密切关系。

2.1.4 极端温度对植物的危害

2.1.4.1 低温对植物的危害

按照低温的程度以及植物对低温的反应,可将低温对植物的危害分为冷害和冻害。

(1) 冷害 冷害指零度以上的低温对植物造成危害,中、低纬度地区易发生冷害。植物遭遇冷害后,叶片变色,出现病斑及坏死,植株出现萎蔫,或自上而下枯萎。造成冷害的低温可影响到几乎所有的生理过程。低温状态下,植物叶绿素合成受阻,结构破坏,光合作用下降;形成层受损,物质运输受阻;根系吸水能力下降,水分平衡失调,地上部分干枯死亡;物质代谢的分解大于合成,蛋白质、糖类物质分解,并形成有毒中间产物;呼吸作用异常等。关于零上低温造成冷害的作用机理,目前普遍认为是,低温引起细胞膜系统损坏。

(2) 冻害 冻害指零下低温对植物造成的冻害,高纬度地区易发生冻害。零下低温对植物造成的冻害是由于植物体内形成冰晶,造成细胞膜破裂和蛋白质变性,或出现生理干旱引起植物受害。植物体内结冰有两种情况,一是细胞外结冰,二是细胞内结冰。

当温度逐渐下降至零下低温时,在细胞间隙里首先结冰,引起细胞间隙水势下降,而从水势高的细胞内吸水,细胞间隙冰晶不断增大,细胞不断失水,出现生理干旱。温度回升时,细胞间隙的冰晶融化,一些抗寒植物的细胞能及时吸回失去的水分恢复其生理代谢功能,细胞外结冰并不会伤害细胞。而冻害敏感的植物在细胞间隙的冰晶融化时,细胞不能及时吸回失去的水分,就会因长期处于生理干旱而死亡。

温度逐渐下降时,一般是细胞外先结冰,由此造成的细胞脱水是自然界植物受冻害的主要类型。我国西北地区果树冬季出现“抽条”现象就是冻害脱水的例子。

当外界温度突然降低或冬天温度发生波动而使植物体出现冻融交替时,会造成细胞内结冰。细胞内快速结冰时,一般先在原生质层形成冰,然后扩展到液泡。细胞内结冰破坏了原生质的精细结构,直接造成细胞致死性的损伤。

植物受低温的伤害一方面取决于温度下降的程度和低温持续的时间,还取决于温度下降的速度。温度越低,下降越快,持续时间越长,危害越大。不同生长发育阶段,发生冻害的温度不同。

植物冻伤后,温度快速回升会加剧伤害程度。因为冰融化太快,植物细胞不能及时地把水吸回细胞,而温度已升高,水分蒸发丢失,原生质变得更加干燥,使植物受害加剧。

有的树木木质部组织和休眠芽中的水分,当温度下降到-40℃以下才结冰。植物体内水分在零下温度才结冰的现象称为过冷现象(Supercooling)。植物具有过冷现象

是植物抗御寒冻的特性之一。

2.1.4.2 高温对植物的危害

植物受到高温危害后,叶片出现死斑,变褐;树皮开裂,受伤处组织形成木栓;配子异常而出现雄性不育,结实率下降,花序或子房脱落等。不同植物受高温伤害的温度值不同,玉米、油菜在50℃时10 min将受害死亡,而仙人掌在阳光下可耐受65℃的高温,有的细菌甚至能在100℃左右的温度下生存。多数高等植物的营养体当处于45℃时,将受到伤害死亡。

高温引起植物受害主要是由于高温损伤细胞膜系统和蛋白质的热稳定性。高温下蛋白质的氢键断裂,结构被破坏,其生物学功能丧失,致使生理代谢停止,有害物质积累。此外,高温会使细胞膜上产生一些孔隙,破坏膜的选择透性,引起离子渗透。蛋白质和膜系统的破坏必然导致生理代谢的紊乱。

高温下植物的光合作用和呼吸作用均受到抑制,由于光合作用对高温特别敏感,最适温度比呼吸作用的低。温度升高时,光合速率比呼吸速率下降得更早、更快,在一定的高温时,呼吸作用超过光合作用(图12-8),长期处于这种状态,植株将饥饿而死。高温还促进蒸腾作用,破坏水分平衡,使植物萎蔫枯死。

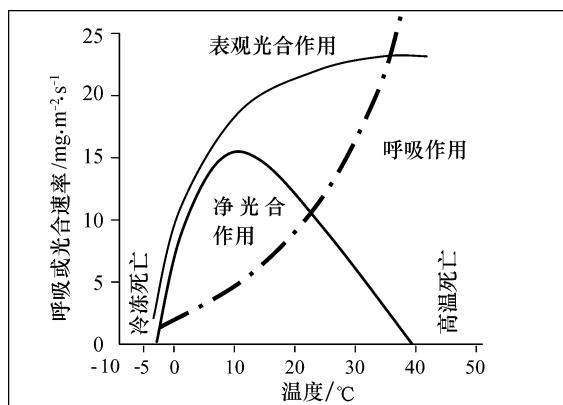


图 12-8 温度对瑞士石松光合作用和呼吸作用的影响(仿 Larcher)

2.2 植物对温度的适应

2.2.1 植物对温度周期性变化的适应

自然界中温度存在有规律的周期性变化,如昼夜变化和四季变化。植物在生长和发育方面都有一些相应的适应表现,它们只能在一定的昼夜变温或季节性变温下才能正常生长,植物的这种适应现象称之为温周期现象(Thermoperiodism)。

植物对温度周期性变化的适应是生长的不均匀和阶段性的表现。在温度有利的季节充分生长、发育,在温度不适于生长的季节则放慢或停止生长,提高抗性。植物的发芽、生长、开花、结果、落叶休眠等生长、发育阶段都是在每年相同的季节中开始、进行、完成,形成有规律的季节生长发育节律,即为植物的物候。

2.2.2 植物对低温的适应

高山和极地是地球上极端低温出现的生境,高山植物和极地植物形成了适应低温的特性。在形态上,以更多地获得太阳辐射热量,减少热量丧失;在生理上,避免冻害发生或减轻冻害损伤。为了获得更多的辐射热量,高山植物和极地植物叶片含有更多的深色色素,而且叶片保持与太阳光线垂直,以获得更多的辐射热量。高山植物和极地植物呈匍匐状、低矮的垫状或莲座状。研究发现,垫状生长的植物温度通常比周围气温高,也比开敞式生长的植物高。这是由于高山和极地等寒冷地区,地温常常比气温高,垫状植物可获得较多的地面远红外线。贴近地面风速降低,致密的冠层内空气流动性小,热量损失减小。高山植物和极地植物叶片密被柔毛,这些密毛导致在叶片表面形成流动性小的气层,阻止叶片与空气对流损失热量。芽具有鳞片保护。

绝大多数的植物是靠外界的热量提高体温,但也有的植物可通过生理发热来提高体温,如天南星科的臭松(*Symplocarpus foetidus*)。生长在北美的臭松开花期在2—3月,此时当地的气温为-15~15℃,植物体被雪覆盖。植物开花时,体温可维持在高于气温的15~35℃,以至于能把体表周围的雪融化。臭松的花期大约为14天,植物都维持在较高体温。这是由于臭松在营养生长期形成储藏大量淀粉的庞大根系,开花期把淀粉运输到地上部分,尤其是花器官。这些器官强烈的代谢活动伴有热量产生,提高了植物温度,避免花受冻害。由此看来,植物也会具有与温血动物相似的机能,当气温变化时,通过调节代谢速率的快慢,可改变热量产生的数量,使植株维持在相对稳定的体温。

低温来临之前或遇到低温时,植物可发生一些生理变化来避免或减轻可能受到的伤害。植物为提高抗低温能力而发生的适应性变化有:

- (1) 降低植株含水量,束缚水的相对含量增加,减少细胞和胞间结冰的可能性;
- (2) 减弱呼吸,消耗减少,维持细胞内的高糖分;
- (3) 增高脱落酸含量,生长停止,进入休眠;
- (4) 细胞内可溶性糖增加以降低冰点,提高原生质的保护能力;在细胞质表层增加脂肪,水分子不易透过,代谢降低,细胞内不易结冰,还能防止过度脱水;
- (5) 增加抗氧化系统的性能,如提高抗氧化酶的活性,提高对自由基和活性氧的清除能力。

有的植物经低温诱导可形成低温诱导蛋白,能降低细胞的冰点,缓冲细胞质的过度脱水。此外,植物体内也可能存在有抗冻蛋白,提高抗冻能力。

在霜冻到来之前,缓慢降低温度让植物得到抗冻锻炼,使植物逐渐完成适应低温的一系列代谢变化,植物的抗低温性能会得到增强。用植物生长调节剂处理,也可以提高植物的抗冻性。许多农业措施也能在一定程度上提高植物的抗寒性。如在生产上已用矮壮素(CCC)处理小麦、水稻和油菜等,提高了它们抗寒性能;适时播种、培土、增施磷钾肥、厩肥、熏烟、冬灌、盖草、地膜覆盖等也可提高抗寒性。

2.2.3 植物对高温的适应

地球上有植物分布的生境中,沙漠是极端高温环境。沙漠中生长的植物面临着严酷的高温挑战,它们必须避免高温导致体温过热的危害。

从沙漠植物可发现植物对高温的典型适应对策。沙漠植物避免体温过热主要有三种途径：①降低热传导；②增加空气对流降温；③减少辐射热能（图 12-9）。

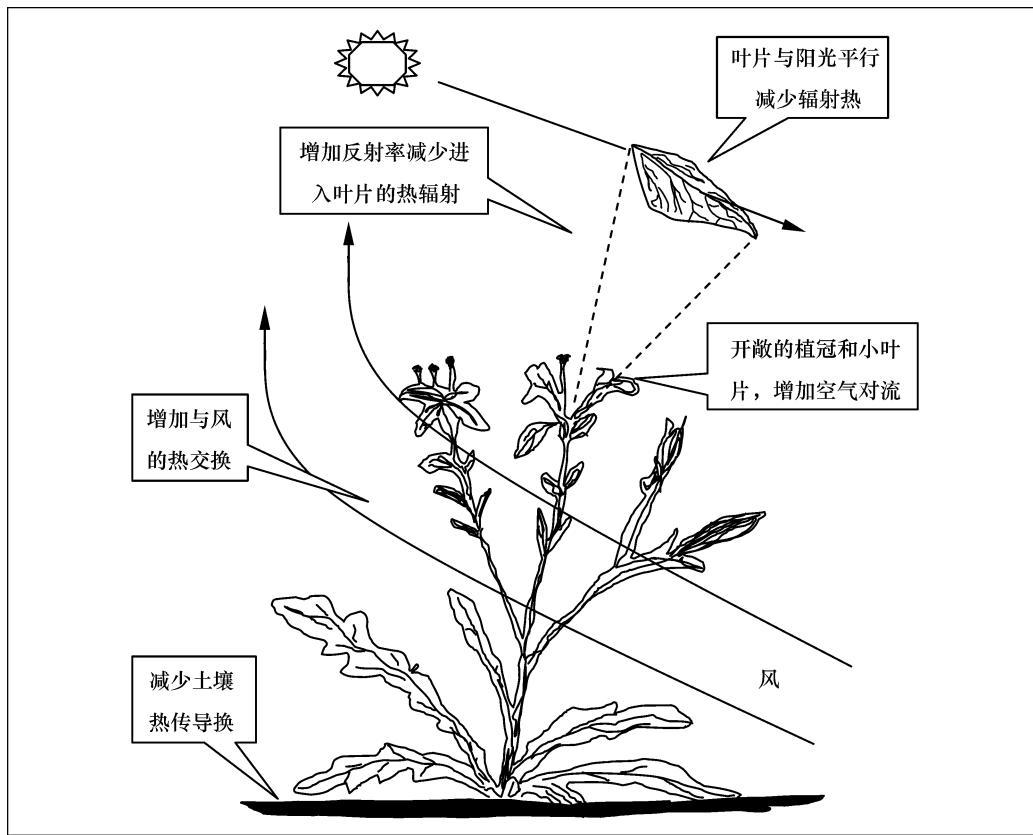


图 12-9 沙漠植物图示避免高温示意图(仿 Molles)

沙漠生境中，地表具有最高温度，夏秋中午可达 60~80 ℃。许多沙漠植物地上枝叶都尽量不贴近地面，减少吸收地面的热辐射。根系被一层由固结的沙粒形成的根套包裹，有一定的隔热作用，使根系免受灼伤。沙漠植物叶片小，叶量少，形成一种开敞的植冠，叶片周围的空气流动性大，有高效的风冷效果。

植物体减少太阳辐射的接受就可减缓体温升高。沙漠植物茎叶表面常覆盖白色短柔毛，可过滤或反射掉一部分太阳辐射。*Encelia farinosa* 夏季叶与冬季叶不同，夏季的叶表面密被短绒毛，冬季叶无毛。夏季叶比冬季叶能多反射掉 40% 的太阳辐射。中午光照最强时，有的沙漠植物将叶片卷起或使叶片与光线平行，减少单位面积叶片受到的辐射量。

抗高温植物其原生质束缚水含量较高，原生质的黏性大，高温时仍能保持较高的合成速率。沙漠植物有机酸代谢旺盛，丰富的有机酸可消除高温下蛋白质分解释放出的 NH_4^+ 的毒害。高温下诱导形成的热激蛋白，使植物表现出较好的抗热性。

与沙漠植物不同，其他生境中的植物只是有时短暂地遇到高温胁迫。这种情况下，

植物一般会通过加速蒸腾,以散热来降低体温。高温强光下具有旺盛蒸腾作用的叶片,其温度比气温要低。但当植物缺水时,就容易受高温的伤害了。

高温生境中,植物在面对高温胁迫的同时,还要面对水分胁迫。因此,沙漠植物所具有的避免体温过热的形态结构和生理适应,同时也具有减少水分丢失,维持水分平衡的功能。

3 植物与水的生态关系

水分既是植物体的组成部分,又是影响植物生长发育的重要生态因子。在自然界,水分是以三种形态存在:固态、液态和气态,它们对植物的生态作用是不同的。生境水分状况是限制植物分布的主要因素。生境水分状况一方面决定植物能否生存,另一方面决定生存植物的类型。

3.1 水对植物的生态作用

3.1.1 植物体内的水分状态

植物体内的含水量可用相对含水量来表示(Relative Water Content, RWC),指植物体或器官水分含量相对于植物体或器官最大持水量的百分数。

$$RWC = (W_f - W_d) / (W_t - W_d) \times 100\%$$

式中, W_f 为鲜质量; W_d 为干质量; W_t 为植物材料在黑暗条件下被水充分饱和后的质量。

植物相对含水量比干重含水量更能代表植物体内水分状况。植物干重含水量在不同器官中变化较大,且受储藏物质,如淀粉的影响。植物受到干旱胁迫时,叶片组织的水分亏缺越小,其抗旱性就越强。

植物体内存在器官间水分运动,植物与土壤和大气间也存在水分运动。水分运动的流向受水势控制,水分总是从高水势区域自动地流向低水势区域。水势是指特定系统中水的化学势能($J \cdot mol^{-1}$)与位于海平面纯水化学势的差,单位为 Pa 或 $J \cdot mol^{-3}$ 。海平面纯水的水势为 0,植物体内的水势一般都为负值。植物体中的水势是渗透势和压力势的代数和。水中的溶质越多渗透势就越低,植物水分中的可溶性物质越多水势也就越低。植物体内的渗透调节物质很多,主要的有钾离子、可溶性糖和脯氨酸等其他可溶性氨基酸。

3.1.2 水对植物的生态作用

水是植物体温的主要调节器之一。水分子具有很高的比热和气化热,在环境温度波动时,植物体内大量的水分可维持植物的体温相对稳定。在烈日暴晒下,叶片通过蒸腾散失气态水带走热量以降低体温,使植物免受高温伤害。蒸腾速度加快是叶片对气温升高的早期反应之一。

生境中水分的多少是影响植物生态分化方向的重要因素。不同水分状况下的植物,形成了与其生境水分数量相适应的形态、结构和生理过程,形成对水的不同依赖程度。由此,可将植物划分成水生植物和陆生植物等生态类型。

水能使植物保持固有的姿态。足够的水分可使细胞保持一定的紧张度,使植物枝叶挺立,便于充分吸收阳光和进行气体交换,同时可使花朵开放利于传粉。有些植物的器官可以在空间位置上有限地移动,称为植物运动(Plant Movement)。其中有的运动是由于细胞膨压的改变造成的。

陆生群落生境的水分状况对群落类型及结构有显著影响,大陆从沿海到内陆植被由森林到草原、戈壁荒漠的变化,就是植被对生境水分从充沛到干旱缺水的适应变化。

水对植物散布和基因交流具有一定作用。植物自身无运动能力,许多植物通过水的流动将繁殖体散布扩张出去。

种子萌发需要丰富的水分。水分是决定种子萌发的主要因素之一。

除水生植物外,大多数植物的生长需要适中的水分状态,生境中水分过多和过少都会损伤植物或致死。不同植物对水分有不同的适应范围,而且有的植物对土壤水分的要求与对大气水分的要求不完全一致。如有的兰科植物需栽培在土壤透水良好,但空气湿度大的生境。

土壤水分不仅影响光合速率的高低,还影响合成的物质在根与茎之间的分配。不同的土壤水分条件下,植株形成不同的根冠比(图 12-10)。在潮湿的土壤中,根系生长缓慢,根冠比小。土壤干燥缺水时,植株会将更多的地上合成物质投入地下根系生长,根冠比大。土壤水分还影响根系在土层中的分布和根的形态:土壤潮湿时,根系趋向分布在土表层,根毛减少;土壤干燥时,根系向下生长,深入土壤深层,根毛发达。

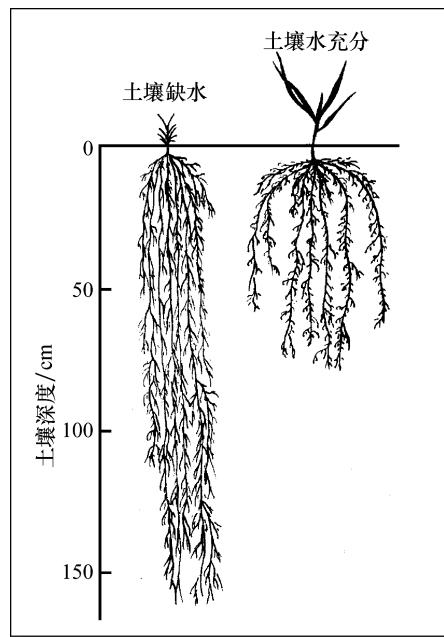


图 12-10 蓝茎冰草地上、地下部分对土壤水分的反映

土壤含水量影响物质代谢及产物的积累。土壤含水量减少时,植物体内的淀粉含量减少,但蛋白质、木质素、半纤维素增加。

除了对植物的直接生态作用外,水对改善生境中的其他生态因子,如土壤温度、气温也有重要作用。在作物栽培中,利用水来调节田间小气候是农业生产中行之有效的措施之一。



资料框

水对于生命的重要性与水的特殊物理化学性质有关。在已知的液体物质中,水的汽化热最高(在一定温度条件下将一定单位质量的物质从液相变化到气相所需吸收的热量),为 $2.45 \text{ kJ} \cdot \text{kg}^{-1}$ (25°C)。水的高汽化热使植物可通过蒸腾作用的冷却效应降低体温,避免高温伤害。

除液态的 NH_3 外,在所有的固态和液态物质中,水的比热容最高(单位质量的物质温度升高 1°C 所需的热量)($4.187 \text{ kJ} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$)。较高的比热容使水能在温度出现较小的升高或降低时,吸收或放出大量的热量。这使富含水的植物体在外界环境变化时自身温度变幅较小,具备一定的缓冲能力,有利于植物在温度多变的环境中生存。

水在 4°C 时体积最小,密度最大。结冰时体积增大,密度减小。由于冰的密度小于水,冬天冰浮在水面上,使下面的水层不结冰,有利于水生生物的生存。但水结冰时体积增大,会使植物细胞在发生冻害时受到机械损伤。

3.2 植物对水因子的生态适应

对于大多数陆生植物,生境中的可利用水量与植物的吸水速度和植物蒸发力是不平衡的,即植物经常处于引发水分不平衡的环境胁迫中。陆生植物为了生存,需要建立相应的对策。

3.2.1 植物个体的水分平衡

植物光合作用时,在 CO_2 进入的同时发生水分的蒸腾散失,水分损失是植物不可避免的。植物的生产量与耗水量成正比,相同碳代谢类型的植物,生长快、产量大的植物耗水失水也大。不同的植物或同种植物不同环境条件下的植株 CO_2 同化量与水分散失量的比例,即水分利用效率(Water-use Efficiency, WUF)会有所不同。水分利用效率通常有两种表达方式。一是生产力的水分利用效率,是指生产期间干物质(通常是地上部分)增量和耗水量的比值,耗水量可以仅指植物蒸腾总量,也可包括土壤蒸发。第二种是光合作用水分利用效率,指光合作用中 CO_2 吸收量和蒸腾作用耗水量的比值,通常是光合速率与蒸腾速率的比值。此外,由于光合产物中稳定性碳同位素 C^{13} 的含量与光合水分利用效率有较高的相关性,光合产物的 δC^{13} 值可作水分利用效率参数。

在正常情况下,植物一方面蒸腾失水,同时不断地从土壤中吸收水分补充。一般把植物吸水、用水和失水的和谐动态关系称为水分平衡。即:

$$\text{水分平衡} = \text{水分吸收} - \text{水分散失}$$

在植物的生命过程中总是处于维持体内水分平衡的动态之中。植物吸收的水分只有少量作为原料进入各种代谢过程被利用,绝大部分的水通过蒸腾散失。

植物吸水与失水的部分在空间上是分离的,因此只有当吸水、运输和失水三者协调适当才能维持良好的水分平衡。植物只有处于水分平衡时,才能进行旺盛的生命活动。水分过饱和或亏缺时,影响植物体内代谢正常进行,生长发育就会受抑制。

植物水分平衡是有条件的、暂时的和相对的,而不平衡则是经常的和绝对的。植物总是处于水分过饱和—平衡—亏缺的动态之中。植物必须具有一定的维持和调节功能,才可实现水分平衡。陆生植物在进化中,形成了利于保水的结构和多种水分调节机制。

陆生植物细胞对短期内水分的供应不足有两种不同的适应对策:有的植物细胞水分减少,有的则保持水分恒定。按植物体细胞维持水分平衡的不同对策,可将植物分为变水植物与恒水植物。

变水植物的含水量与生境的湿度相匹配。这类植物体由缺乏中央液泡的小细胞组成,当植物体脱水时,这些细胞非常均匀地皱缩起来,代谢活动减弱或停止,但原生质的细微结构不受破坏,细胞仍保持有生命力。当植物体再次吸收足量的水分后,植物从新开始正常的代谢活动。变水植物在某些藻类和干燥生境中的一些藓类、蕨类植物(如卷柏属)以及极少数的被子植物中可找到。花粉粒和种子中的胚是恒水植物的变水阶段。

恒水植物的细胞中央有一个大液泡。液泡内贮藏有水分而使细胞含水量在一定范围内稳定,原生质受外界水分变动的影响很小。大液泡的存在也使细胞失去了耐脱水作用的能力。恒水植物保持水分平衡的能力除依靠细胞内的中央液泡外,还与其身体表面保护性角质层和气孔调节作用以及庞大根系的存在有关。

对于短期暂时的水分匮乏,陆生植物个体维持水分平衡的主要对策是减小气孔开度,一天中出现最大蒸腾时减小或关闭气孔避免过多失水,即通过气孔调节机制维持水分平衡。

一般情况下,植物的吸水落后于失水,原因是蒸腾产生的吸水动力,由叶面传到根尖需要相当长的时间。另外,水分在根部运输受到的阻力比在叶片运输时要大。因此,即使在土壤水分充足的生境中,也会发生由于植株蒸腾失水出现暂时水分亏缺。生长季节天气晴朗的白天,植物的水分平衡几乎总是保持负增长,而在傍晚和夜间才得以恢复。

干旱地区的植物对于长期的水分短缺,除了有较强的气孔调节等生理适应对策外,还在形态和生活史等多方面形成特殊的适应对策。植物有的形成庞大根系增加吸水量,减小叶片面积,甚至退化消失,最大限度地减少蒸腾。同时,植物生长缓慢,降低水分需要量,以实现水分平衡。

3.2.2 群落的水分平衡

对于大多数植物群落地段,降水是植被唯一的水分输入途径。水分进入群落后,一部分贮存在群落中,大部分则通过植物蒸腾和土壤的蒸发及地表径流输出(图 12-11)。

群落地段的水分平衡可用下面的方程表示:

$$P_r = \Delta W_c + \Delta W_s + L_{TE} + L_E + L_{RP}$$

式中, P_r 为降水量; ΔW_c 为群落贮水量; ΔW_s 为群落地段土壤贮水量; L_{TE} 为植物蒸腾

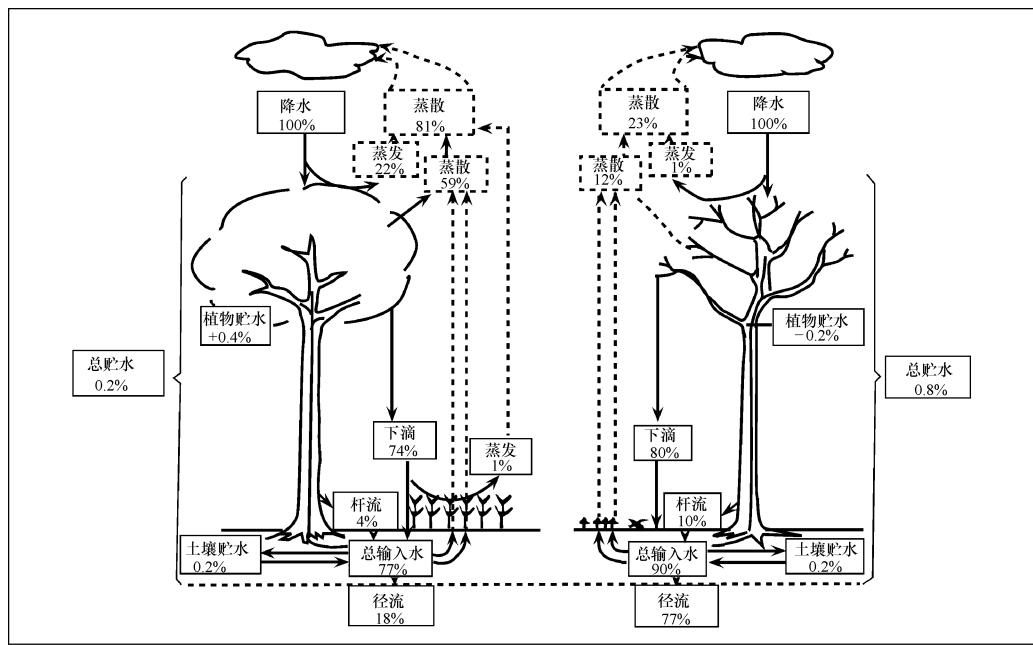


图 12-11 栎树群落在生叶和落叶期间的水分平衡示意图(仿 Schnock 1971)

量; L_E 为土壤的蒸发量; L_{RP} 为地表径流和下渗量。

上式可变形为:

$$\Delta W_C = P_r - \Delta W_s - L_{TE} - L_E - L_{RP}$$

自然条件下,水分的输入是不均匀的,因为降水量在时间上变幅很大,有时降水会多于蒸发和地表径流,有时降水不足,不能满足植物的需求。植物可用以保持水分平衡的降水主要是达到并渗入土壤的部分,而群落地段的降水并非所有都能达到地面,林冠截留的降水只有极少部分被叶片和树干吸收,大部分通过蒸发损失。但在经常发生雾的地区情况则不同,植物可从林冠截留的雾水获得足够的水分补充。达到地面的降水,一部分以地表径流输出而损失,能渗入土壤的只是其中的一部分,特别是强度较大的降水,大多不能及时下渗而以地表径流流走。地表径流输出的水量与降水强度、地形和土壤以及群落结构和地被物有关,单位时间降水量大、坡度大、土层紧实、植被稀疏、死地被物少的地段,地表径流输出大。群落的可利用水量为:

$$\Delta W_C = P_r - L_{TE} - L_E - L_{RP}$$

植物的蒸发和蒸腾是群落耗水的主体,群落的日耗水量与群落绿色部分的重量呈正比(图 12-12)。在相似的气候条件下,森林的日蒸腾量明显地高于草地,而草地又高于荒地。

由于群落内的小气候有利于限制蒸发作用,因而单个叶片的蒸腾速率随群落密度增加而降低。但随群落密度增加(叶面积指数增加),群落的蒸发蒸腾量也会增加。从图 12-13 可看出,单个叶片的蒸腾量、群落的蒸发蒸腾量随群落密度的变化而有不同比例。除降水外,有的群落还可以通过地下水、溪流以及灌溉得到水分输入。

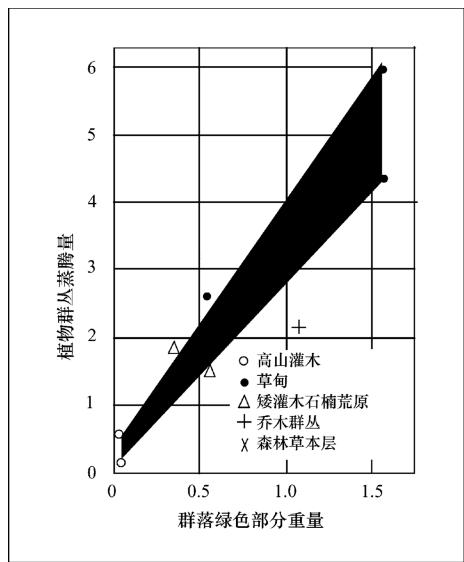


图 12-12 植物群落日耗水量与群落绿色部分重量的关系 (Pisek & Cartellieri, 1941)

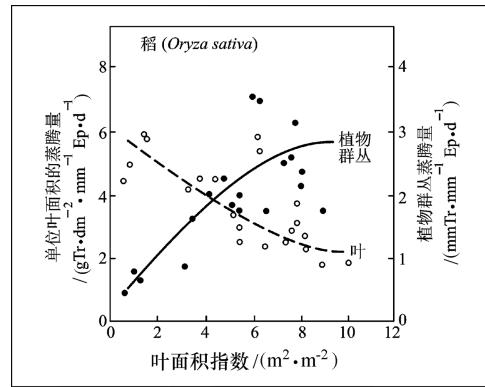


图 12-13 水稻叶面蒸腾量和群落蒸腾量的关系

3.3 以水分为主导因子的生态类型

3.3.1 水生植物

植物体的全部或部分适宜生长在自由水中的植物, 称为水生植物 (Hydrophyte)。水环境中氧含量低, 大多数水生植物具有特别的内腔和特殊的细胞排列, 构成叶、茎和根相连通的通气系统。使茎叶中的氧分子能向根部运动, 改善在缺氧环境中根部的含氧量。水生植物体内的通气系统有两种, 开放式通气系统和封闭式通气系统。开放式通气系统通过叶片气孔与大气直接相通, 如荷的通气系统。生长在水下的水生植物, 体表没有气孔结构, 体内通气系统为封闭式。封闭式通气系统既可贮存呼吸作用释放出的 CO_2 , 提供给光合作用, 又可贮存光合作用释放出的 O_2 , 提供给呼吸作用。淡水水生植物生活在低渗的环境中, 植物还具有调节渗透压的能力。海水中的水生植物生活在等渗的环境中, 不具调节渗透压的能力。

按植物体沉没在水下的多少, 可将水生植物分为沉水植物、浮叶植物和挺水植物三类(图 12-14)。

(1) 沉水植物 沉水植物在大部分生活周期中, 植物体全部沉没在水下, 根生于水下底基中, 如金鱼藻、弧尾藻和黑藻等。沉水植物的根、茎、叶由于适应水生而退化, 根的维管束退化减弱了根系的吸收功能; 茎中缺乏木质和纤维组织, 柔软有弹性; 叶片薄, 多呈带状或丝状, 有异叶现象。水中光照弱, 沉水植物细胞叶绿体大而多, 集中于表面。沉水植物无性繁殖比有性繁殖发达, 有性繁殖以水媒为主。

(2) 浮叶植物 浮叶植物的茎、叶浮在水面, 根固着或自由漂浮, 如菱、荇菜、睡莲和凤眼莲、浮萍等。浮叶植物分根生浮叶植物和自由浮叶植物。根生浮叶植物叶片漂

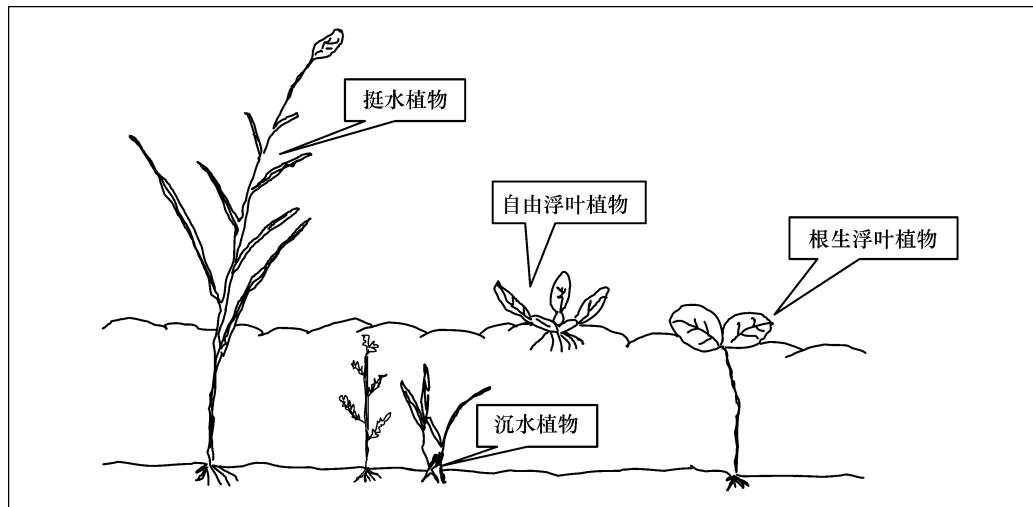


图 12-14 三种水生生态类型示意图

浮于水面,叶片两面性强,气孔通常分布在上面;叶片有沉水的叶柄或根茎与生于底基的根相连,沉水部分气道发达。自由漂浮的植物根系漂浮退化或悬垂在水中;叶片或茎的海绵组织发达,浮力大;植株漂浮不定。

(3) 挺水植物 挺水植物的根着生于水下底基中,茎直立,光合作用部分处于水面上,如芦苇、香蒲等。根、茎通气道发达;茎叶角质层厚。挺水植物有充分的水分供应,光合器官暴露在空气中,既接受到充足的光照,又有丰富的CO₂供给,具有较高的生产率。

3.3.2 陆生植物

陆生植物生长地水分状况十分多样,可按植物的适应特征,分为湿生、中生和旱生植物三种类型。

(1) 湿生植物 湿生植物是适宜生活在水分饱和或周期性水淹的地段,具有抗水淹能力,不能忍受长时间缺水。沼泽中基本上都是湿生植物,还有如水稻、灯心草等。

(2) 中生植物 中生植物是适宜生长在水湿条件适中的生境,是种类和数量最多、分布最广的陆生植物。

(3) 旱生植物 旱生植物能忍受较长时间干旱,具多种适应干旱的形态结构特征和生理生化特性,有较强体内水分平衡调节功能,又可分为少浆液植物和多浆液植物。

少浆液植物叶片缩小,气孔小而数量多,下陷于叶面,叶面密被柔毛或卷叶,以减少太阳辐射,降低蒸腾强度。这类植物的根系特别发达。生长在北美的蜿蜒牧豆(*Prosopis flexuosa*),根系深达53 m。在腾格里沙漠观察到一株花棒(*Hedysarum scoparium*),地上部分高1.5 m,根系向四周辐射,半径达15 m,或裸露地表,或深入0~50 cm的沙中,根系的吸收面积约为700 m²。细胞原生质渗透压高,含水量少。

多浆液植物则根、茎、叶的薄壁组织转变为发达的肉质贮水组织,能够贮藏足够的水。一株高大的*Carnegiea gigantea*体内贮水量可达几吨。多数多浆液植物的叶片退化

而由绿色的茎代行光合作用,而碳代谢途径为景天酸代谢途径;气孔大而数量少,体表有厚的角质层,蒸腾速率比中生植物低。

3.4 植物对极端水分条件的适应

3.4.1 植物的抗旱性能

植物抗旱性能主要取决于植物逃避干旱的性能和耐旱性。逃避干旱的性能是指植物在干旱生境中通过增加吸水和减少水分丢失而逃避干旱的能力。耐旱性是指植物所特有的原生质忍受失水的适应能力。大多数维管束植物的耐旱性能是有限的,因此植物的抗旱性能主要取决于它们逃避干旱机制的效率。植物逃避干旱的方式有:

- (1) 缩短生长发育期逃避干旱季节,以休眠种子度过干早期,或旱季落叶以减少水的需要量;
- (2) 改善吸水性能,通过降低水势提高吸水能力,延伸根系扩大吸水范围;
- (3) 减少水分丢失,增加角质层的厚度,及时关闭气孔阻止蒸腾;缩小蒸发表面;光合作用以景天酸代谢途径进行,提高水分利用效率;
- (4) 贮存水分并增加输水能力,只要有水分就大量吸收贮存,保持体内充足的水分状况。

植物减少水分丢失、保存水分最有效的途径是减少蒸腾。植物的持水性能可用叶面积与根面积或根长的比例大小来衡量。单位根面积或根长与叶面积比例越大的植物,失水量越大,抗旱能力差。当植物出现暂时缺水时,萎蔫是减少水分丢失最迅速、最有效的生理反应。植物在萎蔫状态下,失水仅为正常状态的30%~10%。

植物对干旱的形态结构和生理适应特征见表12-6。

表12-6 植物对干旱的形态结构适应和生理适应特征

形态结构适应	生理适应
茎体积变小	细胞糖分增加
根系伸展范围大	细胞液浓度增大,渗透势降低
叶面积变小,叶片变厚	细胞含水量减少
叶片细胞变小,细胞壁增厚	单位面积的光合作用加快
气孔变小,数目增加,气孔下陷	单位面积的蒸腾速率提高
叶片被毛	原生质的渗透性增加,亲水性高
叶表面角质层加厚,且脂类物质含量增加	气孔开闭对光照、水分变化敏感
叶肉栅栏组织发达,海绵组织发育不明显	CAM途径
细胞变小	短寿命或长寿命
木质化程度增加	脱落酸增加,气孔关闭

3.4.2 植物抗涝性能

土壤水分过多对植物产生的伤害称为涝害。但是,水分过多对植物的危害并不在于水分本身,而是因造成缺氧进而产生一系列危害。植物的抗涝性能大小取决于其形

态和生理过程对缺氧的适应能力。

发达的通气系统是强抗涝性植物最明显的结构特征。通过发达的通气系统可将地上部分从空气中吸收的 O_2 输送到缺氧部位。水稻与小麦是抗涝性能有明显差异的两种作物。水稻可以生长在淹水的田中。小麦则不能在长期淹水的田地生长。水稻幼苗的皮层细胞呈柱状排列, 细胞间空隙大。小麦幼苗的皮层细胞呈偏斜状排列, 细胞间空隙小(图 12-15)。成长之后, 小麦根结构不发生变化, 水稻根皮层内细胞大多数崩溃, 形成通气组织(图 12-16), 便于接受叶片吸收的 O_2 。

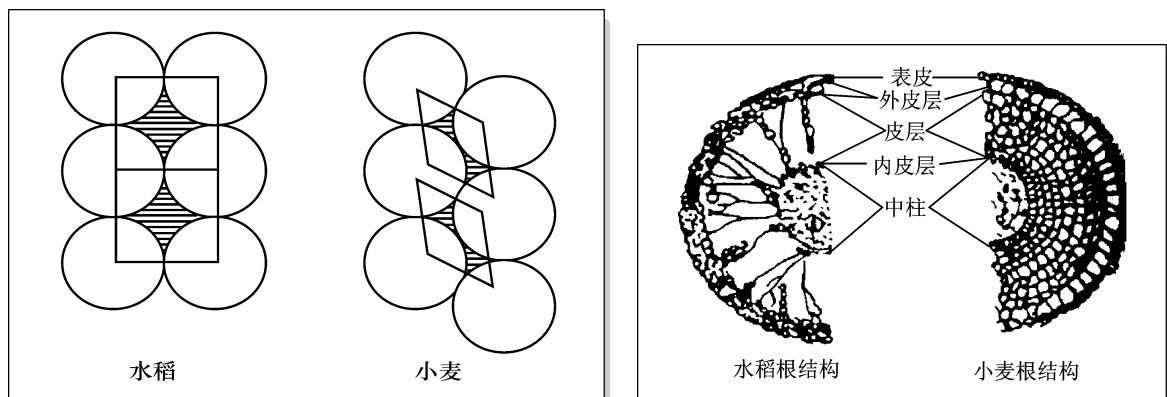


图 12-15 水稻与小麦的根皮层细胞排列示意图

(仿李合生)

图 12-16 水稻与小麦的根结构示意图

(仿李合生)

淹水可引起植物体内乙烯含量显著增加。乙烯在体内的大量积累可刺激通气组织的发生和发展, 还可刺激不定根的生成。有些植物水淹后改变呼吸途径, 开始缺氧刺激糖酵解途径, 以后转变为磷酸戊糖途径占优势, 消除糖酵解有毒物质的形成。

4 植物与土壤的生态关系

土壤是大气和生物长期作用于岩石表层而形成的产物, 是提供陆生植物生活必需的水分和养分条件的基质。植物与土壤之间进行着频繁的物质交换, 彼此有着强烈的影响。不同植被下发育形成不同的土壤, 不同性质的土壤有相应的植物生态类型。

土壤是由矿物质、死有机物、植物根系、土壤动物、土壤微生物、土壤水和土壤空气组成的固相、液相和气相三相系统。

植物可以多种途径获得生长发育必需的养分, 但土壤是植物养分的重要提供者。土壤养分的供应状态常常决定了植物养分需求能否得到满足, 直接决定植物能否生存, 以及生长发育的好坏。

土壤具有像海绵一样的功能, 可吸收和贮存水分, 保证供给植物利用。在相同降水的地区, 各类土壤的不同吸水和保水能力形成了不同水分供应状态, 导致了对水有不同要求、具不同耐旱能力植物在异地各自生长。

植物的生长发育需要土壤经常不断地提供给一定的水分、养料、温度和空气。土壤及时地满足植物对水、肥、气、热要求的能力，称为土壤肥力。土壤中水、肥、气、热四大肥力因素不是孤立的，而是相互联系和相互制约的。肥沃的土壤能同时地满足植物对水、肥、气、热的要求。

4.1 土壤的性质与植物的生态关系

4.1.1 土壤的物理性质与植物的生态关系

4.1.1.1 土壤结构与质地

土壤是由许多大小不同的土粒和存在于土粒间的大小孔隙中的水分及空气，按不同的比例组合而成的一个统一体（图 12-17）。

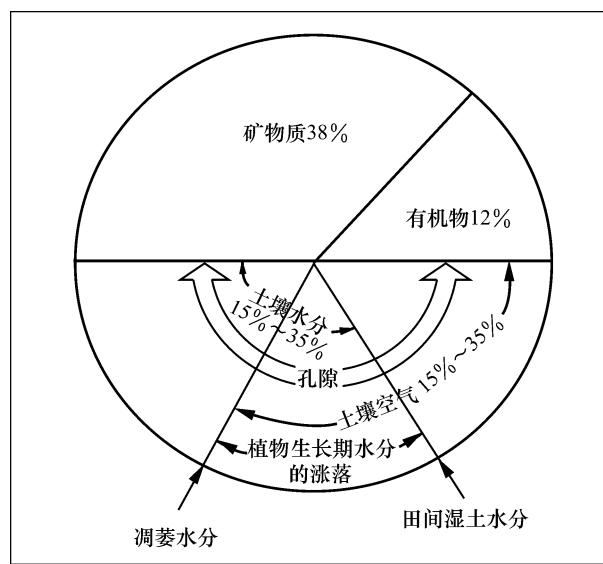


图 12-17 土壤组成成分(容积百分比)(熊毅, 1997)

不同的粒级混合在一起表现出来的土壤粗细状况，称为土壤质地，也称土壤机械组成。土壤质地的分类是以土壤中各粒级含量的相对百分比为标准。国际上土粒粒级的划分有多种标准，各国土壤质地分类的标准也不同。一般划分为砂土、壤土和粘土三大类，其中砂土主要由大粒级组成，粘土以小粒级为主。

土壤结构是指土粒相互排列、胶结在一起而成的团聚体。土壤的许多特征，如水分运动、热传导、通气性、容重和孔隙度等都深受结构的影响。土壤的结构类型有片状结构、珠柱状结构、珠状结构、角块状结构、团块状结构、粒状结构和团粒状结构。一个土壤剖面可以是单一结构型，更常见的是两种以上的结构并存。土壤的结构类型与质地有关，其形成还需具有胶结物质的胶结作用和成型的外力推动。

土壤结构和质地直接影响土壤空隙的大小、多少及分布，对土壤的水、气、肥、热等性能有较大影响。因此，土壤结构和质地影响着植物的生长发育，尤其是对植物的根系有重要影响。砂质土壤通气性好，透水性强，植物根系易于发展，根毛发达。黏性土壤

通气透水性差,植物根系不易伸展,根毛少。在土壤结构类型中,团粒结构的土壤可达到对植物生长发育最有利的水、气、热、肥状态。因此,团粒结构是土壤肥力高的一种表征。

4.1.1.2 土壤水分

土壤水主要来自降水和地下水。水进入土壤后,受重力、分子引力和毛管力等的作用,形成不同的存在形态和运动形式,进而通常把土壤水划分为气态水、固态水、束缚水和自由水四大类:气态水是存在于土壤空隙中的气态水分,固态水是土壤水冻结形成的冰晶,束缚水是指被土壤颗粒或土壤胶体的亲水表面紧紧吸附的水分,还有参与矿物晶格形成或存在于晶格中的水分。植物一般不能吸收利用固态水和束缚水。自由水是土壤中可运动的液态水,又分毛管水和重力水。

表示土壤保水性能的指标有两个:最大持水量和田间持水量。最大持水量又称最大含水量,指土壤中所有孔隙都充满水分时的含水量。田间持水量是指毛管孔隙中保持的水量。

土壤中的水分只有一部分是植物可吸收利用的,称为土壤有效水。土壤水分的有效性主要受土壤质地、结构和有机质等的影响。不同质地土壤的水分有效性见图 12-18 所示。

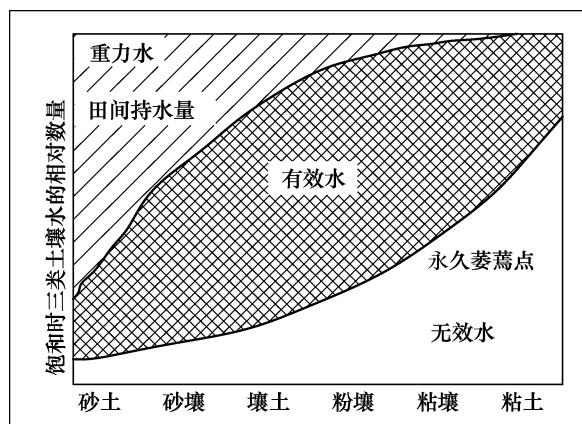


图 12-18 不同质地土壤的水分有效性

土壤水分对植物生长的意义有以下几个方面:

(1) 植物所需要的水分绝大部分来自土壤水分。土壤水分过少时,植物会受到干旱胁迫。土壤水分过多时,土壤空气减少,阻碍根系呼吸和吸收,并使根系腐烂。土壤水分过多还能使溶于水中的养分随水流失,降低肥力。

(2) 土壤水分是向植物供给养分的媒介,各种养分只有溶于水后,才能被植物吸收利用。

(3) 土壤中矿物养分的溶解和转化,有机物的分解与合成,都只在有水分存在和参与下才能进行。

(4) 土壤水分能调节土壤温度。

4.1.1.3 土壤空气

土壤空气主要来自大气,存在于未被水分占据的土壤孔隙中。由于土壤生物生命活动的影响,土壤空气中的CO₂高于大气,O₂低于大气。另外,水汽含量比大气高,还可能含有甲烷、碳化氢和氨等。

土壤空气中的CO₂含量是大气中的几十到几百倍。通常,一部分不断扩散到近地面空气,被植物叶片吸收;一部分可被根系直接吸收。但是,当土壤通气不良,CO₂积累过多时,会抑制根系生长和种子萌发,使根系不能扩展,缺乏根毛,阻碍根系的呼吸和吸收功能。严重时对植物会产生毒害作用,甚至因呼吸窒息而死亡。

大多数植物不能直接利用土壤空气中的分子态氮,只有固氮微生物能固定游离氮,并将其转化为化合氮。固氮微生物有两类:一类是共生固氮微生物,主要是与植物共生的根瘤菌;另一类是非共生的固氮微生物。

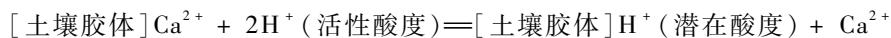
土壤通气性程度影响土壤微生物的种类、数量和活动情况,从而影响土壤肥力和植物营养状况。在土壤通气不良条件下,好气微生物的活动受到抑制,减慢有机物的分解与养分的释放速度,供应植物的养分减少。土壤过分通气,好气微生物过于活跃,有机物迅速分解并完全矿化,植物如果不能及时利用,就会流失,而且会减少腐殖质的形成,影响土壤的长期肥力供应。

4.1.2 土壤的基本化学性质与植物的关系

土壤的基本化学性质包括土壤酸度、土壤有机质、土壤矿质元素。

4.1.2.1 土壤酸度

土壤酸度是土壤化学性质特别是盐基状况的综合反映,土壤溶液中的氢离子浓度直接影响土壤酸度。土壤中氢离子以两种形式存在:一种是存在于土壤溶液中,由此引起的酸度,称为活性酸度,通常以pH表示;另一种是吸附在土壤胶体表面的H⁺和Al³⁺引起的酸度,称为潜在酸度,通常它们只有在被其他阳离子交换转入土壤溶液后才显示酸度。活性酸度和潜在酸度经常处于动态平衡状态,当土壤溶液中氢离子浓度减少时,土壤胶体所吸附的氢离子会解离补充到溶液中;当土壤溶液中氢离子浓度过多时,有一些会被土壤胶体吸附转变为潜在酸度。其平衡状态可用下式表示:



土壤酸度决定着矿质元素的溶解度和分解速度,对土壤的肥力性质有深刻的影响。图12-19表示各种养分有效性随pH而变化的关系:土壤pH在6~7的微酸状态时,养分的有效性最高,对植物生长最适合。在强碱性土壤中容易发生Fe、B、Cu、Mn和Zn等的缺乏,在酸性土壤中容易发生P、K、Ca和Mg的缺乏。土壤酸度还通过影响土壤微生物的活动而影响养分的有效性。在酸性土壤中细菌对有机质的分解作用减弱,固氮菌不能生活。此外,有些病菌则在酸性或碱性土壤发生。

4.1.2.2 土壤有机质

土壤有机质是指土壤中的各种含碳有机化合物,包括动植物残体、微生物体和生物残体的不同分解阶段的产物,以及由分解产物合成的腐殖质等。土壤腐殖质是有机质分解后再缩合或聚合而成的一系列黑褐色高分子有机物。

土壤有机质含有丰富的营养元素,通过不断分解供植物吸收利用。养分以腐殖质

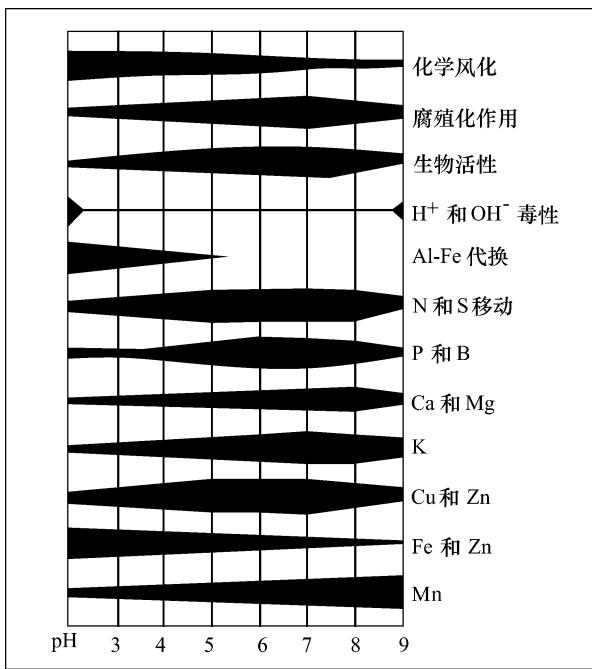


图 12-19 土壤 pH 对养分有效性的影响

形态存在,有利于养分保蓄。

土壤有机质具有离子代换作用、络合作用和缓冲作用。可大量吸收保存养分,避免淋溶损失。有些无机矿物自身溶解性较差,如 Ca、Mg、Fe、Al 等,有机酸与它们形成稳定的络合物,能提高它们的溶解度。土壤有机胶体是具有多价酸根的有机弱酸,其盐类具有两性胶体的作用,有很强的缓冲酸碱化的能力。

土壤有机质几乎对所有的土壤物理性状都有良好的影响。腐殖质是很好的胶结剂,使土壤形成良好的团粒结构,使土壤通气疏松,减少黏性。腐殖质色暗,可加深土壤颜色,增强土壤的吸热能力。同时,由于其传热性小,有利于保温,缓和土壤温度变化。

土壤有机质中有一些物质对植物生长发育起激素作用,如维生素 B₁、B₂,吡醇酸和菸碱酸等。土壤微生物还形成抗生素,对植物生长发育有促进和保护作用。但是,土壤有机质中也有一些对植物生长不利的物质,如香草醛、安息香酸、香豆素和二氢固醇酸等。

4.1.2.3 土壤矿物质元素

土壤矿物的各种无机元素,是土壤的主要组成物质,其种类和数量,随母质的类型、风化强度和成土过程的不同而异。O、Si、Al、Fe、Ca、K、Na 和 Mg 等元素在土壤中普遍存在,数量占据 98% 左右。其他元素总共不到 2%,每种元素的含量一般不超过千分之几,有的只是百万分之几。

不同植物对元素的需求在种类和数量方面有所不同。有 13 种元素是植物生长发育都需要的,其中大量元素有 7 种(N、P、K、S、Ca、Mg 和 Fe),微量元素 6 种(Mn、Zn、

Cu 、 Mo 、 B 和 Cl)。还有一些元素仅为某些植物必需,如豆科植物需 Co , 薏科植物需 Na , 蕨类植物需 Al 和 Si 等。土壤中 98% 的养分通过矿物的风化作用和有机物的矿化作用缓慢地转变成可利用态。可利用态的养分有少部分溶解在土壤水分中,多数被吸附在土壤胶体上。植物根系通过以下的途径从土壤中摄取养分(图 12-20)。

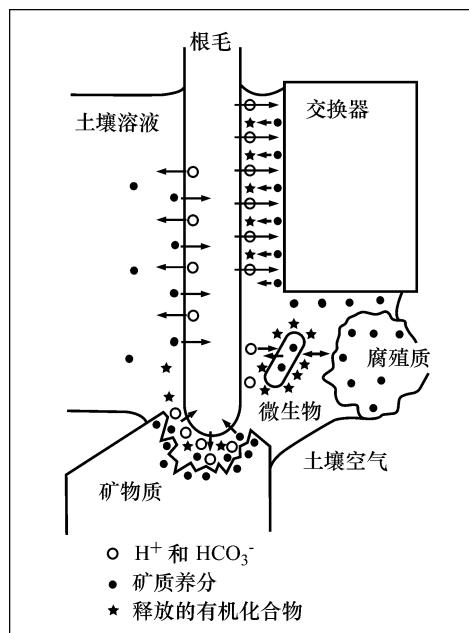


图 12-20 土壤中矿物元素的移动和根对元素的吸收示意图(仿 Finek)

- (1) 从土壤溶液中吸收养分离子;
- (2) 根系呼吸的 CO_2 溶于水中释放出 H^+ 和 HCO_3^- , 促进根系交换吸收被吸附在粘土颗粒和腐殖质胶体上的养分离子;
- (3) 通过根系排放 H^+ 使固定在化合物中的养分元素活化释放出来, 与有机酸形成络合物溶于水中, 随水分被吸入根系。

植物对元素的吸收既发生在沿高浓度向低浓度方向,也发生在逆高浓度向低浓度方向。植物可把土壤中浓度非常低的元素不断吸收富集,在植物体内达到比土壤中高几倍甚至几百倍的浓度。植物对元素的吸收具有一定的选择性,可以优先吸收它们需要量大的某些元素,但却不能完全排除它不需要,甚至有害的元素。植物对矿质元素吸收的特征,是植物对矿质元素吸收中被动吸收和主动吸收相互作用的结果。

4.1.3 土壤的生物性质与植物的关系

土壤微生物生命活动中产生的生长素和维生素类物质,直接影响植物生长。这些物质有的可以作为高等植物的营养,对种子萌发和植物正常生长发育起了良好作用,如维生素 B_1 、 B_6 能促进根系发育,生长素(如赤霉素)能促进植物生长发育,抗菌素能增强植物的抗病性等。所以,它们在植物整个生长发育过程中,是植物强大的活化因素。

某些微生物在不同程度上,具有抑制病毒和致病细菌、真菌的作用,在一定条件下

成为植物病原菌的拮抗体。

土壤中某些真菌还能与某些高等植物的根系形成共生体,即为菌根。植物供给菌根以糖类,根菌帮助根系吸收水分和养分。有些真菌还有固氮性能,能改善植物的氮素营养;有的根菌分泌酶,能增加植物营养物质的有效性;有的菌根能合成维生素、生长素等物质,有利于根的生长和种子萌发。

综上所述,土壤微生物对土壤肥力和植物营养起着极为重要的作用。

但是,土壤微生物对土壤肥力和植物营养也有不利的一面,如有些土壤微生物是引起植物致病的病原菌;在某些条件下,有些微生物的活动能引起养分损失;还有些微生物分解活动所产生的有毒物质或还原性物质,则对植物生长有害。

4.2 以土壤为主导因子的植物生态类型

在不同的土壤上长期生长的植物,对该种土壤产生了一定的适应特性,形成各种以土壤为主导因子的植物生态类型。例如,根据植物对土壤酸度的反应,可以把植物划分为酸性土、中性土、碱性土植物;根据植物对土壤中矿质盐类(如钙盐)的关系,可把植物划分为钙质土植物和嫌钙植物;根据植物对土壤中含盐量的关系,可划分出盐碱土植物;根据植物对风沙基质的关系,可划分出沙生植物。

本节重点介绍酸性土植物、盐碱土植物和沙生植物,并着重以盐土植物和沙生植物为例,分析它们对不同土壤(基质)的生态适应特性。

4.2.1 酸性土植物和中性土植物

酸性土植物只能生长在酸性土壤上,而在碱性土或钙质土上不能生长或生长不良。典型的酸性土植物有水藓属(*Sphagnum*)、铁芒萁(*Dicranopteris linearis*)、石松(*Lycopodium clavatum*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、茶树(*Camellia sinensis*)等。这些植物具有耐酸性,可生活在 pH < 6.5,甚至 pH 3 ~ 4 的强酸性土上。水藓属植物喜欢强酸性环境,对 OH⁻很敏感,即使在中性范围也会死亡。

中性土植物只能生活在 pH 6.5 ~ 7.5 的中性土壤上,在酸性土或碱性土土壤中生长不良。

实际上大多数维管束植物对土壤酸碱性有较宽的适应范围,如果单独栽培它们时,在 pH 3.5 ~ 8.5 的土壤中都能生长,但它们自然分布的 pH 范围却很窄。这是因为它们的生态最适范围与生理最适范围不相重合,只有在很窄的 pH 范围内才能成功地对抗竞争得以生存。

4.2.2 盐碱土植物

在一些气候干燥的半干旱、干旱地区,降水量少而蒸发强烈,土壤中盐分不断积聚到地表,造成表层土壤含盐分过高,主要是钠盐。习惯上把含 Na₂CO₃ 和 NaHCO₃ 为主的土壤称为碱土,把含 NaCl 和 Na₂SO₄ 为主的土壤称为盐土。但在自然界,这两种土壤往往是同时存在的,统称为盐碱土。

土壤中盐分含量过高对植物的危害称为盐害。盐害对植物的危害是多方面的。生理生化方面,土壤中的可溶性离子过多导致水势降低,产生渗透胁迫,植物吸水困难,甚至出现水分外渗,形成生理干旱。土壤中某种离子过多会排斥植物对其他离子的吸收,

虽然土壤中这些离子丰富,植物仍表现为这些元素的缺乏症。小麦如果生长在 Na^+ 过多的土壤中,影响对 K^+ 的吸收,植物出现 K 缺乏症。土壤中盐分过多会引起植物叶绿素减少、PEP 羧化酶活性下降,气孔开度减小, CO_2 交换受阻,光合速率下降。土壤中盐分也会影响呼吸作用,低盐促进呼吸,高盐抑制呼吸。盐胁迫会引起核酸的分解大于合成,氨基酸的生物合成受阻,从而抑制蛋白质的合成。盐胁迫下氨代谢的中间产物会转化成具毒性的物质,对细胞造成伤害。

极度盐胁迫会导致芽伸展延迟,茎生长受阻,植株矮化,叶片变小。根生长受阻,根系不发达。在根、芽、叶缘和茎尖出现细胞死亡和枯斑。受害严重的,茎叶干枯,植株死亡。

一般植物不能在盐碱土壤中生长。盐碱植物具有抗盐碱能力,在盐碱土壤中也能正常生长。它们具有一系列在高盐或碱浓度土壤中生长的适应特性,其适应机理主要有两条途径:避盐和耐盐。

避盐植物虽然生长在高盐环境中,由于具有特殊的适应对策,可保持植物体内的盐分不高,因而避免了生境盐分过高对植物的伤害。这种适应能力称为避盐性,植物避盐又有三条途径:拒盐、排盐和稀盐。

拒盐植物细胞原生质对某些盐分的透性很小,即使是生长在高盐环境中,细胞也能稳定地保持对离子的选择吸收,不吸收或少量吸收某些离子,避免盐分的胁迫。

有些抗盐植物,如柽柳和叶匙草,茎叶表面有盐腺,植株吸收盐分后,不留存在体内,而是通过盐腺排出体外。当它们生长在高盐土壤中,在它们茎叶表面常可看到 NaCl 、 Na_2SO_4 的结晶。通过这种主动分泌盐分,防止 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 等离子在体内积累。

还有一些抗盐植物将吸收的盐分在体内稀释,保持体内不会因盐分过高造成危害。通过快速生长,细胞大量吸水,扩大体积,尽管体内盐分总量增加,植物体的贮水量也在提高,体内的盐分浓度保持恒定(图 12-21)。叶片蒸腾作用产生的高浓度盐分,通过向整个植物体再分配而被稀释。

与避盐植物的抗盐对策不同,耐盐植物是通过自身的生理代谢抵抗过多盐分进入细胞的危害。通过在细胞特定区域积累盐分,保持渗透势低于土壤溶液。这样,既保证细胞吸水,又降低原生质的盐分浓度,使酶系统免受直接盐胁迫。例如,肉质植物将盐分集中在液泡。渗透势也可通过增加可溶性糖类而降低。有些耐盐植物在较高的盐浓度中仍能保持一定的酶活性。

4.2.3 钙质土植物和嫌钙质土植物

有些植物仅生长在石灰性土壤上,称为钙质土植物;而有些植物却只能生长在缺钙的硅质和砂质土壤上,称为嫌钙质土植物。

石灰性土壤通常较易透水,植物会遇到干旱胁迫。石灰性土壤中含有大量的 Ca^{2+} 和 HCO_3^- ,土壤呈碱性。石灰性土壤中,氮的矿化速度快, P 、 Fe 、 Mn 和大多数重金属元素的利用性差。而当它们生长在酸性土壤时,会受到过多的 Fe 、 Mn 和 Al 离子的毒害。钙质土植物一般都具有耐旱性,并能从石灰性土壤中吸收 P 和其他微量元素。典型的钙质土植物有黄连木等。

嫌钙质土植物对 Ca^{2+} 和 HCO_3^- 高度敏感,如果 Ca^{2+} 和 HCO_3^- 过高会抑制生长并使根系受害。如水藓属植物在 Ca^{2+} 和 HCO_3^- 高的土壤中时,根会产生大量的苹果酸抑

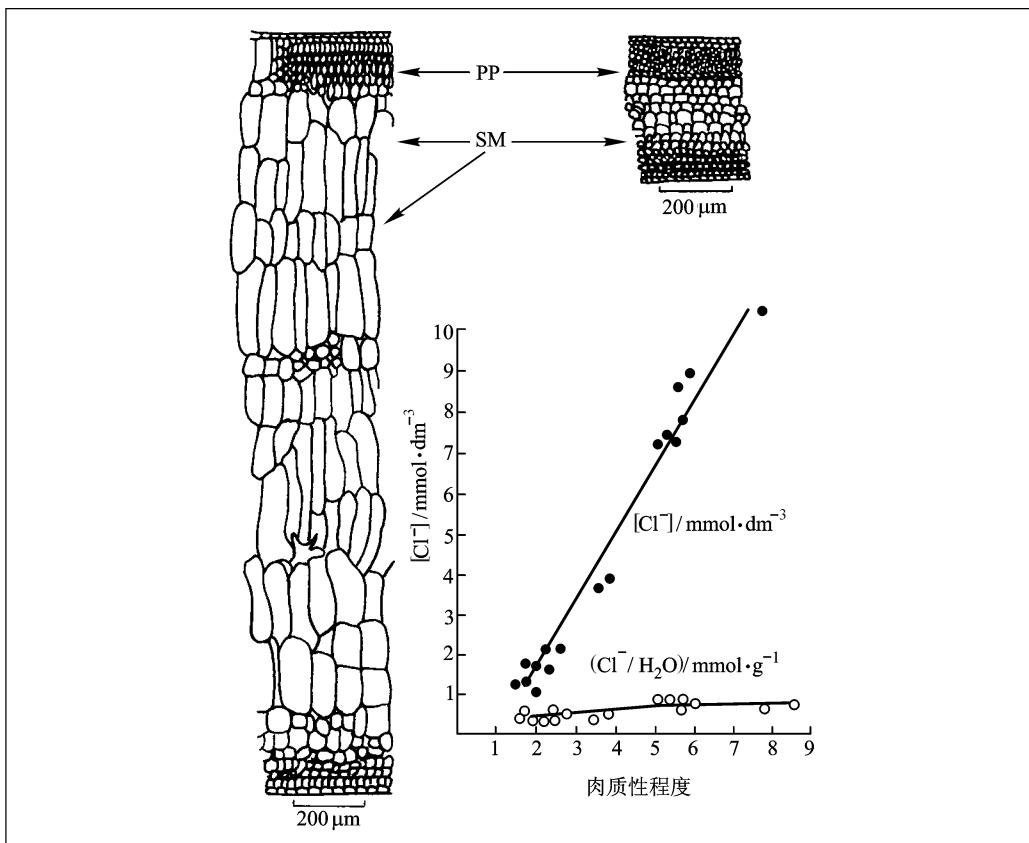


图 12-21 白海桑幼叶和成熟叶片结构比较(仿 Larcher)

制生长,毒害根系。

4.2.4 沙生植物

沙区生境最显著的特征是高温,冷热剧变,干燥少雨,光照强烈,风大沙多。夏季午间在沙地表面温度可高达60~70℃,夜间又下降到10℃以下。沙漠降水量小而蒸发量较大,沙地表层经常干燥,沙层中可保持湿润。沙质基质极为贫瘠,营养元素十分缺乏,有机质含量常小于0.1%。严酷的生境条件成为许多植物生长的限制因素,只有沙生植物能适应于这种恶劣生境。

沙基质的干旱性使沙生植物具有强烈的旱生或超旱生的形态结构与生理特性:植物体表面积与体积比值小,栅栏组织与海绵组织大;茎叶常具白色表皮毛或较厚角质层以反射或过滤日光,避免强光导致体内高温;叶片极端缩小,有的植物叶子完全退化以减少蒸腾,由绿色的细枝进行光合作用,仙人掌的叶片退化成针状,梭梭、柽柳和木麻黄的叶片呈鳞片状,也有的沙生植物叶片呈肉质状,如盐爪爪和霸王。

沙生植物对干旱适应性的获得,是以光合能力的消减为代价,净光合速率较低,而且有较高的光呼吸。这一方面是由于光合作用的重要器官叶片退化,光合面积减少;另一方面是有的沙生植物光合作用为景天酸代谢途径,光合能力低。因而,沙生植物生长缓慢。

按内部结构不同,沙生植物有两种类型:多贮水组织的多浆液沙生植物和没有贮水组织的少浆液沙生植物。花棒(*Hedysarum scoparium*)叶的下表皮内和叶轴的表皮内,有一层网状的贮水组织,细胞中含有大量的鞣质,是一种亲水胶体;在叶的上表皮下面及根、茎中,均有零散分布的圆柱状大型异型细胞,它们常与维管束相连,可能与水分的输导有关。有的在叶表皮下有一层没有叶绿素的细胞,积累脂类物质,能提高植物的抗热性,保护内部组织不过分受热。此外,沙生植物的旱生性还表现在细胞的高渗透压上,如红砂(*Reaumuria soohgarica*)、珍珠(*Salsola paeserina*)的渗透压可达50个大气压左右,梭梭可高达80个大气压,这使根系主动吸水的能力大为加强,大大提高植物的抗旱性。沙生植物体内还具有较高的束缚水含量,束缚水/自由水比值较大,这是旱生植物保存最低限度的含水量,以度过长期干旱的一种适应方式。根据在半荒漠带的测定,沙生植物的束缚水含量约为50%~125%,束缚水/自由水比值约为0.5~3.0。

在沙子流动性大的地段,根系生长的快慢往往是决定植物能否存活的主要因素。很多沙生植物不仅地下部分的生长投入很大,根系极为发达,而且生长迅速。尤其在幼苗期,地下部分的生长比地上部分快得多。一般沙生植物的根幅常为冠幅的几倍、十几倍,乃至几十倍。多年生沙竹株高1m,主根系长2.5m,侧根幅27m。强大的根系可最大程度地吸取水分,也起到了良好的固定作用。

有些沙生植物的根形成保护结构,当因风蚀而有根系露出沙面时,能起到使根系免受灼烧和流沙机械伤害的作用,同时也能减少蒸腾和防止反渗透失水。如沙芦草(*Agropyron mongolica*)、沙竹、沙芥(*Pugionium cornutum*)的根具有一层由固结的沙粒形成的囊套。还有植物如沙葱(*Allium mongolicum*)的根具有厚的纤维鞘;油蒿、籽蒿等半灌木的根则强烈木质化;有的植物其根内有一层很厚的皮层,这些结构也都能起到类似于根套的作用。

另有一些沙生植物,如分布在沙砾质戈壁上的木本猪毛菜(*Salsola arbuacula*)、松叶猪毛菜(*S. larisifolia*),在特别干旱的时候就停止生长,进行休眠,待到有雨的时候再恢复生长。又如常绿灌木沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)在干旱年份或在夏季最干旱的时候,枝叶枯萎,但一遇雨水又转为绿色。

还有一类短命植物,它们生长发育的速度极快,能利用短暂的雨水期完成其生活周期。如有一种短命菊,只活几个星期,其种子只要稍有一点雨水就萌发;然后生长、迅速开花结实,在沙中水分损失完之前完成其生活周期。

在繁殖方面,大部分沙生植物具有对流动沙子的特殊适应性。它们多具有靠风力传播的种子和果实,能随着流动的沙子一起移动而传播;有的植物如沙米(*Agriophyllum arenarium*)、窄叶绵蓬,一年生猪毛菜的植丛,常呈圆形或椭圆形,当茎干枯萎,冬春被风吹折离根后,能随风在沙地上边滚动边传播种子;有的种子遇水能分泌胶质黏液,使种子胶着在沙粒上发芽生根。不少沙生植物的种子在干沙层中可保存若干年而不丧失生命力,一旦遇水仍有萌发能力。此外,沙生植物也常以多种无性繁殖的方式进行繁殖,具有被沙埋没的茎干上长出不定芽和不定根的能力。有的沙生植物还具有耐风蚀的特点,在风蚀露根时,能在暴露的根系上长出不定芽。

小结

光照、水分、营养、二氧化碳和温度是植物生命活动过程不可或缺的资源和环境因子,因子只有获取必要的资源、拥有基本环境才能取得生存的机会,作为个体的植物才能在种群内立足,才能在与其他植物和其他生物的相处中获得发展。

地球上自然环境的变化具有周期性,植物也在应对这种周期性变化的生态因子中进行节律性的调整,形成了高度的适应;同时,植物在不同环境中面临的资源和环境条件不同,在不同的生长发育过程中对资源和环境的需求也不同,地球上绝大多数植物时常需要在并不完全适宜的环境中获取资源,与环境抗争,因此应对不利环境或极端环境条件是任何植物在其生命活动过程中都可能面临的情形。在良好环境中获取资源的能力,在极端环境中的抗逆性,是植物综合适应性的两个重要方面,缺一不可。

植物适应自然生态因子的方式多种多样,程度也各不相同,但在长期适应所在环境的过程中,往往在形态结构、生理代谢、生化过程、遗传机制等方面形成了特色鲜明的应对方式。对植物进行综合分析,并将其生物学特征与环境进行关联,是植物个体生态学研究的重要方式。

思考题

1. 光对植物的生态作用及植物对光的生态适应。
2. 导致南方植物移植到北方不能正常生长或生存的生态因子可能有哪些?
3. 有一种植物其体表覆盖有密毛,它可能是产于怎样的生境,为什么?
4. 沙生植物具有较强的保水耐旱适应对策,水分损失很小。但它们并没能避免蒸腾失水,为什么?
5. 设计一实验确定一种植物是短日照植物或长日照植物,还是中性植物。
6. 过多使用化学肥料导致土壤板结是全球土地退化的标志之一,为什么土壤板结会导致土壤肥力下降?
7. 农业生产上把土地的“精耕”作为提高农作物产量的重要手段,这样做科学吗?为什么?

推荐读物

1. Albrecht A. ,Deng X. W. 1996. Light control of seedling development. Ann. Rev. Plant Physiol. And Plant Mol. Biol, 47:215 – 243
2. Boardman N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Ann. Rev. Plant Physiol, 28:355 ~ 377
3. Larcher W. 1997. 植物生态生理学. 瞿志席,等译. 北京:中国农业大学出版社,47 – 128,164 – 210,245 – 309
4. 蒋高明主编. 2007. 植物生理生态学. 北京:高等教育出版社
5. Lambers H., 等著. 2003. 植物生理生态学. 张国平, 等译. 杭州:浙江大学出版社



推荐网络资源

1. 美国生态学会网络杂志植物生理生态学 : [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(1999\)080%5B1785:PPE%5D2.0.CO%3B](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(1999)080%5B1785:PPE%5D2.0.CO%3B)
2. 云南大学生态学国家级精品课程网站 : <http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
3. 北京师范大学基础生态学课程网站 : <http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
4. 维基开放式免费电子图书网“植物生理学部分” : http://en.wikipedia.org/wiki/Plant_physiology
5. 中国科学院生态学与生物多样性论坛(普兰塔)植物生理生态学栏目 : <http://www.planta.cn/forum/viewforum.php?f=28>
6. 学术期刊 Evolutionary Ecology 网站 : <http://www.springerlink.com/content/100160/>
7. 中国科学院上海植物生理生态研究所网站 : <http://www.sippe.ac.cn/>

第十三章 植物与人类活动的生态关系

本章目录

- 1 人类优化植物生存环境,扩大植物分布
 - 1.1 植物的引种
 - 1.2 植物引种的基本原则
 - 2 环境污染与植物的生态关系
 - 2.1 环境污染对植物的影响
 - 2.2 利用植物防治环境污染
 - 3 植物生物入侵与生物安全
 - 3.1 生物入侵的概念
 - 3.2 植物生物入侵带来的生态问题
 - 4 转基因植物的释放及生态风险
 - 4.1 转基因作物的潜在生态影响
 - 4.2 转基因植物释放的生态风险评估
- 小结
思考题
推荐读物
推荐网络资源

240万年以前地球进入第四纪,人类出现。此后,人类对地球上的生物与环境产生的影响日益增大。现在人类已是地球环境最大的改变力量,对于植物的影响已经到了无处不在的地步,未经人类影响过的自然植被实际上几乎不存在。

远古时期,人是自然的一个组分,人类与自然的发展保持在平衡当中。但从人掌握了火的使用后,就从自然中相对独立出来,能够能动地、有目的地、较大规模地改造自然,其中首先影响的对象就是植物,以后随着狩猎、耕作、放牧以及征战等为生存而开展的生产实践,对自然植被反复地利用、摧毁和改造,以至于资源匮乏,环境恶化,自然灾害频繁。所以,当前地球上植物分布格局可以看成是人类参与“创造”的生态景观。

就植物而言,人类对植物的影响,一方面表现在对植物的利用,其中过度利用导致植物物种灭绝,但积极的利用可通过引种、驯化扩大植物的分布。当然这也有可能引发生物入侵,对其他植物产生不利的影响。另一方面表现为对生态环境的改变,从而影响植物的生存和发展所需要的资源——光、温、水、气、土,进而影响植物的适应和分布。应该强调的是,人类社会对植物的影响还有两个重要的方面:其一,人类引起的环境污染,是植物系统进化历史上从来没有经受过的环境冲击,对植物已经产生、正在和将要产生的效应还认识尚少;其二,通过遗传改良植物并释放到自然环境中,从而影响自然生态系统遗传基因的行为,对包括植物在内的众多生物产生不良影响。

面对人类对植物自身和环境的改变,植物不断地拓展自己的适应能力,这种适应性的发展及其对周围环境的改良,既为人类发展提供了重要的生物资源,也为人类的生存构建了重要的环境

依托。植物在为人类创造适宜居住的环境中发挥着不可替代的作用。

1 人类优化植物生存环境, 扩大植物分布

人类对植物的积极影响主要体现在两个方面:一是通过改变环境条件,扩大了植物的分布范围;二是通过引种驯化、遗传改良,提高了植物的适应性和繁育能力。两个方面的共同作用,极大地提高了植物的生产力。这在主观上满足了人类的需要,同时在客观上对植物的生态分布产生了积极的影响。

1.1 植物的引种

大约 1 万年以前,人类社会开始尝试将植物进行人工种植,从而开始了原始农业。自此,人类利用当地的植物资源,因地制宜地培育植物。约在 5 000 年前,农业革命开始兴起,大量的粮食作物和油料作物广泛种植;到 300 年前发生工业革命后,农业生产更加全面地开始摆脱对自然条件的依赖,人工创造和改良的水、肥、气、热条件,使地球上任何区域都可以种植其他任何一个地方的植物。5 000 年前世界上不同区域所栽种的植物,现在已经遍布全球(表 13-1)。人类为所需要的植物创造了适宜的生存条件,从而获得了粮食、油料、纺织等原料来源。

表 13-1 主要栽培植物及其原产地

栽培植物种类	5 000 年前分布区域	人工栽种条件
小麦、大麦、水稻、咖啡、粟、芝麻	尼罗河、幼法拉底河、底格里斯河、印度、土耳其	河谷灌溉
豆类、小麦、大麦	西南亚坡地	旱地耕作
葡萄、油橄榄、无花果、小麦、大麦	地中海沿岸	地中海农业
燕麦、黑麦、小麦、大麦	北欧、乌克兰	温带农业
芋、薯类、香蕉、椰子	东南亚大陆及热带地区	刀耕火种
谷类、大豆、桑	中国北方	旱作农业
水稻	东南亚河谷地区、中国南方	河滨湿地
薯类	非洲湿润热带地区	轮垦农业
高粱和谷子	非洲萨瓦纳地区	灌木地间歇耕种
木薯、薯类、马铃薯	美洲地区	轮耕农业
玉米、南瓜、花生、番茄、棉花	南美热带低地	灌溉农业

据研究,全球现有的 300 多万种植物中,已被人类广泛利用的植物种类不到 1 万种,而为人类提供了 80% 基本原料的植物主要集中在 150 ~ 180 种植物中。有 50 多种植物现在已经广泛分布在全球的种植地。其中,10 种植物为人类提供了 90% 以上的粮食需求。

中国栽培的农作物有 600 多种,其中 373 种来自于世界其他地方,本土起源的种类

有 237 种。如中国是水稻的起源地之一,全国有水稻品种 5 万多个,小麦品种有 3 万多个;起源于中国的大豆,国内有 3 万多个品种,现在已经成为全球最重要的油料作物。

除了粮食作物、油料作物,还有果树、蔬菜、牧草、花卉、药材、林木、园艺植物等,它们现在的分布远远跨越了起源地的界限,已经成为全球广泛分布的植物种类,有些种类的产量甚至超过了原产地。

1.2 植物引种的基本原则

研究证明,引种植物成功与否,最重要的是详细了解原产地的环境条件和待引植物的生活习性,为植物创造出与原产地相类似的生境条件。在这一方面,植物生态学的任务是:为待引种植物寻找宜植地和为待种植地段配置适当的植物种类。

植物异地引种首先要注意气候相似性原则。气候相似,首先是温度条件,包括平均温度、最高和最低温度、积温和温度的周期变化。根据温度相似性原则,生长在低纬度高海拔地区的植物,能在高纬度低海拔地区找到相似的气候条件;南方喜温暖的植物,可以在较北地方的阳坡找到立足点,而北方平原上的植物,却能在较南地方的阴坡找到相似的环境条件。在引种的实践中发现,南种北移难度较大,因为低温往往影响植物的越冬,而北种南移难度较小,只是较高的温度影响产品质量;草本植物比木本植物容易引种成功;一年生植物比多年生植物容易引种成功;落叶植物比常绿植物容易引种成功。当然,温度还要和水分条件配合,气候的干湿与冷暖的搭配及其周期变化对植物生长发育的影响,常常表现为植物生长不良,或只生长而不开花,或虽开花而不结实,等等。所以,盲目引种必然导致失败。

至于栽培管理技术和种质质量的改良,农业与植物园已有很多经验,这里就不再做赘述。

2 环境污染与植物的生态关系

人类活动造成了大量的环境污染。各种污染物一方面使植物生长发育的环境恶化,降低了环境提供植物所需的营养条件和能量水平,显著降低了植物获取资源的能力。另一方面直接影响植物的生理生化过程,制约植物正常的新陈代谢,影响着植物的生长发育和繁殖。长期生活在污染环境中的植物,也会逐步适应污染环境。

2.1 环境污染对植物的影响

2.1.1 污染物对植物光合作用的影响

污染物影响植物光合作用,使植物转换太阳能的能力降低,有机物的合成减少。污染影响光合作用是植物受害的重要原因。

已有研究表明,绝大多数污染物,对光合作用都产生显著影响。例如,常见大气污染物二氧化硫(SO_2)通过气孔进入植物体内后,以 SO_3^{2-} 的形式存在, SO_3^{2-} 一方面能抑制二磷酸核酮糖羧化酶的活性,阻止对 CO_2 的固定;另一方面使光系统Ⅱ和非环式光

合磷酸化受阻,影响 ATP 的合成,使光合速率降低。此外, SO_3^{2-} 能改变细胞液的 pH,使叶绿素失去 Mg^{2+} 而抑制光合作用。不仅如此, SO_3^{2-} 进入叶肉细胞以后,能和植物同化作用过程中有机酸分解所产生的 α -醛结合,生成羟基磺酸。它是一种抑制剂,能抑制乙醇酸代谢中的乙醇酸氧化酶,阻止气孔开放,影响 CO_2 固定和光合磷酸化。同时对光合作用和呼吸作用中 ATP 形成、 H^+ 和 Cl^- 的跨膜运输都有抑制作用。

重金属是土壤中常见的污染物,它对光合作用的影响是多方面的。重金属破坏叶绿体的超微结构,进而影响光合作用;重金属进入叶内,与蛋白质上的一SH 基等活性基团结合或取代其中的 Fe、Zn、Cu、Mg,直接破坏叶绿体的结构和功能;重金属通过拮抗作用干扰植物对 Fe、Zn、Cu、Mg 等生命元素的吸收、转移,阻断营养元素向叶部的输送,阻碍叶绿素的合成;同时使叶绿素酶活力增加,加速叶绿素分解。叶绿素含量降低以后,整个光合作用的基础都受到很大冲击。

2.1.2 环境污染对水分代谢的影响

环境污染对水分代谢的影响很大。第一,很多环境污染能够引起根部环境中溶质离子浓度远远大于植物体内离子浓度,则根部的水外渗。高离子浓度时能够使细胞大量失水,发生质壁分离,甚至能使细胞膜破裂;第二,污染引起植物根部 pH 升高或降低也能影响对水分的吸收;第三,污染导致植物呼吸障碍,不能产生足够的能量物质——ATP,使水分吸收、转运的动力不足,导致植物生理性缺水;第四,污染物损伤叶片,或使保卫细胞失水而关闭,减少甚至停止蒸腾作用;第五,污染物与细胞膜表面蛋白结合,损伤蛋白质结构,导致细胞膜透性的改变。

不同污染物对植物水分代谢的影响,在途径及程度上的差异都较大。如 O_3 氧化质膜上的蛋白质的活性基团和脂肪酸的双键,使质膜透性增加,且膜蛋白质的破坏导致细胞内含物外渗;而重金属则破坏膜的选择透性,使细胞内细胞液(包括液泡中的水)大量外渗,细胞失水萎缩,失去了适宜的细胞内环境,间接影响糖类、蛋白质和脂肪的合成和分解。

2.1.3 环境污染对植物营养代谢的影响

环境污染对植物的营养代谢影响方式是多方面的,常见的机制有以下几个方面:

(1) 影响环境的 pH,降低环境中营养物质的有效性。在大多数条件下,植物最适的环境是微酸性,但在污染条件下,土壤往往 pH 升高,使环境中的营养元素态变为植物难以吸收的不可利用态。

(2) 污染物抑制根系的呼吸作用,降低了植物吸收营养物质的能力。大多数营养元素的吸收是靠主动运输获得的,这个过程需要的能量靠呼吸作用获得,很多环境污染都可以显著抑制植物的呼吸作用,如大多数农药、重金属等,它们通过影响根系的吸收能力,间接影响养分的吸收。研究表明,镉能明显影响玉米对氮、磷、钾、钙、镁、铁、锰、锌、铜的吸收,镉能使玉米幼苗体内氮、磷、锌的含量降低。

(3) 污染物抑制菌根的形成,降低了植物吸收器官的有效面积。越来越多的研究表明,菌根是植物有效吸收营养物质不可替代的力量。环境污染抑制微生物的活动,降低了菌根形成的数量,使植物的吸收面积显著降低。

2.2 利用植物防治环境污染

植物对环境污染的防治,就是充分发挥植物对污染的吸收、分解、同化作用,降低环境中污染物的含量及其对人类和其他生物的影响。

2.2.1 植物对污染物的黏附和固定

植物在新陈代谢过程中,从体表和根系中可以分泌大量物质,这些物质可以对污染物进行黏附,也可以对污染物进行固定,从而减少污染物的毒害和影响。植物黏附污染物的数量,主要决定于植物的表面积大小和粗糙程度等。例如,云杉、侧柏、油松、马尾松等枝叶能分泌油脂、黏液;杨梅、榆、朴、木槿、草莓等叶表面粗糙、表面积大,具有很强的吸滞粉尘的能力;女贞、大叶黄杨等叶面硬挺,风吹不易抖动,也能吸附尘埃。据研究,工厂释放的烟尘、灰尘、有害金属的粉尘等有害物质,植物都能程度不同地吸附和阻留。如水青冈净化率达到5.9%,松达到2.34%,栎达到7.15%,杨达到12.8%,槐树达到15.2%。叶片吸附粉尘,能减少空气中含尘量,再经雨水淋洗后,又能重新吸附粉尘。我国北方地区大气污染严重,其中主要的污染物是粉尘。通过栽种大量植物,充分发挥它对粉尘的黏附作用,同时这些植物形成的防风作用,也降低了污染物的扩散。

在污染条件下,根的分泌物可以结合污染物。如有些受到金属污染的植物根尖能够分泌黏胶状物质(主要成分为多糖),这些黏胶状物质对铝、铜、镉等金属离子有比较强的亲和力,能够将大量的金属离子黏附在根周围。

2.2.2 植物对污染物的吸收和同化

植物可以大量吸收土壤、水体中过多的氮、磷等能导致富营养化的物质。在水体富营养化防治中,利用植物对营养物质的吸收是已被证明了的有效防治手段。植物的干物质中,95%是碳、氮、氧等元素,植物每生产100 g干物质,就要吸收利用1~3 g氮、0.1~0.6 g磷。 1 hm^2 阔叶林可以利用2 000 kg左右氮、150 kg磷,这些物质进入江河湖海中则将导致 10^6 m^3 水体面临富营养化的危险。

很多植物可以将有害物质如二氧化硫(SO_2)、二氧化碳(CO_2)等吸收到体内,进而成为其营养物质,从而减少污染物对环境和生物的影响。据研究,植物吸收二氧化硫进入体内可以转变成植物生长发育需要的 SO_4^{2-} 。 1 kg 柳杉叶片每天可以吸收大气中的二氧化硫3 g,这样 1 hm^2 柳杉林每日就可吸收60 kg二氧化硫。 1 hm^2 阔叶林在生长季节里可以吸收1 000 kg二氧化碳,释放出720 kg氧气。

应该注意的是,任何植物对污染物的吸收和同化是有一定限度的,超过这种限度植物本身就中毒受害甚至致死;植物对污染物的同化很多情况下也将导致污染物在植物体内的富集。如果这种植物被人类或其他生物作为食物进行利用时,将引起新的污染和毒害。当今世界上很多农副产品出现的农药残留、重金属残留问题,就是由此而引发的。

2.2.3 植物对污染物的分解

植物对污染物的分解主要针对的是有机污染物,例如裸麦(*Secale cereale*)可以降解脂肪烃,水牛草(*Buchloe dactyloides*)可以降解萘等。现代农业生产使用了大量的除草剂、杀虫剂和杀菌剂等化学物质,带来了严重的环境污染。耐药性植物和净化植物具有

分解转化这些农药的作用。

某些污染物经植物吸收后可以转化为气体物质,最后释放到大气中,这种解毒净化的方式称为植物挥发。如植物可以吸收 Hg^{2+} ,在体内转化为 CH_3Hg ,进而在微生物的辅助下将其还原为 Hg ,并成为汞蒸气从土壤中释放出来。除了汞外,可以发生类似作用的还有硒。

2.2.4 植物对污染物的提取(Phytoextraction)

一般地,植物在污染环境中均可以吸收一定量的污染物,有的对某些污染物有超强的吸收能力,可以在体内大量积累,这类植物就是超积累植物。超积累植物在两个世纪以前就被人们发现,当时主要用于植物找矿或植物冶金。如 Baumann 早在 1885 年就报道了遏蓝菜属 (*Thlaspi caerulescens*) 植物茎叶灰分中的 ZnO 含量达 17%。此后, Minguzzi 和 Vergnano 在 1948 年报道,一种庭荠属植物 (*Alyssum bertolonii*) 干物质中含 Ni 量达到 1%,而灰分中达 10%。目前,植物的这种属性依然在贵金属找矿方面有大量应用。利用超积累植物对污染物专性吸收的性能,将土壤和水体中的有害污染物转移和储藏到植物的茎叶中,通过收割茎叶搬运异地处理,从而达到净化污染物的目的。

植物提取的核心技术是筛选出合适的超积累植物。根据美国能源部的标准,筛选超量积累植物用于植物修复应该具有以下几个特性:

- (1) 在污染物浓度较低时也有较高的积累速率;
- (2) 在体内能够积累高浓度的污染物;
- (3) 生长快,生物量大;
- (4) 具有较高的抗逆性,如抵抗极端温度、水分条件和抗虫抗病能力。

目前,对超积累植物的研究已成为生态修复工程的热点。已经筛选出部分超积累植物,见表 13-2。

表 13-2 不同重金属元素在超累积植物体内的最低浓度

植物种类	超积累元素	超量积累含量/ $mg \cdot kg^{-1}$
天蓝遏蓝菜 (<i>Thlaspi caerulescens</i>)	Cd	1 800
九节鞭 (<i>Psychotria douarrei</i>)	Ni	47 500
高山甘薯 (<i>Ipomoea alpina</i>)	Cu	12 300
圆叶遏蓝菜 (<i>Thlaspi rotundifolium</i>)	Pb	8 200
粗脉叶澳洲坚果 (<i>Macadamia neurophylla</i>)	Mn	51 800
天蓝遏蓝菜 (<i>Thlaspi caerulescens</i>)	Zn	51 600

(资料引自沈德中,2002)

目前已经发现的超积累植物有数百种,主要是针对金属元素,但这些植物真正可用于污染区的环境恢复很少,主要在于很多超积累植物要么综合抗逆性较差,要么生物量太低。很多研究者希望通过基因工程的手段,将有关基因克隆到目标植物中,弥补这类植物在这方面的缺陷。

当然,污染防治的根本措施是治理“污染源”,减少污染物质的排放和扩散。工业化和城市化所带来的环境污染,已经引起全社会的严重关注,工业“三废”治理初见成效,但任重道远;“生态城市”或“绿色城市”的提出,表明人们已觉悟到,应该正确处理人与自然的关系。生态安全已提到各国的议事日程上,环境保护千头万绪,利用植物以改善环境仍然是人类可掌握的有力工具。植物生态学家将为此不懈努力。

3 植物生物入侵与生物安全

3.1 生物入侵的概念

千百万年来,大洋、高山、沙漠和河流等天然屏障成为植物自然种群和群落演化发展的隔离环境,形成全球各地的本地特有分类群和独特的群落类型。但是,随着人类干扰的加剧,使得这些阻隔失去了效用,外来物种横越千里,到达新的生境,成为外来入侵种,导致生物入侵,影响本地的生物安全。

所谓生物入侵(Biological Invasion),就是指人类使外来物种进入到本土后快速扩展,影响当地生物生存和发展,并对生态系统的结构和功能产生严重干扰。在这里,外来种(Exotic Species 或 Alien Species)泛指非本土原产的外域种。外来种在一定条件下可以演变为入侵种。入侵种(Invasive Species)指已经在自然或半自然生态系统或生境中建立了种群,成为改变和威胁本地生物多样性的物种,是外来种中归化的生物物种。

应该强调的是,引种栽培是人类社会经济发展中必不可少的活动。公元前100多年,汉朝使者张骞和他的助手从中亚带回葡萄(*Vitis vinifera*)、苜蓿(*Medicago sativa*)、石榴(*Punica granatum*)、红花(*Carthamus tinctorius*)等经济植物的种子。17世纪,西欧人将产于美洲的许多植物带到了印度和东南亚,一部分种如甘薯(*Ipomoea batatas*)、烟草(*Nicotiana tabacum*)及西番莲(*Passiflora coerulea*)等经济植物又被转引到中国。玉米(*Zea mays L.*)和马铃薯在明朝进入中国后,为大量山地的开发利用提供了种质基础,使粮食生产大规模增加。当前随着经济全球化、商业和旅游的增长,以及对自由贸易的重视,外来种的引入更加普遍,而且也为无意的物种传播提供了前所未有的机会。生物入侵已对农林牧渔以及旅游业造成巨大损失,甚至威胁人类健康。因此,外来植物种群的管理、控制和生态影响的评估成为当今全球关注的问题。

确定入侵种的标准是:

- (1) 外来种;
- (2) 借助人类活动(有意或无意)越过不能自然逾越的空间障碍而进入非本源地区域;
- (3) 在当地的自然或人工生态系统中定居,并可自行繁殖和扩散;
- (4) 对当地的生态系统和景观造成了明显的损害或影响。

3.2 植物生物入侵带来的生态问题

外来种的数量非常多,给我们带来了客观的经济收益,现代农业离开引入的外来种

几乎是不可能的。但外来种当中很小部分的入侵种,也给我们带来了巨大的生态问题。

3.2.1 杂草

自从有了农业活动,农民就一直为除去杂草而烦恼。杂草与作物之间的相互关系影响着作物产量。杂草是在农业生态系统中、在人工选择下进化的植物种群,杂草种群的适应与生态分化也受着人工选择的影响。

目前进入我国的外来杂草共有 75 属、107 种,其中有 62 种是作为牧草、饲料、蔬菜、观赏植物、绿化植物等有意引进的,占杂草总数的 58%。

特别是入侵种成为杂草后进行防治的难度是极大的。这类杂草往往具有特殊的生态属性:

- (1) 具有 r -选择型或杂草种的生活史策略;
- (2) 进化灵活度高,适应各种各样的生境;
- (3) 传播体的产量巨大,且传播力强;
- (4) 无性再生能力强;
- (5) 具有较强的竞争能力;
- (6) 具有他感化学作用,能强烈抑制其他植物的生长。

在人工选择下,杂草也在不断地适应分化。在亚麻地里存在一种拟态杂草亚麻莽 (*Camellia sativa*),是夏季一年生植物(其余亚麻莽属的植物为冬季一年生植物),与亚麻的生长期一致,并且营养体及种子性状与亚麻相似。后来亚麻分为两个品种,原先的纤维种亚麻和后来的油用种亚麻,亚麻莽也分别形成不同的亚种,与纤维种亚麻生长在一起的 *C. s. linicola* 和与油用种亚麻生长在一起的 *C. s. crepitans*。

除在田间清除杂草外,通常是采用一定方法,将收获的作物中混有的杂草种子清除掉,如用鼓风机分离种子。



资料框

几个典型的植物入侵中国的实例

(1) 凤眼莲(*Eichhornia crassipes*) 原产南美,1901 年作为花卉引入中国,20 世纪 50—60 年代曾作为猪饲料“水葫芦”,此后大量逸野。在昆明滇池内,1994 年该种的覆盖面积约达 10 km^2 ,不但破坏当地的水生植被和水下动物的食物链,还堵塞水上交通,给当地的渔业和旅游业造成很大损失,严重损害了当地水生生态系统。

(2) 紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*) 原产于中美洲,仅在云南省发生的面积就高达 24.7 km^2 ,还以每年 10 km 的速度向北蔓延,侵入农业植被,占领草场和采伐迹地,不但损害农牧业生产,而且使植被恢复困难。

(3) 小花假泽兰(微甘菊)(*Mikania micrantha*) 原产热带美洲,20 世纪 70 年代在香港蔓延,80 年代初传入广东南部。在深圳内伶仃岛,该种植物象瘟疫般的滋生,攀上树冠,使大量树木因失去阳光而枯萎,从而危及岛上 600 只猕猴的生存。

3.2.2 生物安全

生物入侵带来的生物安全问题包括：

3.2.2.1 破坏自然生态系统和景观的完整性

生态系统是经过长期进化形成的,系统中的物种经过上百年、上千年的竞争、排斥、适应和互利互助,才形成了现在相互依赖又相互制约的密切关系。一个外来物种引入后,有可能因不能适应新环境而被排斥在系统之外,必须要有人的帮助才能勉强生存;也有可能因新的环境中没有相抗衡或制约它的生物,使引进种成为真正的入侵者,改变或破坏当地生态环境。植物入侵种可替代、排挤本土植物群落中的优势种,改变其自然性和完整性。凤眼莲在长江以南的许多湖泊中覆盖水面,入侵种中的一些恶性杂草,如紫茎泽兰、飞机草(*Eupatorium odoratum*)、小花假泽兰、豚草属(*Ambrosia*)、小白酒草(*Coryza canadensis*)、反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)等种可分泌有他感化学作用的化合物抑制其他植物发芽和生长,排挤本土植物并阻碍植被的自然恢复。

3.2.2.2 外域病虫害入侵使本地植物受到严重危害

本地植物往往对外域病虫害缺乏抗性,易导致严重灾害,有可能导致种群灭绝。原产日本的松突圆蚧(*Hemiberlesia pitysophila*)于20世纪80年代初入侵我国南部,到1990年底,已有130 000 hm²的马尾松林枯死,还侵害一些狭域分布的松属植物,如南亚松(*Pinus latteri*)。原产北美的美国白蛾(*Hyphantria cunea*)1979年侵入我国,仅辽宁省的虫害发生区就有100多种本地植物受到危害。原产于亚洲、寄生在板栗(*Castanea mollissima*)的栗立枯致病菌(*Endothia parasita*)进入美国后,在数十年里几乎消灭了那里的钝齿栗(*C. dentata*)。

3.2.2.3 影响植物的遗传多样性

随着生境片段化,残存的次生植被常被入侵种分割、包围和渗透,使本土植物种群进一步破碎化,还可以造成一些物种的近亲繁殖和遗传漂变。有些入侵种可与同属近缘种,甚至不同属的种杂交,可能导致后者的遗传多样性降低。

中国对外来种危害的认识还仅仅局限于病虫害和杂草等造成的严重经济损失,没有意识到或者不重视外来种对当地自然生态系统的改变和破坏。因而在许多植被恢复中引入外来物种。其结果,必将造成当地丰富而特有的生物多样性丧失,而且很难恢复。

3.2.3 生态经济问题

生物入侵已经成为一个全球性的生态问题,目前已经酿成带有普遍性的生态经济难题,集中表现在以下方面:

- (1) 耕地上的杂草导致农作物减产和成本上升;
- (2) 杂草破坏集水区和淡水生态系统;
- (3) 游客和居民无心地把外来植物引进到天然野外区域,使原来独有的景观受到破坏,降低了旅游和观光价值;
- (4) 农作物、牲畜和森林病虫害造成减产和防治费用增加。

对于生物入侵,人类的不良活动是主要成因:一方面,往往因追求眼前的经济利益特意引入外来植物而缺乏生态影响的有效评估;另一方面,生态破坏为生物入侵的成功提供了条件。已有工作表明,入侵植物更容易在人为活动形成的次生生境上生长。保

护好原有生境也是防治生物入侵的重要措施。

4 转基因植物的释放及生态风险

转基因生物也叫遗传改性生物 (Genetically Modified Organisms, 简称 GMOs) 或遗传工程生物 (Genetically Engineering Organisms, 简称 GEOs), 指人类运用重组 DNA 技术, 按照自己的意愿有目的、有计划、有根据、有预见地将外源基因整合于受体生物基因组中, 改变其遗传组成后产生的生物及其后代。按照所转移目的基因的受体类型, 可以把转基因生物分为转基因植物、转基因动物、转基因微生物和转基因水生生物几类。

转基因植物按用途可以分为抗除草剂转基因植物、抗虫转基因植物、抗病性转基因植物 (包括抗病毒、细菌、真菌、线虫等)、抗盐害转基因植物等。

自从 1983 年第一株转基因植物诞生以来, 世界上各种类型的植物进入大田试验的已不少。不同性状的转基因作物在美国被批准进入大田试验的有 40 个以上, 包括小麦、玉米和水稻等 4 种谷类粮食作物, 主要的纤维作物棉花, 蔬菜种类 10 种以上, 水果 9 种, 其他还有油料作物、牧草和花卉等。

植物 GMOs 释放也包括转基因作物的大田试验和最终获准商品化的产品推广。

4.1 转基因作物的潜在生态影响

转基因作物存在很多潜在的生态风险, 可能成为杂草, 也会出现转基因逃逸, 并威胁当地的生物多样性。

4.1.1 本身可能变为杂草

杂草有着旺盛而顽固的生命力, 从营养生长到开花这段时间可以非常短, 如是多年生植物, 往往有旺盛的营养繁殖或能通过断开的构件再生; 花是自交的, 但往往不是专性的自花授粉, 而异花授粉的花粉是通过虫媒或风媒来传播; 种子存活期能保持很长, 只要生长条件许可, 植物可连续不断、大量地, 在很大的环境范围内产生种子。

一部分栽培植物, 如一些高粱属的植物 (小米菜、稗子), 在一定环境下本身就是杂草, 而在某些条件下它又是作物。这类作物当插入一个例如抗病、抗虫基因, 可能会把本来在某些地区很安全的作物, 由于遗传改变而趋向于杂草化。

另外, 如甘蔗、水稻、马铃薯、油菜和燕麦等作物, 它们本来就有很近的近缘种杂草, 因某些遗传上的改变就可能使作物成为杂草。

4.1.2 转基因作物可能使其野生近缘种变为杂草

转基因作物与野生近缘种间杂交的可能性取决于: ① 性亲和性; ② 同地生长; ③ 同时开花; ④ 有传粉的途径。转基因作物的花粉传播是转基因在空间上逃逸的主要渠道。

由于自然界的制约, 不少作物的野生近缘种虽然目前未被人类利用, 但并不以杂草形式存在。但如果接受到某个 GMOs 逃逸的基因, 在一定条件下使其大量繁殖, 就会变成杂草。

丹麦科学家 Mikkelsen 等 (1996) 研究表明, 转基因甘蓝型油菜 (芸苔, *Brassica napus*) 的基因能够渐渐渗到其杂草近缘种野油菜 (*B. campestris*) 中。芸苔染色体 $2n =$

38, 野油菜染色体 $2n = 20$, 但两个种能自发地杂交, 在自然种群中能发现杂种。当耐除草剂 glufosinate 的转基因芸苔与野油菜杂交后, 得到的种间杂种与野油菜种在一起时, 在回交第一代就能发现形态上完全像野油菜、染色体也是 $2n = 20$ 的高度能育的耐除草剂转基因野油菜。在刚杂交和回交两代后就出现了能育的转基因杂草状的植物, 说明了芸苔的基因可快速地向野油菜转移。这个实验是 GMOs 的转基因会向野生近缘种自然转移的一个确切的证据。

在美国, 有人反对已被国家农业部和食品与药品管理局 (FDA) 批准的转基因南瓜上市, 就因为在美国野葫芦一类的南瓜近缘种植物普遍存在, 这些野生近缘种由于有黄瓜斑纹病毒和西瓜斑纹病毒而不能大量繁殖, 如果抗多种病毒的转基因南瓜基因通过基因流入野葫芦, 后果将不堪设想。

4.1.3 转基因作物“非目标效应”

某些转基因作物具抗杀虫剂的特性或者是可作为生物反应器来生产药物, 这一类转基因作物可能会对自然界其他生物产生伤害, 形成副作用, 这就称为“非目标效应”, 即导致非目标物种的伤害。因为很少有哪一种杀虫剂能有选择地去杀死某一种害虫, 而往往带有一定的广谱性, 何况目前多数用的都是 Bt 基因。因此插入到作物中的杀虫或杀真菌的基因也可能对其他非目标生物起到作用, 从而杀死了环境中有益的昆虫和真菌。

带有 Bt 抗虫基因的植物, 当它们的遗传物质在土壤中被土壤昆虫降解时, 也可能使这些昆虫受到毒害。此外, 例如带有几丁质酶的抗真菌转基因作物, 大量存在于土壤中可能破坏根际微生态系统。由于几丁质酶可以消化掉带有几丁质的菌根的细胞壁。细胞壁一旦被破坏, 个体就自然死亡。从而土壤中的凋落物不可能被分解, 营养流被中断, 整个生态系统的功能被阻滞。

目前人们期望通过转基因作物作为生物反应器来生产人类及动物所用的药物、激素和疫苗, 以及工业用的酶、油及其他化学品。这些转基因作物不仅对土壤生物产生影响, 还可能被其他食草动物或其种子被鸟类摄食而起到相反的作用。

4.1.4 “终止子”技术的生物安全问题

“终止子”技术系 Delta and Pine Land 种子公司 (Monsanto 公司) 和美国国家农业部申请的一项专利技术, 1998 年 3 月获得批准。该项技术是在转基因作物中加入 3 个基因组成终止子基因, 得到的转基因作物的种子再用种子公司的一种诱导剂处理, 在诱导剂和终止子基因的相互作用下, 在种子胚胎发育的后期产生一种毒素, 只能得到成熟但不育的种子。

终止子技术的不利影响主要涉及以下几个方面:

- (1) 通过非故意的花粉传播造成大量生物种子不育, 危及生物圈的植物生物安全;
- (2) 对遗传多样性有负面影响;
- (3) 农业留种的重要性, 对贫困的农民来说这很重要, 该技术使贫困农民更陷于绝望;
- (4) 对农业持续发展, 农民育种十分重要, 该技术断送了农民大规模长期育种的可能性;

4.1.5 转基因作物可能会产生新的病毒或新的疾病

1994 年, 美国密歇根州立大学科学家把花椰菜花叶病毒外壳蛋白基因插入豇豆,

得到抗病毒的豇豆。当他们把缺少外壳蛋白的病毒再接种到转基因豇豆上时,发现125株豇豆中有4株又染上了花叶病。由此,他们认为插入转基因作物中的病毒基因可能与再接种病毒的遗传物质结合而形成新的病毒。或者说,GMOs中的病毒RNA有能力再组成很多新的形式。

据报道,1996年又有实验证据说明至少在实验室条件下,原来准备作为抗病疫苗的黄瓜花叶病毒(CMV)自发地突变。这种新的突变不仅不能抗CMV,反而更加剧了这种病毒对烟草的危害。

4.1.6 对当地生物多样性的影响

转基因生物本身是人工制造的生物,释放到任何一个生态系统中都是外来种,引入外来种历来是被普遍采用的,不乏起好作用的例子,但也确实有大量由于外来种引入后,破坏了原来的生态系统,使该生态系统的物种大量消灭的例子。从上面的分析就可看出,GMOs释放会对农业生态系统和自然生态系统产生有害影响,影响乡土物种群的增长和更新,对当地生物多样性产生不利影响。

4.2 转基因植物释放的生态风险评估

由于GMOs释放存在的上述生态风险,对其释放应做出科学的全面评估,并加强生物安全的保障措施,对转基因植物的试验和推广必须进行有效的环境监测。

目前,关于转基因植物释放的生态风险评价没有固定的模式。表13-3给出了进行评价时应该重点注意的问题。

表13-3 评估植物GMOs潜在影响应重点注意的问题

I. 农业生态系统

- ① 增加杀虫剂的使用——抗性的选择和运输到可兼容植物中;
- ② 产生新的农业杂草——基因流和杂交;
- ③ 转基因植物自身变成杂草——插入性状的竞争;
- ④ 产生新的病毒——不同病毒基因组和蛋白质衣壳的转衣壳;
- ⑤ 产生新的作物害虫——病原体-植物相互作用、食草动物-植物相互作用;
- ⑥ 对非目标生物的伤害——食草动物的误食。

II. 自然生态系统

- ① 侵入新的栖息地——花粉和种子的传播、失调、竞争;
- ② 丧失物种的遗传多样性——基因流和杂交、竞争;
- ③ 对非目标生物的伤害——改变互惠共存的关系;
- ④ 生物多样性丧失——竞争、环境的胁迫、增加的影响(基因、种群、物种);
- ⑤ 营养循环和地球化学过程的改变——与非生物环境的相互作用(如转基因植物与N固定系统);
- ⑥ 初级生产力的改变——改变了物种的组成;
- ⑦ 增加了土壤流失——增加的影响(与环境、物种组成的相互作用)。

当今地球上,包括植物在内的所有生物都同时受到自然力的作用和人类的影响,但

是,人类社会出现以来短短几百万年、尤其是进入文明社会以来的数千年,对植物及其生存环境的影响和破坏在相当范围内已经远远超过了自然力的作用。生态破坏、环境污染、人为改变植物分布导致的生物入侵、人为改变植物的遗传组成产生的转基因植物,都改变了植物与植物、植物与环境的关系,动摇了亿万年来建立起来的有序的生态结构,引起了大量植物的灭绝,对幸存植物的生存维持和未来发展构成了严峻的挑战,已经或正在改变整个生物圈的面貌,并进而影响人类自身赖以生存的生态环境条件和自然资源的保障能力。人类应该深入充分地认识自然生态现象,掌握生态规律,在自然生态系统可以承受和恢复的范围内,在人与自然的和睦共处中协同进化,实现人类社会的可持续发展。

小结

现在地球上所有的地方都打上了人类活动和影响的烙印,植物与人类的生态关系已经成为众多生态关系中不可忽视的内容,甚至在有些方面已经成为主导性的因素。

人类对植物的生态影响有积极的方面,也有负面的作用。从积极影响来看,一方面,人类经济活动需要提高植物生产力,扩大植物适宜区,从而尽可能改善植物的温度、光照、水分和营养条件,最大限度地为植物创造最好的生存条件,使部分植物,尤其是经济植物的生存环境得到显著优化;另一方面,通过引种驯化、遗传改良等提高了植物的适应性和繁育能力,部分植物的生态幅、生态位显著提高和改善,重要经济植物完全突破了原来的生存和分布格局,成为全球广泛分布的植物物种。从负面影响来看,一方面,部分经济植物已经形成了对人类的绝对依赖,如果没有人类参与到植物的生活史过程(如定植、生长、繁衍、种子的扩散等)中,这些植物有的难以完成生活史过程,进而快速灭绝。有的植物,特别是杂草类植物,已经对人形成了严重依赖,产生了明显的伴人进化现象。另一方面,人类活动产生的生态破坏和环境污染,已经严重改变了地球上大多数植物的生存环境,影响了大多数植物的进化和发展。特别是环境污染对植物的影响已经扩展到植物个体发育、生理生态过程的方方面面。在此过程中,有的植物发展了适应这种人类环境的能力,有的则因难以适应而灭绝。目前,人类充分利用适应污染环境的植物来防治污染,改造环境。

不仅如此,人类活动还带来植物生态入侵问题和转基因植物释放的生态风险问题。对这些新出现的植物生态学问题,需要从一开始就认真研究产生问题的原因、可能引发的后果,并从源头上进行分析和评估,将可能产生的生物安全问题降低到最小程度。

思考题

1. 理解以下基本概念和名词:

植物提取(Phytoextraction) 外来种(Alien Species) 入侵种(Invasive Species)

生物入侵(Biological Invasion) 转基因生物(Genetically Modified Organisms, GMOS)

遗传工程生物 (Genetically Engineering Organisms, GEOS)

2. 引种栽培植物应该注意哪些基本原则?
3. 环境污染对植物产生什么影响? 植物怎样抵抗环境污染?
4. 为什么会产生植物生物入侵? 入侵种将产生哪些生态影响?
5. 转基因植物有哪些潜在的生态影响?
6. 人类活动对植物的影响有哪些利弊? 如何将潜在的不利影响降低到最小程度?

推荐读物

1. 王焕校主编. 2005. 污染生态学. 北京:高等教育出版社
2. 孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,娄安如. 2006. 基础生态学. 北京:高等教育出版社,296 – 302
3. 李振宇,解焱主编. 2002. 中国外来入侵种. 北京:中国林业出版社,1 – 54,98 – 154
4. 陈吉泉,李博,马志军,赵斌主编. 生态学家面临的挑战——问题与途径. 北京:高等教育出版社,1 – 15
5. 段昌群主编. 2004. 生态科学进展(第一卷). 北京:高等教育出版社,267 – 290
6. 段昌群主编. 2004. 环境生物学. 北京:高等教育出版社,115 – 250
7. 王崇云. 2008. 进化生态学. 北京:高等教育出版社
8. Hoffmann A. A. and Parsons P. A. 1997. Extreme Environmental Change and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press(重点阅读:4. Limits To Adaptation,91 – 124)

推荐网络资源

1. 云南大学生态学国家级精品课程网站:<http://ptstx.col.ynu.edu.cn/>
2. 北京师范大学基础生态学课件:<http://course.bnu.edu.cn/course/ecology/>
3. 生物入侵专业期刊“Biological Invasions”网址:<http://www.springer.com/life+sci/ecology/journal/10530>
4. 联合国环境署 The Convention on Biological Diversity (CBD) 外来入侵物种网站:<http://www.cbd.int/invasive/>
5. 维基开放式免费电子图书网“转基因生物部分”:http://en.wikipedia.org/wiki/Genetically_modified_organisms
6. <http://www.saynotogmos.org/>
7. 美国时代周刊网站“污染与进化”主题:<http://www.time.com/time/magazine/article/0,9171,904357,00.html>
8. 著名学术期刊 Evolutionary Ecology 网站:<http://www.springerlink.com/content/100160/>
9. 中国外来物种数据库:<http://www.biodiv.org.cn/ias/index.htm>
10. 中国濒危植物网:<http://amuseum.cdstm.cn/AMuseum/dangerplant/binweizhiwu/main.html>

主要参考文献

(按拼音及字母顺序排列)

- 1 蔡晓明. 2000. 生态系统生态学. 北京:科学出版社
- 2 曹湊贵主编. 2002. 生态学概论. 北京:高等教育出版社
- 3 常杰,葛滢编著. 2001. 生态学. 杭州:浙江大学出版社
- 4 陈吉泉,李博,马志军,赵斌主编. 生态学家面临的挑战——问题与途径. 北京:高等教育出版社
- 5 崔启武, Lawson G. 1982. 一个新的的种群增长数学模型——对经典的 logistical 方程和指数方程的扩充. 生态学报, 2(4): 403 - 414
- 6 段昌群. 1995. 植物对污染环境的适应与微进化. 生态学杂志,13(5):43 - 50
- 7 段昌群. 1996. 对生物适应环境对策及生物多样性维持机制的信息论探讨. 大自然探索,12(4): 87 - 91
- 8 段昌群. 2001. 生态学教学理论探索与实践——21 世纪大学生态学教学内容优化与课程体系建设. 北京:高等教育出版社
- 9 段昌群,郭涛,徐晓勇,罗明波. 2000. 植物对环境污染的生态遗传学响应及分子生态机制//祖元刚,康乐等主编. 生态适应与生态进化的分子机理. 北京:高等教育出版社, 171 - 191
- 10 段昌群,等. 2006. 生态约束与生态支撑. 北京:科学出版社
- 11 段昌群主编. 2004. 环境生物学. 北京:高等教育出版社
- 12 段昌群主编. 2004. 生态科学进展(第一卷). 北京:高等教育出版社
- 13 段昌群主编. 2005. 生态科学进展(第二卷). 北京:高等教育出版社
- 14 段昌群主编. 2006. 生态科学进展(第三卷). 北京:高等教育出版社
- 15 段昌群主编. 2008. 生态科学进展(第四卷). 北京:高等教育出版社
- 16 方精云主编. 2000. 全球生态学——气候变化与生态响应. 北京:高等教育出版社
- 17 戈峰主编. 2002. 现代生态学. 北京:科学出版社
- 18 葛颂,洪德元. 1994. 遗传多样性及其检测方法//中国科学院生物多样性委员会编. 生物多样性研究专著 1——生物多样性研究的原理与方法. 北京:中国科学技术出版社
- 19 黄瑞复. 1993. 云南松的种群遗传与进化. 云南大学学报(自然科学版),15(1):50 - 63
- 20 江洪著. 1992. 云杉种群生态学. 北京:中国林业出版社
- 21 姜汉侨,段昌群,杨树华,王崇云,苏文华. 2004. 植物生态学. 北京:高等教育出版社
- 22 蒋高明主编. 2004. 植物生理生态学. 北京:高等教育出版社
- 23 蒋先军,骆永明,赵其国. 2000. 土壤重金属污染的植物提取修复技术及其应用前景. 农业环境保护,19(3):179 - 183
- 24 克纳普 R. 1984. 植被动态. 宋永昌,等译. 北京:科学出版社
- 25 黎云祥,刘玉成,钟章成. 1995. 植物种群生态学中的构件理论. 生态学杂志,14(6):35 - 41

- 26 李博, 等编. 1993. 普通生态学. 北京:高等教育出版社
- 27 李博主编. 2000. 生态学. 北京:高等教育出版社
- 28 李文华, 王如松主编. 2005. 生态安全与生态建设. 北京:气象出版社
- 29 李振宇, 解焱主编. 2002. 中国外来入侵种. 北京:中国林业出版社
- 30 林鹏. 1985. 植物群落生态学. 上海:上海科技出版社
- 31 刘庆, 钟章成. 1995. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念. 生态学杂志, 14(3):40–45
- 32 刘智慧. 1990. 四川省缙云山栲树种群结构和动态的初步研究. 植物生态学与地植物学学报, 14:120–128
- 33 马世骏. 1964. 昆虫种群的空间、数量、时间结构及其动态. 昆虫学报, 13(1):38–55
- 34 梅安新, 等编著. 2003. 遥感概论. 北京:高等教育出版社
- 35 美国总统科学技术办公室. 1999. 改变 21 世纪的科学与技术——致国会的报告. 高亮华等译. 北京:科学技术文献出版社
- 36 孟金陵, 等编著. 1997. 植物生殖遗传学. 北京:科学出版社
- 37 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬. 2007. 基础生态学. 2 版. 北京:高等教育出版社
- 38 曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 姜汉侨, 唐廷贵. 1984. 植物生态学. 北京:高等教育出版社
- 39 任海, 彭少麟. 2001. 恢复生态学导论. 北京:科学出版社
- 40 任美锷主编. 1982. 中国自然地理纲要(修订版). 北京:商务印书馆
- 41 尚玉昌, 蔡晓明编著. 1992. 普通生态学(上册). 北京:北京大学出版社
- 42 沈德中. 2002. 污染环境的生物修复. 北京:化学工业出版社, 311–319
- 43 沈善敏. 1990. 应用生态学的现状与发展. 应用生态学报, (1):2–9
- 44 沈振国, 陈怀满. 2000. 土壤重金属污染生物修复的研究进展. 农村生态环境, 16(2):39–44
- 45 宋永昌. 2002. 植被生态学. 上海:华东师范大学出版社
- 46 孙儒泳, 李博, 诸葛阳, 尚玉昌. 1993. 普通生态学. 北京:高等教育出版社
- 47 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 娄安如. 2006. 基础生态学. 北京:高等教育出版社
- 48 孙儒泳编著. 2001. 动物生态学原理. 3 版. 北京:北京师范大学出版社
- 49 陶毅, 王祖望. 1994. Meta – 种群的理论与实践//钱迎倩, 马克平主编. 生物多样性研究的理论与方法. 中国科学技术出版社, 55–68
- 50 王伯荪. 1989. 种群, 种群生态学与种群学. 生态科学, 1:107–109
- 51 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 1995. 植物种群学. 广州:广东高等教育出版社
- 52 王伯荪, 彭少麟. 1997. 植被生态学. 北京:中国环境科学出版社
- 53 王崇云. 2008. 进化生态学. 北京:高等教育出版社
- 54 王崇云, 党承林. 1999. 植物交配系统及其进化机制与种群适应. 武汉植物学研究, 17(2):163–172
- 55 王焕校主编. 2005. 污染生态学. 北京:高等教育出版社
- 56 邬建国. 2001. Metapopulation(复合种群)究竟是什么? 植物生态学报, 24(1):123–126
- 57 吴征镒主编. 1980. 中国植被. 北京:科学出版社
- 58 伍光和, 田连恕, 等. 2000. 自然地理学. 3 版. 北京:高等教育出版社
- 59 沃尔特 H. 著. 1984. 世界植被. 中国科学院植物研究所生态室译. 北京:科学出版社

- 60 王焕校主编. 2000. 污染生态学. 北京:高等教育出版社, 125 – 144
- 61 徐炳声. 1994. 植物的生态变异//陈家宽, 杨继主编. 植物进化生物学. 武汉:武汉大学出版社, 102 – 121
- 62 阎传海. 2001. 植物地理学. 北京:科学出版社
- 63 云南大学生态学与地植物学组. 1976. 植物生态学与群落基本知识. 北京:科学出版社
- 64 张大勇, 等著. 2000. 理论生态学. 北京:高等教育出版社 & 施普林格出版社
- 65 张金屯. 1995. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社, 97 – 172
- 66 赵志模, 周新远编著. 1984. 生态学引论. 重庆:科学技术文献出版社重庆分社
- 67 郑师章, 吴千红, 王海波, 陶云编著. 1993. 普通生态学:原理、方法和应用. 上海:复旦大学出版社
- 68 中国科学院. 2009. 创新 2050: 科技革命与中国现代化. 北京:科学出版社
- 69 钟章成. 1992. 我国植物种群生态研究的成就与展望. 生态学杂志, 11(1): 1 – 4
- 70 周纪纶. 1982. 种群的基本特征和种群生物学的进展. 生态学杂志, 1(2): 33 – 38
- 71 周纪纶, 郑师章, 杨持. 1992. 植物种群生态学. 北京:高等教育出版社
- 72 周晓峰主编. 1999. 中国森林与生态环境. 北京:中国林业出版社
- 73 朱志红, 王刚, 赵松岭. 1994. 不同放牧强度下矮蒿草无性系分株种群的动态与调节. 生态学报, 14(1): 40 – 45
- 74 祝宁. 1994. 植物种群生态学现状与进展. 哈尔滨:黑龙江科学技术出版社
- 75 祝廷成, 钟章成, 李建东. 1988. 植物生态学. 北京:高等教育出版社
- 76 祖元刚, 孙梅, 康乐主编. 2000. 生态适应与生态分化的分子机理. 北京:高等教育出版社 & 施普林格出版社
- 77 Aatry A. R. , Euis G. M. 1992. Bioremediation: An effective remedied alternative for petroleum hydrocarbon-contaminated soil. Environment Progress, 11(4): 318 – 312
- 78 Albrecht A. , Deng X. W. 1996. Light control of seedling development. Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol. 47: 215 – 243
- 79 Antonovics J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. V. Evolution of self-fertility. Heredity, 23: 219 – 238
- 80 Hoffmann A. A. , Parsons P. A. 1997. Extreme Environmental Change and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press
- 81 Ayala F. J. 1982. Population and evolutionary genetics: A Primer. USA: The Benjamin/Cummings Publishing Company, INC.
- 82 Barbour M. G. , Burk J. H. , Pitts W. D. , Gilliam F. S. and Schwartz M. W. 1999. Terrestrial Plant Ecology. Addison Wesley Longman Inc.
- 83 Beagon M. , Motimer M. 1981. Population Ecology: a unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publications.
- 84 Black C. C. 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. Annu. Rev. Plant Physiol., 24: 253 – 286
- 85 Boardman N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Ann. Rev. Plant

- Physiol, 28 :355 – 377
- 86 Chapman J. L. , Reiss M. J. 2001. 生态学: 原理与应用(影印版). Ecology: Principles and Applications. Second edition. 北京: 清华大学出版社
- 87 Cole L. C. Sketches of general and comparative demography. Cold Spring Harbor Symposium in Quantitive Biology, 22 :1 – 15
- 88 Colinvaux P. 1986. Ecology. New Jersey: John Wiley & Sons. Inc. , 172 – 191
- 89 David F. , Moore P. 1954. Notes on contagious distribution in plant populations. Ann. Bot. , 18 :47 – 53
- 90 Dobzhansky. 1951. The. Genetics and the Origin of Species. 3rd ed. New York :Columbia University Press
- 91 Ehrlich P. , Raven P. 1964. Butterflies and plants:A study in coevolution. Evolution, 18 :586 – 608
- 92 Ehrlich P. , Holm R. 1962. Patterns and population. Science, 137 :652 – 657
- 93 Elton C. 1927. Animal Ecology. London: Sidgewick & Jackson
- 94 Emlen J. M. 1973. Ecology: An Evolutionary Approach. Menlo Park, Calif: Addison-Wesley
- 95 Eriksson O. 1988. Patterns of ramet survivorship in clonal fragments of the stoloniferous plant Potentilla anserine. Ecology, 69 (3) :736 – 740
- 96 Ford E. B. 1964. Ecological Genetics. London: Methuen
- 97 Ford E. B. 1976. Genetics and Adaptation. London: Edward Arnold
- 98 Goodall D. W. 1974. A new method for the analysis of spatial pattern by random pairing of quadrat. Vegetation, 29 :135 – 146
- 99 Graham M. H. , et al. 2002. Paradigms in ecology: past, present, and future. Ecology, 83 (6) : 1479 – 1480
- 100 Grant V. 1963. The Origin of Adaptations. New York: Columbia University Press
- 101 Greig-Smith P. 1967. Quantitive Plant Ecology. 2nd ed. London: Butterworths
- 102 Greig-Smith P. 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. Ann. Bot. 16 :293 – 316
- 103 Hamrick J. L. , Godt M. T. 1990. Allozyme Diversity in Plant Species//Brown H. D. , Clegg M. T. , et al. Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources. Sunderland, MA: Sinauer Associate Inc , 43 – 63
- 104 Harper J. L. 1977. Population Biology of Plants. New York: Academic Press
- 105 Harper J. L. 1988. An Apophysis of Plant Population Biology//Davy A. J. , Hutching M. J. & Wathinson A. R. Plant Population Ecology. London: Blackwell Scientific Publication, 435 – 452
- 106 Harper J. L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Eco. , 55 :247 – 270
- 107 Huxley J. 1964. 新系统学. 胡先骕, 等译. 钟补求校. 北京: 科学出版社
- 108 Jain S. K. , Bradshaw A. D. 1966. Evolutionary divergence among plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. Heredity, 21 :407 – 410
- 109 Kays S. , Harper J. L. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. J. Ecol. , 62 (1) :97 – 105

- 110 Kluge M. , Ting I. P. 1978. Crassulacean acid metabolism. Analysis of an ecological adaptation. Springer, Berlin Heidelberg New York
- 111 Krebs C. J. 2003. 生态学(影印版). 北京:科学出版社
- 112 Kristina V. , Gordon J. G. and Wargo J. 2002. 生态系统——平衡与管理的科学. 欧阳华,王政权, 等译. 北京:科学出版社
- 113 Larcher W. 1997. 植物生态学生理. 瞿志席,等译. 北京:中国农业大学出版社
- 114 Levins R. 1970. Extinction//Gerstenhaber M. Some mathematical problem in biology. American Mathematical Society, Rhode island, USA: Providence, 77 – 107
- 115 Lloyd M. 1967. Mean crowding. J. Anim. Ecol, 36:1 – 30
- 116 Lambers H. 等著. 2003. 植物生理生态学. 张国平,等译. 杭州:浙江大学出版社
- 117 Malthus T. R. 1978. An essay on the principle of population. London:Johnson
- 118 Mayr E. 1982. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance. Harvard University, Cambridge, Mass:Belknap Press
- 119 McIntosh R. P. 1985. The Background of Ecology: Theories and Concept. London: Cambridge University Press
- 120 Merrel D. J. 1991. 生态遗传学. 黄瑞复,等译. 北京:科学出版社
- 121 Molles M. C. Jr. 2002. 生态学(影印版). 北京:高等教育出版社
- 122 Moore P. D. , Chapman S. B. Method in Plant Ecology. 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 377 – 435
- 123 Muller-Dombios D. , Ellenberg H. 著. 1986. 植被生态学的目的和方法. 鲍显诚,等译. 北京:科学出版社
- 124 McIntosh R. P. 1992. 生态学概念和理论的发展. 徐嵩龄译. 北京:中国科学技术出版社
- 125 Nei M. 1983. Molecular Evolutionary Genetics. New York:Columbia University Press
- 126 NSF Advisory Committee for Environmental Research and Education. 2003. Complex Environmental Systems—Synthesis for Earth, Life, and Society in the 21 st Century: A 10 – year outlook for the Nation Science Foundation. National Science Foundation (USA)
- 127 Odum E. P. 1983. Basic Ecology. Philadelphia: Saunders College Publishing
- 128 Odum E. P. 1971. Fundamentals of Ecology. Philadelphia:W. B. Saunders
- 129 Odum E. P. 1983. Basic Ecology. Philadelphia:Saunders College Publishing
- 130 Orians G. H. 1962. Natural selection and ecological theory. Am. Nat. 96:257 – 263
- 131 Osmond C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: curiosity in context. Annu. Rev. Plant Physiol. , 29:379 – 414
- 132 Otto T. S. 1992. 生物多样性——有关的科学问题与合作研究建议. 中国科学院生物多样性委员会生物多样性译丛(一). 北京:中国科技出版社
- 133 Palmer M. A. , et al. 2005. Ecological science and sustainability for the 21st century. Frontiers in Ecology and the Environment. 3(1):4 – 11
- 134 Pianka E. R. 1988. Evolutionary Ecology. 4th ed. New York:Harper & Row, Publisher
- 135 Pielou E. C. 1978. 数学生态学引论. 卢泽愚译. 北京:科学出版社

- 136 Ricklefs R. E. 2001. *The Economy of Nature*. 5ed. W. H. Freeman and Company
- 137 Robotnov T. A. 1978. Structure and method of study coenotic populations perennial herbaceous plants. *Soviet J. of Ecology*, 9:99 – 105
- 138 Rose M. R. and Lauder G. V. 1996. *Adaptation*. San Diego; Academic Press
- 139 Sesták Z. 1985. Photosynthesis during leaf development. Junk, Dordrecht
- 140 Silvertown J. W. 1987. *Introduction of Plant Population Ecology*. 2nd ed. Singapore: Langman Singapore Publishers (Pte) Ltd.
- 141 Silvertown J. W. 1987. *Introduction of Plant Population Ecology*. Second edition. Singapore: Langman Singapore Publishers (Pte) Ltd.
- 142 Stebbins G. L. 1957. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press
- 143 Sutherland W. J., et al. 2006. The identification of 100 ecological questions of high policy relevance in the UK. *Journal of Applied Ecology*, 43: 617 – 627
- 144 Silvertown J., Charlesworth D. 2003. 简明植物种群生物学. 李博, 董惠琴, 等译. 北京: 高等教育出版社
- 145 Taylor L. R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189:732 – 735
- 146 The Ecological Vision Committee. 2004. *Ecological Science and Sustainability for a Crowded Planet – 21st Century Vision and Action Plan for the Ecological Society of America*. <http://www.esa.org/ecovisions>
- 147 Verhulst P. Notice sur la loi que la population suit dens son accroissement. *Correp Math Phys*. 10: 113
- 148 Waters W. E. 1959. A quantitative measure of aggregation in insects. *J. Econ. Ent.*, 52:1180 – 1184
- 149 White J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10:109 – 145
- 150 Whittaker R. H. 1985. 植物群落分类. 周纪纶, 等译. 北京: 科学出版社
- 151 Whittaker R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. New York: Macmillan
- 152 Wilson D. S. 1980. *The Natural Selection of Populations and Communities*. Menlo Park, Calif. :The Benjamin/ Cummings Publishing Company, INC.
- 153 Wilson E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press
- 154 Wilson E. O. 1969. The new population biology. *Science*, 163:1184 – 1185
- 155 Whittaker R. H. 1977. 群落与生态系统. 姚壁君译. 北京: 科学出版社

索 引

A

- 安全岛 (Safety Island)
安全生境 (Safety Habitat)
安全域 (Safety Site)
暗反应 (Dark Reaction)

B

- 板状根 (Buttress Root)
半衰期 (Half Life Time)
伴人植物 (Companion Plant)
被动竞争 (Passive Competition)
标志种 (Symbol Species)
表现型 (Phenotype)
表型可塑性 (Phenotype Plasticity)
冰沼 (Tundra)
波动 (Fluctuation)
泊松分布 (Poisson Distribution)
补偿性生长 (Compensatory Growth)
捕食者 (Predators)

C

- 草本沼泽 (Marsh)
草甸 (Meadow)
草甸性草原 (Meadowsteppe)
层片 (Synusia)
查帕拉 (Chaparral)
缠绕植物 (Twinner)
常规随机取样法 (Regular Random Sampling)
常绿阔叶林 (Evergreen Broad-leaved Forest)
常雨木本群落 (Pluviilignosa)
超顶极 (Post-climax)
超积累植物 (Hyperaccumulative Plant)
尺度 (Scale)
初级生产 (Primary Production)
传播 (Dispersal)
传播力 (Vagility)
传粉 (Pollination)

垂直地带性 (Vertical Zonality) 127

春化作用 (Vernalization) 265

次级生产 (Secondary Production) 34

次生裸地 (Secondary Bare Land) 68

次生演替 (Secondary Succession) 74

从属群丛 (Dependent Association) 62

促进效应 (Stimulation Effects) 208

存活曲线 (Survivorship Curve) 172

存在度 (Presence) 92

D

- 大进化 (Macro-evolution) 201
大气圈 (Atmosphere) 11
单体生物 (Unitary Organism) 145
单元顶极 (Mono-climax) 78
当前适合度 (Present Fitness) 206
岛屿模型 (Island Model) 149
等级 (Size Class) 56
等级方差分析法 (Hierarchical Analysis of Variance) 153
等位酶 (Allozyme) 193
地方性特征种 (Local Charistical Species) 95
地理信息系统 (Geographic Information System) 118
地面芽植物 (Hemicryptophytes) 63
地上芽植物 (Chamaephytes) 63
地下芽植物 (Geophytes) 63
第二性生产 (Secondary Production) 34
凋落物 (Litter) 23
顶极群落配置说 (Climax Pattern Hypothesis) 79
定居 (Ecesis) 69
动态混合生命表 (Dynamic Composite Life Table) 168
动态生命表 (Dynamic Life Table) 167
冻荒漠群落 (Frigorideserta) 114
对数增长 (Logarithmic Growth) 175
多次结实 (Iteroparity) 177
多刺疏林 (Thorn Forest) 101
多度 (Abundance) 50
多年生 (Perennials) 178
多年生多次结实 (Perennial Iteroparous) 147

多年生一次结实 (Perennial Semelparous)	147	构件生物 (Modular Organism)	145
多态性 (Polymorphism)	192	固有休眠 (Innate Dormancy)	182
多型性 (Polytypism)	192	关键种 (Keystone Species)	208
多元顶极 (Poly-climax)	79	关联分析 (Association Analysis)	95
E			
二维网函数插值法 (Two Dimensional Net Function Interpolation Method)	153	冠层种子库 (Canopy Seed Storage)	181
F			
繁殖群 (Deme)	148	灌丛干草原 (Shrubsteppe)	88
泛化 (Generalization)	211	灌木稀树干草原 (Shrub Savannah)	88
非共生 (Amensalism)	212	光饱和点 (Light Saturation Point)	253
非密度制约 (Density-independent)	185	光补偿点 (Light Compensation Point)	253
分布格局 (Pattern)	62	光反应 (Light Reaction)	25
分布区 (Area)	210	光合时间 (Photosynthetic Time)	29
分层随机取样法 (Stratified Random Sampling)	157	光合有效辐射 (Photosynthetically Active Radiation)	255
分解者 (Decomposer)	20	光敏受体 (Photoreceptors)	256
分摊竞争 (Scramble Competition)	209	光形态建成 (Photomorphogenesis)	256
腐食者 (Saprophages)	219	光周期 (Photoperiod)	256
负二项分布 (Negative Binomial Distribution)	152	光周期现象 (Photoperiodism)	257
负反馈 (Negative Feedback)	40	过冷现象 (Supercooling)	266
附生植物 (Epiphyte)	213	H	
复原植被图 (Restorative Vegetation Map)	115	合体共生 (Conjunctive Symbiosis)	215
富营养化 (Eutrophication)	32	恒有度 (Constancy)	92
G			
盖度 (Coverge)	52	红树林 (Mangrove Forest)	101
盖度平均百分数 (Meancover Percentage)	94	环境负载力 (Carrying Capacity)	176
盖度系数 (Coverage index)	53	环境筛 (Environmental Seize)	184
干草原 (Steppe)	88	荒原 (Fellfield)	88
干荒漠群落 (Siccideserta)	114	黄化现象 (Etiolation)	256
干扰 (Disturbance)	185	J	
干扰顶极 (Dis-climax)	78	积温 (Heat Sum)	262
干涉性竞争 (Interference Competition)	209	基部盖度 (Basal Cover)	52
高度 (Height)	54	基因 (Gene)	193
高位芽植物 (Phanerophytes)	63	基因多样度指数 (Index of Gene Diversity)	196
高温植物 (Megistrotherm)	90	基因分化系数 (Coefficient of Gene Differentiation)	196
根瘤 (Root Nodules)	216	基因流 (Gene Flow)	199
共生固氮 (Symbiotic Nitrogen Fixation)	215	基因型 (Genotype)	193
构件 (Module)	145	基株 (Genet)	145
I			
集合种群 (Metapopulation)	155	集合分布 (Contagious Distribution)	150
季相 (Seasonal Aspect)	72	季雨林 (Monsoon Forest)	101
寄生者 (Parasites)	219	间断 (Disjunction)	148

间断共生 (Disjunctive Symbiosis)	215	落叶阔叶林 (Deciduous Broad-leaved Forest)	107
建群者原理 (Founder Principle)	205		
建群种 (Constructive Species)	60		
交错群落 (Ecotone)	91	马里群落 (Mallee)	110
绞杀植物 (Strangler)	213	酶谱 (Zymogram)	193
进化灵活度 (Evolutionary Flexibility)	207	孟德尔种群 (Mendel Population)	148
近交 (Inbreeding)	147	密度制约 (Density-dependent)	185
经度地带性 (Longitudinal Zonality)	127	灭绝 (Extinction)	207
净初级生产力 (Net Primary Productivity)	23	灭绝种 (Extinct Species)	207
竞争 (Competition)	70	木本沼泽 (Swamp)	88
竞争排斥原理 (Competition Exclusion Principle)	210	牧场生态型 (Grazing Ecotype)	245
静态生命表 (Static Life Table)	168		
局部灭绝 (Local Extinction)	207		
局域繁育种群 (Local Breeding Population)	148	N	
局域种群 (Local Population)	155	奈曼 A 型分布 (Neyman Distribution)	152
聚集 (Gregariousness)	150	耐受性定律 (Law of Tolerance)	15
聚类分析 (Cluster Analysis)	95	耐阴植物 (Shade-tolerant Plant)	258
均匀分布 (Uniform Distribution)	150	内生菌根 (Endomycorrhizae)	215
菌根 (Mycorrhizae)	215	年龄比例 (Age Ratio)	159
		年龄结构 (Age Structure)	159
K			
坎普 (Campo)	110	P	
啃食系统 (Grazing Systems)	220	排序 (Ordination)	91
啃食者 (Browsers)	219	攀缘植物 (Scandent Plant)	213
空间分布型 (Spatial Distribution)	150	盘帕斯群落 (Pampas)	110
空间格局 (Spatial Pattern)	150	偏利共生 (Commensalism)	213
亏损曲线 (Depletion Curve)	174	频度 (Frequency)	53
		频度定律 (Law of Frequency)	54
L			
老茎生花 (Cauliflory)	98	普遍顶极 (Prevailing Climax)	79
里牙诺 (Liano)	110	普列利群落 (Prairie)	110
利用性竞争 (Exploitation Competition)	209		
连续 (Continuous)	148	普施塔群落 (Puszta)	110
两年生 (Biennials)	178	平均大陆 (Average Continent)	125
量子式物种形成 (Quantum Speciation)	204		
邻接物种形成 (Parapatric Speciation)	204	Q	
邻接效应 (Neighbour Effect)	185	气候顶极群落 (Climatic Climax)	78
邻接种群 (Parapatric Population)	148	气生根 (Air Root)	98
林窗 (Gap)	185	迁移 (Migration)	68
林木图解 (Phytograph)	56	潜在植被图 (Potential Vegetation Map)	115
逻辑斯谛增长 (Logistic Growth)	176	潜在种群 (Potential Population)	181
裸地 (Bare Land)	67	嵌式分布 (Mosaic Distribution)	150
		强制休眠 (Enforced Dormancy)	182
		区别种 (Differential Species)	95
		区域多样性 (Regional Diversity)	58

区组分析 (Block Analysis)	153	生态幅 (Ecological Amplitude)	15
趋同适应 (Convergent Adaptation)	242	生态幅度 (Ecological Range)	210
趋异适应 (Divergent Adaptation)	242	生态价 (Ecological Valence)	210
去春化作用 (Devernallization)	265	生态密度 (Ecological Density)	158
全球卫星定位系统 (Global Positioning System)	118	生态平衡 (Ecological Balance)	39
确限度 (Fidelity)	93	生态水文作用 (Eco-hydrologic Effects)	44
群丛 (Association)	88	生态位 (Niche)	210
群丛纲 (Class)	88	生态位分离 (Niche Separation)	210
群丛个体性 (The Individualistic Concept of Plant Association)	79	生态位宽度 (Niche Width)	210
群丛目 (Order)	88	生态位重叠 (Niche Overlap)	210
群丛属 (Alliance)	88	生态系列 (Ecological Series)	134
群落 (Community)	5	生态系统 (Ecosystem)	3
群落复合体 (Community Complex)	134	生态系统服务 (Ecosystem Service)	41
群落系数 (Coefficient of Community)	94	生态系统健康 (Ecosystem Health)	39
群落相似系数 (Coefficient of Community Similarity)	94	生态型 (Ecotype)	242
群系 (Formation)	97	生态学 (Ecology)	4
群系纲 (Formation Classes)	98	生物地理群落 (Geobiocoenose)	8
群系组 (Formation Group)	97	生物地球化学循环 (Biogeochemical Cycle)	35
		生物量 (Biomass)	23
		生物圈 (Biosphere)	3
		生物入侵 (Biological Invasion)	296
		生育力 (Fecundity)	180
热带雨林 (Tropical Rain Forest)	98	生殖分配 (Reproduction Allocation)	178
人类生态型 (Anthropogenic Ecotype)	245	生殖价 (Reproductive Value)	178
入侵种 (Invasive Species)	296	生殖力 (Fertility)	180
		生殖配置 (Reproduction Allocation)	178
		剩余生殖价 (Residual Reproductive Value, RRV)	180
R			
萨瓦纳 (Savanna)	102	湿生草本群落 (Emersiherbosa)	112
砂生植物 (Psammophyte)	90	石隙植物 (Chasmophyte)	90
上限临界点 (Upper Critical Point)	228	食草动物 (Herbivore)	20
上行效应 (Bottom-up Effect)	34	食草者 (Herbivores)	219
社会性 (Sociability)	150	食虫植物 (Insectivorous Plant)	222
生产者 (Producer)	19	食肉动物 (Carnivore)	20
生长型 (Growth Form)	247	食碎屑者 (Detritovores)	219
生活史格局 (Life History Patterns)	231	食物网 (Food Web)	34
生活型 (Life Form)	246	适合度 (Fitness)	240
生活周期 (Life Cycle)	180	适应 (Adaptation)	227
生境 (Habitat)	11	收益 - 成本分析 (Analysis of Benefit Cost)	232
生境间的多样性 (Between-habitat Diversity)	58	树丛 (Groveland)	88
生理分布区 (Physiological Distribution Area)	228	水分利用效率 (Water-use Efficiency)	272
生命表 (Life Table)	166	水平生命表 (Horizontal Life Table)	167
生食者 (Biophages)	219	水圈 (Hydrosphere)	12
生态分布区 (Ecological Distribution Area)	228		
S			

水生草本群落(Submersiherbosa)	113	稀树草地(Parkland)	88		
斯捷帕群落(Steppe)	110	稀树干草原(Savannah)	88		
酸土植物(Oxylophyte)	90	稀树乔木林(Savanna Forest)	101		
随机分布(Random Distribution)	150	喜旱植物(Xerophyte)	90		
随机遗传漂变(Random Genetical Drift)	199	喜蚁植物(Myrmecophytes)	217		
T					
他感化学作用(Allelopathy)	152	系列顶极群落(Sereclimax)	78		
他疏(Alien Thinning)	185	下限临界点(Lower Critical Point)	228		
踏脚石模型(Stepping Stone Model)	149	下行效应(Top-down Effect)	34		
胎萌(Vivipary)	101	夏绿干燥草本群落(Aestiduriherbosa)	110		
特定年龄生命表(Age-Specific Life Table)	167	夏绿木本群落(Aestilignosa)	107		
特定时间生命表(Time-Specific Life Table)	168	先锋植物群落(Pioneer Plant Community)	70		
特化(Specialization)	211	显著度(Dominance)	53		
特征种(Characteristic Species)	93	现状植被图(Real Vegetation Map)	115		
体积(Volume)	55	限制因子(Limiting Factors)	15		
跳跃式物种形成(Saltational Speciation)	204	线状分布(Linear Distribution)	148		
同地种群(Sympatric Population)	148	相对含水量(Relative Water Content)	270		
同工酶(Isozyme)	193	相对生长率(Relative Growth Rate)	158		
同生群(Cohort)	167	相互平均法(Reciprocal Averaging)	95		
同生群生命表(Cohort Life Table)	167	相邻格子样方法(Contiguous Grid Quadrats)	157		
投影盖度(Projective Cover)	52	相似度(Similarity)	91		
突变(Mutation)	199	消费者(Consumer)	20		
突现特性(Emergent Property)	144	小进化(Micro-evolution)	201		
土壤圈(Pedosphere)	12	小群落(Microcoenonium, Microcommunity)	62		
W					
外来种(Alien Species)	296	协同进化(Coevolution)	212		
外生菌根(Ectomycorrhizae)	215	胸高直径(Diameter at Breast Height)	161		
顽拗性种子(Recalcitrant Seed)	182	显域植被(Zonal Vegetation)	131		
纬度地带性(Latitudinal Zonality)	126	Y			
温带针叶林(Needle Forest)	108	亚顶极(Subclimax)	78		
温室效应(Greenhouse Effects)	37	亚纲(Subclasses)	98		
温周期现象(Thermoperiodism)	267	亚群系(Sub-formation)	97		
无性系(Clone)	177	亚种群(Subpopulation)	155		
无性系生长(Clonal Growth)	145	岩石圈(Lithosphere)	12		
无性系小株(Ramet)	146	盐地植物(Halophyte)	90		
无性系种群(Clonal Population)	161	演替(Succession)	90		
物种饱和度(Species Saturation)	58	演替顶极(Climax)	77		
物种多样性(Species Diversity)	58	阳性植物(Heliophytes)	258		
X					
吸器(Haustoria)	213	样方(Quadrat)	156		
		遥感技术(Remote Sensing)	118		
		量子进化(Quantum Evolution)	204		
		叶面积指数(Leaf Area Index)	30		
		一次结实(Semearinity)	177		

一年生(Annuals)	178	正二项分布(Binomial Distribution)	152
一年生一次结实(Annual Semelparous)	147	支柱根(Brace Root)	98
一年生植物(Terophytes)	63	植被(Vegetation)	3
遗传多样性(Genetic Diversity)	195	植被地带(Zone)	136
遗传个体(Genetic Individual)	145	植被连续性(Continuum)	79
遗传工程生物(Genetically Engineering Organisms)	299	植被片段(Fragment)	132
遗传结构(Genetic Structure)	195	植被区(Province)	136
遗传体制(Genetic System)	195	植被区域(Region)	136
异地物种形成(Allopatric Speciation)	204	植被圈(Circle of Vegetation)	88
异地种群(Allopatric Population)	148	植被型(Vegetation Type)	96
异交(Outcrossed)	146	植被型组(Vegetation Type Group)	96
异养生物(Heterotroph)	20	植被亚型(Vegetation Sub-type)	97
异源多倍体种(Allopolypoids)	204	植物策略(Plant Strategy)	231
抑制效应(Deppression Effects)	208	植物功能群(Function Groups)	246
阴性植物(Sciophytes)	258	植物提取(Phytoextraction)	295
营养结构(Trophic Structure)	20	植物营养型(Vegetative Form)	246
营养增殖(Vegetative Propagation)	147	植物运动(Plant Movement)	271
硬叶灌木群落(Sclerophyllous Shrub)	106	指数增长(Exponential Growth)	175
硬叶木本群落(Durilignosa)	106	致病菌(Pathogen)	218
硬叶乔木群落(Sclerophyllous Forest)	106	中生草本群落(Pratoherbosa)	111
优势度(Dominance)	56	中性效应(Neutral Effects)	208
优势种(Dominant Species)	56	种间关系(Interspecies Relationship)	208
幼苗同生群(Seedling Cohort)	181	种间竞争(Interspecific Competition)	209
诱导休眠(Induced Dormancy)	182	种内竞争(Intraspecific Competition)	209
雨绿干燥草本群落(Hiemiduriherbosa)	109	种群(Population)	5
预顶极(Preclimax)	78	种群大小(Population Size)	158
原初反应(Primary Reaction)	25	种群格局顶极理论(Population Pattern Climax Theory)	79
原生裸地(Primary Bare land)	68	种群密度(Population Density)	158
原生演替(Primary Succession)	74	种群年龄结构分布(Population Age Distribution)	159
远交(Outbreeding)	147	种群遗传结构(Population Genetic Structure)	192
隐域植被(Intrazonal Vegetation)	132	种子库(Seed Pool)	181
Z			
杂合性(Heterozygosity)	203	种子流(Seed Flow)	181
灾变(Catastrophe)	185	种子散布(Seed Dispersal)	181
灾变式物种形成(Catastrophic Speciation)	205	种子生产(Seed Production)	181
沼泽(Marsh)	112	种子雨(Seed Rain)	181
照叶木本群落(Laurilignosa)	103	重量(Weight)	55
针叶木本群落(Aciculignosa)	108	重要值(Importance Value)	56
真草原(True steppe)	88	周期性(Periodicity)	72
争夺竞争(Contest Competition)	209	主动竞争(Active Competition)	209
正常性种子(Orthodox Seed)	182	主成分分析(Principal Component Analysis)	95
		转基因生物(Genetically Modified Organisms)	299
		转移矩阵(Transition Matrix)	171

资源配置 (Resource Allocation)	231	最小因子定律 (Law of Minimum)	15
自交 (Selfed)	146		
自然选择 (Natural Selection)	198		
自疏 (Self Thinning)	185	其他	
自养生物 (Autotroph)	19	Castle-Hardy-Weinberg 定理 (The Castle-Hardy-Weinberg Principle)	198
总初级生产力 Gross Primary Productivity	23	Grinnell 原则 (Grinnell's Axiom)	210
总生殖价 (Total Reproductive Value)	180	Jaccard 相似系数	94
最佳生殖频率 (Optimal Life History Patterns)	178	Leslie 矩阵 (Leslie Matrix)	170
最适点 (Optimum Point)	228	Oskar 综合征 (Oskar Syndrome)	189
最小面积 (Minimum Area)	49	Sørensen 相似系数	94

郑重声明

高等教育出版社依法对本书享有专有出版权。任何未经许可的复制、销售行为均违反《中华人民共和国著作权法》，其行为人将承担相应的民事责任和行政责任，构成犯罪的，将被依法追究刑事责任。为了维护市场秩序，保护读者的合法权益，避免读者误用盗版书造成不良后果，我社将配合行政执法部门和司法机关对违法犯罪的单位和个人给予严厉打击。社会各界人士如发现上述侵权行为，希望及时举报，本社将奖励举报有功人员。

反盗版举报电话：(010) 58581897/58581896/58581879

反盗版举报传真：(010) 82086060

E - mail: dd@ hep. com. cn

通信地址：北京市西城区德外大街 4 号

高等教育出版社打击盗版办公室

邮 编：100120

购书请拨打电话：(010)58581118