

# 植物群落的现代演替理论浅析\*

肖化顺<sup>1</sup>, 陈端吕<sup>2</sup>

(中南林业科技大学, 湖南 株洲 412006; 湖南文理学院, 湖南 常德 415000)

**摘要:** 简要回顾了植物群落演替的研究历史, 阐述了几种主要的、有发展前途的演替理论和学说, 它们是促进作用理论、初始植物区系学说、适应对策演替理论、资源比率理论、等级演替理论、螺旋式上升演替理论等, 由此总结了植物群落演替的研究前景。

**关键词:** 演替; 植物群落; 顶级演替; 演替机制

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文献标识码: 1003-6075(2006)03-0060-03

## Analysis of Contemporary Theory on Succession of Plant Community

XIAO Hua-shun<sup>1</sup>, CHEN Duan-lu<sup>2</sup>

(1. Central South University of Forestry & Technology, Hunan Zhuzhou 412006, China; 2. Hunan University of Art and Science, Changde 415000, China)

**Abstract:** Research to history of succession of plant community has been reviewed simply. Several main and promising succession theories are summarized, such as mutual effect theory, initial floristic hypothesis, adapting strategy theory, resource ratio hypothesis, and hierarchical succession theory, helical raise theory and so on. Consequently, the research perspective of succession of plant community is generalized.

**Key words:** succession; plant community; climax succession; mechanism of succession

自20世纪初以来, 演替(succession)成为生态学中的最重要而又多争议的基本概念之一。植物群落演替一般指“植物群落在干扰后的恢复过程或在裸地上植物群落的形成和发展过程”。演替的定义有广义和狭义之分, 广义上是指植物群落随时间变化的生态过程, 狭义上是指在一定地段上群落由一个类型变为另一类型的质变、且有顺序的演变过程。有关演替的研究与农、林、牧和人类经济活动紧密相连, 是合理经营和利用一切自然资源的理论基础, 有助于对自然生态系统和人工生态系统进行有效地控制和管理, 并且可指导退化生态系统恢复和重建。本文回顾了演替的研究历史, 分析了有关植物群落的现代演替理论, 以便更好地掌握几种主要的、有发展前途的演替理论和学说。

## 1 演替研究的简史

在一个从未生长过植物或原来群落被完全破坏的裸地上, 一旦有植物物种的个体迁入或出现, 并开始定居、生长发育及繁殖后代, 那么演替便发生了。接着一个植物群落接着一个植物群落相继地、不断地为另一个植物群落所代替, 直至达到顶级群落(climax), 即达到稳定状态。演替过程不仅受到群落内外环境因子的干扰和影响, 也受到群落本身结构的制约。“演替”一词是法国生物学家 Mall(1825)首次在生态学意义上使用的(Spurr, 1980)。Thoreau(1863)根据博物学家的观点, 把演替描述为弃耕田向森林过渡的变化; Douglas(1875, 1888)详细论述了森林演替和先锋树种

\* 收稿日期: 2006-04-17 修回日期: 2006-05-30

基金项目: 中南林学院青年科学基金项目(05047B)

作者简介: 肖化顺, 男, 湖南武冈人, 博士, 副教授, 主要从事森林经营与林业信息工程的教学与科研。

的概念;Warming (1896) 和 Cowles (1901) 研究了沙丘植被发展的时间序列后提出了演替的定义。20 世纪初,Clements (1916)才系统地提出演替学说,从此,演替成为生态学研究的主题之一。Clements 认为植被是一个有机整体,演替是植被通过几个离散阶段发展为顶级的过程。与此相反,Gleason (1917,1926,1936) 认为植被是由大量植物个体组成的,植被的发展和维持是植被个体的发展和维持的结果。<sup>[1]</sup>

20 世纪初期对演替的研究主要以定性描述为主。Lindeman (1942) 群落概念应用到演替研究中,使得对演替规律的研究进入到更为宏观的系统水平。Gurtis (1959) 等强调了植被在空间和时间上的连续变化。Daubenmire (1952,1961) 则强调次生演替的过程。随后,演替研究已深入到测定演替的变化率、物质循环与能流的趋势、不同变化条件下物种的变化和种群调节机制等。Margalef (1968) 提出演替过程要从景观水平探讨,景观性质特别是空间异质性和干扰与演替的关系极为重要。20 世纪 70 年代后开始强调干扰在群落演替中的作用,特别是 White (1979) 认为自发干扰和异发干扰是相互依赖的和难以区别。Bormann 和 Liken (1979) 曾提出广泛区域上有规则地达到平衡的演替序列,Rowp (1957) 和 Ueinselman (1981) 曾提出被干扰有规则打断的演替序列。在第 13 届国际植物学大会(1981) 上提出了把植物群落演替从以往单一考虑植被变化进一步扩大到微生物、动物和人类活动以及整个生物界的物流与能流。现代演替理论的研究主要趋向是强调个体的生命史特征、进化对策、干扰等因素的作用,并试图以此为基础走向新的综合。<sup>[2,3]</sup>

## 2 现代演替理论

### 2.1 促进作用理论

促进作用理论是由 Clement(1916)首先提出来的,是最早的和经典的演替理论。其主要观点是:①植物群落是一个高度统一的整体,群落的发展是渐进的和有序的,从一个简单的先锋植物群落通过演替最终发展为复杂的气候顶级群落;②演替的动力主要来自于生物之间及生物与环境之间的相互作用,最早定居的植物改造了群落的生存环境,有利于更多新物种的定居生存,直到产生顶级群落;③演替是有一定方向的,演替过程是可以预见的。Clement 将群落不断发展,最终达到平衡的演替过程分为裸地的形成、迁移、定居、反应、演替、稳定 6 个阶段。<sup>[4]</sup>

### 2.2 初始植物区系学说

初始植物区系学说是 Egler(1954)提出来的,其主要观点是:①演替具有很强的异源性,任何一个地点的演替都取决于哪些物种首先到达那里;②植物种的取代不一定是有序的,每一个种都试图排挤和压制新来的定居者,使演替带有较强的个体性;③演替的方向不定,演替的详细途径是难以预测的;④演替通常是由个体较小、生长较快、寿命较短的种发展为个体较大、生长较慢、寿命较长的种。这种学说认为替代是种间的,而不是群落的,演替系列是连续的而不是分散的。<sup>[1,3]</sup>

### 2.3 适应对策演替理论

适应对策演替理论是 Grime(1989) 在新的植物的三种基本对策基础上提出的,其三种基本对策是:①R-对策种,适应临时性丰富的环境;②C-对策种,竞争力强,生境状态良好,又称竞争种;③S-对策种,适应于资源贫瘠、恶劣的生境,叫做耐胁迫种。R-C-S 对策模型反映了植被演替是胁迫强度、干扰和竞争之间平衡的结果。认为:①次生演替过程中的物种对策格局是有规律的,是可以预测的;②一般情况下,先锋种为 R-对策种,演替中期的种多为 C-对策种,而顶级群落中的种则多为 S-对策种。此学说从物种的生活史、适应对策方面对理解演替过程有重要贡献。<sup>[5]</sup>

### 2.4 资源比率理论

资源比率理论是 Tilman(1985)提出来的。该理论认为一个种在限制性资源比率为某一值时表现为强竞争者,而当限制性资源比率改变时,由于种的竞争能力不同,组成群落的植物种也随之改变,它是通过资源的变化而引起竞争关系变化来实现演替的。此理论与促进作用学说有很大的相似之处。<sup>[6]</sup>

### 2.5 等级演替理论

等级演替理论是 Pickett 等(1987)提出的关于演替原因和机制的等级概念框架,称之为原因等级系统,认为:①裸地的可利用性,物种对裸地利用能力、适应能力是有差异的;②裸地可利用性取决于干扰的频率和程度,种对裸地的利用能力取决于种的繁殖体生产力、传播能力、萌发和生长能力等;③立地一种的因素和行为及其相互作用是演替的本质。这一理论较详细地分析了演替的原因,并考虑了大部分因素,它有利演替分析结果的解释。<sup>[7]</sup>

### 2.6 螺旋式上升演替理论

螺旋式上升演替理论是范竹华等(2005)提出来

的,其主要观点是:①所有生态植被均处于演替状态,当没有外力破坏作用,或植被内在生理机制的反作用超过外力破坏作用时,是进展演替,否则是逆行演替;②植被的内在生理机制决定演替的方向和趋势,植被的演替是植被所在的空间生态位、时间生态位和信息生态位三种因素综合交织作用的结果;③一个气候区只有一个气候顶极,当达到顶极后,由于顶极群落内在生理机制的局限,它最终要回到原来演替的某一阶段,产生新的生物群落,同时,群落对环境改造作用更加强烈,继续向气候顶级演替,生物多样性不断增加,群落的生产力不断提高,对环境具有越来越强的改造作用,是一种螺旋式上升过程;④逆行演替过程中,外力破坏作用停止,或群落内在生理机制的反作用超过外力破坏作用时,就进行进展演替,进入上述的演化循环状态。<sup>[8]</sup>

### 2.7 其他理论

演替的机制理论尚有多种,比如 Conell 和 Slatyer (1977)提出来的忍耐作用学说,认为早期演替物种先锋种的存在并不重要,任何种都可以开始演替。植物替代伴随着环境资源递减,较能忍受有限资源的物种将会取代其它种。演替主要是靠这些种的侵入和原来定居物种的逐渐减少进行的,主要取决于初始条件。而 Whittaker 和 Liven (1977)把演替分为四种基本类型:一是替代演替,二是直接演替,三是循环演替,四是镶嵌演替。有的学者认为,生态演替本质上是由斑块(patch)的变化而引起的,这里斑块指种群斑块或小群落斑块,因而提出镶嵌体学说。<sup>[9]</sup>

## 3 演替的研究展望

演替是植物群落长期的、复杂的生态过程,演替理论的研究仍是当今生态学中的重大课题之一,目前的研究方法主要有长期定位研究、空间换时间的生态序列研究、数学建模动态模拟三种方法。演替的研究虽有一个共同的概念框架,但其途径往往是多元论的。从发展趋势看,包含了时空尺度和等级理论的综合研究、演替的定量研究、演替机制以及演替过程中格局的演替、干扰与生态演替的研究将会得到进一步发展。

### 参考文献:

- [1] 彭少麟. 南亚热带森林群林群落动态学[M]. 北京: 科学出版社, 1996.
- [2] PICKETT S T A, WHITE P S. The ecology of natural disturbance and patch dynamics [M]. New York: Academic Press. 1985.
- [3] McINTOSH R P. The background of ecology [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1985.
- [4] Clements F E. plant succession: An analysis of the development of vegetation[M]. Publication No. 242. Carnegie Institution of Washington. 1916.
- [5] 刘建国. 当代生态学博论[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1992.
- [6] Tilman D. The resource - ratio hypothesis of plant succession[J]. American Naturalist, 1985, 125: 827-852.
- [7] Pickett S T A. A hierarchical consideration of causes and mechanism of succession[J]. Vegetation, 1987, 69: 109-114.
- [8] 范竹华, 法永乐, 李梅, 等. 生态演替螺旋式上升理论探析[J]. 农业与技术, 2005, 25(1): 99-101.
- [9] Knap. 植被动态[M]. 李博译. 北京: 科学出版社, 1985.