

第五章 生物群落

第一节 群落的概念与基本特征

第二节 群落的结构

第三节 群落的演替

概念与术语

本章提要

生物群落 (Biotic Community)

生态优势种 (Dominant Species)

物种多样性 (Species Diversity)

群落结构 (Community Structure)

生物群落演替 (Community Succession)

顶极群落 (Climax Community)

基本内容(七个方面)

1. **群落的基本特征**：种类组成、外貌、动态特征、群落环境、分布范围和物种间的相互影响；
2. **群落的种类组成性质**：生态优势种、亚优势种、伴生种、偶见种；
3. **群落的数量特征**：种的个体数量、种的综合数量、物种多样性等；
4. **群落的结构**：垂直结构、水平结构、时间结构、环境梯度与群落分布、群落边缘效应；

5. 群落演替的原因：外因演替、内因演替；
6. 群落演替的类型：原生演替、次生演替；
7. 控制群落演替的主要因素：植物繁殖体的迁移、散布与动物的活动性、群落内部环境变化、种内和种间关系的改变、外界环境条件的变化以及人类的活动。

群落生态学是生态学在群落层次研究的分支，其内容是生态学基础知识的一部分，也是农业、林业、畜牧业等群落调控的理论基础，在土地利用、自然资源保护等领域都有重要的指导意义。

本章目的是通过介绍生物群落的组成、特征、结构、动态演替及群落组成的多样性使我们掌握和应用生物群落的生态规律和原理；培养我们对生物群落的控制、利用、改造、创建、管理能力；认识群落生态理论在保护自然环境、维护生态平衡、提高群落生产力中的作用。

重要问题

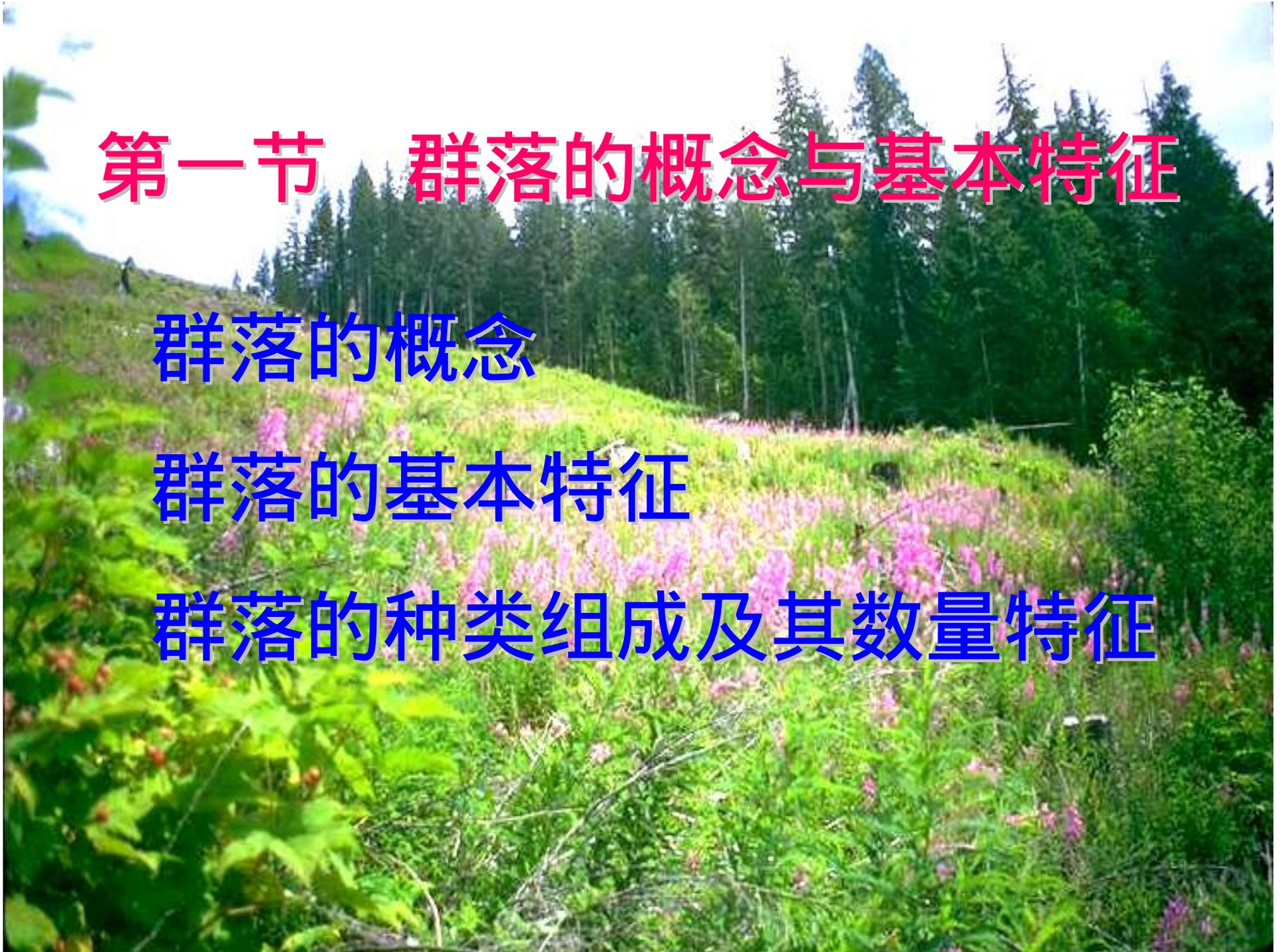
1. 生物群落结构理论及其应用
2. 群落演替与顶极群落理论的应用

第一节 群落的概念与基本特征

群落的概念

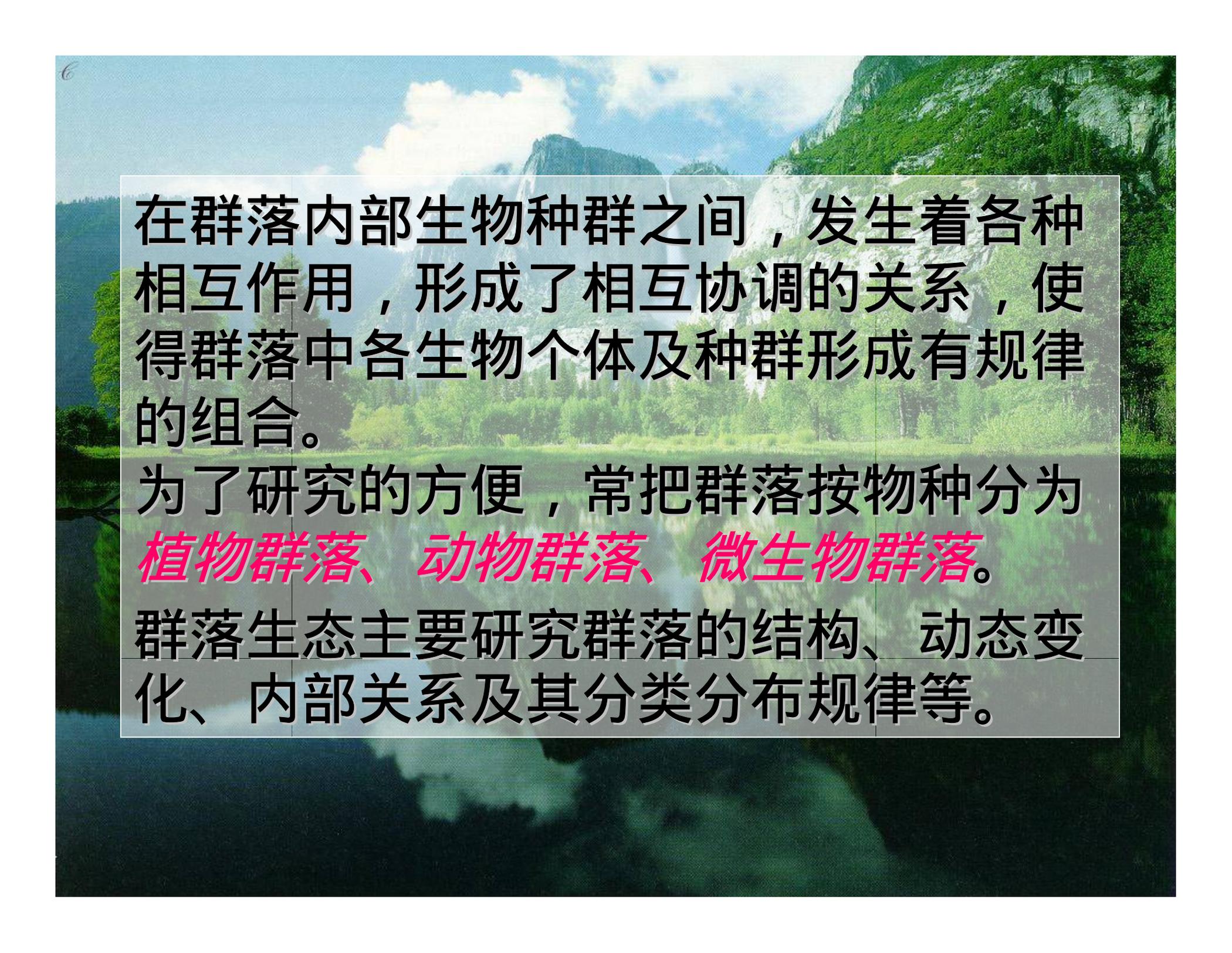
群落的基本特征

群落的种类组成及其数量特征



一、群落的概念

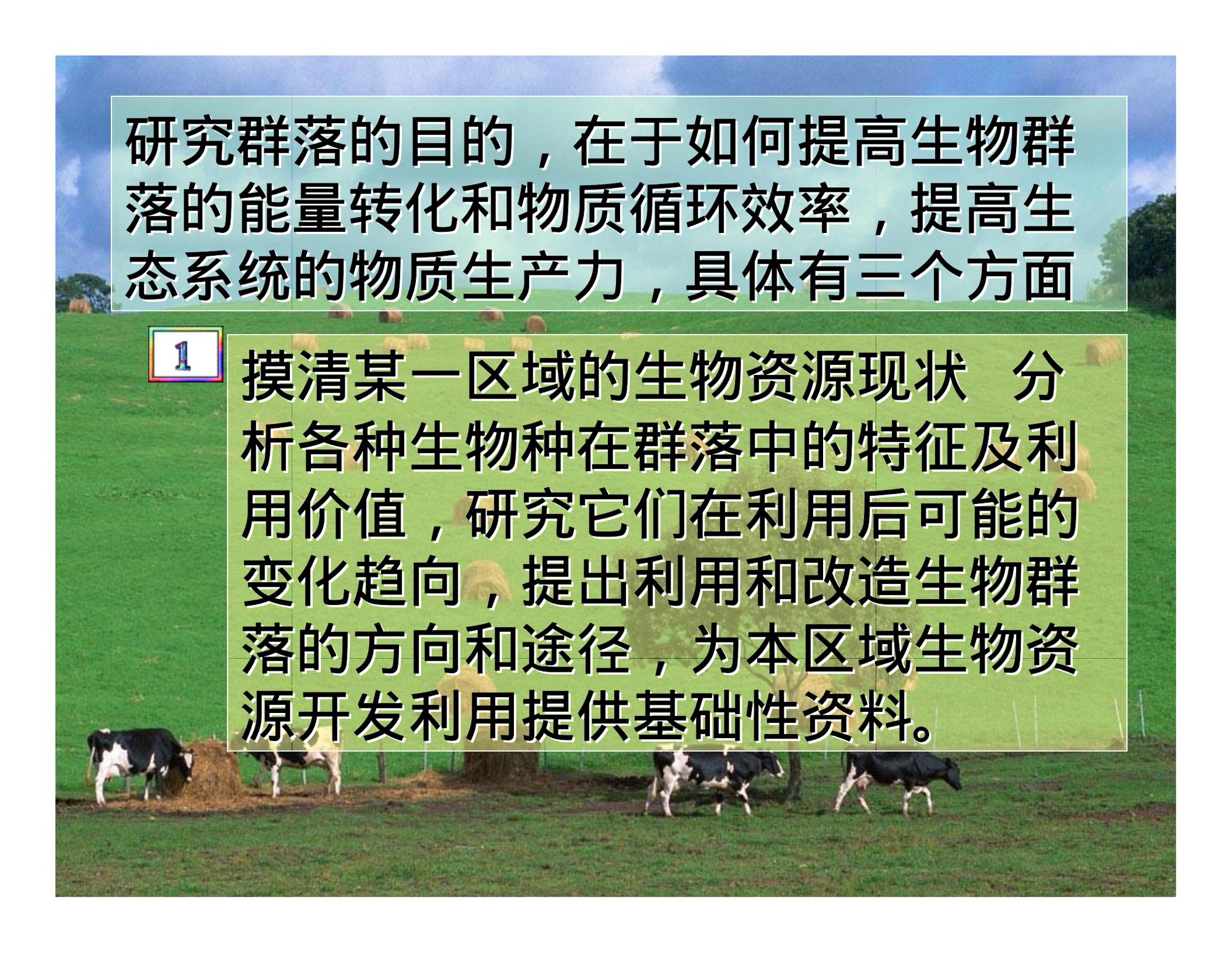
生物群落(biotic community)是指生存于特定区域或生境内的各种生物种群的集合体。也可以用来指明各种不同大小及自然特征的有生命物体的集合。



在群落内部生物种群之间，发生着各种相互作用，形成了相互协调的关系，使得群落中各生物个体及种群形成有规律的组合。

为了研究的方便，常把群落按物种分为
植物群落、动物群落、微生物群落。

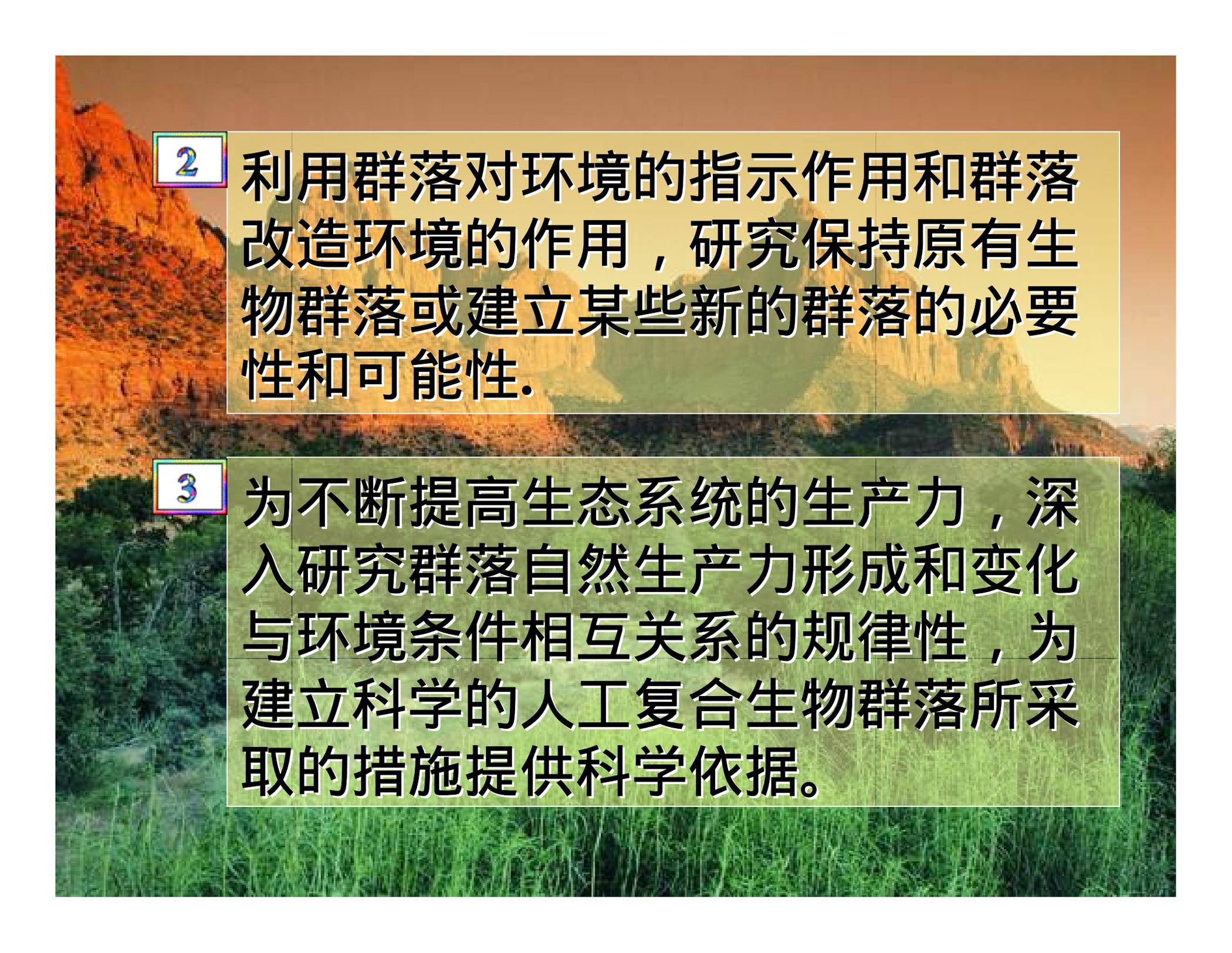
群落生态主要研究群落的结构、动态变化、内部关系及其分类分布规律等。



研究群落的目的，在于如何提高生物群落的能量转化和物质循环效率，提高生态系统的物质生产力，具体有三个方面

1

摸清某一区域的生物资源现状 分析各种生物种在群落中的特征及利用价值，研究它们在利用后可能的变化趋向，提出利用和改造生物群落的方向和途径，为本区域生物资源开发利用提供基础性资料。



2

利用群落对环境的指示作用和群落改造环境的作用，研究保持原有生物群落或建立某些新的群落的必要性和可能性。

3

为不断提高生态系统的生产力，深入研究群落自然生产力形成和变化与环境条件相互关系的规律性，为建立科学的人工复合生物群落所采取的措施提供科学依据。

二、群落的基本特征

各种植物、动物、微生物群居在一起，在生物和生物之间就发生了复杂的相互关系。这种相互关系包括生存空间，各种生物对光能的利用，对土壤水分和矿质养料的利用，代谢产物的彼此影响以及彼此间附生、寄生和共生的关系等等。同时，群居在一起的生物受环境影响，又作为一个整体影响于一定范围的环境。一个生物群落具有下列**9个基本特征**：



- 
1. 具有一定的种类组成
 2. 具有一定的外貌
 3. 具有一定的结构
 4. 具有一定的动态特征
 5. 不同物种之间存在相互影响
 6. 形成一定群落环境
 7. 具有一定的分布范围
 8. 具有特定的群落边界特征
 9. 具有一定的营养结构、代谢方式和物质生产力

三、群落的种类组成及其数量特征

生物群落的组成指群落是由哪些生物所构成，它们在群落中的地位与作用。

种类组成是决定群落性质最重要的因素，也是鉴别不同群落种类的基本特征。

不同的群落有着不同的物种，不同物种在群落中的作用也是不同的，可根据各个种在群落中的作用来划分群落的成员型。

（一）种类组成的分析

1. 生态优势种（dominant species）



在决定整个群落特性和功能上，并非在群落中所有的生物体都是一样的同等重要。在一个群落中存在着成百成千的生物体，常常只有比较少数的几个种或类群以它们的数量多、生产力高、影响大来发挥其主要控制影响作用。

对群落的结构和群落环境的形成有明显控制作用的物种称为**生态优势种**。

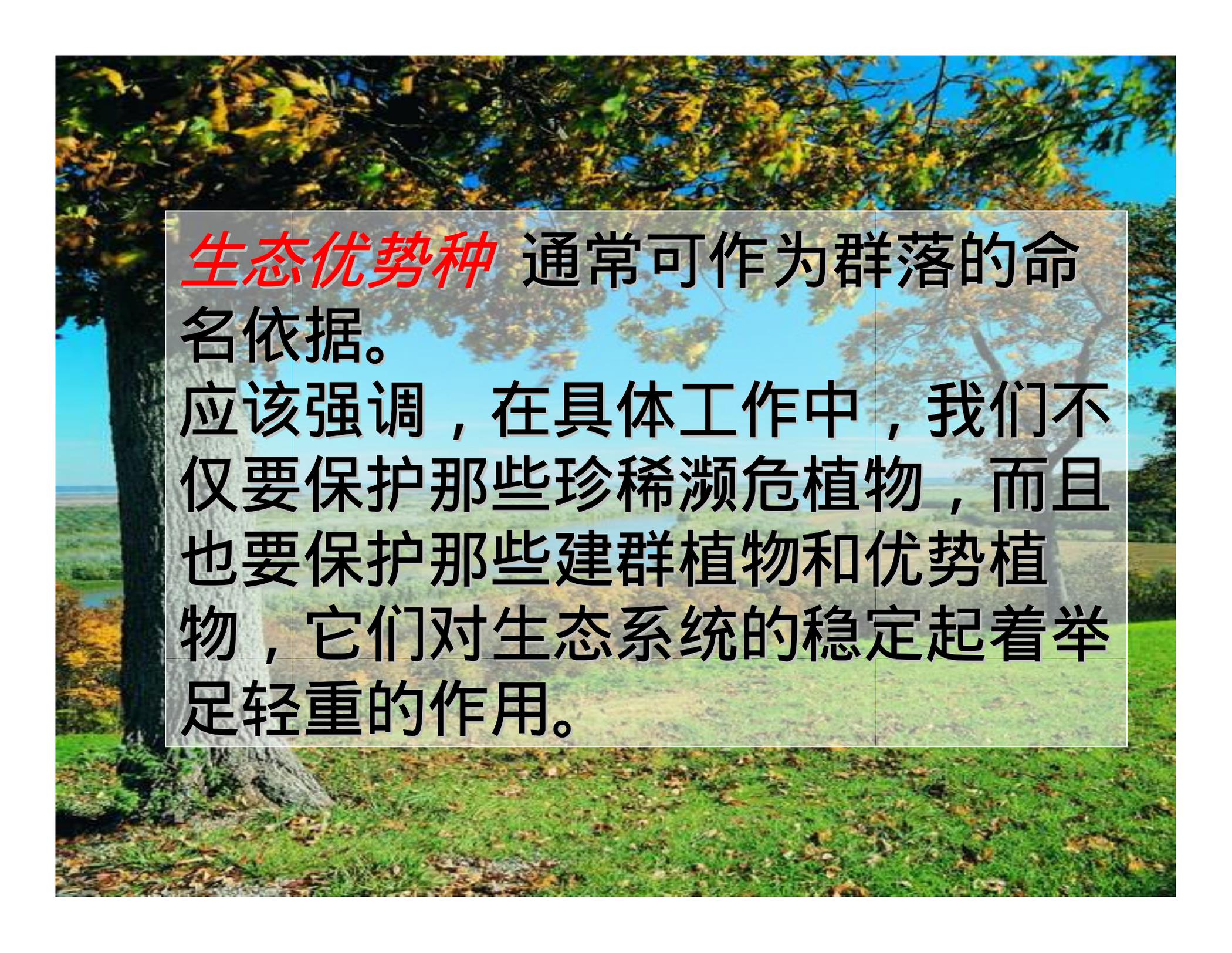
- 群落中**优势种**一般不以数量的多少作为确定标准，而主要依靠其在群落中的地位和作用大小。
- 如果把群落中的**优势种**移走，则会引起整个群落及相关环境的重大变化；而把非优势种移走，则群落的变化相对较小，但这并不意味着其他类群就不重要。



🌱 群落中优势种的数量与环境条件密切相关

- 在环境条件不良的地区，由于组成群落本身的物种少，所以优势种的数目也少
- 环境条件越优越，群落的结构越复杂，组成群落的生物种就一定越多，其优势种数目相应的多





生态优势种 通常可作为群落的命名依据。

应该强调，在具体工作中，我们不仅要保护那些珍稀濒危植物，而且也要保护那些建群植物和优势植物，它们对生态系统的稳定起着举足轻重的作用。

2. 亚优势种 (subdominant)

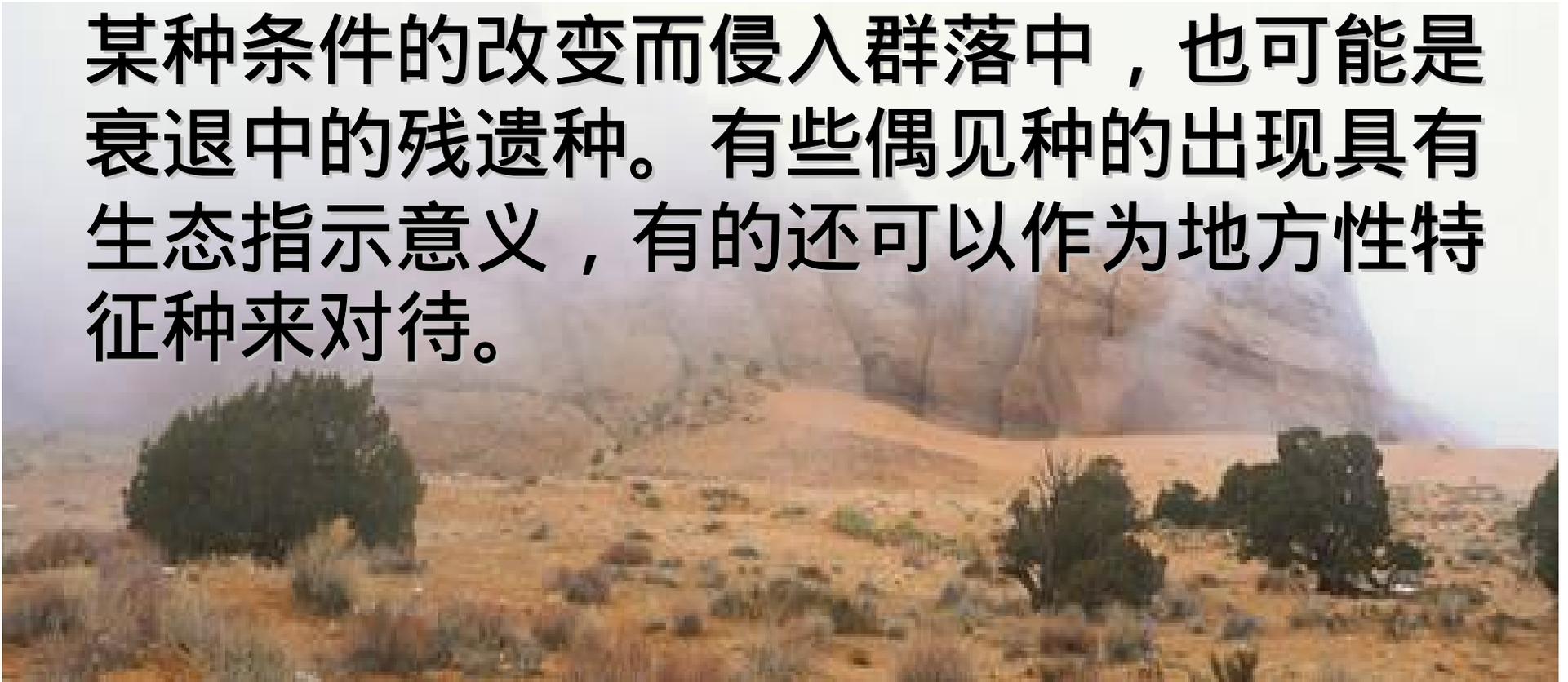
指个体数量与作用都次于优势种，但在决定群落性质和控制群落环境方面仍起着一定作用的物种。

3. 伴生种 (companion species)

伴生种为群落的常见种类，它与优势种相伴存在，但不起主要作用。

4 . 偶见种或稀见种 (rare species)

偶见种是那些在群落中出现频率很低的种类，多半是由于种群本身数量稀少的缘故。偶见种可能偶然地由人们带入或伴随某种条件的改变而侵入群落中，也可能是衰退中的残遗种。有些偶见种的出现具有生态指示意义，有的还可以作为地方性特征种来对待。



(二) 群落中生物种类组成的数量特征

有了所研究群落的、完整的生物名录，只能说明群落中有哪些物种，想进一步说明群落特征，还必须研究不同种的数量关系，对种类组成进行数量分析，是近代群落分析技术的基础。

1.种的个体数量指标

(1) **多度(abundance)**：是指生物群落中生物个体数目的多少。是一个数量上的比例。一般用 **记名计数法**和 **目测估计法**。

记名计数法是在一定面积的样地中，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。

在群落中，生物种类多，个体数目大而体形小时，其个体数目难以准确计量，常用 **目测法**，即按预先确定的多度等级来估计单位面积上个体的多少。

(2) 密度(density)

指单位面积上的植株数或生物个体数目。用公式表示为：

$$D(\text{密度}) = \frac{N(\text{样地内某种植物的个体数目})}{S(\text{样地面积})}$$

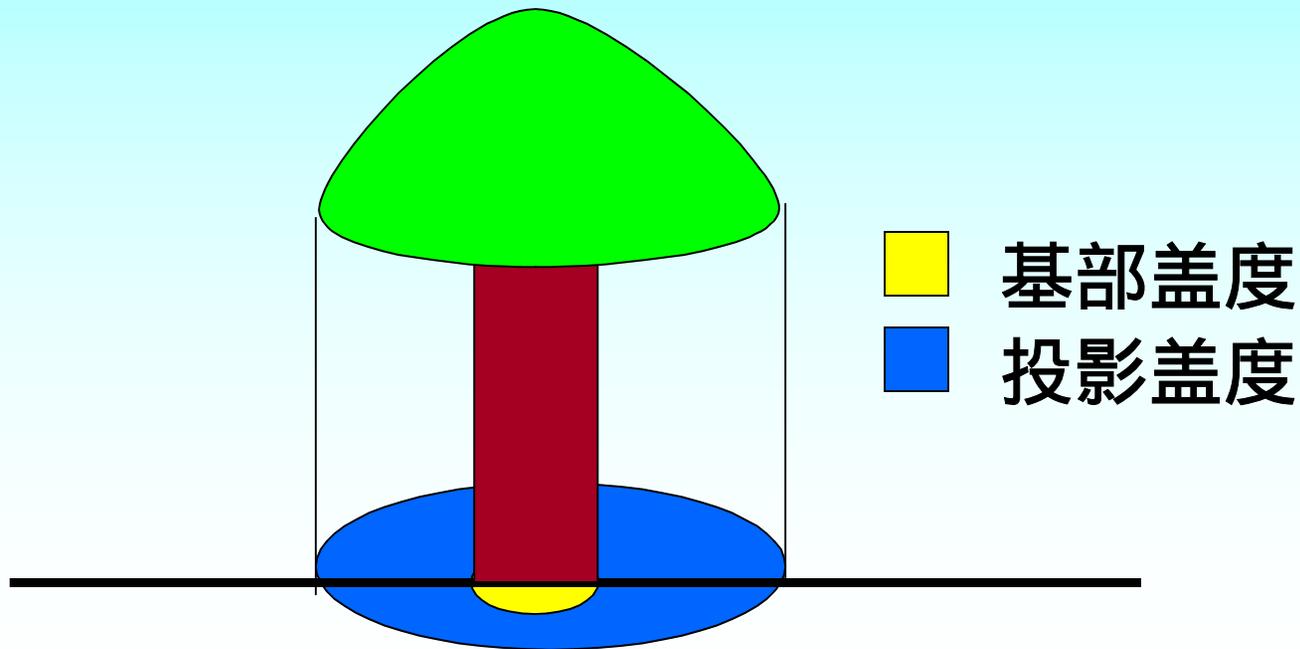
$$RD(\text{相对密度}) = \frac{N(\text{某种植物个体数目})}{N(\text{全部植物个体数目})} \times 100\%$$

(3) 盖度(coverage)

一般有两种表示，即**投影盖度**和**基部盖度**。

投影盖度指植物地上部分的垂直投影面积。它标志了植物所占有的水平空间面积和一定程度上反映了植物同化面积的大小

基部盖度指植物基部着生面积，也称真盖度。



(4) 频度(frequency)

指群落中某种植物出现的样方的百分率，用公式表示为：

$$\text{频度}(\%) = \frac{\text{某一物种出现的样方数目}}{\text{全部样方数目}} \times 100\%$$

(5) 高度(height)

是测量植物体长的一个指标，可取自然高度或绝对高度。某种植物高度占最高物种高度的百分比称为高度比。

(6) 体积(volume)

是植物所占空间大小的量度，它在计算林木蓄积量时非常有用。单株乔木的体积，由胸高断面积乘树高而求得。即：

M (林地蓄积量) = G (为树木断面积总和) $\times H$ (林样均高度) $\times f$ (树干体积与等高同底的圆柱体体积之比)

(7) 重量(weight)

指群落中生物有机部分重量的量度，是衡量种群或群落生物量或现存量多少的指标。可分为鲜重和干重来表示。

2. 种的综合数量指标

(1) 优势度(dominance)

在不同的研究中确定优势种的定量指标。用来表示某种生物在群落中作用和地位大小的生态重要性。



(2) 重要值(importance value)

重要值 也是用来表示某个种在群落中的地位和作用的综合数量指标，因为它简单、明确，所以在近些年来得到普遍采用。

美国学者在森林群落研究中，根据密度、频度和基部盖度来确定森林群落中每一树种的相对重要性，即重要值，用公式表示：

$$\text{重要值} = [\text{相对密度 (D\%)} + \text{相对频度 (F\%)} + \text{相对基部盖度 (D\%)}] / 300$$

重要值 的大小可显示每一物种的重要性，重要值越大的种在群落结构中越重要。

3.物种多样性 (biodiversity 或biological diversity)

(1) 定义

生物多样性是指生物中的多样性变化和变异性以及物种生境是生态复杂性，它包括植物、动物和微生物的所有种及其组成的群落和生态系统。



(2) 测定

多样性测定的公式很多，我们这里仅选取两种有代表性的作以说明。

香农—威纳指数 (Shannon-winer index)

$$H = - \sum (n_i/N) \times \text{Log} (n_i/N)$$

或 $H = - \sum P_i \times \text{Log} P_i$

式中：**H**为采集的信息含量（彼特/个体），即物种的多样性指数；

n_i为属于第i个物种的个体数；

N为物种数；

P_i为属于第i物种在全部采样中的比例。

辛普森指数 (Simpson index)

其表达式为：

$$D = 1 - \sum (P_i)^2$$

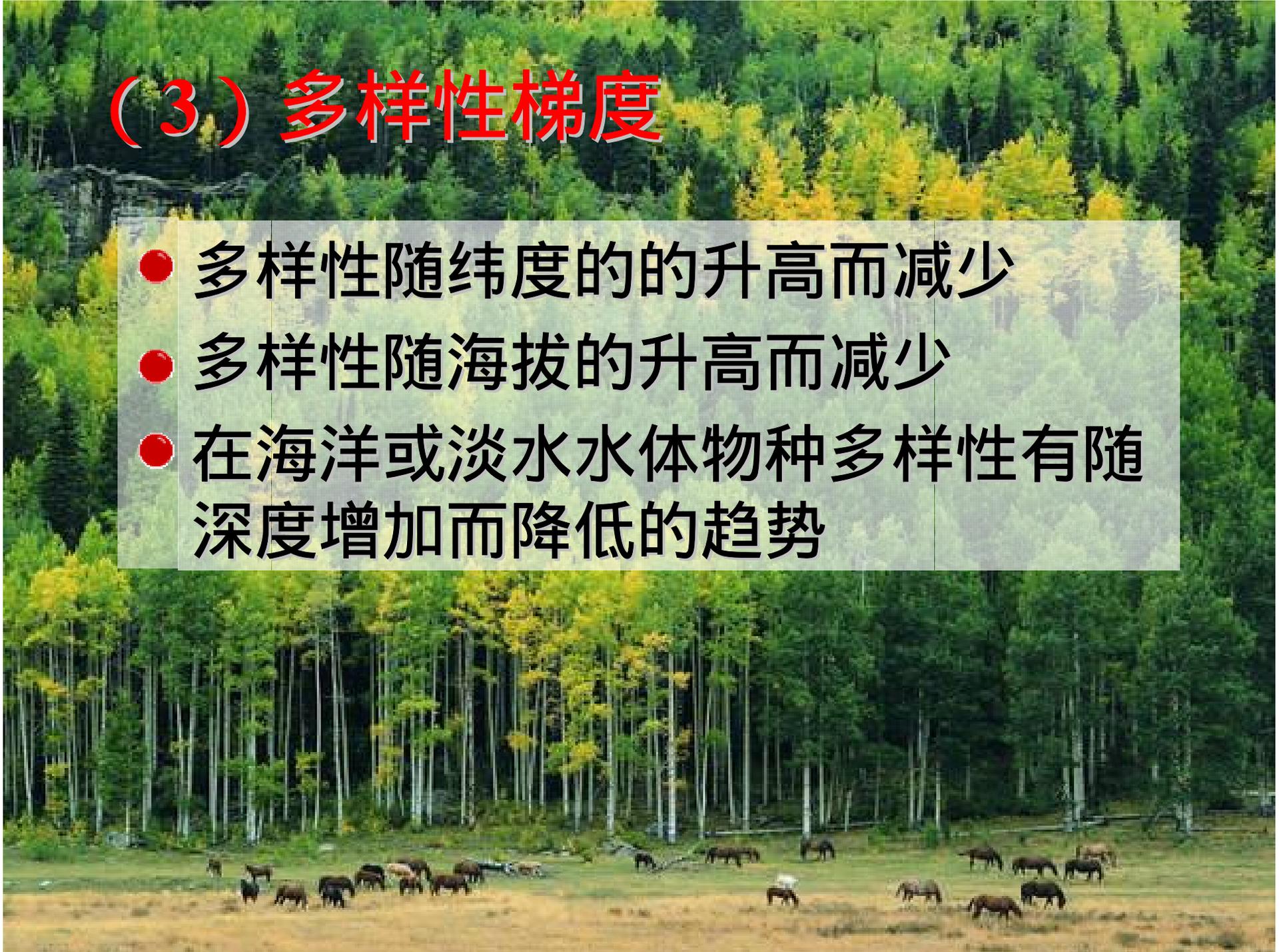
式中：**D**为辛普森多样性指数；

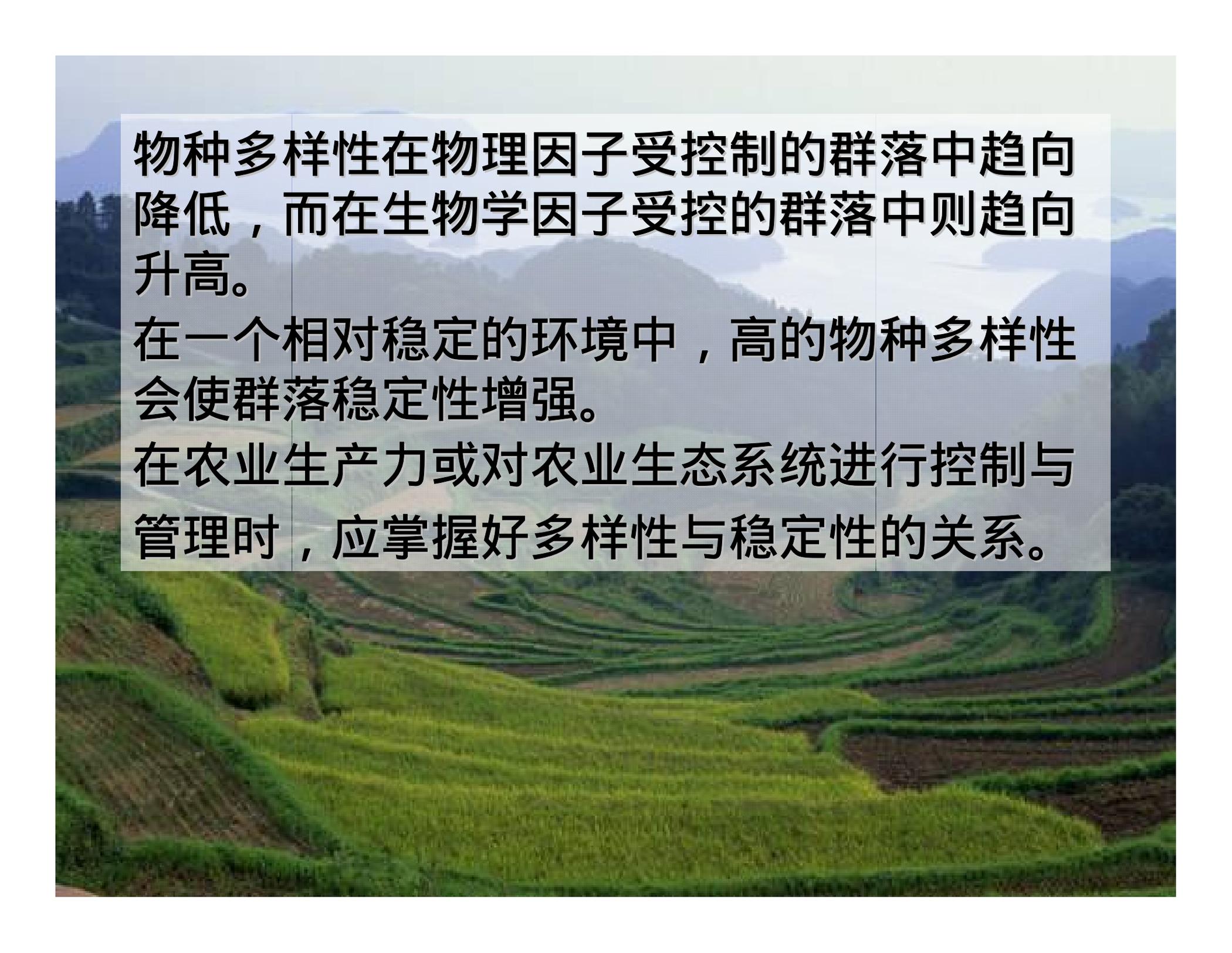
P_i为群落中物种*i*个体所占的比例。

辛普森指数对稀有种起作用较少而对普通种则作用较大，其阈值由低多样化（0）到高多样化（ $1 - 1/s$ ），这里S是种类数目。

(3) 多样性梯度

- 多样性随纬度的升高而减少
- 多样性随海拔的升高而减少
- 在海洋或淡水水体物种多样性有随深度增加而降低的趋势





物种多样性在物理因子受控制的群落中趋向降低，而在生物学因子受控的群落中则趋向升高。

在一个相对稳定的环境中，高的物种多样性会使群落稳定性增强。

在农业生产力或对农业生态系统进行控制与管理时，应掌握好多样性与稳定性的关系。

第二节 群落的结构

群落的垂直结构

群落的水平结构

群落的时间结构

环境梯度与群落分布

群落的交错区与边缘效应

第二节 群落的结构

群落在结构上的特征可从群落的**垂直结构**、**水平结构**、**时间结构**及其与之相关的环境梯度和边缘效应等方面进行分析。

生物群落合理的空间与时间结构是高产高效生态系统的基础。

一、群落的垂直结构

群落中生物按高度或深度的垂直配置，即形成了群落的**成层现象**，保证了群落中各物种在单位空间中更充分利用环境资源。

成层现象，从陆生植物群落来说，包括**地上部分**和**地下部分**

地上分层的环境因素，主要是光照、温度和湿度条件

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。

成层现象是植物群落与环境条件间相互关系的一种特殊形式。

群落垂直方向层 的分化主要取决于植物的生活型。生活型决定了该种处于地面以上不同的高度和地面以下不同的深度。

尽管动物的活动性较大，其分层现象也很普遍。动物之所以分层，主要是由于群落的不同层次提供不同的食物，其次也与不同层次的微气候条件有关。

在完全发育了的森林群落中，成层现象十分明显，地上部分通常可划分为**乔木层**，**灌木层**、**草本层**和**地被层**等四个基本结构层次。

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不相同。



最高的乔木层既是接触外界大气变化的“作用面”，可得到全部光照，一般占总光照10%的光可以穿过两层树冠，达到冠层内部。又因其遮蔽阳光的强烈照射，而保持群落内温度和湿度不致有大幅度的变化，这一总层次对创造群落内特殊的小气候环境起着重要的作用。

灌木层适宜于利用这种变弱了的光照。

透过灌木层后，光照进一步减弱，适宜于**草本层**的生长。

草本层以下的**苔藓地衣层**则更耐荫。

农田生物群落，也因作物的种类、栽培条件的差异，形成不同的层次结构。

农业生物的垂直结构有多种形式。合理的垂直结构能更充分的利用资源，对不良环境有较强的抵抗性。**间种套作**是组建陆地农业生物垂直结构的主要形式。



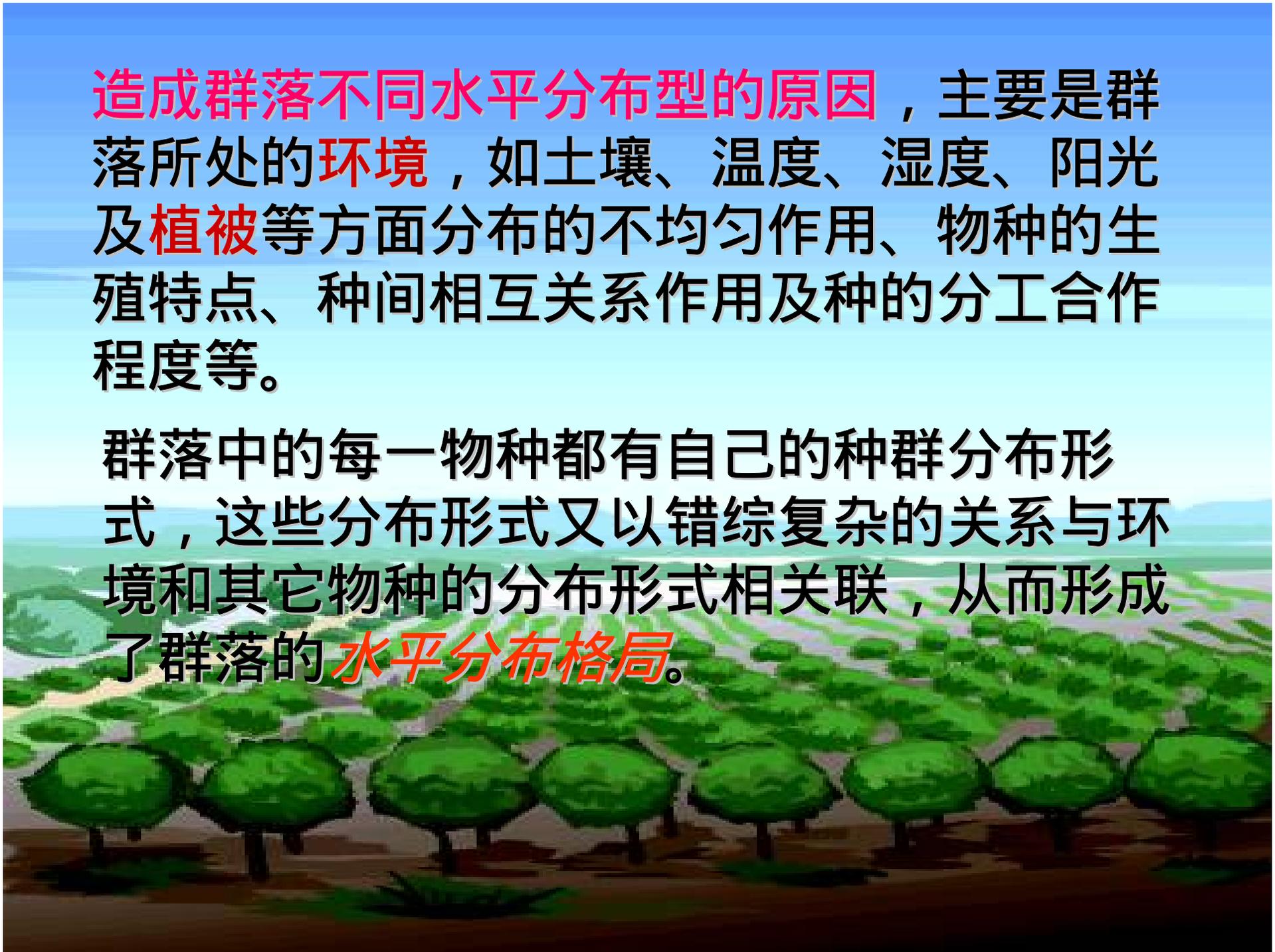
二、群落的水平结构

群落内由于环境因素在不同地点上的不均匀性和生物本身特性的差异，而在水平方向上分化形成不同的生物小型组合，称为**群落的水平结构**。

群落中的生物的分布通常是不均匀的。规则性在自然群落中是罕见的，物种的组成和个体数量的多少往往出现明显的片状分布或斑块状镶嵌。

造成群落不同水平分布型的原因，主要是群落所处的环境，如土壤、温度、湿度、阳光及植被等方面分布的不均匀作用、物种的生殖特点、种间相互关系作用及种的分工合作程度等。

群落中的每一物种都有自己的种群分布形式，这些分布形式又以错综复杂的关系与环境和其它物种的分布形式相关联，从而形成了群落的水平分布格局。



三、群落的时间结构

一种气候的变化是有规律的，使得生物群落的环境呈现明显的节律性，在大多数环境中，光照、温度及其它环境因素都有其日循环、月循环和年循环等周期性的变化，生物群落结构亦显示出相应的**时间序列**。

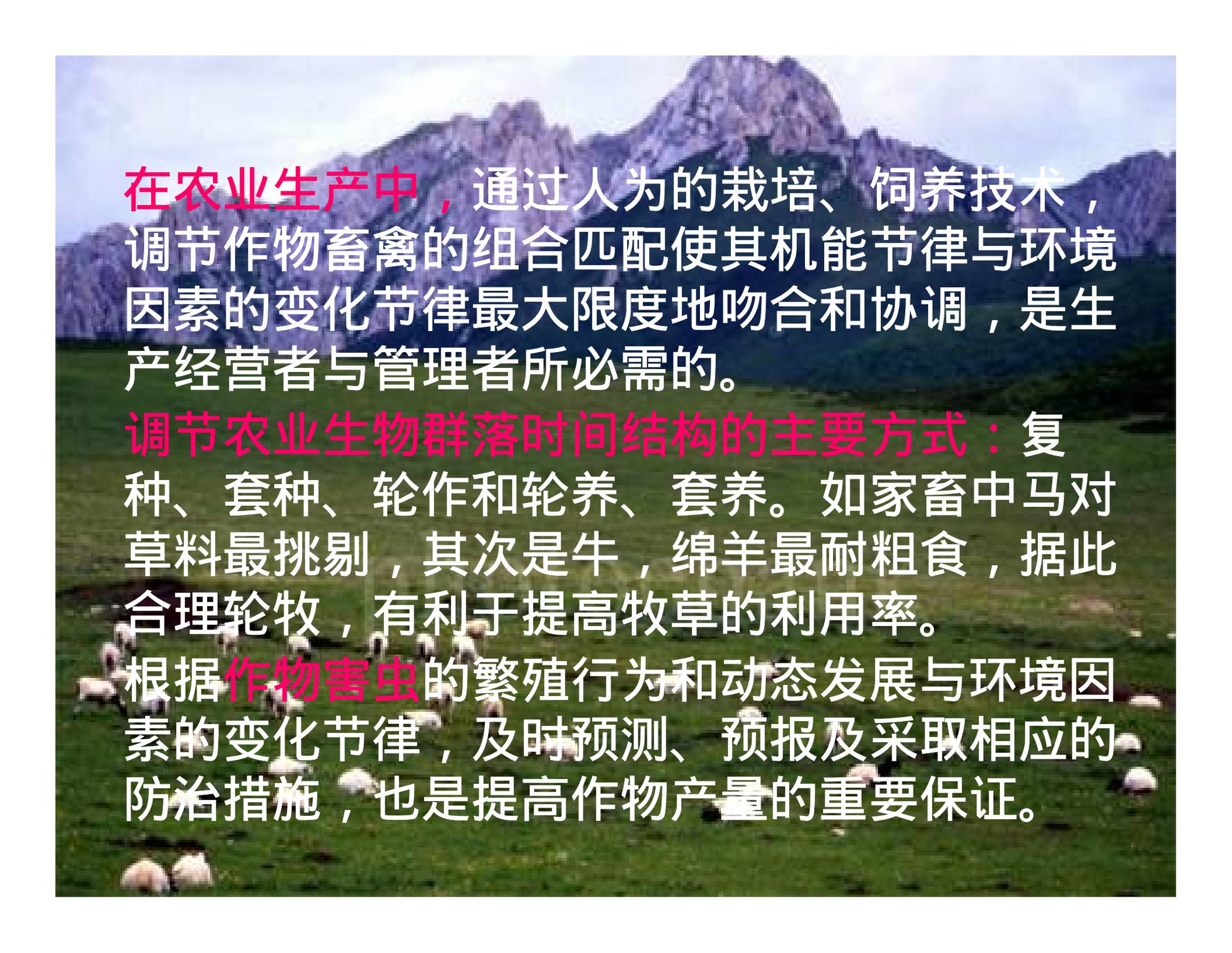


由自然环境因素的时间节律所引起群落各物种在时间结构上相应的周期变化称为**群落的时间结构**。

周期性是群落适应环境的一种必然的表现形式。

随着环境条件日、月、年周期的变化，群落结构显示出相应的时间序列及不同的外貌表现，因此，常常地把**群落的时间结构**称为**时相或季相**。





在农业生产中，通过人为的栽培、饲养技术，调节作物畜禽的组合匹配使其机能节律与环境因素的变化节律最大限度地吻合和协调，是生产经营者与管理者所必需的。

调节农业生物群落时间结构的主要方式：复种、套种、轮作和轮养、套养。如家畜中马对草料最挑剔，其次是牛，绵羊最耐粗食，据此合理轮牧，有利于提高牧草的利用率。

根据**作物害虫**的繁殖行为和动态发展与环境因素的变化节律，及时预测、预报及采取相应的防治措施，也是提高作物产量的重要保证。

四、环境梯度与群落分布

群落在时间上和空间上的变化都与其环境紧密相关。这是因为群落的生存空间，就是环境的组成部分，群落受环境的影响，而群落也在变化发展的过程中不断改变其周围的环境。

当环境中的一个或多个主导因子发生渐变形成梯度时，群落的结构和功能也发生相应变化，形成了一定的生物群落。

环境梯度一般包括：海拔、温度、湿度、土壤、风、光等因素。

在群落内的植物、动物、微生物彼此间也构成梯度变化。

环境梯度 的概念，可以用来说明环境中某一因子的变化，如温度梯度，湿度梯度等。但这常指包含随空间一起变化的许多环境因子的综合。例如海拔梯度就包括随海拔的增高而引起平均气温降低，积温变少，生长季节缩短，雨量增加和风速增大等等。



依环境梯度看，海拔每升高100m，平均气温下降0.5 - 0.6℃，全年积温减少1500℃左右，从山麓到山顶，太阳辐射、温度、降水量、云量、风速都有明显的梯度差异，因而植物分布随海拔高度呈带状更替。从一种植物群落带过渡到另一种植物群落带，转变过程是逐渐的并无明显的分界线。



温带干旱地区，从山麓至山顶植物群落的垂直分布，自下而上依次为：

干旱⇒荒漠带⇒荒漠化草原带⇒草原带⇒森林草原（或草甸草原）带⇒亚高山针叶林带⇒高山灌丛和高山草甸带⇒冰雪带。



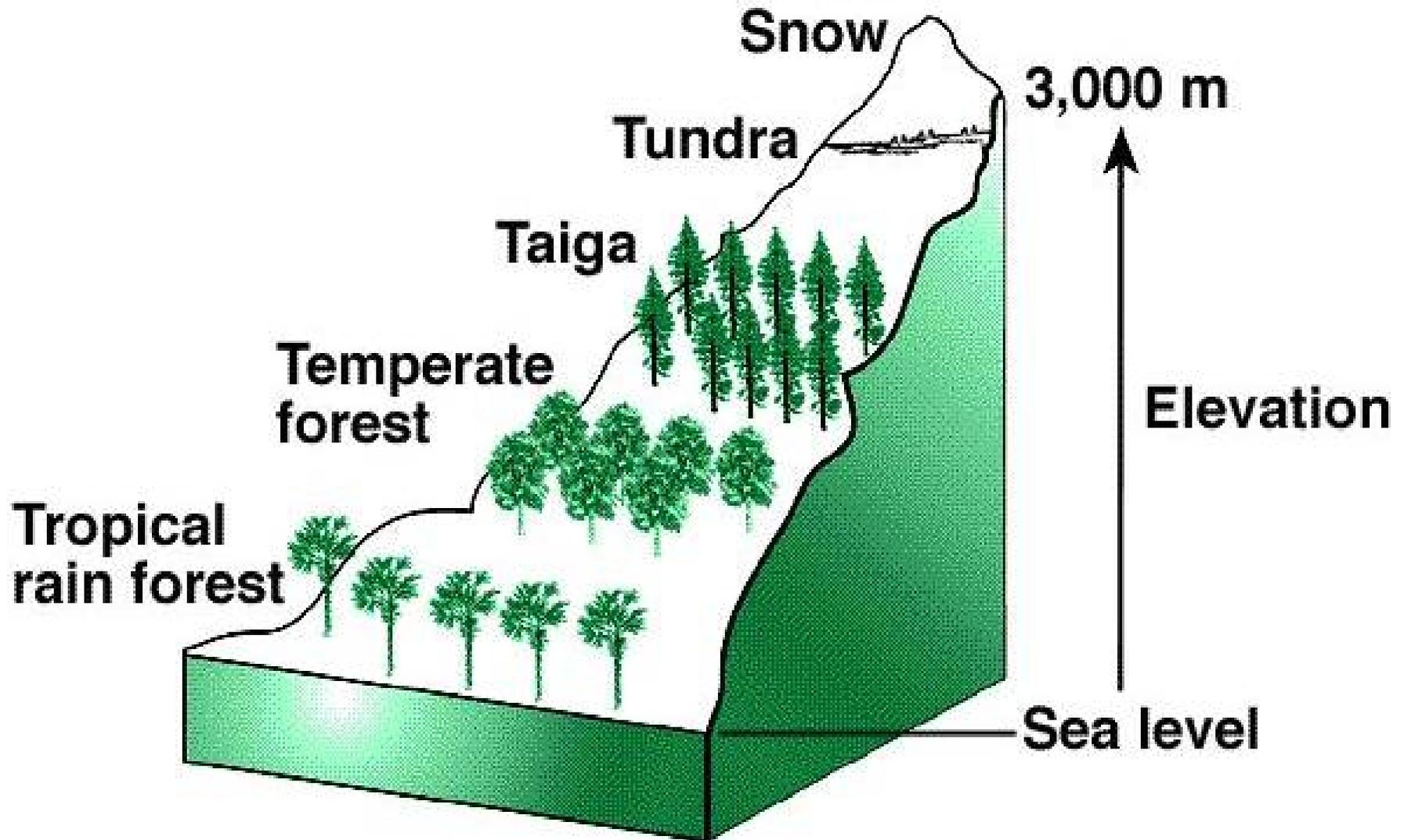
在热带地区，从山麓到山顶植物群落自下而上的垂直分布依次是：

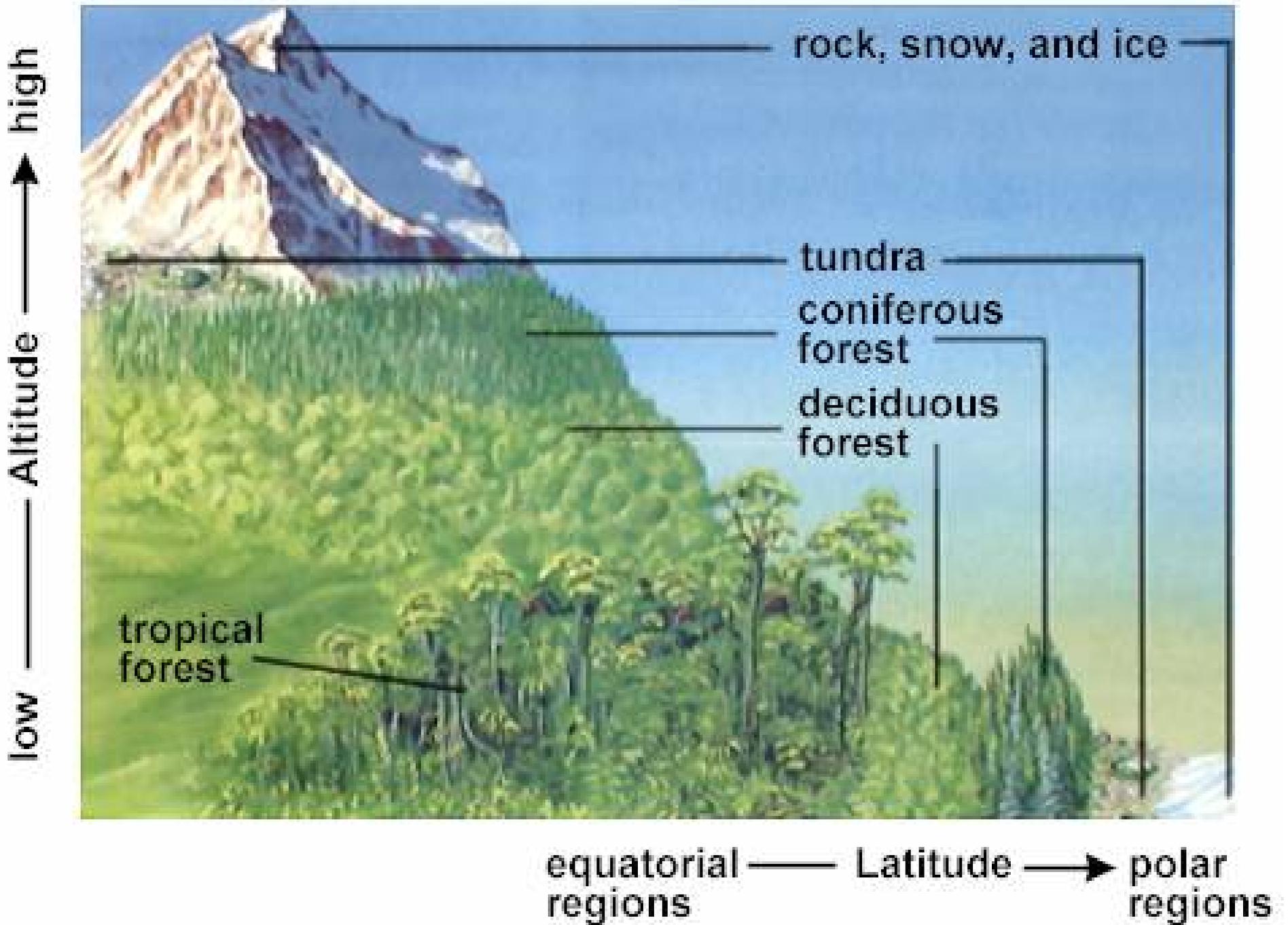
热带雨林⇨常绿阔叶林带⇨落叶阔叶林带⇨
亚高山针叶林带⇨高山灌丛带⇨高山草甸带
⇨高寒荒漠带⇨冰雪带。

此外，环境的水平地带性与垂直地带性也是相关的，而且垂直性从属于水平性，影响植被的分布。



Altitude Affects the Distribution of Biomes





在我国农业生产上，人工栽培的作物，其分布与天然群落相似，也呈现了明显的垂直地带性。

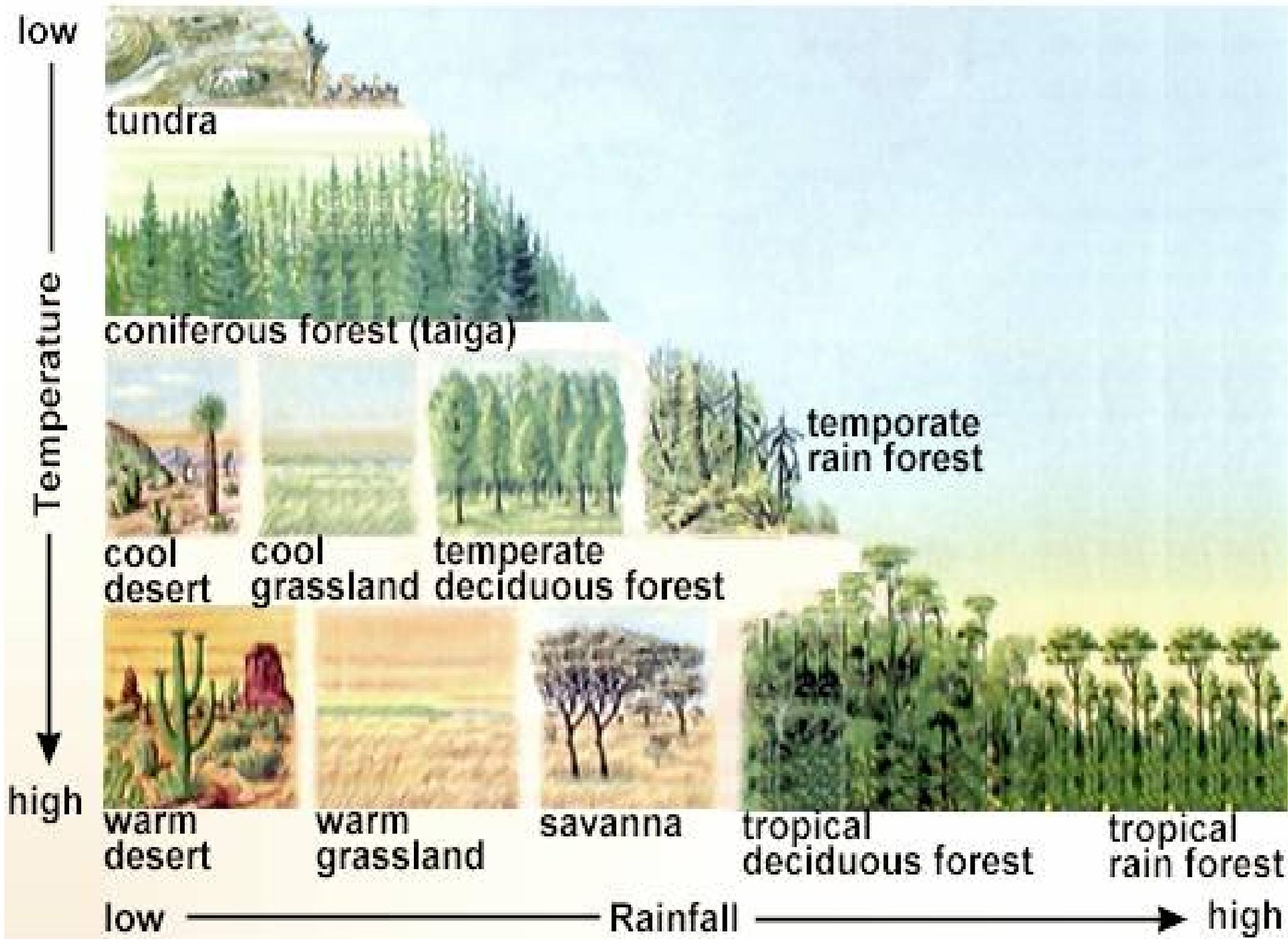
在我国北方，以祁连山北麓为例，从低海拔到高海拔的作物分布大致是：**棉花**⇒**玉米**⇒**冬小麦**⇒**谷糜**⇒**喜凉作物（油菜、豌豆、春小麦、青稞）**⇒**林地**⇒**草地**⇒**荒地**。



在南方大致是：**双季稻三熟制**⇒**双季稻**⇒**单季稻**
一麦（油菜）⇒**果树**⇒**亚热带作物（茶、竹、油茶、林）**⇒**阔叶林**⇒**草地**。随着海拔的上升，各种作物逐渐消失。



但在不同纬度地区，作物的上限是不同的。例如，玉米在北纬 50° 处其分布上限是海拔500m，而在 30° 处则达3000m左右。



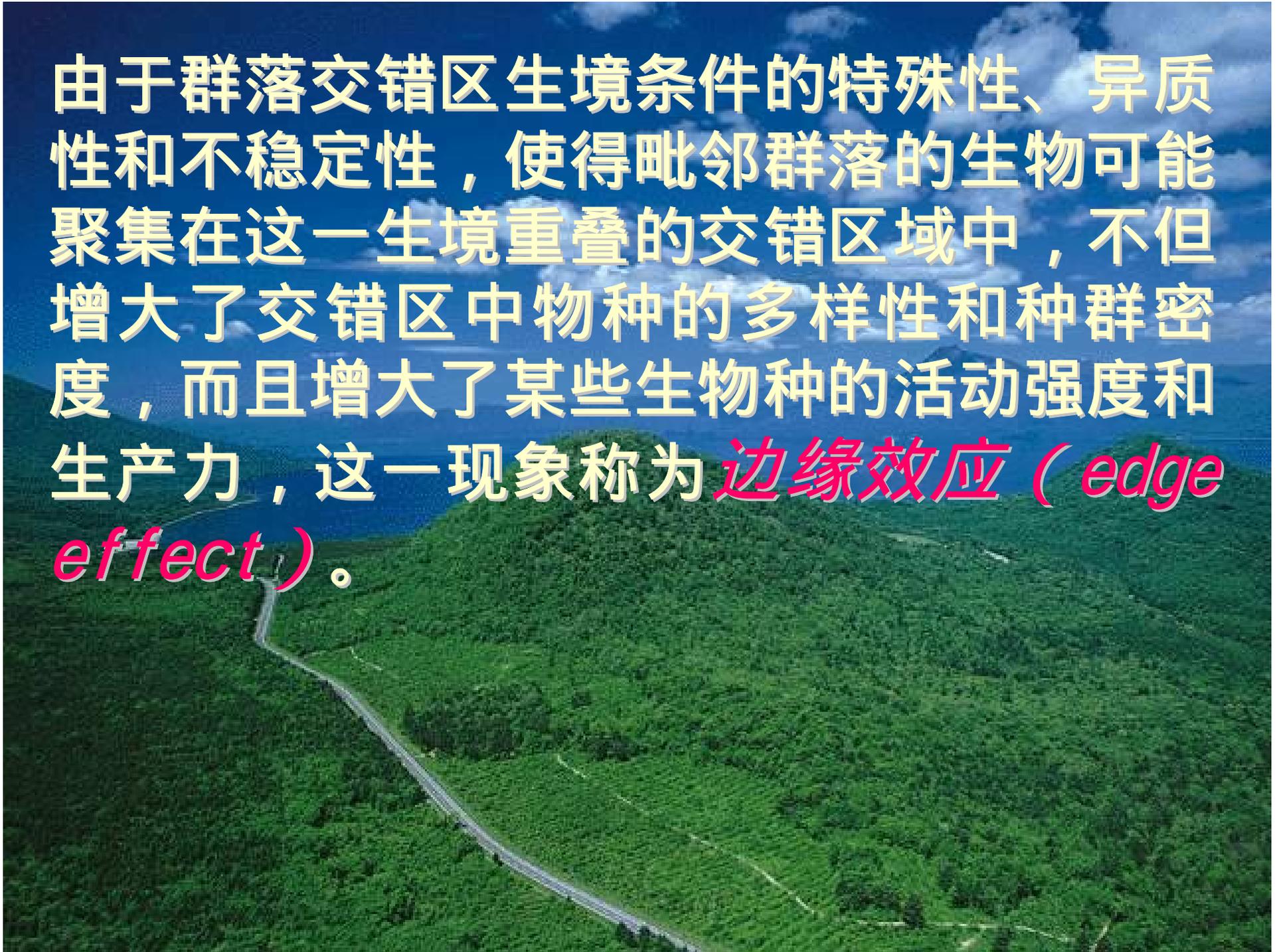
五、群落的交错区与边缘效应

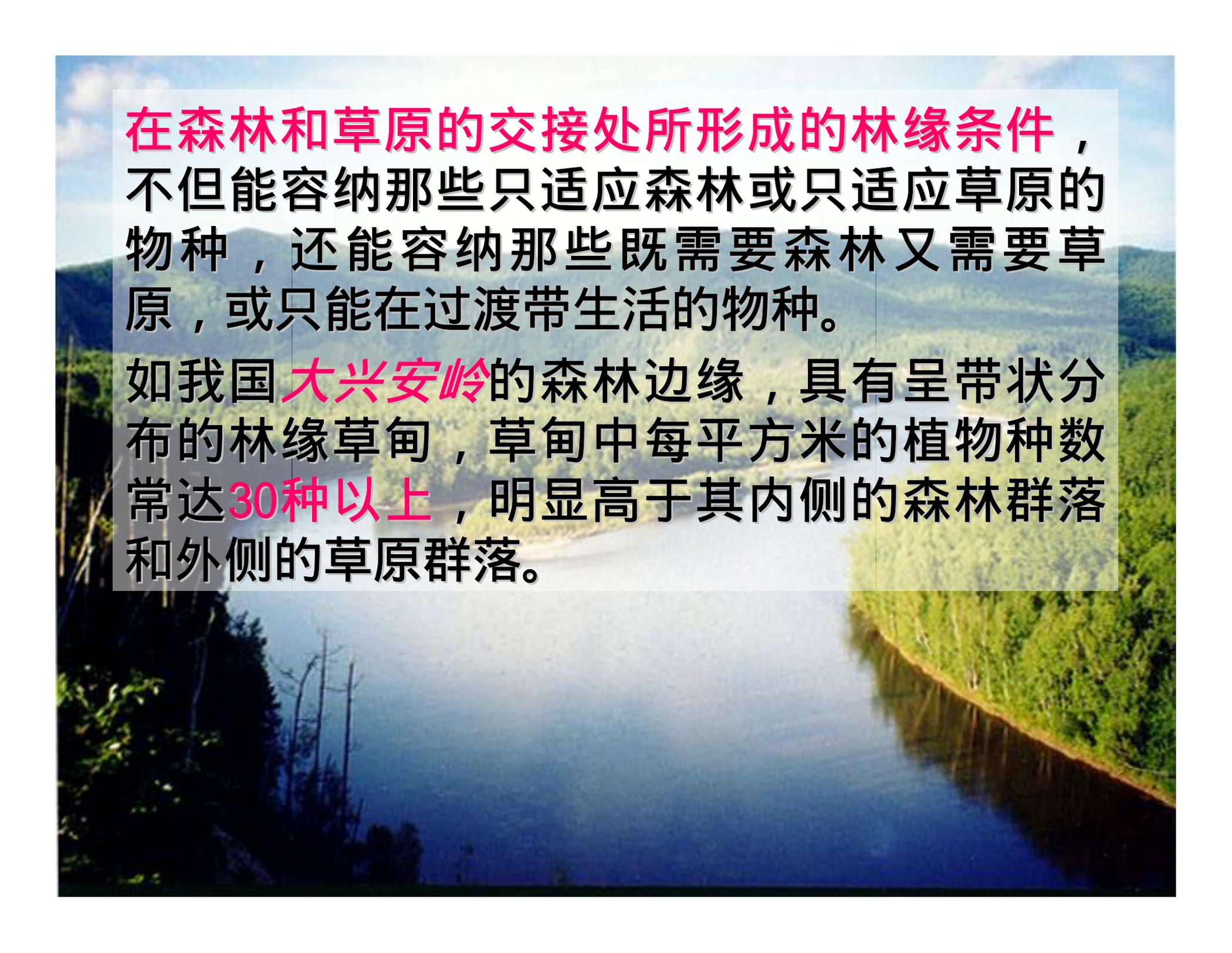
群落的交错区 (Ecotone) 是两个或多个群落或生态系统之间的过渡区域。

在群落交错区往往包含两个或多个重叠群落中所有的一些种及其交错区本身所特有的物种，这是由于交错区环境条件比较复杂，能为不同类型的植物定居，从而为更多的动物提供食物、营巢和隐蔽条件。



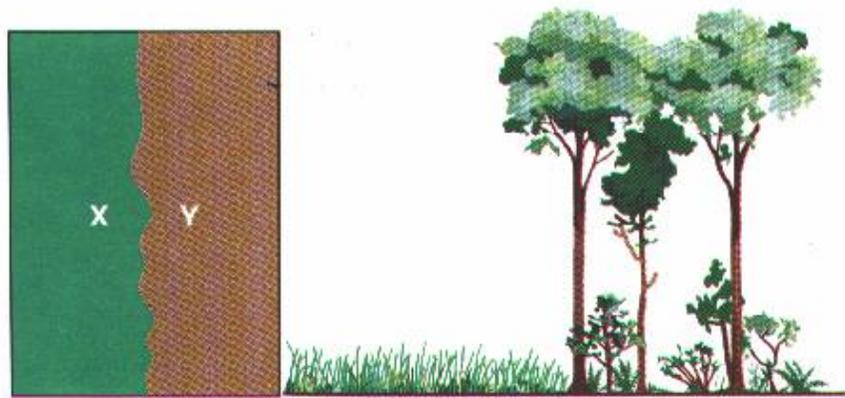
由于群落交错区生境条件的特殊性、异质性和不稳定性，使得毗邻群落的生物可能聚集在这一生境重叠的交错区域中，不但增大了交错区中物种的多样性和种群密度，而且增大了某些生物种的活动强度和生产力，这一现象称为**边缘效应** (*edge effect*)。



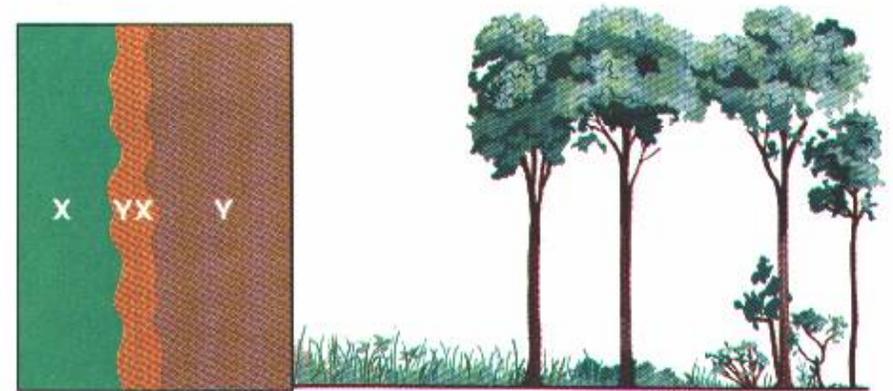


在森林和草原的交接处所形成的林缘条件，不但能容纳那些只适应森林或只适应草原的物种，还能容纳那些既需要森林又需要草原，或只能在过渡带生活的物种。

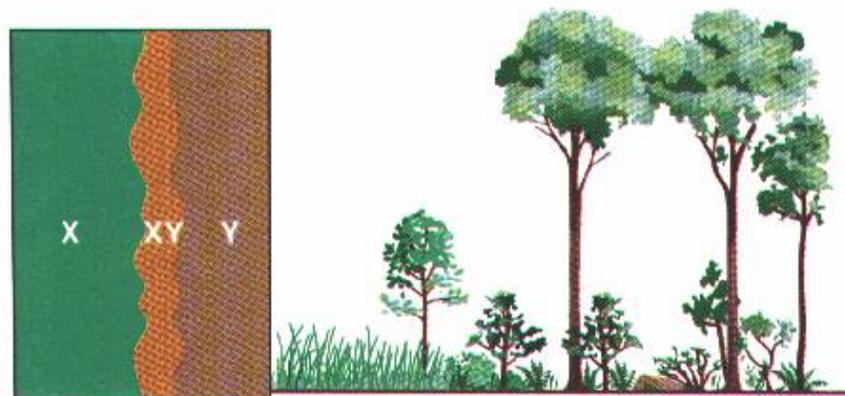
如我国大兴安岭的森林边缘，具有呈带状分布的林缘草甸，草甸中每平方米的植物种数常达30种以上，明显高于其内侧的森林群落和外侧的草原群落。



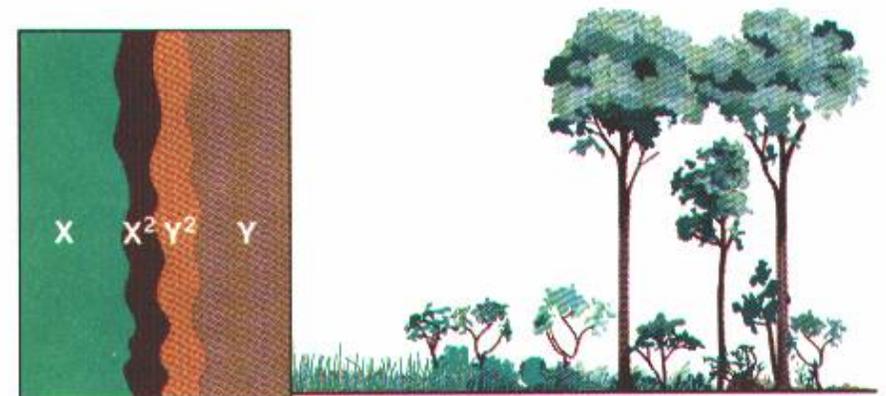
(a)



(b)

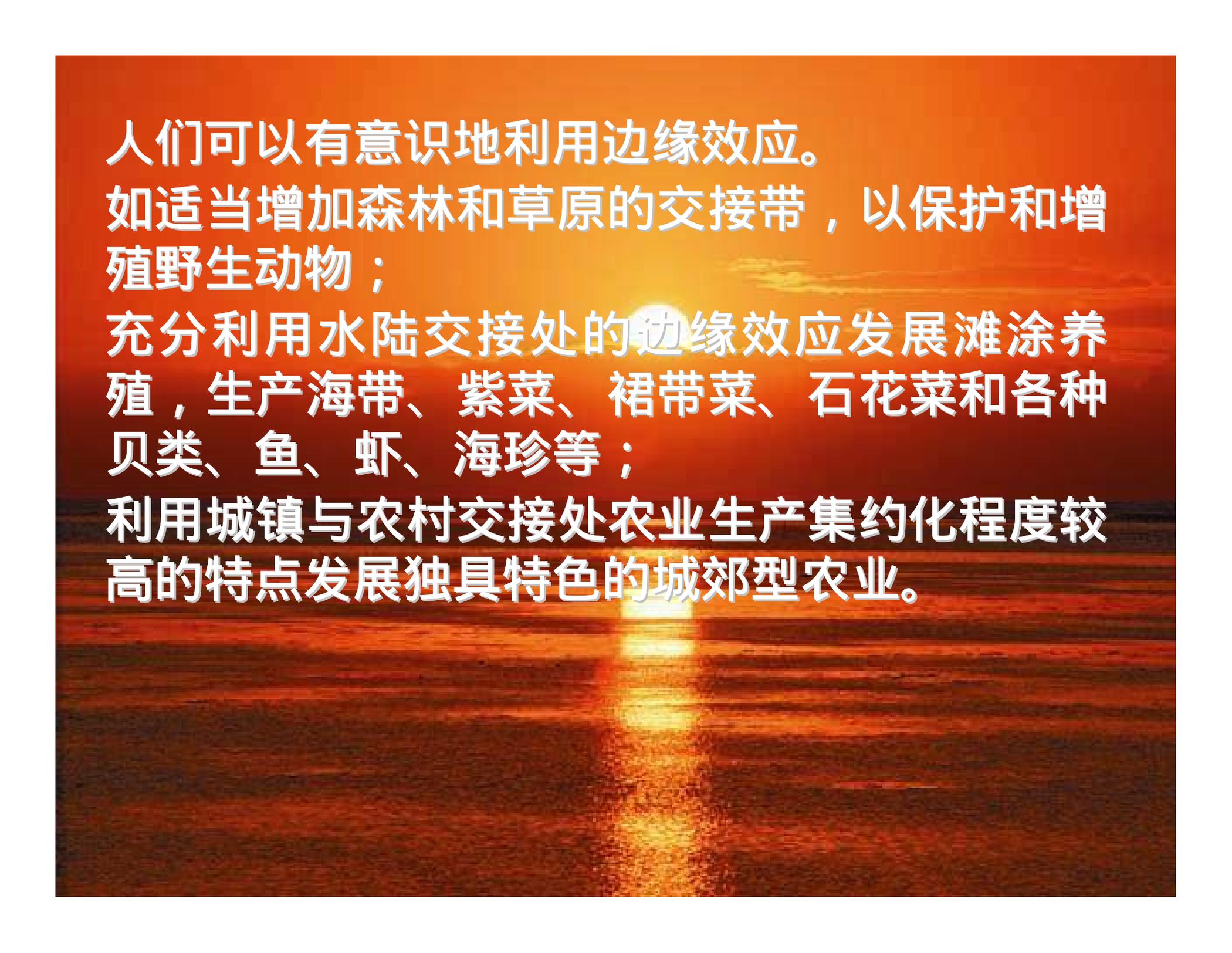


(c)



(d)

Figure 21.3 Edge between two adjacent communities and types of ecotones that might develop. (a) Abrupt, narrow edge with no development of an ecotone. (b) Narrow ecotone developed by the advance of community Y into community X. (c) Community X advances into community Y to produce ecotone XY. (d) Ideal ecotone development. Plants from both communities invade each other to create a wide ecotone, X^2Y^2 . This type of ecotone will support the most edge species.

A sunset over a body of water with a path leading towards the horizon. The sun is low on the horizon, creating a bright, shimmering path of light on the water's surface. The sky is a mix of orange, red, and yellow, with some clouds visible. The water is dark, reflecting the colors of the sky.

人们可以有意识地利用边缘效应。

如适当增加森林和草原的交接带，以保护和增殖野生动物；

充分利用水陆交接处的边缘效应发展滩涂养殖，生产海带、紫菜、裙带菜、石花菜和各种贝类、鱼、虾、海珍等；

利用城镇与农村交接处农业生产集约化程度较高的特点发展独具特色的城郊型农业。

第四节 群落的演替

群落演替概念与原因

原生演替、次生演替和顶极群落

演替过程中生物群落结构及功能变化

控制演替的几种主要因素

顶极群落理论在农业生产中的应用

一、群落演替概念与原因

(一) 群落演替的概念

生态系统内的生物群落随着时间的推移，一些物种消失，另一些物种侵入，出现了生物群落及其环境向着一定方向，有顺序的发展变化过程，称为**生物群落演替 (Community Succession)**。





在一定地区内,群落由一种类型转变为另一种类型的整个取代顺序,称为**演替系列**。

生物群落从演替初期到形成稳定的成熟群落,一般都要经历**先锋期**、**过渡期**、**顶极期**三个阶段。

- 在先锋期出现的物种叫**先锋种**。
- 在过渡期出现的物种叫**过渡种**或**演替种**。
- 在顶极期出现的物种叫**顶极种**。

（二）群落演替的主要原因

群落演替是群落内部关系与外界环境中各种生态因子综合作用的结果。生物群落演替的主要原因可归纳为**外因演替**和**内因演替**二种类型：

1. 外因演替

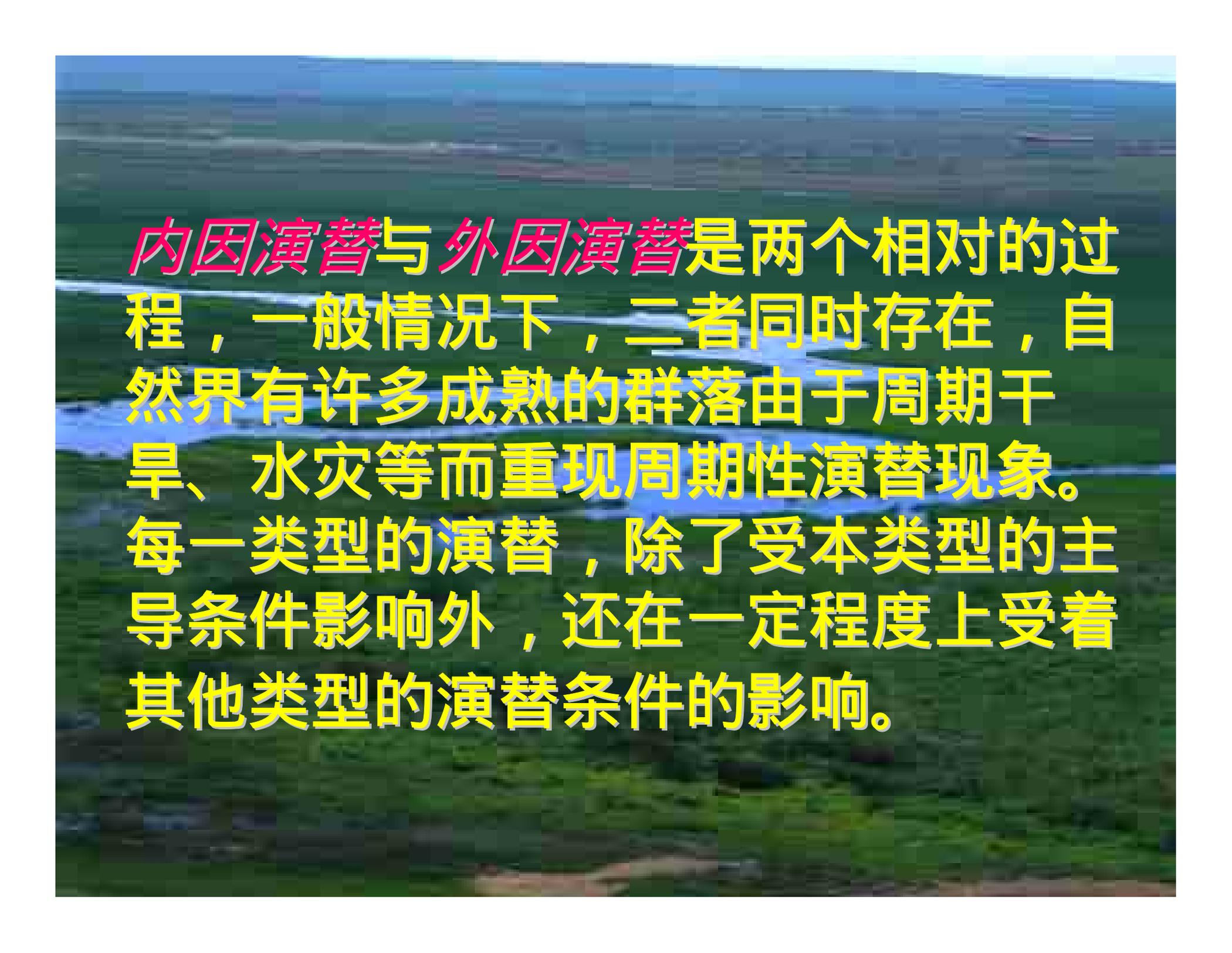
由于外部环境的改变所引起的生物群落演替，叫**外因演替**。又可细分为：

- ❑ 气候性外因演替（风暴、干旱、洪涝、严寒）
- ❑ 土壤性外因演替（土壤侵蚀、地面升降）
- ❑ 生物性外因演替（生物侵入、定居及繁殖）
- ❑ 人为演替（砍伐森林、开垦土地）

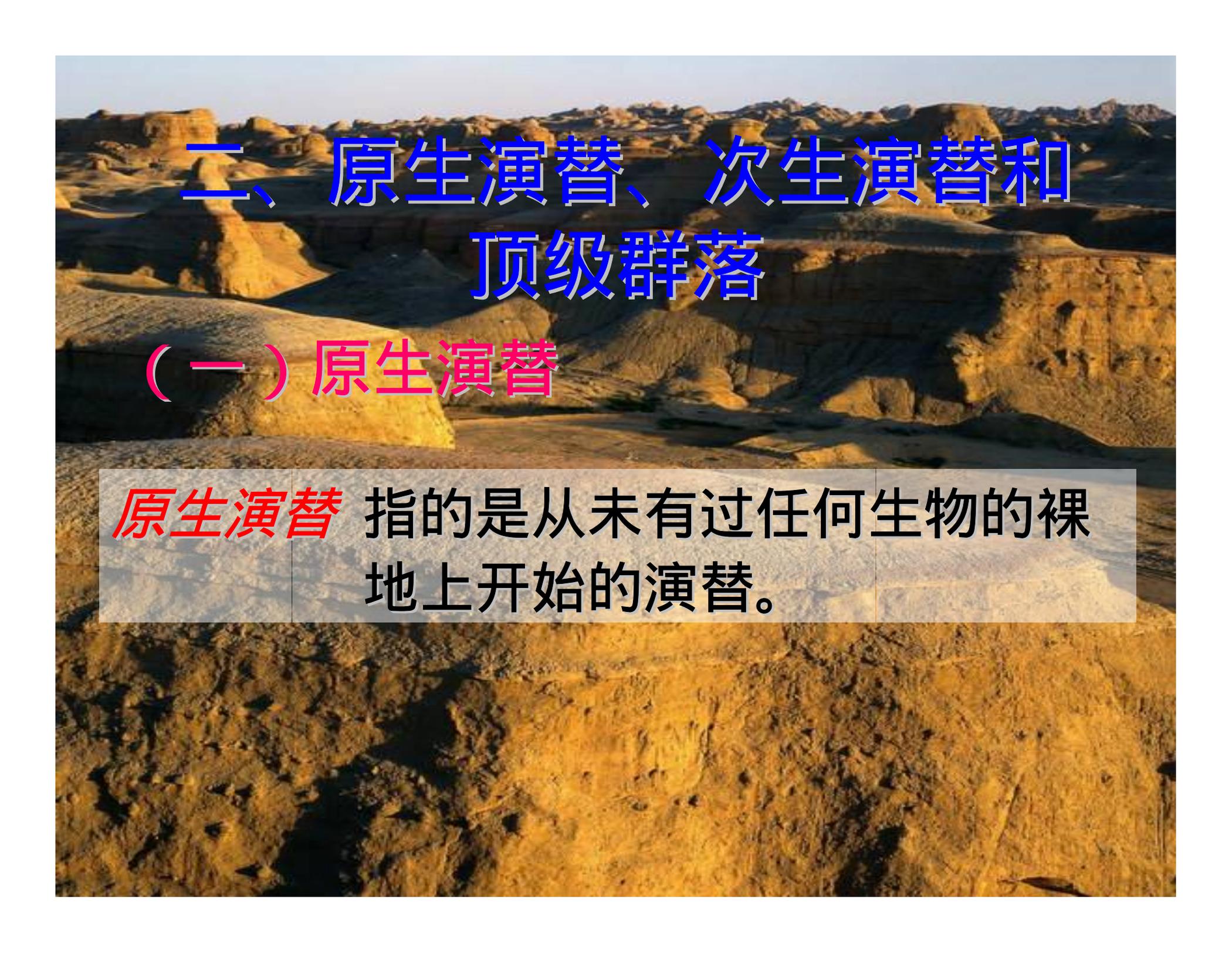
2. 内因演替

在生物群落里，群落成员改变着群落内部环境，而改变了的内部环境反过来又改变着群落成员。这种循环往复的进程所引起的生物群落演替，称为**内因演替**。

同时，在一个生物群落内，由于各群落成员之间的矛盾，即使群落的外部、内部环境没有显著的改变，群落仍进行着演替，也称为**内因演替**。



内因演替与外因演替是两个相对的过程，一般情况下，二者同时存在，自然界有许多成熟的群落由于周期干旱、水灾等而重现周期性演替现象。每一类型的演替，除了受本类型的主导条件影响外，还在一定程度上受着其他类型的演替条件的影响。



二、原生演替、次生演替和 顶级群落

(一) 原生演替

原生演替 指的是从未有过任何生物的裸地上开始的演替。



在裸露的岩石表面开始的原生演替称**旱生演替**

从湖底或河底开始的原生演替称**水生演替**



1. 旱生演替系列

典型的旱生演替系列是：

- ① 地衣群落阶段
- ② 苔藓群落阶段
- ③ 草本群落阶段
- ④ 木本群落阶段

2

水生演替系列

典型的水生演替序列是：

- ④ 自由漂浮植物阶段
- ④ 沉水植物阶段
- ④ 浮叶根生植物阶段
- ④ 直立水生植物阶段
- ④ 湿生草本植物阶段
- ④ 木本植物阶段

上述两个系列的原生演替，只提供了一个群落演替的模式过程，在这种顺序的系统变化中，实质上是群落的**植物生活型组成和植物的环境更替**，与此同时，因食物、栖息空间和物理环境的改变，动物与微生物种类和数量也发生相应的变化。



(二) 次生演替

次生演替是指在原有生物群落破坏后的地段上进行的演替。

次生演替的最初发生是**外界因素**的作用所引起的。

外界因素除火烧、病虫害、严寒、干旱、长期淹水、冰雹打击等等以外，最主要和最大规模的是人为的经济活动，如森林采伐，草原放牧和耕地撩荒等等。

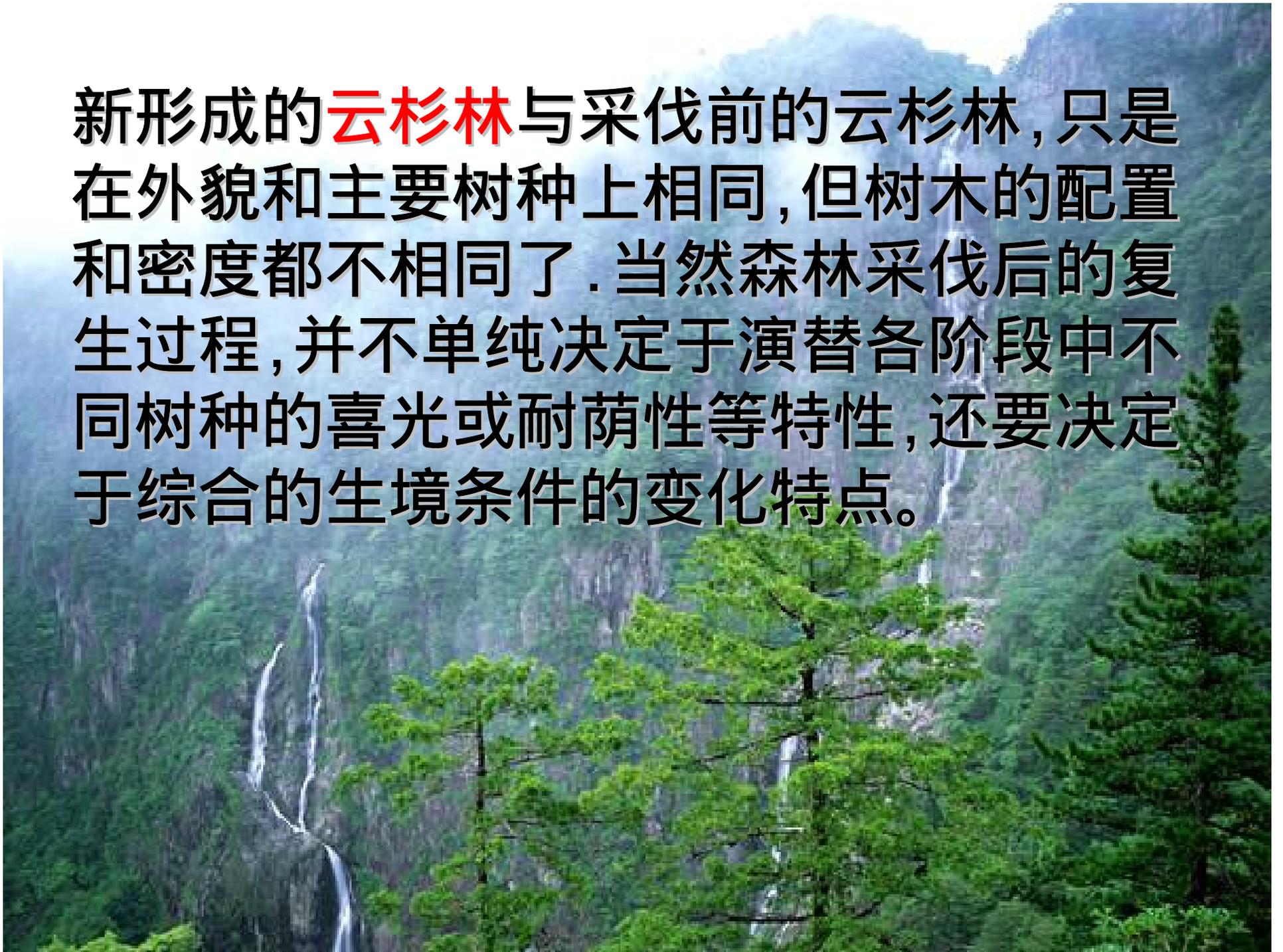
次生演替的研究，具有很大的实际意义，因为在我们利用和改造生物群落的工作中，所涉及到的绝大部分都是次生演替问题。

1 森林的采伐演替

现以云杉林采伐后，从采伐迹地上开始的群落演替过程为例加以说明。

- 采伐迹地阶段，亦即森林采伐时的消退期
- 小叶树种阶段
- 云杉定居阶段
- 云杉恢复阶段

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相同了.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荫性等特性,还要决定于综合的生境条件的变化特点。





特别是引起森林消退的那种原因，它们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，那么森林复生所必须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。

2. 草原的放牧演替

草原的放牧演替 也是次生演替中主要的一类。与森林采伐演替稍有不同，草原放牧演替是逐渐缓慢发生的。



对草原群落的影响包括以下十个方面：

- (1) 在牧畜践踏下,草原植物不耐践踏的柔弱部分和丛生禾草逐渐减少以致完全消失;
- (2) 畜群践踏和消灭死地被物,甚至表土消失;



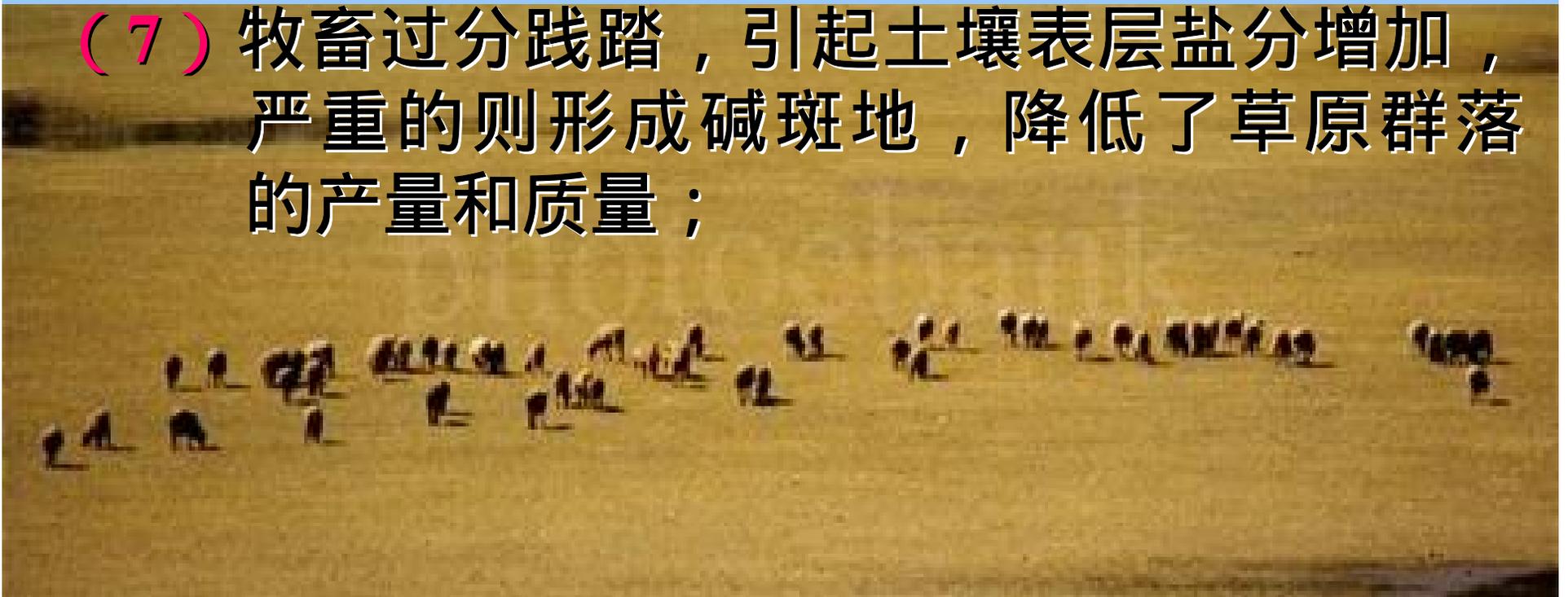
- (3)** 促使某些具刺或密被茸毛,或有特殊气味,或有乳汁的防止啃食的植物旺盛生长,而一些适口性草的草类逐渐消耗;
- (4)** 影响到草原群落中原有草类的正常发育,促使一年生和春季短生植物的发育;



(5) 增多外来杂草植物，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；在干旱地段，土壤愈趋松散，因而促使土壤冲刷，增加土壤的干燥度，有利于旱生植物增多；

(7) 牧畜过分践踏，引起土壤表层盐分增加，严重的则形成碱斑地，降低了草原群落的产量和质量；



- 
- (8) 牧畜啃食植物的地上部分，使地下部分的生长发育受到一定的限制；
- (9) 牧畜的粪便给土壤带来了大量肥料；
- (10) 牧畜把草类的种子踏入土中，还促使种子发芽，也把种子携带到其它地方，扩大某些植物种类分布。

3. 次生演替的一般特点

原生演替常要经过千年以上的漫长发展才能达到顶极群落。次生演替过程进行较快，可在数百年以内，甚至几十年以内完成。

次生演替的速度、趋向及所经历的阶段，决定于原生群落受到破坏的方式，程度和持续时间。

(1) 次生演替的速度 次生演替具有一定的土壤条件和种实来源，演替系列中的各个阶段，演替速度一般都较快。

(2) 次生演替的趋向 当引起群落次生演替的外力作用停止后，群落一般都仍趋向于恢复到受破坏前原生群落的类型。但复生并不等于完全恢复原状，只是在类型上和原来的群落相同，但质量上、层次结构和群落生境特征等方面，则不完全一致。

(3) 次生演替所经历的阶段 完全决定于外界因素作用的方式和作用的持续时间。

次生群落是外界因素，首先是人类经济活动的产物。次生群落演替的性质及特点一般决定于：

- ★ 外界因素作用的性质、方式，作用的强度和持续时间
- ★ 原生群落受破坏的面积
- ★ 次生群落中对原生群落的生物成分和土壤特性的保留程度
- ★ 生物繁殖体的种类、数量、距离等来源
- ★ 所在地的气候、土壤及地形状况

(三) 顶极群落

演替中群落结构变化开始较快，随着演替的进行，变化速度慢而趋于稳定。

群落演替系列最后达到稳定阶段，称为**顶极** (*Climax*)，演替最终形成的稳定群落，叫做**顶极群落** (*Climax community*)。

一般来说，当一个群落或一个演替系列，演替到同环境处于平衡状态的时候，演替就不再进行。在这个平衡点上，群落最稳定，只要不受外界干扰，它将永远保持原状。

顶极群落理论上应具有4个的主要特征



它是一个在系统内部和外部，生物与非生物环境之间已达平衡的**稳定系统**；



它的结构和物种组成已**相对恒定**；



有机物质的年生产量与群落的消耗量和输出量之和达到平衡，没有生产量的净积累，其**现存量上下波动不大**；



顶极群落如无外来干扰，可以**自我延续地存在下去**。

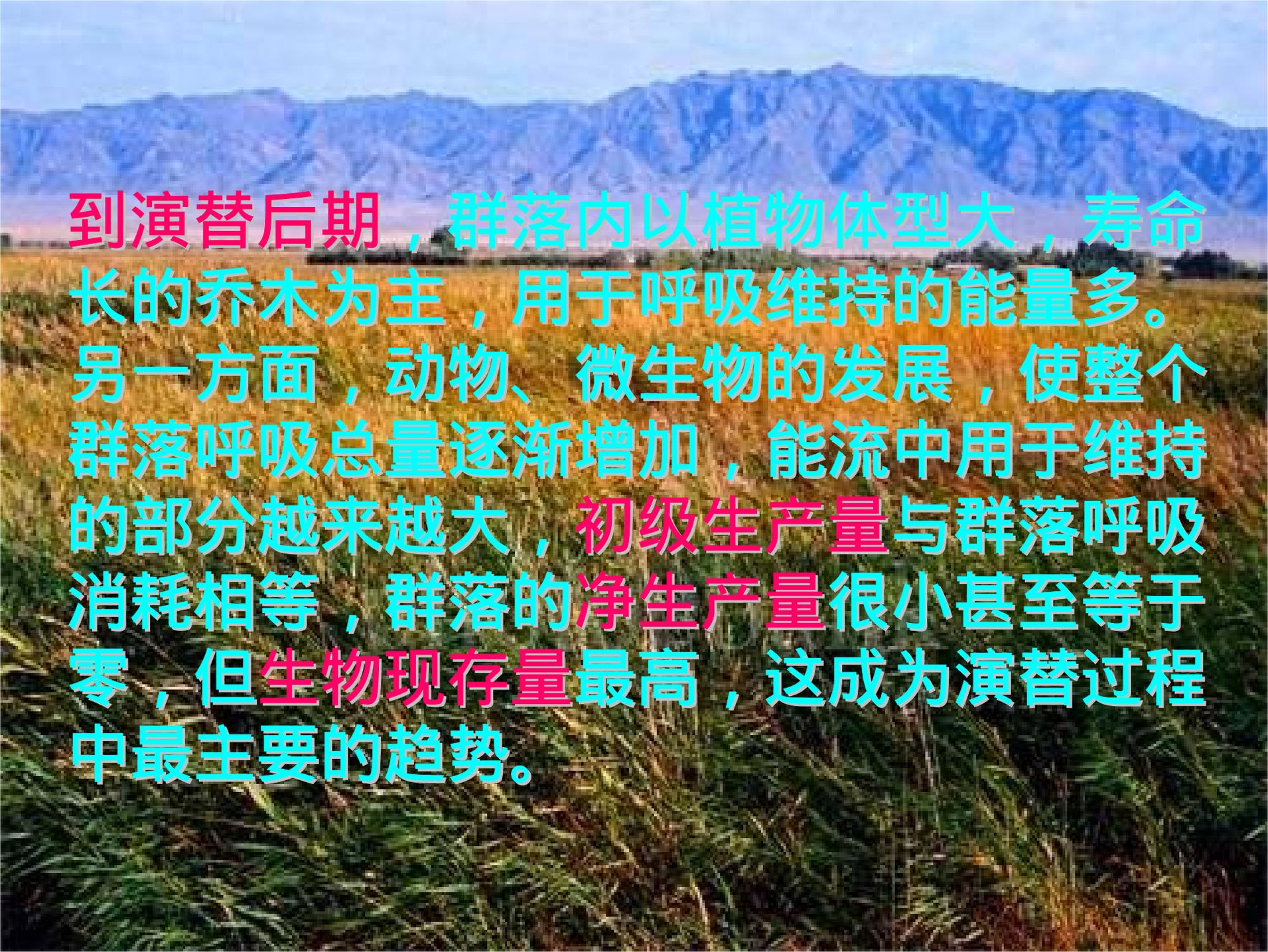
三、演替过程中生物群落 结构及功能变化

无论是原生演替，还是次生演替，生物群落在演替过程中，其结构和功能都发生一系列有序的变化，其变化趋势主要表现在以下5个方面：

1. 群落的能流特征

在生态演替初期，群落的能量输入大于耗散，因而使其以生物量和残屑的形式在系统内积累起来。

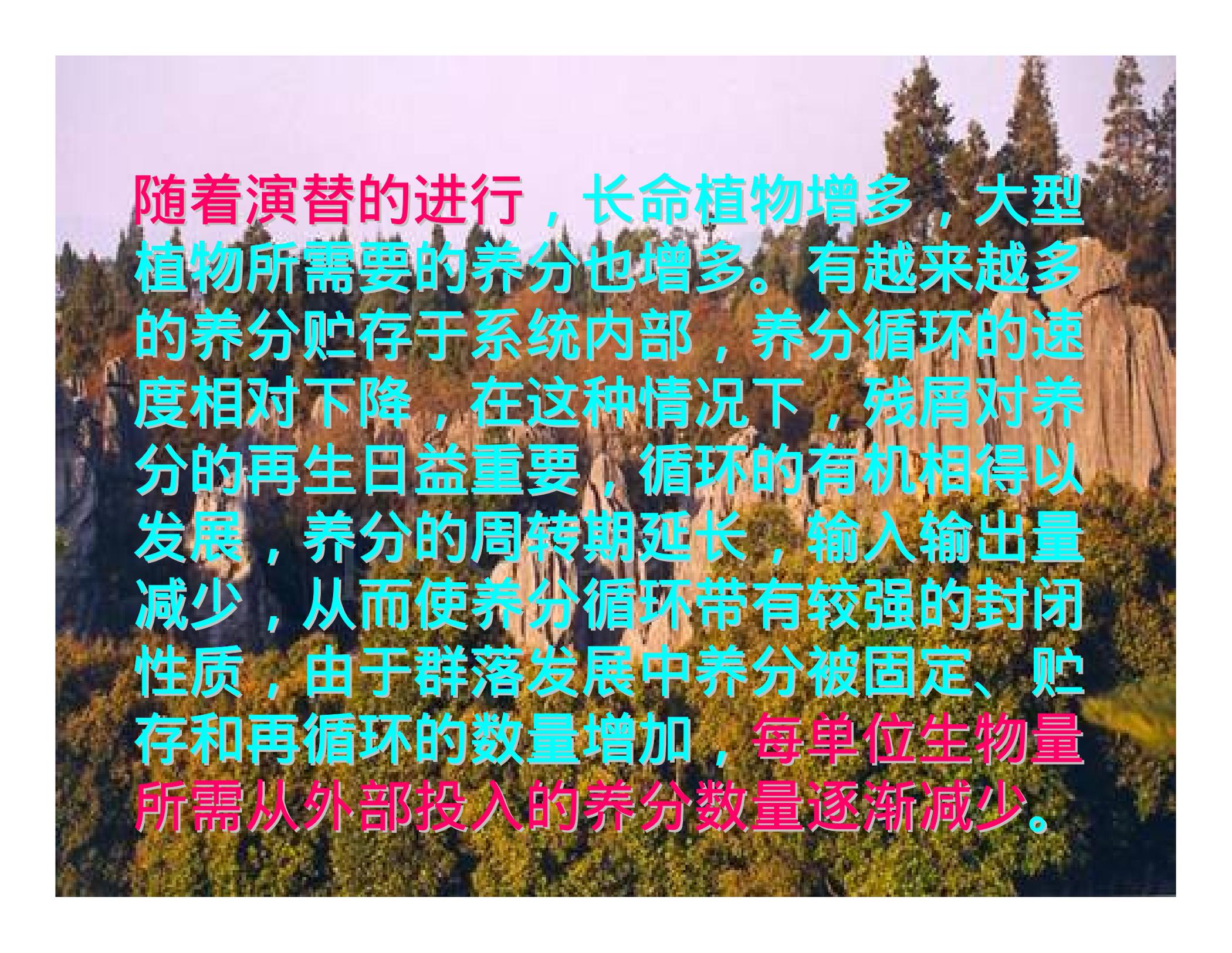
由于演替前期优势植物种多，体型小，寿命短，需用维持能较少，初级生产量（P）超过群落呼吸量（R），因此，群落净生产量较大。



到演替后期，群落内以植物体型大，寿命长的乔木为主，用于呼吸维持的能量多。另一方面，动物、微生物的发展，使整个群落呼吸总量逐渐增加，能流中用于维持的部分越来越大，初级生产量与群落呼吸消耗相等，群落的净生产量很小甚至等于零，但生物现存量最高，这成为演替过程中最主要的趋势。

2. 群落发展与物质循环

演替早期以短命植物为主，残屑在养分循环中所起的养分再生作用还不十分重要，因此循环的有机相较弱，养分进出系统很容易，**养分循环表现开放的特点**，养分循环量较小，而养分在生物与非生物部分之间交换则较快。



随着演替的进行，长命植物增多，大型植物所需要的养分也增多。有越来越多的养分贮存于系统内部，养分循环的速度相对下降，在这种情况下，残屑对养分的再生日益重要，循环的有机相得以发展，养分的周转期延长，输入输出量减少，从而使养分循环带有较强的封闭性质，由于群落发展中养分被固定、贮存和再循环的数量增加，每单位生物量所需从外部投入的养分数量逐渐减少。

3. 群落的营养结构

从营养结构看，食物链从较为简单的链状结构，发展到复杂的网状结构，使群落更加稳定，而在对净生产的利用上，从早期以植食食物链为主，各生物成员间联系较少，进行后期以残屑食物链为主，动植物之间建立了更加紧密的联合和相互适应关系，食物链结构复杂化，形成一个大而复杂的网络有机结构。

4. 群落结构和物种组成

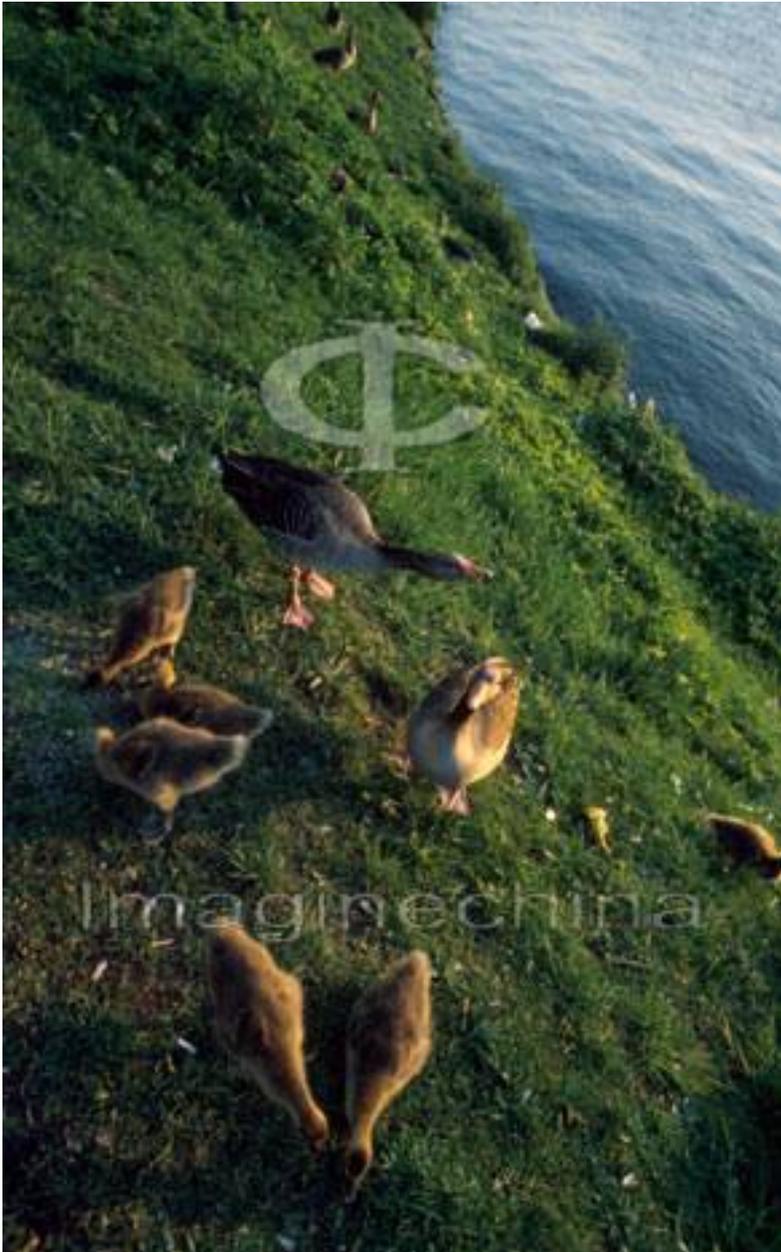
生物群落在发展中总是趋向于其结构和组成更加复杂、多样而稳定。

首先表现为**群落内部层次的分化**，从先锋期矮小植物形成一层薄薄的植被，发展为以高大植物优势种及林下多层次耐荫植物共存的复杂垂直结构，群落不同层次在功能上也有一定的分工。

在物种选择方向上：

前期为R选择，占优势的是一些体型小，比表面积大，适应无机营养较多的环境，能快速生长并占据资源的物种；

后期为K选择，占优势的是有较大体型和贮存能力的物种。

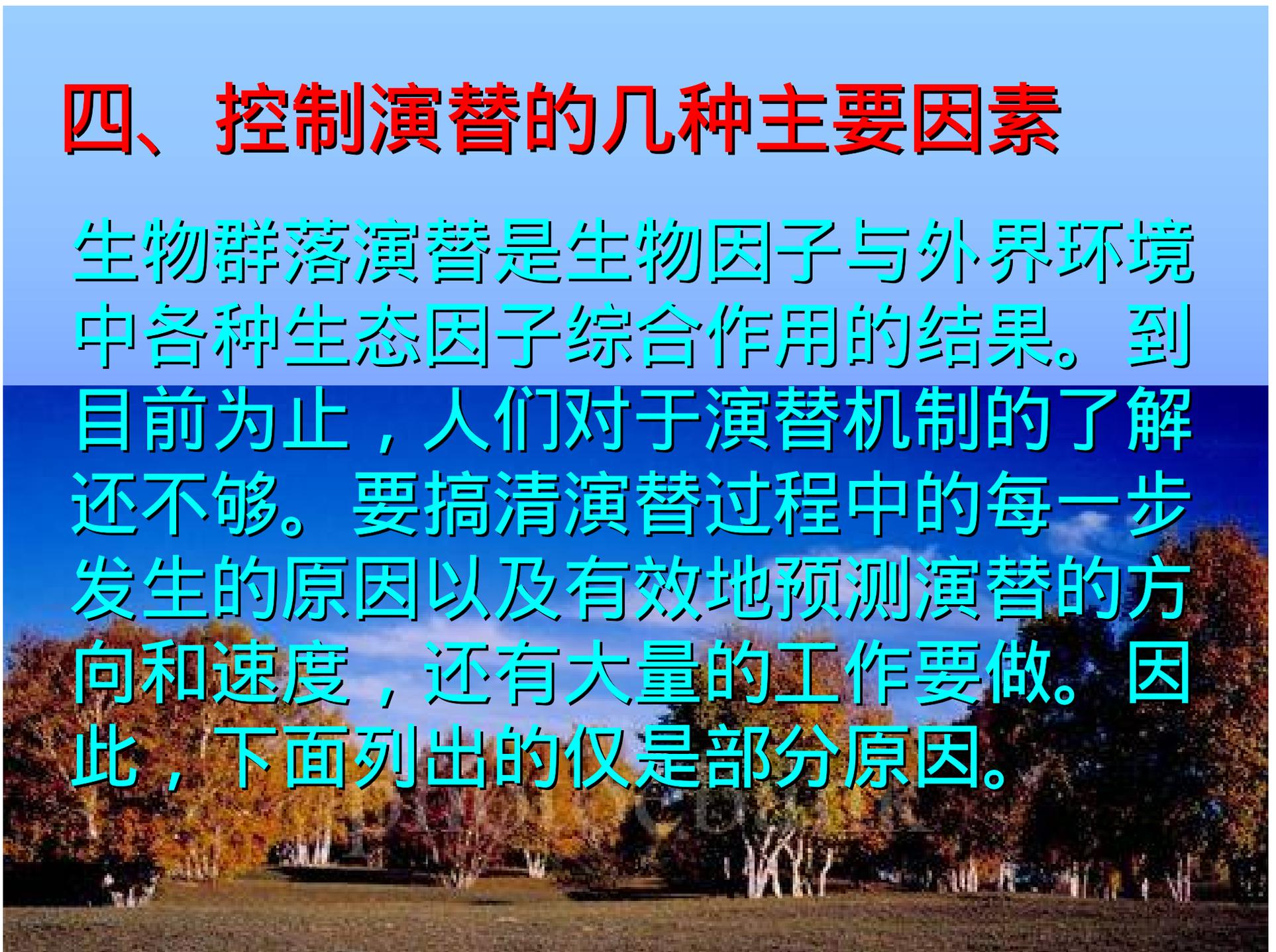


5 . 群落的稳定性

演替过程中由于物种多样性及营养结构复杂性的增强，通过生物控制的负反馈调节，植食者的采食活动、种群密度变化、养分循环等，使群落结构、功能趋向稳定，抵抗外来干扰的能力逐渐增强。不过，系统的弹性下降，即遭破坏后恢复需要较长的时间。

四、控制演替的几种主要因素

生物群落演替是生物因子与外界环境中各种生态因子综合作用的结果。到目前为止，人们对于演替机制的了解还不够。要搞清演替过程中的每一步发生的原因以及有效地预测演替的方向和速度，还有大量的工作要做。因此，下面列出的仅是部分原因。

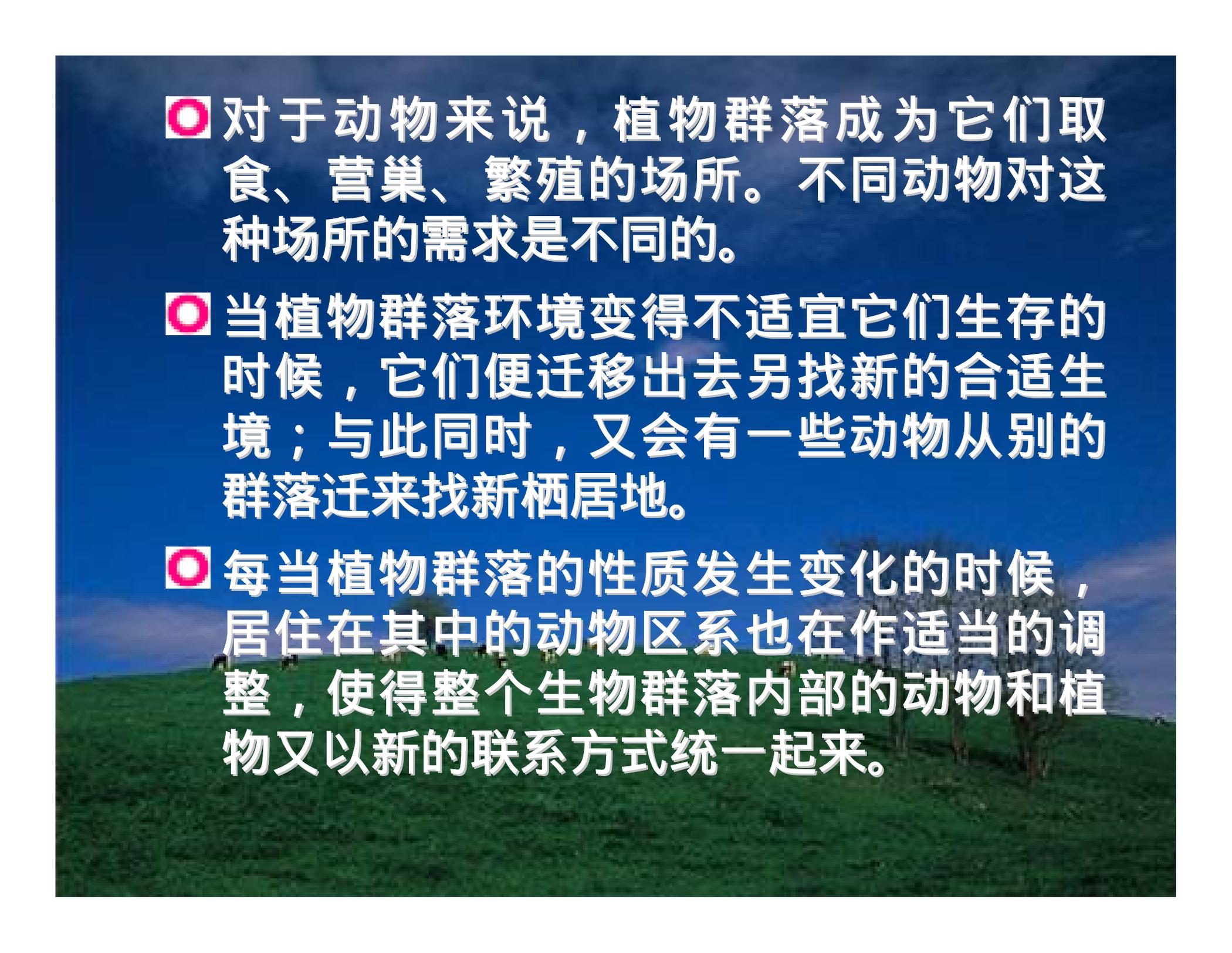


(一) 植物繁殖体的迁移、散布和动物的活动性

植物繁殖体的迁移和散布普遍而经常地发生着。植物的定居包括发芽、生长和繁殖3个方面。只有当一个种的个体在新的地点能繁殖时，定居才算成功。

任何一块裸地上生物种群的形成和发展，或是任何一个旧的群落被新的群落所取代，都必然包含有植物定居过程。

植物繁殖体的迁移和散布是群落演替的先决条件。

- 
- ❑ 对于动物来说，植物群落成为它们取食、营巢、繁殖的场所。不同动物对这种场所的需求是不同的。
 - ❑ 当植物群落环境变得不适宜它们生存的时候，它们便迁移出去另找新的合适生境；与此同时，又会有一些动物从别的群落迁来找新栖居地。
 - ❑ 每当植物群落的性质发生变化的时候，居住在其中的动物区系也在作适当的调整，使得整个生物群落内部的动物和植物又以新的联系方式统一起来。

（二）群落内部环境的变化

群落内部环境的变化是由群落本身的生命活动造成的，与外界环境条件的改变没有直接的关系；有些情况下，是群落内物种生命活动的结果，为自己创造了不良的居住环境，使原来的群落解体，为其他植物的生存提供了有利条件，从而引起演替。

（三）种内和种间关系的改变

组成一个群落的物种在其种群内部以及物种之间都存在特定的相互关系。这种关系随着外部环境条件和群落内环境的改变而不断地进行调整。当密度增加时，不但种群内部的关系紧张化了，而且竞争能力强的种群得以充分发展，竞争能力弱的种群则逐步缩小自己的地盘，甚至被排挤到群落之外。这种情形常见于尚未发育成熟的群落。处于成熟、稳定状态的群落在接受外界条件刺激的情况下，也可能发生种间数量关系重新调整的现象，使群落特性或多或少地改变。

（四）外界环境条件的变化

决定群落演替的根本原因存在于群落内部，但群落之外的环境条件诸如**气候、地貌、土壤和火**等常可成为引起演替的重要条件。

- **气候**决定着群落的外貌和群落的分布，也影响到群落的结构和生产力。
- **大规模的地壳运动**（冰川、地震、火山活动等）可使地球表面的生物部分或完全毁灭，从而使演替从头开始。

- **小范围的地形形态变化**（如滑坡、洪水冲刷）也可以改造一个生物群落。
- **土壤性质**的改变势必导致群落内部物种关系的重新调整。
- **火烧**可以造成大面积的次生裸地，演替可以从裸地上重新开始。

当然，影响演替的外部环境条件并不限于上述几种。凡是与群落发育有关的直接或间接的生态因子都可成为演替的外部因素。

五、人类的活动

人对生物群落演替的影响远远超过其他所有的自然因子，因为人类生产活动通常是有意识、有目的地进行的，可以对自然环境中的生态关系起着促进、抑制、改造和重建的作用。

- 放火烧山、砍伐森林、开垦土地等，都可使生物群落改变面貌。
- 经营森林、抚育森林、管理草原、治理沙漠，使群落演替按照不同于自然的道路进行。
- 建立人工群落，将演替的方向和速度置于人为控制之下。

五、顶极群落理论在农业生产中的应用

(一) 对撩荒地植被演替的控制

农田撩荒后产生的自然演替结果，有时对人们是有利的，有时则是相反的。人们根据群落的演替规律，控制群落停留在演替的某一阶段，并加以培育，将成为理想的高产优质群落类型。

(二) 农田土壤肥力变化与作物演替的利用

农业作物群落具有以下特点：

- 能量上，净生产量较高
- 养分循环上开放，循环比例低，养分流通快
- 物种结构简单，趋于单一化
- 抗变稳定性较差，易受自然灾害影响等

A photograph of a vast agricultural field with rows of young green plants under a cloudy sky. The text is overlaid on the image in a bold, orange font.

由于这些特点，农田一年生作物群落一旦失去人类干预，就会发生演替，向灌丛或其他群落发展。因此，需用大量辅助能和外来养分的供给阻止农田的演替。建立多功能的混交群落可以弥补农田群落结构单一所带来的弊端，有可能减少辅助能的使用。

（三）仿群落演替的人工模拟群落

在环境条件恶劣的地区，应重视一些藻类和草本植物的先锋作用。待环境条件改善后，逐步引入树木以稳定和控制环境。

如宁夏中卫为治理流砂的长期侵袭，给铁路运输带来严重威胁。采用人工模拟先锋植物群落的办法，在流动沙丘上种植花棒、沙蒿、柠条，以及半灌木与灌木交叉种植等，使这些先锋植物首先在流沙上安居下来，使流沙减轻并逐渐进入成土过程，在此基础上，又进行了下一阶段演替的植物种植，恢复了沙坡头区的自然风貌，保证了铁路交通的畅通无阻，成为举世闻名的流沙治理典型样板。

（四）建立仿自然演替群落结构的人工群落

自然顶极群落的物种之间，物种与环境之间相互协调统一，具有高效的能量和物质利用效率。人类可以模仿自然建立顶极群落。

在云南西双版纳地区，在发展橡胶树的同时，按自然生态系统的层次结构，中部配置金鸡纳、大叶茶，下部种植草本植物的砂仁、黄花菜等，形成乔灌草结构的人工混交林，不仅增加了经济效益，而且也有效的防止了水土流失，改善了环境，获得顶极群落的一些效果。

(五) 农田杂草防除

农田杂草是其长期自然选择和进化的结果，其适应性比栽培作物要强的多，在农田中形成自身的演替过程，了解这些杂草的不同演替规律，采用与之相对应的人工的、化学的、生物学的等农业技术，阻止和破坏杂草天然演替的发生，从而达到有效控制杂草危害的目的。

复习思考题

- 1 群落的基本特征是什么？
- 2 农业生产中如何根据群落的结构特征，合理安排农业生产？
- 3 何为生态位？生态位理论在农业上有什么意义和作用？
- 4 群落演替的含义是什么？描述其演替过程。
- 5 如何利用群落演替原理建造合理的生物群落？