

# 植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响： 基于个体模型的研究进展

张炜平<sup>1</sup> 潘莎<sup>1</sup> 贾昕<sup>2</sup> 储诚进<sup>3</sup> 肖洒<sup>3</sup> 林玥<sup>4,5,6</sup> 白燕远<sup>7</sup> 王根轩<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>浙江大学生命科学院生态研究所, 杭州 310058; <sup>2</sup>北京林业大学水土保持学院水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室, 北京 100083; <sup>3</sup>兰州大学生命科学院草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000; <sup>4</sup>Institute of Forest Growth and Computer Science, Dresden University of Technology, 01735 Tharandt, Germany; <sup>5</sup>Helmholtz Centre for Environmental Research, Department of Ecological Modelling, 04318 Leipzig, Germany; <sup>6</sup>German Centre for Integrative Biodiversity Research, 04103 Leipzig, Germany; <sup>7</sup>广西中医药大学瑶医药学院, 南宁 530001

**摘要** 植物间的相互作用对种群动态和群落结构有着重要的影响。大量的野外实验已经揭示了正相互作用(互利)在群落中的普遍存在及其重要性。为了弥补野外实验方法的不足, 模型方法被越来越多地应用于正相互作用及其生态学效应的研究中。该文基于个体模型研究, 探讨了植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响。介绍了植物间正相互作用的定义和发生机制、植物间相互作用与环境梯度的关系。正相互作用是指发生在相邻的植物个体之间, 至少对其中一个个体有益的相互作用。植物通过直接(生境改善或资源富集)或间接(协同防御等)作用使局部环境有利于邻体而发生正相互作用。胁迫梯度假说认为互利的强度或重要性随着环境胁迫度的增加而增加, 但是越来越多的经验研究认为胁迫梯度假说需要改进。以网格模型和影响域模型为例, 介绍了基于个体的植物间相互作用模型方法。基于个体模型, 对近年来国内外正相互作用对种群时间动态(如生物量-密度关系)、空间分布格局和群落结构(如群落生物量-物种丰富度关系)影响的研究进行了总结。指出未来的研究应集中在对正相互作用概念和机制的理解, 新的模型, 新的种群、群落, 甚至生态系统问题, 以及在全球变化背景下进行相关的研究。

**关键词** 生物多样性, 生物量-密度关系, 互利, 基于网格的模型, 植物群落, 空间格局, 胁迫梯度, 影响域模型

## Effects of positive plant interactions on population dynamics and community structures: a review based on individual-based simulation models

ZHANG Wei-Ping<sup>1</sup>, PAN Sha<sup>1</sup>, JIA Xin<sup>2</sup>, CHU Cheng-Jin<sup>3</sup>, XIAO Sa<sup>3</sup>, LIN Yue<sup>4,5,6</sup>, BAI Yan-Yuan<sup>7</sup>, and WANG Gen-Xuan<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Ecology, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, 310058, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating of Ministry of Education, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; <sup>3</sup>State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; <sup>4</sup>Institute of Forest Growth and Computer Science, Dresden University of Technology, 01735 Tharandt, Germany; <sup>5</sup>Helmholtz Centre for Environmental Research, Department of Ecological Modelling, 04318 Leipzig, Germany; <sup>6</sup>German Centre for Integrative Biodiversity Research, 04103 Leipzig, Germany; and <sup>7</sup>Faculty of Yao Medicine, Guangxi University of Chinese Medicine, Nanning 530001, China

### Abstract

Plant-plant interactions play an important role in determining the population dynamics and community structures. Field experiments have highlighted the existence and importance of positive interactions (facilitation) in plant communities. To go beyond the limitations of empirical field studies, mathematical and simulation models have been increasingly used in the facilitation studies. In the present work, based on individual-based simulation models, we explored the effects of positive interactions on population dynamics and community structures. We reviewed the definitions and mechanisms of positive interactions in plant communities and the changes in plant-plant interactions along environmental gradients. Positive interactions are the relationships between plants that benefit at least one of the participants. Positive interactions occur when one plant makes the local environment more favorable for its neighbor either directly (such as by habitat amelioration or resource enrichment), or indirectly (such as by associational defense). The stress gradient hypothesis predicts that the strength or importance of facilitation should increase with the severity of environmental stress. However, a growing number of studies suggested that the stress gradient hypothesis might need further refinement. Using grid-based models and zone-of-influence models as examples, we reviewed individual-based approaches for modeling plant-plant

interactions. Furthermore, we focused on the applications of these individual-based simulation models in this field, and summarized the studies on the effects of positive interactions among plants on population dynamics (e.g. biomass-density relationship), spatial pattern and community structures (e.g. community biomass-species richness relationship). We also presented future directions for facilitation research. Further research should focus on deeper understanding of the concepts and mechanisms of positive interactions, new models, new ecological questions of plant populations, communities and ecosystems, and conducting research in the context of global warming.

**Key words** biodiversity, biomass-density relationship, facilitation, grid-based model, plant community, spatial pattern, stress gradient, zone-of-influence model

植物间的正负相互作用对于种群动态、群落结构以及生态系统功能有着重要的影响(Grime, 1979; Tilman, 1988; Callaway, 2007)。早期的大部分生态学理论建立在植物间负相互作用基础上(Grime, 1979; Tilman, 1988)。从20世纪80年代开始,随着大量野外胁迫环境研究的开展,人们发现植物间除了广泛地存在竞争的负相互作用外,还广泛地存在互惠的正相互作用(包括在非胁迫环境中)(Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997)。如何将正相互作用融入主流生态学理论,从而建立更加系统的生态学理论是当前亟待解决的问题(Bruno *et al.*, 2003; Lortie *et al.*, 2004)。

虽然受控实验和野外实验被广泛用来揭示正相互作用在群落中的普遍存在及其重要性(Bertness & Callaway, 1994; Callaway, 1995; Callaway & Walker, 1997; Callaway *et al.*, 2002),但是野外实验不能用来准确地判断正相互作用对群落结构、进化动态和生态系统功能的长期影响。首先,种群动态、群落演替和进化后果等只有大时空尺度才能体现出来,通过实验技术很难实现(Valiente-Banuet & Verdu, 2007; Gross, 2008; Chen *et al.*, 2009)。其次,由于正负相互作用同时存在并作用于自然系统,现有的实验条件和技术手段难以将二者的影响区分开,理解其各自对群落和生态系统的影响(Chu *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2013)。再者,许多不同过程能够产生相似的最终格局(equifinality),而同一过程在不同条件下又能产生不同的格局(Stoll & Bergius, 2005)。在植物间相互作用研究中,虽然野外调查和实验能够用来检验假说,但是面对自然生态系统的复杂性,在探索生态过程与格局的因果关系(causality)时,模型能够帮助我们理解特定格局的形成机制(Jia *et al.*, 2011; Zhang *et al.*, 2013)。此外,模型常被用来探索和发展理论假说(Weiner &

Conte, 1981)。因此,为了弥补野外实验方法的不足,模型方法被越来越多地应用到正相互作用及其生态学效应的研究中(Travis *et al.*, 2005, 2006; Brooker *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2009)。

近些年来,国内外越来越多的研究以个体模型(individual-based model)为工具,探索正负相互作用对种群和群落涌现特征(emergent properties)的调控机制,取得了大量研究成果(Weiner *et al.*, 2001; Chu *et al.*, 2008, 2009, 2010; Xiao *et al.*, 2009; Jia *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2013)。本文对基于个体模型探索植物间正相互作用对种群动态和群落结构调控的研究进行了综合评述,介绍了植物间正相互作用的定义和发生机制、正负相互作用沿环境梯度变化的规律,聚焦于基于个体的模型方法,总结了近年来国内外正相互作用对种群动态和群落结构影响的研究,并探讨了未来的研究方向。

## 1 植物间正负相互作用的定义

植物间正负相互作用是两个相对的概念,在定义正相互作用之前,有必要阐释什么是竞争。植物之间很多时候是负相互作用(竞争)关系,如植物之间由于分享有限的资源而引起个体生长、存活或者繁殖下降的相互作用(-/-或者-/0)(Begon *et al.*, 1996)。与此相对应,植物之间相互促进的关系是正相互作用。早期人们对正相互作用的认识主要局限于地衣、菌根等典型的种间互利共生关系及群落演替的促进模型(李博等, 2000)。从20世纪80年代开始, Bertness和Callaway及相关研究者在盐沼、荒漠、高山和苔原等胁迫生境中进行了大量的植物邻体间的正相互作用研究(Callaway, 1995; Bertness & Leonard, 1997; Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002),正是这些研究使正相互作用成为人们关注的热点。

植物间正相互作用(也可称为互利)有很多不同的定义。按照教科书上的定义,传统的正相互作用按相互作用的程度可分为偏利共生(+/0)、原始协作(+/+)和互利共生(+/+)三类(孙儒泳, 2001)。Bertness和Callaway (1994)以及Bruno等(2003)采用了类似的说法,认为正相互作用就是“至少对一方有利而对双方都无害的相互作用”。而Callaway (2007)将正相互作用更广泛地定义为“只要对其中一方有利的相互作用”,因此包括互利共生(+/+)、偏利共生(+/0),以及对一方有利,另一方受抑制的相互作用(+/-)。上述正相互作用的定义既包含了种内关系也包含了种间关系。此外,是否将正相互作用限制在同一营养级中也会因研究目的不同而有所差异(Bertness & Callaway, 1994; Brooker *et al.*, 2008)。

我们结合最近的研究热点,将正相互作用定义为:在植物群落种间或者种内,当个体直接通过改善恶劣的生存环境、改变生长基质、增加资源的可利用性,或者间接地通过消除潜在的竞争者、引入其他的有益生物、保护不被取食等,促进了相邻个体的生存、生长或者增加了其丰富度时,相邻个体之间就发生了正相互作用(Bertness & Callaway, 1994; Callaway, 1995, 2007; Callaway & Walker, 1997; Cheng *et al.*, 2006; 张炜平和王根轩, 2010)。本文中正相互作用特指发生在相邻的植物个体之间,至少对其中一个个体有益的作用(包括+/+、+/0和+/-)。

## 2 植物间正相互作用的发生机制

植物间正相互作用可以是直接的一个植株对相邻植株(同种或异种)的促进作用,也可以是间接的由其他生物个体介导发生的促进作用(Callaway, 1995, 2007; Brooker *et al.*, 2008)。直接的正相互作用在非生物胁迫环境(干旱/半干旱地区、高寒地区和盐沼地带)中更容易观测到。按照胁迫类型(资源或非资源胁迫),可将直接正相互作用的发生机制分为生境改善(habitat amelioration)和资源富集(resource enrichment)两种(Callaway, 1995; Bruno *et al.*, 2003; Maestre *et al.*, 2009; 张炜平和王根轩, 2010; Zhang *et al.*, 2013)。在野外条件下,各种直接和间接正相互作用机制经常同时发生。

在非资源因子(non-resource factor, 如温度、风、盐度、土壤结构等)胁迫环境中,相邻植物间通过降

低高温、极寒、强风、高盐度或高辐射胁迫等改善生境而发生正相互作用(Maestre *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2013)。例如:荒漠地区温度高、辐射强,冠层比较大的植物(如灌木)通过遮阴(减少光和高温抑制)促进幼苗(同种或异种)的生长,这类正相互作用通常被称为护理效应(nurse effect) (Callaway, 1995; Gómez-Aparicio, 2009)。盐沼(salt marsh)地区土壤盐度高、海浪冲击强,植物的遮阴能够减少水分蒸发,降低土壤盐度胁迫;此外,植物个体的聚集生长能够抵抗海浪冲击(Bertness & Leonard, 1997; He *et al.*, 2012)。高寒地区温度低、风力强,植物个体的聚集和垫状生长能够减缓风力、提高土壤的稳定性,同时增加局部小生境空气和土壤温度(Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002; Chu *et al.*, 2008, 2009)。

在资源因子(resource factors, 如水分、光照、营养等)限制环境中,植物之间可以通过增加水分、光、营养等资源的获取发生正相互作用(Callaway & Walker, 1997; Cheng *et al.*, 2006; Brooker *et al.*, 2008; Maestre *et al.*, 2009)。在很多情况下,个体之间会同时通过生境改善和资源富集发生正相互作用(张炜平和王根轩, 2010)。例如:荒漠地区的灌木除了通过遮阴,还可以通过根系提水作用(hydraulic lift, 提高表层土壤含水量)或凋落物富集(增加养分获取)等促进小植株的生长(Callaway, 2007; Loydi *et al.*, 2012)。盐沼的周期性淹水会导致植物根系缺氧,植物间会通过改善土壤通气性而发生正相互作用(Callaway, 2007; He *et al.*, 2012)。高寒地区养分贫瘠,植物会通过凋落物提高土壤养分来相互促进生长(Choler *et al.*, 2001; Callaway *et al.*, 2002; Chu *et al.*, 2009)。在非胁迫环境下,固氮植物能通过N富集来促进非固氮植物的生长(Forrester *et al.*, 2011)。

间接正相互作用可以通过协同防御(association defense)、多物种组成的竞争网(competitive networks)和其他有益生物的介导发生(Callaway, 2007; 张炜平和王根轩, 2010; Beltrán *et al.*, 2012)。在强烈的植食压力下,协同防御能导致正相互作用的发生(Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997; Chaneton *et al.*, 2010)。如:当动物喜食草(palatable)孤立生长时,很容易被牲畜发现而遭啃食;但当其生长在高大的非喜食草(unpalatable)旁边时,被牲畜发现的概率将大大降低(张炜平和王根轩, 2010; Graff & Aguiar, 2011)。在多物种组成的

竞争网中, 一对物种之间的竞争作用会牵制其中一个物种对其他物种的作用, 或者第三方物种修饰了一对物种间的直接相互作用, 就会导致间接互利的发生(Brooker *et al.*, 2008)。间接互利也可以通过传粉者、种子传播者、寄生植物、菌根真菌或其他有益土壤微生物的介导而发生(Callaway, 1995, 2007; Montesinos-Navarro *et al.*, 2012)。

### 3 植物间相互作用随环境梯度的变化

植物间的相互作用如何随环境梯度变化是种群和群落生态学一个备受关注的问题(Grime, 1979; Tilman, 1988; Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997)。现在大多数学者已经认识到, 植物间正负相互作用在自然界(包括非胁迫环境)是同时存在并发挥作用的, 尽管两者的相对重要性、强度或者频率受非生物因子和生物因子影响, 我们平常所观测到的是正负相互作用抵消以后的净结果(net effect) (Callaway & Walker, 1997; Cheng *et al.*, 2006; Callaway, 2007; Brooker *et al.*, 2008; 储诚进, 2010; 贾昕, 2011)。胁迫梯度假说(stress gradient hypothesis, SGH)预测: 互利的强度或重要性随着环境胁迫度的增加而增加, 竞争在低胁迫环境中起主导作用, 互利则在高胁迫环境中起着更重要的作用(图1模式1) (Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997; Brooker *et al.*, 2008)。但是, 越来越多的研究认为互利和环境胁迫的关系要比SGH假说复杂得多, 选取不同的植物、植物表现的测量指标(存活率、密度、生长或繁殖)、实验方法以及非生物胁迫因子等, 对植物间相互作用的净效应均有很大的影响(Maestre *et al.*, 2005; He *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2012)。因此, 需要将上述因素考虑进去改进SGH假说(Maestre *et al.*, 2005, 2009; Lamb *et al.*, 2009)。

在最近的研究中, Maestre等(2009)通过结合物种的生活史性状(胁迫忍耐种和竞争种)和胁迫因子的特征(资源和非资源), 改进了SGH假说。研究表明, 当施利者和受利者分别是竞争种或者胁迫忍耐种时, 更容易出现SGH模型预测的结果(图1模式1)。但是, 当相互作用的物种具有相似的竞争或者胁迫忍耐生活史性状, 并且非生物胁迫为资源因子(例如水)时, 邻体之间在胁迫梯度的两端都会出现竞争作用(图1模式2)。由互利到竞争的转换, 不仅与生境的胁迫有关, 还会受到植物生活史阶段(幼苗至

成株)、生理特征、植株大小和个体密度等因素的影响(Callaway & Walker, 1997; 张炜平和王根轩, 2010)。

Zhang等(2013)使用双层影响域模型探索地上和地下植物间相互作用沿环境梯度的变化, 模拟结果表明, 当把互利包含到模型中时, 植物间地上、地下和总的相互作用大小与没有包含互利的时候差异很大, 很多值在高胁迫条件下是正的, 支持SGH预测(图1模式1) (Zhang *et al.*, 2013)。但是胁迫的类型(非资源或资源)对模拟的结果没有显著的影响(Zhang *et al.*, 2013), 与改进的SGH预测相矛盾。Lin等(2012)探索了不同模式的互利(互利共生, 偏利共生或者拮抗)和竞争对种群的影响, 以及两者相互作用沿环境胁迫梯度变化的规律, 结果表明: 对称型互利(symmetric facilitation, 即互利共生)在极度胁迫环境中显著地增加了植物的存活率, 支持SGH预测(图1模式1) (Lin *et al.*, 2012); 但是, 不对称型互利(asymmetric facilitation, 即偏利共生)只在中度胁迫条件下增加植物的存活率(Lin *et al.*, 2012), 与改进的SGH预测相符(图1模式2)。

### 4 基于个体的植物间相互作用模型方法

最近一些研究采用了概念模型、数学模型或者计算机模型来探讨植物间正相互作用对种群分布和动态、群落的组成和结构等的影响, 取得了一系列成果(贾昕, 2011)。其中, 基于个体的模型方法在研究植物间相互作用对种群和群落的影响方面具有许多传统模型所没有的优势(Grimm & Railsback,

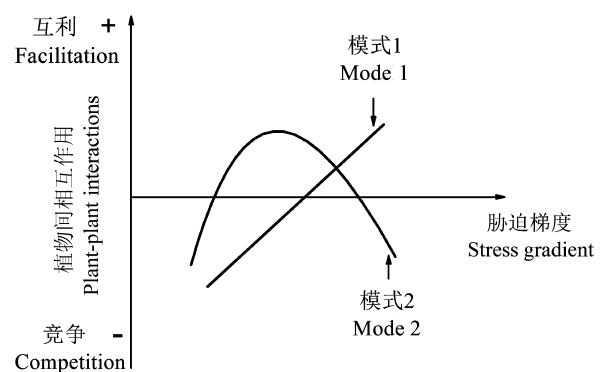


图1 植物间相互作用沿胁迫梯度变化(改自Maestre *et al.*, 2009)。

Fig. 1 Variations of plant-plant interactions along the stress gradient (modified from Maestre *et al.*, 2009).

2005; Grimm *et al.*, 2005), 发展尤为迅速。例如: 基于个体的模型能够明确地模拟每个个体的出生、生长、繁殖和死亡等生活史过程, 同时又能对个体的空间位置和影响范围加以定义, 这些特征使得基于个体的模型能够明确地模拟个体间的相互作用(贾昕, 2011)。因此, 我们仅需要定义个体水平的特征和过程, 种群动态和群落结构等系统属性则是从个体相互作用涌现(emerge)出来的(Grimm & Railsback, 2005; Grimm *et al.*, 2005; 贾昕, 2011)。

近期包含正相互作用的模型大部分是从基于个体的植物竞争模型发展而来的。我们首先介绍比较经典的基于个体的植物竞争模型(Czárán, 1998; Berger *et al.*, 2008), 包括基于位置的邻体模型(site-based neighborhood model)和真正基于个体的模型(individual-based model)。前者主要包括基于网格的模型(grid-based model, 或称元胞自动机, 图2A)(Chen *et al.*, 2009; Xiao *et al.*, 2009; Michalet *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2012); 后者包括镶嵌模型(tessellation model)(McInnis *et al.*, 2004)和距离相关的模型(distance model), 根据对邻体间距离的不同定义, 又可以将距离相关模型进一步细分为半径固定的邻体模型(fixed-radius-neighborhood model)(Kleinn & Vilčko, 2006)、影响域模型(zone-of-influence model, 简称ZOI, 图2B)(Weiner *et al.*, 2001; Chu *et al.*, 2008, 2009; Jia *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2013)和生态场模型(ecological field model)(王根轩, 1993; 王根轩和赵松岭, 1993, 1995)。最近又提出3个新的模型: 三维模型(3D model)(Bartelink, 2000)、邻域场模型(field-of-neighborhood model)(Bauer *et al.*, 2002)和网格内质点模型(particle-in-cell model)(Bithell & Macmillan, 2007)。关于基于个体模型的更详细描述、它们之间的优势和缺陷, 以及与其他传统模型的对比, 可参考“基于个体的生态学和建模(individual-based modeling and ecology)”(Grimm & Railsback, 2005)。

目前发展比较好的包含互利的模型主要是基于网格的模型(Chen *et al.*, 2009; Xiao *et al.*, 2009; Michalet *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2012)和影响域模型(Weiner *et al.*, 2001; Chu *et al.*, 2008, 2009, 2010; Jia *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2013), 下面我们就介绍这两类模型(图2)。

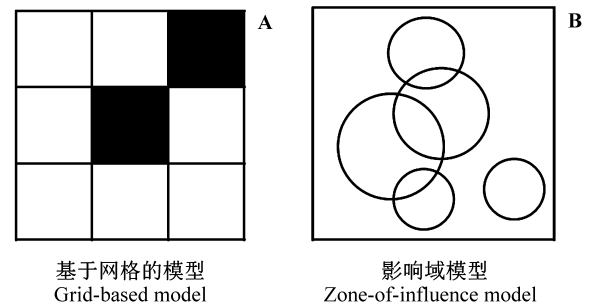


图2 基于网格的模型(A)和影响域模型(B)(改编自Berger *et al.*, 2008)。

Fig. 2 Grid-based model (A) and zone-of-influence model (B) (modified from Berger *et al.*, 2008).

#### 4.1 基于网格的模型(图2A)

我们这里主要描述Xiao等(2009)的模型。该模型的空间由划分成一定数量的正方形网格组成, 每个单元格只能是空的或者被一个个体占有。邻体的界定采用摩尔近邻模式(Moore neighborhood), 也就是近邻和次近邻的8个单元格。两个个体为了争夺一个单元格而发生竞争。为考虑物种特性的影响, 同时又简化计算, 假设物种只存在竞争能力和胁迫忍耐能力的差别, 并且物种的竞争能力和胁迫忍耐能力存在权衡。假设物种*i*的竞争能力为 $p_i$  ( $0 \leq p_i \leq 1$ )。当物种*i*的繁殖体扩散到物种*j*占用的单元格时, 物种*i*是否排除物种*j*取决于 $p_i - p_j$ 的大小。只有竞争能力强的物种才有可能入侵竞争能力弱的物种所占用的网格(当 $p_j > p_i$ 时, 入侵概率为0)(Xiao *et al.*, 2009)。假设竞争种繁殖速率随环境胁迫度增加而下降的速率要比胁迫忍耐种快, 并且下降速率与物种竞争能力( $p_i$ )成正比。物种*i*的繁殖速率( $r$ )被定义为:

$$r_i = r_{\max} - (r_{\max} - r_{\min})(1 + cp_i)s \quad (1)$$

这里,  $s$ 是环境胁迫度( $0 \leq s \leq 1$ ),  $r$ 在环境条件最好的地方达到最大值 $r_{\max}$ , 且所有物种的 $r_{\max}$ 一样, 而在环境胁迫最严重的地方为最小值 $r_{\min}$ 。  $c$ 是大于0的常数。当 $r$ 为负值时, 植物不能繁殖。当 $r$ 小于负的阈值( $r_s$ )时, 植物会死亡(Xiao *et al.*, 2009)。

按照改进的胁迫梯度假说, 互利能增加物种的繁殖速率(Callaway & Walker, 1997), 而互利在胁迫最严重的环境中又变弱(Michalet *et al.*, 2006), 并且从环境胁迫阈值( $s_{\text{threshold}}$ )一直减弱到最胁迫( $s = 1$ )时的0。因此, 当把互利包含在模型中时, 物种*i*的繁

殖速率为(Xiao *et al.*, 2009):

$$r_i = r_{\max} - (r_{\max} - r_{\min})(1 + cp_i)s + fs$$

(当  $s < s_{\text{threshold}}$  时) (2)

$$r_i = r_{\max} - (r_{\max} - r_{\min})(1 + cp_i)s + f(1-s)s_{\text{threshold}} / (1 - s_{\text{threshold}})$$

(当  $s \geq s_{\text{threshold}}$  时) (3)

这里,  $f$  是大于0的常数, 表示目标物种从邻体那里得到的互利效应。在这个模型里, 简单地假设  $f$  对所有物种都是一样的(Xiao *et al.*, 2009)。

在最近的一个新的二维网格模型中, Michalet 等(2011)考虑了物种竞争能力(competitive ability)和抗干扰能力(tolerance to disturbance)的权衡以及竞争能力和施利能力(facilitative ability)的权衡, 同时该研究认为受益物种(beneficiary)对施利物种(benefactor)存在反馈效应(feedback), 并引入了互利的代价(cost)和收益(benefit)的概念(Michalet *et al.*, 2011)。

#### 4.2 影响域模型(图2B)

这里介绍的影响域模型的基本框架最初是由 Weiner 等(2001)提出的。后来, Chu 等(2008)将非生物胁迫和互利包含到此模型中。

在影响域模型中, 植物以自身为中心的圆形区域(也就是影响域ZOI)中获取资源(Weiner *et al.*, 2001)。植物影响域面积( $A$ )代表它所能获取的潜在资源(Jia *et al.*, 2011), 并且与个体大小( $B$ )有异速关系, 公式为  $A = cB^{2/3}$  (在所有的模拟中,  $c$  被设为1.0)(Chu *et al.*, 2008)。植物的生长速率( $dB/dt$ )为:

$$\frac{dB}{dt} = r(A_c - \frac{B^2}{B_{\max}^{4/3}}) = r(cB^{2/3} - \frac{B^2}{B_{\max}^{4/3}})$$
 (4)

这里,  $B_{\max}$  是植物的最大渐进生物量,  $r$  是初始(最大)生长速率( $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{time step}^{-1}$ )。

当相邻植物的影响域有重叠时发生竞争(Weiner *et al.*, 2001; Berger *et al.*, 2008; Chu *et al.*, 2008)。经历竞争的植物的现实生长速率( $dB/dt$ )是:

$$\frac{dB}{dt} = r(A_c - \frac{B^2}{B_{\max}^{4/3}})$$
 (5)

这里,  $A_c$  表示植物竞争时的有效影响域面积, 等于它的影响域面积( $A$ )减去被邻体瓜分的面积(Weiner *et al.*, 2001, Jia *et al.*, 2011)。因此,  $A_c$  由  $A$ 、重叠面积的大小和竞争模式(也就是竞争的大小不对称性)所决定(Weiner *et al.*, 2001)。通常假定以下3种竞争模

式: (1)竞争是完全对称的,  $n$  个植物(不管大小如何)都占有重叠区域的  $1/n$  部分; (2)竞争是大小对称的, 所有植物获取的资源与它们的生物量成正比; (3)竞争是完全不对称的, 最大的植物获取所有的资源(Weiner *et al.*, 2001; Chu *et al.*, 2008, 2009; Jia *et al.*, 2011)。有时还会设定不完全大小对称或者不完全不对称的情况。

方程(4)和(5)没有考虑环境和互利对植物生长的影响(Chu *et al.*, 2008)。Chu 等(2008)通过非生物胁迫( $0 \leq s \leq 1$ , 因研究目的不同, 与上文基于网格的模型的  $s$  范围不一样)和互利对整个植物现实生长速率的影响, 将这些因素考虑到ZOI模型中。在胁迫环境条件下( $s > 0$ ), 相互作用的植物由于邻体的出现而受益(Chu *et al.*, 2008), 并且受益的影响域大小( $A_f$ )等于其影响域与相邻个体影响域重叠部分的面积之和(Chu *et al.*, 2008)。当把非生物胁迫和互利包含到模型以后, 植物的生长速率( $dB/dt$ )变成:

$$\frac{dB}{dt} = r(A_c - \frac{B^2}{B_{\max}^{4/3}})(1 - \frac{s}{A_f + 1})$$
 (6)

地上和地下竞争的资源(光vs.水和营养)、机制(大小不对称vs.大小对称)、过程(process)和导致的格局(pattern)存在着本质的差别(Bai *et al.*, 2010, 2011; Zhang *et al.*, 2011, 2012)。基于此, Zhang 等(2013)通过模拟互利、大小不对称性竞争, 非生物胁迫, 资源获取和根冠平衡生长等假设, 将之前的单层ZOI模型扩展到两层。在两层影响域模型中, 同中心的两个影响域分别被用来模拟一个植物的地上和地下生长(Zhang *et al.*, 2013)。Lin 等(2012)引入不同模式互利的概念并发展出新的基于个体的影响域模型(不同于Chu 等(2008)的模型), 而且该模型的原始生长方程是基于代谢理论(Brown *et al.*, 2004)建立的, 从而对环境胁迫、竞争和促进作用对于植物个体生理意义的影响进行了初步探索。

上述模拟均是在NetLogo软件平台上完成的。该软件是美国西北大学开发的一款高级编程平台(Wilensky, 1999)。需要指出的是, 模型的复杂性与易处理性之间一直存在着权衡, 选用何种模型作为研究手段取决于所要研究的科学问题, 而且不同模型的相互配合使用能够让我们更深刻地理解植物间相互作用对系统水平特征的驱动作用(贾昕, 2011)。

## 5 植物间正相互作用对种群动态的影响

### 5.1 植物间正相互作用对种群时间动态的影响

个体大小和密度是种群的两个基本参数, 它们之间的关系是连接个体到种群的桥梁。在较低的低密度范围内, 不管初始密度如何, 最终产量会符合“最终产量恒定法则”(李博等, 2000; Weiner & Freckleton, 2010; Deng *et al.*, 2012a); 当种群密度继续增加时, 竞争会影响植物的生长, 最终导致一些劣势植物受压迫死亡而出现自疏(Zhang *et al.*, 2011; Deng *et al.*, 2012b)。后面的自疏过程可以用对数尺度上负线性的生物量-密度关系来描述(Zhang *et al.*, 2011, 2012)。上述的理论和经验研究均建立在竞争的基础上, 认为竞争对种群动态起着决定性的作用(李博等, 2000; Deng *et al.*, 2012a)。

Chu等(2008, 2009, 2010)通过扩展影响域模型, 建立了单物种种群中基于正负相互作用动态平衡的植物生长速率方程, 探讨了正相互作用对种群动态的影响。模拟结果表明, 随着非生物胁迫的增加, 平均个体生物量与密度的关系从只考虑竞争时的单调递减, 转变为包含互利时的单峰型曲线(Chu *et al.*, 2008)。在胁迫环境中, 当种群处于低密度到中密度时, 正相互作用的效应要大于竞争, 所以表现出个体生物量的正的密度依赖关系; 而当密度继续升高时, 资源竞争效应要大于互利, 所以表现出负的密度依赖关系(Chu *et al.*, 2008; 储诚进, 2010; 贾昕, 2011)。因此, 生物量-密度关系表现出的形式与“竞争占据环境梯度两端的”单峰曲线模式一致(图1模式2)(Chu *et al.*, 2008)。

基于Chu等(2008)的模型模拟进一步表明, 互利能在低密度到中等密度时增加种群大小不整齐性, 并且中等密度下的大小不整齐性最低(Chu *et al.*, 2009)。这是因为在较低密度下, 随机分布使得只有部分个体受到邻体的促进作用; 并且大的个体因为有更多的重叠面积而受到更多的促进作用, 小的个体因为较少的重叠面积而受到更少的促进作用。表现出来的结果就是互利增大了种群的大小不整齐性。随着密度的增加, 竞争的作用超过互利的的作用, 互利对大小不整齐性的效应下降, 所以最终导致中等密度下的大小不整齐性最低(Chu *et al.*, 2009)。高寒草甸地区垂穗披碱草(*Elymus nutans*)种植实验表明, 中等密度水平下平均个体生物量最大, 而种群的个体大小不整齐性最小, 这些结果与

模型模拟结果相符(Chu *et al.*, 2008, 2009)。同时, 模拟发现环境胁迫使得自疏线变陡(负值, 绝对值增大), 与野外实验观测相符(Deng *et al.*, 2006; Dai *et al.*, 2009; Bai *et al.*, 2010, 2011; Zhang *et al.*, 2010); 而正相互作用能够缓解胁迫对自疏轨迹的影响, 使得自疏线变平(负值, 绝对值减小)(Chu *et al.*, 2010)。

通过生物量分配的改变(Zhang *et al.*, 2011, 2012), 地上和地下竞争可能会交互或者独立地影响植物生长和群落结构(Cahill, 1999; Lamb *et al.*, 2009)。因为互利能够增加大小不整齐性(Chu *et al.*, 2009), 并进一步触发竞争对个体大小不整齐性影响的正反馈环(Cahill, 1999), 这一正反馈环能够导致地上和地下植物间的相互作用出现正的交互效应(也就是地上竞争和地下竞争相互促进)(Zhang *et al.*, 2013)。

### 5.2 植物间正相互作用对种群空间分布格局的影响

一些研究使用了空间明晰的网格模型来探索正负相互作用对物种分布的影响(Brooker *et al.*, 2008)。例如: Yamamura等(2004)使用网格模型探讨了欺骗种(cheaters)和互惠种(mutualists)沿环境梯度的动态, 证实互惠种只存在于扩散受限制的环境中。Travis等(2005, 2006)扩展了Yamamura等(2004)的模型, 并明确地考虑了植物间的互利作用, 发现相互作用对物种分布有重要影响, 互惠种能够使欺骗种扩展它们的现实生态位而分布到胁迫更严重的环境中(Travis *et al.*, 2005), 同时这种分布又依赖于胁迫梯度是影响繁殖还是死亡(Travis *et al.*, 2006)。这个结果证实了Bruno等(2003)关于互利能扩展现实生态位的假说。Brooker等(2007)进一步发展了前面的网格模型, 模拟相互作用、扩散能力和气候改变的交互作用对互惠种和竞争种(competitor)分布的影响, 发现种间相互作用对物种分布的影响要优先于气候改变的影响。

植被空间格局反映了植物间正负相互作用、扩散模式、种群更新和环境异质性等多个因子的交互效应(Getzin *et al.*, 2008)。通过建立基于个体的影响域模型, Stoll和Bergius (2005)发现, 当种群发生密度依赖的死亡(自疏)时, 在大小非对称的竞争过程中, 种群空间格局会由聚集型到随机型, 最终发展为均匀型的空间格局。当把非生物胁迫和互利包含

到这个影响域模型时, 正相互作用会在密度依赖死亡过程中趋向于维持空间格局的聚集程度, 而且正相互作用维持聚集格局的效应会随着胁迫程度的增加而增加(贾昕, 2011; Jia *et al.*, 2011)。这是由于邻体对环境的改善缓解了由竞争造成的个体生长速率下降, 因此减缓和降低了聚集区内的个体死亡率(贾昕, 2011; Jia *et al.*, 2011)。

Lin等(2012)探索了沿环境胁迫梯度下植物自疏过程中不同模式的互利对不同空间格局形成的影响。模拟结果表明: 沿着胁迫梯度, 不同的相互作用模式产生了截然不同的空间格局。当竞争是对称的时候, 对称型互利(互利共生)会沿着胁迫梯度一直导致植物的聚集格局(Lin *et al.*, 2012), 与Jia等(2011)的模拟结果一致。但是, 不对称型互利(偏利共生)只在更好的环境条件下才会产生植物聚集格局, 而当环境高度胁迫时, 倾向于加强局部竞争并导致出现离散型空间格局。当竞争是完全不对称时, 不同的互利模式只对空间聚集格局产生很少的影响(Lin *et al.*, 2012)。

## 6 植物间正相互作用对群落结构的影响

植物间相互作用对群落的组成和结构有着强烈的影响(Grime, 1979; Tilman, 1988; Lortie *et al.*, 2004; Callaway, 2007; 储诚进, 2010)。之前的理论大都强调竞争、捕食以及非生物环境对群落的影响(Grime, 1979; Tilman, 1988; 储诚进, 2010)。随着人们对正相互作用的逐渐关注, 大家开始认识到正相互作用对群落组成和结构同样具有重要的作用(Bertness & Callaway, 1994; Brooker *et al.*, 2008; 徐瑾, 2009; 储诚进, 2010)。实验研究发现某些物种能通过正相互作用改善周围的环境条件, 使得相邻的物种在原先不能存活的环境中存活下来, 从而提高了群落的物种多样性(Callaway, 1995; Bruno *et al.*, 2003; Cavieres & Badano, 2009; 徐瑾, 2009; 储诚进, 2010)。

物种共存和生物多样性维持一直是生态学研究的核心问题(Silvertown, 2004; Hubbell, 2008; Zhou & Zhang, 2008; 牛克昌等, 2009), 如经典的生态位分化理论(Silvertown, 2004)和中性理论(Hubbell, 2008)等。前者只考虑了物种间的负相互作用, 而后者认为个体(物种)间的相互作用对于解释多样性的形成和维持机制并不重要, 这些理论都没

有考虑到正相互作用的影响(Wang *et al.*, 2012)。Gross (2008)运用数学模型, 在资源竞争理论的基础上引入正相互作用研究, 结果表明正相互作用可以促进物种共存而导致产生物种丰富的群落。Wang等(2012)采用基于空间明晰的出生-死亡权衡的中性模型, 证明了正相互作用能够增加物种的丰富度, 并加快群落时间尺度上物种组成的周转速率。

Michalet等(2006)提出一个概念模型, 认为正相互作用在中度到高度胁迫的环境中, 能够通过扩展竞争种的现实生态位使其能分布到更为恶劣的环境中, 从而增加群落的生物多样性。随后, Xiao等(2009)通过考虑物种间的性状差异(竞争种或胁迫忍耐种)验证了这一观点, 模拟结果表明植物间正相互作用使“群落生物量-物种丰富度”关系的单峰曲线的形状发生了右偏移(Xiao *et al.*, 2009)。这是因为在中度到高度胁迫的环境中, 各种策略的植物都受到促进作用, 所以群落的丰富度增加(Xiao *et al.*, 2009)。相比之下, 在低度到中度胁迫的环境中, 只有竞争种受到促进作用, 其对胁迫忍耐种的竞争排除作用增强, 导致胁迫忍耐种丰富度的下降超过了竞争种丰富度的增加, 最终导致群落的丰富度下降(Xiao *et al.*, 2009)。

通过包含物种泛化(generalist)和特化(specialist)权衡的网格模型, 最近的研究发现物种特化度(specialization)的变异能够维持模拟群落的局域多样性(Weiner & Xiao, 2012)。同时, 已有研究通过建立多物种影响域模型, 发现地上和地下竞争的交互效应以及竞争的大小不对称性在植食作用(grazing)对植物群落物种丰富度的影响方面起着重要作用(May *et al.*, 2009)。

## 7 研究展望

未来的研究应集中在对正相互作用概念和机制的理解, 新的模型, 新的种群、群落, 甚至生态系统问题, 以及在全球变化背景下进行相关的研究。

基于我们对正相互作用概念和机制的理解, 深化正相互作用对种群动态和群落构建的影响是未来的潜在研究方向。以往的很多研究忽略了对正负相互作用的强度(intensity)和重要性(importance)这两个概念的区别。前者是生理水平的影响, 间接地影响系统动态; 后者是生态意义上的影响, 直接关系到系统动态(Lin *et al.*, 2012)。此外, 以前的研究



很少区分植物地上部分互利和地下部分互利的差异(Zhang *et al.*, 2013), 对植物在提供互利时的代价和收益问题也缺乏关注(Michalet *et al.*, 2011)。与植物竞争时瓜分重叠区域资源的不对称一样, 植物在发生互利时分享重叠区域资源也会因个体大小不同而有差异, 这也需要引起研究者的注意。

除了本文提到的几个包含互利的模型, 更多新的包含互利的机理性模型值得我们去开发。发展新模型时, 可以在已有的竞争模型中加入互利元素(Chu *et al.*, 2008), 或者在已有包含互利的模型中加入新的因素(Zhang *et al.*, 2013)。将单物种的模型扩展到多物种可以解决群落问题, 已有的多物种个体模型往往是经验型的(May *et al.*, 2009), 未来的多物种相互作用机理模型可以对种群动态和群落结构问题提供深刻见解。采用面向模式的建模方法(pattern oriented modeling)(Grimm *et al.*, 2005)将会帮助我们更好地分析、设计、验证和应用个体模型。

将正相互作用纳入主流的生态学理论框架仍是生态学家将来的努力方向(Bruno *et al.*, 2003)。本文只是综述了正相互作用对种群动态和群落结构影响的几个问题, 实际上还有大量的有关种群、群落甚至生态系统等高组织层次的相关问题, 如正相互作用与进化、群落的生物多样性-可入侵性关系等都可以与正相互作用研究联系起来, 类似的整合工作还有待于开展。运用已有的模型探索新的种群和群落问题, 或者运用新的模型来探索经典的科学问题, 都是未来的潜在研究方向。

当前全球面临的气候变化(如全球变暖以及干旱、洪水等极端天气事件频发)将会使非生物胁迫度发生激变, 而非生物胁迫又对植物间相互作用的类型、强度和频率有重要影响(Maestre *et al.*, 2010), 进而会在一定程度上影响到种群、群落和生态系统(Brooker, 2006)。因此, 如何从植物间相互作用角度出发探讨植物种群动态、群落结构和生态系统功能对全球气候变化的响应和反馈也是一个挑战。

**基金项目** 国家自然科学基金(30730020、31000199、31230014和31000203)和国家高技术研究发展计划(863)基金(2011AA100503)。

## 参考文献

Bai YY, Zhang WP, Jia X, Wang N, Xu SS, Wang GX (2011). How lateral dimension of roots determines aboveground self-thinning. *Ecological Complexity*, 8, 310–312.

- Bai YY, Zhang WP, Jia X, Wang N, Zhou L, Xu SS, Wang GX (2010). Variation in root : shoot ratios induced the differences between above- and below-ground mass- density relationships along an aridity gradient. *Acta Oecologica*, 36, 393–395.
- Bartelink H (2000). Effects of stand composition and thinning in mixed-species forests: a modeling approach applied to Douglas-fir and beech. *Tree Physiology*, 20, 399–406.
- Bauer S, Berger U, Hildenbrandt H, Grimm V (2002). Cyclic dynamics in simulated plant populations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269, 2443–2450.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996). *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. Wiley-Blackwell, New York.
- Beltrán E, Valiente-Banuet A, Verdú M (2012). Trait divergence and indirect interactions allow facilitation of congeneric species. *Annals of Botany*, 110, 1369–1376.
- Berger U, Piou C, Schiffers K, Grimm V (2008). Competition among plants: concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 9, 121–135.
- Bertness MD, Callaway R (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191–193.
- Bertness MD, Leonard GH (1997). The role of positive interactions in communities: lessons from intertidal habitats. *Ecology*, 78, 1976–1989.
- Bithell M, Macmillan W (2007). Escape from the cell: spatially explicit modelling with and without grids. *Ecological Modelling*, 200, 59–78.
- Brooker RW (2006). Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 171, 271–284.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielborger K, Travis JMJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F, Quiroz CL, Saccone P, Schiffers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18–34.
- Brooker RW, Travis JMJ, Clark EJ, Dytham C (2007). Modelling species' range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 245, 59–65.
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771–1789.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119–125.
- Cahill JF (1999). Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field.

- Ecology*, 80, 466–480.
- Callaway RM (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61, 306–349.
- Callaway RM (2007). *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer-Verlag, Dordrecht, The Netherlands.
- Callaway RM, Brooker R, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844–848.
- Callaway RM, Walker LR (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958–1965.
- Cavieres LA, Badano EI (2009). Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, 97, 1181–1191.
- Chaneton EJ, Noemi Mazía C, Kitzberger T (2010). Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology*, 98, 488–497.
- Chen SY, Xu J, Maestre FT, Chu CJ, Wang G, Xiao S (2009). Beyond dual-lattice models: incorporating plant strategies when modeling the interplay between facilitation and competition along environmental severity gradients. *Journal of Theoretical Biology*, 258, 266–273.
- Cheng DL, Wang GX, Chen BM, Wei XP (2006). Positive interactions: crucial organizers in a plant community. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48, 128–136.
- Choler P, Michalet R, Callaway RM (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82, 3295–3308.
- Chu CJ (2010). *Effects of Positive Interactions Among Plants on Population Dynamics and Community Structures*. PhD dissertation. Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [储诚进 (2010). 植物间正相互作用对种群动态与群落结构的影响研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Chu CJ, Maestre FT, Xiao S, Weiner J, Wang YS, Duan ZH, Wang G (2008). Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 11, 1189–1197.
- Chu CJ, Weiner J, Maestre FT, Wang YS, Morris EC, Xiao S, Yuan JL, Du GZ, Wang G (2010). Effects of positive interactions, size symmetry of competition and abiotic stress on self-thinning in simulated plant populations. *Annals of Botany*, 106, 647–652.
- Chu CJ, Weiner J, Maestre FT, Xiao S, Wang YS, Li Q, Yuan JL, Zhao LQ, Ren ZW, Wang G (2009). Positive interactions can increase size inequality in plant populations. *Journal of Ecology*, 97, 1401–1407.
- Czárán T (1998). *Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics*. Chapman and Hall, London.
- Dai XF, Jia X, Zhang WP, Bai YY, Zhang JY, Wang Y, Wang GX (2009). Plant height-crown radius and canopy coverage-density relationships determine above-ground biomass-density relationship in stressful environments. *Biology Letters*, 5, 571–573.
- Deng JM, Ran JZ, Wang ZQ, Fan ZX, Wang GX, Ji MF, Liu JQ, Wang Y, Brown JH (2012a). Models and tests of optimal density and maximal yield for crop plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 15823–15828.
- Deng JM, Wang GX, Morris EC, Wei XP, Li DX, Chen BM, Zhao CM, Liu J, Wang Y (2006). Plant mass-density relationship along a moisture gradient in North-West China. *Journal of Ecology*, 94, 953–958.
- Deng JM, Zuo W, Wang Z, Fan Z, Ji M, Wang G, Ran J, Zhao C, Liu J, Niklas KJ, Hammond ST, Brown JH (2012b). Insights into plant size-density relationships from models and agricultural crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 8600–8605.
- Forrester DI, Vanclay JK, Forrester RI (2011). The balance between facilitation and competition in mixtures of *Eucalyptus* and *Acacia* changes as stands develop. *Oecologia*, 166, 265–272.
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He FL (2008). Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 96, 807–820.
- Gómez-Aparicio L (2009). The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology*, 97, 1202–1214.
- Graff P, Aguiar MR (2011). Testing the role of biotic stress in the stress gradient hypothesis. Processes and patterns in arid rangelands. *Oikos*, 120, 1023–1030.
- Grime JP (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, UK.
- Grimm V, Railsback SF (2005). *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Grimm V, Revilla E, Berger U, Jeltsch F, Mooij WM, Railsback SF, Thulke HH, Weiner J, Wiegand T, DeAngelis DL (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: lessons from ecology. *Science*, 310, 987–991.
- Gross K (2008). Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. *Ecology Letters*, 11, 929–936.
- He Q, Cui BS, Bertness MD, An Y (2012). Testing the importance of plant strategies on facilitation using congeners in a coastal community. *Ecology*, 93, 2023–2029.
- Hubbell SP (2008). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

- Jia X (2011). *Plant Competition and Facilitation and Their Role in Driving Population Dynamics Across Environmental Gradients: A Study Based on Zone-of-Influence (ZOI) Models*. PhD dissertation. Zhejiang University, Hangzhou. (in Chinese with English abstract) [贾昕 (2011). 基于影响域模型的植物间相互作用沿环境梯度的变化规律及其对种群动态调控的研究. 博士学位论文, 浙江大学, 杭州.]
- Jia X, Dai XF, Shen ZX, Zhang JY, Wang GX (2011). Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density-dependent mortality: insights from a zone-of-influence model. *Oikos*, 120, 472–480.
- Kleinn C, Vilčko F (2006). A new empirical approach for estimation in *k*-tree sampling. *Forest Ecology and Management*, 237, 522–533.
- Lamb EG, Kembel SW, Cahill Jr JF (2009). Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *The Journal of Ecology*, 97, 155–163.
- Li B, Yang C, Lin P (2000). *Ecology*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [李博, 杨持, 林鹏 (2000). 生态学. 高等教育出版社, 北京.]
- Lin Y, Berger U, Grimm V, Ji QR (2012). Differences between symmetric and asymmetric facilitation matter: exploring the interplay between modes of positive and negative plant interactions. *Journal of Ecology*, 100, 1482–1491.
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire FI, Callaway RM (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433–438.
- Loydi A, Eckstein RL, Otte A, Donath TW (2012). Effects of litter on seedling establishment in natural and semi-natural grasslands: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 101, 454–464.
- Maestre FT, Bowker MA, Escobar C, Puche MD, Soliveres S, Maltez-Mouro S, García-Palacios P, Castillo-Monroy AP, Martínez I, Escudero A (2010). Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2057–2070.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97, 199–205.
- Maestre FT, Valladares F, Reynolds JF (2005). Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology*, 93, 748–757.
- May F, Grimm V, Jeltsch F (2009). Reversed effects of grazing on plant diversity: the role of below-ground competition and size symmetry. *Oikos*, 118, 1830–1843.
- McInnis LM, Oswald BP, Williams HM, Farrish KW, Unger DR (2004). Growth response of *Pinus taeda* L. to herbicide, prescribed fire, and fertilizer. *Forest Ecology and Management*, 199, 231–242.
- Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, Callaway RM (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9, 767–773.
- Michalet R, Xiao S, Touzard B, Smith DS, Cavieres LA, Callaway RM, Whitham TG (2011). Phenotypic variation in nurse traits and community feedbacks define an alpine community. *Ecology Letters*, 14, 433–443.
- Montesinos-Navarro A, Segarra-Moragues JG, Valiente-Banuet A, Verdú M (2012). The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 194, 536–547.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009). Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘恽宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009). 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 17, 579–593.]
- Silvertown J (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 605–611.
- Stoll P, Bergius E (2005). Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology*, 93, 395–403.
- Sun RY (2001). *Principles of Animal Ecology*. Beijing Normal University Press, Beijing. (in Chinese) [孙儒泳 (2001). 动物生态学原理. 北京师范大学出版社, 北京]
- Tilman D (1988). *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Travis JMJ, Brooker RW, Clark EJ, Dytham C (2006). The distribution of positive and negative species interactions across environmental gradients on a dual-lattice model. *Journal of Theoretical Biology*, 241, 896–902.
- Travis JMJ, Brooker RW, Dytham C (2005). The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. *Biology Letters*, 1, 5–8.
- Valiente-Banuet A, Verdú M (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, 10, 1029–1036.
- Wang GX (1993). *On Ecological Field*. He'nan Science and Technology Press, Zhengzhou. (in Chinese) [王根轩 (1993). 生态场论. 河南科学技术出版社, 郑州.]
- Wang GX, Zhao SL (1993). The spatial distribution of the synthetic ecological effect of plant individuals under semi-arid ecological conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 13, 58–66. (in Chinese with English abstract) [王根轩, 赵松岭 (1993). 半干旱生态条件下植物个体的综合生态

- 效应的空间距离分布规律. 生态学报, 13, 58–66.]
- Wang GX, Zhao SL (1995). The spatial distribution of the ecological field in spring wheat colony under semi-arid ecological conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 15, 121–127. (in Chinese with English abstract) [王根轩, 赵松岭 (1995). 半干旱生态条件下春小麦群体生态场的空间分布. 生态学报, 15, 121–127.]
- Wang Y, Ellwood MDF, Maestre FT, Yang Z, Wang G, Chu C (2012). Positive interactions can produce species-rich communities and increase species turnover through time. *Journal of Plant Ecology*, 5, 417–421.
- Weiner J, Conte PT (1981). Dispersal and neighborhood effects in an annual plant competition model. *Ecological Modelling*, 13, 131–147.
- Weiner J, Freckleton RP (2010). Constant final yield. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41, 173–192.
- Weiner J, Stoll P, Muller-Landau H, Jasentuliyana A (2001). The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. *The American Naturalist*, 158, 438–450.
- Weiner J, Xiao S (2012). Variation in the degree of specialization can maintain local diversity in model communities. *Theoretical Ecology*, 5, 161–166.
- Wilensky U (1999). NetLogo. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, School of Education & Social Policy, Northwestern University, Evanston, USA. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo>. Cited 4 May 2013.
- Xiao S, Michalet R, Wang G, Chen SY (2009). The interplay between species' positive and negative interactions shapes the community biomass-species richness relationship. *Oikos*, 118, 1343–1348.
- Xu J (2009). *The Simulation and Experiment Study of Facilitation Mechanism and Its Response to the Discrepancies of Species Traits*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [徐瑾 (2009). 种间正相互作用机理及其对物种特性差异响应的模拟与实验研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Yamamura N, Higashi M, Behera N, Yuichiro Wakano J (2004). Evolution of mutualism through spatial effects. *Journal of Theoretical Biology*, 226, 421–428.
- Zhang H, Wang GX, Zheng KF, Zhang WP (2010). Mass-density relationship changes along salinity gradient in *Suaeda salsa* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32, 1031–1037.
- Zhang WP, Jia X, Bai YY, Wang GX (2011). The difference between above- and below-ground self-thinning lines in forest communities. *Ecological Research*, 26, 819–825.
- Zhang WP, Jia X, Damgaard C, Morris EC, Bai YY, Pan S, Wang GX (2013). The interplay between above- and below-ground interactions along an environmental gradient: insights from two-layer zone-of-influence models. *Oikos*, doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20877x.
- Zhang WP, Jia X, Morris EC, Bai YY, Wang GX (2012). Stem, branch and leaf biomass-density relationships in forest communities. *Ecological Research*, 27, 819–825.
- Zhang WP, Wang GX (2010). Positive interactions in plant communities. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5371–5380. (in Chinese with English abstract) [张炜平, 王根轩 (2010). 植物邻体间的正相互作用. 生态学报, 30, 5371–5380.]
- Zhou SR, Zhang DY (2008). A nearly neutral model of biodiversity. *Ecology*, 89, 248–258.

责任编辑: 彭少麟 责任编辑: 王 葳