

植物群落的冗余结构

——对生态系统稳定性的一种解释

党承林

(云南大学生态学与地植物学研究所 昆明 650091)

摘要 应用冗余理论探讨植物群落的稳定性机理。植物群落的冗余是由植物体的器官冗余、种群内遗传结构冗余、物种冗余和层次冗余组成的。植物群落的抵抗力主要来自物种冗余和种群内遗传结构冗余,而恢复力来自层次冗余和器官冗余。植物群落的冗余结构决定了其稳定性是抵抗的,或是恢复的,或既是抵抗的又是恢复的。研究表明,冗余理论比多样性导致稳定性更能合理地解释植物群落的稳定性。植物群落冗余按其组成成分的性质可分为两种:数量冗余和质量冗余。群落或种群以质量冗余来抵抗干扰,无性系种群或器官则以数量冗余来保持其数量上的恒定。各种冗余在植物群落中的作用取决于备用的特性。植物群落的“结构备用”有3种,即热备用、温备用和冷备用。热备用用于抵抗干扰,冷备用用于植物体受损器官的更换,热备用既可用于抵抗干扰又可用于植物群落受损部分修复。

关键词: 冗余, 稳定性, 备用, 植物群落。

生态系统

REDUNDANCY STRUCTURE IN PHYTOCOENOSIUMS AS AN
EXPLANATION OF ECOSYSTEM STABILITY

Dang Chenglin

(Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming, 650091, China)

Abstract The mechanism of phytocoenosis stability could be interpreted with the redundancy theory. Redundancies of a phytocoenosis consist of organ redundancy in a plant, redundancy of genetic structure (or individuals) in a population, and species redundancy and layer redundancy at community level. These redundancies maintain relative stability of phytocoenosis. The resistance of phytocoenosis to perturbation derives from species redundancy in a phytocoenosis and redundancy of genetic structure in a population, but resilience from layer redundancy and organ redundancy of individuals. The redundancy structure decides whether a phytocoenosis is resistant or resilient, or both resistant and resilient. This study shows that the redundancy theory is more reasonable than diversity begets stability in explaining the stability of both complex and simple phytocoenoses.

By the property of the compositions, all redundancies in a phytocoenosis are distin-

本文在写作过程中承蒙云南大学黄瑞复教授提出许多宝贵的修改意见,在此特表谢意。

收稿日期:1996-03-18,修改稿收到日期:1997-04-02。

guished into quality redundancy and quantityone. Phytocoenosium and population use quantity redundancy as resistant to perturbation, the organ or clone populations use quantity redundancy as maintaining numerous constance. A role which redundancies play in a phytocoenosium depends on the stand-by property. A structure stand-by of the phytocoenosium is divided into three kinds: hot stand-by, warm stand-by and cool stand-by. The hot stand-by is all species in each layer and individuals in a population, layers other than the upper layer is warm stand-by, and dormant and adventitious buds is cool stand-by. When a phytocoenosium is disrupted by a perturbation, hot stand-by will be used for resisting to perturbations, cool stand-by for replacement of damaged organ of individuals, and warm stand-by for both resisting to perturbations and selfrepairing of damaged parts of a phytocoenosium.

Key words: redundancy, stability, stand-by, phytocoenosium.

群落或生态系统的稳定性一直是生态学家关注的主题之一。为解释群落或生态系统的稳定性机制,生态学家先后提出了不少理论,其中比较重要的有:多样性或复杂性理论、反馈控制理论、信息网络、冗余理论等^[1,2]。植物群落是生态系统维持相对稳定的基础,因此,生态系统的稳定性在很大程度上取决于植物群落对干扰的抵抗能力和自我修复能力。一般认为,衡量植物群落稳定性最重要的尺度是物种组成和结构,然而,植物群落如何通过物种组成和结构来维持其稳定性,一直没有获得满意的回答。Odum 认为冗余也能提高生态系统的稳定性^[2]。冗余理论提出后,在国际上引起了热烈的讨论。有的学者对物种冗余说(redundant-species hypothesis)在正确性持怀疑态度^[3,4]。而另一些学者则认为群落在功能上有物种冗余^[5,6]。Morin 在人工池塘群落中的蟾蜍试验结果,证实了物种在功能上的冗余^[7]。在植物群落和种群的稳定性研究中,冗余理论至今尚未引起植物生态学家足够的重视。有关生态稳定性的定义很多^[1,8-9],本文讨论的稳定性只限于抵抗力稳定性(resistance stability)和恢复力稳定性(resilience stability)。抵抗力稳定性是指群落抵抗干扰以及使其结构和功能保持原状的能力,恢复力稳定性则是群落遭受干扰后恢复原状的能力^[2]。

本文无意探讨一般的理论问题,其目的是应用冗余理论来分析和解释常见的生态现象,并对上述植物群落的两种稳定性机理做初步探讨。

1 冗余概念

冗余(redundancy)这一概念来源于自动控制系统可靠性理论。系统是由许多元件(成分)组成的,元件的组合方式与系统可靠性有十分密切的关系。按元件组合方式可把系统分为串联系统和并联系统。

1.1 串联系统和并联系统 在串联系统中,若系统的元件的故障率为 $F_i (i=1, 2, \dots, n)$, 各元件的可靠度为 $R_i (i=1, 2, \dots, n)$, 有 $Q=1-F_i$ 则系统的可靠度 R_s 就是各元件可靠度的逻辑乘,可推导出下式:

$$R_s = (1-F_1) (1-F_2) \cdots (1-F_n) = R_1 \cdot R_2 \cdots R_n$$

由此式可知,当系统的元件数目 n 增大时,系统的可靠性便急剧下降,并且任何一个元件的失效都会引起系统的失效。提高系统的可靠性的途径之一是为可靠性低的元件提供备用元件,或者说,建立一个功能关系上的并联系统。若系统的元件可靠度仍为 $R_1, R_2, \dots, R_n$, 则由这些元件组成的并联系统的可靠度是各元件可靠度的逻辑和。可推导出下式:

$$R_s = 1 - (1-R_1) (1-R_2) \cdots (1-R_n)$$

由该式可知,备用元件数目 n 增大时,系统的可靠性也迅速增大,且当某个元件因干扰而失效时,其余元件仍能正常工作,不会导致系统失效。采用这种并联方式,即以备用元件来提高系统的可靠度,叫做冗余^[10]。

在生态学中,Odum 定义的冗余是指一种以上的物种或成分具有执行某种特定功能的能力^[2]。进一步说,物种或成分是按并联方式组合的,一个物种或成分的失效不会造成系统功能的失效。尽管 Odum 的定

义与可靠性理论的冗余定义在文字叙述上不一样,但本质上是一致的。

1.2 备用的概念 备用(stand-by)是藉加入冗余而提高系统可靠性的方法。为了对冗余概念有一个完整的认识,有必要对备用这一概念作简要说明。备用这个词就是在群落或种群的稳定性研究中通常所说的“后备”或“储备”。

在可靠性理论中,备用的形式有结构备用、信息备用和时间备用,其中以结构备用最为重要。结构备用又分为3种:热备用、温备用和冷备用。热备用(hot stand-by)是指工作元件(或称基本元件)和备用元件同时处于工作状态,当一个元件发生故障时,其余元件仍能执行正常功能,只有当所有元件都发生故障时,整个系统才会失效。温备用(warm stand-by)是指备用元件平时预先接受动作必需的能量,当工作元件出故障后,再接受全部能量,即可进入工作状态。冷备用(cool stand-by)是指平时处于不工作状态或休止状态,只有当工作元件出现故障时,才投入工作的备用^[11,12]。当然,这3种备用在植物群落中都存在。下面先讨论植物体的器官冗余和种群内遗传结构冗余。

2 植物体的器官冗余

植物体的每种器官都是由执行同一功能的若干成分组成的,即器官的组成成分是冗余的,例如花、花粉等繁殖器官有冗余,茎(枝)、叶、根等营养器官也有冗余。有关农作物的器官冗余,盛承发曾作过详细的讨论^[13]。下面仅对种群或群落稳定性有重要意义的几种冗余作简要讨论。

2.1 萌蘖冗余或茎冗余 萌蘖现象在草本植物(特别是禾本科植物)中普遍存在。大多数常绿阔叶树种也具有萌蘖特性,当它们的幼苗、幼树甚至大树的主干遭受损伤或折断后,主干基部附近的休眠芽或不定芽便迅速萌生成枝条以替代受损的主干。显而易见,平时处于休止状态的休眠芽或不定芽(冷备用)可作潜在的主干,因此,主干和所有的休眠芽和不定芽共同构成一个并联系统,即所谓的萌蘖冗余。人们常常可以看到遭砍伐的栎类阔叶树,不少残桩都能在短期内萌生大量的枝条。一旦停止砍伐,经几年或数十年后便能恢复成林^[14]。由于萌蘖能充分利用原有根系吸收养分,不仅生长速度快,而且不必经历种子在萌发过程中可能遇到的各种风险。因此,萌蘖冗余是植物体的器官(茎或枝)受损后自我修复的一种重要手段。萌蘖冗余的形式也是多种多样的,例如某些竹类可利用地下茎上的萌芽扩大其种群,刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、泡桐(*Paulownia fortunei*)、臭椿(*Ailanthus altissima*)等能利用根上的不定芽长出萌枝。

2.2 叶冗余 叶除在数量上是冗余的外,在功能上也是冗余的,例如,常绿阔叶林的叶能在不同的光照强度下生长。这些树种的叶片既能在充足的光照下正常生长,也能忍受一定程度的荫蔽。因此,那些由萌蘖或由种子直接长成的大大小小的树木都能在林内的各个层次中缓慢地生长,这就是所谓的“侏儒群”(Oskar syndrome)^[15]。当上层出现林窗时,平时在林下处于预备状态的中幼龄树木(温备用)便迅速地填补空隙。这正是某些植物种能在群落中保持相对稳定的主要原因之一。

2.3 种子冗余 种子(或孢子)是植物体的雏形,因此,种子种群不仅在数量上有冗余,而且在质量(或适应性)上也有冗余。在自然种群中,以云南松(*Pinus yunnanensis*)的种子冗余尤为明显。据黄瑞复研究^[16],云南松种子不仅数量多,而且其形态、大小和色泽差异也很大,种翅的形态、大小、色泽、花纹式样和质地厚薄也不相同。他把色度和性状各异的种子及其种翅称为多态现象,从冗余的角度看,则可视作种子冗余。黄瑞复的研究表明,云南松的更新与火烧有着密切的关系。火烧后的迹地背景色调深浅不一,种子散布于其上之后,在背景色调深的地点,浅色种子大多被动物(鸟类和鼠类)所觅食,而深色种子因不易发现而幸存下来;反之,在背景为浅色调的地点,则有利于浅色种子的存留。总之,云南松种子无论落在那种背景色调的地点上,或多或少总有一些种子保留下来。由此可见,云南松种子系统是由具有不同色度和性状的若干种子(成分)组成的并联系统,即使某一种或几种性状的种子(成分)因故失效,也不会危及整个种子系统的功能。云南松种子的冗余,使得它能迅速占据并充分利用暂时过剩的资源,成功地进行种子更新。

综上所述,首先,植物体的每个器官都有冗余,即使像云南松这样以种子更新的一类树种,其幼龄植株受损时也能长出萌蘖。其次,除种子具有质量冗余外,其余器官都表现为数量冗余。

3 种群内的冗余

种群内的冗余表现为遗传结构的冗余。种群是由同种个体组成的。在自然状态下,同一种群的所有个

体在遗传上是异质的,而人工培育的多数作物品种在遗传上则是同质的。显然,构成冗余的成分的性质不同,其冗余的作用也不同。在一般意义上,可把由性质相同的成分构成的冗余称为数量冗余,反之,由性质不同的成分构成的冗余称为质量冗余。例如,在农作物中,遗传上相同的高产品种只具有数量冗余,而千百年来种植的地方老品种(如玉米)则以质量冗余为主。这两种冗余在抵抗干扰上的差异相当大。因此,前者对灾害性天气或病虫害等干扰十分敏感,后者对这些干扰表现出较高的抵抗性。显然,质量冗余对随机干扰的抵抗力远远大于数量冗余。又如,上述云南松种群的个体性状如树形、树皮的厚薄、针叶的长短、雌球花和雄球花的颜色和大小等均不一样,对灾害性天气的抗性也表现出明显差异^[12],云南松的这种抵抗性也是来自于种群内个体的质量冗余。由此可见,种群内的遗传结构冗余的大小不仅与种群的个体数量有关,而且与个体的质量有关。

一个物种的兴衰与其种群遗传结构冗余的大小有密切关系。一个冗余大的物种往往是宽生态位的泛化种,它能有效抵抗外界的干扰。反之,冗余小的物种则为窄生态位的特化种或濒危种,它们在特定的环境中生长最好,但一旦环境发生剧烈变动,它将面临灭绝的危险。

4 植物群落的冗余结构

植物群落的结构是由物种和层次组成的。同样,植物群落的物种和层次也是冗余的,它们是在群落水平上出现的冗余。显然,器官冗余和种群内的遗传结构冗余也包含在群落内。

4.1 物种冗余 众所周知,初级生产者的功能(如光合作用)是相似的,这就意味着植物群落各层次内的物种也是按并联方式联结的,因此,层次内的冗余表现为物种的冗余。按冗余概念,层次内的优势种可认为是工作种,其它次要种为备用种,它们与优势种同时处于工作状态,在性质上属于热备用。

一般说来,在植物群落的同一层次中,物种冗余愈大,该层次的稳定性愈高。尤其是森林上层的物种冗余大小,对群落的性质和功能起着决定性的作用。如云南松纯林,上层树种单一,缺乏备用种,因此,这种森林对外界干扰的抵抗就比较弱。1985年云南松纵啃切梢小蠹(*Tomicus piniperda* L.)在昆明地区突然大爆发,到1991年的数年间已有13,300hm²的云南松林遭到毁灭。而在含有云南松的针阔混交林中,上层树种除云南松外,还有数种阔叶树(热备用),即它的物种冗余比云南松纯林高。由于小蠹不危害阔叶树种,所以云南松的毁灭并不导致整个群落的毁灭。因此,云南松的针阔混交林对干扰的抵抗力比云南松纯林更强。

在亚热带常绿阔叶林中,上层通常由数个种组成,其中一个为优势种(工作种),其它种的个体数量相对较少,是亚优势种(备用种),然而它们对群落稳定性的维持起着不可忽视的作用。例如在滇西南地区的短刺栲群落上层中就有4个栲类树种,个体数量最多的是短刺栲(*Castanopsis echidnocarpa*),其次是华南石栲(*Lithocarpus fenestratus*)和杯状栲(*C. calathiformis*),刺栲(*C. hystrix*)最少。但食草昆虫对这些树种叶片的摄食和种子的蛀食程度却大不一样。据调查,食草昆虫特别喜食杯状栲的叶片,无论大树还是幼树的叶片都被咬食得残缺不全。其次是短刺栲的叶,其被采食率为13.06%,刺栲为9.98%,而华南石栲仅为6.64%^[13]。由此可见,当虫害发生时,是个体数量较少的杯状栲承受了虫害的压力,减轻了对优势种的危害,从而保证了上层的相对稳定。因此,尽管杯状栲的叶损伤严重,但对整个群落来说仍属于局部性的小波动,不会造成上层或整个群落的崩溃。显然,这种情况下的叶冗余不再表现为个体或种群水平上的叶冗余,而是群落水平上的物种冗余。与短刺栲群落类似的还有元江栲群落^[14]。此外,当虫害发生时,受损伤较重的往往不是优势种而是亚优势种,或者说不是工作种而是备用种,这正是植物群落在其性质和外貌上能长期保持相对不变的重要原因。

在农作物的栽培中,为确保作物的稳产,采用早、中、晚熟品种或高抗、中抗、不抗病品种的搭配方式,实际上就是利用物种冗余原理,即增加备用品种来降低灾害影响的。在农作物的管理中,利用物种冗余进行生物防治的实例也不鲜见。蚕豆和油菜都是蚜虫喜吸食的植物。人们在长期的实践发现,相比之下,蚜虫更喜欢聚集于油菜上吸食。为了减轻蚜虫对蚕豆的危害,只要在蚕豆田中混播少量油菜籽(备用种),就可把大量蚜虫吸引到油菜植株上。这样,蚕豆植株上的蚜虫数量相对较少,避免使整个系统发生剧烈的振荡。类似的实例还很多,又如芒果果实在发育过程中,常常遭受果实蝇(*Rhagoletis* sp.)的侵害,然而只要在芒果树下种植匙形天南星(*Spathiphyllum wallisii*)——一种对果实蝇有很强吸引力的草本植物,就可使芒

果免遭果实蝇的危害,从而达到防治的目的。由上述两个实例,得到的一个重要启示是:在生物防治中,针对某种害虫,不一定要为工作种(即目的种)配置多个备用种,只须选用一个更能吸引这种害虫的物种作为备用种即可。

上述表明,各个物种在群落中不是孤立的,而是相互联系、相互代偿的,以保证植物群落的相对稳定。当然,群落内的所有物种并非都是按并联方式组合的,例如互惠共生的物种间则是串联的。尽管群落内有串联方式的物种,但它们与其他物种仍以并联方式组合。

4.2 层次冗余 植物群落尤其是森林群落都具有一个以上的层次,尽管它们在群落中的地位和作用有所不同,但它们都执行同一种功能——光合生产。当上一层次受损时,下一层次便接替上来,以维持一定的光合生产能力。因此,群落的所有层次也是按并联方式组合的,即层次(或不同高度的个体)是冗余的。上层是群落光合生产的主要部分,可称谓工作层次,其余层次为备用层次,由于它们只能接受部分光能,故为备用。

层次冗余除保持群落光合生产的相对稳定外,还有一个重要作用是具有使群落恢复原貌的能力。例如,单优群落冷杉林主要是由单一树种——冷杉个体组成的复层异龄林。与云南松林不同的是,冷杉能在林内更新,它的中幼树(侏儒群)能在各层次中缓慢地生长。当上层(或某个层次)的冷杉衰老或遭受干扰而死亡时,平时在下一层次中处于预备状态的冷杉树便迅速生长,最终填满上层(或某一层)冷杉原先所占据的空间,从而使群落恢复原貌。显然,层次冗余兼有双重特性,既具有抵抗力又具有恢复力,但在群落的稳定性维持中,其恢复特性相对更重要一些。

当常绿阔叶林上层衰老死亡或遭到破坏(例如人类砍伐)时,由于失去上层树木的保护,其余层次将受到较大的影响,除一部分种类(主要是阴性植物)因自身的冗余不能适应变化了的环境从群落中退出外,还有相当一部分对光照不太敏感的种(主要是上层树种的中幼树)仍能在其它层次中正常生长。一旦干扰停止后,下一层次中的中幼树逐渐地长大成为群落的新层次。层次的这种更替不会引起上层物种组成的根本改变,这就是群落的“自我复制”。植物群落能否有效地复制自己,关键在于是否具有层次冗余,准确地说,优势种在它之下的层次中是否有一定数量的“侏儒群”。例如云南松纯林,当上层云南松被毁灭后,由于残存层次中缺乏云南松中幼树,除非存在种子更新的必要条件,否则它不可能再度恢复成为云南松林。云南松最终将被其下的常绿阔叶树所取代,结果,群落的性质也随之而改变。当然,这里所说的植物群落的自我修复,是对群落及其物理环境没有受到反复的灾难性破坏而言的。

4.3 植物群落的冗余结构 由上述可见,物种冗余和层次冗余在植物群落稳定性的维持中起不同的作用,植物群落的抵抗力主要来自于物种冗余,而其恢复力则主要源于层次冗余。由于植物群落不同,它们的冗余结构也不同,其稳定性的形式亦必然不同。根据群落水平上的冗余——物种冗余和层次冗余的组合情况(即冗余结构),可以把植物群落分为3类:第1类是多种多层的群落,如常绿阔叶林等,其稳定性表现为较高的抵抗力和一定的恢复力;第2类是多种单层的群落,如间混作的作物群落,以物种冗余为重要,其稳定性主要表现为高抵抗力;第3类是单种多层的群落,如冷杉林等,以层次冗余为主,主要表现为恢复力稳定性。

植物群落水平上的冗余是由物种冗余和层次冗余组成的双重系统(图1)。但必须指出,尽管上述的器官冗余、遗传结构冗余、物种冗余和层次冗余属于生态学不同组织水平上的冗余,实际上,它们在群落中不是孤立的,而是相互联系的,共同组成一个能保持群落相对稳定的多重并联冗余系统。生态学各级组织水平的所有冗余就构成了植物群落的冗余结构。

5 简单植物群落的冗余结构

以上所述的群落是针对复杂群落和具有明显层次分化的单优群落而言的。然而,在自然界中还有一类结构十分简单的群落,如沼泽米草(*Spartina*)、欧洲蕨(*Pteridium aquilinum*)等群落,其优势种的个体数量特别突出,May把这类群落叫做单作(monoculture)^[18],群落学称之为单优群落。它们为演替系列的某个阶段,或是原植被遭破坏后形成的次生植被。这些群落的物种组成十分贫乏,除优势种外,其它种的个体数量都比较稀少,此外,优势种也不像冷杉林等单优群落那样具有由其“侏儒群”形成的层次分化。总之,这些群

落的物种冗余和层次冗余都很小。然而,这类简单群落在相当长的时期内却是“持久的”和“坚强的”,多年来,简单群落的稳定性问题一直困扰着生态学家。May 虽然从数学上证明了简单自然系统可能比复杂系统更稳定,但却解释不了自然界大量存在的复杂的稳定群落。相反,“多样性导致稳定性”理论又无法解释简单系统的稳定性。然而,应用冗余理论则可较好地解决这一难题。首先,这类简单群落的优势种都具有较为完备的器官冗余,如地下茎上有特别发达的萌蘖。当地上部分受到毁灭性破坏时,它能启动萌蘖进行自我修复,通常在短期内就能恢复原貌。其次,在选择压力的长期作用下,优势种的种群形成了具有各种性状的母株。组成种群的这些母株在遗传上是冗余的,即前面所说的种群内遗传结构冗余。种群内遗传结构冗余的作用与物种冗余相仿。因此,这类简单群落既是“持久的”又是“坚强的”,换言之,既是恢复的又是抵抗的。显而易见,这类简单群落的冗余并不具有真正的群落冗余结构,而是种群水平上的冗余,这种稳定性自然属于种群的稳定性。

简单植物群落通常是单种单层的群落,其冗余结构与复杂群落不同,它们的冗余有两类,种群内遗传结构冗余和器官冗余。根据这两种冗余的相对重要程度,也可以把简单植物群落(或种群)分为3类:第1类是具有发达的遗传结构冗余和器官冗余的群落,如沼泽米草等,它们通常既是抵抗的也是恢复的;第2类是以种群内遗传结构冗余为主的群落,是抵抗的,如地方老品种;第3类是以器官(如萌蘖)冗余为主的群落,是恢复的,如遗传上相同的各种作物。

植物群落的稳定性是一个相当复杂的问题。一般说来,复杂植物群落主要以物种冗余和层次冗余来保持其稳定性,结构简单的植物群落(或种群)则靠器官冗余和遗传结构冗余。

6 讨论与结论

6.1 冗余与多样性 植物群落的冗余一节中所列举的实例似乎就是多样性的问题。从字义看,这两个术语都有“多”的含义,但概念上的差别却很大。按定义,冗余是指一个以上的物种或成分具有执行同一功能的能力,或者说,是按并联方式组合的。而“多样性是有差异和不相同”^[3]。显然,与冗余概念相比,多样性概念没有反映出系统各个成分的组合方式及其功能作用。其次,构成冗余的每个成分(或备用)不一定是异质的,也可以是同质的。前者如自然群落内的所有物种及其种群内的所有个体等,后者如无性系种群(clone population)和每个植物体上的枝、叶、根,以及遗传上相同的作物,等等。多样性没有考虑成分的失效率。显而易见,冗余在概念上不等于多样性,多样性也包括不了冗余。总之,冗余概念无论在理论上还是在现象的概括上都比多样性概念更完整和更全面。

MacArthur 及其以后的许多学者在分析多样性与稳定性的关系时^[20],实际上是借用冗余理论来解释的。长期以来,多样性导致稳定性的理论基本上停留在物种多样性和结构多样性(相当于物种冗余和层次冗余)的水平上,没有进一步地有意识地应用冗余理论来研究自然界广泛存在的各种群落内的冗余结构及冗余特性。由于多样性导致稳定性存在着明显的局限性和片面性,故它只能直观地和有限地解释某些复杂

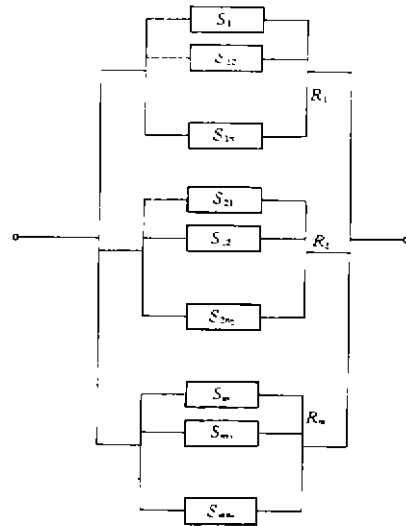


图1 群落水平上的冗余是由物种冗余和层次冗余组成的双重并联系统

大方框 $R_1, R_2, \dots, R_m$ 为层次, 其内的小方框 $S_{11}, \dots, S_{1n_1}; S_{21}, \dots, S_{2n_2}; \dots; S_{m1}, \dots, S_{mnm}$ 为物种。

Fig. 1 The redundancies at the community level are a biparallel system consisted of species redundancy and layer redundancy

The large boxes $R_1, R_2, \dots, R_m$ represent layers in a phytocoenosium, and small boxes $S_{11}, \dots, S_{1n_1}; S_{21}, \dots, S_{2n_2}; \dots; S_{m1}, \dots, S_{mnm}$ represent species.

群落类型的稳定性,无法解释物种组成和层次结构都比较简单的群落的稳定性。结果,多样性导致稳定性理论不可避免地要受到以 May 为代表的许多学者的批评。作者认为,多样性导致稳定性是一种表面现象,其本质是冗余导致稳定性。在揭示植物群落的稳定性机制方面,冗余理论比多样性导致稳定性更深刻、更具有普遍意义。

迄今为止,群落或生态系统的稳定性研究之所以没有取得突破性进展,除没有从成分的组合方式来考虑外,更重要的是忽视了成分的失效率。

6.2 植物群落的冗余特性 植物群落内的冗余按其组分的性质可划分为数量冗余和质量冗余。各种器官(种子除外)和无性系种群的冗余均为数量冗余,自然种群或群落的冗余以质量冗余最为普遍。这两种冗余在植物群落或种群的稳定性维持中都起着极其重要的作用,植物群落以质量冗余抵抗外界的干扰,而构件种群或器官则以数量冗余对受损部分进行补充,从而保持其数量上的恒定。

冗余是采用备用来提高系统的稳定性的,而备用的性质又决定了冗余的作用。尽管植物群落内有多种冗余,但就结构备用而言只有3种:热备用、温备用和冷备用。各层次中的物种和种群内的所有个体都属于热备用,除上层以外的其余层次是温备用,休眠芽和不定芽则为冷备用。当然,植物群落与机械系统不同,因为植物的器官不仅“工作元件”(例如主茎)有备用,而且“备用元件”(萌蘖)也有备用。当备用元件取代受损工作元件后,它又能自动产生新的备用,如此反复下去,几乎是无限的。机械系统则不具备这种能力,因此,植物群落是可自我修复的,而机械系统则不可自我修复。

6.3 植物群落的冗余结构与稳定性 植物群落的冗余结构是由植物体的器官冗余、种群内遗传结构冗余、物种冗余和层次冗余组成的。上述的这几种冗余在植物群落稳定性的维持中起的作用也不一样。植物群落的抵抗力主要来自物种冗余,层次冗余是兼性的,既有抵抗力又有恢复力,但以恢复力为重要;种群的抵抗力来自于种群内遗传结构冗余;植物体的自我修复则借助于器官冗余。尽管后两种冗余不属于群落水平上的冗余,但它们对植物群落稳定性的维持也有重要贡献。此外,植物体、种群和植物群落的补偿能力和自我调节能力,归根结底都是源于生态学各级水平的冗余。

植物群落通常都具有一定的抵抗力和恢复力。不同的植物群落有不同的冗余结构,其稳定性的形式也不同。相对来说,物种冗余或种群内遗传结构冗余大的群落主要表现为抵抗力稳定性;以层次冗余为主的或器官冗余发达的群落主要表现为恢复力稳定性;种群内遗传结构冗余和器官冗余大的群落,或具有物种冗余和层次冗余的群落通常既是抵抗的又是恢复的。一般说来,以短寿命植物为优势的群落具有较高的恢复力和较低的抵抗力;长寿命的复杂群落由于在遭受干扰后恢复到正常状态需要较长的时间,故具有较低的恢复力和较高的抵抗力。总之,植物群落的稳定性形式取决于它所具有的冗余结构。此外,植物群落的抵抗力和恢复力也是有一定限度的,当它受到反复的灾难性破坏时,有可能导致整个群落的崩溃。

在生物界中,冗余现象是普遍存在的。生物学组织的各级水平——从基因系统到生态系统都有冗余。各级水平的冗余维持着生命系统的结构和功能的正常进行。冗余是生物占领空间和利用资源的潜在能力,和抵抗随机干扰以保证物种延续的一种独特方式,也是生物进化的基础。从冗余入手,以稳定性为中心来研究植物群落,能够更全面地深入地分析植物与植物、植物与环境的相互关系的规律性。

参 考 文 献

- 1 周集中,马世俊.生态系统的稳定性.见:马世俊主编.《现代生态学透视》.生态学研究系列专著 I.北京:科学出版社,1990.54~71
- 2 Odum E P. *Basic ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia. 1983. 46~50
- 3 Solbrig O T. *Biodiversity: Scientific issues and collaborative research proposal*. MAB Digest 9. UNESCO. Paris, 1991. 39~49
- 4 Tilman D and Downing J A. Biodiversity and stability in grassland. *Nature*. 1994, **367**: 363~365
- 5 Paine R T. Food web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*. 1992. **355**: 73~75
- 6 Lawton J H and Brown V K. Redundancy in ecosystems. In: Schulze E D and Mooney H A, editors. *Biodiversity and*

- ecosystem function. Ecological Studies Analysis and Synthesis*. 1993, **99**:255~279
- 7 Morin P J. Functional redundancy, non-additive interactions, and supply dynamics in experimental pond community. *Ecology*. 1995, **76**:133~149
 - 8 Barbour M G, Burk J H and Pitts W D. *Terrestrial plant ecology* (2nd. ed.). The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo park, California, 1987. 156~181
 - 9 Putman R D and Watten S D. *Principle of ecology Groom Helm*. London and Caberra, 1984. 338~355
 - 10 邹珊刚, 等. 系统科学. 上海, 上海人民出版社, 1986. 304~316
 - 11 Л. П. 格拉祖诺夫等著. 《自动控制系统可靠性理论基础》. 北京: 水利水电出版社, 1989. 1~60
 - 12 川崎义人著. 可靠性、维修性总论. 北京: 机械工业出版社, 1988
 - 13 盛承发. 生长的冗余——作物对于害虫超越补偿作用的一种解释. 应用生态学报, 1990, **1**(1):20~30
 - 14 薛纪如, 姜汉侨主编. 云南森林. 中国林业出版社, 云南科技出版社, 1986. 335
 - 15 Silvertown J W. *Introduction to plant population ecology*. Edward Arnold. London, 1982. 20~22
 - 16 黄瑞复. 云南松的种群遗传与进化. 云南大学学报(自然科学版), 1993, **15**(1):50~63
 - 17 党承林, 吴兆录. 季风常绿阔叶林短刺栲群落的生物量研究. 云南大学学报(自然科学版), 1992, **14**(2):95~107
 - 18 党承林, 吴兆录. 元江栲群落的生物量研究. 云南大学学报(自然科学版), 1994, **16**(3):200~204
 - 19 MacArthur R H. Fluctuation of animal population, and a measure of community stability. *Ecology*. 1955, **36**:533~536
 - 20 May R M. *Theoretical ecology*. Blackwell. London, 1976