

# 植被的组织有序度及其全球格局

张化永<sup>1</sup> 邬建国<sup>2</sup> 韩兴国<sup>3</sup>

(1 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085) (2 美国亚利桑那州立大学植物学系)

(3 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

**摘要** 自然界的植被格局是多样、壮观和永恒变化的。它是对生物多样性的宏观写照,也是生态有序性在时空上的展示。然而,这千变万化,但又富有秩序的自然植被格局是怎样形成的呢?为了寻求其答案,传统生态学中的主导思想是在植被分类基础上进行归纳的。与传统生态学方法不同,本文基于统计热力学的一般理论和植被生态学的经验结果,推导出植被的组织有序度方程和一般判据。在演绎基础上,建立了适用于大尺度现象的植被的组织有序度模型。模型的结果与 Whittaker(1975)的经验结果相一致。这些研究结果有助于理解大尺度植被格局的形成和演化。

**关键词** 植被格局 组织有序度 统计热力学 模型

## THE ORGANIZATIONAL ORDER OF VEGETATION AND ITS GLOBAL PATTERN

ZHANG Hua-Yong

(Center for Eco-Environmental Sciences, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

WU Jian-Guo

(Department of Plant Biology, Arizona State University, Tempe, AZ 85287, USA)

HAN Xing-Guo

(Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract** Vegetation pattern in nature is diverse, spectacular, and ever-changing. It is the macroscopic manifestation of biological diversity and the display of ecological order in space and time. How does this overwhelmingly diverse and wonderfully ordered pattern arise and evolve? To answer this question, traditional methods are based on mostly on vegetation classification, emphasizing the inductive approach. In recent decades, though ecologists have attempted to identify environmental factors and mechanisms that responsible for vegetation formation and distribution, a general deductive theory that can quantitatively predict large-scale vegetation pattern is still lacking. In this paper, based on statistical thermodynamics and empirical evidence in modern vegetation science we have deduced two general equations of the organizational order of vegetation (OOV). By analyzing the mathematical properties and ecological meanings of the statistical thermodynamic equations, some interesting general properties of vegetation patterns become apparent. Also we used the statistical thermodynamic model to calculate OOV values for major world biomes and infer global vegetation gradients. The results of a series of analyses with the model show the predicted pattern of the world biome types is consistent with that empirical observation proposed by Robert H. Whittaker. This paper demonstrates that, the model and its associated corollaries may enhance our understanding of the formation and dynamics of vegetation pattern on large spatial scales.

**Key words** Vegetation pattern, Organizational order, Statistical thermodynamics, Model

第一代植物生态学家致力于理解为什么一个确定的气候和土壤组合限制了一个确定的植被结构。

尽管这些问题还没有完全解决,当代植物群落生态学家又集中注意力于涉及物种丰富度、物种相对丰

收稿日期: 2001-02-09 接受日期: 2001-09-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39560023 和 30028002)

感谢中国科学院生态环境研究中心庄亚辉教授和王如松教授在本文写作中给予的指导。

E-mail: h. y. zhang@263.net.

富度、时间和空间变化格局等问题(Crawly, 1997; Wu & Levin, 1994; Wu & Loucks, 1995; 邬建国, 1996; 2000)。一个世纪以来,基于归纳方法生态学家提出了许多假说,辨识出一些影响因子(Whittaker, 1975; Rosenzweig, 1995; Wu & Gao, 1995; Begon, *et al.*, 1996; Crawly, 1997)。但是,物种究竟是怎样组成一个自然的植被格局的呢?自20世纪以来,生态学理论在很大程度上并没有给出答案(May, 1986; Currie, 1991; Crawly, 1997; Levin, 1999)。

在本质上,生态系统是耗散系统(Nicholis & Prigogine, 1977; Naveh & Lieberman, 1984; O'Neill *et al.*, 1986; 邬建国, 1991; 2000; Wu, 1999)。生态系统在结构和功能方面的有序性和稳定性是靠连续不断的来自其环境的负熵来维持的(邬建国, 1991; Svirezhev & Svirezheva-Hopkins, 1997; Jørgensen, 1997; Ulanowicz, 1997)。热力学概念不但适用于物理化学系统,也适用于生态学系统的格局和过程(Weber *et al.*, 1988; Schneider & Kay, 1994; Fränze, 1994; Jørgensen, 1997; Ulanowicz, 1997; Levin, 1999; Wu, 1999)。

基于几个基本的假设,在热力学一般框架下,本文推导出了植被的组织有序度方程。根据这一方程,在同一的热力学量纲下,我们推导出植被及其组织有序度梯度存在的一般热力学条件。在Whittaker (1975)归纳的全球植被类型的分布格局与年均降水量和年均温度之间关系的基础上,在理论上计算了全球尺度植被的组织有序度格局。

## 1 植被的组织有序度方程

在热力学著作里,玻耳兹曼的熵公式一般用来描述一个孤立或封闭系统的熵与系统的无序度之间的正比关系。见下式:

$$S = k \times \ln w \quad (1)$$

式中,  $S$  是一个孤立或封闭系统的熵( $\text{J} \cdot \text{K}^{-1}$ ),  $J$  (焦耳)是能量的单位,  $K$  (度)是热力学温度的单位;  $k$  是玻耳兹曼常数( $k = 1.3806 \times 10^{-23} \text{J} \cdot \text{K}^{-1}$ );  $w$  是热力学概率,它等于系统中粒子的位置或平均动能均匀分布的宏观状态所对应的微观状态数,描述了系统在宏观上表现出的无序性。

不管怎样,由熵来表示一个孤立或封闭系统的无序度的大小,并没有阐明玻耳兹曼的熵公式的全部含义。事实上,在把玻耳兹曼的熵公式作负变换时,它还可以描述一个依赖于不断向环境输出熵(或连续由环境输入负熵)的系统的热力学概率倒数的

大小。在本质上,不断向环境输出熵(或连续由环境输入负熵)的条件必须由封闭或开放系统来满足,而热力学概率倒数的增加也只能表明系统在宏观上趋于均匀分布的微观状态数目变少了,即系统的无序度降低了。也就是说,在负熵形式的玻耳兹曼的熵公式中,负熵与一个封闭或开放系统有序度的增加成正比。即:

$$-S = k \times \ln 1/w \quad (2)$$

式中,  $-S$  是一个封闭或开放系统的负熵( $\text{J} \cdot \text{K}^{-1}$ );  $1/w$  是热力学概率的倒数,它等于由系统中粒子的位置或平均动能不均匀分布的微观状态数量度的系统在宏观上表现出的组织有序度。

由此可见,在玻耳兹曼的熵公式的负变换场合下,一个依赖于不断向环境输出熵(或连续由环境输入负熵)的封闭或开放系统的组织有序度增加的过程,是可以作为一个孤立或封闭系统的无序度增加的对称逆过程考虑的。勿庸讳言,玻耳兹曼的熵公式除了能量度一个孤立或封闭系统的无序性的大小之外,同时还具有量度一个封闭或开放系统的有序性大小的含义。

假定我们把生态系统想象为由大量的生物粒子组成的依赖于不断向环境输出熵(或连续由环境输入负熵)的开放系统,并且设想宏观生态学格局是由大量的生物粒子组成的生态系统在热力学相空间上与多尺度生物和非生物外界约束达到局域平衡时的可几统计热力学分布状态。这样,根据式(2),我们能在一个符合热力学量纲的相空间中量度植被的组织有序度。见下式,

$$-S_e = k \times \ln 1/w' \quad (3)$$

式中,  $-S_e$  是生态系统的负熵( $\text{J} \cdot \text{K}^{-1}$ );  $1/w'$  是植被的组织有序度,简称其为  $OOV$ 。

由方程(3)的推导知道,  $-S_e$  是决定植被的组织有序度的、由生物和环境多尺度过程产生的生态系统的负熵的代数和。这样,至少是在理论上,在一个有同一量纲关系的非生物和生物因子多维空间上度量生态格局有序性质的困难就被解决了。勿庸讳言,基于归纳方法试图跨越多作用因子与生态格局之间的鸿沟,这是做不到的。

经验研究表明,在直观上,植被类型的分布格局、植被第一性生产力和植物种的丰富度格局等大尺度有序性质与生态系统的实际蒸散量之间存在着很好的正相关关系(Holdridge, 1947; Rosenzweig, 1967; Currie, 1987)。假设这个经验关系具有一般性,那么,我们可以设想,在大尺度上,生态系统由于蒸散

作用释出的熵是系统负熵贡献的主要部分。这样, 在植被的组织有序度与生态系统的负熵之间, 我们可以建立以下的近似关系:

$$-S_{e1} = k \times \ln OO V \quad (4)$$

式中,  $-S_{e1}$  是生态系统由于蒸散作用释出的熵 ( $J \cdot K^{-1}$ )。

在本质上, 生态系统由蒸散作用释出熵依赖于系统把从外界环境输入的液态水转换为汽态水释出系统的相变过程。因此, 在理论上, 我们可以把生态系统由蒸散作用释出的熵写为下式,

$$-S_{e1} = \lambda \times \gamma \times A \times AET/T \quad (5)$$

式中,  $\lambda$  是水的汽化热 ( $\lambda = 2.4987 \times 10^3 J \cdot g^{-1}$ );  $\gamma$  是水的比重 ( $\gamma = 1.0 g \cdot cm^{-3}$ );  $A$  是生态系统的面积 ( $cm^2$ );  $AET$  是实际蒸散量 ( $cm$ );  $T$  是热力学温度 ( $K$ )。

把式(5)代入式(4), 这样, 可推导出植被的组织有序度的一般方程:

$$\ln OO V = H \times A \times AET/T$$

$$\text{或 } OO V = \exp(H \times A \times AET/T) \quad (6)$$

式中,  $H = \lambda \times \gamma / k$ ,  $H$  是一常数 ( $H = 1.8099 \times 10^{16} K \cdot cm^{-3}$ );  $\ln OO V$  是以自然对数形式表示的植被的组织有序度。

在理论上, 方程(6)具有以下 5 个性质:

1) 在一定的场合下, 由大量生物粒子组成的, 其系统状态决定于生物和环境多尺度过程的多维生态格局空间可以逻辑一贯地约简为  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间。

2) 在  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间上,  $\ln OO V$  或  $OO V$  作为生态系统的整体性质, 它描述了系统在大量生物粒子与多尺度生物和非生物外界约束达到局域平衡时由系统中生物粒子的位置或动能不均匀分布的统计热力学微观状态数决定的系统在宏观上表现出的组织有序度。

3) 在同一的热力学量纲下,  $\ln OO V$  或  $OO V$  与  $A$  和  $AET$  成正比, 而与  $T$  成反比。生态系统由蒸散作用释出的熵  $-S_{e1}$  是植被及其组织有序度存在和变化的动力。

4) 方程(6)具有大尺度植被格局的经验事实基础, 它适用于大尺度植被现象。

5) 在  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间上, 一个点对应于  $\ln OO V$  或  $OO V$  的一个值。  $\ln OO V$  或  $OO V$  在相空间上的变化是连续的, 并且具有相当大的值。

假如在推导的方程(6)中, 我们进一步设定  $A$  为一个常数, 它等于 Whittaker(1978) 在植物群落梯

度分析方法中常用的生态系统取样面积 ( $0.1 \text{ hm}^2$ ), 即  $A = 10^7 \text{ cm}^2$ 。在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上, 我们再设想一个参考点。在参考点上, 假定植被在  $0.1 \text{ hm}^2$  面积上  $OO V$  为  $B$  (简称为参考点植被的组织有序度), 进一步设定系统由蒸散作用释出熵的效率  $AET/T$  为  $b$ , 并令  $H' = A \times H$  ( $H'$  是一个新的常数,  $H' = 1.8099 \times 10^{13} K \cdot cm^{-1}$ )。这样, 由方程(6), 我们能得到在参考点上植被的组织有序度方程:  $\ln B = H' \times b$ 。假如我们仍以  $\ln OO V = H' \times AET/T$  描述系统在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间任意点上植被的组织有序度, 那么, 由以上两式相减, 我们能得到生态系统在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上任意点偏离参考点时植被的组织有序度的方程。见下式,

$$\ln OO V' = H' \times (AET/T - b)$$

$$\text{或 } OO V' = \exp(H' \times (AET/T - b)) \quad (7)$$

式中,  $\ln OO V' = \ln OO V - \ln B$ ,  $OO V' = OO V/B$ 。

由方程的推导知道,  $\ln OO V'$  或  $OO V'$  在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上描述了生态系统在任意点上的有序度偏离参考点有序度的程度。在本质上, 它标度了植被组织有序度的梯度。在式(7)中,  $AET/T$  反映了生态系统由蒸散作用释出熵的效率。

可以看出, 在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上, 式(7)作为植被的组织有序度方程的一种简单情况, 是可以对 Whittaker(1978) 的植被梯度分析方法做定量描述的。该方程表明, 在直观上, 推导的方程与经验是没有矛盾的。

## 2 植被及其组织有序度梯度存在的热力学一般条件

上述推导, 在热力学一般框架下, 把生态系统的面积、实际蒸散量、热力学温度、植被的组织有序度、植被的组织有序度梯度纳入到两个简单的方程中。在本文下面的部分里, 我们基于对推导方程的讨论, 在理论上寻找隐含在上述方程中的植被及其组织有序度梯度存在的一般热力学条件。

由式(6)可知:

1) 当  $T = 0 \text{ K}$  时,  $H \times A \times AET/T$  没有意义,  $OO V$  也无意义。这说明在  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间上, 不存在与  $T = 0 \text{ K}$  对应的植被组织有序度。由理论和经验知道, 在自然界中, 热力学温度为  $0 \text{ K}$  是达不到的。这一推论虽非新发现, 但从一个方面反映了我们所推导的方程的正确性。

2) 当  $A \leq 0$  或  $AET \leq 0$  时,  $H \times A \times AET/T \leq 0$ ,  $\exp(H \times A \times AET/T) \leq 1$ 。在自然界中,  $A \leq 0$  或

$AET \leq 0$  对应于不占有面积或不蒸散水分的生态系统,这与经验是相违背的。由此可见,在  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间上,不存在与  $A \leq 0$  或  $AET \leq 0$  对应的  $OOV$ 。

3) 当  $A > 0$ 、 $AET > 0$  和  $T > 0$  K 时,  $H \times A \times AET/T$  远大于 0,  $\exp(H \times A \times AET/T)$  远大于 1。由此可见,在  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间上,客观存在的生态系统,其  $\ln OOV$  一定远大于 0, 或是  $OOV$  远大于 1。

由式(7)可知:

4) 当  $\ln OOV$  稳定在参考点的植被组织有序度  $\ln B$  水平上时,  $\ln OOV' = 0$ ,  $\exp(H' \times (AET/T - b)) = 1$ ,  $H' \times (AET/T - b) = 0$ 。由  $H' > 0$  知,  $AET/T - b = 0$ 。由此可得,  $AET/T = b$  或  $AET = b \times T$ 。可见,在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上,存在由条件  $AET/T = b$  决定的  $OOV$  的同质性或生态系统稳态。

由  $AET/T = b$  或  $AET = b \times T$  可知,在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上,  $OOV$  同质或生态系统稳态不简单地取决于  $AET$  或  $T$ , 而是取决于  $AET/T$  的比值。  $AET$  不变,且  $T$  不变,仅仅是结论存在的充分条件之一。上述关系表明  $AET$  和  $T$  对  $OOV$  同质性或生态系统稳态影响有当量关系。即,在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上,  $AET$  变化 1 cm 与  $T$  变化  $b$  K 是相当的。换言之,在  $\ln OOV$  或  $OOV$  不变的情况下,增加或减少其中一者能由相应变化另一者的方式来补偿。

5) 当  $\ln OOV$  从参考点  $\ln B$  向减少方向变化时,  $\ln OOV' < 0$ ,  $\exp(H' \times (AET/T - b)) < 1$ ,  $H' \times (AET/T - b) < 0$ 。由  $H' > 0$  知,  $AET/T - b < 0$ 。由此可得,  $AET/T < b$  或  $AET < b \times T$ 。可以看出,在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上,存在由条件  $AET/T < b$  或  $AET < b \times T$  决定的  $\ln OOV$  由参考点  $\ln B$  向减少方向变化的梯度。由  $AET/T < b$  或  $AET < b \times T$  知道,  $\ln OOV$  向减少方向变化包括 5 个情形:(1)  $AET$  减小,而  $T$  增加,由  $AET$  和  $T$  二者的变化共同决定的植被的组织有序度梯度。即,  $AET \downarrow$ ,  $T \uparrow$ ,  $\ln OOV' < 0$  或  $OOV' < 1$ 。(2)  $AET$  减小,而  $T$  不变,植被的组织有序度梯度只由  $AET$  的变化所致。即,  $AET \downarrow$ ,  $T$  不变,  $\ln OOV' < 0$  或  $OOV' < 1$ 。(3)  $AET$  减小,而  $T$  也减小,但前者比后者的减小速率大,由  $AET$  和  $T$  的变化速率决定植被的组织有序度梯度。即,  $AET \downarrow$ ,  $T \downarrow$ , 但  $AET < b \times T$ ,  $\ln OOV' < 0$  或  $OOV' < 1$ 。(4)  $AET$  不变,而  $T$  升高,故而,植被的组织有序度梯度仅由  $T$  的变化决定。即,  $AET$  不变,  $T \uparrow$ ,  $\ln OOV' < 0$

或  $OOV' < 1$ 。(5)  $AET$  升高,而  $T$  也升高,但前者比后者升高的速率小,因此,植被的组织有序度梯度由  $AET$  和  $T$  的变化速率决定。即,  $AET \uparrow$ ,  $T \uparrow$ , 但  $AET < b \times T$ ,  $\ln OOV' < 0$  或  $OOV' < 1$ 。

6) 当  $\ln OOV$  从参考点  $\ln B$  向增加方向变化时,  $\ln OOV' > 0$ ,  $\exp(H' \times (AET/T - b)) > 1$ ,  $H' \times (AET/T - b) > 0$ 。由  $H' > 0$  知,  $AET/T - b > 0$ 。由此可得,  $AET/T > b$  或  $AET > b \times T$ 。因此,  $AET$  和  $T$  变化导致了植被的组织有序度的增加梯度。由  $AET/T > b$  或  $AET > b \times T$  知道,  $\ln OOV$  的增加也包括 5 种情形:(1)  $AET \uparrow$ ,  $T \downarrow$ ,  $\ln OOV' > 0$  或  $OOV' > 1$ 。(2)  $AET \uparrow$ ,  $T$  不变,  $\ln OOV' > 0$  或  $OOV' > 1$ 。(3)  $AET \uparrow$ ,  $T \uparrow$ , 但  $AET > b \times T$ ,  $\ln OOV' > 0$  或  $OOV' > 1$ 。(4)  $AET$  不变,  $T \downarrow$ ,  $\ln OOV' > 0$  或  $OOV' > 1$ 。(5)  $AET \downarrow$ ,  $T \downarrow$ , 但  $AET > b \times T$ ,  $\ln OOV' > 0$  或  $OOV' > 1$ 。

归纳上述推导的结果,我们可以在理论上得到植被及其组织有序度梯度存在必须遵守的热力学条件,结果见表 1。

由表 1 知道,在  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间上,植被及其组织有序度梯度存在的一般热力学条件包括 5 组 14 类。在组 1 中,仅存在 1 个类型,它阐明了在植被不存在情况下必须遵守的热力学条件。组 2 包括 1 个类型,它指出了在植被可能存在情况下的热力学条件。在组 3 中,包括两类热力学条件,它们描述了由  $\ln OOV$  量度的生态系统在时间上的稳态或在空间上的同质性。组 4 包括 5 个类型,它们指出了由  $A$ 、 $AET$  和  $T$  三维热力学相空间中任意点的  $\ln OOV$  与参考点的差值量度的生态系统向植被的组织有序度降低方向变化的梯度。在组 5 中,同样包括 5 个类型,它们指出了组 4 中描述的植被的组织有序度变化的逆梯度。

根据这些一般热力学条件,我们可以判定植被的组织有序度在时空上的变化。

在本文下面的部分,我们把推导的植被及其组织有序度梯度存在的一般热力学条件作为一般性判据,进一步分析植被在全球尺度上的组织有序度及其格局。

### 3 全球尺度上植被的组织有序度格局

#### 3.1 全球植被类型的组织有序度

在生物和环境的整体论框架下研究植被格局的有序性质,Whittaker(1975)是继 Holdridge 之后的卓越者(Levin, 1999)。在“群落和生态系统”专著中,

表 1 植被及其组织有序度梯度存在的热力学一般条件  
Table 1 General thermodynamic conditions for vegetation development and *OOV* gradients

组 Group	类型 Type	一般热力学条件 General thermodynamic conditions	<i>OOV</i>	$\ln OO V$	<i>OOV'</i>	$\ln OO V'$
1	1	$T \leq 0 \text{ K} + A \leq 0 + AET \leq 0$	*	*	*	*
2	1	$A > 0 \cdot AET > 0 \cdot T > 0 \text{ K}$	$\leq 1$	$\leq 0$	*	*
3	1	$AET = b \times T$	= C	= C	= 1	= 0
	2	$AET = C \cdot T = C$	= C	= C	= 1	= 0
4	1	$AET \uparrow \cdot T \wedge \cdot AET < b \times T$	↓	↓	< 1	< 0
	2	$AET = C \cdot T \uparrow$	↓	↓	< 1	< 0
	3	$AET \vee \cdot T \wedge$	↓	↓	< 1	< 0
	4	$AET \downarrow \cdot T = C$	↓	↓	< 1	< 0
	5	$AET \downarrow \cdot T \downarrow \cdot AET < b \times T$	↓	↓	< 1	< 0
5	1	$AET \vee \cdot T \downarrow \cdot AET > b \times T$	↑	↑	> 1	> 0
	2	$AET = C \cdot T \downarrow$	↑	↑	> 1	> 0
	3	$AET \wedge \cdot T \downarrow$	↑	↑	> 1	> 0
	4	$AET \uparrow \cdot T = C$	↑	↑	> 1	> 0
	5	$AET \wedge \cdot T \uparrow \cdot AET > b \times T$	↑	↑	> 1	> 0

在表中,第一栏和第二栏数字 1, ..., 5 代表推导的一般热力学条件的分类,其生态学意义已在文中论述;第三栏是推导的一般热力学条件;第四栏和第五栏分别是植被的组织有序度和以自然对数形式表示的植被的组织有序度;第六栏和第七栏分别是植被的组织有序度梯度和以自然对数形式表示的植被的组织有序度梯度;“·”表示逻辑运算符“与”;“+”表示逻辑运算符“或”;“C”表示常数,或不变;“ $\wedge$ ”表示增加的趋势;“ $\vee$ ”表示减少的趋势;“\*”代表不能计算 For Fig. 1, the numbers 1, ..., 5 in the first and second columns represent the classifications of general thermodynamic conditions we have inferred, and their ecological meanings have been explained in our paper; in the third column is general thermodynamic conditions we have inferred; the organizational order of vegetation and its natural logarithmic forms are listed respectively in the fourth and fifth columns; we can find the gradient of the organizational order of vegetation and its natural logarithmic forms respectively in the sixth and seventh columns. The logical operational symbol “·” stands for “and”, “+” for “or”; “c” is a constant or represents no variation; “ $\wedge$ ” indicates a trend to increase, and “ $\vee$ ” a trend to decrease; “\*” represents incalculability

基于归纳的方法,他将全球陆地植被分为 22 种类型,在年均降水量和年均温度二维空间中呈现了植被类型的分布格局,并归纳出 5 个全球尺度的植被梯度。这一综合大量经验数据及多种生态学观点的创造性工作,无疑是植被生态学研究中的一个重要里程碑,在世界范围内影响了几代生态学家。然而,Whittaker 的全球植被格局系统是以经验为基础的,尚有待于在理论上进一步完善。具体地讲,以下几个问题值得探究:(1)在 Whittaker 的系统中,植被类型、年均降水量和年均温度之间没有同一的量纲关系,由年均降水量和年均温度组成的二维空间具有牛顿空间的性质,即只是一个独立的,只对植被类型的分布界线有标示意义的量;(2)植被类型除了说明类型之间的不同之外,并不存在相互之间的直接可比性;(3)在全球尺度上,5 个植被梯度是在植被分类基础上的产物,在年均降水量和年均温度二维空间上,尽管 Whittaker 同时纳入了植被类型和植被梯度,但二者实质上是来源于两次不同的分类。Whittaker 的系统主要是回答“什么地方有什么植被”这样的科学问题。事实上,5 个植被梯度并不包括全球植被的所有梯度。

陆地水量平衡研究表明,在大尺度上,生态系统

年实际蒸散量(*AET*)等于年降水量(*PR*)减去年地表径流量(*RN*)和年地下渗流量(*PE*)(Seller, 1965)。基于这个水量平衡的一般公式,假设  $AET = \eta \times PR$ , 并让  $\eta$  分别为 0.5, 0.8 和 1.0, 同时由  $T = t + 273.15$  把摄氏温度  $t$ ( $^{\circ}\text{C}$ )转换为热力学温度  $T$ ( $\text{K}$ )。这样,我们可以把 Whittaker 的全球植被类型的分布格局与年均降水量(*PR*)和年均温度( $t$ )之间的关系转换为植被类型的分布格局与年均实际蒸散量(*AET*)和年均热力学温度( $T$ )的关系。根据本文给出的方程,我们能在理论上计算全球植被类型的组织有序度。结果见图 1 和表 2。

由图 1 和表 2 知道,在全球尺度上,植被的组织有序度的最高值出现在热带雨林。在  $\eta$  分别为 1.0, 0.8 和 0.5 的情况下,  $\ln OO V$  分别是  $2.7105 \times 10^{33}$ ;  $2.1684 \times 10^{33}$  和  $1.3553 \times 10^{33}$ 。由经验知道,在热带雨林,年降水量全部用于生态系统的蒸腾和蒸发( $\eta = 1.0$ )是不可能的,但生态系统的蒸腾和蒸发量( $\eta = 0.5$ )高于 50% 是可能的。因此,全球植被的组织有序度( $\ln OO V$ )的最高值是介于  $1.3553 \times 10^{33}$  和  $2.7105 \times 10^{33}$  之间的。在热带雨林,假定生态系统的实际蒸腾和蒸发量最高能达到年降水量的 80% ( $\eta = 0.8$ ),那么,全球植被的组织有序度( $\ln OO V$ )的最

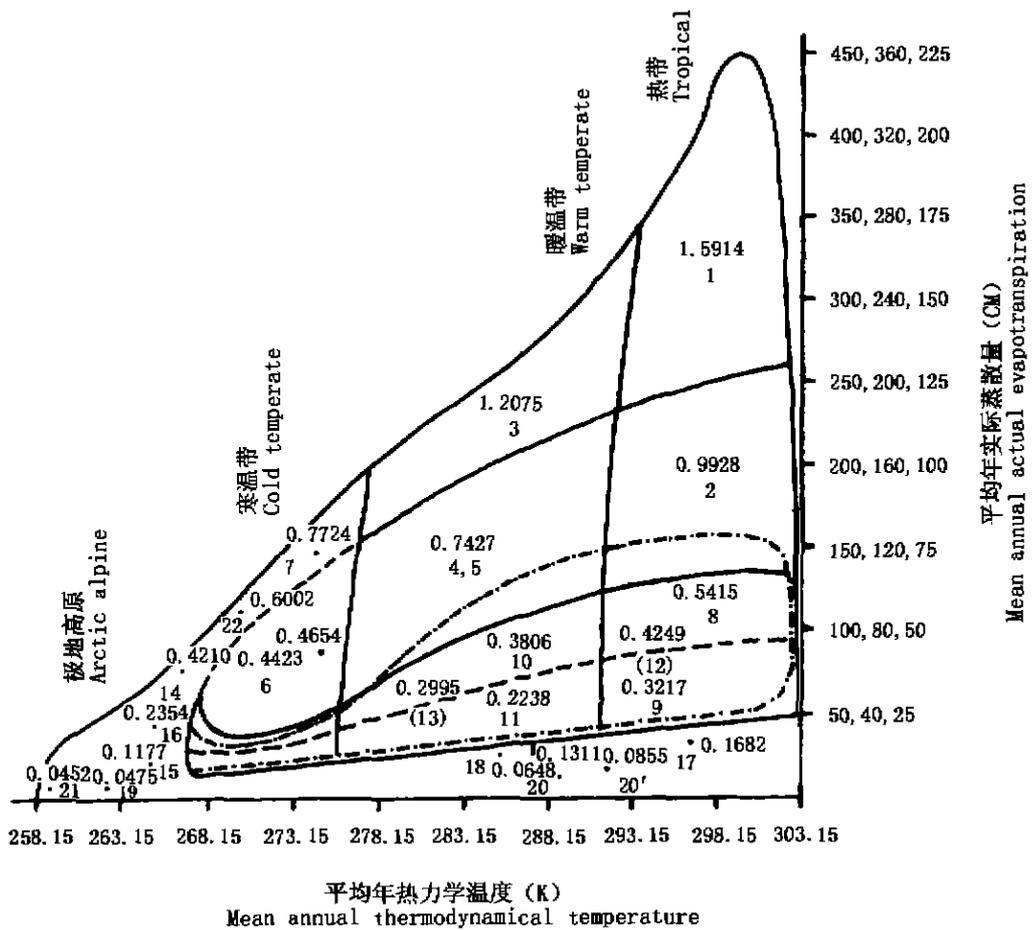


图1 全球植被类型的组织有序度  
Fig. 1 The organizational order of vegetation types on the Global scale

图1的绘制基于Whittaker的全球尺度植被类型的分布格局与年均降水量和年均温度的关系图 Fig. 1 is based on the pattern of world biome in relation to climatic humidity and temperature, in which Whittaker presented his results (Whittaker, 1975)

横坐标轴是年均热力学温度  $T(K)$ ,  $T = t + 273.15$ ,  $t(°C)$  是年均摄氏温度; 3个纵坐标轴分别是当  $\eta$  为 1.0, 0.8 和 0.5 时由  $AET = \eta \times PR$  计算出的年均实际蒸散量  $AET(cm)$ ,  $PR$  是年均降水量  $(cm)$  The horizontal axis describes the mean annual thermodynamical temperature  $T(K)$ , where  $T = t + 273.15$ , and  $t$  is the mean annual centigrade temperature; all three vertical axes indicate the mean annual actual evapotranspiration  $AET(cm)$ , which are calculated according to  $AET = \eta \times PR$  where  $\eta$  is equal to 1.0, 0.8, 0.5 respectively and  $PR$  means the mean annual precipitation  $(cm)$

图中数字 1, 2, ..., 22 代表不同的植被类型 In Fig. 1, the numbers 1, 2, ..., and 22 represent the different biome types: 1. 热带雨林 Tropical rainforest 2. 热带季雨林 Tropical seasonal forest 3. 温带雨林 Temperate rainforest 4. 温带落叶林 Temperate deciduous forest 5. 温带常绿林 Temperate evergreen forest 6. 泰加林 Taiga 7. 热带亚高山矮林 Elfinwood 8. 热带疏林 Tropical broadleaf woodland 9. 热带刺灌丛 Tropical scrub 10. 温带疏林 Temperate woodland 11. 温带灌丛 Temperate shrubland 12. 热带萨王纳 Savanna 13. 温带草原 Temperate grassland 14. 高山矮林 Alpine shrubland 15. 高山草地 Alpine grassland 16. 冻原 Tundra 17. 暖温带半荒漠 Warm semi-desert 18. 寒温带半荒漠 Cool semi-desert 19. 北极高山半荒漠 Arctic-alpine semi-desert 20. 荒漠 True desert 21. 北极高山荒漠 Arctic-alpine desert 22. 寒温带沼泽 Cool temperate bog 6' 和 20' 是 Santa Catalina 山植被梯度中的泰加林和荒漠 While the numbers 6' and 20' respectively refer to Taiga and desert situated in the vegetation transition of the Santa Catalina Mountains described by Whittaker

图中标出了在  $\eta = 0.8$  时植被类型的组织有序度  $(\ln OOV)$  的平均值 We can see in Fig. 1 the average value of the organizational order of vegetation types  $(\ln OOV)$  where  $\eta = 0.8$  with regard to any vegetation types

由于 Whittaker 没给出所有的植被类型的分布范围, 对于这些植被类型, 我们在图 1 中标出一个点, 根据点的坐标计算植被类型的组织有序度  $(\ln OOV)$  值 For which the scope of distribution is unknown to us due to the silence of Whittaker in his presentation, a point has been marked in Fig. 1 and the value of the organizational order of the vegetation type corresponding to this point can be calculated based on its coordinates

在图 1 中, 植被的组织有序度  $(\ln OOV)$  值应再乘以  $10^{33}$  In Fig. 1, each value of the organizational order of vegetation types should be multiplied by  $10^{33}$

表 2 全球植被类型的组织有序度  
Table 2 The organizational order of global vegetation types

序号 No.	ln OOV											
	η = 1.0				η = 0.8				η = 0.5			
	Average	Min	Max	SD	Average	Min	Max	SD	Average	Min	Max	SD
1	1.4571	1.9892	2.7105	0.3112	1.5914	1.1657	2.1684	0.2489	0.9946	0.7286	1.3553	0.1556
2	1.1535	0.7806	1.5514	0.2036	0.9928	0.2645	1.2411	0.1628	0.5767	0.3903	0.7757	0.1018
3	1.5094	1.0187	2.0930	0.2231	1.2075	0.8150	1.6744	0.1785	0.7547	0.5093	1.0465	0.1116
4	0.9283	0.3801	1.4311	0.2233	0.7427	0.3041	1.1449	0.1787	0.4642	0.1900	0.7156	0.1117
5	0.9283	0.3801	1.4311	0.2233	0.7427	0.3041	1.1449	0.1787	0.4642	0.1900	0.7156	0.1117
6	0.5529	0.2536	0.9634	0.1715	0.4423	0.2029	0.7707	0.1372	0.2764	0.1268	0.4817	0.0858
6'	0.5817	*	*	*	0.4654	*	*	*	0.2909	*	*	*
7	0.9655	*	*	*	0.7724	*	*	*	0.4828	*	*	*
8	0.6769	0.5266	0.8168	0.0757	0.5415	0.4213	0.6534	0.0606	0.3384	0.2633	0.4084	0.0378
9	0.4021	0.2354	0.5608	0.0849	0.3217	0.1883	0.4486	0.0679	0.2010	0.1177	0.2804	0.0425
10	0.4758	0.1890	0.7646	0.1448	0.3806	0.1512	0.6117	0.1158	0.2379	0.0945	0.3823	0.0724
11	0.2797	0.1012	0.5097	0.0932	0.2238	0.0810	0.4078	0.0746	0.1399	0.0506	0.2549	0.0466
12	0.5312	0.2354	0.8168	0.1592	0.4249	0.1883	0.6534	0.1273	0.2656	0.1177	0.4084	0.0796
13	0.3744	0.1012	0.7646	0.1556	0.2995	0.0810	0.6117	0.1245	0.1872	0.0506	0.3823	0.0778
14	0.5262	*	*	*	0.4210	*	*	*	0.2631	*	*	*
15	0.1471	*	*	*	0.1177	*	*	*	0.0736	*	*	*
16	0.2942	*	*	*	0.2354	*	*	*	0.1471	*	*	*
17	0.2102	*	*	*	0.1682	*	*	*	0.1051	*	*	*
18	0.1639	*	*	*	0.1311	*	*	*	0.0819	*	*	*
19	0.0594	*	*	*	0.0475	*	*	*	0.0297	*	*	*
20	0.0810	*	*	*	0.0648	*	*	*	0.0405	*	*	*
20'	0.1069	*	*	*	0.0855	*	*	*	0.0535	*	*	*
21	0.0452	*	*	*	0.0362	*	*	*	0.0226	*	*	*
22	0.7502	*	*	*	0.6002	*	*	*	0.3751	*	*	*

在表中, 序号 1, 2, ..., 22 代表不同的植被类型与图 1 相同 The different vegetation types indicated by the serial number 1, 2, ..., 22 in the table are the same as those in Fig. 1

Average 代表平均值, Min 代表最小值, Max 代表最大值, SD 代表标准差 Min. for the minimum, Max. for the maximum, and SD for standard deviation

表中对没有分布范围的植被类型, 其 "Average" 项填入图 1 中标记点的植被的组织有序度 (ln OOV), 其 Min, Max 和 SD 项无法计算, 故以符号 "\*" 代表 With regard to any vegetation types for which the scope of distribution is unknown to us, its "Average" has been marked as the value of the organizational order of vegetation (ln OOV) of the selected point in Fig. 1, and its Min., Max., and SD have been indicated by an asterisk "\*" because they cannot be calculated

表中的 ln OOV 值应再乘以 10<sup>33</sup> All values for in the table should be multiplied by 10<sup>33</sup>

高值应该为  $2.1684 \times 10^{33}$ 。

植被的组织有序度的最低值出现在荒漠和北极高山荒漠。经验研究表明 (Whittaker, 1975), 当年降雨量低于 2 cm 时, 亚热带荒漠已没有植被分布。根据 Whittaker (1975) 的著作, 在图 1 中年降雨量低于 2 cm 的亚热带荒漠上任取一点 (在本文中, 我们选取点的坐标为  $PR = 2 \text{ cm}$  和  $T = 293.15 \text{ K}$ ), 这样, 在年降水量全部用于生态系统的蒸腾和蒸发时 (即  $\eta = 1.0$ ), ln OOV 为  $0.0123 \times 10^{33}$ ; 当  $\eta = 0.8$  时, ln OOV 为  $0.0099 \times 10^{33}$ ; 当  $\eta = 0.5$  时, ln OOV 为  $0.0062 \times 10^{33}$ 。由计算知道, 全球植被类型的组织有序度 (ln OOV) 的最低值不可能高于  $0.0123 \times 10^{33}$ 。事实上, 在亚热带荒漠上, 生态系统的蒸腾和蒸发低于年

降水量的 50% 是可能的, 再考虑到 OOV 和 T 之间存在反比关系, 我们能推测, 全球植被的组织有序度 (ln OOV) 的最低值低于  $0.0062 \times 10^{33}$  是可能的。

在图 1 和表 2 中, Whittaker (1975) 所归纳的 5 个植被梯度也是显而易见的。(1) 从温带雨林经过温带落叶林 → 温带常绿林 → 温带疏林 → 温带灌丛 → 温带半荒漠 → 荒漠, ln OOV 分别为  $1.2075 \times 10^{33} \rightarrow 0.7427 \times 10^{33} \rightarrow 0.3806 \times 10^{33} \rightarrow 0.2238 \times 10^{33} \rightarrow 0.1311 \times 10^{33} \rightarrow 0.0648 \times 10^{33}$ 。它对应了 Whittaker 的沿着干旱度增加的梯度从阿巴拉契亚山地的中生湿润森林西到美国南部荒漠的植被梯度。(2) 热带雨林 → 热带季节林 → 热带疏林 → 热带刺灌丛 → 热带半荒漠 → 荒漠, ln OOV 由  $1.5914 \times 10^{33} \rightarrow 0.9928 \times 10^{33} \rightarrow$

$0.5415 \times 10^{33} \rightarrow 0.3217 \times 10^{33} \rightarrow 0.1682 \times 10^{33}$  降低为  $0.0648 \times 10^{33}$ 。它对应了 Whittaker 的沿着干旱度增加从南美热带雨林到荒漠的植被梯度。(3) 热带雨林  $\rightarrow$  温带雨林  $\rightarrow$  热带亚高山矮林  $\rightarrow$  高山矮林  $\rightarrow$  高山草地,  $\ln OOV$  为  $1.5914 \times 10^{33} \rightarrow 1.2075 \times 10^{33} \rightarrow 0.7724 \times 10^{33} \rightarrow 0.4210 \times 10^{33} \rightarrow 0.1177 \times 10^{33}$ 。它对应了 Whittaker 的沿着海拔高度增加的从南美热带雨林到高山带的植被梯度。(4) 热带季节林  $\rightarrow$  亚热带季节林  $\rightarrow$  温带落叶林  $\rightarrow$  温带常绿林  $\rightarrow$  泰加林  $\rightarrow$  北极冻原,  $\ln OOV$  依次变化为  $0.9928 \times 10^{33} \rightarrow 0.7427 \times 10^{33} \rightarrow 0.4423 \times 10^{33} \rightarrow 0.2354 \times 10^{33}$ 。它对应了 Whittaker 的沿着温度降低的梯度从热带季节林北到北极冻原的植被梯度。(5) 泰加林  $\rightarrow$  荒漠,  $\ln OOV$  由  $0.4654 \times 10^{33}$  降低为  $0.0855 \times 10^{33}$ , 它对应了 Whittaker 所指的 Santa Catalina 山的植被梯度。

可以看出, 基于演绎方法的全球植被的组织有序度格局与 Whittaker 的归纳-经验系统有以下不同之点:

1) 由  $AET$  和  $T$  构成的约简的相空间不是简单的牛顿空间, 而是空间的性质受在其中分布的物质影响的场空间。在同一的热力学量纲下, 相空间中一点唯一对应于  $\ln OOV$  的一个值。 $AET$  和  $T$  二维热力学相空间除了标示植被类型的分布界线, 在直观上展示植被类型的分布格局之外, 还有利于从统计热力学角度认识全球尺度植被类型存在和变化的内在动力。

2) 在把 Whittaker 的植被格局纳入  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间时, 该空间被分割成 22 个区域。在相空间中纳入其它植被类型分布的经验格局时, 相空间被分割成另一些离散区域。在这些区域中,  $\ln OOV$  呈非线性变化, 并与尺度相关。事实上, 作为一种极限情况, 在不存在植被类型分布时在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间上, 度量  $\ln OOV$  并不无意义。此时,  $\ln OOV$  反映了陆地蒸发向环境释出熵的效率和产生多样潜在生态学复杂格局的能力。由讨论这种极限情况, 我们不仅增进了对陆地植被产生的初始条件的理解, 甚至对地球上无机世界与生命世界之间的过渡也能产生透视。基于演绎方法的全球植被的组织有序度格局是对植被格局有序性的一般性认识, 其意义不但在于很好地回答“什么地方有什么植被?”, 而且有助于在不同尺度上回答“在一个地方为什么存在某种植物?”。

3) 归纳-经验系统是数据来源不同、带有个人经验烙印的分类结果。在这些彼此独立的分类结果之

间, 不存在同一的量纲关系和可比性。试图基于一些彼此独立的分类建立起一般性的归纳-经验系统, 这是相当困难的。事实上, 尽管 Whittaker 的系统是建立在 Holdridge 的系统基础之上的 (Whittaker, 1975), 但是, 在两个归纳-经验系统之间并不存在包含或替代的关系。在植被和气候之间建立关系的众多努力中, 存在了半个多世纪的 Holdridge 系统仍然是最优秀的成果之一 (Levin, 1999)。

不管怎样, 在把归纳-经验系统纳入基于演绎方法的植被的组织有序度格局之后, 局势就发生了根本性的变化。在同一的热力学量纲下, 不同的归纳-经验系统仅是不同的经验观测数据, 基于归纳-经验系统的计算结果已不再是一些孤立的分类了, 在这些不同结果之间的比较是允许的。显而易见, 在统一的热力学框架下, 比较不同归纳-经验系统的结果不仅有益于理解全球植被的有序性质, 而且对在全球尺度上建立客观、准确的植被分类系统也具有理论和实践意义。

### 3.2 全球植被的组织有序度梯度

假如在图 1 中任取一点  $O$  作为全球植被的组织有序度梯度的参考起点 (在本文中我们选取的点  $O$  的坐标值是  $T_0 = 297.28 \text{ K}$  和  $AET_0 = 355.26 \text{ cm}$ ), 根据方程和一般条件, 在图 1 中, 我们可以准确计算出以点  $O$  为起点的全球植被的组织有序度梯度的全部种类。结果见图 2 和表 3。

由图 2 和表 3 知道在, 在全球尺度上, 作为表 1 所归纳的一般热力学条件的一个子集, 以  $O$  为起点全球植被的组织有序度梯度包含 3 组、11 类和 31 种。在第一组中 (与表 1 的组 3 对应), 只存在 1 个类型和 1 种梯度, 它表达了全球植被的组织有序度在保持不变时的情况。在第二组中 (与表 1 的组 4 对应), 存在 5 个类型和 25 种梯度, 它表达了在全球尺度上植被由有序向无序变化的情况。在第三组中 (与表 1 的组 5 对应), 存在 5 个类型和 5 种梯度, 它表达了在全球尺度上植被由无序向有序变化的情况。

理论结果具有以下性质:

1) 在  $AET$  和  $T$  二维热力学相空间中, 第一组的全部相点分布在样带  $l_0$  上。以点  $O$  为圆心, 顺时针由 0 度转动  $l_0$ ,  $l_0$  扫过第二组中 5 个类型和 25 个梯度的相点; 连续顺时针转动  $l_0$  到 360 度,  $l_0$  扫过第三组中 5 个类型和 5 个梯度的相点。在相空间中, 移动点  $O$  的位置, 根据推导的方程和一般条件, 可以准确计算出以相空间中任意点为起点包含 3 组 11

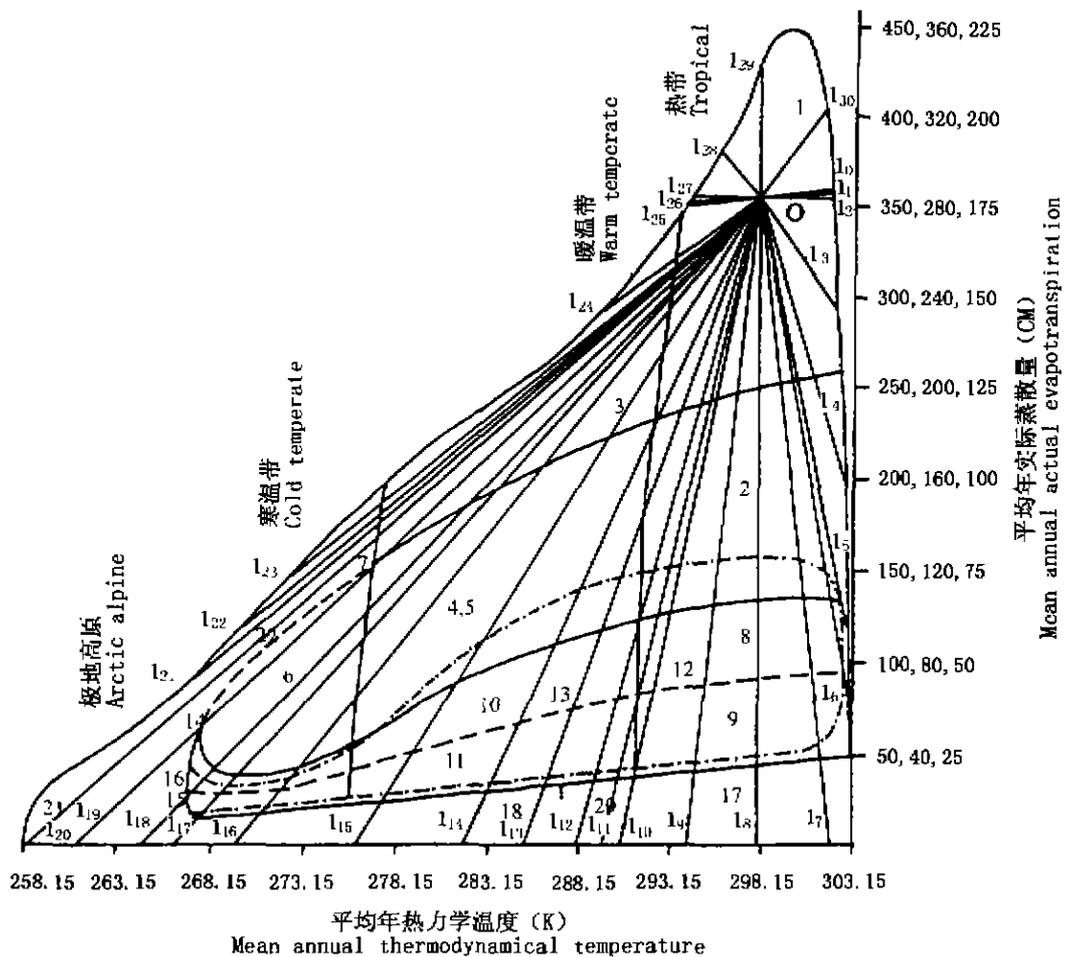


图 2 全球植被的组织有序度梯度

Fig. 2 The gradients of the organizational order of global vegetation

图 2 的绘制基于图 1, 图中  $l_1, l_2, \dots, l_{30}$  代表以 O 为起点全球植被的组织有序度梯度样带 Fig. 2 is based on Fig. 1;  $l_1, l_2, \dots, l_{30}$  in Fig. 2 respectively represent the transect of the gradients of the organizational order of global vegetation types, with point O as the starting point

1-22: 同图 1 See Fig. 1

类多个全球尺度的植被的组织有序度梯度。可以看出, 推导的方程和一般条件, 在图 2 中具有普适性。

2) 植被的组织有序度梯度与植被外貌的变化趋势是一致的。在热带雨林内部, 样带植被的组织有序度梯度较小。以样带  $l_0$  为例, 在  $\eta = 1.0$  时,  $\ln OOV'$  为  $-0.4326 \times 10^{33}$ ; 在  $\eta = 0.8$  时,  $\ln OOV'$  为  $-0.3461 \times 10^{33}$ ; 在  $\eta = 0.5$  时,  $\ln OOV'$  为  $-0.2163 \times 10^{33}$ 。当植被类型由热带雨林向其它植被类型变化时, 样带植被的组织有序度梯度增加; 在植被类型由热带雨林向荒漠变化时, 样带植被的组织有序度梯度最大。在  $\eta = 1.0$  时,  $\ln OOV'$  为  $-2.1506 \times 10^{33}$ ; 在  $\eta = 0.8$  时,  $\ln OOV'$  为  $-1.7205 \times 10^{33}$ ; 在  $\eta = 0.5$  时,  $\ln OOV'$  为  $-1.0753 \times 10^{33}$ 。可以看出, 在植被类型由热带雨林向荒漠变化时, 植被的组织有序度梯度是介于  $-1.0753 \times 10^{33}$  和  $-2.1506 \times 10^{33}$  之间的。

3) 在 Whittaker (1975) 提出的 5 个全球尺度的植被梯度样带中, 沿着干旱度增加从南美热带雨林到荒漠的植被梯度, 与 31 个梯度中的第九个相当, 样带为  $l_9$ ; 沿着海拔高度增加从南美热带雨林到高山带的植被梯度, 与 31 个理论计算梯度中的第二十一一个相当, 样带为  $l_{20}$ 。在相空间中适当移动点 O, 可以在理论上准确计算出 Whittaker 的其它 3 个经验植被梯度。由此可见, 经验结果是包含在理论推测之中的。

4) 与经验归纳的方法不同, 理论计算的植被的组织有序度梯度是基于推导的统计热力学模型之上的。在不同的尺度上, 由于植被类型不同, 植被的组织有序度梯度也是不同的, 但植被的组织有序度梯度的分类和分组是不因此而改变的。事实上, 只要在符合热力学量纲的相空间上存在确定尺度的植被

表3 全球植被的组织有序度梯度  
Table 3 The gradients of the organizational order of global vegetation

组 Group	类型 Type	一般条件 General the- modynamic conditions	样带 Transect	在样带上的植被类型 Vegetation types in the transect	$\ln OOVI'$	$\ln OOVI_2'$	$\ln OOVI_3'$			
3	1	$AET = b \times T$	$l_3$	1	0.0000	0.0000	0.0000			
	1	$AET \uparrow \cdot T \uparrow \cdot AET < b \times T$	$l_1$	1	-0.0152	-0.0122	-0.0076			
			$l_2$	1	-0.0281	-0.0225	-0.0140			
	2	$AET = C \cdot T^A$	$l_1$	1	-0.4058	-0.3246	-0.2029			
			$l_4$	1,2	-1.0018	-0.8014	-0.5009			
			$l_3$	1,2,8	-1.4404	-1.1523	-0.7202			
			$l_6$	1,2,8,12,9	-1.7246	-1.3797	-0.8623			
	3	$AET \downarrow \cdot T \uparrow$	$l_7$	1,2,8,12,9,17,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753			
			$l_8$	1,2,8,12,9,17,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753			
			$l_9$	1,2,8,12,9,17,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753			
$l_{10}$			1,2,8,12,9,18,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753				
$l_{11}$			1,2,8,12,11,18,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753				
$l_{12}$			1,2,10,13,11,18,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753				
4	$AET \downarrow \cdot T = C$	$l_{13}$	1,2,4,5,10,13,11,18,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753				
		$l_{14}$	1,4,5,10,13,11,18,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753				
		$l_{15}$	1,3,4,5,10,13,11,18,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753				
		$l_{16}$	1,3,4,5,6,10,13,11,18,20	-2.1506	-1.7205	-1.0753				
		5	$AET \downarrow \cdot T \downarrow \cdot AET < b \times T$	$l_{17}$	1,3,4,5,6,10,13,11,19	-2.1506	-1.7205	-1.0753		
				$l_{18}$	1,3,4,5,6,10,13,15,19	-2.1506	-1.7205	-1.0753		
				$l_{19}$	1,3,6,16,15,19	-2.1506	-1.7205	-1.0753		
				$l_{20}$	1,3,7,22,14,21	-2.1506	-1.7205	-1.0753		
				$l_{21}$	1,3,7,22,14	-1.5768	-1.2614	-0.7884		
				$l_{22}$	1,3,7,22	-1.3530	-1.0824	-0.6765		
		4	$AET \downarrow \cdot T \downarrow \cdot AET < b \times T$	$l_{23}$	1,3,7	-1.1881	-0.9505	-0.5940		
				$l_{24}$	1,3	-0.4732	-0.3786	-0.2366		
				$l_{25}$	1	-0.3413	-0.2730	-0.1706		
				1	$AET \downarrow \cdot T \downarrow \cdot AET > b \times T$	$l_{26}$	1	0.0140	0.0112	0.0070
$l_{27}$	1					0.0272	0.0218	0.0136		
5	$AET^A \cdot T \downarrow$			$l_{28}$	1	0.1612	0.1290	0.0806		
				4	$AET \uparrow \cdot T = C$	$l_{29}$	1	0.4326	0.3461	0.2163
						$l_{30}$	1	0.2730	0.2184	0.1365

表中第一栏和第二栏数字 1, ..., 5 代表基于推导的一般条件对 31 个全球植被的组织有序度梯度的分类,其生态学意义与表 1 相同;第三栏是推导的一般条件,其与表 1 相同;第四栏符号  $l_1, l_2, \dots, l_{30}$  代表以 O 为参考起点全球植被的组织有序度梯度的样带;第五栏数字 1, 2, ..., 22 代表每条样带经过的植被类型,它与图 1 相同;第六栏、第七栏和第八栏内  $\ln OOVI', \ln OOVI_2'$  和  $\ln OOVI_3'$  表示在  $\eta = 1.0, \eta = 0.8$  和  $\eta = 0.5$  时以结束点与参考起点 O 的  $\ln OOVI$  的差值量度的  $\ln OOVI'$ 。表中的  $\ln OOVI'$  值应再乘以  $10^{11}$ 。The numbers of 1, ..., 5 in the first and second columns in the table respectively represent the 31 classifications of transects of the gradients of the organizational order of vegetation on the global scale based on the general thermodynamic conditions deduced; the general thermodynamic conditions are listed in the third column; the symbols  $l_1, l_2, \dots, l_{30}$  in the fourth column respectively represent the transects of the gradients of the organizational order of the world vegetation with the O point as the reference starting point; the numbers 1, 2, ..., 22 in the fifth column respectively represent the vegetation types crossed by every transects and are the same as those in the Fig. 1;  $\ln OOVI', \ln OOVI_2'$  and  $\ln OOVI_3'$  in the sixth, seventh and eighth columns are the difference of  $\ln OOVI$  between those at the ending point and at the reference starting point O where  $\eta = 1.0, \eta = 0.8$  and  $\eta = 0.5$ . The value of  $\ln OOVI'$  in the table should be multiplied by  $10^{11}$ .

类型分布格局,根据本文推导的方程和一般条件,就可以准确地计算出植被的组织有序度梯度的所有个数。这种前后一贯的全球植被的有序性质的讨论,在经验归纳方法中是不可能的。

#### 4 结 语

在传统生态学中,生态学家一般是基于归纳分类的方法来研究植被格局的规律性的。在经验归纳

的植被格局中,生物和环境因子之间不符合同一的量纲。经验归纳在分类植被格局的同时,在同一尺度或不同尺度的植被格局之间也划定了不可跨越的界线,把由生物和环境多尺度过程决定的整体自然格局割裂为由个别因子决定的孤立的主观性格局。

在本项研究中,由于引入了统计热力学概念,在同一的热力学量纲下,生物和环境因子不再是一些对立的事件,而是共同以熵变值相加的方式影响植

被格局的有序性质。基于几个基本假设,我们推导出植被的组织有序度方程。根据方程,相应地推导出植被及其组织有序度梯度存在的一般热力学条件。在 Whittaker 的全球植被类型的分布格局与年均降水量和年均温度之间的关系基础上,由理论计算出与经验相一致、并且具有一般性的全球尺度植被的组织有序度格局。这些研究结果将有助于理解大尺度植被格局的形成和演化。

### 参 考 文 献

- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 2nd ed. Sunderland: Sinauer. 884 ~ 912.
- Crawley, M. J. 1997. Plant ecology. 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publication. 475 ~ 479.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, **137**: 27 ~ 49.
- Currie, D. J. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, **329**: 326 ~ 327.
- Franzle, O. 1994. Thermodynamic aspects of species diversity in tropical and ectropical plant communities. *Ecological Modelling*, **75/76**: 63 ~ 70.
- Holdridge, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, **105**: 367 ~ 368.
- Jørgensen, S. E. 1997. Intergration of ecosystem theories: a pattern. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 75 ~ 164.
- Levin, S. A. 1999. Fragile dominion. Reading, Massachusetts: Helix Books. 57, 70 ~ 72.
- May, R. M. 1986. The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, **67**: 1115 ~ 1126.
- Naveh, Z. & A. S. Lieberman. 1984. Landscape ecology: theory and application. New York: Springer-Verlag. 356.
- Nichols, G. & I. Prigogine. 1977. Self-organization in non-equilibrium system. New York: Wiley. 491.
- O'Neill, R. V., D. L. DeAngelis, J. B. Waide & T. F. Allen. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton: Princeton University Press. 253.
- Rosenzweig, M. L. 1967. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *The American Naturalist*, **102**: 67 ~ 74.
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge University Press. 9 ~ 49.
- Schneider, E. D. & J. J. Kay. 1994. Complexity and thermodynamics: towards a new ecology. *Future*, **26**: 626 ~ 647.
- Seller, W. D. 1965. Physical climatology. Chicago: University of Chicago Press. 272.
- Svirezhev, Y. & A. Svirejeva-Hopkins. 1997. Diversity of the biosphere. *Ecological Modelling*, **97**: 145 ~ 146.
- Ulanowicz, R. E. 1997. Ecology: the ascendent perspective. New York: Columbia University Press. 104 ~ 119.
- Weber, B. H., D. J. Depew & J. D. Smith. 1988. Entropy, information and evolution: new perspective on physical and biological evolution. Cambridge: MIT Press. 178.
- Whittaker, R. H. 1975. Communities and ecosystems 2nd ed. New York: MacMillan. 135 ~ 168.
- Whittaker, R. H. 1978. (translated by Wang, B. S. (王伯森). 1986). Ordination of plant communities. Beijing: Science Press. 5 ~ 41. (in Chinese)
- Wu, J. G. (邬建国). 1991. Dissipative structure, hierarchy theory and ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **2**: 181 ~ 186. (in Chinese)
- Wu, J. G. & S. A. Levin. 1994. A spatial patch dynamic modeling approach to pattern and process in an annual grassland. *Ecological Monographs*, **64**: 447 ~ 464.
- Wu, J. G. & W. Gao. 1995. Spatial patterns of species richness: a hierarchical perspective. *Chinese Biodiversity (生物多样性)*, **3** (Suppl.): 12 ~ 21.
- Wu, J. G. & O. L. Loncki. 1995. From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology*, **70**: 439 ~ 466.
- Wu, J. G. (邬建国). 1996. Paradigm shift in ecology. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **16**: 449 ~ 460. (in Chinese)
- Wu, J. G. 1999. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, **25**: 367 ~ 380.
- Wu, J. G. (邬建国). 2000. Landscape ecology: pattern, process, scale and hierarchy. Beijing: China Higher Education Press. 2 ~ 13, 68 ~ 71. (in Chinese)

责任编辑: 马克平 责任编辑: 张丽赫