

# 環境生態學書 - 永續社

## 第4章 群落生態學



在探討了族群層次的動態與交互作用後，生態學的研究尺度進一步擴大至由多個物種族群所構成的集合體，即群落。群落生態學的核心在於理解生活在同一時空範圍內的不同生物物種，如何透過複雜的網絡關係共存，並形成具有特定結構與功能的整體。這個層次的研究跳脫了單一族群的增長與調節，轉而關注物種多樣性的模式、物種間的競爭與共生關係、以及整個群落在時間序列上的發展與演替過程。群落並非隨機的物種集合，而是經過長期生態與演化篩選後，物種間形成緊密連結的機能性單元。

群落的結構可以從物種組成、空間配置以及物種間的營養關係等多個面向進行分析。物種多樣性是衡量群落結構的一個基本指標，它不僅包含物種數目的多寡（豐富度），也考量各物種相對數量是否均勻（均勻度）。在空間上，無論是森林的垂直分層，或是潮間帶的水平帶狀分布，都反映了生物對環境資源的利用與分割策略，以減少競爭並促進共存。此外，關鍵物種，如優勢種或基石物種，對維持群落結構與功能穩定性具有不成比例的巨大影響，其消失可能引發連鎖反應，導致群落組成發生劇變。

群落的動態變化主要體現於生態演替。無論是發生在從未有過生物定居的裸地上的初級演替，或是發生在原有群落遭受干擾破壞後基底上的次級演替，都是一個物種組成和群落結構隨時間有方向、有順序的變化過程。演替推動著群落從簡單、不穩定的狀態，逐步發展至相對複雜、穩定的頂極群落階段。然而，頂極群落並非

靜止不變的終點，它仍會受到自然干擾與環境變遷的影響，呈現動態平衡的特徵。理解演替的機制與路徑，對於受損生態系統的復育與管理具有重要的指導意義。

當代群落生態學面臨的重大挑戰之一，是評估人類活動對自然群落的深遠影響。棲息地的喪失與破碎化直接削減了物種生存的空間，並阻隔了族群間的基因交流；外來入侵種的引入可能排擠本地種，改變原有的種間關係與營養結構；環境污染則可能從生理層面影響物種存活，進而篩選出耐受性物種，導致群落組成趨向單一化。這些人為驅動的變化往往在短時間內劇烈發生，超越了許多物種的自然適應與演化速率，從而對群落的完整性與生物多樣性構成嚴重威脅。因此，群落生態學的知識不僅是理解自然世界的基礎，更是制訂有效保育與永續管理策略不可或缺的科學依據。



## 4.1 群落的概念與特徵

在生態學的研究範疇中，群落生態學佔據著承上啟下的關鍵位置。它承接了族群生態學對單一物種族群動態的探討，並將視野擴展至多物種的集合體，同時為理解更大尺度的生態系統功能與生物地球化學循環奠定基礎。群落並非物種的隨機堆砌，而是經過長期生態與演化過程篩選、具有特定結構與功能的生物集合。這些生物在特定的時間與空間範圍內，透過複雜的交互作用彼此連結，並與非生物環境緊密互動，形成一個具有整體特性的生命單元。研究群落生態學，即是探究這份複雜性背後的組織原則、動態變化及其背後的驅動機制。

群落的界定往往具有操作性的色彩，其邊界可依據研究目的與尺度而有所調整。小至一棵倒木上共存的真菌、昆蟲與微生物，大至一片廣闊草原或森林中的所有生物，均可視為一個群落。然而，無論尺度大小，一個成熟的群落通常展現出若

千可辨識的特徵。其中，物種組成是群落最基礎的屬性，指的是構成該群落的所有物種名錄及其相對多寡。不同物種在群落中的地位並不相同，有些物種數量龐大、生物量高或活動力強，對群落的結構與環境具有主導性影響，被稱為優勢種；有些物種雖然數量不多，但其存在與否卻對整個群落的結構和物種多樣性有著不成比例的巨大影響，這類物種則被稱為基石物種。

除了物種組成，群落的結構特徵亦表現在空間與營養兩個層面。空間結構包括垂直分層與水平格局。在森林群落中，垂直分層現象尤為明顯，從高大的林冠層、灌木層、草本層到地被層與地下根系層，每一層都提供了不同的微棲地，棲息著適應各層環境條件的特有動植物。水平格局則可能呈現均質、隨機或鑲嵌狀的分布，這通常與環境因子的梯度變化、物種間的競爭排斥或干擾歷史有關。營養結構則反映了能量與物質在群落中流動的路徑，透過交錯複雜的食物網，將生產者、消費者和分解者緊密聯繫在一起。

物種多樣性是衡量群落特徵的一個核心指標，它不僅僅是物種數目的簡單計數，更包含了物種均勻度與豐富度的綜合考量。高物種多樣性的群落通常被認為具有較高的穩定性與恢復力，因為功能冗餘的存在使得當某些物種消失時，其生態功能可能由其他物種部分替代，從而緩衝了環境變動或干擾所帶來的衝擊。然而，多樣性與穩定性的關係並非絕對線性，其背後涉及食物網結構、物種間交互作用的強度與類型等更複雜的機制。理解影響物種多樣性的因子，如緯度、環境異質性、干擾頻率與歷史等，是預測群落如何回應全球變遷的關鍵。

群落並非靜止不變的實體，它隨時間而動態變化的過程稱為生態演替。無論是從裸露岩地開始的初級演替，或是在火災、砍伐跡地上開始的次級演替，群落都會經歷一系列可預測的物種組成與結構更替階段。早期先驅物種改造環境，為後續物種的遷入創造條件，最終可能導向一個與當地氣候條件相對應的、結構穩定的頂極群落。然而，頂極群落的觀念也已從單一穩態，發展為理解其可能是一種動態平衡，或在不同尺度下存在多種穩態。人類活動已成為當今驅動群落變化最強大的力量之一，棲地破壞、汙染、氣候變遷及外來種入侵，正以前所未有的速率與規模改變著全球群落的組成與功能，使得群落生態學的研究在生物多樣性保育與生態系管理上顯得日益迫切而重要。

#### 4.1.1 群落的定義與組成

在生態學的研究範疇中，群落是一個核心且關鍵的層級，它指的是在特定時間與空間範圍內，由不同物種的生物族群所組成的集合體。這些生物並非隨機聚集，而是透過複雜的交互作用，形成一個具有特定結構和功能的生態單元。群落的概念強調的是生物層面的組合，它存在於一個具體的物理環境中，但與生態系統的概念有所區別；後者更著重於生物群落與其非生物環境之間的整體性互動與能量物質交

換。因此，理解群落的定義與組成，是分析更高層級生態過程，如能量流動、養分循環和生態演替的基礎。

群落的組成可以從兩個主要面向來剖析：物種組成與物種多樣性。物種組成指的是構成該群落的所有生物種類的清單，這是最基本的描述。然而，僅有物種名錄並不足以完整刻劃一個群落，因為不同物種在群落中的相對重要性存在顯著差異。因此，生態學家進一步引入物種多樣性的概念，它同時考量了物種的豐富度（即物種數目）以及均勻度（即各物種個體數或生物量的分配是否平均）。一個物種數目多且各物種數量分布均勻的群落，其物種多樣性較高。此外，群落的組成並非靜態，它會隨著時間（如季節變化、演替）和空間（如環境梯度）而動態變化。

除了物種清單與多樣性，群落的組成還體現在物種之間的交互作用網絡上。這些交互作用包括競爭、捕食、寄生、共生等，它們深刻地塑造了群落的結構與動態。例如，一個關鍵的捕食者可能透過控制獵物族群數量，間接影響其他物種的生存，從而維持群落的穩定。同樣地，強烈的種間競爭可能導致生態棲位的分化，促使物種在資源利用上產生差異，從而允許更多物種共存。這些錯綜複雜的種間關係，使得群落成為一個超越個別物種簡單加總的、具有新興特性的系統。

最後，群落的邊界界定在實務上往往具有挑戰性。在自然界中，群落之間的過渡可能是漸進的，形成所謂的「生態交錯帶」，該區域的物種組成和環境特性兼具相鄰群落的特徵。然而，為了研究與管理之便，生態學家常依據明顯的環境梯度（如海拔、土壤類型、水分條件）或優勢物種的更迭，來劃分不同的群落。總而言之，群落的定義與組成是一個多面向的概念，它整合了物種名錄、多樣性度量、種間互動以及空間格局，為我們理解生物在自然界中如何共同生活與相互作用提供了關鍵的框架。

#### 4.1.2 物種多樣性指數的計算與意義

物種多樣性指數是量化群落生物多樣性的核心工具，其計算不僅反映物種的豐富程度，更揭示物種間相對豐度的分布狀況。單純計算物種數目雖能提供基本的豐富度資訊，卻無法區分一個由少數優勢物種主宰的群落與一個各物種數量均勻分布的群落之間的差異。因此，生態學家發展出結合物種豐富度與均勻度的綜合性指數，以更精確地描述群落的結構特徵。這些指數的應用，使得不同地區、不同類型的群落得以進行客觀比較，並成為監測環境變化、評估保育優先順序及理解生態系統功能的重要依據。

在眾多多樣性指數中，辛普森多樣性指數與香農-維納指數最為廣泛使用。辛普森指數側重於群落中隨機抽取兩個個體屬於同一物種的機率，其值域介於0到1之間，指數值越高表示多樣性越高。此指數對優勢種的變化較為敏感，當群落中出現高度優勢的物種時，指數值會明顯下降。香農-維納指數則源於資訊理論，用以衡量群落的不確定性，即預測隨機抽取一個個體所屬物種的難易度。該指數同時考量物

種數目及各物種的個體比例，其值越高代表多樣性越高。計算這些指數需基於詳實的野外調查數據，包括物種鑑定與個體計數，其結果可有效呈現群落的組成結構。

物種多樣性指數的生態意義深遠，它不僅是靜態的描述性指標，更能動態反映環境條件與生態過程。一般而言，多樣性較高的群落被認為具有較高的穩定性與復原力，因為其內部的功能冗餘能緩衝環境干擾帶來的衝擊。例如，在物種豐富且分布均勻的森林中，某種樹種因病蟲害衰退時，其他樹種可能填補其生態位，維持整體生態系統功能。指數的變化可以警示環境壓力，如污染、棲地破壞或氣候變遷可能導致均勻度下降，使少數耐受種成為優勢，從而降低整體多樣性指數值。因此，長期監測多樣性指數的趨勢，是評估生態系統健康與人為影響程度的有效方法。

在實際應用上，選擇適當的多樣性指數需考量研究目的與群落特性。若關注優勢種的支配效應，辛普森指數較為合適；若欲強調物種資訊的複雜性，則香農-維納指數更能提供深入洞察。此外，結合物種豐富度曲線或等級-豐度曲線進行分析，能更完整地展現多樣性的各個面向。這些量化工具使得生態學家能夠超越主觀描述，進行嚴謹的科學分析與預測，為生物多樣性保育、自然資源管理及受損生態系統的修復提供關鍵的科學基礎。透過持續的監測與分析，物種多樣性指數成為連結群落生態學理論與環境管理實踐的重要橋樑。

### 4.1.3 優勢種的識別與作用

在群落生態學的研究中，優勢種的識別是理解群落結構與功能的關鍵切入點。優勢種通常指在特定時間與空間範圍內，其數量、生物量或生產力在群落中佔據顯著主導地位的物種。這些物種不僅在數量上具有壓倒性，更重要的是，它們通過自身的生態活動，對群落的物理環境、資源分配以及物種間的交互作用產生深遠的影響。識別優勢種不僅是描述性的工作，更是分析群落組織原則、能量流動路徑以及生態系統穩定性的基礎。在實際操作中，生態學家常使用相對多度、相對頻度、相對優勢度等量化指標進行綜合評估，以確定哪些物種在群落中真正扮演著支配性的角色。

優勢種的作用體現在多個層面，其中最直接的是對群落物理環境的塑造與改造。例如，森林中的優勢樹種透過樹冠層的遮蔭，決定了林下光照、溫度和濕度的微環境，從而篩選了能夠在此條件下生存的下層植物、附生植物以及動物種類。同樣地，草原上的優勢禾草透過其密集的根系和地上部生物量，影響土壤的結構、養分循環和水文特性，創造出適合其他共生物種生存的條件。這種對非生物環境的改造能力，使得優勢種成為群落「工程師」，它們的存在與多寡直接決定了群落的棲地異質性與資源可用性，進而影響整個群落的物種組成與多樣性格局。

除了物理環境的塑造，優勢種在群落的營養結構和能量流動中也佔據核心地位。作為主要的生產者或消費者，優勢種往往是能量流動的主要通道和物質循環的關鍵節點。在許多生態系統中，優勢植物物種固定了大部分的太陽能，並將這些能

量通過食物鏈傳遞給各級消費者。因此，優勢種的生產力波動會直接影響整個群落的次級生產力與生物量積累。此外，優勢種也常常是其他物種的重要資源提供者，例如提供食物、棲所或繁殖場所。其物候變化，如開花、結果或落葉的時間，會同步影響一系列依賴它們的消費者與共生者的生命週期與行為模式。

然而，優勢種的地位並非永恆不變，它會隨著環境條件、干擾狀況以及群落演替階段而動態變化。在演替早期，先驅物種可能憑藉其快速生長與擴散能力成為優勢種；而在演替後期，競爭能力強、壽命長的物種則可能取而代之。這種優勢種的更替過程，實質上反映了群落內部資源競爭與環境篩選的結果，是群落發展與穩定性變化的顯著標誌。理解優勢種的動態，有助於生態學家預測群落在面對自然干擾或人為活動時的響應與恢復軌跡。因此，對優勢種的深入研究，不僅是群落生態學的理论核心，更是進行生物多樣性保育、生態系統管理及棲地恢復實踐不可或缺的科學依據。

#### 4.1.4 基石物種對群落結構的影響

基石物種的概念由生態學家羅伯特·潘恩於1960年代提出，其核心在於某些物種對其所處生態群落的結構與功能具有不成比例的巨大影響力，其存在與否決定了群落的整體面貌與生物多樣性。這類物種的族群密度或生物量可能並不高，但其生態功能卻至關重要，一旦移除，將引發群落結構的劇烈變化，甚至導致物種多樣性顯著下降。基石物種的作用猶如拱門中的拱心石，雖體積不大，卻是維持整體結構穩定的關鍵。此概念突破了以往僅以數量或生物量來衡量物種重要性的觀點，強調了功能性角色的核心地位。

基石物種透過多種機制影響群落結構，其中最經典的案例是潘恩在潮間帶的研究。他發現海星作為頂級捕食者，主要捕食貽貝。當海星被人為移除後，貽貝因缺乏天敵控制而大量繁殖，迅速佔據岩岸空間，排擠了藤壺、帽貝等其他無脊椎動物，導致該區域物種數目銳減，群落從多樣性高的狀態轉變為幾乎由貽貝單一主導的簡單狀態。這顯示了捕食性基石物種透過調控競爭優勢種的數量，間接為其他物種創造了生存空間，從而維持了群落的物種豐富度。除了頂級捕食者，生態工程師也能成為基石物種，例如河狸透過築壩創造濕地環境，改變水文條件，為眾多水生與陸生生物提供棲所，大幅提升區域生物多樣性。

另一類重要的基石物種是關鍵的互利共生者。例如，在許多生態系統中，特定的傳粉昆蟲或種子傳播動物對植物群落的繁殖與更新至關重要。若這些動物消失，依賴其授粉或傳播的植物族群將難以維持，進而影響以這些植物為食或棲息的動物，引發連鎖反應。此外，某些關鍵的分解者，如熱帶森林中專食大型果實的動物，對於種子破碎和養分循環具有不可替代的作用，它們的消失會減緩物質循環速率，改變土壤性質，最終影響整個群落的生產力與結構。這些例子說明基石物種的

影響往往透過複雜的種間交互作用網絡傳遞，其功能具有高度的專一性與不可替代性。

識別與保護基石物種對於生物多樣性保育與生態系管理具有深遠意義。由於基石物種的消失可能導致群落崩解，在保育規劃中，不應只關注物種的稀有性或魅力，更需從功能面評估其生態角色。然而，鑑定基石物種並不容易，需要透過長期的實驗性移除研究或對自然擾動事件的觀察來驗證。在實際管理中，保護基石物種意味著維護其所需的棲息地品質與面積，確保其族群能健康存續，並維持其生態功能的完整性。這也凸顯了保育工作必須建立在對群落內物種間交互作用的深刻理解之上，採取以生態系統為基礎的整體性管理策略，方能有效維護群落的穩定性與復原力。

## 4.2 群落的空間結構

群落的空間結構是指組成群落的各個物種在空間上的分布格局與排列方式，它反映了物種對環境資源的利用策略、物種間的相互作用以及環境異質性的綜合影響。這種結構並非隨機形成，而是長期生態過程的結果，深刻影響著群落的穩定性、生產力與生物多樣性。空間結構可以從垂直與水平兩個維度進行分析，垂直結構關注的是生物在垂直空間上的分層現象，而水平結構則探討生物在水平面上的分布模式。理解群落的空間結構，有助於我們掌握能量流動與物質循環的途徑，並能進一步評估人類活動對自然群落所造成的干擾與改變。

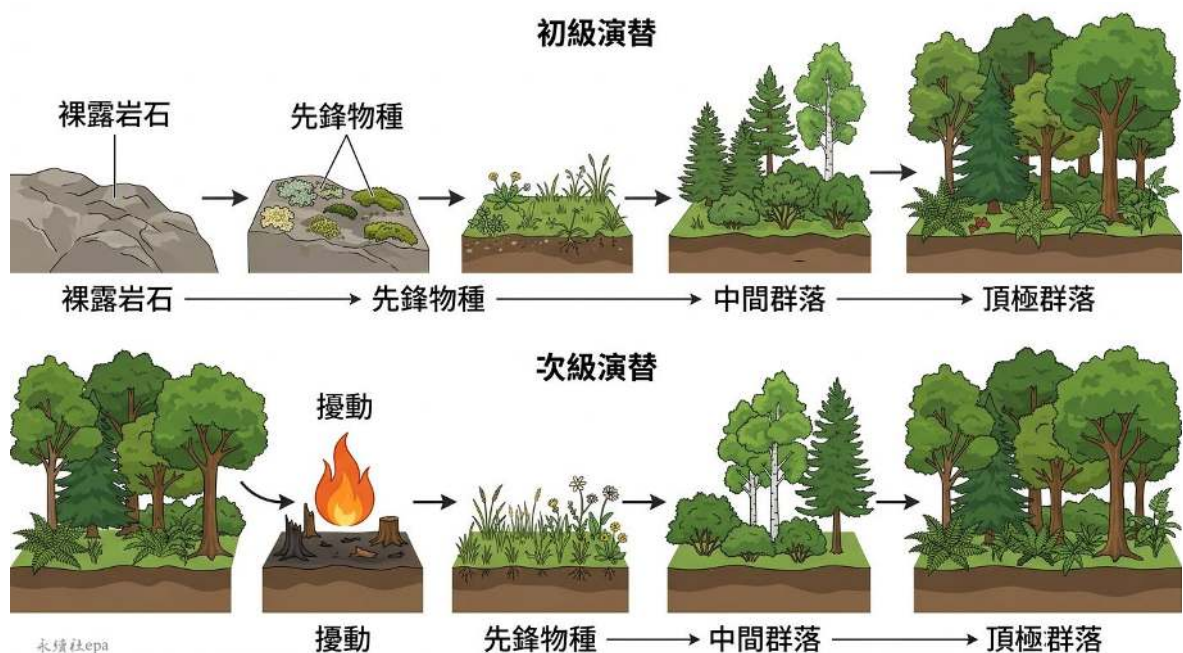
在垂直結構方面，最顯著的例子是森林群落的分層現象。典型的森林可以區分出清晰的層次，例如由高大喬木組成的林冠層、較矮小的灌木層、貼近地面的草本層以及由枯枝落葉與土壤生物構成的地被層。這種分層結構使得不同物種能利用不同高度的光線、溫度與濕度資源，從而減少物種間的直接競爭，並允許更多物種共存於同一區域。例如，林冠層的樹木接收最強烈的陽光，並為下層創造遮蔭環境；耐陰的灌木與草本植物則適應於林下的低光條件；而地被層則主要由分解者與一些小型動物所佔據，負責有機物的分解與養分回收。這種垂直分層不僅最大化地利用了空間與資源，也創造了多樣化的微棲地，為各種生物提供了生存空間。

水平結構則表現為物種在水平面上的分布並非均勻，而是呈現出斑塊狀或鑲嵌式的格局。這種水平異質性可能源自環境因子的不均勻分布，例如土壤類型、水分含量、地形起伏或光照條件的差異。此外，生物本身的特性與相互作用也是重要成因，例如植物的克隆生長、種子散布的限制、動物挖掘活動或種間競爭的結果。例如，在草原生態系中，由於土壤養分斑塊、動物踐踏或蟻丘建造等因素，不同種類的草類或草本植物會形成叢集分布，從而形成肉眼可見的植被鑲嵌體。這種水平格局會隨著時間動態變化，反映了群落內部持續進行的演替過程與物種更替。

在水域生態系統中，群落的空間結構同樣表現出明顯的帶狀或分區特徵。在湖泊中，從岸邊向湖心延伸，可以觀察到由挺水植物、浮葉植物、沉水植物及浮游生物所構成的同心圓狀分布帶，這主要受水深、光照穿透度及底質類型所控制。在河流生態系中，從上游湍急的溪流到下游平緩的河道，水溫、溶氧量、流速與基質的變化，導致水生生物群落組成呈現連續性的梯度變化。海洋環境則從潮間帶、大陸棚到深海平原，各有其獨特的生物群落結構。這些帶狀分布清晰地展示了環境梯度如何塑造並決定著生物群落的空間配置。

邊緣效應與生態交錯帶是群落空間結構中一個關鍵而特殊的現象。當兩個不同類型的群落相鄰時，其交界區域會形成一個過渡帶，稱為生態交錯帶。在此區域內，來自兩個群落的物種可能共存，同時也可能出現僅適應此過渡環境的特有物種，因此物種多樣性與密度往往高於相鄰的任一核心群落。這種邊緣效應創造了更高的環境異質性與資源多樣性。然而，當自然棲地因人為活動（如道路開闢或農地開發）而被切割成碎片時，所產生的人工邊緣往往具有負面影響，例如增加外部干擾、改變微氣候、促進外來種入侵，並可能導致內部物種的流失。因此，在保育生物學中，理解並管理邊緣效應是維護棲地完整性與生物多樣性的重要課題。

總體而言，群落的空間結構是物種特性、生物間相互作用與環境篩選共同作用的動態產物。垂直分層與水平格局共同構建了一個三維的棲地框架，決定了資源的可用性與物種的共存機制。這種結構不僅影響著群落當下的功能與穩定性，也預示



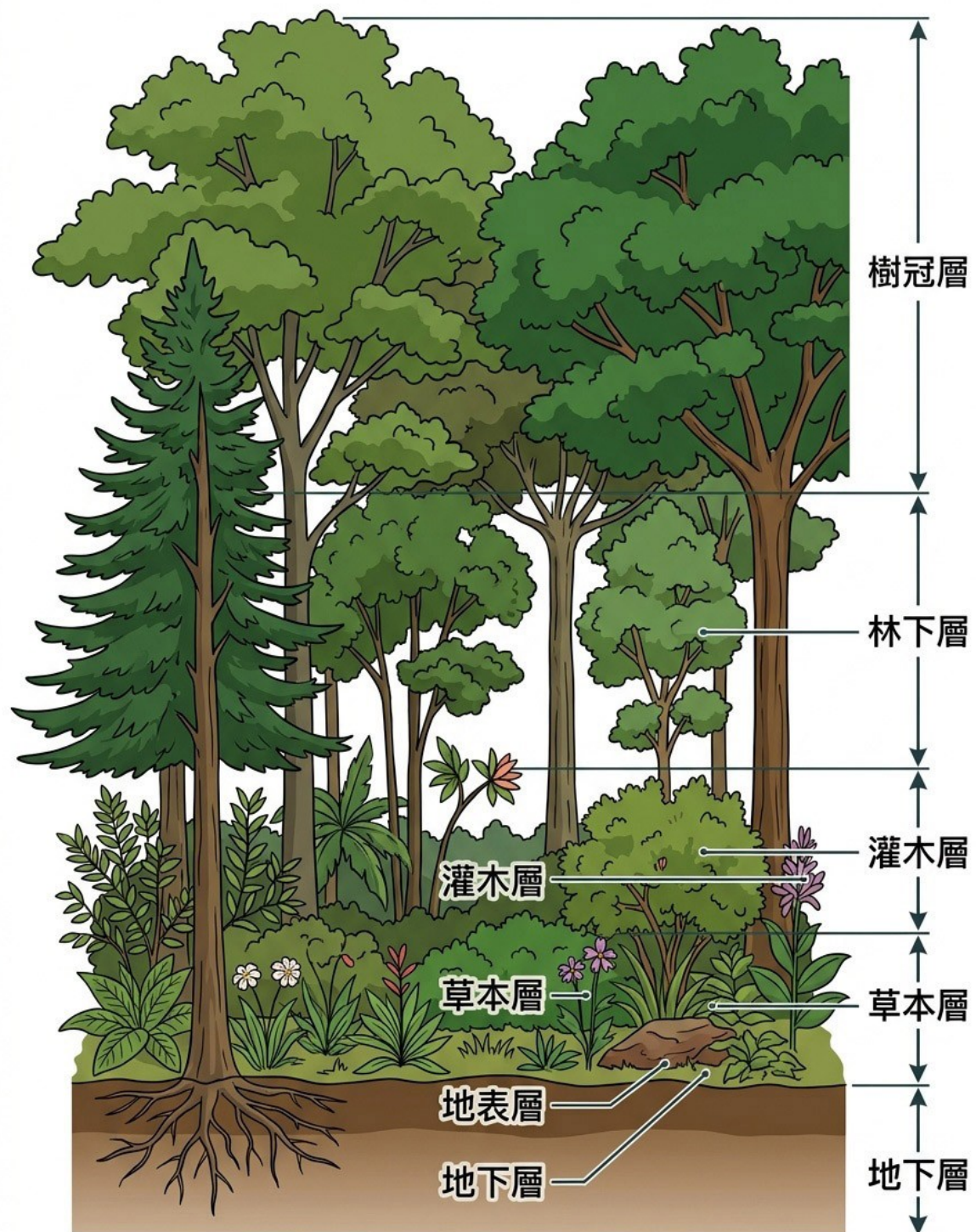
著群落在面對環境變遷或干擾時的可能反應。從森林的層次到水域的帶狀分布，再到鑲嵌式的水平格局，每一種空間配置都是生物適應環境、利用資源與彼此競爭合作的歷史見證。對群落空間結構的深入研究，是我們進行生態評估、棲地管理與生物多樣性保育不可或缺的科學基礎。

### 4.2.1 垂直分層：森林群落的典型案例

森林群落的垂直分層是群落空間結構中最為顯著且經典的表現形式，尤其在結構複雜的森林生態系中，不同物種沿著垂直高度梯度進行資源與空間的分配，形成層次分明的立體結構。這種分層現象並非隨機排列，而是物種長期適應光照、溫度、濕度等環境因子梯度，以及種間競爭與共存所演化出的結果。典型的森林垂直結構通常可劃分為數個基本層次：由上而下依序為林冠層、亞林冠層、灌木層、草本層以及地被層。每一層次都擁有其獨特的微環境條件，並孕育著適應該條件的特定動植物群落。林冠層作為森林的最上層，直接接受全日照，是光合作用最為活躍的區域，主要由高大的優勢樹種構成，其枝葉交錯形成連續的綠色天篷，不僅是許多鳥類、昆蟲及附生植物的棲所，更在調節林內微氣候、截留降水等方面扮演關鍵角色。亞林冠層位於林冠之下，由較矮小的樹木及高大樹種的幼樹組成，此處光照強度已大幅衰減，濕度相對較高，物種組成常具有耐陰特性。

以全球的熱帶雨林為例，其垂直分層結構最為複雜與多樣，常可進一步細分為突出層、主林冠層、下木層等多個亞層。熱帶雨林的林冠層高度可達三十至五十公尺，樹種極其豐富，形成密集的葉幕，使得僅有約百分之一至百分之二的全日照能穿透至森林底層。這種極端的光照梯度驅動了物種的高度特化，例如許多林下植物發展出巨大的葉片以捕捉有限光線，而藤本植物與附生植物則演化出攀附或著生於樹幹、枝條的策略，以爭取較佳的光照位置。相較之下，溫帶落葉林或針葉林的垂直分層則相對簡單，層次較為分明且季節性變化顯著。在溫帶落葉林中，春季樹木尚未長葉前，林下草本層會出現短暫的「春季短命植物」爆發性生長，充分利用此時充足的光照資源，待林冠鬱閉後便轉入休眠，這正是物種適應垂直分層環境中時空資源差異的絕佳例證。

垂直分層結構深刻影響著森林生態系的能量流動、物質循環與生物多樣性。不同層次提供了多樣化的棲位，使得更多物種得以在有限的水平空間內共存，從而大幅提升了群落的物種豐富度。各層之間的生物並非孤立存在，而是透過複雜的交互作用緊密相連。例如，林冠層的果實掉落為林下動物提供食物；林冠層的凋落物則是分解者與土壤生物的重要資源基礎；而許多動物如哺乳類、鳥類及昆蟲，其日常活動範圍常橫跨多個層次，進行覓食、繁殖與遷移。這種垂直結構的完整性是森林生態系健康與穩定的重要指標。當森林受到人為砍伐或自然干擾時，垂直結構的破壞往往導致微環境劇變，許多依賴特定層次的特化物種便可能消失，進而引發群落組成與功能的連鎖性退化。因此，理解並維護森林的垂直分層結構，對於生物多樣性保育與森林永續經營至關重要。



永續社epa

#### 4.2.2 水平格局與鑲嵌現象

群落的水平格局指的是物種在空間上的平面分布並非隨機或均勻，而是呈現出特定的模式，這些模式的形成是生物因子與非生物因子複雜交互作用的結果。相較於垂直分層主要受光照梯度驅動，水平格局的成因更為多元，包括環境資源的異質

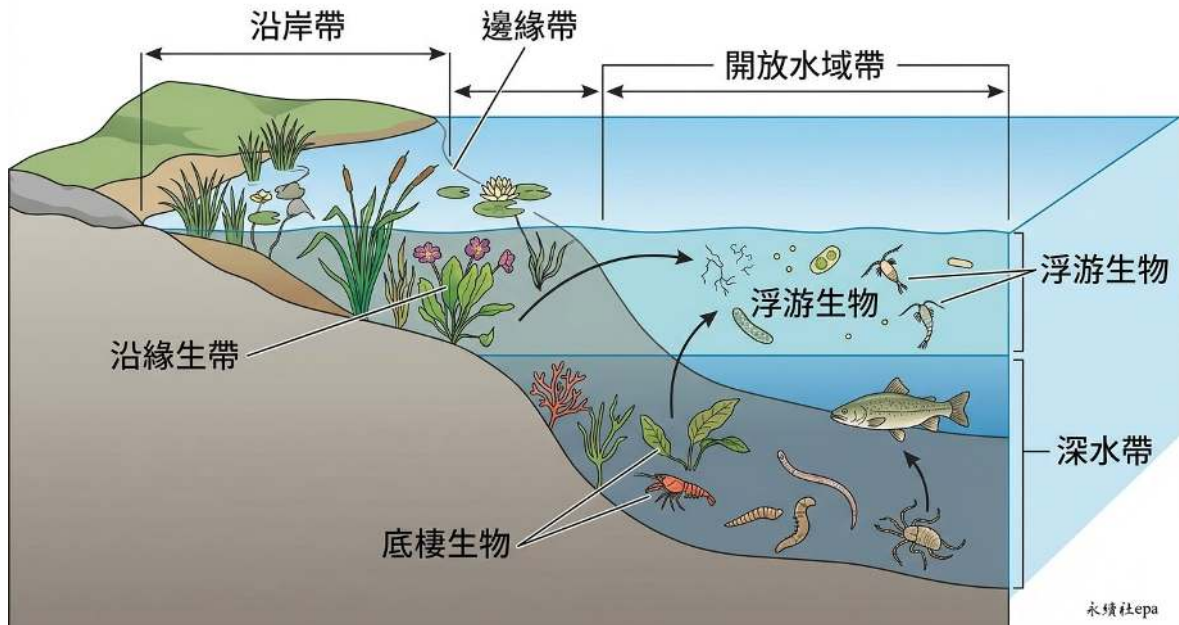
性、生物間的相互作用、干擾歷史以及物種本身的擴散能力等。例如，在一片草原上，土壤濕度、養分含量或質地的微小差異，便可能導致不同植物種類呈現斑塊狀的聚集分布。這種非隨機的分布使得群落從空中俯瞰時，呈現出如同鑲嵌畫般的圖案，各斑塊由不同的優勢物種或物種組合所構成，彼此之間存在著或清晰或模糊的邊界。

鑲嵌現象是水平格局的一種具體表現，它強調群落是由一系列在組成、結構和功能上有所差異的斑塊所組成的動態複合體。這些斑塊可能處於不同的演替階段，例如在森林中，因風倒木或林冠空隙形成的光斑，會促使耐陰性不同的樹種幼苗建立，從而形成與周圍成熟林相異的年輕植被斑塊。這種由小尺度干擾所創造的空間異質性，不僅增加了群落整體的結構複雜度，也為更多物種提供了棲息機會，是維持生物多樣性的關鍵機制。鑲嵌結構的穩定性並非靜止不變，而是透過斑塊的動態更新來維持，個別斑塊可能經歷建立、成長、衰退的循環，但整體鑲嵌格局在景觀尺度上保持相對恆定。

影響水平格局與鑲嵌現象的因子可概括為環境篩選、生物相互作用與隨機過程。環境篩選體現在物種對特定微棲地的適應性聚集，例如喜鹽植物僅分布於土壤鹽分較高的斑塊。生物相互作用則包括競爭排斥導致物種空間分離，或互利共生促使物種共同出現。此外，種子傳播的限制等隨機過程，也可能在早期塑造分布格局。這些力量共同作用，使得群落的水平結構呈現出從規則、隨機到叢集的不同分布類型。研究這些格局通常需要借助空間統計學方法，如變方圖分析或最近鄰居法，以量化分布模式並推斷其背後的形成機制。理解群落的水平鑲嵌性，對於棲地保育、自然資源管理以及預測群落對環境變遷的反應，都具有重要的基礎意義。

### 4.2.3 水域群落的帶狀分布

水域群落的帶狀分布是水體環境中，由於物理化學因子的梯度變化，導致生物種類與群聚結構呈現規律性空間排列的現象。這種分布格局在水生生態系統中尤為顯著，主要驅動因子包括光照強度、水溫、溶解氧濃度、營養鹽分布、水壓以及底質類型等。與陸域群落不同，水體環境具有流動性、三維性以及光線隨深度衰減的特性，使得生物在垂直與水平方向上的分布呈現清晰的帶狀分化。例如，在湖泊中，從沿岸淺水區到深水中央區，光照與溫度條件劇烈變化，直接影響了初級生產者的類型與分布，進而塑造了以之為基礎的消費者與分解者群落結構。這種因環境梯度而產生的帶狀分布，不僅是生物適應性分化的結果，也反映了能量流動與物質循環路徑的空間差異。



在海洋環境中，帶狀分布表現得最為宏觀且系統。從水平方向觀察，自海岸向大洋中心，可依序劃分為潮間帶、大陸棚、大陸坡及遠洋帶。潮間帶受潮汐周期性淹沒與暴露的影響，生物需具備耐受乾燥、鹽度波動及機械衝擊的特殊適應。大陸棚水域光照充足、營養豐富，是海洋生產力最高的區域，支撐著複雜的漁業資源。過渡到大陸坡及遠洋帶，光照迅速衰減，壓力遞增，生物組成轉為以浮游生物、深海魚類及底棲生物為主，食物網基礎依賴表層沉降的有機碎屑。垂直方向上，海洋更可區分為透光層、弱光層、無光層及超深淵帶，每一層的光照、溫度和壓力條件截然不同，演化出形態與生理各異的生物群，例如透光層的浮游植物與草食性浮游動物，以及無光層依賴化學合成或腐屑為生的特殊生物。

淡水生態系統，如湖泊與河流，其帶狀分布同樣清晰。典型的溫帶深水湖泊在垂直剖面上，可區分為湖沼帶、深底帶與底棲帶。湖沼帶是接受充足光照的表水層，初級生產主要由浮游植物與沿岸水生植物貢獻，氧氣充足，是大多數水生動物活動的主要區域。其下的深底帶光照無法到達，光合作用停止，水溫較低且穩定，溶解氧含量通常較低，生物多依靠上層沉降的有機物為生。底棲帶則指湖底沉積物界面，其生物組成深受底質類型（如泥沙、礫石）與有機質含量的影響，棲息著各類底棲無脊椎動物與微生物。在水平方向上，從湖岸到湖心，依水深與底質變化，常可觀察到由挺水植物帶、浮葉植物帶、沉水植物帶逐漸過渡到開闊水域浮游生物帶的序列。

河流生態系統的帶狀分布則主要沿著河流的縱向梯度展開，從上游源頭區、中游過渡區到下游平原區，流速、底質、水溫及營養鹽濃度呈現連續性變化，形成不同的生物群聚。上游河段通常流速快、水溫低、溶氧高、底質多為岩石礫石，生物多具備附著或抵抗水流沖刷的結構，如附著性藻類、水生昆蟲幼蟲與冷水性魚類。中游河段流速減緩，底質開始出現泥沙混合，營養物質逐漸累積，生物多樣性往往最高，包含多種魚類、軟體動物與水生植物。下游河段流速緩慢，底質以細泥沙為

主，營養鹽豐富但溶氧可能因有機物分解而較低，生物組成以耐低氧的物種為主，群落結構可能趨於簡化。這種縱向的連續帶狀分布，使河流成為研究環境梯度與群落演替的天然廊道。

水域群落的帶狀分布不僅具有重要的生態學理論意義，在實際應用上更是水資源管理、漁業經營、水質評估與生物保育的基礎。了解不同帶區的關鍵物種與生態過程，有助於制定針對性的保護策略，例如劃設海洋保護區時需考慮不同水深帶的棲地完整性，或評估河川污染時需對照未受干擾的縱向生物分布基準。此外，氣候變遷導致的水溫升高、海平面上升及海洋酸化等現象，正逐漸改變這些環境梯度的邊界與強度，可能導致生物帶的位移或壓縮，進而引發群落結構的重組與生態服務功能的變遷。因此，持續監測與研究水域群落的帶狀分布動態，是預測與因應全球環境變化對水生生態系統衝擊的關鍵工作。

#### 4.2.4 邊緣效應與生態交錯帶

生態系統的邊界並非總是清晰而明確的，在兩個不同群落或生態系統的交會處，往往會形成一個過渡性地帶，此即為生態交錯帶。生態交錯帶並非單純的邊界線，而是一個具有獨特環境條件、物種組成和生態過程的空間實體。其特徵在於環境因子的梯度變化顯著，例如光照、溫度、濕度或土壤性質在短距離內產生劇烈轉變，從而創造出有別於相鄰核心區域的微棲地。這種異質性高的環境，使得生態交錯帶通常擁有較高的物種多樣性，因為它能同時吸引並容納來自兩側生態系統的物種，以及一些專門適應此過渡環境的特化種。

與生態交錯帶密切相關的概念是邊緣效應，它描述了在群落或生態系統邊緣處，因與相異環境接觸而產生的獨特生態現象。邊緣效應最顯著的表現之一是物種豐富度的增加，此現象常被稱為「邊緣物種豐富度高峰」。這是因為邊緣區域同時接收來自兩側生態系統的物種擴散，且其環境異質性提供了更多樣的生態區位。例如，森林與草原的交界處，既可能發現需要部分遮蔭的草原植物，也可能見到需要較多光照的森林邊緣樹種，同時還可能吸引利用兩種棲地資源的動物，如既在草原覓食又在森林邊緣築巢的鳥類。

然而，邊緣效應的影響並非全然正向。對於許多內部物種而言，邊緣環境可能代表著劣勢或威脅。當原本大面積的完整棲地因人類活動（如道路開闢、農地墾殖）而被切割時，會產生大量的人工邊緣，導致「棲地破碎化」。此時，邊緣效應可能向內延伸，改變內部棲地的微氣候，例如增加光照、風速和溫差，降低濕度。這些變化可能使適應內部陰暗、穩定環境的物種無法生存，導致生物多樣性在整體上反而下降。此外，邊緣區域也更容易受到外來種入侵、人類干擾以及捕食者壓力的影響。

在實際的生態保育與土地管理中，理解邊緣效應與生態交錯帶至關重要。在自然保護區的規劃中，需盡量減少人為邊緣的產生，並設法維持保護區的完整性與足夠的面積，以保護對邊緣敏感的內部物種。另一方面，在景觀設計或生態修復中，

則可有意地營造或維護自然的生態交錯帶，以提升區域的生物多樣性與生態系統功能。例如，在農田與自然林地之間保留或重建灌木緩衝帶，既能作為野生動物的廊道與棲所，也能減少農業活動對森林內部環境的直接衝擊。因此，邊緣效應是一把雙面刃，其最終影響取決於邊緣的性質、尺度以及所關注的生態過程與物種。

### 4.3 物種多樣性的影響因子

物種多樣性是群落生態學的核心研究主題之一，其高低變化並非隨機現象，而是受到一系列複雜且相互作用的因子所驅動。理解這些影響因子，不僅有助於解釋地球上生物多樣性分布的地理格局，更名為生物多樣性保育提供關鍵的科學基礎。一般而言，影響物種多樣性的因子可歸納為地理因子、發育因子、物理因子以及生物因子等四大類，這些因子共同作用，塑造了從熱帶雨林到極地苔原等不同生態系統中物種豐富度的巨大差異。地理因子主要涉及大尺度的空間格局，例如緯度、海拔、面積與隔離程度，這些因子決定了物種庫的大小與遷入遷出的動態平衡。發育因子則與時間尺度相關，特別是生態演替的階段，隨著群落從早期演替過渡到頂極狀態，物種組成與多樣性往往呈現規律性的變化。物理因子涵蓋了環境的異質性、資源可用性以及干擾的頻率與強度，這些條件直接影響物種的生存、競爭與共存。此外，生物因子如物種間的交互作用（競爭、捕食、互利共生）以及近年來日益嚴重的外來種入侵，也深刻改變著本地群落的物種多樣性結構。這些因子並非獨立運作，而是彼此交織，例如高緯度地區的物理環境壓力可能限制了物種的生存，而頻繁的干擾則可能中斷群落的發育過程，使其難以達到高多樣性的頂極狀態。

地理因子在宏觀尺度上奠定了物種多樣性的基本格局。其中最顯著的是緯度梯度，即物種豐富度從赤道向兩極遞減的普遍現象。這一格局的成因是多方面的，包括熱帶地區穩定的氣候、更高的太陽輻射輸入所支撐的初級生產力、更長的演化歷史以及更大的陸地面積等。面積效應同樣至關重要，島嶼生物地理學理論明確指出，面積較大的棲地或島嶼通常能承載更多的物種，這一方面是因為面積大往往意味著更高的棲地異質性，能容納更多具有不同生態需求的物種；另一方面，大面積也能支持更大的族群規模，降低物種因隨機事件而滅絕的風險。與面積效應相伴的是隔離效應，距離大陸或物種來源地越遠的島嶼，物種遷入的速率越低，其物種多樣性通常也較低。此外，海拔梯度可視為緯度梯度的壓縮版本，隨著海拔升高，溫度下降、氣壓降低、生長期縮短，環境壓力增大，物種多樣性通常也呈現遞減趨勢，但在某些中海拔地區因雲霧帶帶來濕度與地形異質性增加，可能出現多樣性高峰。

發育因子強調時間維度對物種多樣性的影響，主要體現於生態演替的過程之中。在初級演替或次級演替的早期階段，先驅物種首先佔據開闊的環境，此時物種數目較少，多樣性偏低。隨著時間推移，環境條件因生物作用而逐漸改變，例如土壤有機質累積、微氣候形成，更多物種得以遷入並定居。通常，物種多樣性在演替

的中期階段達到高峰，此時環境異質性高，資源與空間的競爭尚未導致強烈的競爭排除。當群落發展至頂極階段時，少數競爭力強的優勢種可能主導群落，使得物種多樣性從高峰略有下降或趨於穩定。因此，一個群落的當前多樣性狀態，部分取決於其自上次重大干擾以來所經歷的發育時間。不同類型的演替，如自養演替與異養演替，其多樣性隨時間變化的模式也各不相同。理解發育因子有助於預測人類活動（如伐木、火災）後，群落多樣性恢復的軌跡與速度。

物理因子直接構成了物種生存的環境篩選條件，其中資源異質性與干擾機制尤為關鍵。環境異質性包括地形、土壤類型、微氣候、資源斑塊等在空間上的變化。異質性高的環境能提供更多樣化的生態區位，允許更多物種通過生態區位分化而共存，從而提升物種多樣性。例如，一座具有複雜地形、多種土壤質地與水分梯度變化的山區，其植物與動物多樣性往往高於地形平坦單一的平原。干擾，如週期性的火災、洪水、風暴或人類的墾殖，對多樣性的影響呈現「中度干擾假說」所描述的動態關係。過於頻繁或劇烈的干擾會使群落長期停留在演替早期，僅有少數耐受性強的物種存在；而極少或無干擾則可能讓競爭排除過程充分進行，導致優勢種壟斷資源，多樣性降低。適度強度與頻率的干擾能抑制優勢種，為其他物種創造定居機會，從而維持較高的物種多樣性。此外，資源的總量與穩定性，如光照、水分與養分，也決定了系統能支持的生物量與潛在的物種數。

生物因子，特別是物種間的交互作用以及人為引入的外來種，是影響多樣性的直接生物機制。種間競爭是限制相似物種共存的主要力量，但透過資源分配、時間分化或空間分隔等機制，競爭也可能促進多樣性的維持。捕食者可以通過抑制競爭力強的獵物物種，防止其獨佔資源，從而為其他物種騰出空間，此即「捕食者調節多樣性」的現象。互利共生關係，如植物與傳粉者、植物與菌根真菌的結合，能擴展物種的生態區位，促進其生存與分化。然而，當代最顯著的生物因子衝擊來自於人為活動導致的外來入侵種。這些外來種由於缺乏原棲地的天敵或競爭者，可能在新環境中快速擴張，通過競爭、捕食、改變棲地或引入疾病等方式，排擠或消滅本地物種，導致生物均質化與本地多樣性的急遽喪失。入侵種的影響往往與物理環境改變（如棲地破碎化）交互作用，加劇對原生群落的破壞。因此，在探討物種多樣性影響因子時，必須將人類活動視為一個強大的驅動力量，它不僅改變了地理與物理環境，更直接引入了改變生物交互作用規則的新物種。

#### 4.3.1 地理因子：緯度與面積效應

物種多樣性在全球尺度上呈現出顯著的地理格局，其中緯度梯度與面積效應是最為經典且普遍的兩個地理因子。從極地到赤道，物種豐富度通常呈現遞增的趨勢，這被稱為緯度多樣性梯度。熱帶地區，特別是熱帶雨林，擁有地球上最為豐富的物種多樣性，其成因涉及能量、氣候穩定性、演化歷史以及生態區位等多重因素的交互作用。高緯度地區由於經歷了更頻繁的冰河期干擾，物種滅絕率較高，且環境條件嚴苛，生產力較低，所能支持的物種數量相對有限。相反地，熱帶地區長期

的氣候穩定性為物種提供了持續演化的搖籃，加上全年充沛的太陽輻射能量輸入，支持了更高的初級生產力，從而能夠養活更複雜的食物網與更多的物種。此外，熱帶地區較高的溫度和較低的季節性，可能促使物種產生更特化的生態區位，減少競爭排斥，允許更多物種在單位面積內共存。

面積效應則描述了棲地面積與物種數量之間的普遍正相關關係，通常以物種-面積關係曲線來表示。一般而言，面積越大的棲地或島嶼，所能承載的個體總數越多，這降低了隨機因素導致物種局部滅絕的機率。同時，大面積區域通常蘊含更高的環境異質性，例如包含更多樣的地形、土壤類型與微氣候，從而為具有不同生態需求的物種提供了多樣的棲息環境。島嶼生物地理學理論進一步將面積與隔離度結合，解釋了島嶼上物種多樣性的平衡機制：物種數量取決於遷入率與滅絕率之間的動態平衡，大島嶼因滅絕率較低而能維持較高的物種數。這套理論不僅適用於海洋中的島嶼，也適用於森林、湖泊等被不同基質所包圍的「棲地島嶼」。

緯度梯度與面積效應並非獨立運作，兩者常相互交織。例如，在相同面積下，低緯度地區的棲地通常會比高緯度地區擁有更高的物種數。而大面積的熱帶區域，如亞馬遜盆地，更是將這兩種效應的影響發揮到極致，成為全球生物多樣性的核心熱點。然而，這種格局也存在例外，某些類群如針葉樹，其多樣性高峰可能出現在溫帶地區，顯示出不同生物類群對環境篩選的響應存在差異。理解這些地理因子的作用，不僅有助於預測物種的分布，更是規劃自然保護區、評估棲地破碎化影響以及預測氣候變遷下物種分布變遷的關鍵基礎。當人類活動導致自然棲地面積縮減與破碎化時，實質上是在同時削弱面積效應與改變局部環境條件，可能對物種多樣性造成深遠且不可逆的衝擊。

### 4.3.2 發育因子：演替階段的影響

生態演替是群落結構與物種組成隨時間變化的動態過程，此過程直接決定了特定時間點上群落的物種多樣性。在演替的早期階段，即先驅階段，環境條件通常較為嚴苛，例如裸露的岩石或新形成的沙地，土壤貧瘠且物理結構不穩定。此時能夠成功定殖的物種多為具有高繁殖力、快速生長及廣泛環境耐受性的先驅物種，如某些草本植物或地衣。這些物種的種類相對有限，導致此階段的物種豐富度較低。然而，先驅物種透過其生命活動，逐漸改變微環境，例如累積有機質、改善土壤結構與保水性，為後續物種的入侵創造了條件，從而啟動了多樣性增加的序曲。

隨著演替進展至中期階段，環境異質性顯著提升。先驅物種創造的微棲地，例如局部遮蔭、腐殖質堆積或土壤團粒結構形成，提供了更多樣的生態區位。此時，物種入侵的順序與競爭排除作用成為塑造多樣性的關鍵機制。不同生活型的植物，如灌木與早期喬木開始出現，增加了群落的垂直結構複雜度。這種結構複雜化為更多動物、附生植物及土壤生物提供了棲所與資源，促進了物種數量的快速增加。此

階段常觀察到物種豐富度達到峰值，因為環境資源與空間被多種策略不同的物種所分割利用，競爭雖激烈但尚未導致大量物種被排除。

當群落發展至頂極或接近頂極階段時，環境條件趨於穩定，少數競爭力強的優勢種，特別是那些能在低光環境下存活的耐陰性喬木，可能逐漸壟斷大部分資源，如光照、水分與養分。這種競爭優勢導致其他物種，尤其是那些需要全光照或特定擾動才能更新的物種，逐漸被排除或限制在局部微棲地中。因此，頂極群落的物種豐富度可能從中期的高峰略微下降，並穩定在一個由氣候與土壤條件所決定的水平。然而，其物種組成往往更為穩定，且可能包含更多壽命長、更新慢的特化物種。值得注意的是，所謂的「頂極」並非絕對靜止，小型擾動或林窗動態會持續創造出局部的早期演替環境，從而維持群落內部的多樣性鑲嵌格局。

綜上所述，演替階段對物種多樣性的影響呈現一個動態的單峰曲線模式：從早期的低多樣性，經過中期的多樣性高峰，再到晚期頂極階段的多樣性略微下降或穩定。這個模式凸顯了時間作為一個關鍵因子，透過改變環境條件、資源可用性及物種間的交互作用，來調控群落的生物多樣性。理解演替階段的影響，對於生物多樣性保育、受損生態系統的復育規劃以及預測環境變遷下的群落動態至關重要，它提醒我們群落的物種組成是多維度時空動態的即時呈現。

### 4.3.3 物理因子：干擾與資源異質性

物理因子是塑造群落物種多樣性與空間格局的基礎力量，其中干擾與資源異質性扮演著關鍵角色。干擾是指任何在時間上相對離散的事件，它能破壞生態系統、群落或族群的結構，並改變資源的可得性與物理環境。干擾的來源多樣，包括自然事件如野火、洪水、風暴、山崩、火山爆發，以及人為活動如伐木、耕作、建設等。干擾的規模、頻率、強度與可預測性共同決定了其對群落結構的影響。適度的干擾往往能創造出環境的鑲嵌性，為不同物種提供機會，從而維持或增加物種多樣性，此即為著名的中度干擾假說。該假說指出，在干擾頻率過高或過低的環境中，物種多樣性較低；只有在干擾頻率適中的情況下，先驅種與頂極種得以共存，多樣性達到高峰。例如，週期性的林火能清除林下累積的枯枝落葉，抑制強勢樹種的擴張，同時為陽性樹種的種子萌發創造空間，從而維持森林的物種豐富度。

資源異質性則是指環境中資源在空間或時間上的分布不均勻程度，這些資源包括光照、水分、養分、食物及棲息空間等。高度的資源異質性能夠提供更多樣的生態區位，允許具有不同資源需求與生活史的物種共存，進而提升群落的物種多樣性。在空間尺度上，地形起伏造成的微氣候差異、土壤母質與侵蝕作用形成的養分梯度、或是植被本身造成的遮蔭與凋落物堆積差異，都會創造出複雜的資源分布模式。例如，在一個山坡上，從山脊到谷底，土壤深度、濕度與養分含量呈現梯度變化，這使得耐旱的陽性植物與喜濕的耐陰植物能夠在短距離內共存，形成明顯的植被帶狀分布。

干擾與資源異質性之間存在著動態的交互作用。干擾本身就是創造資源異質性的重要機制。一場野火過後，會形成燒灼程度不一的地塊，有些區域植被完全摧毀，土壤養分礦化釋出；有些區域則僅受輕微影響。這種空間異質性為不同演替階段的物種提供了立足點。同樣地，風倒木在森林中創造出林窗，改變了局部光照與溫濕度條件，形成與周圍鬱閉林冠下截然不同的微環境，促進了耐陰種與需光種的共存。時間上的異質性也同樣重要，季節性乾旱或洪水等規律性干擾，會導致資源可得性呈現週期性波動，使得物種必須發展出不同的適應策略，如休眠、遷徙或改變生活史時序，從而篩選出能夠利用不同時間窗口的物種組合。

然而，當干擾的強度或頻率超出群落的自然變動範圍，或資源異質性因人類活動而趨於均質化時，便會對生物多樣性產生負面影響。過度頻繁或劇烈的人為干擾，如持續性的過度放牧或大規模單一樹種造林，會使環境持續處於早期演替階段，導致物種組成趨向簡單，特有種或需要穩定環境的物種消失。另一方面，大規模農業墾殖或都市化將原本異質的自然地景轉變為均質的單一土地利用，大幅降低了棲地多樣性與資源異質性，是導致物種均質化與多樣性喪失的主要原因之一。因此，理解干擾體制與資源異質性的自然模式，對於制定棲地保育與生態復育策略至關重要，目標應是維護或重建能夠支持高生物多樣性的動態環境鑲嵌結構。

#### 4.3.4 入侵種對本地多樣性的衝擊

外來入侵種對本地生物多樣性的衝擊，是當代生態學與保育生物學關注的核心議題之一。當一個物種被人為或自然因素引入其自然分布範圍之外的新環境，並在缺乏天敵與競爭對手的條件下迅速擴張，往往會對當地的生態系統結構與功能造成深遠且多為負面的影響。這種衝擊不僅體現在物種層次，導致本地物種的族群衰退甚至滅絕，更可能改變整個群落的組成、瓦解既有的生態交互作用網絡，並進一步影響生態系統的服務功能。入侵種的成功建立與擴散，通常與人類活動導致的棲地破壞或改變相結合，形成對本地生物多樣性的雙重壓力，使得許多原本脆弱的生態系統更難以維持其完整性與穩定性。

入侵種對本地多樣性的直接衝擊機制主要包含競爭、捕食、雜交與疾病傳播。在競爭方面，入侵種可能與本地物種爭奪有限的資源，如食物、棲息空間、光照或水分。由於入侵種在新環境中常缺乏專一性的天敵或病原體控制其族群，使其能將更多能量投入生長與繁殖，從而展現出強大的競爭優勢。例如，某些入侵植物能透過快速生長形成單一優勢群落，排擠本地植物，或透過化感作用釋放化學物質抑制周邊植物的生長。在捕食關係上，引入的掠食者或草食者可能缺乏對本地獵物或植物的共同演化歷史，導致本地物種因缺乏有效的防禦機制而遭受過度捕食或啃食，族群急遽下降。此外，入侵種可能與近緣的本地物種雜交，導致基因汙染，使本地物種的獨特基因庫流失；或引入新的病原體與寄生蟲，對本地族群造成毀滅性的疾病爆發。

除了直接的生物交互作用，入侵種亦能透過改變棲地環境的物理化學性質，間接導致本地多樣性喪失，此過程被稱為「生態系統工程」。某些入侵物種能顯著改變養分循環、水文模式、土壤性質或擾動機制。例如，固氮型入侵植物可能大幅提高土壤中的氮含量，改變土壤化學性質，從而利於其他喜好高氮環境的外來種入侵，卻不利於適應低氮土壤的本地物種生存，最終導致植物群落組成徹底改變。又如，入侵的濾食性貝類（如斑馬紋貽貝）能大幅提高水體透明度，改變基礎生產力與食物網結構，連帶影響整個水生群落的物種組成。這類對生態系統過程的改變往往是長期且難以逆轉的，即使成功移除入侵種，受影響的環境也可能無法恢復到原先的狀態。

入侵種衝擊的嚴重性與其入侵的階段、生態系統的類型及本地群落的抵抗力息息相關。在島嶼生態系統或演化上較為孤立的生態系中，由於本地物種多樣性較低且缺乏對抗強勢入侵者的演化經驗，其受到的衝擊通常更為劇烈。此外，已經受人為干擾而退化的生態系統，其恢復力較低，也更容易被入侵種佔據。從全球尺度觀之，生物均質化趨勢正因入侵種而加劇，許多地區獨特的生物區系正逐漸被少數強勢的全球性物種所取代，導致全球生物多樣性的同質化與獨特性的喪失。這不僅是物種名錄上的損失，更意味著生態系統功能多樣性與潛在適應未來環境變遷能力的衰減。因此，理解入侵種的衝擊機制，並發展有效的預防、早期偵測與管理策略，是維繫本地生物多樣性與生態系統健康不可或缺的一環。

## 4.4 生態演替

生態演替是群落結構與組成隨時間推移而發生的一系列定向性、可預測的變化過程，此過程通常由環境條件或生物本身的活動所驅動，最終趨向於一個相對穩定的頂極狀態。演替並非隨機發生，而是遵循著特定的生態原則，其中涉及物種的遷入、定居、競爭、取代以及環境的逐步改變。理解演替機制對於預測生態系統在自然干擾或人為活動後的恢復能力至關重要，同時也是進行生態修復與土地管理的理論基礎。從一片裸露的岩石到茂密的森林，或從廢棄的農田恢復為次生林，這些看似自然的景觀轉變背後，都蘊含著複雜的物種交互作用與環境反饋機制。

演替的驅動力可區分為外源性與內源性兩類。外源性驅動力主要來自環境的變化，例如氣候變遷、火災、洪水、火山爆發或人類活動造成的土地清理，這些干擾破壞了現有群落，為新物種的遷入創造了機會。內源性驅動力則源自群落內部，例如先驅物種的活動改變了微氣候與土壤條件，使其更適合後續物種的生存，而後續物種又可能通過競爭取代先驅物種。這種由生物自身活動導致環境改變，從而促進物種更替的過程，稱為「促進作用」，是演替的經典模型之一。然而，並非所有演替都遵循此模式，有時後續物種可能抑制先驅物種的建立，或物種更替與環境改變無直接關聯，這便引出了「抑制作用」與「耐受作用」等不同的演替模型。

根據起始條件的不同，生態學家常將演替區分為初級演替與次級演替。初級演替發生於從未有生物定居或原有生物群落被徹底摧毀的基質上，例如新形成的火山熔岩、冰川退卻後裸露的冰磧石、或沙丘表面。這類基質通常缺乏土壤，養分極度貧瘠，環境條件嚴苛。次級演替則發生在原有群落受到干擾（如森林火災、砍伐、農耕廢棄）但土壤基質仍然保留的區域。由於土壤中存在種子庫、孢子或營養體，且養分條件較初級演替起始點優越，次級演替的速度通常快得多。兩者的根本差異在於起點的生物遺產與環境資源不同，這決定了演替早期階段的物種組成與發展速率。

演替過程中的物種更替序列，稱為演替系列。在水域環境中，從開闊水體逐漸淤積填充，最終發展為陸地群落的過程，稱為水生演替系列。其典型階段可能包括浮游植物群落、沉水植物群落、挺水植物群落、濕生草本植物群落，最終朝向木本植物群落發展。相對地，在裸露岩石表面開始的陸生演替系列，則可能經歷地衣階段、苔蘚階段、草本植物階段、灌木階段，最後進入森林階段。這些階段並非絕對，會因地理位置、氣候與基質特性而有所變異。值得注意的是，演替不一定總是線性進展，也可能出現循環演替，即群落在一定時間尺度內週期性回復到較早的階段，例如某些草原生態系中因火災或動物啃食造成的動態平衡。

除了上述經典模式，演替還可根據能量來源分為自養演替與異養演替。自養演替中，初級生產者（如植物）在早期階段即出現，群落的總生產量高於呼吸消耗量，生物量與有機物質逐漸累積。大多數陸地與水生演替屬於此類。異養演替則起始於有機物質豐富的环境，例如一棵倒木或一個動物屍體，分解者微生物是早期的優勢群體，群落的呼吸消耗超過生產量，隨著有機物質被分解耗盡，系統最終可能趨向於自養型群落。這種分類凸顯了能量流動在演替過程中的核心地位。

演替的終點理論上是頂極群落，這是一個與當地氣候、土壤條件達到動態平衡的相對穩定狀態。然而，頂極群落的概念並非單一，存在單元頂極論與多元頂極論等不同學說。單元頂極論認為，在特定氣候區內，所有演替最終都將趨向於同一類型的頂極群落。多元頂極論則主張，由於地形、土壤、火災頻率等局部因素的差異，一個地區可能存在多種不同的穩定群落類型。此外，干擾是生態系統的常態，許多群落因週期性干擾而長期停留在演替中期階段，形成所謂的「偏途頂極」或「亞頂極」群落。例如，經常發生火災的區域可能維持草原或疏林狀態，而非發展為密林。

人類活動對自然演替過程產生深遠影響，常導致演替路徑偏離自然軌跡，即發生偏途演替。例如，過度放牧可能使草原退化為灌叢或裸地，而非向森林發展；水體優養化會加速水生演替，但可能導致物種多樣性降低的單調群落。外來入侵種的介入也可能改變演替的軌跡與終點，它們可能憑藉強大的競爭力或繁殖力，佔據特定演替階段的生態位，阻礙本地物種的遷入與更替，使群落停滯於某種非預期的狀態。因此，在生態修復計畫中，理解自然演替規律並識別人為偏離因素，是設計有效干預措施的關鍵。

總體而言，生態演替是一個動態、複雜且脈絡依賴的過程。它不僅是生態學的核心概念，解釋了地景如何隨時間變化，更為我們提供了評估生態系統健康、預測環境變遷後果，以及規劃永續土地利用的框架。從微觀的土壤微生物群落變化到宏觀的森林景觀形成，演替原理無所不在，將群落內部的生物互動與外部環境條件緊密地聯繫在一起。

#### 4.4.1 初級演替與次級演替的比較

生態演替是群落結構隨時間發生定向且可預測的變化過程，其中初級演替與次級演替是兩種基本類型，其根本區別在於起始條件的不同。初級演替發生在從未有過生物群落或原有群落被徹底消滅的基質上，例如火山噴發後形成的熔岩流、冰川退縮後裸露的冰磧石、或新形成的沙丘。這些基質缺乏土壤，養分極度貧瘠，且物理條件嚴苛，演替必須從零開始，由能夠耐受極端環境的先驅物種，如地衣、苔蘚等，逐步改造環境，為後續物種的遷入創造條件。相較之下，次級演替則發生在原有群落受到干擾後，但土壤基礎和部分生物繁殖體（如種子庫、根莖）仍然保留的區域，例如森林火災後、農地棄耕後或伐木跡地。由於起始條件較為有利，次級演替的進程通常比初級演替迅速得多。

從演替的驅動機制來看，初級演替的早期階段主要受物理環境的嚴格篩選所主導。先驅物種必須具備耐受強光、乾旱、溫度劇烈波動以及養分缺乏的能力。這些物種通過生物風化作用開始破碎岩石，其殘體與礦物顆粒混合，逐漸形成原始的土壤層，並累積有機質。隨著土壤的發育和微環境的改善，草本植物、灌木乃至喬木才能依次入侵和定居。次級演替的驅動力則更為複雜，雖然環境篩選仍然存在，但生物間的相互作用，如競爭、促進或抑制，往往從一開始就扮演重要角色。原有土壤中的種子庫會迅速萌發，周邊群落的繁殖體也會不斷遷入，使得物種組成變化更快，群落結構也更早趨於複雜。

兩者在演替速率與物種更替模式上呈現顯著差異。初級演替是一個極為緩慢的過程，可能需要數百年甚至數千年才能達到相對穩定的頂極階段。物種更替序列清晰，從地衣苔蘚階段、草本階段、灌木階段到森林階段，每個階段的優勢種對環境的改造為下一階段的到來鋪路。次級演替則可能在數十年內完成從草本群落向森林群落的轉變，特別是在水熱條件優越的地區。其物種更替序列可能與初級演替類似，但階段劃分不一定如此分明，且早期可能出現多年生草本或木本植物的幼苗，演替路徑也可能因殘留生物體和干擾性質的不同而出現多種變體。

理解初級與次級演替的區別，對於生態修復與土地管理具有重要實踐意義。針對礦區、嚴重侵蝕地等類似初級演替起點的退化生態系統，修復策略往往需要從基質改良開始，人工引入先驅物種以啟動自然演替過程。而對於棄耕農地、次生林等次級演替起點的區域，管理重點可能在於控制干擾頻率、引導演替方向，或利用自

然恢復力加速群落重建。無論何種類型，演替理論都揭示了生態系統具有自我組織與恢復的潛力，為受損環境的復育提供了遵循自然法則的科學基礎。

#### 4.4.2 自養演替與異養演替

生態演替的過程中，能量來源與營養動態是區分不同演替路徑的關鍵依據。根據生態系統在演替過程中能量獲取與營養狀態的變化，可以將演替區分為自養演替與異養演替兩大類型。這兩種演替模式不僅揭示了生態系統發展的能量基礎，也反映了系統在結構與功能上的根本差異，對於理解生態系統的發育軌跡與穩定性具有重要意義。

自養演替是指生態系統在演替過程中，總初級生產量（GPP）大於總呼吸量（R），即P/R比率大於1的演替類型。這類演替通常發生在從裸地開始的初級演替早期階段，或是次級演替的初期。在自養演替中，系統的能量來源主要依賴於生產者（主要是綠色植物）的光合作用，將太陽能轉化為化學能，並固定大氣中的二氧化碳。隨著演替進行，植物生物量逐漸累積，有機物質在系統中不斷增加，表現為生物量與營養物質的淨增長。例如，從岩石表面開始的地衣苔蘚階段，到草本植物群落，再到灌木與森林的發展過程，就是典型的自養演替。在此過程中，生態系統的結構從簡單趨於複雜，物種多樣性增加，食物網關係日益繁複，系統的總生物量與有機物儲存量持續上升，呈現出能量與物質的淨累積狀態。

相對地，異養演替則是指生態系統在演替過程中，總呼吸量大於總初級生產量，即P/R比率小於1的演替類型。這類演替通常發生在有機物質大量輸入的環境中，例如新形成的富含有機質的水體（如新挖的池塘、水庫），或是大量有機廢棄物堆積的場所。在異養演替初期，系統的能量與碳源主要來自外部輸入或系統內既存的有機物質分解，而非當下的初級生產。分解者（細菌、真菌等）的活動極為活躍，它們分解有機物釋放出能量與養分，但同時也消耗氧氣並釋放二氧化碳。隨著演替進行，外部有機輸入減少或既有有機質被消耗殆盡，初級生產者的角色逐漸增強，系統可能最終轉向自養狀態。例如，一個富含枯枝落葉的新形成池塘，初期可能因細菌大量繁殖而耗盡水中氧氣，形成異養狀態；隨著時間推移，水生植物逐漸建立，光合作用增強，系統便可能過渡到自養狀態。

自養演替與異養演替的核心差異，在於系統能量平衡與營養動態的截然不同。自養演替以能量的淨固定與有機物的淨累積為特徵，推動生態系統向生物量更大、結構更複雜的方向發展，通常與群落穩定性與成熟度的提升相關。異養演替則以能量的淨消耗與有機物的淨減少為特徵，系統的發展依賴於既有有機儲備的耗用，若無外部能量持續輸入，系統可能走向衰退或轉型。在實際的自然景觀中，兩種演替模式可能交替出現或同時存在於同一生態系統的不同部分。理解這兩種演替路徑，有助於分析生態系統受干擾後的恢復潛力，評估人類活動（如富營養化廢水排放、有機廢棄物傾倒）對生態系統能量流的影響，並為生態修復工程提供理論基礎，例

如在受污染水體的治理中，如何透過調控生產與分解的平衡，促使系統從異養狀態恢復到健康的自養狀態。

#### 4.4.3 水生演替系列與陸生演替系列

生態演替的具體過程會因起始環境的物理條件而有顯著差異，其中水生演替系列與陸生演替系列是兩大經典模式，分別代表了從水域環境向陸地群落發展，以及從裸露岩石表面向成熟群落發展的動態序列。水生演替系列，又稱濕生演替系列，起始於湖泊、池塘或沼澤等水體環境。其演替驅動力主要來自於有機質沉積與泥沙淤積，導致水體逐漸變淺，最終被陸地植被取代。初期階段，水體中首先出現浮游植物和沉水植物，如眼子菜、金魚藻等，它們的生長與死亡增加了水底的有機質。接著，挺水植物如蘆葦、香蒲開始在淺水區建立，其發達的根系能進一步攔截泥沙，加速淤積過程，使水體邊緣形成濕地。隨著陸域範圍擴大，濕生草本植物如莎草、燈心草入侵，土壤有機質持續累積，排水條件改善，最終允許耐濕的木本植物如柳樹、赤楊定居，並逐步發展成森林群落，完成從開放水體到陸地生態系的完整演替序列。

相較之下，陸生演替系列，特別是起始於裸露岩石表面的岩生演替系列，其初始條件更為嚴苛。岩石表面缺乏土壤與水分，晝夜溫差大，只有極少數先驅物種能夠存活。地衣通常是此系列的第一批定居者，它們能分泌有機酸微微腐蝕岩石表面，並從空氣中捕捉塵埃與水分，逐漸形成薄層的原始土壤。苔蘚植物隨後跟進，其墊狀結構能涵養更多水分與有機質，進一步促進岩石風化與土壤發育。當土壤層達到一定厚度後，一年生草本植物得以生根，它們的生命週期短，但能大幅增加土壤有機質含量。接著，多年生草本與灌木接替出現，其更深的根系能加速岩石崩解，並改善土壤結構與保水力。最終，喬木樹種入侵並形成森林，其龐大的生物量與深厚的枯枝落葉層標誌著頂極群落的形成，土壤也從最初的岩屑發展為成熟的森林土壤。

這兩種演替系列雖然起點迥異，但都展現了群落改變環境、環境再影響群落組成的反饋機制，是生態學中「生物改變非生物環境」的典範。水生系列的核心過程是「填平」，透過生物與物理過程將水體轉化為陸地；岩生系列的核心過程則是「造土」，透過生物作用將堅硬岩石風化為可育土壤。兩者的演替速率受氣候、基質性質、種子傳播距離及人類干擾等因素影響。在溫暖潮濕的氣候區，演替過程通常較為迅速；而在乾燥或寒冷地區，演替可能停滯於草本或灌木階段數十年甚至數百年。理解這些自然演替系列不僅具有理論意義，更能應用於受損生態系的復育工作，例如為礦區裸露地或退化濕地提供恢復路徑的參考藍圖。

#### 4.4.4 循環演替與偏途演替

生態演替並非總是線性地朝向單一、穩定的頂極群落發展，在某些特定環境條件或干擾模式下，會出現循環性與偏離預期路徑的演替現象。循環演替指的是一個群落內物種組成在時間上呈現週期性變化的模式，而非單向的物種替代。這種現象常見於環境條件本身具有週期性變化的生態系統中，例如季節性乾濕交替明顯的草原或某些森林的林窗動態。在循環演替中，不同物種或物種群會隨著環境因子的週期波動而輪流成為優勢，整個系統並未朝向一個恆定的頂極狀態發展，而是在幾個不同的狀態之間循環。例如，在某些灌叢生態系中，火災可能以固定的週期發生，導致植被在火後先由一年生草本植物佔據，接著是多年生草本與灌木，最後回到易燃的灌叢狀態，然後再次被火災重置，形成一個以火為驅動因子的循環。這種演替強調了干擾在塑造群落結構中的核心角色，也挑戰了傳統演替理論中「終極穩定狀態」的觀念。

偏途演替則是指群落因受到持續性或強度過大的人為或自然干擾，而偏離了該氣候區下理論上應發展的頂極群落路徑，轉而穩定在一個與預期不同的「偏途頂極」或「人為頂極」狀態。這種演替結果通常是由於干擾的強度或頻率超過了群落的恢復力，使得演替過程被中斷或轉向。一個典型的例子是過度放牧的草原，在持續的啃食壓力下，原本可能演替成灌木林或森林的潛在植被，被長期維持在草本植物為主的狀態，甚至可能退化為以不可食或有刺植物為優勢的群落。另一個例子是定期砍伐的森林，若砍伐間隔短於樹種達到成熟所需的時間，該森林將永遠無法發展成原始林的結構與組成，而是停留在次生林或甚至灌叢的階段。偏途演替凸顯了外部干擾，尤其是人類活動，對自然演替進程的深刻影響，並說明了許多我們今日觀察到的植被景觀，其實是長期人為干擾下的動態平衡結果，而非氣候性的頂極群落。

理解循環演替與偏途演替對於自然資源管理與生態保育至關重要。在循環演替主導的系統中，管理重點在於維持驅動循環的關鍵生態過程（如適度的火擾動），而非阻止變化。若錯誤地壓制這些過程，反而可能導致生物多樣性下降或系統狀態出人意料的劇變。對於偏途演替，管理者則需要審慎評估持續性干擾的後果。若期望生態系統恢復到更接近自然的狀態，就必須減輕或移除導致偏途的干擾壓力，例如透過放牧管制、火災管理或伐育策略調整。然而，在某些情況下，偏途頂極群落可能已形成具有生態與社會價值的獨特棲地，例如某些文化地景或早期演替階段物種的庇護所，此時管理的目標便是在承認人為影響的前提下，維護該狀態的穩定性與價值。這兩類演替模式提醒我們，生態系統的發展路徑多元且深受歷史與干擾影響，有效的管理必須建立在對特定系統動態機制的深入理解之上。

## 4.5 頂極群落與穩定性

頂極群落是生態演替理論中的一個核心概念，它描述了一個生態群落在特定環境條件下，經過長時間的演替發展後，所達到的一種相對穩定且自我維持的終極狀態。這種狀態下的群落，其物種組成、結構和功能在沒有重大干擾的情況下，將在長時間尺度上保持動態平衡。穩定性則是評估頂極群落狀態的關鍵屬性，它並非指群落完全靜止不變，而是指其具備抵抗外界干擾的能力（抵抗力）以及在干擾後恢復至原有狀態的能力（恢復力）。頂極群落的穩定性源自於其複雜的內部結構與功能整合，包括高度的物種多樣性、交錯的食物網關係、有效的養分循環以及能量流動的優化。這種穩定性使得頂極群落能夠緩衝環境的波動，例如氣候的季節性變化或輕微的病蟲害，從而維持其整體的生態功能與服務。

頂極群落的概念並非單一而僵化，生態學歷史上曾出現多種學說來解釋其形成與特徵。單元頂極學說認為，在一個氣候區內，所有的演替最終都會趨向於一個由氣候決定的、唯一的頂極群落，例如溫帶地區的闊葉林。然而，此觀點過於簡化了環境的複雜性，未能考慮到土壤、地形、火災等局部因子的影響。因此，多元頂極學說應運而生，該學說指出在一個氣候區內，由於地形、土壤質地、水分條件或干擾歷史的不同，可能發展出多種不同的穩定群落類型，例如在同一區域內可能同時存在森林、草原或灌叢等頂極狀態。此外，還有頂極格局假說，它將環境視為一個連續變化的梯度，而頂極群落也隨之形成一個連續的格局，強調了群落變化的漸進性與連續性。這些理論的演進，反映了生態學家對群落穩態理解的深化，認識到穩定性是相對的，且頂極狀態本身也可能隨著長期氣候變遷而緩慢移動。

群落的穩定性可以從多個維度進行測度與理解。抵抗力是指群落抵抗干擾並保持其結構、功能不發生劇變的能力。一個物種多樣性高、營養結構複雜的頂極群落，通常具有較高的抵抗力，因為其功能 redundancy（功能冗餘）較高，即多個物種能執行相似的生態功能，當某個物種衰退時，其他物種可以補位，維持系統運作。恢復力則是指群落在遭受干擾後，恢復到干擾前狀態的速度與能力。這與群落的繁殖體庫、土壤種子庫以及周圍種源的可及性密切相關。此外，生態學也關注群落的彈性，即系統在干擾後可能恢復到一個與原先不同但同樣穩定的狀態。穩定性還包括持久性，即群落在一定時間內持續存在的能力。這些穩定性屬性並非總是正相關；一個抵抗力強的群落，其恢復力可能較弱，反之亦然。例如，熱帶雨林作為複雜的頂極群落，抵抗力高，但一旦遭到大規模砍伐，其恢復過程可能極其緩慢。

干擾在群落動態中扮演著雙重角色，它既是破壞穩定性的力量，也是維持某些群落類型或促進更新所必需的因子。自然干擾如林火、颱風、病蟲害爆發等，若其強度、頻率和規模在特定範圍內，往往被視為生態系統的內在組成部分。週期性的低強度火災可以清除林下累積的易燃物，促進某些耐火樹種的更新，防止燃料過度積累而引發毀滅性大火，從而維持了如北美黃松林這類「火頂極」群落的長期穩定。然而，當干擾的強度或頻率超出歷史變異範圍，尤其是人為引發的劇烈干擾，如大規模皆伐、土地轉用或持續污染，則可能使群落偏離其頂極狀態，甚至導致生

態系統退化，喪失恢復力。干擾後群落的恢復過程，實質上是一段新的演替歷程，其路徑與終點取決於干擾的性質、殘留的生物與非生物條件，以及干擾後的环境。

Bormann 與 Likens 針對溫帶森林生態系統所提出的生物量積累模型，為理解頂極群落的發展與穩定性提供了重要的量化框架。該模型將森林演替過程分為幾個階段：重組期、積累期、過渡期和穩態期。在重組期，干擾後環境中，先驅物種快速佔據空間，生物量開始緩慢增加。進入積累期後，群落生物量呈線性快速增長，樹木競爭激烈，結構趨於複雜。過渡期標誌著增長速度放緩，優勢樹種逐漸更替，從陽性樹種轉為耐陰樹種。最終到達穩態期，此時森林生物量在一個高值附近波動，達到動態平衡，淨初級生產力與系統總呼吸量大致相等，生物量的積累趨近於零，這就是頂極群落的特徵。此模型強調，頂極群落的穩定性體現在能量與物質的平衡上，而非生物量的無止境增長。它將群落結構（如生物量）與功能（如生產力、呼吸）連結起來，說明了頂極群落如何通過內部調節，實現資源的高效利用與循環，從而維持長期的穩定狀態。這個模型不僅有助於理解自然森林的發育，也為森林永續經營與碳匯管理提供了科學基礎。

#### 4.5.1 頂極群落的概念與特徵

頂極群落是生態演替理論中的核心概念，指一個生態群落經過長時間的演替發展，最終達到與當地氣候、土壤等環境條件相適應的相對穩定狀態。這種狀態下的群落，其物種組成、結構和功能在沒有重大干擾的情況下，能夠長期保持動態平衡，不再有明顯的優勢物種更替。頂極群落的概念並非意指群落完全靜止不變，而是強調其變動在一個可預期的範圍內波動，系統內部的生產與分解、能量流動與養分循環達到一種高效的平衡。這種平衡狀態的達成，意味著群落對環境資源的利用趨於最優化，生物與環境之間的相互作用達到高度協調。

頂極群落的形成是長時間生態演替的結果，其特徵首先體現在物種組成的穩定性上。與演替中期階段相比，頂極群落的物種多樣性通常較高，但物種的替換速率極低。群落中的物種經過長期競爭與適應，形成了複雜的共生、競爭與捕食關係網絡，使得外來物種難以入侵並取代原有物種。此外，頂極群落往往由壽命長、體型大、競爭力強的物種所主導，例如在氣候溫濕地區的頂極群落常是高大的闊葉林或針闊葉混合林，這些優勢樹種能夠塑造林下微環境，決定哪些物種能夠共存。

從結構與功能的角度的分析，頂極群落展現出高度的空間複雜性與功能完整性。在垂直結構上，通常具有清晰的分層現象，例如森林群落可能包含喬木層、灌木層、草本層以及地被層，各層由適應不同光照與濕度條件的物種佔據，充分利用空間資源。水平結構上則可能呈現鑲嵌分布，但整體格局相對均勻。功能上，頂極群落的總初級生產力與群落呼吸量接近平衡，淨生態系統生產力趨近於零，意味著有機物的生產與分解速率相當，系統內的生物量與養分庫存量保持穩定。這種能量與物質的平衡，是頂極群落能夠長期維持的關鍵。

然而，頂極群落的概念並非單一而絕對。早期生態學家如克萊門茨曾提出「單元頂極」假說，認為在相同氣候區內，無論起始條件如何，演替最終都會趨向同一類型的頂極群落。但後續研究發展出「多元頂極」與「頂極格局」等理論，指出由於地形、土壤、火災頻率等局部環境因子的差異，同一氣候區內可能存在多種不同的穩定群落類型。此外，頂極群落的穩定性也是相對的，它仍會受到氣候變遷、病蟲害爆發等大尺度或長期干擾的影響而發生變化。因此，現代生態學更傾向於將頂極群落視為一個動態的、具有彈性的穩定狀態，而非演替的終極靜止點。

#### 4.5.2 群落穩定性的測度與類型

群落穩定性是生態學中用以描述群落抵抗干擾並維持其結構與功能狀態的能力，以及受到干擾後恢復至原有狀態的潛力。此概念並非單一維度，而是包含多種面向的綜合性指標。在測度上，生態學家常透過長期監測物種組成、多樣性指數、初級生產力以及關鍵物種的族群動態等參數來量化穩定性。例如，一個穩定的森林群落，其喬木層的優勢種組成在數十年間可能僅有微小變動，即便遭遇中度風災，其林冠結構也能在數年內恢復。穩定性亦可透過實驗性干擾來評估，如人為移除特定物種或模擬極端氣候事件，觀察群落偏離原始狀態的程度與恢復所需時間。

從類型上劃分，群落穩定性主要可區分為抵抗力與恢復力兩大類。抵抗力指的是群落面對干擾時，維持其原有特徵不變的能力。例如，物種豐富度高、食物網結構複雜的熱帶雨林，往往對外來物種入侵或病蟲害爆發具有較高的抵抗力，因為其複雜的種間關係能緩衝單一物種變動所帶來的衝擊。相反地，物種單純的人工針葉林，其抵抗力則相對較低。恢復力則指群落在遭受干擾後，重返干擾前狀態的速度與能力。典型例子如經常受火災干擾的草原生態系，其優勢草種通常具有快速再生的地下莖或種子庫，能在火災後迅速萌發，展現出極高的恢復力。

此外，穩定性還可細分為恆定性與持久性。恆定性關注的是群落特徵在時間序列上的波動幅度，一個恆定性高的群落，其生產力或物種數量的年際變化較小。持久性則指群落整體能夠存續的時間長度，而不被其他群落類型所取代。在實際生態系統中，這些穩定性類型往往相互關聯但並非總是正相關。一個抵抗力強的群落，其恢復力可能較弱，反之亦然。例如，珊瑚礁群落對水溫上升的抵抗力低，但若水質條件恢復，其幼體補充與珊瑚再生可能展現一定的恢復力；而深海熱泉生態系雖然物種組成特殊且對環境劇變的抵抗力不明，但其在穩定的地質條件下可能具有極高的持久性。

理解群落穩定性的測度與類型，對於生態保育與資源管理至關重要。它不僅有助於預測生態系統在氣候變遷或人為開發壓力下的反應，也是設計保護區網絡、實施生態修復工程時的核心科學依據。透過辨識不同群落所具有的穩定性特質，管理者可以採取更具針對性的策略，例如增強關鍵生態過程以提升恢復力，或保護生物多樣性以維持抵抗力，從而確保生態系服務的長期維繫。

### 4.5.3 干擾後的群落恢復過程

干擾後的群落恢復過程是生態系統展現其韌性與自我組織能力的重要體現。當自然或人為干擾事件發生後，群落並非永久停滯於受損狀態，而是會啟動一系列動態的恢復機制，逐步朝向某種穩定狀態發展。此過程的核心在於生物與非生物因子之間的複雜交互作用，以及物種拓殖、競爭與更替的連續性變化。恢復的軌跡與最終結果，深受干擾的類型、強度、頻率、範圍以及干擾前群落的狀態與所在地的環境條件所影響。例如，一場大規模的森林火災與一次小範圍的風倒，其恢復的起始條件與所需時間便有天壤之別。理解這些恢復過程，不僅是群落生態學的理论核心，更是進行生態修復、自然資源管理與生物多樣性保育的實踐基礎。

群落的恢復過程通常遵循生態演替的基本框架，但並非總是簡單地重複從先驅物種到頂極群落的經典序列。在次級演替的情境下，由於土壤基質與種子庫可能部分保留，恢復的起點較高，速度也相對較快。例如，棄耕農田的植被恢復，初期可能迅速被一年生草本植物佔據，隨後多年生草本與灌木侵入，最後木本植物逐漸成為優勢。然而，恢復路徑可能存在多種可能性，即所謂的「多重穩定狀態」。干擾可能將群落推離原有的平衡點，使其進入另一種看似穩定的植被型態。例如，過度放牧可能使草原生態系統轉變為以不可食灌木為主的灌叢地，即使放牧壓力解除，系統也可能長期滯留於此狀態，難以恢復到原先的草原景觀。

在恢復過程中，物種的拓殖順序與關鍵功能群的角色至關重要。先驅物種通常具備快速生長、高繁殖力與廣泛傳播能力，能迅速佔據受干擾後的空曠棲地，改善微環境（如提供遮蔭、增加土壤有機質），為後續物種的定居創造條件。此外，群落中的「工程師物種」或「互利共生網絡」的重新建立，往往能加速恢復進程。例如，固氮植物的早期出現能有效提升土壤氮含量，促進其他植物的生長；菌根真菌網絡的重新連接，則能協助植物幼苗獲取水分與養分，提升其存活率。這些生物間的互惠作用，是推動群落結構與功能逐步複雜化的重要引擎。

恢復的速度與完整性，也深受持續性壓力與棲地連接度的影響。若干擾後該地區仍持續承受邊際效應（如來自鄰近農地的化肥逕流）、頻繁的小規模干擾（如遊憩踩踏），或物種來源受限（因棲地破碎化導致種子傳播者或繁殖體無法抵達），則恢復過程將受到延滯或阻斷。因此，在生態修復實務中，除了消除干擾源，常需輔以人工措施，如引入關鍵物種、控制入侵種、或建立生態廊道以增強棲地連接度，旨在模擬或促進自然恢復機制的運作，引導群落朝期望的目標狀態發展。

### 4.5.4 Bormann 與 Likens 的生物量積累模型

Bormann 與 Likens 的生物量積累模型，是生態學中用以量化森林生態系統在演替過程中生物量動態變化的經典理論框架。此模型源於兩位生態學家 F. Herbert

Bormann 和 Gene E. Likens 於 1970 年代在美國新罕布夏州哈伯德布魯克實驗森林進行的長期生態研究。他們透過對溫帶落葉林在砍伐後恢復過程的詳細監測，提出了一個描述森林生物量隨時間累積的系統性模型。該模型的核心在於將森林生態系統視為一個整體，並將生物量的積累過程劃分為幾個具有明確特徵的階段，從而超越了早期僅定性描述演替的理論，為預測生態系統生產力與碳儲存潛力提供了量化的基礎。

該模型將森林演替過程中的生物量積累大致分為四個階段：重組階段、積累階段、過渡階段與穩態階段。在重組階段，干擾（如砍伐或火災）後，生態系統中的生物量急遽下降，此時先驅植物物種迅速佔據空間，開始進行初級生產，生物量從低點開始緩慢增加。進入積累階段後，隨著喬木樹種的建立與生長，生態系統的淨初級生產力達到高峰，生物量以接近線性的速率快速累積，此階段是森林固碳的主要時期。模型強調，此階段的生物量增長速率受到物種特性、環境資源（如光照、養分）以及群落內部競爭的綜合影響。

當森林發展至過渡階段，生物量積累的速率開始減緩。此時，群落結構趨於複雜，林冠層逐漸封閉，林下光照減少，個體之間對於光照、水分和養分的競爭加劇。同時，隨著早期建立的部分個體開始衰老、死亡，生態系統的總呼吸消耗增加，淨生態系統生產力下降，導致生物量淨增長的速度放緩。最終，系統進入穩態階段，亦常被視為與頂極群落概念相對應的時期。在此階段，生態系統的總生物量在一定範圍內波動，達到一個相對平衡的狀態。此時，群落的總生產量與總呼吸量大致相等，生物量的積累與損失（如透過樹木死亡、分解）達到動態平衡，生物量曲線趨於平緩。

Bormann 與 Likens 的模型不僅描述了生物量的變化，更將此過程與養分循環、能量流動緊密結合。他們指出，在生物量積累的早期，養分主要儲存在活的生物體與快速周轉的凋落物層中；而到了穩態階段，養分則更多地儲存在土壤有機質與木材等長週期庫中。此模型對於森林管理、碳匯評估以及理解生態系統對干擾的回應具有深遠影響。它提供了一個預測森林恢復時間與碳儲存潛力的工具，並強調了維持森林生態系統完整性對於長期碳封存的重要性。然而，模型也指出，在當代氣候變遷與人為干擾加劇的背景下，所謂的「穩態」可能更為動態且不確定，這促使後續研究需更關注外部驅動因子對生物量積累軌跡的修正作用。

## 4.6 人類活動對群落的影響

人類活動已成為驅動全球生態群落結構與功能變化的最主要力量，其影響的深度與廣度遠超過自然變動的範疇。自工業革命以來，人口急遽增長、科技快速發展以及消費模式的轉變，共同導致了對自然資源的龐大需求與對生態環境的劇烈改造。這些活動不僅直接改變了物種的組成與分布，更透過間接途徑影響了群落的動態平衡、演替方向與穩定性。從宏觀的景觀尺度到微觀的棲地層次，人類的影響無

所不在，使得許多自然群落逐漸轉變為受人為支配或高度干擾的半自然甚至人工系統。這種轉變不僅引發了生物多樣性的喪失，更削弱了生態系統提供關鍵服務的能力，例如水資源調節、氣候穩定與病媒控制等，進而對人類社會的永續發展構成根本性的挑戰。

土地開發是改變群落結構最直接且顯著的人類活動之一。為了滿足居住、農業與工業用地需求，大規模的森林砍伐、濕地填平與草原開墾導致原始棲地大量喪失。此過程不僅減少了物種的生存空間，更常造成棲息地的破碎化，將原本連續的景觀切割成孤立的小型斑塊。棲息地破碎化會產生一系列生態效應，包括增加邊緣棲地的比例、阻礙物種的遷徙與基因交流，並使小族群更容易受到隨機事件影響而局部滅絕。例如，在熱帶地區，為了種植油棕或大豆而進行的森林砍伐，創造出巨大的農業單一栽培景觀，其間僅殘存零星破碎的森林斑塊。這些殘存斑塊中的物種組成會逐漸趨向於由耐受干擾的廣適性物種所主導，而許多需要核心森林環境的特化物種，如某些林下植物、大型哺乳動物或專一性授粉者，則會消失，導致群落的生物多樣性與功能多樣性同步下降。

外來入侵種的引入與擴散是另一項由人類活動所驅動、對本地群落造成深遠影響的過程。隨著全球貿易與人員流動的加速，數以千計的物種被有意或無意地帶離其原生地。當這些外來種在新環境中建立族群，並缺乏天敵制衡時，便可能成為入侵種，與本地物種競爭資源、捕食本地物種，或改變棲地條件。入侵種往往能迅速擴張，排擠本地物種，導致群落組成趨向單一化，此現象稱為生物均質化。例如，入侵植物如小花蔓澤蘭或銀合歡，能快速形成密集單一植群，改變林下微環境，抑制原生樹苗更新，從而徹底改變森林群落的演替軌跡。在水域生態系統中，如斑馬紋貽貝或亞洲鯉魚的入侵，會大幅改變食物網結構與水體營養狀態，對漁業資源與基礎設施造成巨大經濟損失。

汙染對群落結構的改變則是透過化學物質輸入所導致的毒性壓力與環境條件變異。空氣汙染物如二氧化硫、氮氧化物及臭氧，能直接傷害植物葉片組織，影響光合作用，長期暴露下會改變森林樹種的組成，使敏感物種衰退，而耐受物種成為優勢。水體優養化源自過量的氮、磷營養鹽流入湖泊、河川或沿海水域，刺激藻類與水生植物過度生長。當這些有機質死亡分解時，會大量消耗水中溶氧，造成魚類及其他需氧生物死亡，使群落從多樣化的清水系統轉變為以細菌、藍綠菌及耐低氧物種為主的渾濁系統。此外，持久性有機汙染物與重金屬能在生物體內累積，並透過食物鏈產生生物放大效應，對高營養階的物種如猛禽或頂級掠食者造成生殖障礙或族群衰退，從而擾亂整個群落的營養結構。

都市化過程導致了獨特的群落轉變，創造出所謂的「都市生態系」。都市環境具有高度人工化、棲地破碎、熱島效應顯著以及外來種比例高等特徵。在此過程中，原生群落被大幅改造，適應人造環境的物種（如麻雀、鴿子、流浪貓狗、蟑螂及特定雜草）成為優勢。都市綠地，如公園、綠帶與庭園，雖然提供了重要的生態棲位，但其植物組成常以觀賞性外來種為主，動物相亦趨向於能利用人類資源的通

用型物種。然而，都市化也並非全然負面，適當的規劃可增加棲地異質性，例如生態滯留池、綠色屋頂與垂直綠化，能為特定原生物種提供庇護所，並促進都市生物多樣性。關鍵在於如何透過生態都市規劃，將自然過程與結構融入城市發展中，以減緩都市化對群落的負面衝擊，並提升都市居民的環境福祉。

#### 4.6.1 土地開發與棲息地破碎化

土地開發是人類社會經濟活動的直接體現，其過程往往伴隨著對自然棲息地的大規模轉變與切割。棲息地破碎化則是指原本連續、大面積的自然棲息地，因人類活動而被分割成面積較小、彼此隔離的斑塊狀棲地。此過程不僅直接導致棲息地面積的喪失，更關鍵的是改變了棲息地的空間結構與功能連結性，對生物群落產生深遠且複雜的影響。道路、鐵路、運河的建設，都市與郊區的擴張，以及大規模的農地、牧場或單一樹種造林地的開闢，都是導致棲息地破碎化的主要驅動力。這些線性或面狀的開發行為，如同在自然景觀上劃下深刻的切割線，阻斷了物種移動、基因交流與生態過程的連續性。

棲息地破碎化對群落的影響首先體現在物種組成與多樣性的改變上。面積效應與邊緣效應是兩個核心機制。根據島嶼生物地理學理論的延伸，較小的棲息地斑塊所能承載的物種數通常較少，尤其是那些需要廣大領域或特定內部棲境的大型動物、頂級捕食者或特化物種，最容易因棲地縮小而面臨局部滅絕的風險。同時，破碎化創造出大量的棲息地邊緣，這些邊緣環境在微氣候、光照、濕度等方面與森林內部核心區截然不同，導致適應內部環境的物種被迫退縮，而適應干擾或邊緣環境的物種則可能入侵，從而改變了原有的群落結構。例如，破碎化的森林邊緣可能導致溫度升高、濕度下降，並增加風害，使得耐陰的底層植物與相關動物消失，而被陽性先驅植物與一般性物種所取代。

破碎化更嚴峻的挑戰在於其對物種存活與族群長期續存的隱性影響。隔離效應使得個體在不同棲地斑塊間的移動變得困難甚至不可能，這不僅限制了物種尋找食物、配偶或新棲地的能力，更阻礙了族群間的基因交流。長期而言，小族群會面臨近親交配、遺傳多樣性流失的遺傳漂變問題，以及對環境變動、疾病隨機事件抵抗能力下降的滅絕漩渦。對於許多進行季節性遷移或需要在不同棲地類型間移動以完成生命週期的物種而言，廊道的喪失更是致命的打擊。此外，破碎化的景觀往往伴隨著人類活動的深入，使得野生動物更容易遭遇路殺、盜獵或與人類發生衝突，進一步加劇族群衰退的壓力。

從景觀生態學的角度來看，棲息地破碎化改變了整個生態系統的過程與功能。能量流動與養分循環的路徑可能被中斷，例如依賴動物進行種子傳播的植物，會因傳播者消失而無法有效更新。破碎化也影響了干擾（如火災、病蟲害）的傳播模式，可能使其更易蔓延或更難自然恢復。面對土地開發與棲息地破碎化的挑戰，現代的保育策略已從單點保護轉向景觀尺度的思考，強調透過生態廊道的建置、踏腳

石棲地的保留，以及國土規劃中預留生態網絡空間，來維繫棲息地的連結性，緩解破碎化對生物群落造成的負面衝擊。

#### 4.6.2 外來入侵種的引入與擴散

外來入侵種的引入與擴散，已成為全球生物多樣性喪失與群落結構改變的關鍵驅動因素之一。所謂外來入侵種，係指被人類活動有意或無意引入至其自然分布範圍以外的地區，並在當地建立穩定族群，進而對當地生態系統、經濟或人類健康造成顯著危害的物種。其引入途徑多元且複雜，主要可分為有意引入與無意引入兩大類。有意引入通常基於經濟、觀賞或生物防治等目的，例如為林業或園藝目的引進外來樹種、觀賞植物或寵物，或是為控制其他害蟲而引入天敵。然而，這些物種一旦逃逸至野外環境，若缺乏原生地的天敵或競爭者制約，便可能迅速擴張，轉變為入侵種。無意引入則伴隨著全球化的貿易與運輸活動而加劇，例如隨國際船隻壓艙水攜入的水生生物、附著於貨櫃或木質包裝材料的昆蟲與病原體，或是隨旅客行李夾帶的種子與小型動物。這些無意間的物種移動，往往在人們尚未察覺時，便已為當地生態系統埋下潛在的危機。

入侵種成功建立並擴散的過程，通常遵循引入、定居、建立與擴散等階段。並非所有外來種都能成為入侵種，其成功與否取決於物種本身的生物特性與引入地的環境條件。具備高繁殖力、快速生長、廣泛食性、強大擴散能力以及對環境變動耐受度高等特性的物種，較易突破地理屏障並在新環境中立足。此外，引入地的生態系統若因人類活動（如棲地破壞、污染）而處於脆弱或受干擾狀態，其生物抵抗力與復原力較低，也為入侵種提供了可乘之機，即所謂的「空生態位」機會。例如，在遭受過度砍伐或火災後的林地，外來先驅植物種往往能比本地種更快佔據裸露的土地，從而阻礙原生植被的自然恢復。入侵種一旦成功建立族群，其擴散模式可能透過自然方式，如風力、水流、動物攜帶，但更常透過持續的人類活動網絡加速，例如沿著公路、水路運輸擴散，或透過園藝貿易在區域間傳播。

外來入侵種對本地群落的衝擊是多層面且深遠的。最直接的影響是透過資源競爭，入侵種可能排擠本地物種，爭奪光線、水分、養分或空間，導致本地物種族群衰退甚至局部滅絕。其次，入侵種可能改變原有的種間關係，例如作為新型捕食者，對缺乏防禦機制的本地獵物造成毀滅性打擊；或透過雜交，使本地物種的基因庫受到污染，降低其遺傳獨特性與適應潛力。此外，某些入侵種被稱為「生態系統工程師」，能顯著改變棲地的物理化學環境，如外來植物可能改變土壤養分循環或水文條件，從而重塑整個群落的組成與結構。這些變化不僅導致物種多樣性下降，更可能削弱生態系統的功能，如生產力、養分循環與干擾恢復能力。從全球尺度觀之，入侵種的擴散正導致生物區系的均質化，使得原本具有獨特物種組成的地區，其生態獨特性逐漸喪失。

面對外來入侵種的挑戰，有效的管理策略必須涵蓋預防、早期偵測與快速反應，以及長期控制與復原。預防是最具成本效益的關鍵，需加強邊境檢疫、規範高風險物種的進口，並提升公眾對入侵種危害的認知。建立早期預警與監測系統，有助於在新入侵事件發生初期便及時採取根除行動。對於已廣泛建立的入侵種，則需發展整合性的長期管理計畫，結合機械清除、化學防治、生物防治及棲地復育等方法，並需考量其對非目標物種與整體生態系統的潛在影響。這項工作不僅是生態學的技術課題，更涉及政策制定、國際合作與社會價值觀的調整，需要跨領域的協作方能有效因應。

#### 4.6.3 汙染對群落結構的改變

汙染作為一種廣泛且強烈的人為干擾，對生物群落結構的改變是深刻且多面向的。不同類型的汙染物，包括化學物質、營養鹽、重金屬、有機汙染物以及物理性汙染如熱汙染或沉積物增加，會透過直接毒害、改變棲地條件或擾亂生態過程等途徑，重塑群落的物種組成、多樣性與空間格局。這種改變往往並非隨機，而是具有明確的定向性，導致群落趨向於由少數耐受物種主導，整體生物多樣性下降，並可能引發生態系功能退化。例如，在水體中，過量的營養鹽輸入引發優養化，首先刺激藻類與浮游植物過度繁殖，形成藻華；隨後藻類死亡分解耗盡水中溶氧，導致需氧生物如魚類、底棲無脊椎動物大量死亡，群落轉變為以厭氧微生物和少數耐低氧物種（如某些搖蚊幼蟲）為主。這種從複雜的魚類-無脊椎動物群落，簡化為以微生物和機會種為主的過程，標誌著群落結構的根本性轉變與生態功能的喪失。

空氣汙染對陸域群落的影響同樣顯著，特別是酸性沉降與臭氧等汙染物。酸雨會淋洗土壤中的鈣、鎂等營養鹽子，同時溶出鋁等有毒金屬，改變土壤的化學性質與微生物組成。這直接影響植物根系的養分吸收與健康，導致對酸性敏感的樹種（如某些針葉樹與山毛櫸）生長衰退甚至死亡，森林群落的垂直分層結構可能因此簡化。同時，土壤酸化會抑制分解者如蚯蚓與真菌的活動，減緩凋落物分解與養分循環速率，進一步影響整個群落的生產力。臭氧則會損害植物葉片的光合組織，降低其生長與競爭力，使得耐受物種（如某些草本植物）得以擴張，改變林下植被的組成。長期暴露下，森林群落可能從多樣化的混交林，轉變為物種組成單一、結構簡單的林地，其抵禦病蟲害與極端氣候的能力也隨之削弱。

重金屬與持久性有機汙染物對群落結構的影響，則主要透過生物累積與生物放大作用。這些汙染物在環境中不易分解，會在水體或土壤中累積，並進入食物鏈。初級生產者吸收汙染物後，沿著營養層向上傳遞並濃度遞增，導致高營養級的生物，如頂級捕食者，體內累積致命劑量。這可能造成食物網中關鍵物種的族群崩潰，進而引發群落結構的「自上而下」的連鎖反應。例如，DDT 等有機氯農藥曾導致猛禽類蛋殼變薄、繁殖失敗，其族群數量銳減後，原本受其控制的獵物族群可能過度增長，進一步壓迫其他物種。在土壤生態系中，重金屬汙染會直接毒殺敏感的土壤動物（如跳蟲、蟎類）與微生物，破壞土壤食物網的基礎，影響養分礦化過

程，最終導致地上部植物群落的組成改變，因為植物物種對養分獲取方式的依賴程度不同，其生長將受到間接影響。

汙染導致的群落結構改變，最終會體現在生態系的功能與服務上。一個物種多樣性低、由廣適性機會種主導的簡化群落，其生產力、養分循環效率、抵抗外來種入侵的能力以及從干擾中恢復的韌性，通常較原始群落為差。這種功能上的退化是長期且難以逆轉的，即便汙染源被移除，群落也可能無法自行恢復到原先的狀態，而可能停滯在某種偏途演替的狀態。因此，理解汙染如何篩選物種、改變種間關係與能量流動路徑，是預測生態系長期變化、制定有效汙染防治與生態修復策略的關鍵基礎。這也凸顯了將群落生態學的知識，整合到環境影響評估與環境管理中的重要性。

#### 4.6.4 都市化過程中的群落轉變

都市化作為人類活動最劇烈的土地利用變遷形式，對自然群落結構與功能產生深遠且多層次的轉變。城市環境創造出一系列獨特的物理與化學條件，包括顯著改變的微氣候、高度破碎化的棲地、廣泛的人工地表覆蓋、以及空氣、水體與土壤的複合性汙染。這些條件共同作用，形成強烈的環境篩選壓力，導致原本的自然群落物種組成發生系統性的更替。適應性較差的原生種，特別是那些對棲地完整性要求高、擴散能力有限或對干擾敏感的物種，往往在都市擴張的過程中消失。與此同時，一批能夠耐受或甚至受益於人為環境的物種則趁勢崛起，形成所謂的「都市生物群系」。這種轉變不僅是物種名單的替換，更涉及整個群落內物種間交互作用網絡的重組。

在都市化過程中，群落的物種多樣性通常呈現複雜的變化格局。在區域尺度上，由於自然棲地的大面積喪失與均質化，整體的物種豐富度往往下降，尤其是地方特有種與稀有種的流失最為嚴重。然而，在局部的小尺度上，例如城市公園、綠地或花園中，由於人為引入的外來觀賞植物、伴人動物以及適應都市廢棄物環境的物種增加，有時反而會出現物種數暫時上升的現象。這種現象被稱為「生物均質化」，意指不同城市的生物群落因引入相似的廣布性物種（如麻雀、鴿子、流浪貓狗、以及常見的園藝植物）而變得越來越相似，導致全球範圍內生物多樣性的獨特性降低。都市群落因而成為由少數耐受種、泛化種與引入種所主導的簡化系統。

這種群落轉變進一步體現在生態功能的改變上。都市環境中的食物網結構趨於簡單，營養層級縮減，關鍵的種間關係如授粉、種子傳播等可能因特定動物的消失而中斷或改由其他物種替代。例如，許多原生授粉昆蟲的減少，可能影響當地植物的繁殖成功率；而依賴大型連續森林的頂級捕食者的消失，則可能導致中、小型哺乳動物或鳥類族群失控，引發新的生態失衡。此外，都市的熱島效應會改變物候，使植物提前開花或延長生長季，進而影響與之相關的植食性昆蟲及鳥類的活動周期，造成物種間長期協同演化關係的錯配。

面對都市化導致的群落轉變，現代都市規劃與生態保育理念正逐漸融合，發展出生態都市主義與生物多樣性主流化的思維。其核心在於透過綠色基礎設施的建構，如生態廊道、屋頂綠化、雨水花園以及多層次複層綠帶，試圖在城市水泥森林中重建或模擬自然棲地的結構與功能。這些措施旨在增加棲地的異質性與連結度，為原生生物提供庇護所與移動路徑，緩解棲地破碎化的負面影響。最終目標是促使都市群落從單純的耐受種集合，轉向更具複雜性、穩定性及生態服務功能的半自然群落，讓人類居住環境與自然生態系統得以和諧共存，並為後續章節探討生物地球化學循環在人為景觀中的變化奠定基礎。