J. Lake Sci.(湖泊科学),2027,39(4):000-000
DOI: 10.18307/2027.0432
©2027 by *Journal of Lake Sciences*

湿地植被空间分布模拟（1）：基于“淹水生态位-繁殖-竞争”的多情景模型*

韩 祯[1,2]，孙 龙[2,3]，王世岩[1]，刘晓波[1,2**]，汪 洁[2,3]
（1：流域水循环与水安全全国重点实验室，北京 100038）
（2：中国水利水电科学研究院，北京 100038）
（3：河海大学，南京 211100）

摘 要：生态过程与空间格局之间的因果关系，是预测湿地植被群落结构和空间分布的理论基础。本研究以湿地植被的水文生态位为基础，考虑种子繁殖与克隆繁殖两类繁殖策略，将改进的 Lotka-Volterra 竞争方程与 Logistic 生长方程及元胞自动机框架结合，构建了湿地植被空间分布理论模型。研究设置生态位完全分化、部分重叠和完全重叠 3 类生态位情景，并结合 2 种种内种间竞争关系与 4 种繁殖策略组合，在 24 种模拟情景下分析了生态位、种内种间竞争关系和繁殖策略对湿地植被空间格局、种群密度及长期演替动态的影响。模拟结果表明了生态位分化对物种共存稳定性的作用。随着两物种生态位重叠度增加，群落空间格局由稳定共存逐步转变向竞争排斥。在生态位分化和生态位部分重叠条件下，两物种均可维持共存；而在生态位完全重叠条件下，8 种模拟情景中仅有 4 种能够保持共存，且共存状态下两物种密度均下降，其中种子繁殖物种平均密度由 0.040 降至 0.024，降低 40.00%；克隆繁殖物种由 0.118 降至 0.108，降低 8.47%。其次，繁殖策略差异对竞争结果具有显著调控作用。生态位完全重叠的情景中，两物种繁殖策略不同的 4 种情景均不能维持共存，且存活物种均为克隆繁殖物种，表明采取克隆繁殖的物种在种间竞争中更易形成优势。第三，种内竞争强于种间竞争是维持物种共存的有利条件。在生态位重叠且繁殖策略一致的前提下，满足种内竞争强于种间竞争条件两物种能够长期稳定共存；反之，若种间竞争更强，则仅当在两物种均为克隆繁殖时可实现长期共存，但该共存状态缺乏稳定性，随着模拟时间步长由 500 提升至 50000，其共存概率由 100.0%逐步降至 51.5%。研究从水文生态位分化、繁殖策略差异、种间/种内竞争，及其与空间过程耦合的视角，解析了湿地植被共存与空间格局的形成机制，为水文节律变化下湿地植被格局演变预测提供了机理支撑。
关键词：湿地植被；生态位分化；种间竞争；繁殖策略；空间格局

Mechanistic model of wetland vegetation spatial sistribution (1): Multi-scenario simulations based on flooding niche, reproduction, and competition*

Han Zhen[1,2]，Sun Long[2,3]，Wang Shiyan[1]，Liu Xiaobo[1,2**]&Wang Jie[2,3]
(1: *state key laboratory of water cycle and water security, beijing* 100038，*p.r.china*)
(2: *china institute of water resources and hydropower research*，*beijing* 100038，*p.r.china*)
(3: *hohai university*，*nanjing* 211100，*p.r.china*)

Abstract: the causal link between ecological processes and spatial patterns supports the prediction of wetland plant community structure and spatial distribution. this study focuses on the hydrological niches of wetland vegetation. it integrates two reproductive strategies, seed reproduction and clonal reproduction, and develops a spatial distribution model for wetland

* 2026-04-22 收稿；2026-07-22 收修改稿；2026-08-14 录用。
江西省重点研发计划项目（20261BCF320019）和国家重点研发计划项目（2023YFC3209001）联合资助。
** 通讯作者；E-mail：xbliu@iwhr.com.

vegetation. the model couples the modified lotka–volterra competition equation, the logistic growth equation, and a cellular automata framework. this study establishes three niche scenarios: complete niche differentiation, partial niche overlap, and complete niche overlap. it further combines two intra- and interspecific competition types with four reproductive strategy combinations, forming 24 simulation scenarios. these scenarios explore how niche differentiation, intra- and interspecific competition, and reproductive strategies affect vegetation spatial patterns, population density, and long-term succession dynamics. simulation results reveal that niche differentiation sustains stable species coexistence. increasing niche overlap between the two species drives a community transition from stable coexistence to competitive exclusion. the two species coexist stably under complete niche differentiation and partial niche overlap. under complete niche overlap, only four of the eight scenarios maintain species coexistence, and the population density of both species declines even in coexisting cases. specifically, the mean density of seed-reproducing species drops from 0.040 to 0.024, with a reduction of 40.00%, and the mean density of clonal species decreases from 0.118 to 0.108, with a reduction of 8.47%. reproductive strategy differences significantly modulate competitive outcomes. in the complete niche overlap scenario, no coexistence occurs in the four scenarios with divergent reproductive strategies between the two species, and only clonal species survive. this result indicates that clonal reproduction enhances interspecific competitive ability. stronger intraspecific competition relative to interspecific competition benefits species coexistence. for scenarios with niche overlap and identical reproductive strategies, the two species achieve long-term stable coexistence when intraspecific competition dominates interspecific competition. by contrast, stronger interspecific competition allows long-term coexistence only when both species adopt clonal reproduction, and such coexistence is unstable. as simulation time steps increase from 500 to 50,000, the coexistence probability decreases from 100.0% to 51.5%. this study integrates hydrological niche differentiation, reproductive strategy variation, intra- and interspecific competition, and their interactions with spatial processes to clarify the mechanisms governing wetland plant coexistence and spatial pattern formation. the findings provide mechanical evidence for predicting wetland vegetation pattern dynamics under variable hydrological conditions.
keywords：wetland vegetation; niche partitioning; interspecific competition; reproductive strategy; spatial pattern

湿地植物具有适应水陆交错、干湿交替环境的生理生态学特征，能够耐受周期性干旱和长期淹水。湿地植被空间分布格局既是表征湿地生态系统健康状态的指示指标，也对湿地生态系统结构与功能具有重要影响[1]。空间格局的形成与演变不仅受环境条件影响，也受到繁殖策略、种内与种间相互作用以及植物扩散过程的共同调控。因此，从生态过程视角阐明湿地植被空间格局的形成机制与演变规律，是湿地生态学研究中的重要科学问题[2]。

围绕这一问题，已有研究首先从湿地植物对环境响应关系入手，形成了相对成熟的统计模型。统计模型通常通过回归分析、排序分析及高斯模型等方法，揭示湿地植物对水深、盐度、淹水时长等关键环境因子的响应规律，并识别其适宜生态阈值[3,4]。在此基础上，物种分布模型进一步结合遥感和 GIS 技术，实现了环境响应关系的空间表达，可用于预测物种潜在分布格局，常用方法包括 MaxEnt（Maximum Entropy Model）、GARP（Genetic algorithm for rule-set prediction）和 ENFA（Ecological niche factor analysis）等[5-6]。统计模型和物种分布模型侧重于识别生态位特征和环境约束，对于植物生活史、扩散过程以及种间竞争和促进关系的刻画能力相对有限[7-8]。

相比之下，种群动力学模型更强调植物生长、扩张和种间关系的动态过程，为解释群落结构演变提供了更具机理性的分析框架。Logistic 方程和 Lotka-Volterra 方程是其中最基本的理论工具。孟竹剑等[9]利用 Logistic 方程模拟了鄱阳湖湿地苔草的株高与生物量变化，揭示了不同退水速率条件下的生长动态特征。吴晓慧等[10]利用经典的 Lotka-Volterra 种间竞争模型，模拟了人工栽培植物与原生植物的种间关系，预测了天然草甸的恢复演替特征，提出自然演替后 7–10 年是人工干预的关键机会窗口，为保障植被恢复效果的稳定性提供了科学参考。近年来种群模型的理论机制研究也在不断深化，一些研究从理论层面讨论了环境条件与种间作用对群落稳定性的共同影响。Meng 等[11]基于 Lotka-Volterra 模型和欧美 34 个草地生物多样性实验的数据进行了理论分析与验证，结果表明环境因子对物种多样性和稳定性影响的贡献因素要大于种间竞争，挑战了生态学界长期以来认为种间互作是维持稳定性的核心的传统假设。

现实当中湿地植物多呈现环带状、斑块状和镶嵌状等分布格局，在种群动力学模型基础上需要进一步构建空间显示模型（Spatial Explicit Models）[12-13]，才能解析植被空间格局形成机制[14]。易雨君等[15]耦合水动力模型与土壤盐度模型计算水盐梯度生态位，并通过元胞自动机实现盐沼植被扩张的空间分布模拟。Sun 等[16]基于淹水时长生态位和元胞自动机实现了鄱阳湖湿地植被多年演替及空间分布模拟。当前，空间显示模型中竞争和繁殖等生态过程的考虑仍较为薄弱。在竞争方面，湿地植物往往在适宜生态位聚集分布[17]，引发邻近个体对光照、水分的争夺，改变种内、种间关系及空间格局[18]。Qi 等[19-20]研究表明，盐沼湿地植物受环境和竞争影响呈现出小尺度离散和大尺度聚集的分布格局。Han 等[21]研究发现种内聚集可以一定程度缓解竞争压力，但无法改变竞争排斥的最终结果。在繁殖方面，湿地植物中利用匍匐茎、根状茎进行克隆繁殖的物种占较大比例[22-23]，但种子繁殖在长距离扩散定植和恶劣条件下延续种群等方面仍具有不可替代的作用[24]，且湿地植物会根据环境条件调整有性与无性繁殖的资源分配[2]。这些生态现象和规律均对机理模型的阐释能力与预测效力提出了进一步要求。种内和种间竞争强度与繁殖策略如何交互作用，共同决定物种分布格局及其共存稳定性？空间格局与共存状态在不同的生态位分化与重叠等情景下又会发生哪些变化？都是亟待解决的科学问题。

因此，本研究尝试构建统一的机理模型框架，统筹考虑物种水文生态位特征、植物繁殖策略（种子繁殖与克隆繁殖）以及种内和种间竞争作用，以期实现对湿地植物空间格局与共存机理的解释，为耦合水文水动力模拟结果并结合具体湿地案例开展模拟提供参考。

1 研究方法

1.1 基本假设

湿地植物在长期进化中形成了不同的淹水适应策略，在高程、淹水时长和出露时机共同作用下，植被沿高程梯度既表现出条带状分布特征，同时在微地形差异影响下还呈现出局部斑块镶嵌分布格局。基于此，假设研究区域为小尺度且空间上均质的洲滩湿地，将其划分为 $L_1 \times L_2$ 个正方形网格；同时研究区域内洲滩周期性淹没-出露，植物存在生长、繁殖、死亡等生活史阶段。在空间上，研究区域内水平方向（x 轴）淹水时长保持恒定，而沿高程方向（y 轴）形成显著的淹水梯度，随高程升高，淹水时长呈线性递减，逐渐变为完全出露区（淹水时长为 0），构成由低位长期淹水区到高位短期淹水区的连续模拟范围。

1.2 模型构建

采用高斯模型（Gaussian model）描述不同植物在淹水梯度下的响应特征。水深或水位等因素同样对湿地植物生长具有重要影响，本研究主要针对某一洲滩湿地的年内淹水过程及其长期演变进行建模分析，因此采用淹水时长作为主要环境变量[25]。假设物种i $(i = 1,2)$的繁殖率r_i与淹水时长 y 服从高斯分布，其数学公式为：

$$r_i = r_{i,0} \cdot f(i,y) = r_{i,0} \cdot \frac{1}{\sigma_i\sqrt{2\pi}} \cdot exp\left(-\frac{(y-\mu_i)^2}{2\sigma_i^2}\right) \tag{1}$$

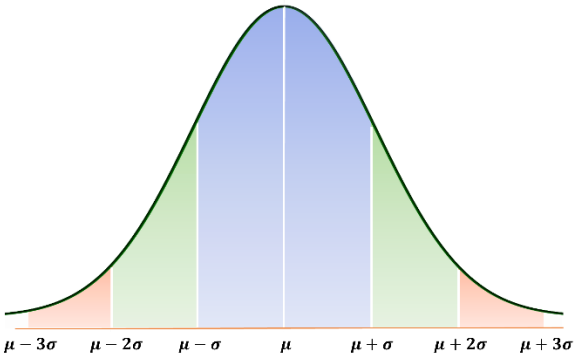

图 1 高斯模型区间划分

Fig. 1 Interval division of the Gaussian model

其中，$r_{i,0}$表示物种 i 的内禀增长率，体现该物种的繁殖能力强度；$f(i,y)$为归一化的高斯曲线，体现物种 i 对淹水时长 y 的响应特征；μ_i表示物种 i 的最适淹水时长，即该物种处于该淹水条件下生长状态最佳，繁殖成功率最高；σ_i表征物种 i 的生态位宽度，用于量化物种对水文梯度的耐受范围，（$\mu-\sigma$，$\mu+\sigma$）表示物种的最适生长区间，（$\mu-2\sigma$，$\mu-\sigma$）及（$\mu+\sigma$，$\mu+2\sigma$）为适宜生长区间，而低于$\mu-2\sigma$或高于$\mu+2\sigma$的区域被视为不适生长区间。

根据湿地植物的繁殖特性[26]，模型假设物种 1 及物种 2 均具有两种繁殖方式，即种子繁殖（繁殖体能够扩散至整个研究区）和克隆繁殖（繁殖体只能扩散至邻体）。物种i的种子繁殖率和克隆繁殖率分别为s_i和c_i，对某种植物而言，采用种子繁殖方式的比例为$k_i(0 \le k_i \le 1)$，则以克隆繁殖方式进行扩散的比例为$1-k_i$，则有

$$s_i = k_i \cdot r_i \tag{2}$$

$$c_i = r_i - s_i = (1-k_i) \cdot r_i \tag{3}$$

此外，植物的空间分布格局可通过全局密度p_i与局部密度$q_{i/j}$描述[27]，其中，全局密度p_i表示物种i在整个生境中出现的频率，局部密度$q_{i/j}$表示在物种 i 周围存在物种 j 的概率。基于这一定义，模型对传统 Lotka-Volterra 竞争方程进行了改进，综合考虑了淹水耐受、繁殖策略及种间竞争对植物共存的影响，构建了湿地植被空间分布的理论方程如下：

$$p_i(t) = p_i(t-1) + p_{0\to i}(t) - p_{i\to 0}(t) \tag{4}$$

$$p_{0\to i}(t) = p_0(t-1) \cdot p_i(t-1) \cdot s_i + p_0(t-1) \cdot q_{0/i}(t-1) \cdot c_i \tag{5}$$

$$p_{i\to 0}(t) = p_i(t-1) \cdot \left(d_i + a_{ii} \cdot q_{i/i}(t-1) + a_{ij} \cdot q_{i/j}(t-1)\right) \tag{6}$$

时间步长为模型基本更新单位，表示幼苗定殖后生长为具有繁殖能力个体的最小过程单元。公式（4）中，$p_i(t)$和$p_i(t-1)$表示 *t* 时刻和 *t*-1 时刻物种 *i* 的密度，$p_{0\to i}(t)$表示 *t* 时刻物种 *i* 通过生长繁殖增加的密度，$p_{i\to 0}(t)$表示 *t* 时刻物种 *i* 死亡变为空斑减少的密度。公式（5）中，生长繁殖由克隆繁殖与种子繁殖两部分组成，$p_0(t-1) \cdot p_i(t-1) \cdot s_i$项计算在 *t*-1 时刻物种 *i*（密度为$p_i(t-1)$）在空斑（密度为$p_0(t-1)$）进行种子繁殖产生的增量，$p_0(t-1) \cdot q_{0/i}(t-1) \cdot c_i$项计算在 *t*-1 时刻物种 *i* 进行克隆繁殖产生的增量，其计算需保证斑块为空斑（密度为$p_0(t-1)$），同时周围斑块存在物种 *i*（概率为$q_{0/i}(t-1)$）；公式（6）表示物种 *i* 在 *t* 时刻受自身死亡率、物种 *i* 的种内竞争和物种 *j* 对物种 *i* 的种间竞争作用而减少的密度。

为进一步刻画空间分布变化，在方程（1-6）基础上利用元胞自动机（cellular automaton, CA）模拟湿地植被时空动态。模拟范围为 $L_1 \times L_2$ 的矩形范围，元胞空间结构采用冯诺依曼（von Neumann neighborhood）四邻体结构，即每个元胞与其上、下、左、右四个相邻元胞存在相互作用关系。设元胞状态为 I，每个元胞包含三种可能状态：当元胞未被物种占据时，*I*=0；当元胞被物种 *i* 占据时，*I*=i，其中 *i*=1,2。元胞状态及邻域结构如图 2 所示。

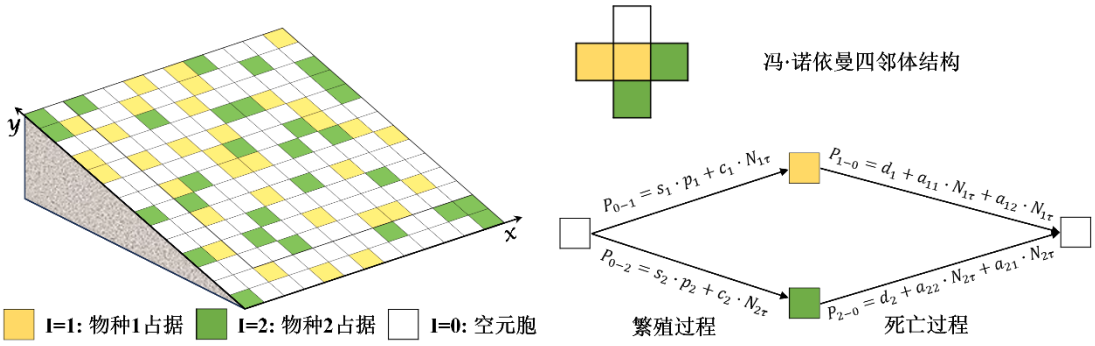

图 2 元胞状态及转换规则

Fig.2 Cellular states and transition rules

在元胞自动机模型中，元胞状态转化由种子繁殖、克隆繁殖、死亡和竞争过程共同决定。对于任一元

胞，记其四个邻域元胞内状态为 i 的元胞数量为$N_{i\tau}$，即邻域元胞中被物种 i 占据的数量。则在方程（4~6）基础上，可定义坐标为（m，n）的元胞转化规则如下：

$$P_{0-i} = s_i \cdot p_i + c_i \cdot N_{i\tau} \tag{7}$$

$$P_{i-0} = d_i + a_{ii} \cdot N_{i\tau} + a_{ij} \cdot N_{j\tau} \tag{8}$$

式中，P_{0-i}表示元胞由空元胞转换为被物种 i 占据的概率，由种子繁殖（$s_i \cdot p_i$）和克隆繁殖（$c_i \cdot N_{i\tau}$）两部分组成，表示物种繁殖过程；P_{i-0}表示被物种 i 占据的元胞变为空元胞的概率，由基础死亡率（d_i）、种内竞争（$a_{ii} \cdot N_{i\tau}$）和种间竞争（$a_{ij} \cdot N_{j\tau}$）共同决定，表示物种的死亡过程。

模型以 t 时刻元胞状态为基础，逐元胞计算下一时刻的状态转化概率。对于空元胞，依据式（7）计算其被物种 i 占据的概率；对于已被物种 i 占据的元胞，依据式（8）计算其转化为空元胞的概率，同时对计算结果采用截断处理，即当转化概率大于 1 时取 1，小于 0 时取 0，其余情况保持原计算值。随后在整个区域每个元胞生成 0-1 之间的随机数，当转化概率大于随机数时，则认定转化事件发生，元胞状态发生转化，否则元胞保持原本状态。本文模型涉及相关参数及取值如表 1 所示。

表 1 模拟参数及其定义和取值

Tab.1 Simulated parameters, their definitions, and values

参数	定义	取值
L_1、L_2	模型模拟范围	L_1=200、L_2=400
$r_{i,0}$	物种 i 的内禀增长率	$r_{1,0} = 0.8$，$r_{2,0} = 0.8$
y	元胞的淹水时长	$0 \le y \le 365$
$f(i,y)$	物种 i 对淹水时长 y 的响应曲线	$0 \le f(i,y) \le 1$
μ_i	物种 i 的最适淹水时长	$\mu_1, \mu_2 \in \{120,200,280\}$
σ_i	物种 i 的生态位宽度	$\sigma_1 = 40$，$\sigma_2 = 40$
k_i	物种 i 种子繁殖占总繁殖率的比例	$k_i = 0,1$
s_i	种子繁殖率	$s_i = k_i \cdot r_i$
c_i	克隆繁殖率	$c_i = (1-k_i) \cdot r_i$
d_i	物种死亡率	0.2
a_{ii}	物种 i 的种内竞争作用强度	$a_{ii} = 0.2, 0.4$
a_{ij}	物种 i 与物种 j 的种间竞争作用强度	$a_{ij} = 0.2, 0.4$
p_i	被物种 i 占据的元胞占总元胞数量的比值	$0 \le p_i \le 1$
$N_{i\tau}$	四个邻域元胞内被物种 i 占据的元胞数量	$N_{i\tau} = 0,1,2,3,4$

此外，为定量表征不同时刻两种植物种群空间分布格局及其聚集程度，参考 Fragstats 景观格局指数体系，本文计算了模拟结果中的斑块面积和整体空间自相关指数，用以定量刻画两种植物的空间分布特征。其中，斑块面积（Patch Area，AP）、斑块数量（Number of Patches，NP）与单位面积边界长度（Edge Density，ED）根据空间分布栅格可直接提取计算，用于反映物种占据斑块的规模及破碎化程度。莫兰指数（Moran's I）用于识别目标物种在整个模拟区域中的整体空间自相关特征，表征物种在模拟空间中的聚集程度，其计算公式为：

$$MI = \frac{N}{S_0} \cdot \frac{\Sigma_p \Sigma_q w_{pq}(n_p - \bar{n})(n_q - \bar{n})}{\Sigma_p (n_p - \bar{n})^2} \tag{9}$$

$$S_0 = \Sigma_p \Sigma_q w_{pq} \tag{10}$$

式中，MI 为 Moran's I 指数；N 为模拟区域的栅格总数；p 和 q 为模拟区域内任意两个栅格单元的编号，而非二维空间坐标。n_p 和 n_q 分别表示栅格 p 和栅格 q 是否被目标物种占据，是取 1，其他物种或空斑取 0；$\bar{n}$为目标物种在所有栅格中的占据比例；w_{pq} 为空间权重元素，用于表示栅格 p 与 q 是否为空间邻近，即两个栅格共享边界时 w_{pq}=1，否则 w_{pq}=0；S_0 为空间权重总和。MI>0 表示目标物种在空间上呈聚集格

局，值越大说明物种空间聚集程度越高；*MI* 趋于 0 值表示目标物种分布接近随机分布；*MI*<0 表示目标物种分布趋于离散分布。

2.3 模拟情景

为模拟不同水淹耐受类型植物在水文梯度下的分布特征及共存条件，模型假设物种 i 存在三种淹水适应策略（图 3），分别记为不耐水淹型（a）、耐水淹型（b）与喜水淹型（c）。其适宜曲线$f(i,y)$为归一化的高斯函数，μ_i对应物种 i 的最适淹水时长，当植物为不耐水淹型（a）时，$\mu_i = 120$；当植物为耐水淹型（b）时，$\mu_i = 200$；当植物为喜水淹型（c）时，$\mu_i = 280$。

基于此设置三种生态位组合，用于刻画两物种间的生态位差异：

（1）生态位完全分化，即物种 1 为不耐水淹型（曲线 a）、物种 2 为喜水淹型（曲线 c），两物种适宜生长区间几乎无重叠；

（2）生态位部分重叠，即物种 1 为不耐水淹型（曲线 a）、物种 2 为耐水淹型（曲线 b），两物种的适宜生长区间部分存在重叠；

（3）生态位完全重叠：两物种具有相同的水文适宜曲线。本文以两物种均为耐水淹型（曲线 b）作为代表情景进行展示。

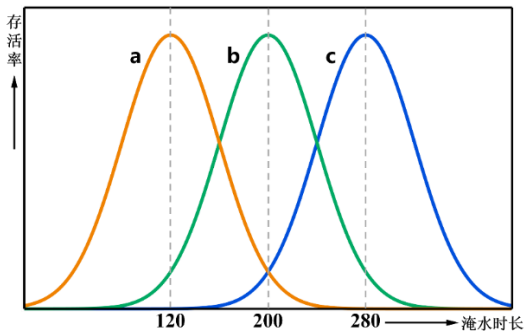

图 3 三种淹水适宜性曲线（a 为不耐水淹型、b 为耐水淹型、c 为喜水淹型）

Fig.3 Three types of flooding suitability curves (a, flood-intolerant; b, flood-tolerant ; c, flood-preferring)

模型共设置 24 种模拟情景，用以评估竞争强度、淹水适应特征、繁殖策略及其交互作用对湿地植被时空分布的影响（图 4）。当种间竞争强度大于种内竞争强度，两种植物的淹水耐受特征可分为 3 种情景，繁殖策略也可分为 4 种情景，经排列组合共计 12 种情景；当种内竞争强度大于种间竞争强度，同样也可以分为 12 种情景。模型具体参数见表 1。假设个体在整个区域内随机分布，模拟初始条件为两物种的初始密度，分别为$P_{1(t=0)} = 0.1$；$P_{2(t=0)} = 0.1$。

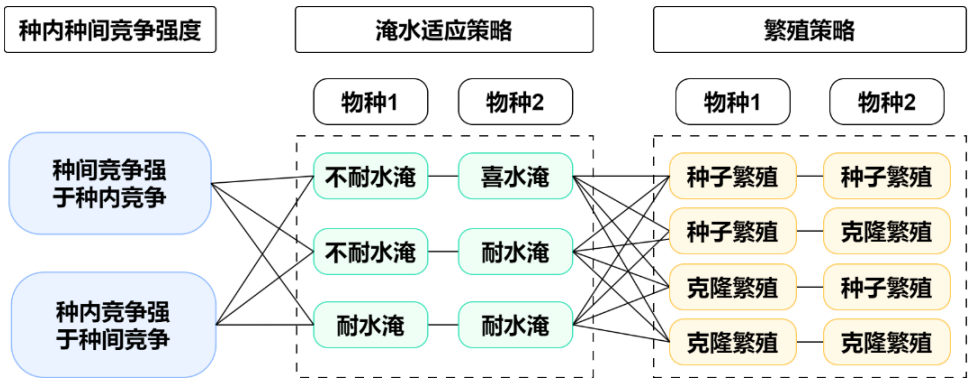

图 4 模拟情景

Fig.4 Simulation scenarios

共存结果基于模拟结束时刻的全局密度p_i进行判定，若模拟结束时$p_i = 0$，则判定该物种在当前情景下消失；若两个物种的全局密度均大于 0，则判定两个物种实现共存。为进一步区分共存状态的稳定性，本研究计算最后 100 个时间步内物种密度的变异系数$CV = \sigma/\mu$，其中σ和μ分别为该时段内物种密度的标准差和平均值。当两个物种均未消失，且两物种密度的CV均小于 0.05 时，判定为稳定共存；否则判定为不稳定共存。

2 结果

2.1 空间分布格局

种群动力学模型模拟结果表明，生态位分化增强了物种间的共存能力。当两物种生态位完全分化时（图 5），无论种内竞争强度是否超过种间竞争，均可实现长期稳定共存，物种沿高程梯度呈现带状分布特征。结果显示（详见附表 I）：在种间竞争强于种内竞争条件下，克隆繁殖物种的平均斑块面积为 9528，平均密度为 0.119，平均莫兰指数为 0.600，而种子繁殖物种的平均斑块面积为 3269，平均密度为 0.041，平均莫兰指数为 0.096；当种内竞争强于种间竞争时，由于物种聚集加剧了种内竞争，克隆繁殖物种的平均斑块面积下降至 7260，平均密度下降至 0.091，斑块面积及密度降低了 23.80%，平均莫兰指数下降至 0.490，种子繁殖物种的平均斑块面积下降至 2567，平均密度下降至 0.032，斑块面积及密度降低了 21.50%，平均莫兰指数下降至 0.058，各模拟结果在时间步 500 后均保持稳定。

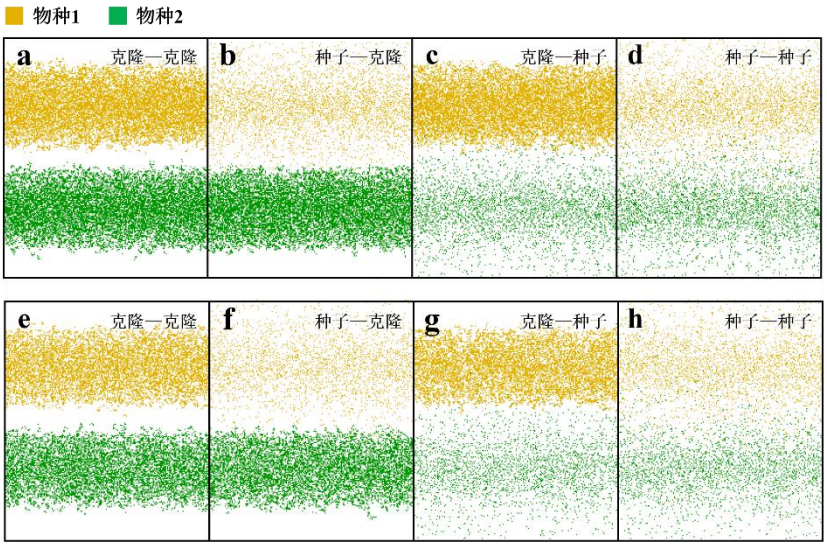

图 5 生态位完全分化情景模拟结果（T=500；物种 1 为不耐水淹型、物种 2 为喜水淹型；横向和纵向分别表示元胞空间的 L1 和 L2 方向；a-d 为种间竞争大于种内竞争，e-h 为种内竞争大于种间竞争）

Fig. 5 Simulation results under the complete niche differentiation scenario (T = 500; species 1 is non-flood-tolerant, species 2 is flood-preferring; the horizontal and vertical directions represent the L1 and L2 directions of the cellular space, respectively; panels a–d indicate interspecific competition greater than intraspecific competition, and panels e–h indicate intraspecific competition greater than interspecific competition)

当两物种生态位部分重叠时（图 6），两物种依然能够维持稳定共存，但受生态位接触带竞争作用影响，整体密度低于生态位完全分化情景，其中种子繁殖物种受影响更大。以种间竞争强于种内竞争情景为例，克隆繁殖物种平均密度为 0.108，低于生态位完全分化情景下的 0.119；种子繁殖物种平均密度为 0.024，低于生态位完全分化情景下的 0.041，降幅更大。空间聚集指标显示，克隆繁殖物种莫兰指数为 0.609，高于种子繁殖物种的 0.071，表明克隆繁殖物种更容易在局部形成连续斑块，并在生态位接触带对离散分布的种子繁殖物种形成竞争压力。结果表明生态位部分重叠提高了物种间的接触概率和竞争强度，降低了两物种的整体空间占据水平，并在一定程度上削弱了共存稳定性。当生态位完全重叠时（图 7），两物种共存

稳定性进一步降低，物种间表现出竞争排斥现象，在多数情景（b、c、f、g）中，种子繁殖物种完全消失；情景 d 中物种 1 几乎消失，其密度趋近于 0，群落结构趋向单一优势物种占据。

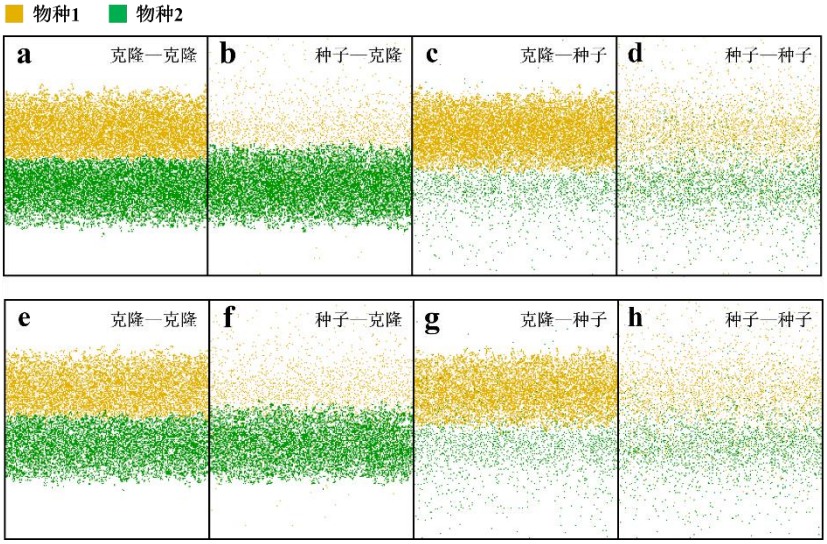

图 6 生态位部分重叠情景模拟结果（*T*=500；物种 1 为不耐水淹型、物种 2 为耐水淹型；横向和纵向分别表示元胞空间的 L1 和 L2 方向；a~d 为种间竞争大于种内竞争，e~h 为种内竞争大于种间竞争）

Fig. 6 Simulation results under the partial niche overlap scenario(*T* = 500; species 1 is non-flood-tolerant, species 2 is flood-tolerant; the horizontal and vertical directions represent the L1 and L2 directions of the cellular space, respectively; panels a–d indicate interspecific competition greater than intraspecific competition, and panels e–h indicate intraspecific competition greater than interspecific competition)

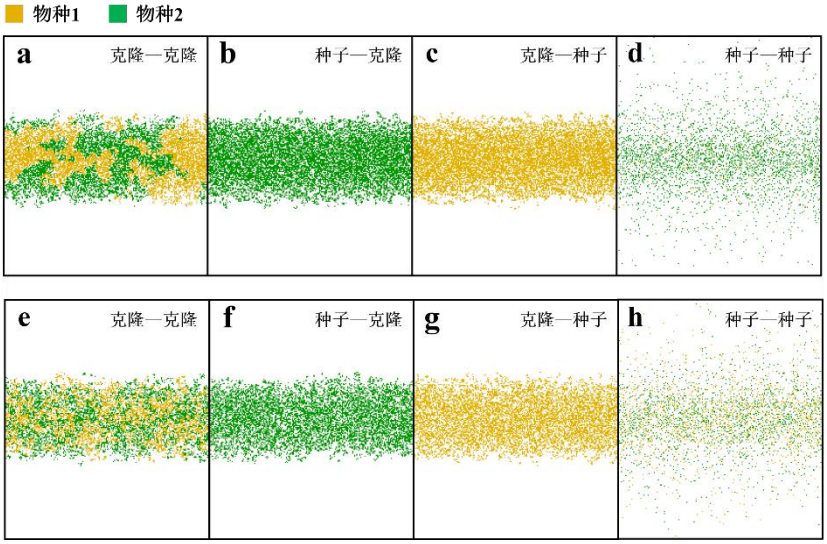

图 7 生态位完全重叠情景模拟结果（*T*=500；物种 1、物种 2 均为耐水淹型；横向和纵向分别表示元胞空间的 L1 和 L2 方向；a~d 为种间竞争大于种内竞争，e~h 为种内竞争大于种间竞争）

Fig. 7 Simulation results under the complete niche overlap scenario (*T* = 500; both species 1 and species 2 are flood-tolerant; the horizontal and vertical directions represent the L1 and L2 directions of the cellular space, respectively; panels a–d indicate interspecific competition greater than intraspecific competition, and panels e–h indicate intraspecific competition greater than interspecific competition.)

2. 2 种群密度变化

模拟结果表明，繁殖策略是影响湿地植物种群密度的重要因素。在各生态位情景下，克隆繁殖物种的密度均高于种子繁殖物种。例如，在生态位完全分化情景下，克隆繁殖物种的平均密度稳定在 0.118，高于种子繁殖物种平均密度 0.040（图 8）。

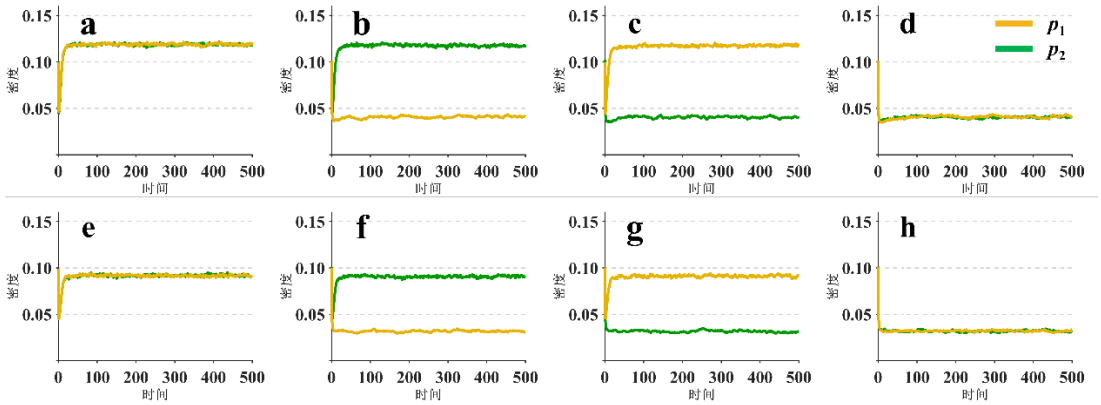

图 8 生态位完全分化情景下两物种密度变化（q1 表示物种 1 密度，q2 表示物种 2 密度；T=500；物种 1 为不耐水淹型、物种 2 为喜水淹型；a–d 为种间竞争大于种内竞争，e–h 为种内竞争大于种间竞争）

Fig. 8 Density dynamics of the two species under the complete niche differentiation scenario (q1 and q2 denote the densities of species 1 and species 2, respectively; T=500; species 1 is non-flood-tolerant, species 2 is flood-preferring; panels a–d indicate interspecific competition greater than intraspecific competition, and panels e–h indicate intraspecific competition greater than interspecific competition)

在生态位部分重叠情景下，不同物种在适宜生长区间发生竞争，种子繁殖物种平均密度由 0.040 降低至 0.024，降低 40.00%；克隆繁殖物种平均密度由 0.118 降低至 0.108，降低 8.47%，物种密度均有所降低，在生态位重叠和竞争强度较高的情景中更易受排斥，导致物种密度低于克隆繁殖物种。特别是当两物种繁殖方式不同时（图 8、图 9 b、c、f、g），种子繁殖物种密度大幅降低（由 0.040 降至 0.018，降低 55.00%），而克隆繁殖物种仅轻微下降（由 0.118 降至 0.115，降低 2.50%）。

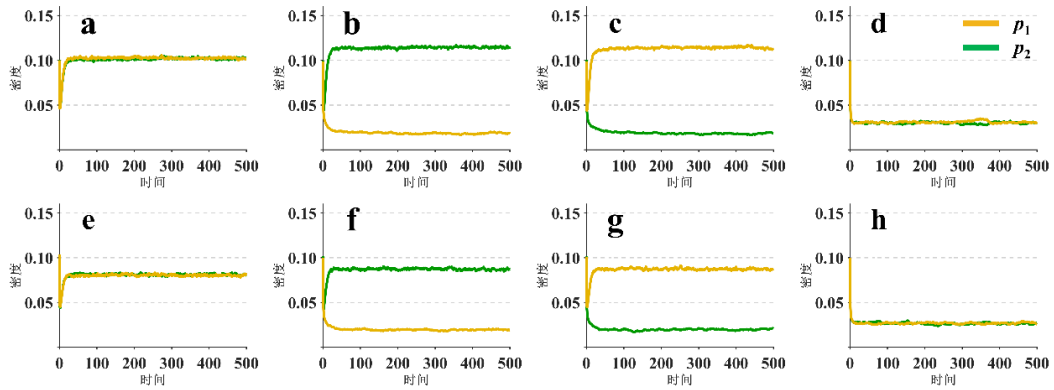

图 9 生态位部分重叠情景下两物种密度变化（q1 表示物种 1 密度，q2 表示物种 2 密度；T=500；物种 1 为不耐水淹型、物种 2 为耐水淹型；a–d 为种间竞争大于种内竞争，e–h 为种内竞争大于种间竞争）

Fig. 9 Density dynamics of the two species under the partial niche overlap scenario (q1 and q2 denote the densities of species 1 and species 2, respectively; T = 500; species 1 is non-flood-tolerant, species 2 is flood-tolerant; panels a–d indicate interspecific competition greater than intraspecific competition, and panels e–h indicate intraspecific competition greater than interspecific competition)

在生态位完全重叠情景下，繁殖策略对竞争及密度结果的影响进一步加剧，当繁殖方式不同时，种子繁殖为主的种群受种间竞争影响而快速消失（均在 51 时间刻内消失），形成以克隆繁殖为主的种群格局，其物种密度为 0.118。当两物种均为种子繁殖时，若种间竞争强于种内竞争（图 10 d），最终仅存单一物种，存活密度为 0.040；若种内竞争强于种间竞争两物种可稳定共存（图 10 h），其密度分别为 0.018、0.020，整体密度（0.038）略低于单一种子繁殖物种存活密度（0.040）。而当两物种均为克隆繁殖物种时（图 10 a、e），两物种在 500 个时间步长内均能实现共存，物种平均密度为 0.053，其整体密度（0.106）同样低于单一克隆繁殖物种密度（0.118）。

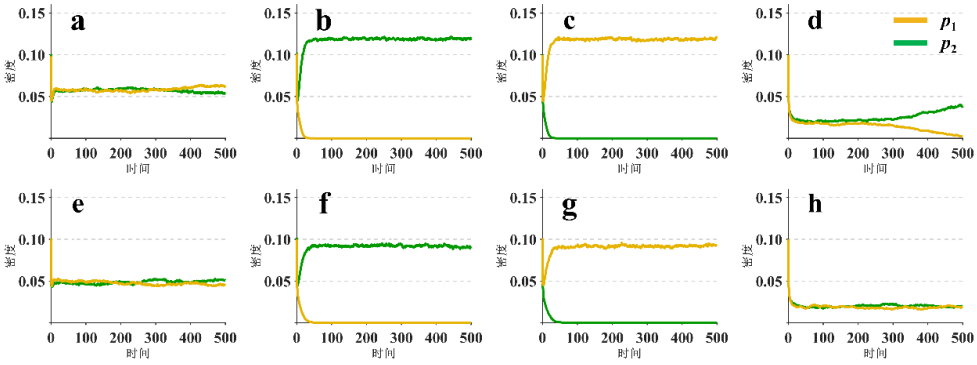

图 10 生态位完全重叠情景下两物种密度变化（q1 表示物种 1 密度，q2 表示物种 2 密度；T=500；物种 1、物种 2 均为耐水淹型；a–d 为种间竞争大于种内竞争，e–h 为种内竞争大于种间竞争）

Fig. 10 Density dynamics of the two species under the complete niche overlap scenario (q1 and q2 denote the densities of species 1 and species 2, respectively; T = 500; both species 1 and species 2 are flood-tolerant types; panels a–d indicate interspecific competition greater than intraspecific competition, and panels e–h indicate intraspecific competition greater than interspecific competition)

2. 3 群落演替动态

在不同生态位组合与繁殖策略作用下，群落结构演替达到稳定状态所需时间存在显著差异。各情景物种密度变化分析表明，在生态位完全分化情景及生态位部分重叠情景，种子繁殖物种平均 5.2 个时间步长可达到稳定密度，而克隆繁殖物种则需要平均 19.6 个时间步长达到稳定。

在生态位完全重叠的情景中，系统达到平衡的时间受繁殖方式组合影响。当两物种繁殖方式不一致时（情景 b、c、f、g），种子繁殖物种较快趋于消失，其密度平均在第 28 个时间步长降为 0，群落结构随后进入稳定状态。当两物种繁殖方式相同时（情景 a、d、e、h），系统平衡过程主要受种内竞争与种间竞争相对强度控制。当种内竞争强于种间竞争时（情景 e、h），两物种密度平均在 7 个时间步长内趋于稳定；当种间竞争强于种内竞争时（情景 a、d），根据经典 Lotka-Volterra 竞争方程，两物种在该条件下不具备稳定共存条件，系统难以形成稳定平衡。然而，在有限模拟时间内（T=500），情景 a、d 仍出现两物种共存结果。为进一步检验该共存状态是否受模拟时间尺度和过程随机性影响，模型设置不同模拟时长，并在每一时间尺度下开展 200 次重复模拟，统计两物种的共存次数与共存概率，用于分析情景 a、d 中两物种共存状态的长期稳定性，模拟结果如表 2 所示。

模型分别在 T=500、5000、10000、20000 和 50000 时间步长下对情景 a、d 进行重复模拟。结果显示（表 2），情景 d 的共存概率随模拟时间延长急剧下降，在 T=5000 及更长时间尺度下均未出现两物种共存结果，与 Lotka-Volterra 竞争方程的理论推导一致。而情景 a 中两物种均采用克隆繁殖，在各时间尺度下均存在共存结果，但共存次数随演替时间延长逐渐减少，共存概率由 100.0%降至 51.5%，表明随着时间推移，竞争排斥作用持续增强，物种消失的概率大幅上升。情景 a 的物种密度变化曲线也并非完全一致（图 11），群落在较长时间尺度上由局部聚集逐步演化为大斑块格局。结合斑块面积、斑块数量、莫兰指数和单位面积边界长度变化，可将其空间演替过程归纳为三种典型情形：其一，两物种斑块规模在长时间尺度上反复波动并发生优势转换（图 11a），由物种 2 占据优势变为物种 1 占据优势，最终两物种斑块面积分别

为 3371 和 6145，莫兰指数分别为 0.605 和 0.592，单位面积边界长度分别为 1.521 和 1.518。两物种空间聚集度和边界破碎化程度相近，在空间上表现为相对独立的聚集性优势斑块。该情景下斑块间边界接触较少，种间竞争作用受到空间隔离效应削弱，因此能够维持较长时间的斑块化共存。其二，两物种在演替过程中其中一方物种逐渐形成连续性的聚集斑块，另一方物种则由若干小斑块和局部较大斑块共同组成（图 11b，c）。以图 11b 为例，t=1000 时物种 1 斑块面积为 4727，斑块数量为 143，单位面积边界长度为 1.472，莫兰指数为 0.605；物种 2 斑块面积为 3520，斑块数量为 162，单位面积边界长度为 1.754，莫兰指数为 0.543，物种 2 的空间聚集性较弱，在竞争过程中处于劣势。随着演替推进，小斑块逐渐受竞争排斥，大斑块维持共存，物种 1 最终斑块面积增至 7677，而物种 2 斑块面积降至 1726，二者莫兰指数分别为 0.590 和 0.592。该类情景中劣势物种虽斑块面积缩小，但残留斑块仍保持较高聚集性，能够维持共存。其三，长期演替后最终表现为完全竞争排斥（图 11d）。该情景中，劣势物种斑块面积持续下降，在 t=5000 时已降至 1620，单位面积边界长度为 1.700，莫兰指数为 0.569；至 t=14000 时，斑块面积进一步降至 89，单位面积边界长度升高至 2.494，莫兰指数下降至 0.377，并在 t=14400 时完全消失。劣势物种在长期竞争过程中不仅斑块面积持续缩小，而且残留斑块的边界破碎化程度升高，无法形成稳定的高度聚集斑块，最终被优势物种完全排除，群落转变为单一物种存活格局。

表 2 生态位完全重叠情景下不同时间步长的情景 a 和情景 d 运行结果

（$\mu_1=\mu_2=200$, $a_{11}=a_{22}=0.2$, $a_{12}=a_{21}=0.4$；繁殖策略：情景 a 为克隆—克隆，情景 d 为种子—种子）

Tab.2 Simulation results for scenarios a and d under different time steps in the complete niche overlap condition ($\mu_1=\mu_2=200$, $a_{11}=a_{22}=0.2$, $a_{12}=a_{21}=0.4$; reproductive strategy: scenario a represents clonal–clonal reproduction, and scenario d represents seed–seed reproduction)

时间步长	500	5000	10000	20000	50000
情景 a 共存次数	200	195	180	127	103
情景 a 共存概率	100.0%	97.5%	90.0%	63.5%	51.5%
情景 d 共存次数	175	0	0	0	0
情景 d 共存概率	87.5%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%

3 讨论

3.1 空间分布格局的影响因素

在生态位重叠情景下，如果不同物种具有相同繁殖策略且种内竞争强于种间竞争，则能够达到稳定共存状态[28-29]。生态位重叠值大小既能说明湿地植物在环境资源维度上分布的重叠程度，也能说明植物种群对环境资源的占用情况[30]。本研究构建的机理模型模拟结果也同样表明，在生态位分化情景下，无论种内竞争与种间竞争相对强度如何，差异化的生态位使得不同物种在 500 个时间步长内稳定共存，即使在种内竞争增强条件下，克隆繁殖物种密度仅由 0.118 降至 0.091，种子繁殖物种由 0.040 降至 0.031，群落组成结构不发生明显变化。

除生态位以外，种间与种内竞争被认为是决定群落空间格局演化的重要过程。袁兴中等[31]（2011）针对三峡消落带湿地苍耳和其它伴生物种的竞争试验研究表明，种间竞争强度随距离增大而减小，0-30 cm 范围是受种间竞争影响的主要区域，其中 0-10 cm 范围竞争最为激烈，且种间竞争强度大于种内竞争。李晓雪等[32]通过水淹胁迫和种间种内关系对牛鞭草和狗牙根的竞争试验表明，在无水淹条件下种间竞争为主，在全淹和半淹条件下则以种内竞争为主并表现出显著密度制约。本研究模拟结果与上述试验结论相符，当种间竞争强于种内竞争时更容易发生竞争排斥，在生态位完全重叠且种间竞争强于种内竞争的情景中（图 7 b、c），种子繁殖物种平均在时间步长为 26 时消失，而种内竞争强于种间竞争的情景中（图 7 f、g），平均消失时间步长为 51。模拟结果验证了“种间竞争强于种内竞争，难以维持稳定共存”的理论假设[33]，即在生态位完全重叠情景下，当种间竞争强于种内竞争时（图 7 b、c；图 10 b、c），物种在较短时间尺度内即发生竞争排斥，在平均时间步长 T=26 时出现物种消失。

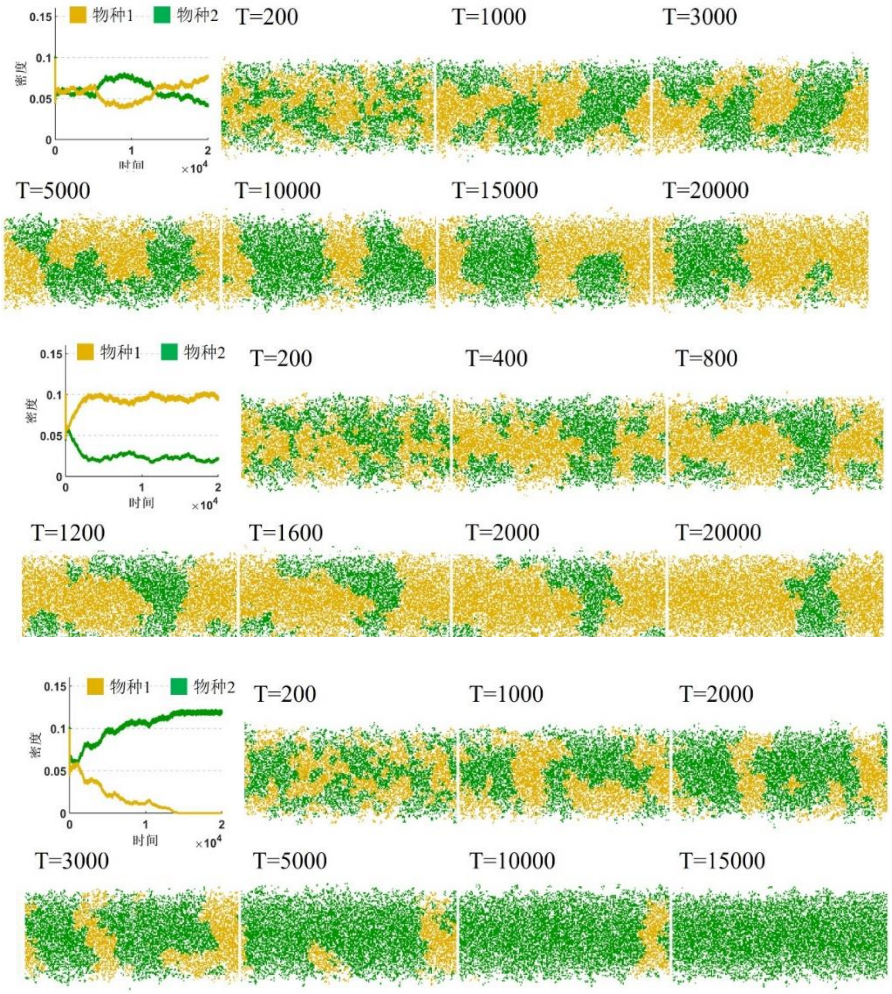

图 11 固定情景下两物种长期密度变化及关键时刻空间分布格局

（两物种均为克隆繁殖；生态位完全重叠；种间竞争强于种内竞争；T=20000）

Fig. 11 Long-term density dynamics and spatial distribution patterns of two species at key time points under a fixed scenario (Both species reproduce clonally; complete niche overlap; interspecific competition is stronger than intraspecific competition; T = 20000)

种间与种内竞争关系并非一成不变，其动态变化特征能够进一步通过邻域密度变化反映。图 12 至图 14 反映了不同生态位重叠情景下物种邻域密度$q_{i/j}$随时间的演化过程。当$q_{1/1}$和$q_{2/2}$高于$q_{1/2}$和$q_{2/1}$时，个体周围以同类物种为主，物种空间聚集度高，不同物种的种间竞争主要发生在斑块边缘，从而延缓竞争排斥作用，维持物种间的共存。当$q_{1/2}$或$q_{2/1}$持续升高并超过同种邻域密度时，不同物种个体之间接触增加，种间竞争压力增强，使斑块边缘不断收缩直至消失，物种密度迅速下降并最终消失。

在竞争基础上，繁殖方式会进一步影响分布格局。模拟结果显示，克隆繁殖物种具有明显的空间聚集特性，使其在资源竞争与生境胁迫下具有较高存活率与稳定性。例如在生态位完全分化与部分重叠情景中，克隆繁殖的物种平均密度分别稳定在 0.118 和 0.108，高于种子繁殖物种的 0.040 和 0.024；而在生态位完全重叠条件下，当两物种繁殖策略不一致时，克隆繁殖总能占据优势，物种密度稳定在 0.115 左右。相比之下，种子繁殖更加倾向于长距离传播和全局扩散[1,34,35]，个体分布相对离散且对环境扰动及竞争更为敏感，其密度在生态位部分重叠情景下降至 0.024，在繁殖策略不一致的重叠情景中进一步降至 0.018（降低

55.00%），并在生态位完全重叠条件下于多种情景中快速消失。

时间是群落空间分布格局稳定性的重要影响因素[36]。种子繁殖物种通过种子传播远距离扩散，更快占据与自身生态位相适应的空间范围；而克隆繁殖物种主要通过邻域扩散，在适宜生境的迁移较为缓慢，因而达到稳定所需的时间更长[34,37]。机理模型结果也表明，生态位分化及部分重叠情景下，种子繁殖物种平均在约 5.2 个时间步长即可达到稳定密度，而克隆繁殖物种达到稳定所需时间则需要 19.6 个时间步长。此外，尺度依赖在群落构建与空间分布研究中同样具有重要意义，个体/邻域等小尺度上物种间接触频繁，种间竞争更易导局部竞争[35]；而在较大尺度上，空间分布格局受环境异质性、扩散限制及生态位分化等因素影响[38,39]，这也凸显了多因素建模的必要性。

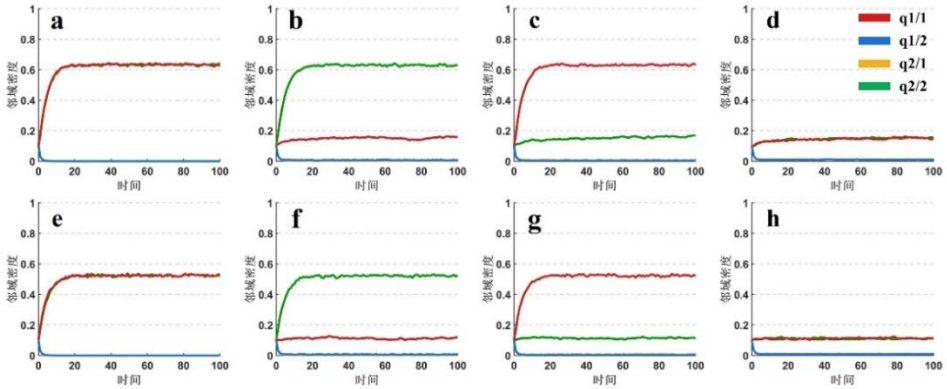

图 12 生态位完全分化情景邻域密度变化图

（q1/1 表示物种 1 周围存在物种 1 的频率，q1/2 表示物种 1 周围存在物种 2 的频率，q2/1 表示物种 2 周围存在物种 1 的频率，q2/2 表示物种 2 周围存在物种 2 的频率）

Fig. 12 Changes in neighborhood density under the complete niche differentiation scenario

(q1/1 denotes the frequency of species 1 occurring around species 1, q1/2 denotes the frequency of species 2 occurring around species 1, q2/1 denotes the frequency of species 1 occurring around species 2, and q2/2 denotes the frequency of species 2 occurring around species 2)

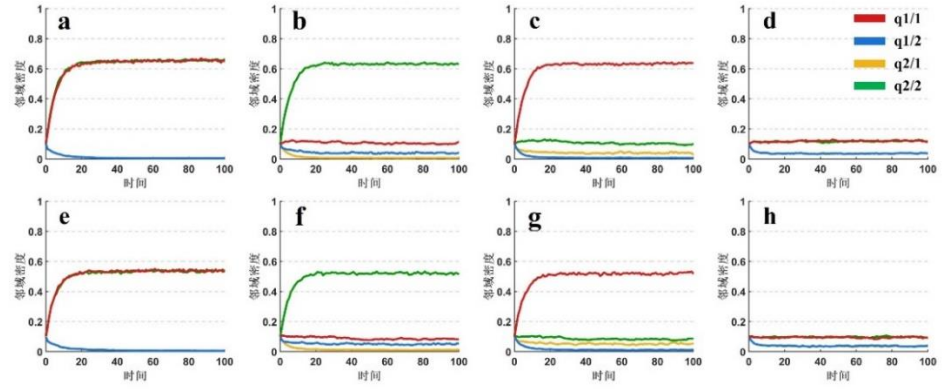

图 13 生态位部分重叠情景邻域密度变化图

（q1/1 表示物种 1 周围存在物种 1 的频率，q1/2 表示物种 1 周围存在物种 2 的频率，q2/1 表示物种 2 周围存在物种 1 的频率，q2/2 表示物种 2 周围存在物种 2 的频率）

Fig. 13 Changes in neighborhood density under the partial niche overlap scenario

(q1/1 denotes the frequency of species 1 occurring around species 1, q1/2 denotes the frequency of species 2 occurring around species 1, q2/1 denotes the frequency of species 1 occurring around species 2, and q2/2 denotes the frequency of species 2 occurring around species 2.)

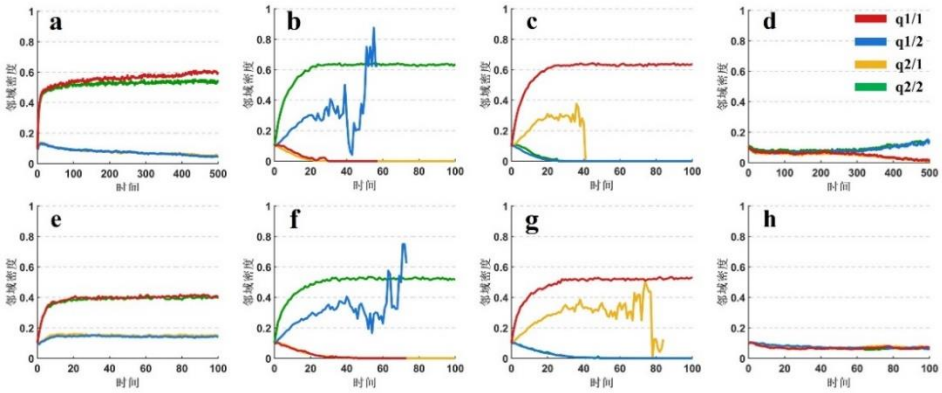

图 14 生态位完全重叠情景邻域密度变化图

（q1/1 表示物种 1 周围存在物种 1 的频率，q1/2 表示物种 1 周围存在物种 2 的频率，q2/1 表示物种 2 周围存在物种 1 的频率，q2/2 表示物种 2 周围存在物种 2 的频率）

Fig. 14 Changes in neighborhood density under the complete niche overlap scenario

(q1/1 denotes the frequency of species 1 occurring around species 1, q1/2 denotes the frequency of species 2 occurring around species 1, q2/1 denotes the frequency of species 1 occurring around species 2, and q2/2 denotes the frequency of species 2 occurring around species 2)

3.2 模型的优势与适用性探讨

本研究整合生态位、克隆与种子繁殖策略以及种内、种间竞争等因素，构建了反映湿地植被空间分布的机理模型，在机理刻画方面具备一定优势。

与统计模型相比，机理模型在物种对环境响应特征基础上，综合考虑了种内及种间竞争强度、种子繁殖与克隆繁殖等典型过程，生态学内涵更加丰富；此外，机理模型通过连续时间步长，在模型假设和参数范围内显示了种群密度变化，识别稳定共存与竞争排斥等典型情景出现的时间，能够为刻画水文驱动下的植被格局形成与演替动态提供支撑。与前人构建的种群动力学模型相比，机理模型探索了基于植被生活史的过程耦合，即将竞争、繁殖与扩张等生态过程嵌入同一时间步长内计算，实现植被状态变化由多过程共同驱动，相比 “先用扩张模型确定分布范围、再用竞争模型刻画密度或生物量变化”的传统分阶段处理[40,41]，提高了建模效率。由于机理模型假设所有生态过程发生在均质洲滩之上，虽以淹水生态位为重点考虑了环境异质性，但未考虑土壤颗粒结构、氮磷营养盐等其它环境因子的异质性，以及湿地植物种间竞争与促进关系的转化等，下一步还应根据具体的湿地案例，结合实际水位、水深、淹没和出露节律等，根据野外调查、控制试验等进行模型机理与参数的优化。

近年来，一些湿地植被机理模型相继被用于入侵植物扩张预测、生态修复效果预判，以及水文过程驱动下的植被演替。一些研究利用生态自组织斑图及其涌现过程构建机理模型，有效解释植被分布格局成因[42]；并结合土壤水、地表水和植被发育等生态过程构建耦合模型，定义湿地生态恢复的最小群落单元[43,44]。一些研究在机理模型基础上利用元胞自动机模型预测互花米草在滨海湿地的入侵扩散过程，提出了应重点抑制种子长距离扩散、移入侵前沿的小型斑块等防控对策[45,46]。湿地植被空间分布机理模型还应进一步强化与水文水动力模型的深度耦合。截至 2025 年我国已建水库 9 万多座，水库调度运行深刻改变了湿地水文过程、水动力过程和地貌过程，这些变化又将显著改变湿地植被群落结构与空间分布，继而对以植物为食物资源和生境条件的消费者，如鱼类、水鸟等种群结构产生级联作用？应在湿地植被机理模型基础上，建立“水-草-鸟-鱼”耦合关系链条，为生态流量确定、生态补水方案与生态水文过程调控提供精细化科学支撑。

4 结论

本研究综合考虑淹水生态位、克隆繁殖与种子繁殖方式，以及种内-种间竞争关系等关键因素，构建了

湿地植被空间分布机理模型，并在 24 种情景下开展了连续步长的空间显式模拟，主要结论如下。

1）生态位分化显著提升了物种共存的稳定性。随着两物种生态位重叠度增加，群落空间格局由稳定共存逐步转变向竞争排斥。在生态位分化和生态位部分重叠条件下，两物种均可维持共存；而在生态位完全重叠条件下，8 种模拟情景中仅有 4 种能够保持共存，且共存状态下两物种密度均下降，其中种子繁殖物种平均密度约降低 40%，克隆繁殖物种密度约降低 8.5%。

2）繁殖策略差异对竞争结果具有显著调控作用。生态位完全重叠的情景中，两物种繁殖策略不同的 4 种情景均不能维持共存，且存活物种均为克隆繁殖物种，表明采取克隆繁殖的物种在种间竞争中更易形成优势。

3）种内竞争强于种间竞争是维持物种共存的有利条件。在生态位重叠且繁殖策略一致的前提下，种内竞争强于种间竞争条件下两物种能够长期稳定共存；反之若种间竞争更强，则仅当在两物种均为克隆繁殖时可实现长期共存，但该共存状态缺乏稳定性，随着时间补充推移，共存概率由 100%逐步降至 51.5%。

模型从机理层面解析了“生态位分化-繁殖-竞争”共同驱动下的植被空间格局与共存状态，也为进一步耦合水文水动力过程开展典型湿地植被群落结构模拟奠定了基础。未来研究应结合具体湿地环境特征并根据野外调查或控制试验校准参数，针对性提升模型的解释能力。

5 附件

附表 I 见电子版（DOI 10.18307/2027.0432）。

6 参考文献

【1] Hou ZY, Chen XS, Xie YH *et al*. Characteristics of soil seed bank and its relationship with aboveground vegetation in Lake Dongting. *J Lake Sci*, 2012, **24**(2): 287-293. DOI: 10.18307/2012.0218. [侯志勇, 陈心胜, 谢永宏等. 洞庭湖湿地土壤种子库特征及其与地表植被的相关性. 湖泊科学, 2012, **24**(2): 287-293.]

[2] Han Z, Sun L, Wang SY *et al*. Research progress of numerical simulation of wetland plant ecology and research example of Poyang Lake wetland. *Journal of China Institute of Water Resources and Hydropower Research*, 2024, **22**(6): 539-557. [韩祯, 孙龙, 王世岩等. 湿地植物生态数值模拟进展及鄱阳湖湿地研究示例. 中国水利水电科学研究院学报: 中英文, 2024, **22**(6): 539-557.]

[3] Deane DC, Casanova MT, Nicol J *et al*. Modelling relative richness of flooding-response groups to predict hydrology-driven change in wetland plant communities. *Ecological Indicators*, 2025, **171**: 113163. DOI: 10.1016/j.ecolind.2025.113163.

[4] Kroth F, Kuhwald K, Schneider T *et al*. Habitat suitability and species distribution modelling in lake macrophyte research: A systematic review. *Ecological Indicators*, 2025, **179**: 114141. DOI: 10.1016/j.ecolind.2025.114141.

[5] Bührs M, Rienow A, Zepp H. Integrating species distribution models (SDM) in spatially explicit GIS-tools to support nature-sensitive urban planning. *Basic and Applied Ecology*, 2026, **91**: 61-73. DOI: 10.1016/j.baae.2026.01.005.

[6] Wang L, Diao CY, Lu Y. The role of remote sensing in species distribution models: A review. *International Journal of Remote Sensing*, 2025, **46**(2): 661-685. DOI: 10.1080/01431161.2024.2421949.

[7] Zhang WP, Pan S, Jia X *et al*. Effects of positive plant interactions on population dynamics and community structures: A review based on individual-based simulation models. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(6): 571-582. [张炜平, 潘莎, 贾昕等. 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. 植物生态学报, 2013, **37**(6): 571-582.]

[8] Chu CJ, Wang YS, Liu Y *et al*. Advances in species coexistence theory. *Biodiversity Science*, 2017, **25**(4): 345-354. DOI: 10.17520/biods.2017034. [储诚进, 王酉石, 刘宇等. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, **25**(4): 345-354.]

[9] Meng ZJ, Xia SX, Yu XB *et al*. A study on the suitable time window of feeding vegetation fit for overwintering geese in Poyang Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(21): 7539-7548. DOI: 10.5846/stxb201711082003. [孟竹剑, 夏少霞, 于秀波等. 鄱阳湖越冬雁类食源植被适宜取食时间窗口. 生态学报, 2018, **38**(21): 7539-7548.]

[10] Wu XH, Shan XK, Dong SK *et al*. Prediction of Alpine artificial grassland restoration based on an improved Lotka-Volterra interspecific competition model. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(9): 3187-3198. DOI: 10.5846/stxb201806091293. [吴晓慧, 单熙凯, 董世魁等. 基于改进的 Lotka-Volterra 种间竞争模型预测退化高寒草地人工恢复演替结果. 生态学报, 2019, **39**(9): 3187-3198.]

[11] Meng B, Luo MY, Loreau M *et al*. Stabilizing effects of biodiversity arise from species-specific dynamics rather than interspecific interactions in grasslands. *Nature Ecology & Evolution*, 2025, **9**(10): 1837-1847. DOI: 10.1038/s41559-025-02787-4.

[12] Wiegand T, Wang XG, Anderson-Teixeira KJ *et al*. Consequences of spatial patterns for coexistence in species-rich plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, **5**(7): 965-973. DOI: 10.1038/s41559-021-01440-0.

[13] Ying ZX, Liao JB, Wang SC *et al*. Species coexistence in a lattice-structured habitat: Effects of species dispersal and interactions. *Journal of Theoretical Biology*, 2014, **359**: 184-191. DOI: 10.1016/j.jtbi.2014.05.048.

[14] DeAngelis DL, Yurek S. Spatially explicit modeling in ecology: A review. *Ecosystems*, 2017, **20**(2): 284-300. DOI: 10.1007/s10021-016-0066-z.

[15] Yi YJ, Xie HY, Song J *et al*. Simulation of salt marsh vegetation community's suitable habitat in Yellow River Estuary Ⅰ: Theory. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2021, **52**(3): 255-264. [易雨君, 谢泓毅, 宋劼等. 黄河口盐沼湿地植被群落适宜生境模拟Ⅰ: 理论. 水利学报, 2021, **52**(3): 255-264.]

[16] Sun L, Han Z, Wang SY *et al*. Simulation of wetland vegetation succession based on coupled Gaussian and population dynamics models: A case study of Poyang Lake wetlands. *Watershed Ecology and the Environment*, 2025, **7**: 1-10. DOI: 10.1016/j.wsee.2024.11.001.

[17] Han Z, Wang SY, Liu XB *et al*. Ecological thresholds for the dominated wetland plants of Poyang Lake along the gradient of flooding duration. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2019, **50**(2): 252-262. [韩祯, 王世岩, 刘晓波等. 基于淹水时长梯度的鄱阳湖优势湿地植被生态阈值. 水利学报, 2019, **50**(2): 252-262.]

[18] Lin Y, Berger U, Grimm V *et al*. Differences between symmetric and asymmetric facilitation matter: Exploring the interplay between modes of positive and negative plant interactions. *Journal of Ecology*, 2012, **100**(6): 1482-1491. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2012.02019.x.

[19] Qi M, Sun T, Xue SF *et al*. Competitive ability, stress tolerance and plant interactions along stress gradients. *Ecology*, 2018, **99**(4): 848-857. DOI: 10.1002/ecy.2147.

[20] Qi M, Feng ML, Sun T *et al*. Resilience changes in watershed systems: A new perspective to quantify long-term hydrological shifts under perturbations. *Journal of Hydrology*, 2016, **539**: 281-289. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2016.05.039.

[21] Han Z, Ying ZX, Liu XB *et al*. Intraspecific aggregation from local dispersal mediates transient species coexistence in plant communities. *Ecological Modelling*, 2026, **514**: 111503. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2026.111503.

[22] Bertness MD, Callaway R. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, **9**(5): 191-193. DOI: 10.1016/0169-5347(94)90088-4.

[23] Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM *et al*. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 2008, **96**(1): 18-34. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x.

[24] Getzin S, Wiegand T, Wiegand K *et al*. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, 2008, **96**(4): 807-820. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01377.x.

[25] Li ZY, Pan BH, Yu WC *et al*. Effects of flooding duration on the growth and water purification capacity of typical wetland plants in Lake Dongting. *J Lake Scie*, 2026, **38**(5): 1909-1919. DOI:10.18307/2026.0516. [李卓雅, 潘柏合, 余炜诚等. 淹水时间对洞庭湖典型湿地植物生长及水质净化能力的影响. 湖泊科学, 2026, **38**(5): 1909-1919.]

[26] Stoll P, Bergius E. Pattern and process: Competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology*, 2005, **93**(2): 395-403. DOI: 10.1111/j.0022-0477.2005.00989.x.

[27] Jia X, Dai XF, Shen ZX *et al*. Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density-dependent mortality: Insights from a zone-of-influence model. *Oikos*, 2011, **120**(3): 472-480. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18674.x.

[28] Xu YD, Dong SK, Li S *et al*. Research progress on ecological filtering mechanisms for plant community assembly. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(7): 2267-2281. [许驭丹, 董世魁, 李帅等. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. 生态学报, 2019, **39**(7): 2267-2281.]

[29] Spaak JW, De Laender F. Intuitive and broadly applicable definitions of niche and fitness differences. *Ecology Letters*, 2020, **23**(7): 1117-1128. DOI: 10.1111/ele.13511.

[30] Niu KC, Chu CJ, Wang ZH. Dynamic niche: A new foundation for rebuilding theory of community ecology. *Science in China*: *Series C*, 2022, **52**(3): 403-417. DOI: 10.1360/SSV-2021-0160. [牛克昌, 储诚进, 王志恒. 动态生态位: 构建群落生态学理论的新框架. 中国科学: 生命科学, 2022, **52**(3): 403-417.]

[31] Yuan XZ, Chen ZL, Liu H. Competitions between wetland dominant plants in water-level fluctuation zone. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(9): 1863-1867. [袁兴中, 陈忠礼, 刘红. 消落带湿地优势植物竞争关系. 生态学杂志, 2011, **30**(9): 1863-1867.]

[32] Li XX, He YY, Yang WH *et al*. Effects of different water conditions and plant density on the growth and interspecific competition of *Hemarthria compressa* and *Cynodon dactylon*. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(9): 3046-3058. DOI: 10.5846/stxb201703140427. [李晓雪, 贺燕燕, 杨文航等. 不同水分处理和密度配置对牛鞭草与狗牙根生长与种间竞争的影响. 生态学报, 2018, **38**(9): 3046-3058.]

[33] Adler PB, Smull D, Beard KH *et al*. Competition and coexistence in plant communities: Intraspecific competition is stronger than interspecific competition. *Ecology Letters*, 2018, **21**(9): 1319-1329. DOI: 10.1111/ele.13098.

[34] Zhang YF, Zhang DY. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants. *Journal of Plant Ecology*, 2006, **30**(1): 174-183. [张玉芬, 张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策. 植物生态学报, 2006, **30**(1): 174-183.]

[35] Qin XY, Xie YH, Chen XS. Competition and facilitation among wetland plants: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, **29**(1): 117-123. [秦先燕, 谢永宏, 陈心胜. 湿地植物间竞争和促进互作的研究进展. 生态学杂志, 2010, **29**(1): 117-123.]

[36] Chesson P. Updates on mechanisms of maintenance of species diversity. *Journal of Ecology*, 2018, **106**(5): 1773-1794. DOI: 10.1111/1365-2745.13035.

[37] Wang D, Wang XA, Guo H *et al*. Effect of species dispersal and environmental factors on species assemblages in grassland communities. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(14): 4409-4415. DOI: 10.5846/stxb201204180559. [王丹, 王孝安, 郭华等. 环境和扩散对草地群落构建的影响. 生态学报, 2013, **33**(14): 4409-4415.]

[38] Wang SP, Luo MY, Feng YH *et al*. Theoretical advances in biodiversity research. *Biodiversity Science*, 2022, **30**(10): 21-33. DOI: 10.17520/biods.2022410. [王少鹏, 罗明宇, 冯彦皓等. 生物多样性理论最新进展. 生物多样性, 2022, **30**(10): 21-33.]

[39] Zhang HY, Zhou Y, Sun T *et al*. Advances in biophysical feedbacks and the resulting stable states in tidal flat systems. *Chinese Science Bulletin*, 2023, **68**(5): 457-468. [张荷悦, 周怡, 孙涛等. 潮滩生物-物理互馈机制与系统稳态效应研究进展. 科学通报, 2023, **68**(5): 457-468.]

[40] Chen QW. Discipline of ecohydraulics and the application to modeling and mitigating eco-environmental effects of hydraulic works. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2016, **47**(3): 413-423. [陈求稳. 生态水力学及其在水利工程生态环境效应模拟调控中的应用. 水利学报, 2016, **47**(3): 413-423.]

[41] Yi YJ, Xie HY, Song J *et al*. Simulation of salt marsh vegetation community's suitable habitat in Yellow River Estuary Ⅱ: Application. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2021, **52**(4): 401-408. [易雨君, 谢泓毅, 宋劼等. 黄河口盐沼湿地植被群落适宜生境模拟Ⅱ: 应用. 水利学报, 2021, **52**(4): 401-408.]

[42] Ge ZP, Liu QX. More than the sum of its parts: Self-organized patterns and emergent properties of ecosystems. *Biodiversity Science*, 2020, **28**(11): 1431-1443. DOI: 10.17520/biods.2020225. [葛振鹏, 刘权兴. 整体大于部分之和: 生态自组织斑图及其涌现属性. 生物多样性, 2020, **28**(11): 1431-1443.]

[43] Zhang K, Yan JG, He Q *et al*. Self-organized mud cracking amplifies the resilience of an iconic "Red Beach" salt marsh. *Science Advances*, 2023, **9**(18): eabq3520. DOI: 10.1126/sciadv.abq3520.

[44] Cui LJ, Wang RM, Xu C *et al*. The "Leverage points" theory in nature-based wetland restoration. *Science in China*: *Series C*, 2025, **55**(9): 1877-1886. DOI: 10.1360/SSV-2024-0295. [崔丽娟, 王汝苗, 徐驰等. 退化湿地近自然恢复的 "生态杠杆" 理论. 中国科学: 生命科学, 2025, **55**(9): 1877-1886.]

[45] Liu HY, Lin ZS, Qi XZ *et al*. Response of exotic species with different competitive ability to habitat destruction based on landscape neutral model. *Ecology and Environment*, 2011, **20**(11): 1638-1646. [刘会玉, 林振山, 齐相贞等. 基于景观中性模型的不同竞争力外来种入侵对栖息地毁坏的响应. 生态环境学报, 2011, **20**(11): 1638-1646.]

[46] Zhang SQ, Liu Y, Liu YR *et al*. Cellular automata simulation of population expansion dynamics of *Spartina* alterniflora in the Yellow River Delta. *Journal of Beijing Normal University*: *Natural Science*, 2021, **57**(1): 121-127. DOI: 10.12202/j.0476-0301.2020428. [张思青, 刘依, 刘怡然等. 基于元胞自动机的黄河三角洲互花米草种群扩散动态模拟. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2021, **57**(1): 121-127.]

附表 I 各模拟情景最终时刻空间格局指标计算结果

Attached Tab.I Calculation results of spatial pattern indicators at the final time step under different simulation scenarios

生态位组合	种内种间关系	物种 1				物种 2			
		斑块面积（AP）	莫兰指数（MI）	斑块数量（NP）	单位面积边界长度（ED）	斑块面积（AP）	莫兰指数（MI）	斑块数量（NP）	单位面积边界长度（ED）
生态位完全分化	种间竞争强于种内竞争	9465	0.603	142	1.410	9708	0.608	144	1.387
		9398	0.594	128	1.442	3290	0.095	1569	3.472
		3176	0.097	1487	3.469	9541	0.597	151	1.428
		3332	0.097	1578	3.465	3278	0.096	1643	3.469
	种内竞争强于种间竞争	7192	0.490	208	1.864	7385	0.493	201	1.849
		7183	0.485	188	1.881	2456	0.054	1514	3.670
		2556	0.061	1508	3.638	7281	0.493	190	1.850
		2576	0.058	1551	3.648	2678	0.059	1568	3.639
生态位部分重叠	种间竞争强于种内竞争	8221	0.630	95	1.337	8096	0.617	90	1.386
		9032	0.590	147	1.465	1448	0.063	948	3.680
		1467	0.066	940	3.669	9081	0.600	127	1.425
		2426	0.082	1399	3.562	2486	0.073	1420	3.595
	种内竞争强于种间竞争	6442	0.506	166	1.825	6503	0.508	146	1.814
		6987	0.491	195	1.864	1542	0.043	1070	3.756
		1661	0.042	1126	3.754	7013	0.501	170	1.827
		2200	0.054	1386	3.682	2052	0.046	1365	3.717
生态位完全重叠	种间竞争强于种内竞争	4325	0.541	179	1.743	5067	0.590	122	1.544
		9607	0.597	140	1.429	0		0	
		0		0		9625	0.603	132	1.404
		2923	0.088	1536	3.517	229	0.008	215	3.956
	种内竞争强于种间竞争	4039	0.392	445	2.314	3613	0.400	389	2.298
		7167	0.488	202	1.871	0		0	
		0		0		7357	0.479	229	1.898
		1615	0.026	1226	3.817	1502	0.028	1140	3.815