

# 植被数量生态学方法

张金屯 著



中国科学技术出版社

65

## 内 容 提 要

本书主要论述了植被数量生态学的基本理论和研究方法。全书共九章，内容包括近40年来有关植被数量分析方法的主要内容，特别着重介绍了国际上常用的及近年来发明的新方法。书中还附有植被数量分析方法的主要国际通用软件的作者及联系地址，用于随机检验的统计学表，矩阵运算原理。

本书可供从事生态学、地理学、植物学、环境科学的科研工作者，以及高校有关专业的师生阅读。

(京)新登字 175 号

植被数量生态学方法  
张金屯 著

责任编辑:许 英  
封面设计:小 小  
正文设计:马慧萍

\*

中国科学技术出版社出版(北京海淀区白石桥路32号)  
新华书店北京发行所发行 各地新华书店经销  
山西煤田地质制印厂印刷

\*

开本:850×1168毫米 1/32 印张:12 $\frac{1}{8}$  字数:325.9千字

1995年1月第1版 1995年1月第1次印刷  
印数:1-2000册 定价:16.80元

ISBN 7-5046-1313-4/Q·64

# 前 言

“植被生态学”一词是 Mueller-Dombois 和 Ellenberg (1974) 首先使用的名词。他们把在生态学上最有影响的两大学派: 英美学派和欧洲大陆学派的观点、方法综合起来, 并吸收了前苏联学派的一些观点和方法创立了“植被生态学”新学科, 赋予了植被科学以新的内涵, 使得各学派的学者均能接受。在植被生态学中, 各大学派最具共同之处的是它的分支学科——植被数量生态学。

植被数量分析起始于本世纪 50 年代, 但一些简单的系数计算可以说萌芽于 30~40 年代, 但由于计算量大, 多元分析直到电子计算机普遍应用之后, 它才迅速地发展起来。到 60 年代, 各大植物生态学派均接受和应用了数量分析方法, 并用数量分析去验证各自的传统研究结果。这之后, 各学派都把数量分析作为本学派研究方法的一部分。因此, 植被数量分析方法可以说是各学派共有的研究方法, 植被数量生态学也就成了国际上植被生态学最重要的分支学科之一。

在国际上, 有关植被数量分析方法的书有多种, 但大多仅涉及本学科方法的一部分, 如分类和排序, 较全面地描述植被数量生态学理论和方法的书尚难见到。在国内, 阳含熙等 (1981) 曾出版了《植物生态学的数量分类方法》一书, 主要描述了数量分类和排序方法, 但限于 1975 年以前的方法, 这已远远不能满足现代研究的需求。从研究的实际需要出发, 笔者在阅读大量国内外文献的基础上, 并根据自己的研究实践, 编写这本书, 以向读者全面地介绍植被数量生态学的理论和方法。书中内容包括了近 40 年来有关植被数量分析方法的主要内容, 特别着重介绍国际上最常用的和近年推出的新方法。全书基本反映了植被数量生态学的发展概貌, 同时也展现了我国在该领域的研究成果。书中所讲述的方法, 虽说是植被数量分析方法, 实际上它们可以普遍应用于生物学、农学、林学、

医药及地学等学科。

在本书编写过程中,得到了我国生态学老前辈阳含熙教授、傅子楨教授的指点。阳含熙先生对本书的章节安排提出了具体意见,并馈赠有关资料,特别是他允许作者引用他未曾发表过的资料,在此深表谢忱。另外,我的同事张峰、上官铁梁老师给予鼓励和支持;山西大学生物系 92 级几位同学协助整理文稿;山西省教委留学基金和省自然科学基金给予一定资助,在此一并致谢。

限于作者水平,错误和不妥之处在所难免,敬请各位专家和读者不吝赐教。

作 者

1994 年 5 月

# 目 录

## 前 言

## 绪 论

- 一、植被数量生态学及其分析方法 ..... 1
- 二、数量分析的类型 ..... 2
- 三、植被数量生态学的发展 ..... 3
- 四、本书的主要内容 ..... 7

## 第一章 植被的数量特征

- 第一节 植被数量描述的意义 ..... 8
- 第二节 植被数量特征 ..... 10

## 第二章 数据的收集和处理

- 第一节 数据的类型 ..... 26
  - 一、数据的基本类型 ..... 26
  - 二、生态数据 ..... 28
- 第二节 数据的收集——取样 ..... 30
  - 一、取样方法 ..... 30
  - 二、样方的形状和大小 ..... 33
  - 三、样方的数目 ..... 35
  - 四、无样地取样 ..... 37
- 第三节 数据的处理 ..... 39
  - 一、数据简缩 ..... 39
  - 二、数据转换 ..... 40
  - 三、数据标准化 ..... 41

## 第三章 物种多样性

- 第一节 物种多样性的定义 ..... 44
- 第二节 种的多度分布 ..... 45

一、资源分配模型 .....	46
二、种多度的统计模型 .....	53
第三节 多样性的测定 .....	58
<b>第四章 种间亲合性和生态位</b>	
第一节 种间关联 .....	79
第二节 相关系数 .....	82
第三节 种间分离 .....	87
第四节 生态位 .....	89
一、生态位的概念 .....	89
二、生态位的宽度 .....	90
三、生态位的重叠和竞争 .....	91
四、生态位的测度 .....	92
<b>第五章 排序</b>	
第一节 概述 .....	97
一、排序的目的和意义 .....	97
二、种类环境关系模型 .....	99
三、线性排序和非线性排序 .....	101
第二节 排序方法 .....	102
一、加权平均排序 .....	102
二、极点排序 .....	106
三、梯度分析 .....	110
四、主分量分析 .....	111
五、主坐标分析 .....	121
六、对应分析 .....	125
七、除趋势对应分析 .....	139
八、典范对应分析 .....	144
九、除趋势典范对应分析 .....	153
十、典范相关分析 .....	154
十一、无度量多维标定排序 .....	156
十二、模糊数学排序 .....	160

十三、以分类为基础的排序 .....	167
第三节 排序方法的比较 .....	169
一、相关分析 .....	170
二、排序图的比较 .....	170
<b>第六章 分类</b>	
第一节 概述 .....	173
一、分类的目的和意义 .....	173
二、基本概念 .....	174
三、相似系数和相异系数 .....	176
四、分类结果的图形表示 .....	180
第二节 分类方法 .....	183
一、等级聚合法 .....	183
二、等级分划法 .....	204
三、非等级分类方法 .....	227
四、模糊数学分类 .....	230
五、群落排表分类 .....	242
六、外在分类 .....	245
第三节 分类方法的比较 .....	251
一、最终分组数相等的结果比较 .....	251
二、最终分组数不等的结果比较 .....	253
<b>第七章 空间格局分析</b>	
第一节 概述 .....	256
一、基本概念 .....	256
二、格局分析的目的和意义 .....	257
第二节 非随机性的判定 .....	259
一、方差均值比 .....	260
二、 $\chi^2$ 检验 .....	261
三、 $\Phi$ 检验 .....	263
四、Marisita 指数检验 .....	263
五、群集系数法 .....	266

第三节 格局分析方法.....	267
一、单种格局分析 .....	268
二、多种格局和群落格局分析 .....	285
三、小格局分析 .....	286
四、大规模格局分析 .....	294
<b>第八章 植物群落的演替和稳定性</b>	
第一节 演替的理论和学说.....	299
第二节 群落演替的模型.....	303
第三节 群落演替的数量分析方法.....	305
一、以种群动态为基础的分析方法 .....	306
二、不含时间因子的演替分析 .....	311
三、含时间因子的单个群落的演替分析 .....	313
四、种类×样方×时间三维矩阵的演替分析 .....	314
第四节 植物群落的稳定性.....	318
一、群落恢复性和持续性 .....	319
二、群落的变异性 .....	321
三、群落抗干扰性 .....	322
<b>第九章 植被与环境关系的分析</b>	
一、回归分析 .....	324
二、排序 .....	329
三、限定排序 .....	330
四、标定 .....	330
<b>结 语</b> .....	336
附录 I :国际软件信息 .....	342
附录 II :附表 .....	346
附录 III :矩阵运算 .....	348
<b>参考文献</b> .....	363



# 绪 论

## 一、植被数量生态学及其分析方法

植被数量生态学(Quantitative Vegetation Ecology)是指用数学的方法研究植被、植物群落及植物种与环境之间生态关系的科学,也叫做植被定量分析(Quantitative analysis)或者植被分析(Vegetation analysis)。它是植被生态学的组成部分。植被数量生态学有独特的研究方法,我们统称其为数量分析方法,它包括生物多样性、种间关联等简单的计算方法,也包括排序、分类、格局分析、植被——环境关系分析等复杂的分析方法。

在植物生态学研究,往往涉及到大量植被和环境因子的观测数据,单凭直观的观察和人们头脑的简单综合,难以看出其内部规律性。植被数量生态学就是借助数量分析方法从杂乱的数据中,经过多次运算,分析综合,找出植被与环境之间的内在联系。

数量分析都是从一组野外观察或实验得来的原始数据出发,通过一系列计算分析,最后给出具有生态意义的结果。大多数分析方法都要求较大的计算量,尤其是当涉及种类和环境因子较多,具有庞大的原始数据时更是如此。计算机的发展为数量分析提供了方便,有不少多元分析方法不借助计算机就不能完成。

进行数量分析的基本单位叫实体(entity),描述实体数量特征的信息项目称为属性(attribute)。在植物生态学研究,实体可以是样地、样方、林分等取样单位。为了方便,我们将实体统称为样方。格局分析中由于样方较小,称其为小样方。属性可以是植物种的观测项目,如多度、密度、盖度等,或环境因子观测指标,比如:坡度、海拔、土壤pH值等。

植被数量生态学方法是以植被为分析对象的数学方法。从数

学上讲,这些方法是施于原始数据集合的一套处理规则,至于这些规则该不该用于所分析的对象,以及分析结果的解释则独立于方法本身而依赖于植被生态学知识。因此,这些方法可以用于多种学科,即凡是以研究实体和属性相互关系为目的的学科,均可使用这些方法。

## 二、数量分析的类型

从数学上讲,数量分析方法可分为两类:一类是简单的统计学方法(simple statistical methods),一类是多元统计分析(multivariate statistical analysis)方法。这两类方法之间是相互联系的。简单的统计学方法是概率的,它要求通过对样品数据的分析,去推断总体的规律性,因此这一类方法一般要求显著性检验。如果不能进行显著性检验的方法则认为有较大的缺点。种间关联、种群空间分布格局等分析方法大多是简单的统计学方法。多元统计分析方法也有人简称其为多元分析方法,其与简单统计学方法有明显的不同,一般不要求从样品去推断总体的规律,也不涉及显著性检验。我们只是将样方数据作为总体,找寻的规律并不外推。排序和数量分类方法大部分属于多元统计分析方法。

从生态意义上讲,根据研究目的、范围的不同,数量分析方法可分为种间亲合性、生态位、物种多样性、排序、分类、格局分析、演替分析、植被与环境关系分析等方面。种间亲合性、生态位、物种多样性是以群落中物种为研究对象的,分析物种之间、物种与环境因子或环境综合体之间的内在联系。排序是研究植被连续变化的方法,一般植被连续变化与环境因子的连续变化相一致。所以排序是将样方排列在一定的空间,使得排序轴能够反映一定的生态梯度(环境梯度),从而解释植物群落的空间分布与环境因子之间的关系。排序是以不同的植物群落为研究对象的,范围较大,其取样单位(样方)要适当的大,使其能够代表某一群落类型。

数量分类是为研究植被的间断性而设计的方法,它与传统定性分类方法的目的是是一致的。植物群落分类是植物生态学的重要

分析手段,它起始于本学科的最初阶段。植被分类是根据群落分布的间断性,将其分门别类。群落分布的间断性,往往由于环境因子的突然变化而引起,所以,分类的结果要在一定程度上反映群落类型的生态意义。分类研究的范围与排序一致,以群落或群落组合为单位,其样方在种类组成和环境因子组成上要能够代表它所在的群落。

空间格局分析主要是研究植物种在群落内的空间分布关系,以及环境因子在这种关系中的作用。各个种群在群落内的镶嵌结构是植物群落内部结构的重要特征,格局分析就是要通过数学分析来揭示这种特征,从而反映种群之间,种群与环境因子之间的复杂的生态关系。格局分析也可以说是研究种群在群落内的连续变化。它的取样要求一系列连续样方,但样方较小,不要求样方代表所在的群落类型,而是代表种群在群落内分布的一个样品。它的研究范围一般限于群落内部。

群落演替分析是用数学方法描述群落的动态过程。群落演替是植被生态学的重要组成部分,在现代生态学中显得越来越重要。但定量描述群落演替过程的研究起步较晚,至今这方面的研究方法尚不多。演替分析一般要牵涉时间因子,可用永久性样方获得数据,其研究范围是整个群落或群落片段。

植被与环境关系研究实际上没有独立的分析方法,上面讲的排序、分类、格局分析都是在不同程度上研究植被与环境之间的关系,这里将其单列出来,专指同时使用植被数据和环境数据的分析,因为上面的排序、分类等并不要求必须具有环境因子数据。植被——环境关系的研究可以借用简单的统计学方法,如回归;或多元分析方法,如排序等来实现。它的研究范围具有很大的可变性,可以是群落之间、群落内部等不同层次上的生态关系研究。

### 三、植被数量生态学的发展

早在上世纪末和本世纪初,一些描述植被数量特征的术语就已出现,比如频度一词是1909年出现在Raunkiaer论文中的,但

直到 40 年代才被广泛地应用。将这些数量指标用于数量分析,则是 50 年代的事情。因为数量生态学的核心是数量分析方法,所以,植被数量生态学的发展是和数量分析技术的发展密不可分的。

植被数量分析起始于 50 年代,也可以说植被数量生态学由此开始。尽管在这以前也有一些文章涉及到定量描述(Ashby 1936, 1948)。在过去的 30 多年中,数量生态学得到了迅猛发展,有关论文大量增加。根据 11 种主要国际生态学杂志的统计,从 1960~1990 年,仅涉及数量分类和排序的文章基本上是呈直线上升(见图 0.1)。国际植被协会主办的杂志《Vegetatio》所发表的论文中,约 50% 以上与数量分析有关。如今,数量分析已成为现代植被研究必不可少的手段,植被数量生态学也已成为一门独立的学科。

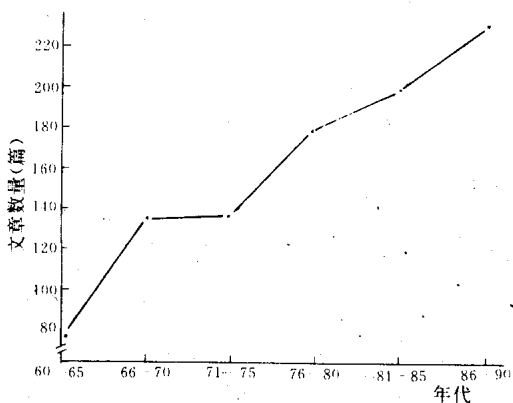


图 0.1 11 种主要国际生态学杂志  
(1960~1990 年间涉及数量分类和排序的论文数量的变化  
(引自张金屯 1992a))

数量分析方法的发展过程大致可分为三个阶段(张金屯 1992a)。第一阶段为起步阶段(1950~1964)。在这一阶段,分析方法以简单的统计学方法为主。50 年代以前,植被科学已有相当的

发展,但大都是传统的描述。研究者在调查时,同样进行了大量样方记录,获得了丰富数据。但由于缺乏理想的分析方法,数据多白白浪费。Ellenberg (1950)首先使用加权平均排序;Whittaker (1952)创造了梯度分析排序方法;Goodall (1953)把关联分析引入植被分类;Greig-Smith (1952)开创了格局分析这一新的研究领域。到1957年,Greig-Smith 出版了专著《数量植物生态学》,对植被数量分析方法做了系统论述。50年代初,数量分析多用计算机完成计算,其处理数据能力限制了它的应用和发展。50年代末,计算机开始应用,这无疑促进了数量分析方法的发展。Williams 和 Lambert(1959,1960)首次用计算机对396个样方进行了分类,取得了较大的成功。他们的工作使其他生态学家受到了鼓舞,纷纷转向这一新的研究领域。不过大量的研究成果发表于第二阶段。1964年,Greig-Smith 出版了他的名著《数量植物生态学》第二版,算是对第一阶段的总结。在这一版中,作者以大量的篇幅描述了格局分析,对已有的数量分类和排序也进行了介绍。

第二阶段是大发展阶段(1965~1980)。在这一阶段中,电子计算机的高速发展出人意料,植被数量分析也由此而一日千里,大量新方法出现;计算复杂的多元分析方法被引入,克服了简单统计方法的一些缺点。在方法大发展的同时,应用性文章也大量增加。由于计算机的发展解决了大计算量这一难题,数量分析显示了巨大的优越性:计算迅速,准确,获得信息量大,得出结果客观。这使得各大地植物学派均接受和采用了数量分析方法。在方法发展过程中,许多学者对各种方法进行了比较研究,使一些不太实用的方法在发展中得以淘汰,使新产生的方法更趋完善。到70年代,许多关于植被数量分析方法的专著在不同国家相继出版(Whittaker 1973;Kershaw 1973;Orloci 1975,1978;Goodall 1978;阳含熙等1981),使数量方法在世界范围内广泛传播和应用。与此同时,与方法相应的各种计算机软件也应运而生,使用者不需要深厚的数学基础,便可轻易地掌握,这更加促进了数量分析方法的实际应用。

在这阶段中,种间亲合性、生态位及物种多样性的计测也得到

了重大发展,并被结合到其它的分析中。1982年 Gauch 出版了《群落生态学多元分析》,Greig—Smith(1983)也修订了第二版,推出第三版《数量植物生态学》。这两本书虽然出版于80年代初,但描述的大多是1980年以前的数量方法,可视为对第二阶段的总结。

第三阶段主要是应用研究阶段(1981到现在)。在这一阶段,新方法的数量减少,大多数论文是应用已有的方法对植被进行实际研究。新方法的减少是因为已有的方法是比较合理的,能够提供较满意的结果;同时发展于70年代末的 TWINSPAN 和 DCA 都具有国际通用软件,使用很方便,使一些学者认为没有必要再另寻别的方法。从80年代中期开始,数学生态学家们把注意力转向更复杂的、能够将植被数据和环境数据结合起来分析的多元方法或者转向新的数学领域,如模糊数学,渴望找到使植被生态学家更喜欢的方法。所以在这一阶段,植被和环境关系的研究方法有所突破。这一发展以 Braak(1987)所编的《种类与环境关系的单峰模型》一书为代表。作者在该书中收编了80年代以来所发表的有关植被及其组成者——植物种与环境关系的分析方法,并进行了评述。模糊数学实际上是70年代引入植被分析的(Dale 1977),但当时并没有引起重视,因为作者没有阐明确切的概念。进入80年代,一些基于模糊集理论之上的模糊分类和排序陆续出现,并在一定范围内得以应用。比如,模糊等价聚类在国内有较广泛的应用。但模糊数学在植被分析中的应用仍属于尝试阶段。由于当今地球生态环境破坏严重,要求保护自然,保护生态环境的呼声越来越高。近年来自然保护生态学、生物多样性保护、生态位的理论和实践等受到较大的重视,这些方面的研究得到了长足进展,相应的研究方法也日趋完善。在这一阶段中,群落动态研究和分析也受到重视,涉及到植被动态的文章大幅度增加,国际植被学会在80年代中期还专门召开了群落演替数量分析方法学术研讨会,目的也是想促进这一领域的发展。在第三阶段,虽然新方法数量增加速度大为降低,但新发表的论文数量仍在大幅度增加。

#### 四、本书的主要内容

本书主要是介绍植被数量生态学的基本概念和重要数量分析方法的计算过程。大部分方法均分为简单的步骤,对数学原理讲得较少,读者不需有较深的数学基础,一般都能掌握使用。在生态学研究中,大多数学者可能只需要使用其中的一个或两个方法,而没有必要了解每一章的全部内容。所以,我们尽量使每个方法写得简单而全面,使用时不必参考其它方法(基于同一模型上的方法除外)。对较复杂的分析方法都有计算例子和应用例子。为了使读者对植被数量生态学有全面的了解,在第一章首先介绍植被的数量特征;第二章介绍数据的收集和处理,这一章包括植被生态学上的取样、数据收集和统计学上的数据转换、标准化等预处理。这些内容是以下几章的基础。第三章论述植物群落中物种的多样性及其计测方法;第四章论述群落中种间的亲合性和物种及群落的生态位,以及分析计算种间关系和生态位的方法;第五章到第九章分别介绍排序、分类、空间格局分析、群落演替分析、植被——环境关系分析的理论和方法。在方法选择上,我们以目前国际上最常用的方法为主,另外介绍一些最近出现的新方法,它们可能代表着一定的发展方向。照顾到数量分析方法的历史发展过程,我们也介绍一些早期的简单方法,这些方法在现代研究中用得较少,但在教学中仍占有重要地位。

作为本书的总结,在结束语中我们对某些问题,如计算问题和方法选择问题提出建议供读者参考,对难以定论的问题,如假说和检验等也提出自己的看法,供大家讨论。最后就数量生态学及数量分析方法的发展方向作了讨论性的预测。书末的附录第一部分是主要的国际通用软件的作者和联系地址,有兴趣的读者可以联系购买或索取;第二部分是两个用于随机检验的统计学表;第三部分是矩阵运算原理,可供不熟悉矩阵知识的学者参考。

# 第一章 植被的数量特征

## 第一节 植被数量描述的意义

植物群落的数量特征描述,是植物群落学研究的一项重要工作,植物群落学和其它学科一样,在定性的基础上逐渐开始定量的研究,到50年代后期,已经有植物数量生态的专著了(Greig-Smith 1957)。本来事物的发展有量变和质变两个阶段,变化的初期是零星、个别的数量变化,不易觉察,必须察微识渐,才能预测事物发展的趋势。同时数量是一个客观的尺度,明确又具体,易于理解和比较,可以避免许多概念上的混淆和由此引起的争论。当然并不是所有事物和现象都需用数量指标的,例如我们对于植物花朵的颜色,用红或紫,或不同深浅程度的红或紫来衡量,而不用波长来表示。

但是,数量的测定是费时费力的,这样就引起两个问题,一是在多数情况下,不可能对于全部研究的对象进行数量实测,而有取样的问题,取样不当,所得数据会引起貌似精确而实际谬误的结论。如何做到样本有代表性,这是一个需要专门讨论的问题,留待第三章讨论。还有一个问题就是数量工作所费的劳动和代价,就其增加的准确度来讲,是否值得也是一个必须权衡的问题。虽然现在有了电子计算机这一工具,处理大量数据较为容易,但在野外要取得大量数据还是有不少困难的。这就更增加这一问题的权衡份量了。

为了减轻数量特征实测的困难,有时采用估量方法,但是估量方法存在由以下几个主要来源引起的误差。



### 1. 个人的误差

在工作疲倦时,对稀少或形态不引人注意的植物易于被忽略。不太熟悉的植物也常易于忽略,而熟悉的植物则易于估计偏高。甚至当两次调查的时间相隔很近时,前一次调查的记忆也会影响后一次调查的结果。对同一个调查者,在相对意义上来讲,个人的误差并不大,但集体工作时则误差很大,为了避免这种误差,工作开始和过程中必须经常进行校正。

### 2. 植物生长型引起的错觉

对引人注目的植物易于估计偏高;而对苔藓,叶片狭小的禾本科,或其它形态不显的植物易于估计偏低,同一植物的开花与不开花时的估计也容易不同。禾本科或莎草科在不开花时很容易被忽略或低估。

### 3. 季节、年度的差异

草本植物的季节变化非常明显,只有在同一季节去调查,这种误差才可以避免。由于气候因素(例如雨量的多寡)的变异,草本植物的年变化也很大,要想避免这种误差,不仅在同一地点需要连续进行多年调查,而且还要注意物候的迟早,在同一物候的时期去调查。在不同地点同一时期的调查也需注意这个问题。

### 4. 种群格局分布问题

集群分布的植物易于引起估计偏高,而随机分布的则易于偏低。

### 5. 应用综合概念的估计

Braun-Blanquet 的多度—盖度等级,在调查时孰轻孰重全凭个人的经验而定,易引起个人的误差。况且在一个群落所得的经验并不能完全应用于其它群落。我们举一个实例即可说明这点。在一片草地上,生长大量的早熟禾(*Poa annua*),其多度大而每个萌条的盖度小。其中却混生了车前草(*Plantago major*),其数量少而每个植株盖度大,如果应用布氏的等级来调查,上面所说的孰轻孰重的问题就不易掌握。

总之,以上所说的误差来源,有些是可以小心地避免的,有些