



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

群落生态学

Community Ecology

李振基 陈圣宾 编著



气象出版社
China Meteorological Press



普通高等教育“十一五”国家级规划教材

群落生态学

Community Ecology

李博 王世均 编著

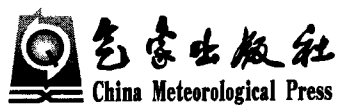


高等教育出版社
Higher Education Press

普通高等教育“十一五”国家级规划教材

群落生态学

李振基 陈圣宾 编著



内 容 简 介

群落生态学是生态学的重要组成部分,是从群落层次对生态学的诠释。本书系统全面地论述了群落生态学的原理和方法。全书共 14 章,重点论述了群落生态学的基本理论、群落的结构和外貌、群落的过程和功能、群落的分类和特征,以及群落生态学的研究方法和最新进展。本书不仅对传统的群落生态学理论进行了详细论述,还大量引用最新的研究成果,反映当前群落生态学发展的趋势。

本书适合从事生物学、生态学、地理学、环境科学和自然保护等专业的科研和教学人员阅读,可作为高等院校相关专业的教材和教学参考书。

图书在版编目(CIP)数据

群落生态学/李振基,陈圣宾编著. —北京:气象出版社,2011.1
ISBN 978-7-5029-5163-4

I. ①群… II. ①李… ②陈… III. ①群落生态学
IV. ①Q145

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2011)第 011312 号

出版发行:气象出版社

地 址:北京市海淀区中关村南大街 46 号

总 编 室:010 68407112

网 址:[http //www. cmp. cma. gov. cn](http://www.cmp.cma.gov.cn)

责任编辑:张 斌 林雨晨

封面设计:博雅巴企划

责任校对:石 仁

印 刷:北京京科印刷有限公司印刷

开 本:750 mm×960 mm 1/16

字 数:375 千字

版 次:2011 年 2 月第 1 版

印 数:1—2000

邮政编码:100081

发 行 部:010 68409198

E-mail: [qxcbs@cma. gov. cn](mailto:qxcbs@cma.gov.cn)

终 审:章登昌

责任技编:吴庭芳

印 张:19 75

印 次:2011 年 2 月第 1 次印刷

定 价:42.00 元

本书如存在文字不清、漏印以及缺页、倒页、脱页等,请与本社发行部联系调换

前 言

群落生态学是生态学的重要组成部分,是从群落层次对生态学的诠释。随着生态学的普及与对生态学研究的深入,我们可以从各层面来研究生态学。在群落层面,涉及了动物、植物、微生物群落的组成、动态、类型和研究方法等内容。

研究群落生态学,必须在对群落概念、物种组成、外貌和结构了解的基础上入手,在阐述群落生态学的发展过程及其概念的演变之后,我们从群落组成物种的相互关系、定性研究、定量研究角度着重讨论群落的性质、群落的区系组成、群落的物种多样性。

以往的教材往往外貌与结构一起谈,在本书中,我们尝试着分外貌、水平格局和垂直结构等三部分加以讨论。热带雨林、常绿阔叶林、草原等不同的群落具有明显不同的外貌,其外貌由不同生活型的植物所反映,细分还有不同的构型、叶型、叶级等。因此,在外貌一章中,我们将试图按照分形原理从较细微的外貌扩展到景观水平的外貌加以阐述。在结构部分,我们将从种组之间的互利、偏利、偏害、协同进化等关系展开,进而到功能群,再到群落内部的水平结构与垂直结构,着重探讨地上部分、地下部分、水体中的动物、植物和微生物的成层性及其成因。

外貌之后,我们首先考虑的是格局与过程。在水平格局一章,我们将从小格局镶嵌的斑块,到小的群丛、交错带再逐步扩大到植被的分区来讨论。过程意味着群落的演替,静止是相对的,动态变化是绝对的,对群落生态的认识必须从动态中了解全过程。在这一章将按群落在短期变化、周年变化、跨年度波动、中长期演替和地史时期演化来展开,介绍旱生、中生、水生等不同演替系列的过程和原理,进而从理论和方法上加以介绍。

群落的分类是群落生态学研究的重要目标之一,因此将按群落分类的途径、植被的分类系统和主要类型来加以介绍。要打好群落生态学的基础必须对世界各地的植被类型尤其是我国的植被类型有个全面的了解,为此,本书花较大篇幅介绍了中国植被、世界植被的相关研究成果。世界植被的分类有不同的系统,但往往把中国的常绿阔叶林等忽略了,而且对于世界各地存在的针叶林考虑不周,为此,本书在众多植被分类体系的基础上提出了我们的分类体系,不仅考虑了常绿阔叶林和针叶林,也考虑了把澳大利亚等地的桉树林归为硬叶林,并提出了在亚洲、美洲都有常绿阔叶林的看法。同样对于热带雨林的處理,以往都把热带雨林分为三大块,在本分类系统中也把

印度—马来亚雨林分成了几块。希望这样的分类方法更有助于读者认识世界植被。

目前随着人们生态与环境意识的提高,生态恢复已日益受到重视,生态恢复实际上就是群落的恢复。因此在这里将花点笔墨着重理请不同群落类型的恢复途径。这一部分内容与群落的动态是密切相关的,但目的在于应用,因此,分而谈之。

群落生态学的外业调查是每一位生态学工作者必备的功夫,出于不同的研究目的有不同的研究方法,因此在这一章中将从样方法、点四分法、固定样地法、层次研究法、过程研究法、样方表格的设计、GPS 的应用等方面加以介绍。

生态学的发展日新月异,作为生态学的组成部分之一的群落生态学近年来也有不少新内容。在本文最后,我们花一定篇幅对群落生态学的发展加以介绍。

由于群落生态学包括了植物群落、鸟类群落、昆虫群落、真菌群落等不同的类群,因此在撰写本书时,尽量考虑到不同生物分支学科的读者。而且,本书编著过程中,群落生态学的内容不断丰富,一些好的内容不一定能及时收入,难免挂一漏万。不足之处敬请读者批评指正。

作者

2009 年 10 月

目 录

前 言

第一章 绪论	(1)
第一节 群落的概念及范围	(1)
一、生物群落	(1)
二、群落生态学的概念	(2)
三、与群落生态学相关的几个学科的概念	(3)
第二节 群落的基本特点	(4)
一、群落的三大特点	(4)
二、群落外貌的四个决定因素	(4)
第三节 群落生态学发展简史	(6)
一、初始阶段	(7)
二、近代群落生态学的发展阶段	(7)
三、现代各国群落生态学深入阶段	(8)
四、我国群落生态学的传承	(10)
第四节 群落生态学与其他学科的关系	(12)
一、与一般生物学的比较	(12)
二、与其他相关学科的关系	(12)
第五节 群落生态学的任务及其发展方向	(13)
一、任务	(13)
二、发展方向	(14)
第二章 群落的物种组成	(15)
第一节 物种组成的优势成分分析——群落性质	(15)
一、群落成员型分类	(15)
二、不同群落类型物种组成的优势成分	(17)
第二节 物种组成的定性分析——区系组成统计	(19)
一、区系分析的重要性	(19)
二、中国维管束植物属的分布区类型	(19)
三、植物群落的种子植物属的分布区类型比较	(24)

第三节 物种组成的定量分析——物种多样性	(27)
一、物种多样性的定义	(28)
二、群落物种多样性的测度方法	(28)
三、典型群落的物种多样性	(32)
四、物种多样性梯度	(33)
五、决定物种多样性梯度的因素	(34)
第四节 种类间的更迭关系	(37)
第三章 群落的内部结构	(38)
第一节 群落结构的基本要素及研究意义	(38)
第二节 层片	(38)
第三节 功能群	(41)
第四节 群落的分层现象	(42)
第五节 群落的垂直结构	(44)
第四章 群落的外貌	(50)
第一节 群落外貌的组成基础	(50)
一、叶质、叶级与叶型	(50)
二、植物构型	(51)
第二节 生活型	(58)
一、生活型的概念	(58)
二、生活型的划分	(59)
三、生活型谱	(65)
第三节 群落的整体外貌	(68)
一、整体外貌的视觉特征	(69)
二、整体外貌的卫星解译	(70)
第五章 群落的水平格局	(71)
第一节 群落的水平配置	(71)
第二节 复合群落	(72)
第三节 生态交错带	(73)
第四节 环境梯度	(74)
一、环境梯度对群落分布的影响	(74)
二、植被对环境梯度变化的指示作用	(76)
第五节 大尺度的植被分布	(79)
一、世界植被带的分布概要	(79)
二、中国的植被分布概要	(80)

三、植被垂直带分布概要·····	(82)
第六章 植被的分区 ·····	(85)
第一节 植被分区的原则和依据·····	(85)
第二节 植被分区单位和系统·····	(86)
第三节 中国各植被区简述·····	(87)
一、寒温带针叶林区域·····	(87)
二、凉温带针阔叶混交林区域·····	(89)
三、温带落叶阔叶林区域·····	(90)
四、暖温带常绿、落叶阔叶混交林区域·····	(91)
五、亚热带常绿阔叶林区域·····	(91)
六、热带雨林、季雨林区域·····	(94)
七、温带草原区域·····	(95)
八、温带荒漠区域·····	(96)
九、青藏高原高寒植被区域·····	(96)
第七章 群落的动态过程 ·····	(97)
第一节 群落形成和演替的轮廓·····	(97)
一、群落形成的轮廓·····	(97)
二、群落演替的类型·····	(98)
第二节 植物群落的形成·····	(102)
一、裸地形成的因素·····	(102)
二、繁殖体的散布·····	(104)
三、定居·····	(108)
四、竞争和群落形成·····	(109)
第三节 生物群落的演替·····	(112)
一、动力·····	(112)
二、演替系列的基本类型·····	(114)
三、演替过程中的动植物区系变化·····	(126)
四、演替的方向·····	(127)
五、演替理论和模型·····	(129)
六、研究方法及其任务·····	(132)
第八章 群落的功能 ·····	(137)
第一节 群落的维持生物多样性功能·····	(137)
第二节 群落的生产力功能·····	(138)
第三节 群落的气候调节功能·····	(139)

第四节 群落的生态维持功能·····	(140)
第九章 植被的分类途径与分类原则·····	(142)
第一节 群落分类的意义·····	(142)
第二节 群落分类的途径·····	(142)
第三节 中国植被分类的原则、单位和标准·····	(149)
第十章 植被分类系统·····	(151)
第一节 群落的分类单位及命名·····	(151)
一、群丛的定义·····	(151)
二、群落类型的命名·····	(154)
第二节 植被的分类系统·····	(155)
一、Holdridge 系统·····	(156)
二、Ellenberg 和 Mueller-Dombois 的分类系统·····	(157)
三、Udvardy 系统·····	(157)
四、中国植被分类系统·····	(158)
五、Olson 系统·····	(161)
六、Matthews 系统·····	(162)
七、Bailey 系统·····	(163)
八、Woodward 系统·····	(165)
九、Stolz 系统·····	(165)
十、Prentice 模型·····	(166)
十一、Box 系统·····	(167)
十二、本书的分类系统·····	(169)
第十一章 地球上植被的主要类型·····	(172)
第一节 热带雨林·····	(172)
一、热带雨林的特点及其分布·····	(172)
二、热带雨林的类型·····	(175)
第二节 热带季雨林·····	(179)
一、热带季雨林的特点及其分布·····	(179)
二、季雨林的类型·····	(180)
第三节 红树林·····	(182)
一、红树林的特点及其分布·····	(182)
二、红树林的类型·····	(184)
三、红树林下的其他生物·····	(185)
第四节 热带、亚热带海岸林·····	(186)

一、亚洲沙质海岸	(186)
二、亚洲石质海岸	(186)
第五节 常绿阔叶林	(187)
一、常绿阔叶林的特点及其分布	(187)
二、常绿阔叶林的种类组成	(187)
三、常绿阔叶林的类型	(188)
第六节 中山苔藓矮曲林	(192)
一、苔藓矮曲林的特点及其分布	(192)
二、苔藓矮曲林的类型	(193)
第七节 硬叶林	(194)
一、硬叶林的特点及其分布	(194)
二、硬叶林的类型	(195)
第八节 落叶阔叶林	(197)
一、落叶阔叶林的特点及其分布	(197)
二、落叶阔叶林的类型	(198)
第九节 针叶林	(201)
一、针叶林的特点及其分布	(201)
二、针叶林的类型	(202)
第十节 稀树干草原	(205)
一、稀树干草原的特点及其分布	(205)
二、稀树干草原的类型	(206)
三、南美拉诺斯锋树干草原	(207)
第十一节 草原	(209)
一、草原的特点及其分布	(209)
二、草原的类型	(210)
第十二节 草甸	(212)
一、草甸的特征与分布	(212)
二、草甸的类型	(213)
第十三节 冻原	(214)
一、冻原的特点与分布	(214)
二、冻原的类型	(214)
第十四节 水生草本群落	(216)
一、水生植物群落的特点与分布	(216)
二、水生植物群落的类型	(217)

第十五节 沼泽	(217)
一、沼泽的特点与分布	(217)
二、沼泽的类型	(218)
第十六节 荒漠	(219)
一、荒漠和特点及其分布	(219)
二、荒漠的类型	(220)
第十二章 群落的生态恢复	(224)
第一节 群落生态恢复的理论基础	(224)
一、生态恢复的概念和目标	(224)
二、生态恢复的基本原理	(224)
三、生态恢复的相关理论	(226)
第二节 林窗的类型与小气候特点	(228)
一、林窗的概念	(228)
二、林窗的类型	(228)
三、林窗内的小气候	(228)
第三节 林窗与森林植物的更新	(230)
第十三章 群落的研究方法	(234)
第一节 群落中各种类的数量特征和综合特征	(234)
一、各种群的数量特征	(234)
二、群落类型的综合特征	(241)
第二节 最小表现面积的确定	(247)
第三节 群落的调查研究方法	(250)
一、样方法	(250)
二、样条	(253)
三、无样地法	(256)
四、年轮算法	(258)
五、残留法	(259)
六、方格调查法	(260)
七、定位研究法	(261)
八、树木生长过程研究法	(261)
九、群落水平格局研究法	(261)
十、时空取代法	(262)
第四节 群落的排序	(263)
一、群落连续指数法	(263)

二、群落相似性比较	(264)
三、三向定位排序法	(266)
第五节 植被制图	(268)
一、确定群落边界的方法	(268)
二、比例尺的应用	(270)
三、遥感与卫星资料应用	(271)
第十四章 群落生态学研究进展	(272)
第一节 群落生态学的中性理论	(272)
一、群落中性理论的基本假设	(273)
二、物种多度分布模式和群落中性理论	(274)
三、群落中性理论的最新进展	(276)
四、检验中性理论的预测	(278)
第二节 植物群落中的功能群	(279)
一、功能群的概念与发展	(279)
二、功能群的类型	(279)
三、干扰引发的植物功能群	(280)
四、全球变化下的植物功能群响应	(280)
五、植物功能型与生物多样性	(281)
参考文献	(282)

第一章 绪论

第一节 群落的概念及范围

一、生物群落

在自然界中生物往往是成群生长或生活在一起的,成群生长是生物的自然属性。我们把经过一段时间的发展,有一定外貌,有一定的物种组成和一定的结构的生物集合体(assembly)称为生物群落。在一片废弃地上刚长起来的一群植物,由于尚未稳定,没有经过一定的发展过程,没有特定的外貌,植物种间的关系不稳定,也谈不上结构,我们只能称这群植物为“群聚”。

生物群落这个概念,最初由德国生物学家 Möbius 于 1877 年开始使用。他在研究海岸边牡蛎种群时,注意到这种动物只能在一定温度和盐度下生活,并且与其他的鱼类、甲壳类、环节动物和棘皮动物密切相关,构成一个相互联系、相互制约的有机整体,他把这个整体称为 biocoenosis。1974 年比利时的 Duvigneaud 在《生态学概论》一书中也对群落做出了相似的定义:“群落(或生物群落)是在一定时间内居住于一定生境中的不同种群所组成的生物系统;它虽然是由植物、动物、微生物等各种生物有机体组成,但仍然是一个具有一定成分和外貌的比较一致的组合体;一个群落中的不同种群不是杂乱无章散布的,而是有序而协调地生活在一起的”。

关于群落的性质问题,生态学界存在两派截然对立的观点。一派被称为机体论学派,认为群落是客观存在的实体,是一个有组织的生物系统,像有机体与种群那样;另一派被称为个体论学派,认为群落并非自然界的实体,而是生态学家为了便于研究,人为地从一个连续变化着的植被连续体中确定的一组物种的集合。

机体论学派(organismic school)的代表人物是 Clements(1916, 1928),他把植物群落比拟为一个有机体,看成是一个自然单位。他认为任何一个植物群落都要经历一个从先锋阶段(pioneer stage)到相对稳定的顶极阶段(climax stage)的演替过程,如果时间充足的话,森林区的一片沼泽最终会演替为森林植被。这个演替过程类似于一个有机体的生活史。因此,群落像一个有机体一样,有发生、生长、成熟和死亡的

不同发育阶段,而这些不同的发育阶段,可以解释成一个有机体的不同发育时期。他认为这种比拟是真实的,因为每一个顶极群落破坏后都能够重复通过基本上同样形式的发展阶段而再达到顶极群落阶段。

Braun-Blanquet(1932)和 Warming(1909)也把植物群落比拟为一个种,把植物群落的分类看作和有机体的分类相似,正如种是有机体分类的基本单位一样,植物群落则是植被分类的基本单位。在这种比拟中,他们忽略了种是一个遗传单位,而植物群落却在遗传上与其他相似的群落无关。群落间的从属关系不同于有机体之间的关系,它们仅是建立在某种结构特征和组成特征相似的基础上。

Tansley(1920)认为上述有机体思想过于假设性了。他认为:和一个有机体的严密结构相比,在植物群落中,有些种群是独立的,它们在别的群落中也能很好地生长发育,相反,有些种群却具有强烈的依附性,即只能在这样的群落中而不能在别的群落中生长。因而他强调,植物群落在许多方面是表现为整体性的,应作为整体来研究,这种见解以后就发展成他的生态系统概念。动物生态学家 Elton 与 Möbius 也支持机体论观点。

个体论学派(individualistic school)的代表人物之一是 Gleason(1927,1939)。他认为将群落与有机体相比拟欠妥,因为群落的存在依赖于特定的生境与不同物种的组合,但环境条件在空间与时间上都是不断变化的,因此群落之间不存在明显的边界,而且在自然界没有任何两个群落是相同或相互密切关联的。由于环境变化而引起的群落的差异性连续的,群落只是科学家为了研究方便而抽象出来的一个概念。Ramensky 和 Whittaker 均持类似观点。

个体论学派反对将群落比拟为有机体的依据是:如果将植物群落看成是一个有机体,那么它与生物有机体之间存在着很大的差异。首先,生物有机体的死亡必然引起器官的死亡,而组成群落的种群不会因植物群落的衰亡而消失;第二,植物群落的发育过程不像有机体发生在同一体内,它表现在物种的更替与种群数量的消长方面;第三,与生物有机体不同,植物群落不可能在不同生境条件下繁殖并保持其一致性;最后,相同物种的个体之间在遗传上密切相关,但是在同一群落类型之间却无遗传上的任何联系;上述这些方面都是将群落比拟为生物有机体所固有的缺陷。

虽然多数群落生态学家持机体论观点,但一些近代的群落生态学研究,尤其是采用梯度分析和排序等定量研究,证明群落并不是一个个分离的、有明显边界的实体,而是在空间和时间上连续的一个系列。这一事实使有些学者更加倾向于个体论学派的观点。以上两派观点的争论并未结束,因研究区域与对象不同而各持自己的见解。

二、群落生态学的概念

“群落生态学”(community ecology)是研究生物群落与环境关系的科学。这个

定义虽然很简单,可是涵义深远,无所不包。既包括研究群落外貌、结构和种类成分的“群落形态学”,研究群落彼此间差异和群落分类的“群落分类学”,也包括研究群落在空间和时间上分布的“群落分布学”(即“群落地理学”)和“群落历史地理学”。这个定义还包括研究群落生活规律以及研究群落发生、发展和进化的“群落发生学”或“群落动态学”和“群落进化学”在内。

1902年,Schröter首次提出了群落生态学(synecology)的概念,他认为,群落生态学是研究群落与环境相互关系的科学。

早期的群落生态学偏重于植物,因此早期为“植物群落学”。苏卡切夫(Сукачев)(1942)对植物群落学所下的定义是:“研究植物群丛或植物群落的成分、发育和在地球表面分布规律性的植物学”。

植被是指被覆盖在地球表面上的植物组合,包括植物群聚和群落在内。但从一般的意义上来说“植被”的概念远比群落来得大,是大范围内的植物组合。近年来,对植被的运用更多,所以它常是植物群落的泛称。因此,植物群落是植被组合的基本单元,植被就是覆盖地球表面植物群落的总称。对于某一地区来说,植被就是该地区的植物群落的总称。

群落生态学研究的内容主要包括:群落的物种组成、群落的外貌与结构、群落的水平格局与分布、群落的性质与功能、群落内的种间关系、群落的发展过程、演替与生态恢复、群落的多样性与稳定性、群落的分类与排序。

三、与群落生态学相关的几个学科的概念

群落生态学的内容和范围,不仅包括群落各方面的问题在内,而且也应该包括群落的分布和构成群落的物种的生物学特性在内,否则就无法了解种内和种间的相互关系,也不能了解群落的结构和过程。但构成这个群落的物种的分布研究,则属于植物地理学的研究范围。

地植物学的名称是德国学者 Grisebach(1866)在《植物地理的现代观点》一书中提出来的,意即“地球植物学”。在西欧又有“植物社会学”的概念,如法国 Braun-Blanquet 的《植物社会学》(Plant Sociology)一书中先介绍植物生态学(plant ecology),再介绍植物群落学。

在英美往往把个体生态学和植物群落学合在一起称为植物生态学。当然也有些人受 Schröter 的影响,区分出“植物个体生态学”(plant autoecology)和“植物群落生态学”(plant synecology)。

在英美通常所称的植物地理学只包括分类单位(种、属、科)现在或地史上在地球上分布的研究,也有人把植物群落的分布包括在其中,并且说明它们的分布受限原因和迁移的情况。植物分布区域的大小和分布的格局(如集群分布、随机分布)在很大

的程度上虽由物理、地理等环境条件来决定,但生物因子(如传播花粉的昆虫),人为干扰以及地史因素等也有很大影响。因此不仅是要研究现代植物在地球上的分布,还必须研究它们在地史上的分布情况,才能真正明白分布的原因。因而植物地理学就可以分为讨论现代分类单位的分布规律性的植物种类地理学(或称植物分布区地理学)和讨论地史上植物分类单位的分布的植物历史地理学(又称植物发生地理学)。

第二节 群落的基本特点

一、群落的三大特点

前面在谈到群落的概念时,已经说明过群落是在长期的历史过程中发展而成的生物复合体,是由集合在一起的同种生物相互间以及与别种生物间的作用,并经过长期外界环境的作用而形成的。在一定的生境中,就形成一定物种组成的群落,也就是说群落具有一定的“物种组成”(floristic composition)。由于组成群落的植物种类不同,群落反映到人们视野中的样子就不同,观察时,很容易辨别出来这是森林、那是草原。此即群落的“外貌”(physiognomy)。当走进这些群落里面去细看的时候,又可以发现很多的不同点,譬如一些森林里面,有许多的草本植物、灌木和藤本植物,而在另一些森林里面,则可能少有灌木和藤本植物,这就是说群落是有不同的“结构”(structure)的。

因此,群落的三大特点是群落的外貌、物种组成和结构。在不同的环境条件下所形成的群落,它们的这些特点是不相同的;在同一个气候区域内相似的环境条件下所形成的群落,这些特点却是相似的。也就是说这些特点是和环境相互关联的,所以群落的概念就自然地包含了环境在内。

二、群落外貌的四个决定因素

群落外貌是首先吸引人们注意的,较物种组成和群落结构更容易区别。人们一看就可以区别出这是森林,那是草原,而且看过之后,也就可以区别它们是针叶林还是阔叶林、常绿林还是落叶林,甚至组成群落的主要种类,例如是云杉林还是松林。这就是依据群落的外貌,来区分自然界的群落。在农业生产中,作物群落的外貌如一定的密度和高度的整齐度,均是衡量一定地段产量的标准之一。因此,外貌对于认识群落和正确控制作物群落的发展,以及估计作物的产量是很重要的。

决定群落外貌的因素主要有下列4个方面。