

研究生创新教育系列丛书

数量生态学

(第三版)

张金屯
编著



科学出版社

研究生创新教育系列丛书

数量生态学

(第三版)

张金屯 编著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书在第二版的基础上进行了修改,全面论述了数量生态学的理论、方法和新进展,重点介绍了数量生态学的概念和重要分析方法的计算过程,对多种新方法进行了分析论述。本书内容丰富全面,涉及数量生态学的各个方面,反映了数量生态学的发展概貌和最新发展水平,也反映了我国数量生态学的研究进展和成果。全书共12章,分别介绍了取样与群落特征、数据处理、基础分析方法、种-面积关系、物种多度格局、物种多样性、种间亲和性、生态位、排序、数量分类、空间格局分析、植物群落的演替等。书后还有4个附录。

本书可作为生态学、生物学、环境科学、地理学等专业研究生的教材和参考书,也适合生态学科技工作者及相关专业的师生参考。

图书在版编目(CIP)数据

数量生态学/张金屯编著.—3版.—北京:科学出版社,2018.11
(研究生创新教育系列丛书)
ISBN 978-7-03-059065-7

I. ①数… II. ①张… III. ①生态学-数量化理论-研究生-教材
IV. ①Q14

中国版本图书馆CIP数据核字(2018)第232083号

责任编辑:马俊 陈新 赵小林 田明霞 / 责任校对:严娜
责任印制:张伟 / 封面设计:刘新新

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京虎彩文化传播有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2004年7月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2011年5月第 二 版 印张:31 3/4

2018年11月第 三 版 字数:750 000

2018年11月第十一次印刷

定价:198.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

第三版前言

同第一版一样,《数量生态学》(第二版)2011年出版后,在生态学界产生了较好的影响,得到了许多生态学者的支持。随着科技的发展和进步,近年来数量生态学又有了较大的新发展,再加上《数量生态学》(第二版)市场上已购买不到,故我们决定修订第二版,出版《数量生态学》(第三版)。

《数量生态学》(第三版)基本保持了第二版的格式,内容有所增加,反映了最近十年来的最新成果。章的数量和标题与第二版一致。节的数量稍有增加,第六章增加了系统发育多样性和功能多样性两节。节以下的内容修改较多,各章均有修订。增加和修改较多的内容主要包括广义线性和广义可加回归, β 多样性指数、物种多样性变化的预测、系统发育多样性、功能多样性,中性理论模型,谱系多样性-面积曲线、生态位变化机制分析,四角分析与RLQ分析排序、神经网络聚类和排序,邻体矩阵主坐标分析和方差分解、多元回归树聚类、仿射传播聚类、判别分析聚类,点格局分析的模型假设、景观格局动态等,应用实例也有所增加。全书整体上反映了国际上过去70多年数量生态学的发展,特别是近十年来的新成果,也反映了我国数量生态学的研究概貌、成果和未来发展趋势。

《数量生态学》(第三版)的修订得到了许多专家、学者的支持,特别是我的弟子们的支持和帮助。米湘成撰写了Hellinger和Box-Cox转换内容,并协助审定了新增内容。张钦弟撰写了广义线性和广义可加模型、回归树与多元回归树聚类内容。朱珣之撰写了功能多样性和随机森林内容。苏日古嘎撰写了四角分析与RLQ分析排序内容。梁钰撰写了 β 多样性指数内容。王秦韵撰写了新发展的种-面积曲线模型内容。曹格撰写了生态位变化机制分析内容。王云泉撰写了广义线性混合模型内容。程佳佳撰写了点格局分析部分内容。杨洪晓撰写了中性理论模型内容。贾美玉和程占红撰写了邻体矩阵主坐标分析内容。感谢他们的支持和贡献。

《数量生态学》(第三版)的出版得到了国家自然科学基金面上项目(31170494)和高等学校博士学科点专项科研基金(20120003110024)的资助。由于笔者水平所限,书中不足敬请各位专家批评指正。

张金屯

2017年11月

第二版前言

《数量生态学》第一版 2004 年出版后，在生态学界产生了较好的影响，得到了广大学者的支持，先后两次印刷，不少学者称现在仍然买不到此书，要求重印或再版。考虑到近年来数量生态学又有较大的新发展，故决定修改第一版，推出第二版。

新版《数量生态学》基本保持了第一版的格式和章节，内容在第一版的基础上有所增加，反映了近十年该学科的新成果和新发展。例如，中性理论模型、神经网络聚类和排序、*O*-ring 点格局分析等都是近年来的研究热点。全书整体上反映了国际上数量生态学过去 60 多年的发展，也反映了我国数量生态学的研究概貌和成果。

本版《数量生态学》的出版得到了国家自然科学基金面上项目（30870399）和国家自然科学基金重点项目（30830024）资助。由于水平所限，书中错误敬请各位专家学者指正。

张金屯

2010 年 11 月

第一版前言

数量生态学广义上讲与数学生态学相当,是指用数学的方法定量地研究和解决生态学问题。但在生态学实践中,前者一般是指植物数量生态学或植被数量生态学,而后者主要指动物数学生态学。当然,二者之间没有严格的界限,也有学者交叉使用的。数量生态学是1957年 Greig-Smith 首先使用的名称,指的是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。它是植物生态学和植被生态学的分支学科。

数量生态学起始于20世纪50年代,尽管在这以前也有一些文章涉及植物群落定量描述,但主要是一些系数的计算。但由于计算量大,多元分析直到电子计算机普遍应用之后才迅速发展起来。到20世纪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。目前各大植物生态学派均把数量分析作为自己学派的重要内容,可以说,数量生态学是各大学派最具共同之处的分支学科。在过去的几十年中,数量生态学得到了迅猛发展,有关论文大量增加。到20世纪80年代,数量分析已成为现代植物生态学研究必不可少的手段。

从1957年 Greig-Smith 出版了第一本数量生态学专著《数量植物生态学》(*Quantitative Plant Ecology*)开始,国际上先后出版了多部有关数量生态学的书,大部分仅涉及本学科的一部分,如数量分类和排序。20世纪80年代,有关多元分析的书较多,如 Whittaker 主编的《植物群落分类》(*Classification of Plant Communities*)和《植物群落排序》(*Ordination of Plant Communities*)、Gauch 的《群落生态学中的多元分析》(*Multivariate Analysis of Community Ecology*)、Jongman 等的《群落和景观生态学数据分析》(*Data Analysis in Community and Landscape Ecology*)等著作,对推动数量生态学的普及和应用起了重要作用。在国内,阳含熙和卢泽愚(1981)出版了《植物生态学数量分类方法》,主要描述了1975年以前的数量分类和排序方法;1995年,张金屯发表了《植被数量生态学方法》一书,较全面地介绍了20世纪90年代以前的各类数量分析方法。在过去的10多年中,数量生态学又有了重要发展。从研究的实际需要出发,作者在阅读大量文献的基础上,并结合自己的研究实践,编写这本书。

数量生态学的内容十分丰富。本书内容涉及数量生态学的各个方面,包括过去半个世纪来有关数量生态学的主要发展,全面介绍现代数量生态学理论和方法,特别注重介绍国际上最常用的和近年来发展的新方法。全书反映了数量生态学发展的概貌,同时也展现了我国在这一领域的研究成果。对于有关学科的科技工作者和研究生,本书的内容已基本能够满足需要。书中所讲的方法,除植物生态学外,可以普遍应用于生物学、农学、林学、地理学、医药、环境科学等学科领域。

本书的出版得到了国家自然科学基金委和科学出版社的大力支持，在此表示感谢。由于作者水平所限，书中错误在所难免，敬请各位专家学者指正。

张金屯

2003年7月

目 录

绪论	1
一、数量生态学的概念	1
二、数量生态学的研究内容	1
三、数量生态学的发展	2
四、本书的主要内容	6
第一章 取样与群落特征描述	8
第一节 概念	8
第二节 取样	8
一、取样方法	8
二、样方的形状和大小	12
三、样方的数目	14
四、无样地取样	15
第三节 植物群落的数量特征	16
一、数量特征调查记录应注意的问题	16
二、植物群落的数量特征指标	18
第四节 植被的环境特征	29
第二章 数据处理	32
第一节 数据的类型	32
一、数据的基本类型	32
二、不同类型数据间的转化	33
三、生态数据	33
第二节 数据的处理	34
一、数据简缩	35
二、数据转换	35
三、数据标准化	36
第三章 基础分析方法	39
第一节 样品分析	39
一、频率分布	39

二、两组样品的比较	40
第二节 相关与回归分析	43
一、相关分析	43
二、回归分析	45
三、生态回归分析	48
四、广义线性和广义可加回归	51
第三节 标定	62
第四章 种-面积关系	64
第一节 概述	64
一、种-面积曲线	64
二、群落最小面积	65
第二节 种-面积关系的模型	65
一、模型的类型	65
二、模型的拟合	67
三、模型拟合效果的检验	68
四、新发展的面积曲线模型	69
五、种-面积曲线模型的选择	75
第五章 物种多度格局	76
第一节 概述	76
一、概念	76
二、物种多度格局研究进展	77
第二节 物种多度格局模型	78
一、生态位模型	78
二、种多度的统计模型	88
三、群落中性理论模型	90
四、动态模型	92
五、广义物种多度格局	93
六、物种多度格局与物种多样性	94
七、物种多度格局与取样方法的关系	94
第六章 物种多样性	96
第一节 物种多样性的定义	96
第二节 物种多样性的变化机制	98
一、 α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性	98

二、热带雨林物种多样性	99
三、山地物种多样性	101
四、多样性变化机制的学说	101
第三节 物种多样性的测定	106
一、以种的数目表示的多样性	106
二、以种的数目和全部种的个体总数表示的多样性	107
三、种的数目、全部种的个体总数及每个种的个体数综合表示的多样性	107
四、以相对密度、相对盖度、重要值或生物量等为基础的多样性指数	108
五、用信息公式表示的多样性指数	109
六、基于总多样性指数的均匀度指数	110
七、含参数的多样性指数	111
八、 β 多样性指数	112
九、物种多样性指数计算举例	121
十、多样性指数的选择原则	122
十一、物种多样性变化的预测	124
第四节 系统发育多样性	128
一、系统发育 α 多样性指数	129
二、系统发育 β 多样性指数	130
三、系统发育多样性指数选择的原则	133
第五节 功能多样性	134
一、功能 α 多样性指数	135
二、功能 β 多样性指数	142
第七章 种间亲和性	146
第一节 种间关联	146
一、总体关联性分析	146
二、种对间关联性分析	147
第二节 种间相关	151
第三节 群落关联和相关分析	154
第四节 种间分离	155
第五节 种间竞争	157
第八章 生态位	159
第一节 生态位的概念	159
第二节 生态位的特征	160

一、生态位的宽度	160
二、生态位的重叠和竞争	160
第三节 生态位的测度	161
一、生态位宽度的测度	162
二、生态位重叠的测度	162
三、种群生态响应的测定	166
四、生态位变化机制分析	169
第九章 排序	177
第一节 概述	177
一、排序的目的和意义	177
二、种类环境关系模型	179
三、线性排序和非线性排序	181
第二节 排序方法	182
一、简单排序方法	182
二、主分量分析及其衍生的方法	190
三、对应分析及其衍生的方法	199
四、模糊数学与神经网络排序	223
五、其他排序方法	230
六、邻体矩阵主坐标分析和方差分解	240
第三节 排序方法的比较	248
一、相关分析	248
二、排序图的比较	249
第十章 数量分类	250
第一节 分类的目的和意义	250
第二节 分类的基础	251
一、基本概念	251
二、相似系数和相异系数	252
三、分类结果的图形表示	254
第三节 分类方法	257
一、等级聚合方法	257
二、等级分划法	274
三、非等级分类方法	289
四、模糊数学分类法	293

五、神经网络聚类	300
六、群落排表分类	302
七、外在分类	304
八、回归树与多元回归树分类	309
九、仿射传播聚类分析	316
十、判别分析	321
第四节 分类方法的比较与检验	323
一、最终分组数相等的结果比较	324
二、最终分组数不等的结果比较	325
三、分类结果的显著性检验	327
第十一章 空间格局分析	330
第一节 概述	330
一、基本概念	330
二、格局分析的目的和意义	331
第二节 种群分布类型的判定	332
一、植物分布的类型及其模型	332
二、格局分布类型的检验	333
第三节 格局分析方法	341
一、单种格局分析	341
二、多种格局和群落格局分析	353
三、小格局分析	354
四、点格局分析	359
五、分形分析	374
六、二维空间格局分析	375
七、大尺度格局分析	381
八、植被景观格局分析	385
第十二章 植物群落的演替	397
第一节 演替的理论和学说	397
第二节 群落演替的模型	399
第三节 群落演替的数量分析方法	402
一、以种群动态为基础的分析方法	402
二、静态演替分析	405
三、单个样方的动态演替分析	408

四、多个样方的动态演替分析.....	409
五、演替概率分析法.....	411
第四节 植物群落的稳定性.....	415
一、群落的恢复性和持续性.....	415
二、群落的变异性.....	417
三、群落的抗干扰性.....	417
结语	419
参考文献	423
附录 I 国际通用软件信息.....	457
附录 II 统计学表	462
附录 III 植物群落调查记录表.....	463
附录 IV 矩阵运算	465
一、矩阵概念.....	465
二、矩阵简单运算.....	466
三、方阵求逆.....	467
四、矩阵的特征根及特征向量.....	470
名词索引	474

绪 论

一、数量生态学的概念

数量生态学 (quantitative ecology) 一般指的是植物数量生态学 (quantitative plant ecology) 或植被数量生态学 (quantitative vegetation ecology)。其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, 也称作植被定量分析 (quantitative analysis) 或者植被分析 (vegetation analysis)。它是植物生态学和植被生态学的组成部分。一般说的数学生态学 (mathematical ecology) 不等同于数量生态学。在国内数学生态学偏重于动物生态学分析。数量生态学独特的研究方法, 我们统称其为数量分析方法, 它包括物种多样性、物种多度格局、种间关联、生态位等简单的统计计算方法, 也包括排序、分类、格局分析、群落演替等复杂的多元统计分析方法。

在植物生态学研究, 往往涉及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扼要综合, 难以看出其内部规律性。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, 找出植物种、植物群落和植被与环境之间的内在联系, 以便更准确地揭示生态规律。

二、数量生态学的研究内容

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称作实体 (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指标, 如多度、密度、盖度、重要值等, 或环境因子观测指标, 如坡度、海拔、土壤 pH 等。

数量生态学方法是以植物种、植物群落和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物生态学知识。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。

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, 一类是多元统计分析方法。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。不能

进行显著性检验的方法则认为有较大的缺点。基础分析方法、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、数量分类、演替分析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的种-面积关系、多度格局、种间亲和性、生态位、物种多样性、功能多样性、排序、数量分类、空间格局分析、演替分析、植被与环境关系分析等方面。物种多度格局、种间亲和性、生态位、物种多样性、功能多样性以群落中物种为研究对象, 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。种-面积关系研究物种数量与群落资源的利用关系。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), 从而解释植物种和植物群落的空间分布与环境因子之间的关系。排序以不同的植物群落为研究对象, 范围较大, 其取样单位(样方)要适当大些, 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, 往往是环境因子的突然变化而引起的, 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。

空间格局分析起初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, 现在已经扩展到群落、景观等不同尺度的格局研究。植物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, 从而反映种群之间、种群与环境因子之间复杂的生态关系。种群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。群落格局和景观格局主要研究群落斑块、景观要素、景观斑块等的空间变化规律及其影响因子, 以及它们的生态关系。

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。含时间因子数据的演替分析一般称作动态演替分析(dynamic succession analysis)。也可以在不同的演替阶段同时取样和分析数据, 以分析演替进程中的各种生态关系和演替规律, 这种分析方法称作静态演替分析(static succession analysis)。

三、数量生态学的发展

早在 19 世纪末和 20 世纪初, 一些描述植被数量特征的术语就已出现。例如, “频度”

一词是 1909 年出现在 Raunkiaer 论文中的,但直到 20 世纪 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 20 世纪 40~50 年代的事情。因为数量生态学的核心是数量分析方法,所以,数量生态学的发展是和数量分析技术的发展密不可分的。

数量分析起始于 20 世纪 50 年代,也可以说植被数量生态学由此开始。在这以前也有一些文章涉及定量描述 (Ashby 1936, 1948)。在过去的几十年中,数量生态学得到了迅猛发展,有关论文大量增加。根据对 11 种主要国际生态学杂志的统计,1960~1990 年,仅涉及数量分类和排序的文章数基本呈直线上升趋势 (张金屯 1992a, 1995),近年来仍在不断上升 (Chahouki 2012; Palmar website 2016)。国际植被科学学会 (International Association for Vegetation Science) 主办的杂志 *Journal of Vegetation Science* 所发表的论文中,50% 以上与数量分析有关。到 20 世纪 90 年代,数量分析已成为现代植被研究必不可少的手段,有关论文在过去 15 年内仍然大量增加 (von Wehrden et al. 2009; Sadia et al. 2016)。数量生态学也已成为一门独立的学科。

数量分析方法的发展过程大致可分为三个阶段 (张金屯 1992a, 1995, 2011)。第一阶段为起始阶段 (1945~1964 年)。在这一阶段,分析方法以简单的统计学方法为主。20 世纪 50 年代以前,植被科学已有相当的发展,但大部分是传统的描述。研究者在调查时,同样进行了大量的样方记录,获得了丰富数据。但由于缺乏理想的分析方法,数据大多没有被充分利用而浪费了。

20 世纪 40 年代,物种多样性的概念被提出来,并有多多样性计算公式出现,如 Shannon-Wiener 指数 (1949)、Simpson 指数 (1949) 等。40 年代初,描述群落物种多度格局的统计学模型就已出现。1943 年, Fisher 等提出了对数级数模型,1948 年 Preston 提出了对数正态分布模型等。进入 20 世纪 60 年代,多个物种多样性指数、生态位指数、种间关联指数等被提出来,并应用于实际研究之中。

对于数量分类、格局分析和排序的研究可以说起步于 20 世纪 50 年代。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 撰写了专著《数量植物生态学》(*Quantitative Plant Ecology*),对植被数量分析方法做了系统论述。50 年代初,数量分析多用计算器完成计算,其处理数据的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 撰写了他的名著《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 年)。在这一阶段中,电子计算机的高速发展出人意料,植被数量分析由此一日千里,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计算量大这一难题,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被淘汰,使新产生的方法更趋完善。到 20 世纪 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 1970; Orloci 1975, 1978; Ludwig and Goodall 1978; 阳含熙和卢泽愚 1981),使数量分析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。

在这个阶段,种间亲和性、生态位及物种多样性的计测方法也得到了重大发展,并被结合到其他的分析中。1982 年 Gauch 编写了《群落生态学多元分析》,Greig-Smith (1983) 修订了第二版《数量植物生态学》,推出第三版。这两本书虽然出版于 80 年代初,但描述的大多是 1980 年以前的数量分析方法,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 年至今)。在这一阶段,新方法的数量分析方法减少,大多数论文是应用已有的方法对植被进行实际研究。新方法主要是模糊数学和人工神经网络方法的发展和应用 (张金屯 2011),多元回归树分类、仿射传播聚类的应用。在点格局分析方面出现了 *O*-ring 方法,可以提高格局分析的精度 (Wiegand and Moloney 2004),各种零假设模型用于研究格局的形成与变化机制 (Sadia et al. 2015)。功能多样性、谱系多样性分析方法得到了长足发展 (Mason et al. 2005; Gómez et al. 2010; Casanoves et al. 2011; Zhang et al. 2012a)。另外,分析软件和技术有了较大的发展,如 ter Braak 和 Šmilauer (2002) 发展了 Windows (4.5) 版本的 CANOCO 软件,这又大大促进了排序的应用 (Lepš and Šmilauer 2003)。2012 年作为 Canoco 4.5 的升级版本,Canoco 5 发布。Anon (R Development Core Team, 2008) 推出了 R 软件包,其中,外在软件包“Vegan”是专用于群落生态学分析的工具 (Oksanen et al. 2010),可以做很多生态学分析。Casanoves 等 (2011) 发表了功能多样性分析软件 Fdiversity。

新方法的减少是因为已有的方法是比较合理的,能够得到较满意的结果;同时大部分方法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寻觅的方法。从 20 世纪 80 年代中期开始,数学生态学家把注意力转向更复杂、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 ter 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 20 世纪 70 年代引入植被分析的 (Dale 1977; Zuur et al. 2007; Sadia et al. 2016),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。例如,模糊等价聚类在国内有较广泛的应用。近年来,模糊功能多样性指数也被提出来,并进行了多方面的应用 (Zhang et al. 2012a)。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。这些方面的研究受到了较大的重视,因此得到了长足发展,相应的研究方法也日趋完善。在这一阶段,群落动态研究和分析也受到重视,涉及植被动态的文章大幅度增加,国际植被科学学会在 80 年代中期还专门召开了群落演替数量分析方法学