

植物群落的研究

H. J. 欧斯汀 著

科学出版社

植物羣落的研究

H. J. 欧斯汀 著

吳 中 伦 譯

錢 崇 澍 校

科 学 出 版 社

1 9 6 2

H. J. OOSTING
THE STUDY OF PLANT COMMUNITIES

W. H. Freeman and Company

1956, San Francisco

內 容 簡 介

本书提出了植物羣落学的定义和概念，简单地記述了各种环境因素的基本知識、环境因素的綜合作用、环境因素对植被的作用和相互关系以及測定各項环境因素的方法和仪器。介紹了記載和分析植被的方法和技术，并且介紹了对植被的不同的分类系統和主要学派。系統地討論了植物羣落演替的現象和原因以及植被的进化及其研究途径。最后闡明了植物生态学(羣体生态学)在生产中的应用，特別強調植被資源的合理应用和綜合利用自然資源的重要性。

植 物 羣 落 的 研 究

H. J. 欧斯汀 著

吳 中 伦 譯

錢 崇 澍 校

※

科 学 出 版 社 出 版 (北京朝陽門大街 117 号)

北京市书刊出版业营业許可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

※

1962 年 2 月第 一 版

1962 年 2 月第一次印刷

(京) 0001—3,500

书号：2470 字数：331,000

开本：850×1168 1/32

印张：12 3/8 插图：3

定价：2.30 元

目 录

第一編 緒論

第一章 生态学和它的主要内容·····	1
---------------------	---

第二編 植物羣落

第二章 羣落的性質·····	12
第三章 植被的分析:定量法·····	24
第四章 植被分析:植物社会学的任务·····	50

第三編 控制羣落的因素:环境

第五章 气候因素:輻射能,光,温度·····	73
第六章 气候因素:空气·····	102
第七章 地文因素:土壤发生学·····	145
第八章 地文因素:土壤学·····	160
第九章 生物学因素·····	191

第四編 羣落动态

第十章 植物演替·····	215
第十一章 演替頂极羣落的分布:演替頂极的現代分布·····	248
第十二章 演替頂极羣落的分布:演替頂极随着时间的变动·····	316

第五編 实践上的問題

第十三章 应用生态学·····	332
譯后記·····	373
参考文献·····	376

第一編 緒 論

第一章 生态学和它的主要内容

生态学概念中所能包括的主要内容的范围之广和差别之大,不是一个单独的字彙所能表达出来的。然而“生态学”(Ecology)这一术语是出乎意料地合适的。“Oikos”是从希腊字而来,意思是指“家”,“Logia”可以译为“研究”,当这两个词彙被了解以后,生态学的含义是十分正确的。“家”暗示着有机体的存在,以及对它们住处和有机体有关的条件。这些是生态学所考虑的大方面——有机体,它们的“家”和它们之间的关系。这包括了有机体的知识,关于有机体的全部过程和环境方面的知识,特别是那些必然影响有机体的条件,首先是有机体的要求是怎样由环境的许多变异因素得到满足或者受到限制。所有这些方面都由生态学这个术语得到说明,同时从通常所应用的、简单的定义,即有机体和它们的环境关系的研究得到说明。

生态学的许多基本内容长期以来成为科学知识的一个部分,这些知识往往为别的各不相同的专家们所发现,如生理学、地质学和气候学。生态学的特点和它的特殊作用在于应用所有关于有机体和环境的这些资料,并且把它们综合起来以进一步认识和解释有机体和环境之间的相互关系。

作为一门科学,生态学是比较新的。虽然这个名词最早是于1869年以“Oecology”^[172]一字而出现,但它没有立刻得到广泛的承认,而且在理论上被接受是进展得很缓慢的。最大的进步是随着1890年代的后期的几位学者的思想和著作所引起的推动,而在本世纪中才出现的。在过去50年中,生态学作为生物学的专业而受到尊敬的地位。虽然生态学与其他科学有重迭之处,同时还从其

他科学吸取知識，但是生态学在綜合这样的知識来解释生物学的現象方面的有效程度充分地显示出了这样一种专业的必要性和优越性。即使在科学領域以外，生态学的意义和目的也得到一种迅速增长着的重視。生态学这个术语，現在在通俗性的杂志上，甚至在报纸上經常出現而毋須注解。

生命与环境

一个有机体沒有环境是不可想象的^[185]，因为有生命的东西，如果要繼續生存，就有一定的必需条件要由周围环境来滿足。为了維持生命，有机体的生理过程都必須在一定的最低限度以上的速率繼續着。这些生理过程在很大程度上是受到环境条件和物質的限制的。极大多数的生理过程需要用水或者需要有水；食物制造要靠二氧化碳和光照条件¹⁾；普遍存在的呼吸过程需要氧气；同时所有生理过程都是受到温度的限制，或者随着温度而变化。

由于有机体必須生长和繁殖而生存，它們要求通过呼吸从食物而得到能。因此，食物成为解释有机体活动中的主要考虑对象。綠色植物在具有可供利用的能的时候，必須能够为它們的需要制造出足够的食物。还有那些消耗綠色植物的产品或者是彼此互相吞食的許多有机体也是依賴这种生产产品的。在各种环境中食物鏈鎖(Food-chains)是有机体的象征。所有这些食物关系在评价有机体——环境的关系时可以把能作为一种公分母来考虑。

每一种环境都具有一种潛在能力来产生和支持有机体的种羣(Population)。那些可以进入的并且能够最完善地利用这种潛在能力的有机体将占有这一环境。有些有机体之将会出現是因为它們能够在現成的条件之下利用可用的光照和养料的能来制造食物。其他的有机体，消費者之所以将出現，是由于它們直接地或間接地能够利用由生产者所提供的食物和食物的能。这些食物或者是生产者所积蓄起来的多余部分，或者就是生产者自身，通常是在

1) 原著第二版为 Like conditions, 但第一版为 Light conditions, 这里按第一版譯出, 似更确当。——譯者注。

死后。这样的結果形成一个循环,由于消費者的分解作用,解放出元素或简单的化合物还到环境中,重新可以为生产者所利用。在循环的任何部分都可能会損失能,一定环境的生产力是随着在現有条件之下,有机体利用能的效率而变化的。

这样的相互关系,或能的循环存在于那些滋养着有机体的各种环境之中。这样我們就可以看出联系所有有机体彼此之間的以及与环境之間的基本关系是可以追究到能的需要和利用;因为供給植物或者动物的能的最終来源是日光,因此所有有机体彼此之間以及和它們的环境都是互相关联着的。

如果一羣有机体成功地共同生活着,那么它們对于能循环的要求和作用将不会使它中断。所有这些在羣內所发生的过程和活动将与能的有效供应取得平衡。所以生态学所主要关怀的是研究这种平衡究竟是什么,和什么东西控制着它。

生态学園地的范围

环境的綜合 环境包括了所有那些以种种方式影响一个有机体的各种东西。因此,环境是許多因素的綜合,这些因素可以是物質,例如土壤和水分;可以是一种力量,例如风和地心吸力;可以是一种条件,例如温度和光照;或者是其他別的有机体。这些因素,可以单独地被研究或測量,但是必須經常根据它們对于有机体和它們彼此之間的相互影响的作用来考虑它們。这种形成环境的綜合性和所包括的整套的主題內容指出有必要从所有科学范畴中吸取知識以求得对它的了解。这里包含着对生态学的完整的評價和說明。生态学的特殊作用是从有机体的角度来考虑这样的主題內容的。任何一門科学的范畴都是相对地局限于它本身的内容,然而生态学是把各門科学的知識捏合在一起,目的在于解释有机体对于它們的环境的反应。

由于所有植物和动物,包括人类在內,都是有机体,又由于环境有时几乎可以包括宇宙間的所有东西,因此生态学的内容几乎是沒有止境的。結果,生态学是依靠科学的專門化的園地而得

到它所运用的許多知識。它要求对其他科学的基础有一种了解,对于各門学科方面的变动和新发现保持一种敏感,經常考虑到应用这样的資料来解释和闡明有机体在它們所生活的条件之下的特点,反应和性状的可能性。

有机体 在生态学的定义中所指的有机体意思是包括所有活的东西。这是指所有植物和所有动物,包括人在內。这就是說不仅仅是較大的和显而易見的有机体,如森林中的树木和鹿,或是平原上的禾草和野牛,而且也包括在这些环境中的較小的种类。有些可能是依靠較大的有机体的,有的可能是寄生物,但是統統都有着相互的关系,同时取用着环境中現成的資源。它們之中最微小的,例如細菌和原生动物 (Protozoa), 致力于对死有机物的分解并且释放出有机物中的成分使能重新被利用,固定氮素,或者它們可以造成疾病。关于它們对于环境的貢獻和对于环境的依賴方面的知識,在解释和它們共同相处的較大有机体的成功或者失敗上是极端重要的。在一个环境之中的所有有机体都要受到生态学的注意;沒有什么可以被忽視的,因为它們可以在某种方式上相互影响同时它們对于环境都是有关系的。

专业化的范围

生态学上可以应用到的事物范围的广泛有些令人感到沮丧,但是同时也是令人振奋的。从运用任何方面得来的新資料以解决生态学上的問題这个具体事实,对于企图用任何方面得来的專門知識来解决問題是一种具有启发性和吸引力的鼓舞。这还強調着一个生态学家能从下述情况得到好处,即由于具备最广泛的科学修养和具有有关学科的一定造詣可以認識它們的发展,以供他的应用。在現在要求通晓各門科学是不可能的,但是要了解其他专业对于生态学上的应用却并不是做不到的。

每一个生态学家需要具备某些基础知識。当然基本生物学基础是必要的,对于分类学、遺传学和生理学具有坚固的學識是最根本的要求。此外,生物学的經驗愈广博愈有益,因为在解决一个問

題中如果用不到解剖学,但可能由病理学提供答案,或是从微生物的知識能集中注意到一个关键性的事件上,不然就有可能被忽略过去。

对于物理学和化学的基本上的理解的好处更用不着来加以強調,因为对于环境条件的解释上以及对于物理学的和生理学的应用上,物理学和化学都有它們的显著用途。有些地質学方面的知識是很有用的;而且对于某些类型的工作來說,地質学方面的广博訓練是必需的。土壤是生态学家所經常关心的,無論对于它們的起源和发育以及对于因为受到水分、通气和养料的作用而随同发生的植被的特性。問題的經常重复出現牽涉到气候学,这就指示出气候学的好处,同时因为定量方法应用的不断增加就要求了解統計方法和試驗設計的运用,即使实际应用上还不方便。

由于通晓所有这些学科显然是不可能的,因此專門化就成为必然結果。这样,相同的或者类似的問題可以被具备不同基础的生态学家采用完全不同的途径,得心应手地来解决。如果目的是相同的,所采用的方法在生态学上是正确的,那么每一个人由于他們的專門知識,在解決問題上是可以作出貢獻的。还有,因为內容的广泛允許有专业化的余地,这些专业化很少会彼此重复的。根系分布与土壤水分关系的研究和一个湖泊中藻类数量变动的研究没有什么表面上的相似性。然而,两者都是生态学,而且研究人員大抵都是以相同的生态学的原則为依据的。生态学內容的广泛多样是专业化的一种起因,鑑于专业化有助于了解有机体和环境之間的相互关系和說明綜合体 (Complex) 是按照自然規律而发生作用,所以是一件有益結論。

所有生态学家應該具备基础生物学的广泛知識,这可能是有益的,不幸的是研究人員、教师和学生都非常普遍地缺乏足够鍛炼来进行全部学科。結果,專門致力于植物生态学或动物生态学,似乎两者是分开的或不同的,而实际上它們往往是无法区別的。这本教科书,它本身代表着这种慣例,但是是一种不自然的专业化:本书主要注意到植物生态学,虽然它並沒有忽略它們对于动物的关系。

把注意力作进一步的集中,本书着重強調植物的天然聚合或羣落,特别是那些在陆地环境中所出現的植物,以及它們的特性和发生上的原因。这样处理排除了許多动物生态学和以水为环境的生态学,这方面还包括湖沼学 (Limnology) (淡水)、海洋生态学 (Marine ecology) 和海洋学 (Oceanography) 等方面的专业化。生态学的原理是同等地应用到所有这些环境的,而且所有这些环境中的有机体都是受到生态学的控制的。不管环境或者有机体,自然規律基本上是相同的。内容上的限制决不应该模糊那些強調指出的原理可以比較广泛应用的可能性。

植物生态学的起源

早期植物分类学家很少知道种的地理界綫和范围,但是到林奈 (Linnaeus) 氏时期,把种的界綫和范围尽可能精确地予以划定,已經成为他們的慣例。这当然是区系植物地理学 (floristic plant geography) 的开端,这門学科研究种的起源和分布。随着区系植物知識的增长,发展了对于解释种的分布方面的一种自然志趣。在这一方面的一件重要的貢獻是于 19 世紀初叶由德国分类学家洪堡德 (Humboldt) 所奠定的,他旅行很广,而且从他所观察到的气候方面的相关性受到深刻的印象。他把他的見解如此有效地表达了出来,以致他的思想的影响在气候植物地理的解释上仍然是明显的。苏夫 (Schouw)^[346],洪堡德的学生,是第一个企图把光、温度和湿度对于种的分布的有效程度找出“規律”(Laws) 的人。稍晚一些(1855),另外一位分类学家, A. de Candolle 也考虑到各种环境因素的控制作用,但是他把主要重点放在温度上。許多企图以单独一个因素找出与植物区系和植被类型分布的相关性的尝试繼續了若干年。茂林^[264] (Merriam),一位美国生物学家,他的尝试是具有历史意义的,他指出所有北美洲的植物区系 (Flora) 和动物区系 (Fauna) 是呈地带 (Zones) 分布的,这些带的界綫是由温度所确定的。

与地理学家以气候原因作为种的分布的先入思想并行发生的另一种重要趋向,是在 19 世紀时代由葛里賽勃 (Grisebach) 的著作

所引起的。他認定植物羣聚或羣落作为研究的单位,并且在这个基础上記載了地球上的植被^[170]。这是植物羣落进入现代研究的第一步。虽然这一趋向从特露脫(Drude)^[137]的著作得到进一步的发展,但是从瓦明(Warming)的著作得到最大的推动力,特别是他的“植物生态学”(Oecology of Plant)^[149],这一著作原用丹麦文发表于1895年。这一著作标志着现代生态学的开端,因它是按羣落和有机体与环境的相互关系来叙述的。虽然对这些关系的复杂性的認識必須归功于瓦明,但是他倾向于过分強調了水,把它作为一个控制因素。1898年出版了辛柏尔(Schimper)的划时代的以生理学为基础的植物地理学(Plant geography upon a Physiological Basis),这本书后来(1903年)从德文譯成英文。这本书的作者按照瓦明所創議的总的方案,但是从他的广博的經驗和旅行作出了丰碩的貢獻。由于他強調了环境的复杂性和各种因素的互相作用,他对于植被分布原因接近現代解释。

簡單地說,这些著作是现代羣落研究的基础和现代生态学的理論。从这以后,欧洲大陆的生态学家們特別強調羣落的結構和分类的基于研究,美国及英国工作者所发展的在追究原因中对于生境(habitat)的集約研究和对于植被变化的分析和解释。现代生态学的历史是如此短促,以致这些发展的最后部分很难作为历史来对待。它們是今天生态学的基础,因此,它們将作为这本书的内容来对待。

研究途径

曾被強調指出,生态学包括各种各样的内容和具有意义的錯綜范围。應該說明,定型的生态学研究方法是不多的,而且随着知識的增长方法和技术要适合于环境和目标。然而,对于某些类型的問題是有一般性的方法的,为了方便起見这些方法可加以概括分类。

个体生态学(Autecology)和羣体生态学(Synecology)某些問題最好以单独的有机体或种在實驗室或在野外进行研究来解决。另一些問題則只能从有机体象在自然界中所存在那样的羣体

进行研究求得解决。同样,环境可以一次进行一种因素的分析或者将若干因素的复合体作为它的整体来考虑。在下文将加以说明的条件下,每一种研究途径各有它的优点。这两种研究途径分别为个体生态学(Autecology)——这是从希腊文字根“Autos”而来,意思指本身——这是研究单独的有机体或因素和羣体生态学(Synecology)——从希腊文字冠“syn”而来,意思指共同——应用于有机体的羣体或因素的复合体的研究。

个体生态学和其他学科不好分别,如生理学进行单个有机体生活过程、结构和作用方面的研究。没有必要把个体生态学从其他有关学科作截然的划分;因为个体生态学在寻求解释一个有机体的需要、忍耐能力(耐能或抗性)(Tolerance)和反应的时候,必然要从其他若干专业吸取内容而且有所重迭。然而,羣体生态学很显然本身自成一门学科,其目的使得它和其他科学部门区别开来。这是这本书把羣体生态学作主要对象的理由之一,至于个体生态学只是当它对羣落问题讨论中有助于了解时才提出。

静止的(Static)和运动的(Dynamic)观点 研究植物羣落可以按现状进行研究,而不管在它以前是什么样或者它的自然后果怎样。这种研究导致对于组成羣落的种(Species)的多度(Abundance)和重要性(Significance)方面的重视,并且可以按照这一系统或另一系统进行详细的记载和精确的分类。这种方法是若干早期欧洲大陆学者的工作范例,结果,他们终于发展了分类和记载羣落和羣落结构的体系。在美国和英国很早采纳了一种观点,认为羣落是一个变化着的事物,羣落的起源、发展和可能的未来是能够加以重建(Reconstruct)和预测的。这两种研究途径,在羣落学中代表着众所周知的静止的和运动的观点。静止的研究方法,无疑地,是由于在欧洲有限区域内进行研究的結果,在欧洲长期以来的文明毁灭了或改变了极大多数的自然羣落。同样,在美洲辽阔区域的原始林和草原,提供了观察在广大范围内和复杂环境下自然变化的机会,必然为运动观点的发展有所帮助。无疑地,每一种方法都有它们的地位和用途。事实上每一种方法都从另一种方法受到益处,但是,鑑

于运动的观点无论对于纯理论的或应用的生态学，有着最为广泛的用途，因此本书将着重强调这一方面。

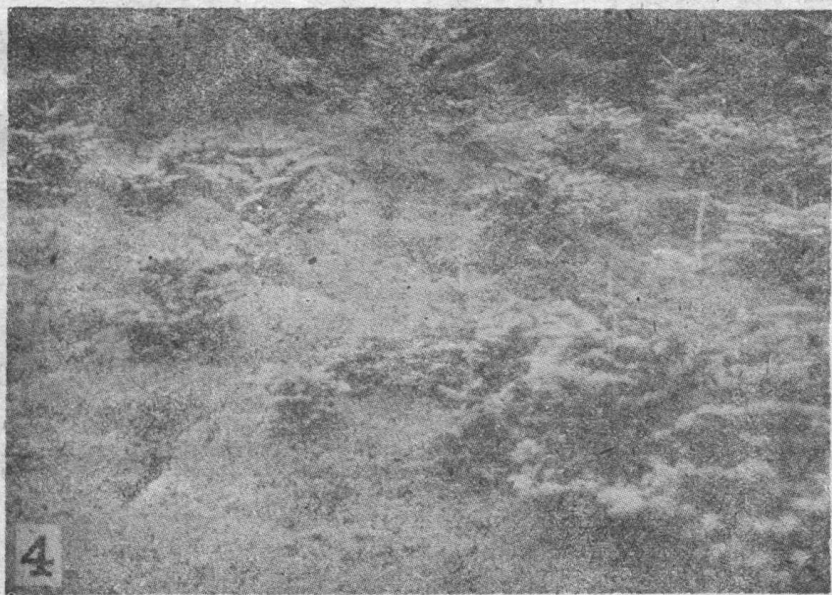
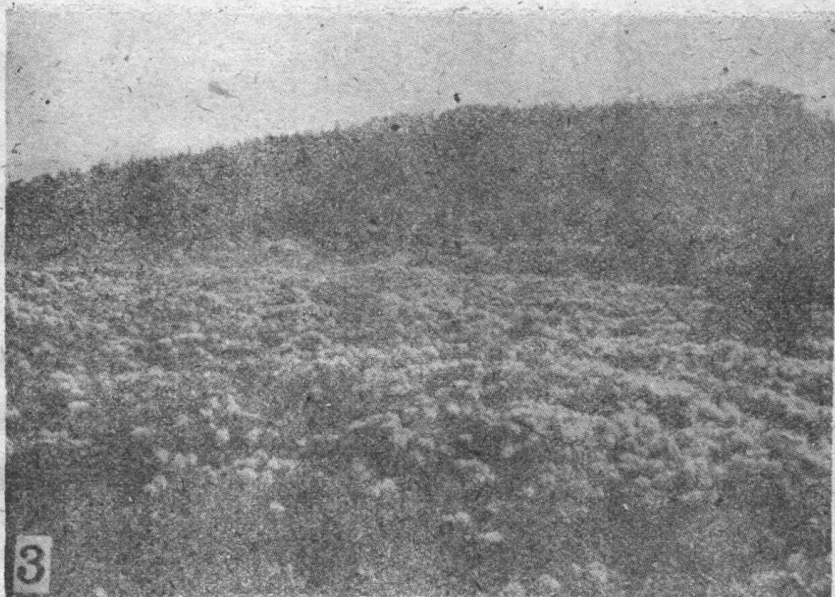
羣落研究的基础

以植物的外貌或一般性状为依据的植被記載系統曾經被应用而得到某些成就，特別为植物地理学家所应用。这样的系統指明了植物的体积和形状；它們是常綠的还是落叶的，是草本的还是木本的^[340]；休眠期芽的部位^[315]，以及归并于生长型 (Growth forms) 或生活型 (Life forms) 的总标题之下的各种其他特征。这就使得本来不熟悉的植被变为形象化，同时可以进行表面对比，而且同样还可以表明某些羣落学的特征，它們原来是不明显的。这样的系統或是以过去对于种的詳細研究为依据，或是将植被进行表面評定的一种方法，而关于植被分类学还没有足够了解。它們只能輔助以分类学为基础的研究工作，因为，为了适合各个方面的目的，羣落的記載必須以种为基础。因此，野外生态学家必须具备充实的分类学的研究知識，而且最好是对于他所研究的地区的区系植物具有某些經驗。

正如植被研究沒有坚实的区系植物的基础必然难免是肤浅的一样，同样在解释和闡明上将受到关于各个种和它們所处环境方面的已有的个体生态学資料数量的限制。生理-生态学 (Physiological ecology) 的研究，在野外或在自然情况下，經常改变生态学上根据推論所得出的結論，或者它們提供新的解释和研究。因此，羣落研究的質量依賴某些基础，这些基础包括各个种以及各个种的需要和反应方面的知識。



图1 - 生活型显然不同的植物羣落，用南阿帕拉畿山脉中的罗安山水青岡和槭树(Beech and maple) 落叶闊叶树林。(2) 以禾草和莎草占灌木羣落的一部分(在后面为針叶树疏林)。(4) 藓类羣



(Roan Mountain in the southern Appalachians)的植被来表明。(1) 优势的无林草地的一部分。(3) 主要由杜鹃 (*Rhododendron*) 组成的落, 其中幼年针叶树开始定居——D. M. Brown 摄。

第二編 植物羣落

第二章 羣落的性質

認識一個植物羣落或者把一個羣落和另外一個羣落區別開，可能比記載特征，從而能夠識別這個羣落要容易些。談到一片松林、一塊草地或者一片低地森林的時候，在某種意義上就是認識羣落，我們多數人中的兒童時代就已經做到了這點。這樣的羣落就是生態學家的基本的植被單位，同時，因此應該把它們的特殊的和一般的特征加以說明以確實保證概念的一致性。

定 義

一條良好的研究定義如下：一個羣落是一種活的有機體的聚合，它們之間和與它們的環境之間有着相互的關係。這個定義可以應用於一塊固有的樣地，或者存在於心目之中或者正在進行觀察——這就是具體的羣落或植物片段 (Stand)。同時這個定義並不排除由若干個或許多個具體樣地或植物片段所綜合而成的一種抽象的羣落加以形象化的可能性。這樣，一片固有的松林乃是一個具體的羣落，而抽象的羣落將包括所有那樣種類的植物片段。

植物片段不限於樹木。任何植物的羣聚合乎羣落定義的都可以這樣稱呼——岩石上的一片地衣，僅僅復蓋着幾平方寸，池塘中的一團水藻，或是復蓋成千畝或者更廣闊而組成相當均勻的一片森林。

有機體之間的相互關係

競爭 一個羣落中各個體之間的相互關係包括有機體彼此之間的所有直接的或間接的影響。其中最主要的為競爭，任何時候，

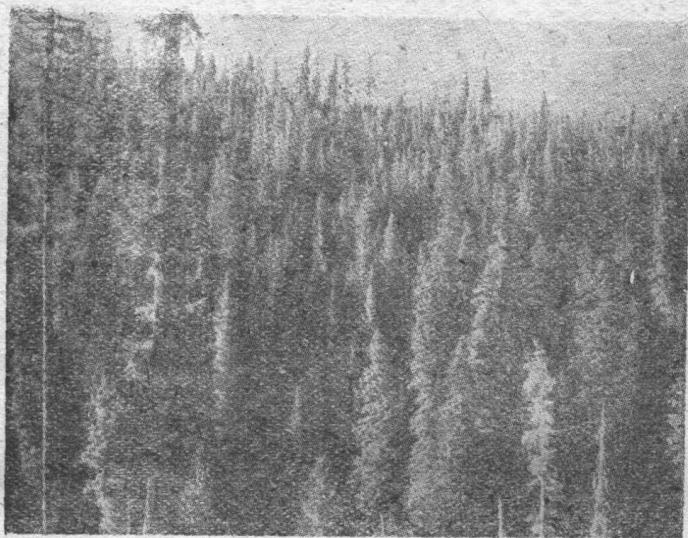


图2 在爱达和 (Idaho) 的一片混交针叶树林分。



图3 一片灰蘚(*Hypnum cristacastrensis*) (白色处是一枚硬币), 在北威斯康辛州。虽然这一种在森林内是一个依靠者, 然而它形成一个片段——L. E. Anderson 摄。