

植物群落排序

〔美〕R. H. 惠特克 主编



科学出版社

6404/20

植物群落排序

〔美〕 R. H. 惠特克 主编

王伯荪 译

张宏达 校

354859



科学出版社

1986

内 容 简 介

本书是《植物群落分类》的姊妹篇,是现代生态学的一本重要著作。全书共分十一章,分别论述了直接梯度分析,逆行演替与群落生态群距离,苏联(Раменский)对群落系统化的研究,取样相似性与物种相关性,矩阵与丛技术,威斯康星比较排序,因子分析,相似性矩阵排序,排序技术的评价,连续多元技术的最新发展等,各章都是由各个领域的专家撰写的,反映了当代生态学研究的内容、方法及趋向,尤其是数学概念和技术在生态学上的运用及其最新发展。

本书可供生态学工作者、农林工作者、应用数学工作者以及大专院校有关专业师生参考。

Edited by
Robert H. Whittaker

ORDINATION OF PLANT COMMUNITIES

Dr W. Junk by Publishers The Hague, Boston, 1978

植 物 群 落 排 序

[美] R. H. 惠特克, 主编

王伯荪 译

张宏达 校

责任编辑 于 拔

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1986 年 2 月第 一 版 开本: 850×1168 1/32

1986 年 2 月第一次印刷 印张: 11 5/8

印数: 0001—2,600 字数: 307,000

统一书号: 13031·3063

本社书号: 4297·13—8

定 价: 3.30 元

译 者 的 话

排序是依据环境梯度或坐标而排列取样或物种，其实质在于按环境因子的抽象梯度或在一个理论空间把群落定位。排序基本上是一个几何问题，是把实体做为点在以属性为坐标轴的 n 维空间中，按其相似关系把它们排列出来。现代，排序已成为分析植被变异的最通用的方法，它通常用于建立一个描述植被变异的体系，以及探索主导因子。在理论上，排序适用于植被变异连续的地区，所有的植被变量都是直接显露出来，并且是能够被利用的，个别的一些环境因子一旦取得时，随时能够加以比较。

《植物群落排序》是《植物群落分类》的姐妹篇，全面地反映了现代生态学研究的内容、途径和趋向，尤其是数学概念和技术在生态学中的应用及其最新进展。然而，排序与分类绝不是相互排斥的，在实践上，排序常被用来作为分类的一种替代方法，排序中的许多研究是应用分类来表达它的某些结果。因此，排序与分类两者是互相补充的，并能以各种方式相组合而更有效地研究和说明植物群落及其与环境的相互关系。

但是，无论是早期发展的排序，或是现代较新发展的排序，对于生态学或群落学研究来说，它们都是一种技术而不是目的，更重要的是要用生态学或群落学的专业知识去进行解析、判断和检验。同时，任何一种技术和方法都具有其独特的优点或缺点，也都不是完全理想的，总是此长彼短，各有利弊，对任一具体问题的研究，应选择哪种方法，仍需根据具体问题及研究目的去选择，绝不应过分强调或片面追求某种技术和方法。

《植物群落排序》译文承蒙中山大学生物系张宏达教授审校，数学系周之铭副教授校阅了第五章、第八章和第九章，特致以诚挚的谢意。但限于译者的水平，尤其是数学方面的限制，译文难免存在着某些缺点和错误，恳请读者批评指正。

译者 1985.6. 于中山大学

序

大部分的生态学研究是依靠应用两种方法来对自然群落资料进行综合：把群落（或代表群落的取样）分类为许多组群，以及把取样相对于环境变化而加以排序（或排列）。1973年出版的由国际专家组撰写的《群落的排序和分类》（*Ordination and Classification of Communities*），力图提供与这些方法相关的论文。该书是作为由 R. Tüxen 主编的《植被科学手册》（*Handbook of Vegetation Science*）的第5册出版的。期望以较少的代价使本书能更广泛地应用，是第二版把关于排序和关于分类的章节分为两册的理由之一。

另一理由是对间接排序领域——力图用测定自然群落取样来产生揭示群落与环境相互关系的数学技术——的认识迅速提高。这是由于这个领域中这样一个变化的速率，使得第一版关于排序的这最后的一章，在它写成四或五年后已成为过时；而间接排序的新技术，在第一版时只能作为可能性而被提及，现已成为这个领域内突出的。在第二版中，有关排序的评价这一章已重新写过，并包括了关于连续多元技术最新发展的新的一章，而有关的最新研究的文献已被加入各章中。

本书计划为不同的读者提供几方面的参考。它提供有关排序的概念和研究途径，以及广义的梯度分析——通过环境变化、种群以及群落特性彼此间的连续的或梯度的相互关系来研究自然群落的途径——的引论。它为有兴趣应用这些技术的研究者，提供具有一定评价的研究方法和排序技术。它论述了研究者能进行直接排序的各种方法（虽然间接技术的数学细节必须在专门出版物中寻求）。同时，象手册所计划的那样，它也是一本学生的参考书。间接排序的迅速发展必定会继续；这种技术的论述不可能是最后

的。然而,我们相信本书以及有关分类的姊妹篇,作为它们所论述的生态学方法领域的入门和参考将具有经久的价值。

目 录

译者的话	(ii)
序	(iii)
第 1 章 引论	R. H. Whittaker (1)

直接梯度分析

第 2 章 直接梯度分析	R. H. Whittaker (5)
第 3 章 逆行演替与群落生态群距离	 R. H. Whittaker 和 G. M. Woodwell (42)
第 4 章 苏联 (Раменский) 对群落系统化的研究	 L. N. Sobolev 和 V. D. Utekhin (57)

间接梯度分析

第 5 章 取样相似性与物种相关性	 D. W. Goodall (83)
第 6 章 矩阵与丛技术	 R. P. McIntosh (127)
第 7 章 威斯康星比较排序	 G. Cottam, F. G. Goff 和 R. H. Whittaker (153)
第 8 章 因子分析	 P. Dagnelie (176)
第 9 章 相似性矩阵排序	 L. Orlóci (196)
第 10 章 排序技术的评价	 R. H. Whittaker 和 H. G. Gauch, Jr. (228)
第 11 章 连续多元技术的最新发展	 I. Noy-Meir 和 R. H. Whittaker (279)
参考文献	(312)
索引	(361)

第1章 引 论

R. H. Whittaker

世界上整个陆地表面广布着一层植被，一个植物群落的活的结构，它对环境的反应是多样而精巧，它的构造和组成是各种各样的，它是陆地生物产量的表现，并给人以情趣和美感。这层植被在过去和现在都是人类生命的一部分；我们知道，现在这层植被在许多地区遭到加速破坏，但尚不知道这种破坏对人类环境和自然景观中演化着的物种的心理学意味着什么。这种破坏增加了一门科学研究——植物群落的知识 and 认识的重要性。了解一个地区、一个国家或者一个大陆的植物群落，往往是重要的和有价值的。我们希望比描述这些群落做得更多些；我们力求理解这层植被中不同群落彼此间的关系如何，以及如何表达它们的环境；我们还要探讨植物种本身的演化和分布，以及在群落中彼此间的关系如何；还要认识群落是如何发展的，以及如何象生命系统那样被组织和起作用。

尤其是涉及到本书，我们希望了解植物群落彼此之间的相互关系，以及这些群落所占据的特殊环境[群落生境 (biotope)]。理解是以抽象概念为基础。从复杂而模糊的现象发现有意义的相互关系，体现为概念，找出彼此的关系，并在抽象系统中检验和修订，这就是科学。植物群落表现的复杂性与任何其他现象一样那么多，这促使我们努力去概括和理解。在讨论植被的这些复杂性研究中，应在环境因子、种群和群落特性三个方面找出彼此之间有关的情况的途径。我们可以在这些途径中区别出两个被广泛地酝酿过的研究方法，作为抽象和探索它们之间相互关系的途径(Whittaker, 1962, 1967)。

一个最为传统而熟悉的方法是分类 (classification)。当植物群落被分类时,代表群落的若干取样,以共有的特征彼此组合为一个抽象单位 (abstract unit), 或植物群落的级 (class)。在这样的分类单位讨论中,任何级别依据共有特征的任何定义,都可以被认为是群落类型 (community type)。当植被取样被分类为一群落类型时,可以为这个类型确定取样所代表的环境因子、种类组成和群落特征的范围。通过分类,我们使某种群落与某种环境相关,作为了解景观及其植被的一个途径。

另一个方法,首先不是研究级别(分级是把彼此间看作不连续),而是考虑到它们的连续性和梯度关系。根据三个方面现象的梯度来研究群落,被称为梯度分析 (gradient analysis) (Whittaker, 1951, 1967)。从群落中取样可以按它们在环境(或群落特性)梯度的位置依次排列。在取样序列[一个样带 (a transect)]中,种群和群落特性的变化是与环境的变化相关。在多数情况下,取样是依两个或更多的环境梯度或群落梯度的坐标系统的关系而排列。排列允许我们把相互关联的取样(以及种群)作为种类组成和群落的其他特征变化的抽象格局 (abstract pattern) 的一部分,并根据这个格局变化的主要方向来了解植被。如果取样是根据已知的一个或多个环境梯度排列而作为研究基础的话,那么,这种研究就是直接梯度分析 (direct gradient analysis)。相反地,可以采用取样相似性或物种相关性的测定来导出抽象轴 (abstract axes) 或群落变化方向。如果取样是根据这样的抽象轴排列(这也许或许不相应于环境梯度),这种研究就是间接梯度分析 (indirect gradient analysis)。直接梯度分析与间接梯度分析相互间不是绝然分开的;可能有各种中间型和组合型。然而,它们在解决植被问题上代表着不同的观点,本书将分别论述。

依据环境梯度或轴而进行取样(或物种)的排列过程称为排序 (Ordination) (Ramensky, 1930; Goodall, 1954)。排序是梯度分析的一个主要技术,而不是(或不应是)它的目的。同样,分类本身不应是目的,而是有关现象的顺序报导、描述、相互联系和综合的

一个方法。涉及到个体有机体，另外的技术途径来分类的称为分类学 (taxonomy)；至于更广泛地讲究有机体相互关系，特别是基于演化的称为系统学 (systematics)。以分类为基础作为描述和了解的主要途径来研究植物群落的，通常称为植物社会学 (phytosociology) (Braun-Blanquet, 1932, 1964)。在英语和大陆国家之间，这些术语的使用是不同的 (Egler, 1942; Westhoff, 1970)；而对某些大陆学者来说，植物社会学代表着整个植被科学。然而，在一个大陆或世界范围内，植物社会学是以它的有关区系组成 (floristics) 以及植被结构与环境相互关系而有别于植物地理学 (plant geography)。在自然群落研究中 [在英、美是用生物群落学 (biocoenology)、共生学 (symbiology)、群体生态学 (synecology)]，我们可以把植物社会学看作是相当于强调分类观点和群落种类组成的植被科学，并认为是西欧植物社会学的主要特点。于是，我们可以确立近似平行的三对术语，每对包括一个主要程序，以及程序划分的理解途径：分类学与系统学，群落分类 [群体分类学 (syntaxonomy)] 与植物社会学，排序与梯度分析。

本章对特殊群落更多地涉及到程序，而不在于应用；是叙述排序和分类，而不是梯度分析和植物社会学。然而，某些来自梯度分析的结果，必须看作是了解群落的排序和分类这两者的基础。后继的章节将着重从直接梯度分析和它们的某些结果，通过间接排序 (或多或少地依据其数学形式) 到群落分类基础，来评述分类学的各种主要方法。许多章节是按其原有的重点排列的，但读者将会发现相当数量的章节是涉及排序和分类这两者的。排序和分类决不是对抗的。在梯度分析中，许多研究是应用分类来表达它们的某些结果，而基于分类的研究是能通过梯度分析来取得群落类型与物种之间的相互关系。因此，这两个主要方法是互相补充的，并能以各种方式相组合而更有效地研究和说明植物群落及其与环境的相互关系。

摘 要

使一个景观中的各个植物群落彼此间相关关系的两个主要方法是能以区分的。分类学是把许多群落归类为赋有特征和被视为彼此不连续的级(群落类型)。梯度分析是根据环境梯度,种群,以及群落特性相互关系来研究植被。与环境梯度相关并作为梯度分析基础的取样排列,被称为排序。排序可以是直接[根据被认为是已知的一个或更多的环境梯度的位置来排列取样],抑或是间接[根据比较取样导出组成轴 (compositional axes), 群落组成的变化方向,并依此而排列取样]。本书的第 2—11 章依次排列为从直接梯度分析,经相似性测定和间接排序,到排序的评述和最新进展,而它的姐妹篇涉及的主要是探讨群落的分类(第 12—20 章)。

本章的参考文献列在第二章。

第2章 直接梯度分析

R. H. Whittaker

2.1 取 样

2.1.1 取样特性

群落取样 (samples, aufnahmen, relevés) 是梯度分析最主要的研究资料。下面描述的程序(以某种限制)能应用于任何一种群落取样。因此,原则上能用作森林维管植物,树皮上的地衣,草地上成对的鸣禽,海洋浮游动物,或土壤微型节肢动物的梯度分析取样。然而,我们将讨论的主要是我们自己的,包括维管植物(附或不附平卧体植物数据)的陆地群落取样。取样按常规包括: (i) 存在于已知研究地区样地或样方内的植物名录; (ii) 这些物种的相对重要性的某些表征物(通常是它们的生长型,高度和层次关系); 以及 (iii) 提供有关环境,土壤,群落结构,以及干扰和群落变化证据的资料。

能应用于植物群落和用作为梯度分析的取样种类很多,某些要考虑的影响取样的选择和种类的事是: (i) 取样应有足够大的面积,或者应包括足够数目的植物种数,能以有效地体现植物群落的组成。然而,如果取样过大,会遇到下面所要讨论的两个困难。(ii) 取样应是同质的——从取样的一边到另一边,群落的组成和结构应没有变化的趋势。(iii) 取样应是有效的。因此,取样应须有一定的数目,应计划迅速获得和记录被认为是最重要的各种资料。(iv) 取样应是适当的。在一个植物群落所能取得的许多资料中,有些是较其他的更为重要或更有效、更适合于群落的特性,在时间消耗以及梯度分析的目的方面更为有用。取样的最小面积同

质性、有效性和适当性是在《植被科学手册》第四部分讨论。某些类型的取样曾广泛地应用于植物群落的梯度分析。应用于分类的所有取样类型，最广泛并多数认为最有效的是 Braun-Blanquet 学派的取样 (relevé) (Braun-Blanquet, 1932, 1964; Ellenberg, 1956; 以及本书第 20 章)。没有理由说 Braun-Blanquet 的取样不能用于梯度分析 (Maarel, 1969; Moore 等, 1970)。在美国梯度分析的研究中, 宁愿选择极其大量的取样, 并附加时间的消耗来取得植物种群的更有效的测定。表现物种在自然群落中的相对多度, 或显著度 (conspicuousness), 或聚集度 (massness), 或活力 (vigor) 的测定, 被称为“重要值” (importance values)。各种可能的重要值中, 下列的对我们最有意义: (i) 密度 (density) 是一个物种在每个单位地表面积 (或其他空间测量单位) 内的个体数目。(ii) 盖度 (coverage) 是在地表面积 (或其他基质) 上, 已知物种的叶子所占据的百分率。(iii) 基面积 (basal area) 是每个单位地表面积内, 高于地面 1.3 米处基干横切面 (或其他的植物基部测定) 所占据的面积。(iv) 频度 (frequency) 是在一个较大的取样样地内, 已知物种出现的小样方的百分率。(v) 物种的生物量 (biomass) 是在已知时间内, 每个单位地表面积所表现的总量 (通常指有机物质的干重)。(vi) 物种的净产量 (net production), 对植物来说, 是总的干重产量 [或其能量等值 (energy equivalent)], 或光合作用减去植物本身的呼吸作用的有机物质产量。

这些或其他的测定, 通常由取样内所有物种的同类的重要值总值相除, 得到的百分率是相对重要值 (relative importance values)。当两个或更多的重要值被组合, 结果是一个综合重要值 (synthetic importance values), 例如, 威斯康星 (Wisconsin) 综合重要值 (Curtis 和 McIntosh, 1951, Goff 和 Cottam, 1967) 总计了每个物种的相对密度, 相对频度, 以及相对基面积。在美国用作为重要值的有效测定的两种类型的取样是: 样方取样 (quadrat samples) 和中心点取样 (pointcentered samples)。

2.1.2 样方取样

十分之一公顷的带状样方 (Whittaker, 1960; Whittaker 和 Niering, 1965) 是在地上放置一条 50 米长的卷尺,并在卷尺的两边各延伸 10 米,区划出一个矩形样地。记录样地内生长的全部乔木的种类和胸高(1.3 米)直径。记录同一区域内的灌木个体(以及在灌木层中的乔木幼苗),如果很密,则沿卷尺设一较窄的内在的带状样方。草本(以及草本层内的乔木和灌木幼苗)取样于 25 个小样方。小样方既可以是 (i) 以肉眼和 1 米长的棍棒,在卷尺的两边每隔 1 米圈出小样方来,也可以是 (ii) 在卷尺的每一边每隔两米,距居中的卷尺任意远处,以用绳索扎成的环形标桩(以绳索测定产生 1×1 或 0.5×2 平方米的面积)标出。记录在这些小样方内植物种类的出现率和盖度(以平方分米为单位目测);在某些研究中,也记录小样方内的密度。乔灌木的盖度,既可以就小样方的角上的 100 个点加以测定,也可以沿着 50 米卷尺上截取覆盖,或者是兼用两者来测定。(在开朗的植被中,截取覆盖应该沿着样方的长边和中心线来计取,因此总计为 150 米)。应记录样地内出现的地衣和苔藓。取样需要包括海拔、地势、母质与土壤、方位、干扰与发展趋向,以及必要的植物种类的凭证标本等资料。

这样的取样对在众多的植被类型中,取得不同大小的植物种的密度、频度和盖度的测定是有效的 (Whittaker 及 Niering, 1965)。十分之一公顷 (20×50 米) 是适合于森林、木本群落、草地,以及荒漠取样;但在大乔木的森林里,样方可扩大到十分之二或半公顷,而在某些密灌丛和矮林群落里,样方可缩至 500 或 100 平方米。当程序已建立,并且植物种类已知时,大多数群落(区系组成不大丰富)的取样可由一位研究者和一位助手在 45 分钟至一个半小时内完成。这样,一个植被模型的系统取样,在一天内可能进行几个取样。

2.1.3 无样地或中心点取样

威斯康星学派 (Cottam 及 Curtis, 1949, 1956; Curtis, 1959; 以及第 7 章) 发展了一套完全不同的取样程序。在一片被判断是同质的森林带里, 依随机或系统程序设置若干个点 (通常是 50 或 100 个)。每个点 (或最近这个点的乔木) 用作为取样点, 记录这些取样点到最近乔木间的距离, 以及这些乔木的种类和直径。下木小样方应设置在同一取样点上。各种技术的详情, Greig-Smith (1964) 曾论述过, 这里不再叙述。距离的测定可以计算出乔木的密度; 根据密度和直径可以计算出基面积; 同时根据在作为小样方的取样点上的分布, 可以计算出频度。

中心点系统 (虽非必要地全面运用) 通常是比十分之一公顷样方更花费时间。采用系统定点或随机定点遍及整个取样地区, 以及下木资料和环境数据的中心点取样, 一般要进行几个小时。中心点取样在表现一大片森林带 (大约 10 公顷或更大) 的组成最为有效; 十分之一公顷取样在表现有限面积内较详细的群落组成最有效。无样地取样或中心点取样被用作为威斯康星州极其平坦地形上的森林带的取样规范; 十分之一公顷取样被用于山地或其他地区, 那里陡峭的环境梯度不适于进行中心点取样, 因为中心点取样需要大面积。这两种取样方法作为不同的运用是有不同的优点, 但十分之一公顷取样是更广泛地采用, 并对许多目的更有效。

中心点取样能应用于丛生型草地和荒漠灌丛, 但这种应用的好处是不明显的。应用于没有乔灌木的草地, 十分之一公顷样地变为 25 个一平方米的小样方的草本取样。若干个草地和荒漠的梯度分析是基于不同数目和大小的矩形、方形或圆形小样方 (Curtis, 1955; Dix 1959; Perring, 1959; Itow, 1963; Gitting, 1965; Dix 及 Smiens, 1967; Beals, 1969b)。定量取样程序的深入探讨刊载在 Brown (1954), Cain 及 Oliveira (1959), Phillips (1959), Greig-Smith (1954), Gounot (1969), Mueller-Dombois 及 Ellenberg (1974) 等人的著作, 以及《植被科学手册》第四部分。

2.1.4 取样集

无论应用什么类型的取样,梯度分析研究都是基于取样集——若干个取样以相似程序来表现环境和群落组成的变化幅度。自然地会考虑到取样集最好是在一个景观内随机定位来取得。取样定位的正规随机化经由多数人的试验而被放弃了(参看 Moore, 等 1970),因为在野外以勘察技术进行取样点的定位是花费时间的,因为高比例取样的获得可能是异源的或被干扰过的,同时因为随机化表现景观中群落变化幅度可能是无效的。通常应用的程序是:(i)沿着确认的植被和环境梯度,按固定间隔取样(例如,山坡的等高线,山丘的罗盘刻度,荒漠冲积地或水体向外贯穿其相邻植被的距离)。(ii)在一个实质上受到干扰的景观中,取样应从整个或许多足够大、未受干扰、并且是同质的植被地段获得有用的取样。这就需要威斯康星学派程序。(iii)在一个环境变化复杂的地区,例如山地地形,当研究者遇到群落组成和环境的新组合时,取样必须是频繁而无特殊间隔地进行。研究者可沿着整个山地随着每升高 50 米来取样,或者按他所走的罗盘方向所显示的变化,排除异质性的取样(或是演替未经研究,或是受干扰)。这样的取样,可以继续进行到被认为是足以代表被观察和研究的群落和环境的范围为止。如果区域地形的扩展受限制(例如,狭谷)缺乏代表性时,则取样应特殊探索(Whittaker, 1956, 1960; Whittaker 及 Niering, 1965)。

取样集要求的取样数目可能有很大变化。程序(i)约有 5—20 个相对少量的取样,就可用作某些研究。程序(ii)在威斯康星学派,取样集约有 50—100 个取样。至于程序(iii),作者在已知母质的山地,每 300 米或 100 呎海拔带用 50—60 个取样作标准,因此,几百个取样表现了山地植被变化的整个幅度。对于植物社会学研究来说,取样通常是选择以代表研究者早已认识的群落类型。至于梯度分析是较好地避免这种偏见,同时取样选择是基于环境变化而不是主要根据已识别类型的群落组成。(如果取样用作为

群落类型的代表，那么它们不能用来检验这些类型的连续性或不连续性)。所有这三种程序虽不是正规的随机，但所提供的取样选择在这些方面是公正的。

2.2 单一复合梯度样带

2.2.1 简单的与复合的样带

我们所涉及的直接梯度分析，指的是沿着环境梯度而出现的物种分布和植被变化的途径而开展的。当植被取样集是沿着环境梯度而依次排列时，能最好地观察到这些相互关系；这样的取样序列形成一个样带。在某些情况下，对环境梯度最简单的途径——沿着环境梯度间隔地进行单一系列的取样——足以揭示出研究者所渴望知道的。这样的简单或野外样带曾用于海拔梯度 (Mark, 1963; Mark 及 Sanderson, 1962; Scott 等, 1964; Well 及 Mark, 1966; Beals, 1969a)，地形湿度梯度 (Horikawa 及 Okutomi, 1958; Mowbray 及 Oosting, 1968)，以及沼泽或水体周围的植被 (Beschel 及 Webber, 1962) 等的研究。

然而，在多数情况下，这样一个简单的样带提供的数据太过有限或太不规则，以及导致取样误差。通常期望在研究地区的不同地点，根据相似的环境条件把相当数目的取样组合为一个复合样带 (composite transect)。譬如说，取样可以根据 30 米的海拔间隔，或沿地形湿度梯度位置的五个取样集来组合。这样的组合有助于平衡不规则性影响个别取样，并产生一个较明确的更易于解析的沿着梯度的物种分布和群落变化的图象。表 1 就是这样一个复合样带。表内每列是五个十分之一公顷取样中乔木种密度的平均值，这些取样的种类组成相似，并代表着在复合梯度上的相似位置。表 1 中种群沿梯度上升和下降的方式是已研究过大多数简单与复合、直接与间接的样带中种群分布方式的代表 (Whittaker, 1967)。