

群落生态学原理与方法

赵志模 郭依泉 编著

科学技术文献出版社重庆分社

群落生态学原理与方法

Principle and Methods of
Community Ecology

赵志模 郭依泉 编著

by Zhao Zhimo and Guo Yiquan

1406102

科学技术文献出版社重庆分社

Publishing House of Scientific and Technical
Documentation, Chongqing Branch

群落生态学原理与方法

赵志模 郭依泉 编著

科学 技术 文 献 出 版 社 重 庆 分 社 出 版 行

重庆市市中区胜利路132号

全 国 各 地 新 华 书 店 经 销
中 国 科 学 技 术 情 报 研 究 所 重 庆 分 所 印 刷 厂 印 刷

开本：787×1092毫米1/16 印张：18.75字数：46万
1990年12月第1版 1990年12月第1次印刷
科技新书目：225—319 印数：1—3000

ISBN7-5023-1171-8/Q·13 定价：7.00元

内容提要

本书是一本系统的、理论和方法兼顾的群落生态学专著。全书分八章：群落生态学的基本原理，群落食物网随机理论，群落内的生物种间关系，群落丰富度及种-面积、种-多度关系，群落的多样性与稳定性，群落相似性测定，群落聚类分析和群落排序。本书是《生态学引论》（赵志模、周新远编著）一书的姊妹篇，可供大专院校有关专业的本科生及研究生作为教材使用，并可供从事生物、生态、环保、植保等专业的科技工作者参考。

序

群落生态学是现代生态学理论中重要的部分，是较个体生态学、种群生态学更高一级的组织层次(levels of organization)，是联结种群生态学和生态系统之间的桥梁。它是集中研究生态系统中有生命的部分——生物群落的科学，其目的在于了解群落的起源、发展、各种静态和动态特征以及群落内及群落间的相互关系，从而深化对自然界特别是对生态系统的认识，为人类充分而合理地利用自然资源，提高生态系统生产力，推动生物群落向特定方向发展，保持生态系统的相对稳定与平衡提供理论依据。因此，群落生态学在生态科学和人们的社会实践都具有突出的理论价值和实践意义。

遗憾的是，至今国内还没有一本系统的、理论和方法兼顾的群落生态学专著。近年来，在生物、生态、环保、植保等学科领域，涉及群落的研究纷纷立题，本书作者在国家自然科学基金资助课题、国家“七五”攻关课题、四川省科委重点课题的研究中，在群落生态学方面作了大量研究工作，特别在昆虫群落的结构和演替、时间和空间格局、生态位、竞争群、多样性指标等方面有不少创见，探索出不少新的研究方法，先后发表了10余篇有关群落研究的学术论文，在国内外都引起了较大反响。近年来，由于科研、教学工作的需要以及不少科学工作者纷纷来函索要资料，促使本书作者在参阅国内外大量文献资料的基础上，结合本身的一系列科研成果，编写了这本《群落生态学原理与方法》。利用该书的初稿，曾为农业部委托西南农业大学举办的助教进修班和该校研究生连续开了三年“群落生态学基本原理”课程。此次出版在内容上作了许多增添和补充，在形式和编排上也作了修改。

本书内容分八章，系统阐述了群落生态学的基本原理，群落食物网随机理论，群落中的种间关系，群落丰富度及种面积、种多度关系，群落的多样性及稳定性，群落排序及分类等。其中介绍的群落食物网随机理论，属于80年代后期才出现的全新的内容，国内至今还没有一本教科书和文章作过介绍。本书特点是系统地阐述了群落生态学的原理和方法，反映了群落生态学发展的过去、现在和未来，同时本书的实用性较强，有关群落调查数据的处理、计算及分析多以实例作了较详细的介绍。

本书是作者之一与周新远副教授1984年合作编写出版的《生态学引论——害虫综合治理的理论及应用》一书的姊妹篇。前一本书着重论述种群生态学原理，而这本书着重论述群落生态学理论，二者在内容上显著不同，但又连为一体，相得益彰，使读者对生态学中两个有联系的重要部分的理论和方法有全面的了解，可供大专院校有关专业的本科生和研究生作为教材使用，也可供从事生物、生态、环保、植保等专业的工作人员参考。

李隆术

1989年10月于重庆

前 言

群落生态学在生态科学和人们的社会实践中具有突出的理论意义和应用价值。近年来，我们在承担国家“七五”攻关课题、国家自然科学基金资助课题和四川省科委重点课题中都涉及到对群落的研究。正是由于科研和教学工作的需要，也由于我们的博士指导教师李隆术教授的支持和鼓舞，促使我们在收集浏览国内外有关重要文献、专著和教科书的基础上，结合自身的教学和科研实践，编写了这本引论性质的浅作。利用该书的初稿，我们曾为农业部委托我校举办的昆虫生态助教进修班和本校研究生连续开设了三年“群落生态学基本原理及方法”课程。现在出版的这本书，在内容上有许多增添和修改，在编排形式上也作了变动。

本书的第七、八两章涉及许多繁杂的计算，原想在书中附录这些方法的计算机程序，终因篇幅有限而删去了。

本书是作者之一与周新远副教授1984年合作编写的《生态学引论》一书的姊妹篇。前一本着重论述种群生态学理论及其在害虫综合防治中的应用，而这本书则着重群落生态学的基本原理与方法。两者在内容上有显著的不同，但又连为一体，相得益彰。

群落生态学的发展甚至比种群生态学更早，有关的文献资料十分丰富，限于作者的水平，遗漏、错误及不妥之处在所难免。敬望专家和读者不吝指正。

在编写本书的过程中，李隆术教授、朱文炳教授给予了难忘的教诲和指导；研究室和课题组的同仁、助教进修班的学员和国内一些同行给予了热情的鼓励和支持；张健同志绘制了全部插图；两位作者的夫人冷芳权女士、张学琼女士作了许多默默无私贡献；在出版过程中，四川省科委、四川省植保站、重庆市植保站给予了极大关怀和支持。所有这些，作者都是不会忘怀的。

赵志模、郭依泉

1989年10月于重庆

目 录

| | |
|--------------------------|------|
| 第一章 群落生态学的基本原理 | (1) |
| 第一节 引言 | (1) |
| 一、生物群落的基本概念 | (1) |
| 二、群落的组成及优势种 | (2) |
| 三、群落的界限、分类和命名 | (3) |
| 四、群落生态学的研究内容及其在现代生态学中的地位 | (4) |
| 第二节 生物群落的一般特征 | (6) |
| 一、群落是植物与动物的复杂聚合 | (6) |
| 二、群落与其环境的不可分割性 | (7) |
| 三、群落内不同有机体类群的叠置 | (7) |
| 四、群落中有机体之间的能量和物质联系 | (8) |
| 五、群落中各种有机体的群落学重要性不同 | (8) |
| 六、群落的空间界限及群落交错区 | (9) |
| 七、群落的时间界限及群落演替 | (9) |
| 第三节 群落的营养结构 | (10) |
| 一、食物链及食物网 | (10) |
| 二、营养级别或营养水平 | (11) |
| 三、生态金字塔或生态锥体 | (13) |
| 四、研究营养关系的主要方法 | (15) |
| 第四节 生物群落的功能 | (17) |
| 一、群落营养结构和群落功能的关系 | (17) |
| 二、群落的生产、呼吸和分解过程 | (18) |
| 三、生态系统中的能量流动 | (19) |
| 四、生态系统中的物质循环 | (27) |
| 第五节 群落的空间格局和时间格局 | (31) |
| 一、群落的垂直分层格局 | (32) |
| 二、群落的水平分布格局 | (33) |
| 三、研究昆虫群落空间分布格局的一个实例 | (34) |
| 四、群落的时间格局 | (35) |
| 五、群落的生境梯度及物种分布 | (37) |
| 第六节 群落的演替 | (40) |
| 一、群落演替的基本概念 | (40) |
| 二、群落演替的分类 | (41) |
| 三、群落演替的一般过程 | (42) |

| | |
|------------------|------|
| 四、群落演替的一般特征..... | (44) |
| 五、顶极群落..... | (46) |

第二章 群落食物网随机理论..... (49)

| | |
|---------------------------|------|
| 第一节 引言..... | (49) |
| 一、食物网与营养物种..... | (49) |
| 二、食物网中的链节..... | (50) |
| 三、食物网映射矩阵..... | (51) |
| 第二节 群落食物网的统计规律..... | (51) |
| 一、物种度量律..... | (52) |
| 二、链节度量律..... | (54) |
| 三、链节-物种度量律..... | (54) |
| 四、食物网的非环性..... | (55) |
| 第三节 群落食物网随机理论数学模型及评价..... | (56) |
| 一、无序模型..... | (56) |
| 二、有限k-非环模型..... | (57) |
| 三、非环模型..... | (58) |
| 四、级联模型..... | (59) |
| 五、级联模型的灵敏度分析及验证..... | (62) |
| 第四节 食物链长度理论..... | (64) |
| 一、有限食物链长度的频次分布..... | (64) |
| 二、食物链平均长度与物种数的关系..... | (66) |
| 三、食物链长度的制约因素及其与环境的关系..... | (67) |

第三章 群落内的生物种间关系..... (73)

| | |
|------------------------------------|-------|
| 第一节 引言..... | (73) |
| 一、种间关系的基本形式..... | (73) |
| 二、不同种间关系对种群增长作用的一般数学表达方法..... | (75) |
| 三、种间关系中的食物因子..... | (76) |
| 第二节 种间竞争..... | (78) |
| 一、竞争排斥原理..... | (78) |
| 二、竞争的结局及其影响因素..... | (79) |
| 三、生态位理论..... | (81) |
| 四、种间竞争的数学模型及其竞争结果的理论分析..... | (89) |
| 第三节 捕食者与猎物的相互关系..... | (94) |
| 一、捕食作用的类型及意义..... | (94) |
| 二、Lotka-Volterra经典的捕食者-猎物微分方程..... | (95) |
| 三、捕食者-猎物关系微分方程的其他形式..... | (100) |
| 四、对Lotka-Volterra方程的实验论证..... | (101) |
| 五、捕食者对猎物密度的功能反应、数值反应和联合作用..... | (103) |

| | |
|------------------------------------|--------------|
| 六、用差分方程表示的寄生物-寄主关系模型..... | (107) |
| 第四节 群落内的物种共生..... | (119) |
| 第四章 群落丰富度及种-面积、种-多度关系..... | (123) |
| 第一节 群落丰富度及其影响因素..... | (123) |
| 一、影响群落丰富度的历史因素..... | (124) |
| 二、物种库的大小及距离对群落丰富度的影响..... | (124) |
| 三、生境中资源状况对群落丰富度的影响..... | (127) |
| 第二节 群落的物种-面积关系 | (129) |
| 一、种-面积关系的概念及一般形式 | (129) |
| 二、Arrhenius的模式 | (129) |
| 三、Romell和Gleason的模式 | (131) |
| 四、Kylin 的模式 | (131) |
| 五、Fisher等的模式 | (132) |
| 六、种-面积关系4个模式的性质 | (133) |
| 七、物种-面积关系在群落抽样上的应用 | (133) |
| 第三节 群落中的种-多度关系 | (134) |
| 一、种-多度关系的概念及其标记方法 | (134) |
| 二、随机生态位假说——分割线段模型 | (136) |
| 三、生态位优先占领假说——等比级数和对数级数法则 | (137) |
| 四、对数正态分布假说——对数正态分布和截尾负二项分布模式 | (143) |
| 五、三种假说及其模型的适应范围、相互关系 | (145) |
| 第五章 群落的多样性与稳定性..... | (147) |
| 第一节 群落多样性的基本概念和主要类型..... | (147) |
| 第二节 α 多样性的测度方法 | (148) |
| 一、Simpson多样性指数 | (148) |
| 二、种间相遇机率(PIE) | (149) |
| 三、Shannon信息多样性指数 | (150) |
| 四、McIntosh多样性指标 | (152) |
| 五、群落的丰富度与均匀度 | (153) |
| 第三节 广义信息多样性指数及其应用 | (154) |
| 一、广义信息多样性指数的概念及公式 | (154) |
| 二、广义信息多样性指数的灵敏度分析 | (156) |
| 三、广义信息多样性指数的应用 | (157) |
| 第四节 β 多样性的测度方法 | (158) |
| 一、二元属性数据的 β 多样性测度 | (158) |
| 二、数量数据的 β 多样性测度 | (162) |
| 第五节 群落多样性梯度等级及其决定因素 | (163) |
| 一、多样性梯度等级的实例 | (163) |
| 二、决定多样性等级的因素 | (164) |

| | |
|------------------------------|-------|
| 第六节 群落的稳定性 | (165) |
| 一、群落稳定性的基本概念 | (165) |
| 二、群落稳定性的机制 | (167) |
| 三、群落稳定性与多样性的关系 | (168) |
| 第七节 农业生态系统多样化与害虫防治 | (170) |
| 一、农业生态系统多样化的概念及其对植食性昆虫丰富度的影响 | (170) |
| 二、植食性昆虫对系统多样化反应的机制 | (170) |
| 三、几点结论 | (172) |

| | |
|--------------------|-------|
| 第六章 群落相似性测定 | (173) |
| 第一节 引言 | (173) |
| 第二节 数据的基本类型及处理 | (174) |
| 一、数据的基本类型 | (174) |
| 二、数据类型的转化 | (175) |
| 三、数据矩阵和相似矩阵 | (177) |
| 第三节 相似性系数 | (178) |
| 一、匹配系数 | (179) |
| 二、内积系数及原始数据的标准化 | (183) |
| 三、概率系数 | (185) |
| 第四节 相异性系数 | (187) |
| 一、欧氏距离 | (188) |
| 二、广义距离 | (189) |
| 三、绝对值距离 | (191) |
| 四、由相似性系数转化成的相异性指标 | (192) |

| | |
|-------------------|-------|
| 第七章 群落聚类分析 | (194) |
| 第一节 引言 | (194) |
| 第二节 系统聚类法 | (196) |
| 一、最近邻体法 | (196) |
| 二、最远邻体法 | (199) |
| 三、平均聚类法 | (200) |
| 四、系统聚类法的统一模型 | (203) |
| 第三节 模糊聚类分析 | (205) |
| 一、模糊集的概念及模糊等价关系 | (206) |
| 二、模糊聚类分析的步骤与方法 | (207) |
| 三、一个计算实例 | (208) |
| 四、群落模糊聚类分析实例 | (209) |
| 第四节 信息聚类法 | (210) |
| 一、信息聚类的基本原理 | (210) |
| 二、二元数据的信息聚类 | (210) |

358663

| | |
|--------------------|-------|
| 一、静态聚类 | (214) |
| 二、动态聚类 | (216) |
| 三、关联分析 | (217) |
| 四、图论聚类 | (217) |
| 五、概率聚类 | (219) |
| 二、最优分割的方法及计算公式 | (221) |
| 三、最优分割的具体计算步骤 | (223) |
| 第六节 其他聚类方法 | (223) |
| 一、动态聚类 | (223) |
| 二、关联分析 | (224) |
| 三、图论聚类 | (225) |
| 四、概率聚类 | (226) |
| 第七节 分类结果的图形表示及结果分析 | (228) |
| 一、分类结果的图形表示 | (228) |
| 二、分类结果的比较 | (229) |
| 三、两种分类结果比较的一个实例 | (231) |
| 第八章 群落排序 | (233) |
| 第一节 引言 | (233) |
| 第二节 极点排序 | (234) |
| 一、极点排序的原理、步骤及方法 | (234) |
| 二、极点排序在生态学中的应用 | (237) |
| 第三节 主分量分析 | (237) |
| 一、主分量分析的基本原理 | (237) |
| 二、主分量分析的步骤及方法 | (240) |
| 三、主分量分析的不同方式 | (245) |
| 四、主分量分析的应用实例 | (246) |
| 第四节 主坐标分析 | (248) |
| 一、主坐标分析的步骤与方法 | (249) |
| 二、主坐标分析的应用实例 | (253) |
| 第五节 对应分析及相互平均法 | (254) |
| 一、对应分析 | (254) |
| 二、相互平均技术 | (258) |
| 三、对应分析与相互平均法的关系 | (261) |
| 四、应用实例 | (263) |
| 第六节 判别分析 | (263) |
| 一、判别分析的步骤与方法 | (264) |
| 二、应用实例 | (268) |
| 第七节 典范分析 | (269) |
| 一、典范分析的基本原理 | (270) |
| 二、典范分析的步骤与方法 | (271) |

| | |
|-----------------|-------|
| 三、典范分析在生态学中的应用 | (276) |
| 第八节 群落数据分析方案 | (276) |
| 一、模式分析中应注意的几个问题 | (277) |
| 二、排序与聚类的统一图示 | (278) |
| 三、群落数据分析方案的几个实例 | (279) |
| 参考文献 | (281) |

第一章 群落生态学的基本原理

第一节 引言

一、生物群落的基本概念

生物群落 (biotic community) 是指一定地段或生境里各种生物种群构成的结构单元。在自然景观中，无论是原始的还是经过人们改造过的生境内，有多种多样的植物、动物和微生物生活在一起，虽然它们在分类地位上，亦即在系统发育或亲缘关系上或许相差甚远，但是它们作为生境中各种生物种群松散结合的结构单元，在其内部却存在着极为复杂的相互联系，并由于功能整合原理，即随结构的复杂化而赋予新的性质，使得这个结构单元具有与组成它们种群所不同的静态和动态的特征。

生物群落的这个概念，最初由德国生物学家K. Möbius于1880年开始使用。他在研究海底的牡物种群时，注意到这种动物只能在一定温度、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类密切相关，构成了一个相互联系、相互制约的有机的统一体，他把这个统一体称为biocoenosis。这个术语与biotic community基本上是同义的。一般德、俄学者习惯于使用前者，而英、美学者则更习惯于使用后者。

群落与种群是两个显然不同的概念。种群是种的存在形式，是遗传因子交换及以同一生活方式为基础而成立的一个实体；而群落则是多种生物种群的集合体，是一个境界松散结合的概念。正因为如此，生物群落生态学的先驱者V. E. Shelford(1929)给群落下了定义，称之为“分类系统上的缀合单元，并且有相对统一的外观”。但是，群落内共同生活在一起的式样繁多的生物有机体，并不是偶然散布在地球上的一些孤立的东西，群落内生物之间的物质循环和能量流动使它呈现出一定的组成和结构的外观，正因为如此，著名生态学家E. P. Oudem(1983)在Shelford所下群落定义的基础上又附加了一点，即群落还“具有绝对明显的营养组织和代谢类型”。此外，在时间过程中，生物群落虽然有如变形虫一样，不断改变着它们的外观，但是这种变化却具有一定的顺序状态，亦即具有发展和演替的动态特征。显然，群落特征决不是其组成物种种群特征的简单总和，一方面结构的变化使得一些性质变得更加复杂而不稳定，另一方面，其他的一些性质又由于稳态的机理，如控制与平衡、作用与反作用的机制，使得群落在绝对的变动过程中保持了相对的稳定性。当然，由于群落终究是一个松散的结合单元，因而各物种在空间和时间上是可以置换的，这就是功能大致相同的群落可能由不同的物种组成的原因。

群落概念在生态学上应用的重要性是因为“由于群落的发展而导致生物的发展”，因此，对某种特定生物进行控制的最好方法，不论我们是想促进或抑制，就是改变群落，而不是“攻

击”生物本身。例如，在控制蚊子上，更为有效和便宜的方法是改变整个水生群落，包括变动水平面、养殖鱼类等，这要比企图直接毒杀蚊子好得多；由于杂草最容易生长在土壤不断遭受翻动的条件下，因此，控制路旁杂草最有效的办法是停止在路旁犁翻土壤，以及促进一个稳定的、人们所期求的植被发育，使杂草无法与之竞争；我国几千年来蝗患得以基本控制，一条基本经验就是对黄、淮、海河及内涝湖泊开展围湖造田，消灭杂草，兴修水利，开垦荒地，种植作物，进行彻底治理，从而改变了自然面貌，引起了生物群落的剧烈变化，消除了飞蝗的产卵基地和生活场所。

二、群落的组成及优势种

群落的组成是指群落由哪些生物所构成，亦即组成群落的有机体的种类。群落组成是影响群落特征的一个明显的因素。在一个群落中，物种是多种多样的，生物的个体数量也是极丰富的。Williams (1941) 曾估计一英亩的森林群落面积中，除原生动物和其他微生物外，就有400多个物种，4000多万个生物个体。由于生物群落是一个泛指的名词，它可以用来指明各种不同大小及不同自然特征的有机体的集合：从一块土壤，一片草地，一块农田，一个果园甚至一根树干到广大的森林、海域，所以一个群落中包括的物种有很大的变化。

在群落的组成上，还有所谓主要群落 (*major community*) 和次要群落 (*minor community*)，自养 (*autotrophic*) 群落和异养 (*heterotrophic*) 群落之分。主要群落是指那些具有充分大小范围，其结构有一定的完善性，能相对独立区别于邻近地区的群落，因为这种群落只要有阳光供给能量就能茂盛存在，所以也称为自养群落；次要群落是指那些多少要依赖于邻近集团的、不能独立存在的生物群体，因为这种群落，其生物有机体依赖于邻近生物已经固定的能量和物质，所以也称为异养群落。

对于群落组成的研究，一开始就涉及所有的生物成分，这不仅是困难的，甚至几乎是不可能的。为了特定的目的，并考虑到人们认识能力的局限性，应当建立相应的群落隔离界限。一般说来，最好的途径是以生态学家作为一个实体的类型——这往往是生物分类学家所熟悉的纲、目、科或生态学家自己所熟悉的若干具有共同生态特点的类群作为研究的对象。这样，根据人们研究的不同类型，就有植物群落、动物群落及微生物群落之分；在动物群落中更有森林鸟类群落、农田昆虫群落等等。

在规定了一个研究的群落以后，就群落的组成而言，有两个方面的工作是必须进行的：一是确定收集的空间（区域、栖境等）和时间；二是对收集到的生物个体进行分类鉴定。所谓昆虫区系调查、害虫普查、天敌资源调查等，实质上都是指了解特定群落中昆虫、害虫及天敌的组成成分，这是研究生物群落的基础。如果在了解群落组成成分的同时，注意观察各生物成分之间的营养关系，并采用适当的抽样方法，了解各成分的分布状况，那么这样的调查将可以获得更多的有关群落特征的信息，为群落生态学研究提供深入的条件。

群落组成中的每一个成分，在决定整个群落的性质和功能上并不具有完全相同的地位和作用。一般说来，群落中常常只有一个或几个生物种群的数量和大小以及在食物链中的地位，深刻地影响甚至决定着群落的性质，这样的生物种称为群落中的优势种 (*dominant*)。优势种通常在群落中不仅占有较广泛的生境范围，利用较多的资源，具有较高的生产力，而且还具有较大容量的能量，即生物量大，个体数量多等方面的特点。如果把群落中的优势种

去除，必然导致群落发生重要变化，而把非优势种去除，群落只会发生较小的变化。

在陆地群落中，植物常常是优势种类，这不仅因为它们接收阳光，转换能量，是食物生产者，而且还由于它们为群落中的其他生物有机体提供食物、给以掩蔽，同时又以多种不同形式改变着群落的物理环境。当然有时动物也对群落起控制作用，例如草原上啮齿类动物能以各种形式改变草原群落；过度放牧也会损害群落的结构和外貌。因此仅仅从“控制群落”的角度来确定其优势种，有时就会出现偏误。Clements和Shelford (1939) 对群落中生态学上的优势种曾经作过如下归纳：

1. 优势种接受全部气候压力，即它们不需要其他有机体的保护和影响；
2. 它们应该是一个调节气候及生态环境的种类，从其密度或重量方面来说是最大量的；
3. 对气候起直接反作用，改变陆地上的水分及光线或海中的气体或盐分。

群落中优势种的多少，主要受物理因素的制约和种间竞争的影响。一般说，能划定为优势种的种类，在北方的群落中总是比南方的要少。例如北方的森林，可能只有一、二种树，即可组成森林的90%以上，而在热带森林，则可能有不少种类在同样标准下成为优势种。可以说这样，在自然条件极端或严酷的地区，优势种的种类就少，亦即群落的支配因素是由少数物种所分担的，因此在生态学上，群落中的优势种以及种间竞争等关系，在沙漠、苔原或其他极端环境中就十分简单明瞭，以其作为典型的研究也比较容易。

除优势种外，群落中的其他物种称为从属种 (Subordinat)。R.Daubermir (1968) 把植物群落中的从属种区分为两个类群。一个类群是依赖性从属种 (dependent subordinates)，它紧密地依赖于优势种所提供的条件，如果优势种被排除，则迟早导致它在生境中绝灭，如附生性植物、寄生生物、专性菌根真菌和专性阴地植物等，显然，这些有机体只有在优势种定居于一个地区后才能进入生境。从属种的另一个类群是指那些不论优势种存在与否，都能在该群落生境中存在的物种。这些物种多是一些耐阴性的，但却不需要那些由优势种加诸于生境的特殊条件。因此，可以这样说，耐阴性从属种连同优势种一道，相对地依赖于环境固有的自然特性；与此相反，依赖性从属种的繁茂生长则依优势种所产生的外界条件为转移。

对于动物群落优势种的确定，虽然也可以遵循以上原则，但一般说来，动物特别是高等动物，活动性较大，一、两种动物常常不可能长期形成优势。至于在昆虫（包括天敌昆虫）群落中，人们常常使用优势种群这个术语，专指那些对农林作物造成危害，对产量、品质影响最大的害虫，就群落生态学的观点看，这未必是妥当的。的确，有的害虫种群因其数量多、取食量大，分布生境广造成了产量严重损失，但有的害虫种群主要影响产品品质，而并不具备群落优势种的特征，因此，为了避免名词术语上的混乱，就某种特定环境的害虫群落来讲，也许使用“主要害虫”或“关键害虫”这样的术语更为恰当。此外，对于害虫天敌群落，有的把生境中数量较多，或其寄生率较高，捕食量较大的天敌称为优势种，而有的学者提出划分优势天敌应该依据其能否把害虫控制在允许危害水平之下来决定。总之，对优势种这一术语的具体应用上，由于人们的立场点不拘，存在着一些争论。

三、群落的界限、分类和命名

群落之间的界限，或者说群落的分布区有多种不同的情况。常有一些群落能够表现出明显的差别，可以彼此划分开；而另一些群落常彼此混合在一起，以至不存在明显的界限，或

者形成所谓“群落交错区”(ecotone)。对于如何确定沿环境梯度变化的群落组成上，曾经有过两个对立的学派。两派争论的焦点在于明确的群落类型是否是生物学的真实体。“有机体”学派认为，沿环境梯度或连续环境的群落组成，是一种不连续的、离散的变化，因而明确的群落类型是间断而鲜明分开的，是生物学的真实情况；“个体”学派则认为，在连续环境条件下的群落组成是逐渐变化的，因而不同群落类型只能是任意认定的。

正是由于在群落是真实的抑或是抽象的，是人为的抑或是自然的单位这样的问题上，长期以来存在着激烈的争论，因此在群落的分类和命名上，至今还没有形成一个象动物、植物、微生物有机体分类、命名上那样精确的统一规则。当然，许多学者都曾建立和发展了不同的分类系统，以适应不同群落的景观类型和他们各自的研究兴趣，为群落分类作出了贡献。

R.H.Whittaker (1978) 曾总结各学派的分类，提出了群落分类的12条途径，即：(1) 外貌及结构的(群系、群系型)；(2) 环境的(生境类型)；(3) 多因子或景观(景观类型、微景观类型，或生物地理群落类型)；(4) 生物分布区(植被带)；(5) 群落梯度分段(生物区、生物系列)；(6) 优势种(优势度类型)；(7) 植被动态(植被型、演替群丛和植被发育类型)；(8) 层或生活型的划分(层、群)；(9) 层的归并(基群丛)；(10) 森林生境型(林型、生境型)；(11) 数码的比较(节点)；(12) 植物区系单位(群丛及其他各级分类单位)。显然，由于不同学派各自强调以不同的特征作为分类的基础，所以群落分类的途径可能有不同的选择，这也意味着同一群落可能有不同的分类及名称。

关于群落的命名，因其在分类方法或途径上的混乱，自然也还没有一个统一的规则。但是群落的名称，似乎应使人们一见其名即可一目了然，并容易与其他不同的群落类型区别为好。这样，群落的命名，目前多根据三方面的特征，即：

1. 根据群落中的主要优势种定名，例如红杉林群落、云杉林群落、鼠尾草群落、毛榉-枫树群落等。这种命名方法，对于一些种类较少，并在任何时期都表现为明显优势种的群落是较为适用而简单明瞭的；

2. 根据优势种群的生活型定名，如热带雨林群落、草甸沼泽群落等。这种方法，对于优势种群的种类较多，而群落的生活型有突出特点的群落较为适合；

3. 根据群落占有的自然生境定名，如山泉激流群落，砂质海滩群落等。这种方法对水生群落较为适用。

至于人们日常提到的昆虫群落、蜘蛛群落等等，并不属于群落分类命名的范畴，它是完全根据人们所研究的对象属于何种类群而使用的术语。但是，如果我们指出特定的生态系统，那么这样的术语就被赋予了明确的含义，例如稻田昆虫群落，桔园蜘蛛群落等。

四、群落生态学的研究内容及其在现代生态学中的地位

群落生态学是集中研究生态系统中有生命的部分——生物群落的科学。群落生态学研究的内容主要包括：

1. 群落的组成及结构；
2. 群落的性质与功能；
3. 群落内的种间关系；

4. 群落的发展及演替；
5. 群落的丰富度、多样性与稳定性；
6. 群落的分类和排序。

研究群落生态学的目的在于了解群落的起源、发展，各种静态的和动态的特征以及群落间的相互关系，从而深化对自然界，特别是对生态系统的认识，为人类充分而合理地利用自然资源，提高生态系统生产力，推动生物群落向特定的方向发展，或保持生态系统的稳定与平衡提供理论依据。因此群落生态学在生态科学和生产实践中具有突出的理论意义和实用价值。

群落生态学是现代生态学划分中，较之个体生态学、种群生态学更高一级的组织层次，是连接种群生态学和生态系统之间的桥梁，而不是独立于化学生态学、数学生态学等的一个学科分支。

生物层次按其等级由小到大排列，可区分为基因、细胞、器官、有机体、种群和群落（图1-1）。每个层次和自然环境的相互关系（能量和物质）产生了具有不同特征的功能系统。系统包括的有生命成分可以容纳在以上等级的任何一个层次中，或者在某两个层次的中间位置上，前者如基因系统、器官系统、种群系统等；后者如寄主-寄生物系统则可看成是居于种群和群落之间的中间层次。

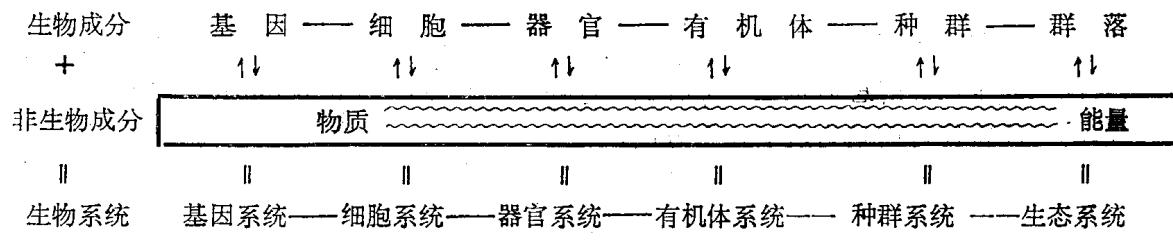


图1-1 现代生态学组织层次的谱

值得注意的是，如图1-1表示的这些层次，从相互依存、相互作用和生存的观点来看，沿着这个谱的任何地方都不可能有明显的断裂。例如单个的生物有机体不可能没有它的种群而长期生存，就如同器官不能够没有它的有机体而作为一个自持单元（self perpetuating unit）长期生存一样。同样，生物群落不能够离开生态系统中的物质循环和能源而存在。但是当层次由低级向高级发展时，一方面有些性质变得更加复杂而不稳定，另一方面，也是经常易被人们忽视的方面，当由小单元向大单元进展时，其他的一些性质却变得不那么复杂而不易于变化了。这是由于稳态（homeostatic）的机理，即控制与平衡、作用力与反作用力，始终影响着这个谱，并且当较小的单元在较大的单元内发挥功能作用时，就产生一定的整合作用（integration）。例如，一个森林群落的光合作用速率要比群落内个别树木或叶片的光合作用速率变化小，因为在群落中，当一部分植物的光合作用缓慢下降时，另一部分能以补偿作用而加快光合作用的速度。此外，每一个层次都形成自己的特征，虽然在任何一个层次上的发现都有助于对另一个层次的研究，但是却不能完全解释在那个层次发生的现象。这一点是甚为重要的，因为有人主张，在较小的单位未充分了解前，不要徒劳无益地试图研究复杂的群落，如果这种观点发展成为逻辑推断，那么所有的生物学家、生态学家都将集中注意一个层次，例如细胞层次，直到这个层次的一切问题都解决了，然后再研究组织和器官的问题。过去，这个哲学观点曾广为流传，直到生物学家们发现每个层次都有自己的特点，而下一个较低层次的知识只能部分地说明上一层次的特点时才基本抛弃了那种观点。在这里正如我们