



在接近潮湿的热带地区，森林植被变成含有常绿乔木、灌木、草本植物、藤本植物和附生植物等，相互补充的生活型的丰富聚合。这里是由数以百计的动、植物种组成的、极端复杂的、永恒变化的布局，这些动、植物经历了数百万年的发展，直至利用阳光和其它环境资源方面达到高效率的状态时为止。

# 目 录

序言 .....	1
<b>第一章 植物群落的性质</b> .....	1
<b>第一节 引言</b> .....	1
一、作为自然景观成分的植物群落 .....	1
二、植物群落的主要成因 .....	1
<b>第二节 群落生态学的基本原理</b> .....	3
一、群落是植物与动物的复杂聚合 .....	3
二、群落与其环境是不可分割的 .....	5
三、在同地生态上不同有机体类群的叠置 .....	8
四、一个群落中所有的有机体在生态上是相互联系的 .....	13
五、群落中各种有机体不具有同等的群落学重要性 .....	16
六、群落的空间界限 .....	19
七、群落的时间界限 .....	28
<b>第三节 植物群丛的概念</b> .....	29
一、植被变异的类别 .....	30
二、植物群丛 .....	31
三、植物群丛的命名法 .....	35
四、植物群丛概念的意义 .....	38
<b>第二章 植物群落的分析与描述</b> .....	42
<b>第一节 描述的概念</b> .....	42
一、引言 .....	42
二、分类学的重要性 .....	42
三、分析的概念 .....	43
四、概述资料分析的方法 .....	85

五、综合的概念 .....	88
<b>第二节 取样的方法</b> .....	92
一、取样的目的与观察 .....	92
二、多种样地法 .....	95
三、无样地取样 .....	100
四、样地的形状 .....	102
五、样地的大小 .....	103
六、适量的取样 .....	104
<b>第三节 统计描述在生态学中的地位</b> .....	108
一、消失现象的数量记录 .....	108
二、研究植物演替的效用 .....	110
三、为个体生态学提供知识 .....	110
四、植物群丛的确定 .....	111
<b>第三章 植物演替</b> .....	113
<b>第一节 演替概念的发展</b> .....	114
<b>第二节 研究演替的方法</b> .....	115
一、永久样地的重复观测 .....	115
二、现存植被与昔日记录的比较 .....	117
三、个体植物群丛中龄级分配的研究 .....	117
四、基于对残遗物种的性质与存在的推论 .....	124
五、基于对不同年龄裸地研究的推论 .....	126
六、化石的序列 .....	129
<b>第三节 术语</b> .....	132
<b>第四节 演替模式</b> .....	134
一、原生演替 .....	135
二、次生演替 .....	192
<b>第五节 植物演替的分析</b> .....	218
一、裸地的形成 .....	218
二、侵占(集群现象) .....	220
三、环境的变化 .....	225

四、竞争 .....	244
五、稳定性：群落水平上的相对平衡 .....	262
六、植物演替与植被制图 .....	298
<b>第四章 植被与生态系统的分类 .....</b>	<b>302</b>
<b>第一节 问题的提出 .....</b>	<b>303</b>
<b>第二节 若干论点 .....</b>	<b>303</b>
一、群落外貌 .....	304
二、成层结构的复杂性 .....	306
三、植物区系 .....	307
四、优势度 .....	309
五、环境 .....	310
六、演替 .....	311
七、排序 .....	312
八、生态系统 .....	314
<b>第三节 景观的等级系统 .....</b>	<b>315</b>
一、生境类型 .....	315
二、植被地带 .....	317
三、植被省 .....	318
四、植被区域 .....	319
<b>第五章 作为研究对象的植被 .....</b>	<b>321</b>
<b>第一节 操作程序 .....</b>	<b>321</b>
一、勘察与分类 .....	321
二、相关群落生态学 .....	322
三、实验群落生态学 .....	323
<b>第二节 群落生态学科学情报的组织 .....</b>	<b>325</b>
一、植物种类组成 .....	325
二、结构特征 .....	326
三、功能特征 .....	326
四、环境关系 .....	327
五、演替状况 .....	327

六、地理学 .....	327
七、分类 .....	327
参考文献.....	328

# 第一章 植物群落的性质

## 第一节 引言

### 一、作为自然景观成分的植物群落

当我们对自然景观作一番粗放的考察,就足以看出,植物种通过各种方式集合成群,形成或多或少明确的群落(图1)。每一个这样的群落都以一定的种为其特征,而这些种在其它群落中不明显或不存在,但当遇到相同环境的任何地区时,不论是连续的还是间断的,基本上相同的植物集合体便重复出现。换言之,正如下文所述,每个种的个体并非杂乱无章地散生着,而是以一定的图式分布于景观,甚至在单一的群落中也是如此。

### 二、植物群落的主要成因

群落基本上是两种现象之间相互作用的产物:(1)植物区系中各个分类单位(taxa)的环境耐力[生态幅(ecological amplitude)]的不同,和(2)环境的异质性(heterogeneity)。传播体一般一律地散播出去(在一定意义上,这个词描绘着动物与风的移动,它们是散布的主要动力),落到极其多样化的生境上。但是,以后的萌发和定居则远不是到处一样的。需要一个沼泽生境(habitat)\*的植物,将只生活于沼泽中,反之,具有不同生态幅的分类单位,则生长于其它类型的生境中。因此,植物群落基本是严

---

\* 生境[=生态环境(ecotope)=群落生境(biotope)]一词通常被用来表示生活空间或环境的一个相当特殊类型,也即相互作用的物理与生物因子的组合(constellation),这些因子的组合至少为一个有机体的生活或一群有机体出现在一起提供最低条件。这个术语的范围至少有伸缩性的。人们可能以同样的名义把一个特殊棕色曲尾蕨(*Dicranum fuscescens*)无性系的生境描绘成:(1)铁杉的树皮;(2)为森林所覆盖的峡谷;或(3)奥林匹克山的亚高山带。

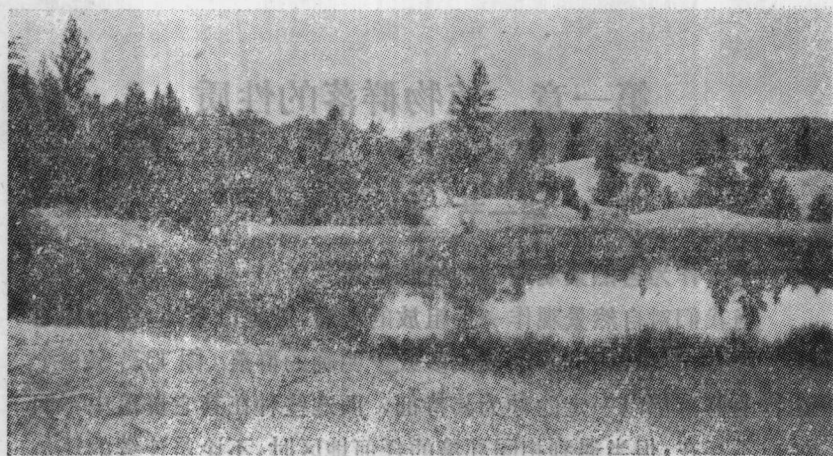


图 1 一条由藨草属(*Scirpus*)植物所组成的狭带与池塘的边缘紧相连接,而以冠毛针茅(*Stipa comata*)为优势种的群落则不受池塘影响。其它地点,以类颤杨(*Populus tremuloides*)和孟氏黄杉(*Pseudotsuga menziesii*)为优势种的那些群落,给景观增添了多样性的基调。象图中这样的植被镶嵌体,给读者提出了一个要求,那就是在竞争的压力下,生态因子复合体如何与生态耐力产生密切的关系,从而保持着图中的植被模式。加拿大英属哥伦比亚省中部。

格生境选择的结果,此种选择对所有的种,除却那些能达到此种生境的巨大数量植物种中的少数种的传播体外,都不给予生存的机会。但是不能假定,由于这些种共同居住在一个生境中,它们就具有一个相同的生态幅。因为它们生态幅的范围在此一生境中部分地重叠(立即可以看出,竞争、传播效能和其它因子,可能阻碍一种植物生长于许多地点,虽然那里的气候与土壤是适宜的。但是,在这方面,只是强调物理因子的可能性)。

一系列大不相同的生境,是与一系列附加的筛子相类似的,这些筛子从根本不同的物质中拣出一定大小的微粒。由于这种选择,群落因而是环境的产物,它是由地区植物区系组成的,这些

植物区系具有产生生存于各自生境中的重要形态学与生理学特性的特殊基因组合。这样，便产生了下述的几种推论：(1) 每种群落借助于在景观上相当丰富的、具有相同模式的一群植物种而得以识别。(2) 植被的任何大单位是一种植物群落的镶嵌体，它的分布是受一种相应的生境镶嵌体支配的<sup>[43]</sup>。(3) 一个地区的环境愈是相异，它拥有的植物群落的类别就愈多。(4) 植被可作为生境异同程度的一种重要判断标准。

上述原则在阿留申群岛 (Aleutian Islands) 的植被中表现得分外明显。当原始人类来到这块土壤不甚肥沃的地区时，他们建立起村庄，围绕村落堆积着带回家中作为食料的海生动物的废物。以后，当村落被遗弃时，富含钙与磷的垃圾堆提供了一种新的土壤，而周围土壤上的某些不寻常的植物种迅速地侵占和统治着这块土壤。这样，一个反映新生境外貌的、从乡土区系植物中分化出来的具特色群落，以及那些村落的每个原址，眼前由这种特殊的植被类型清晰地标明出界限，能轻而易举地从航空照片中辨认出来<sup>[21]</sup>。

## 第二节 群落生态学的基本原理

### 一、群落是植物与动物的复杂聚合

自从狄奥佛拉斯塔 (Theophrastus) 时代直至十九世纪中叶，文献中所论述的植物群落，几乎全不涉及同它们交织在一起的动物生活。然而，在上一世纪，由于详细的野外研究的兴起，给群落实质上是生物现象这一事实带来了曙光。K. 摩比乌斯 (Karl Möbius) 被公认为最早强调——在 1880 年的一个刊物中——群落的生物学概念必要性的学者。他发现所研究的牡蛎除了同海绵和牡蛎的寄生生物等以外，还同它们所摄食的藻类紧密地连结在一起。

一个植物群落的种类组成，通常是大量的，较为连续的，以及在一年之中表现有规律性的；但动物的组成不甚明显，如果是明显的



话,则在种的数量上是偏少的,并且倾向于自由地从一个群落类型向另一个群落类型移动。但是,动物与植物有许多重要的相互关系。我们只要想起蚯蚓与掘土的啮齿动物对于根际的影响、昆虫啃食植物或它们的残体对土壤腐植质的贡献、动物的传粉、大型哺乳动物的啃食和践踏等等的影响,就足以认识动物与植物生活史之间的相互关系了<sup>[283]</sup>。

生物群落概念之所以必要,不仅因为植物和动物种群到处都交织在一起,而且也因为它们景观上的分布具有一定的吻合性<sup>[242, 243, 365]</sup>。当涉及那些相对地不能移动的动物时,尤其是如此。植物的分布主要被环境的物理因子所制约。然而,动物的分布往往更多地取决于植被类型所提供的食物与栖息场所的类型,而较少地受物理因子所决定。因此,它们的分布趋向于与植物群落的模式相一致。但是,较大动物的活动性使此种关系复杂化,这是因为一种动物往往在一天或一年的不同期间里,利用不同的植物群落之故。譬如,麋[一种美洲鹿(wapiti)]于夏季在高山上采食,而初冬则下至河谷平原;鹭在林中作巢,但每天都飞至沼泽地觅食;甚至昆虫也可能在不同的植物群落中栖息、采食与产卵<sup>[17, 131]</sup>。企图寻找能够证实与特定植物群落共存的、确定的动物群落,多数是失败的。不论从欧洲生态学者深感兴趣的无脊椎动物水平上看,或从北美洲学者所强调的、高度活动的脊椎动物水平上看,都是如此。

当考虑到地质时代时,动物对于植物分布的关系就更为薄弱。例如,北美大陆中部干草原,在过去的数千年中,已缓慢地变化着,而不同的本土的食草动物区系却来来去去匆匆,其最后一个特别占优势的动物是美洲野牛(*Bison bison*)。除了同吃草强度相联系的变化,从美洲野牛到家养牛的变化所产生的巨大影响,尚未获得证实。从这些考虑出发,十分清楚,动物生态学较多地依赖于植物生态学的知识而不是相反。一定动物的活动,按植被类型记述其

在一日、一季或一年，甚至一地质时代的不同时期的出没，是最有意义的。

虽然，植物群落与动物之间在空间上的相互关系是十分松散的。但是，在一个特定的生物群落内，植物与动物之间却存在着许多紧密的联系。因此，同时研究所有的有机体，似乎是合适的，然而，这是不可能的事。首先，研究土壤真菌、乔木、附生苔藓、鼠类、多足动物、鸟类等的方法，是彼此截然不同的，因此，实际上往往必须分别地对它们进行研究。

其次，一个生物学家，在分类学、生活史与生态学方面，对于一个普通群落的全部动植物作为整体进行全面的研究是无法胜任的。但是，调查浮游生物群落，往往是一种例外。因为藻类和无脊椎动物不多的种数、连同它们大小的相似性，以及它们遍布于水体中的特点，两者可能同时研究。然而，这种群落的细菌成分却经常遭到忽视。在瑞士的山毛榉 (*Fagus*) 林，植物学家和动物学家协作研究并总结，大约描述了 10,500 个分类单位。而北美的生物学家，当谈到这些山毛榉林时，却认为种类相当贫乏！很清楚，植物学家、动物学家以及其它科学领域的工作者必须在一起协作。这个领域对于任何单独一个研究者来说，都是过于无边无际的。最好的途径是充分地认识自然界的相互关系，但是，为了调查的目的，还应当建立起与人类能力局限性相称的隔离界限，否则，努力的结果会是如此分散和薄弱，以致成果会停留在生态学过时的自然界发展史的水平。此种隔离有时完全陷入植物界或动物界之内，有时则使两者重叠。

## 二、群落与其环境是不可分割的

虽然，生境特征在决定群落的类别上起着基本的作用。一般地说，这是正确的。但群落肯定地决定着生境的许多特性。当一个群落在原先的裸地上发育起来时，大部分原来的条件发生了改变，与此同时，新的条件则附加于其上。弄清物理因子在确定群落

分布上的作用,只是在生境的基本或内在特征,与由于生物活动而附加的次生或外在特征,明确区分开的时候,才能取得成果。后者在大规模植被的影响下,对于稳定一个景观镶嵌体是十分重要的。一个特别的事例可以阐明此种论点。

在明尼苏达州的意大斯加(Itasca)公园地区,在粗糙的冰碛物上生长着由灰绿云杉(*Picea glauca*)和香青冷杉(*Abies balsamea*)组成的常绿针叶森林,而在一块块富含钙的细质冰碛物的土地上,则生长着以槭槭(*Acer saccharum*)和美国椴树(*Tilia americana*)为特征的落叶被子植物森林<sup>[263]</sup>。在这里,植被分布的格局是远古年代由于两类冰碛物的沉积格局所建立起来的。以后,在云杉和冷杉强烈灰壤化的影响下,粗质冰碛物易于淋溶,酸性和变得比较贫瘠。但是,在含石灰的物质上,具有高效率盐基同化作用的落叶乔木,保持着肥沃性,而且 pH 保持在适当高的水平上,因此,灰壤化的过程并不牵涉到原始高水平肥力的大量丧失。不仅是两类森林业已强化了原来土壤的区别,而且,它们已经在生境之间促成了其它的差别——降水截留量、光状况、动物区系等方面<sup>[62]</sup>。因此,只有母质的原始区别可以看作是内在因子,并可用来解释那里植被的格局,但不能否认,附加其上的外在因子可能完全象对照的一样,并在保持此种格局上是重要的。在其它情况下,这些因子,例如小气候<sup>[263]</sup>、排水<sup>[189]</sup>等也作为植被分化的内在原因,随后,连同植被促成了进一步的分化。

如果说生境影响着群落而群落又影响着生境,那末,很清楚,我们正在探讨相互关系的复合体或系统,这种复合体或系统不仅包括植物和动物种群,而且还包括地区全部的空气与土壤的特性(图 2)。因此,在伊大斯加公园,云杉-冷杉+粗质土+有关的动物+常绿森林的小气候,全部构成了一个自然单位;与此同时,槭树-椴树-细质土+有关的动物+落叶森林的小气候,构成了另一个自然单位。

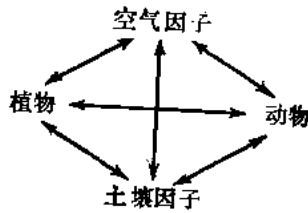


图 2 生态系统成分之间相互关系的图解说明。这个概念可能适用于象一片腐烂的禾草叶子，连同它的真菌、原生动物等附加物那么小的植物群落，或者象地球，连同它的大气和全部已知的生物有机体那么大，还有那些表现稳定的单位和那些显然处于变化过程中的其它单位。它可能适用于一个景观单位的特定类型，或者表现为所涉及的抽象概念。

虽然，一个有机体与其物理环境之间牢固的联系，作为个体生态学的概念，为希波克拉底 (Hippocrates) 所确认。但直至 1894 年，V. V. 道库查也夫 (V. V. Dokuchayev) 才作为群落生态学的概念发展了这个思想。这个概念，作为生物群落 (biotic community) 的重大发展，已经获得了广泛的承认，而且，诸如生态系统 (ecosystem)、生物地理群落 (biogeocoenosis) 和大群落 [(holocoen) 全群落] 等术语，已提了出来以表明这一概念<sup>[142, 157, 395, 413]</sup>。既然，与牡蛎饲养塘群落有关的基质性质、水的深度、温度和盐分等方面，有着明确的界限，那末，在回顾摩比乌斯 (Möbius) 突然中止强调把物理环境作为他的单位的一个主要成分，是值得注意的事。

从植物学的观点出发，生态系统成分的相互依赖关系，可用数学形式表明：

$$\text{植被} = f(\text{土壤} + \text{气候} + \text{动物} + \text{植物区系})$$

但是，这个方程式是不能解决问题的，因为数量上的值不能用术语来确定，而且还因为，除大气候和母岩外，可变量是相互依赖的<sup>[289]</sup>。实际上，生态系统是如此变幻莫测和错综复杂，以致除了它们最简单的少数类型外，我们永远不能期望充分地描述与了解

它们中的任何一个。

既然，生态系统代表着一种动态的交错平衡，那么，事先预见一个受干扰的特定类型的全部终极结果，往往是不易办到的。人类必然要干预生态系统，但是，他们应当认识到，当这样做时，在安全方面是有限度的。因为，受到诱发的条件如果越出有机体习惯了的、波动的自然条件范围时，干预就成为危险的了。同钟表和机器的情况一样，当突然的灾难性连锁反应发生之前，只能提供有限的控制。这个文明世界，为由于人类的开发或者疏忽而变坏了的生态系统的事例所困扰。由于下列少数干预的方式：过度地火烧群落或是给予它们以完全的保护而免遭火烧；迁移的生物种超越它们的自然界线，就变成令人厌恶的有害之物[例如獾(mongoose)、栗子枯萎病(chesnut blight)、猪毛菜(*Salsola pestifer*)等]；使群落简化至一个经济植物种，单纯林的程度；移去会招致危险的一个种[例如美洲狮(cougar)]；或者，强烈地改变土壤<sup>[279]</sup>，必须进行昂贵的纠偏。对于这种原理的洞察，是群落生态学对人类知识宝库所能提供的最重要的贡献之一。

从另一个角度看，生态系统的概念也是十分重要的，因为它广泛地为生态学家们所接受这一事实，已成为一种强大的力量，此种力量无疑地会把最为复杂和互不相同的许多科学领域，统一在一门学科之中。

### 三、在同地生态上不同有机体类群的叠置

观察一个具有同质植被的地区，往往显示出各个植物种在它们的大小与宏观形态方面是极其不同的。但是，在这个基础上，其中多数可以综合为少数类别。我们将在下面讨论有关这些组合的两个概念。层(layer)是一片植被中基于植物的高度而划分的部分。在十九世纪的后半叶，它是描述欧洲森林借以辨别一个乔木层、一个灌木层、一个草本层[即“地面层”(field layer)]与一个苔藓地衣层[即“底层”或“地被层”(ground layer)]的习惯方式。在

潮湿的热带，常可将乔木分成若干个叠置的层，而在干草原，通常则有两个草本层(图 3)。

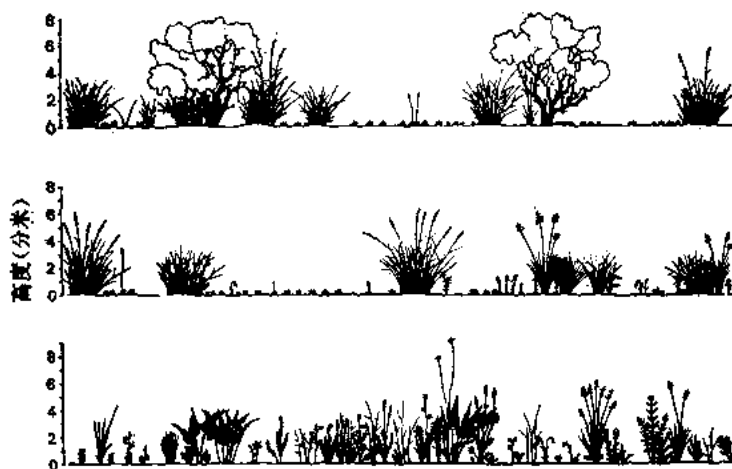


图 3 苗的基部位于  $2 \times 400$  厘米样条内的全部维管束植物按比例尺绘制剖面图。上图示一拥有三个层的群落；中图示具有两层结构的另一类型的群落；下图的群落没有明显的分层现象。

这些单位的真实性是毋庸置疑的，然而毕竟是一个相对粗放的描述单位。例如，既未将乔木及其所支持的同等高度的藤本植物分开，而将二者归属于同一类别；也未能将一群专性阳生植物与一群在森林砍伐之后仍然存活下来，并同专性阳生植物暂时混杂在一起的兼性阳生植物区分开。很明显，从一种生境至另一种生境，一个特定的层显示出生态上的巨大差别性。这个术语在描述植被特定单位的大形态方面具有实际的价值，但却缺乏基本的涵义，因为体高对于植物的生态要求只有有限的关系。

在本世纪二十年代<sup>[14]</sup>，有人建议用层片(synusiae)\*作为属

\* 在许多中文文献中，有译为“同型同境群落”或“层聚”的——译者注。

于一个复合群落中组合植物的另一种方法。在这个概念中，人们利用形态学的另一形式，例如，区分为鳞茎的草本植物、一年生草本植物、多年生草本禾草类植物。它比层的概念的明显优越性在于，它既能分辨一个木质藤本植物的层片和一个支持它们的乔木的层片，又可以把附生植物与支持它们的乔木，以及同等高度的草本植物和灌木等等区分开。此外，层片通常不象层的概念那样被用来描述植被的一般外貌。

动物学家在处理所讨论的这个原理时，通常采用生态位 (niche)，赋予它以生活方式或特殊小生境的含义。这一术语用于一个生物群落的植物组分上是同样适当的。

虽然，没有一个普遍满意的、以形态学为基础的方法，能将一个复合群落中的植物区分成群，但没有人怀疑存在着对环境有特殊要求的植物群。这些类群通常从土壤的不同深度中吸收水分；它们对光的需求不同；它们可能依赖于不同的传粉与传播媒介，而且，它们往往在不同季节对生境提出最迫切的要求（图4）。表面上，这些植物群居住于相同的一般环境，但实际上，它们生活于环境中明确规定的区域，分界线是时间上的，或是空间上的，或两者兼有。混淆全部这些类群，就象混淆一个字母表那样，就会混淆作为一个整体的群落之内大量基本生态学上的区别。

在一个大的群落内，这种生态上的不同有着生物学上的重大意义。体高或发育季节性不同的植物，在利用环境方面，至少部分地是互相补充的。因此，竞争最大量地存在于相同生态型的个体之间<sup>[39]</sup>。这样，植被分化成生态学上不同的单位，以利于对环境资源更加充分的利用（参阅扉页插图）。因此，在一块含有单一栽培植物种的土地上，每个植株于同一季节内对相同的生境部分提出同一要求。除了竞争的问题外，当人类铲除掉一个复杂的天然生态系统，连同它的控制与平衡以及各种需求和耐力，而代之以象一块小麦田之类的简单生态系统时，干物质产量变化就会年复一

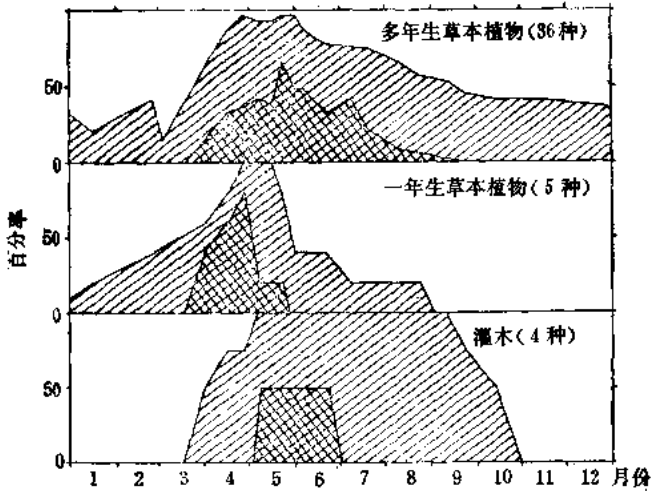


图 4 华盛顿州普尔门市(Pullman)一个顶级干草原群落营养期活动[平行阴影(斜线)]与花期活动(斜方格)的年周期。具有一种以一月份为中心的湿冷冬季,和以七月份为中心的干暖夏季的气候。如果所有种的资料都并在一起,那末,这三种主要生活型之间的活动的重要区别,可能就变得模糊不清了。

年地变得更加巨大,因为,一切都依赖于对一种生物有机体有利的天气,而且,必需经常地与那些失去了天然控制的真菌与昆虫疫病作斗争。同时,为使此种单一栽培作物保持一个满意的生产率水平,需要有与技术相联系的高的能量输入(耕耘、栽培、施肥、植病防治和收获)。利用这个生态学原理,农艺实践在许多方面有可能取得实质性的进展。因此,如不是由于机械收获方面的困难,不同类群农作物的间作也许会大大提高生产率。

在这里,顺便将一些特殊的专门名词(术语学)介绍如下。当涉及全部附加于一特殊生境中的层或层片时,植物群落(phyto-coenosis)这个术语是合适的。一个植物群落加上与它相伴随的动物群落(zoo-coenosis)组成一个生物群落(biocoenosis)。一个



生物群落的物理环境是它的生态环境(ecotope)或生境(habitat)。生态环境连同它的生物群落构成一个生态系统 (ecosystem) (图5)。

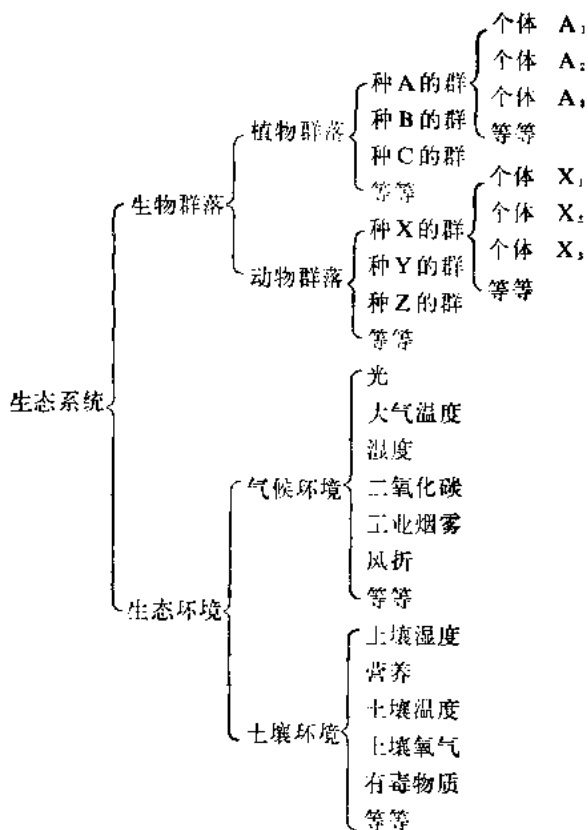


图5 生态系统的组分。生物群落,种群(杂交有机体的任何类群)与个体,通常系指生活物质的“结构水平”(level of organization),而且,此观点得以向下延伸,例如器官、组织、细胞、细胞器、分子等等。

群落 (community) 一词可用来表明任何或大或小的有机体的集合,亦即一个生物群落,或由二个或更多的种所构成的任何组