

## 瑞典植物生态学研究简介\*

AN OUTLINE OF PLANT ECOLOGICAL  
RESEARCHES IN SWEDENI. Backéus<sup>1)</sup>张利权<sup>2)</sup>

(Ecological Botany Institute, Sweden)

(华东师范大学生物系)

瑞典位于北欧斯堪的纳维亚半岛,面积四十五万平方公里,人口八百多万,是一个工业和科学技术发达的国家。瑞典在植物生态学研究方面不仅具有较悠久的历史,而且有自己的传统和特点,对其它地区也有一定的影响。本文就其发展历史和目前研究动态作一简单介绍。

## 一、发展历史

瑞典在植物生态学方面的研究可以追溯到十八世纪,当时 Carl von Linné (1707—1778)和他的学生调查了植物的地理分布。后来 Göran Wahlenberg (1780—1851)划分了瑞典植物地理区。

Hampus von Post (1829—1911)是瑞典最早区分不同等级植物群落的学者。他还介绍了样方的应用。Ragnar Hult (1857—1899)和 Rutger Sernander (1866—1944)进一步发展了 von Post 的方法。Hult 强调了应该先研究植物群落和它们的物种组成,然后再寻找其出现的规律(归纳法)。因此,他反对那种尤其为芬兰植物生态学者所应用的以生境进行分类的方法(演绎法)。

十九世纪九十年代以来,瑞典植物生态学研究的中心在乌普萨拉大学生态植物学系(Ecological Botany是个传统用法,与 Plant Ecology 同义)。1908—1931年期间 Sernander 任该系教授。他在植被史,(种子)散布生物学和沼泽生态学研究方面做了许多工作,但他也鼓励学生发展植物社会学。这方面的研究工作后来被称为乌普萨拉学派(uppsala school)。

1913年 Thore C. E. Fries 在他的论文中描述了斯堪的纳维亚山地植被,其中“群丛(association)”一词已得到了正规的使用。许多乌普萨拉的学者如 Elias Melin, G. Einar Du Rietz, Tor Åke Tengwall 和 Hugo Osvald 等都沿用了 Fries 的观点,并和其他一些学者做了许多植被学研究工作,发表了一系列的文章和著作。乌普萨拉学派继而形成,其中 Du Rietz (1895—1967)是系统地提出原理的领导人。植物群丛被认为

\* 本文初稿承 Hugo Sjörs 和 Eddy van der Maarel 教授审阅,提出了不少宝贵意见,在此表示感谢。

1) 地址: Box 569 S-751 22 Uppsala, Sweden.

2) 1979—1983年在瑞典乌普萨拉大学生态植物学系学习。

是现实的、具体的植被单位,而且群丛之间的界限往往被认为是分明的。植物群丛是由它的优势种和恒有种(在样方不小于最小面积的情况下,出现在一个群落几乎所有样地中的物种)来定义的。

乌普萨拉学派学者的重要成就之一是在1923年建立了瑞典植物社会学会。该学会的主要任务是促进植被学研究专题文章的出版工作。1929年该学会被重新命名为瑞典植物地理学会(Swedish Phytogeographical Society)。在乌普萨拉,人们广义地应用“植物地理学”一词、包括植物的空间分布等所有方面。该学会的专题论文系列入《Acta Phytogeographica Suecica》,迄今已达70多期。

1930—1935年期间,恒有种和群丛之间具有分明界限的概念受到了许多批判。不同学派就植物群丛概念的不同定义展开了争论。1930年乌普萨拉学派用“基群丛”(Sociation)来代替早期定义的群丛,而原来的“群丛”一词则被用于定义较广泛的植物群落类型,相当于欧洲南部 J. Braun-Blanquet (1884—1980)所创立的法瑞学派(Zurich-Montpellier School)“群丛”的定义。

与此同时,恒有种的概念被废弃了。基群丛被解释为由不同“层片(Synusia)”组成的一个基本植被单位,每层中具有明确的和均一的物种组成,也就是在有点的基群丛每个部分中每个层片的优势种都是相同的。实际上这个定义意味着植被往往分成众多的植物群落,而且其分布通常是非常有限的。因此,其他学派的学者认为这种分类方法是不符合实际的。

当时乌普萨拉学派也提出了与法瑞学派相似的植被基本分类单位和等级系统,采用了群丛,但是没有采用法瑞学派的群落属(alliance)、群落目(order)和群落纲(class),而是采用了基群丛(sociation)、小社会群落(consociation)、群丛、群族(federation)、亚群系(subfarmation)、群系(formation)和法群系(panformation)等级系统。其不同之处是乌普萨拉学派强调了所谓的层片单位,不用特征种而是用优势种来划分群丛。

1934年sernander退休后由Du Rietz接替了教授职位(1934—1962)。

在1935年第六届国际植物学会议上,通过了三项主要决议:(1)按照斯堪的纳维亚方法应用“基群丛”。(2)按法瑞学派方法应用“群丛”。(3)按法瑞学派方法,基群丛和群丛进一步组合成“群落属”和更高一级的植被单位。

1935年以后,瑞典的植被分类方法与法瑞学派的甚为相似。其中主要差异在于样方的大小,瑞典学者保持了在每个群落中使用多个小样方的传统方法(经常是 $1/4\text{m}^2$ 或 $1\text{m}^2$ )。

第二次世界大战后,斯堪的纳维亚植被分类方法不再为独特的学派并逐渐趋于消失。他们对植被分类的兴趣越来越淡薄。例如Mats waern研究了波罗的海海底藻类植被后,提出的分类单位在那种环境中几乎是不可能找到的。Bengt pettersson。则对分类的整个概念提出了疑问。他认为植物群落是动态地变化着的。当时的瑞典学者对中欧群落分类规范的命名法普遍持怀疑态度。有些学者将Hugo Sjörs和Nils Malmer强调了植被的梯度特征。Malmer和Åke persson按主要环境梯度进行了沼泽植被分类。

1962年Hugo Sjörs(生于1915年)担任了乌普萨拉生态植物学系的教授。任职期间,他主要致力于植被动态,沼泽生态学和产量生态学方面的研究。七十年代后期,种群生态学成为热门的研究领域。1980年Sjörs退休后由Eddy var der Maarel(荷兰人,生于

1934年)接任教授职位。现代数量方法在植被生态学中的应用得到了发展。

植物生态学的研究在瑞典其它大学也在不断发展。自本世纪二十年代以来一些植物生态学者在皇家林学院(现在属于瑞典农业大学)进行研究工作。最近几十年来,在隆德大学(Lund)和乌默奥大学(Umeå)也设立了植物生态学的教授职位。在斯德哥尔摩大学(Stockholm)和哥德堡大学(Göteborg)植物学系中也开展了这方面的研究工作。

## 二、近期的主要研究动态

由于植物生态学是一门涉及面很广的学科,很难作一系统的介绍。这里只就当前主要的研究领域作一简介。

### 1. 植被动态研究

自然和半自然植被动态的研究一直是瑞典植物生态学研究的一个主要领域。其研究方法主要是用永久样方或样条和航空、地面植被照片进行分析。通过这些方法可以判断植物群落逐年的和长期的定量变化。

半自然植被动态的研究主要涉及由于人类活动而导致的植被变化。这方面的工作包括以前收割干草的半自然草甸和放牧的疏林草场停止使用后的植被变化;放牧活动对Öland岛石灰岩 Alvar 植被的影响;农田废弃后用挪威云杉造林的植被动态和砂石场开采后自发性或人工种植植被重新生长的情况等。

此外还有许多人类活动和野生动物对自然景观影响的研究项目。例如由于建立水电站后所引起的水位改变对河滩和湖滩自然植被的影响;人类在一些国家公园、自然保护区和高山或亚高山地区践踏活动对植被的影响;内地河流三角洲地区植被自然演替的研究和野生动物(如驼鹿、獐鹿、野兔和鼠类)对植物群落的影响,以及植被和植物营养对野生动物的影响。在半驯养驯鹿冬季活动范围的北方林区已进行了许多这方面的研究。

### 2. 种群生态学

七十年代以来植物生态学者对种群生态学的兴趣日益增长。这个领域的主要推动者是英国学者 Sohn L. Harper,他在五十年代以来发表的许多文章中,强调了植物种群调查和进化论的方法。其中1967年发表的《A Darwinian approach to plant ecology》和1982年发表的《After description》是其中经典文章,文中不仅阐述了他的主要观点,还提出了今后在植物生态学研究中的应该注意的问题。植物种群生态学方面的研究在瑞典虽然由 Carl Olof Tamm 从四十年代早期就已在一些永久样方中进行了长达四十年的植物种群调查,但实际是从七十年代后期才开始的。

种群生态学方法现在已广泛用于研究植物群落在时间和空间的结构及其过程。此方法的主要手段是对植物群落中一些选定种在永久样方中的种群调查,它们的生活史、繁殖特征和土壤中种子库的调查,分析以及实验室试验。目前在瑞典各大学植物生态学系中都开展了这方面的研究工作。例如在 Abisko 科学站(位于瑞典北方北极圈内)Mats Sonesson等学者应用种群生态学方法研究了树木线附近种的出现。

### 3. 产量生态学

国际生物学计划促进了产量生态学的研究。这方面的研究活动在1964年后的十多年中特别活跃。瑞典有许多研究项目归入这个计划。其中有亚北极沼泽的研究,欧洲赤松

和挪威云杉在大量施肥样地中的产量研究,还有森林皆伐和更新措施对生态系统影响的长期研究等。

在瑞典南部进行了落叶林生物量、年产量和有机物质周转以及能量流和矿物元素循环的研究,比较了水青冈林(*Fagus sylvatica*)在棕壤和灰壤上的生长情况,还进行了落叶混交林与草甸生态系统之间和种植的欧洲赤松林与水青冈落叶林之间的比较。

在瑞典中部的研究内容是落叶疏林草甸的产量。由于以前收割干草和放牧,这种类型的植被是相当普遍的。现在已停止了这种管理方式,因此植被是十分复杂而不稳定的。其研究项目包括现存生物量、年产量和地下部分产量的估计,发现地下部分细根系具有很高的周转率。

有关产量生态学方面其它的研究还有波罗的海海滩草甸 *Calluna*, 石楠灌丛, 亚高山高草植被, 瑞典中部沼泽植被和灌木冻原, 以及不同针、落叶树种叶子的分解和淋溶。

此外,在瑞典农业大学(总部在乌普萨拉,在全国各地设有许多试验点)也进行了许多这方面的研究,主要是为林业生产服务的。其中由 Folke Andersson 等许多学者参加的瑞典针叶林计划(SWECON)是一项多学科协作的生态系统研究项目。其目的是进行陆生生态系统结构和功能的基础研究,以便更好地为应用科学和社会服务。

该计划主要工作是在七十年代进行的,它是瑞典进行整个生态系统的综合研究并力图理解其功能的项目之一。这样的项目在瑞典是为数不多的。该研究计划包括:(1)研究植物生物量的动态和重要过程,其中也包括能量交换,水分、有机物质和矿物营养的周转。根据其结果提出数学模拟模式;(2)检验所得到的基本模式并应用到其它针叶林地;(3)研究某些人类活动是如何影响植物生物量动态的。

通过这项研究,人们已获得了多方面的知识,特别是关于生理生态学,水分和营养的重要性以及生态系统中各个单位的重要性方面的知识。在这项研究计划中强调了建立数学模式,在建立数学模式的研究中人们也了解了在生态学研究要建立有效的预测模式是不容易的。

在瑞典农业大学还进行了能源林建造的研究。其目的是利用瑞典众多的沼泽地,经疏干排水后种植柳、杨树之类的速生树种,利用生物能源,使能源多样化,减少对国外石油的依赖性。该研究项目包括生产力测定和矿物营养循环等。

#### 4. 植物社会学

第二次世界大战以后的几十年中,瑞典植物生态学者在这方面的兴趣逐渐减少。直至最近,植物社会学才又重新发展起来,主要沿用 Braun-Blanquet 学派的方法,但也保持了传统的乌普萨拉学派所强调的成层现象和客观的取样方法。与此同时,在 Eddy van der Maarel 的推动下,数量生态学方法也已被广泛应用。他是一位强调植物社会学各学派综合的植被生态学家。他积极发展了应用电子计算机的数量生态学方法。该方法是在植被学研究中建立植物群落单位之间和植物群落与环境之间的数量关系(数量分类和排序方法)。此方法现在已被广泛用于研究植被,特别是自然景观的结构和动态。

#### 5. 地区和区系植物地理学

瑞典的植被可划分为七个植被区,四个为森林区,另三个是树木线以上的高山区。在植被区的过渡地带,如针叶-落叶混交林地带已做了不少研究工作,但在针叶林带要划分

相当于苏联、芬兰和加拿大泰加林的亚单位还存在不少困难。

地区植被和植物区系的调查工作已在或正在瑞典许多省进行。这方面的工作对于阐明地区植物地理学以及植物区系的变化是很有价值的。由于人类活动的影响日益增加,不少地方的稀有种,某些区系成分边缘分布区和一些具特殊生态学的物种正在迅速减少甚至消失。

## 6. 沼泽生态学

瑞典和其它位于泰加林地带的国家拥有很多沼泽地。沼泽生态学研究一直是瑞典植物生态学研究的一个重要领域。迄今已在沼泽植被分类和泥炭类型方面做了大量的工作。当前的主要工作是通过国际泥炭学会在国际上取得一致的认识。目前正在进行的研究工作包括地区沼泽植被类型,表面分布格式和泥炭化学性质等方面。

1969年瑞典最北部的沼泽地被选为国际生物学计划中冻原生态学研究地之一。其研究内容主要涉及了矿物营养的周转,一些维管植物和苔藓的生产力,分解,能量流和微生物方面。后来有关生产力和营养元素循环方面的工作也开始在泰加林地带的沼泽地进行。

有许多沼泽地已被用于泥炭采掘,还有一些则经疏干排水后用于造林。因此当前迫切需要保存独特的并具代表性的原始沼泽类型。在这方面已做了许多研究工作,为自然保护提供了合适的依据,同时也提供了资源调查材料。

## 7. 空气污染

本世纪五十年代以来,瑞典一些学者利用地衣和苔藓等指示植物研究了空气污染情况。这方面的研究主要是调查与记录在污染严重的市区和工业区附近的一些附生地衣区系的情况,特别是对早期已仔细调查过的地区内附生地衣存亡的调查,苔藓植物的重金属吸收情况和植被如针叶树生长能力减弱的观察。近年来也广泛调查了酸雨对植物和水域的影响。酸雨主要是来自西欧和中欧大气中二氧化硫散发物向北漂移所引起的,在瑞典南部地区较为严重。

近年来的研究强调了生物指示和化学强度分析之间的因果关系。在隆德大学 Ger-mund Tyler 等进行了重金属沉降物在植物体内以及在环境中的吸收、分布和周转的研究。

## 8. 自然保护

瑞典植物生态学者一直是站在自然保护斗争的最前线。虽然自然保护现在已是瑞典官方政策的一个部分,但自然保护与其它利益经常发生矛盾。自然植被遭受破坏的现象时常发生,例如建立港口和沿海工业区,空气污染对植被的影响,河流和湖泊被用于建设水电站,沼泽地的泥炭采掘或排水后造林等等。

生态学者们认为充分了解生态系统的组成和功能是合理利用、防止无限制开发的前提。这方面的知识不仅为合理利用自然资源提供依据,而且为后代保存各种各样的资源财产。在瑞典许多省已进行了自然资源的综合调查并且已提出了一些具有保护价值的生态系统。目前的重要任务是在全国范围内进行受威胁生态系统的资源调查,重点在沼泽地和自然森林方面。

## 参 考 文 献

- (1) Du Rietz, G. E., 1921: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akad. Abhandl. Uppsala. Holzhausen, Wien. pp. 272.
- (2) Du Rietz, G. E., 1930: Classification and nomenclature of vegetation.—Svensk bot. Tidskr. 24: 489—503.
- (3) Fries, T. C. E., 1913: Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden: Ein Beitrag zur Kenntnis der alpinen und subalpinen Vegetation in Torne Lappmark. Vetensk. prakt. Unders. Lappl., Flora och Fauna 2: 1—361.
- (4) Malmer, N., 1962: Studies on mire vegetation in the Archaean area of Southwestern Götaland (South Sweden). I. Vegetation and habitat conditions on the Åkhult mire.—Op. bot. Soc. bot. Lund 7 (1): 1—322.
- (5) Persson, Å., 1961: Mire and spring vegetation in an area North of Lake Torneträsk, Torne Lappmark, Sweden. I. Description of the vegetation.—Op. bot. Soc. bot. Lund 6 (1): 1—187.
- (6) Persson, T. (ed.), 1980: Structure and function of northern coniferous forests an ecosystem study.—Ecological bulletins (Stockholm) 32: 1—609.
- (7) Pettersson, B., 1958: Dynamik och konstans i Gotlands flora och vegetation. Acta phytogeogr. suec. 40: 1—288.
- (8) Plant cover of Sweden, 1965: Acta phytogeogr. suec. 50: 1—314.
- (9) Post, H. von, 1862: Försök till en systematisk uppställning af vextställen i mellersta Sverige. Adolf Bonnier, Stockholm. pp. 43.
- (10) Sjörs, H., 1948: Mire vegetation in Bergslagen, Sweden. Acta phytogeogr. Suec. 21: 1—299.
- (11) Sjörs, H., 1976: Ecological Botany. —In: Uppsala University 500 Years. Acta Universitatis Upsaliensis, 10: 20—28.
- (12) Sonesson, M. (ed.), 1980: Ecology of a subarctic mire. —Ecological Bulletins (Stockholm) 30: 1—313.
- (13) Trass, H. & Malmer, N., 1973: North European approaches to classification. —In: Whittaker, R. H. (ed.): Ordination and classification of plant communities. The Hague. pp. 531—574.
- (14) Waern, M., 1952: Rocky-shore algae in the Öregrund archipelago. Acta phytogeogr. suec. 30: 1—298.
- (15) Wahlenberg, G. 1826. Flora Svecica. Enumerans Plantas Sveciae Indigenas. Pars posterior. —Palmlblad & C. Upsaliae. I—LXXXVIII; pp. 429—1117.
- (16) Westhoff, V. & Maarel, E. van der, 1978: The Braun-Blanquet approach. —In: Classification of plant communities. The Hague. pp. 287—399.

## 更 正

卷	期	页	行	误	正
8	1	36	13	3. 优势植物种群间的竞争可作为研究植物群落的 <u>数学理论</u> 和一种方法	3. 优势植物种群间的竞争可作为研究植物群落 <u>演替的理论基础</u> 和一种方法
		40	7	3. 优势植物种间的竞争可作为研究植物群落演替的 <u>数学理论</u> 和一种方法	3. 优势植物种间的竞争可作为研究植物群落演替的 <u>理论基础</u> 和一种方法