

草原植物群落分类方法的比较研究——以呼伦贝尔草原为例

杨筑筑^{1,2} 吕晓涛^{1,2} 宋彦涛³ 贾子金³ 乌云娜³ 王正文^{1,2*}

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³大连民族大学环境与资源学院, 辽宁大连 116600)

摘要 选择植被分类中常用的优势种分类法、TWINSpan 和 UPGMA 等 3 种方法对呼伦贝尔草原 40 个样点进行了群落分类比较。优势种分类法将这 40 个样点分为 16 个组, TWINSpan 将其分为 10 个组, UPGMA 将其分为 11 个组。优势种分类法和 UPGMA 的结合系数为 0.94, TWINSpan 和 UPGMA 的结合系数为 0.91, 优势种分类法和 TWINSpan 的结合系数为 0.87, 最高的结合系数表明优势种分类法和 UPGMA 的分类结果高度一致。通过计算 3 种方法各分组内的物种丰富度、地面总生物量和平均相似系数的方差, 优势种分类法的 3 项累计方差为 1131, TWINSpan 为 976.8, UPGMA 为 952.8。这一结果表明, 优势种分类法各分组内部有较大的差异性, 其结果需要适当调整, 而 UPGMA 各分组的差异性最小。从累计方差来看, 相较于广泛采用的优势种分类法, UPGMA 更适于呼伦贝尔草原的植物群落分类研究。本研究结果对于开展我国草原植被分类研究工作具有一定的参考价值。

关键词 植被分类; 优势种; TWINSpan; UPGMA; 呼伦贝尔草原; 中国植被

A comparative study on the classification methods of grassland plant communities: A case of Hulunbuir grassland. YANG Zhu-zhu^{1,2}, LÜ Xiao-tao^{1,2}, SONG Yan-tao³, JIA Zi-jin³, WU Yun-na³, WANG Zheng-wen^{1,2*} (¹*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; ²*University of Chinese Academy Sciences, Beijing 100049, China*; ³*College of Environment and Bioresources, Dalian Minzu University, Dalian 116600, Liaoning, China*).

Abstract: Many methods are used in vegetation classification; however, their applications in a single vegetation type are seldom empirically compared. Here, three commonly-used methods, including dominance-type classification, TWINSpan and UPGMA, were used to classify the communities from 40 sampling sites in Hulunbuir grassland. The dominance-type classification divided these communities into 16 groups, while TWINSpan and UPGMA divided into 10 and 11 groups, respectively. The coherence coefficient was 0.94 between dominance-type and UPGMA, 0.91 between TWINSpan and UPGMA, and 0.87 between dominance-type and TWINSpan. The highest coefficient indicated that the results of dominance-type classification and UPGMA were highly consistent. By calculating the variance of species richness, total above-ground biomass and average similarity coefficient of three methods, the cumulative variance of each method was obtained: 1131 for dominance-type classification, 976.8 for TWINSpan, and 952.8 for UPGMA. The largest variance suggested that the results of dominance-type method had the highest variation within groups, and thus the results from dominance-type classification might need to be adjusted. The difference of within groups for UPGMA was the smallest. Results from the present study indicated that UPGMA should be more suitable for the classification of plant communities in Hulunbuir grassland, compared with the dominance-type classification that was widely used in the pre-

vious community classification literature. Our results had great implications for the future research focusing on the vegetation classification of grasslands in China.

Key words: vegetation classification; dominant species; TWINSpan; UPGMA; Hulunbuir grassland; Chinese vegetation.

植被分类是植被生态学中最为基础但较为复杂的问题之一。通过植被分类,人们不仅可以了解各种植被类型的起源、分布和功能差异(Mucina *et al.*, 2016),还能对各种植被资源进行合理的开发、利用、管理以及对濒危植物进行有效保护(中国植被编辑委员会,1980)。当前,利用群落的生态-外貌、优势度、区系特征以及数量分类等进行植被分类的方法得到了广泛的使用(宋永昌,2011),比如完成不久的欧洲植被分类系统就采用了 Braun-Blanquet 的区系特征分类方法(Mucina *et al.*,2016)。

众多方法中,依据优势度确定优势种,并进行植被分类的方法得到了广泛的使用,这种方法称为优势度分类法(dominance-type classification),考虑到国内的使用习惯,本文称之为优势种分类法。德国地理学家 Alexander von Humboldt 早在 19 世纪初期就表达了依据植物生活型来划分植物群落外貌,依据群落优势种来划分群丛的想法(Whittaker,1962)。《中国植被》(1980)采用植物群落学-生态学的原则对我国植被进行分类,书中划分群落类型的依据包括植物种类组成、外貌-结构、生态地理特征和动态特征等。其中优势种(植物群落中各层片中数量和盖度占优,群落作用最明显的物种)在植被中占有重要的地位,成为《中国植被》分类系统中划分中、低级分类单位的重要参考指标,这种处理方式和当时的北欧、苏联学派的方法一致。与《中国植被》的处理方式类似,国内地方植被志和特定类型的植被分类过程中,比如《内蒙古植被》(中国科学院内蒙古宁夏综合考察队,1985)、《中国呼伦贝尔草地》(中国呼伦贝尔草地编委会,1992)、《中国草地生态系统分类初步研究》(陈佐忠等,2002)、《广西植被类型及其系统》(温光远等,2014)等,均把优势种作为划分不同植被类型的重要参考指标。

20 世纪 50 年代随着数量分析在植被生态学中的应用,植被数量生态学开始发展。20 世纪 60 年代之后,电子计算机迅速普及,一些复杂的分析方法得以快速实现,到 20 世纪 90 年代数量分析已经成为现代植被分析研究必不可少的手段。数量生态学常用的方法包括排序、数量分类、空间格局分析和演

替分析等,其中数量分类使用最为广泛,具体包括等级聚合法、等级划分法、非等级分类法、模糊数学分类法等(阳含熙等,1981;张金屯,2011)。在植物群落分类中,双向指示种分类法和基于算术平均值的非权重成对组法较为常用。

双向指示种分析法(two-way indicator species analysis, TWINSpan)是基于指示种分析(indicator species analysis)改进得到的(Hill *et al.*,1975),Hill 于 1979 年写出了 TWINSpan 的电脑程序。这种方法采取的是自上而下的分类策略,即从整体到部分。20 世纪 80 年代后, TWINSpan 得到快速普及和广泛使用(Enright,1989;张金屯,1994;曹伟等,2007;杨文才等,2010;张文静等,2015;秦鹏遥等,2016),该方法多应用植物群落分析。

基于算术平均值的非权重成对组法(unweighted pair-group method using arithmetic average, UPGMA)由 Sneath 和 Sokal(1973)提出。这种方法采取的是自下而上的分类策略,即从部分到整体。该方法依据某个对象和某个组所有对象的平均距离从而把这个对象加入到该组中,不同分组合并的依据是各分组内对象之间的平均距离。与 TWINSpan 偏向于植物群落分析相比,UPGMA 是一种能普遍使用的分类方法,它在植被群落研究中也得到了广泛的应用(Greer *et al.*,1997;曾绮微等,2007;Zhang *et al.*,2010;Sciandrello *et al.*,2015)

虽然 TWINSpan 和 UPGMA 等方法在植物群落分类和分析中已经成为常用方法。但是国内的植被分类资料在中级和低级分类单位的划分多根据优势种或者指示种来划分植物群落。《中国植被》(1980)曾提出中国植被科学面临的迫切任务之一就是“采用数量方法深入研究各种群落的结构,包括地上和地下。”限于当时的科研条件,很难对大量的植物群落进行数量分析。对于 2015 年启动编研的《中国植被志》(http://www.ib.cas.cn/News/201509/t20150930_4432899.html)而言,海量的植物群落数据的处理必然涉及到群落分类方法的选择。优势种分类法、TWINSpan 和 UPGMA 等方法都可以用于植物群落的数量分类,但是它们的分类效果

存在差别。优势种法主要根据物种的重要值确定优势种,再利用优势种分组,其最终结果是离散的。TWINSpan 法从物种和样方两个维度展示了物种分布特征和不同样方的物种组成。UPGMA 法的树形图展示了不同群落的距离远近,每个群落之间的嵌套关系清晰可见。

虽然有的文献用模拟数据分析了 TWINSpan 和 UPGMA 的分类结果的差别(Belbin *et al.*, 1993),但目前缺乏对以上 3 种方法分类结果的对比和评价研究。为了弥补这种不足,本文基于呼伦贝尔草原植物群落的野外调查数据对比研究了上述 3 种不同方法的分类结果,进而对不同方法进行了客观的评价,对今后植物群落学研究以及植物群落分类方法的选择具有重要的参考意义。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

呼伦贝尔草原位于内蒙古高原东北部,大兴安岭西麓。这里夏季雨热同期,冬季漫长严寒,气候类型属于温带大陆性季风气候。地区年均温 $-3 \sim 0^{\circ}\text{C}$,年均降水量 $250 \sim 380 \text{ mm}$,年蒸发量 $1300 \sim 1900 \text{ mm}$ (中国呼伦贝尔草地编委会,1992)。

草原的主体为呼伦贝尔高原,海拔多在 600 m 以上,其东部山前丘陵海拔 $800 \sim 900 \text{ m}$,由于受到大兴安岭山地的影响,气候半湿润,属于森林草原交错带;中部是波状起伏的呼伦贝尔台地高原,位于东部低山丘陵地带的西南,一直延伸到呼伦湖东岸。从大兴安岭西麓到呼伦贝尔草原的西端土壤类型发生明显的区域分异。在森林草原过渡带、草甸、草甸草原一般分布着黑钙土。再向西延伸,气候逐渐干旱,土壤类型以栗钙土为主。由于地形的差异,栗钙土又分为暗栗钙土和普通栗钙土。此外,本区域山地上分布着粗骨性土壤,发育着线叶菊(*Filifolium sibiricum*)、羊茅(*Festuca ovina*)为建群种的山地草原(戴旭,1980)。

呼伦贝尔草原区域分布着额尔古纳河、根河、海拉尔河、伊敏河等从大兴安岭西麓发源的河流,以及零星分布的大小湖泊。河流和湖泊沿岸一般发育各类型草甸或者沼泽。从大兴安岭西麓向西至呼伦湖方向,植被类型由森林草原,草甸草原过渡到典型草原。但本地区仍以温带禾草、杂类草组成的草甸草原和温带丛生禾草组成的典型草原为主。丘陵山地的坡下、坡中和山顶的植物种类和群落类型存在垂

直方向上的过渡更替。整个地区地带性植被和隐域性植被交错分布。近年来,草原受到干旱和过度放牧等自然、人为因素的影响,植被类型出现不同程度地退化(胡志超等,2014),退化群落以星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)、寸草薹(*Carex duriuscula*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)等为指示植物。

1.2 野外调查方法

野外调查始于 2015 年 7 月 22 日,结束于 8 月 11 日,总共调查了 40 个样点(图 1)。这些样点从大兴安岭西麓的森林草原过渡带一直分布到呼伦湖沿岸地区,其中根河以北地区有 3 个点,根河和海拉尔河之间有 13 个点,海拉尔河以南、辉河以东有 7 个点,海拉尔河、辉河和乌尔逊河之间有 10 个点,乌尔逊河以东和呼伦湖沿岸有 7 个点。全部样点分布于额尔古纳、陈巴尔虎旗、鄂温克旗以及新巴尔虎左、右旗等 4 个行政区域。调查区域的经度范围为 $116.839^{\circ}\text{E} \sim 120.341^{\circ}\text{E}$,纬度范围为 $47.740^{\circ}\text{N} \sim 50.498^{\circ}\text{N}$ 。

每个样点设置一个 $100 \text{ m} \times 100 \text{ m}$ 的调查样地,然后在调查样地内随机设置 6 个样方,样方大小为 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 。样方的调查项目包括群落的总盖度、凋落物量和各物种的名称、物候期、长势、分盖度、高度(分为营养高度和生殖高度)以及地上生物量。群落总盖度采取目视估计法,每种植物的高度取 3 株植株的算术平均值。剪取植物的地上部分,分装于纸质信封中,带回室内在烘箱中用 65°C 的温度烘干 48 h,然后用精度为 0.01 g 的电子天平称取植物样品的干重作为地上生物量。

1.3 数据处理方法

1.3.1 重要值和优势种 本研究中将每个样点

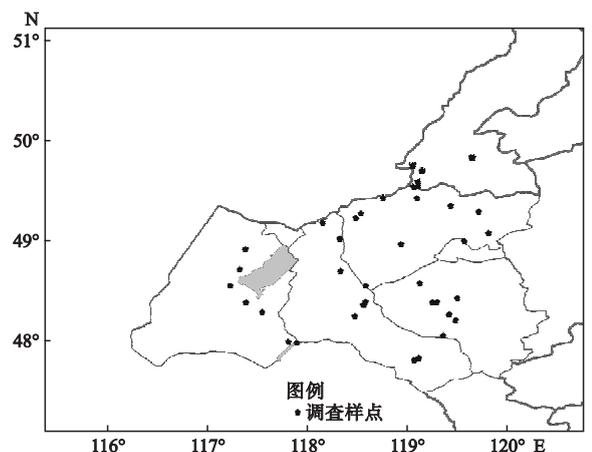


图 1 调查样点分布示意图

Fig.1 Distribution of the sampling sites

的6个样方数据合并为1个数据集,共使用40个样点数据集进行各种数量分析。以物种的重要值(importance value, IV)作为群落数量分类的基础数据。本研究选取相对高度、相对频度和相对生物量等3个相对指标来衡量一个物种在群落中的优势地位(王育松等,2010),力图从垂直方向(相对高度)、水平方向(相对频度)以及生长优势(相对生物量)等3个维度来综合评价植物的相对优势度。

同一样方中,相同植物可能处于不同的物候期,野外调查时分别测量了植物的营养生长高度和生殖高度。当这两种高度同时存在时,取营养高度和生殖高度的算术平均值作为该物种的高度。

文中的重要值计算公式如下:

$$IV = (RF + RH + RB) / 3 \quad (1)$$

式中, RF 代表相对频度, RH 代表相对高度, RB 代表相对生物量。

每个样点的优势种为重要值最大的物种。在进行 TWINSpan 和 UPGMA 分析时,均排除了重要值小于 0.01 的物种。

1.3.2 TWINSpan 分析 TWINSpan 计算过程复杂,这里只列出 8 个主要步骤:第一步,用对应分析法(CA/RA)对数据进行排序,得到样方排序坐标;第二步,计算每个物种的指示值;第三步,计算样方的指示分;第四步,确定指示阈值并对样方进行分组;第五步,对预分组进行调整;第六步,根据终止原则(每个分组包含的最小对象数量)再对样方组进行划分;第七步,用划分样方的方法对物种进行分组;第八步,把样方和物种分类结果排成双向分类矩阵(张金屯,2004)。目前的 TWINSpan 软件(Win-TWINS version 2.3)实现了结果的快速分析,其计算主要过程分为两步,第一步对样方进行分类,第二步根据事先设定的参数,在样点分类的基础上对物种进行分类,最后得到双向分类矩阵(Hill *et al.*, 2005)。根据双向分类矩阵,研究者不仅可以得到物种在各个样点的分布情况,还能得到各个样点的物种组成情况。本研究使用 TWINSpan 的默认参数进行数据分析。

1.3.3 UPGMA 分析 平均聚合分类(average clustering)是一种根据分类对象之间的平均相异性或聚类簇形心的聚类方法。据此原理的方法有 4 种,本文采用其中的一种方法,称为基于算术平均值的非权重成对组法(UPGMA)。UPGMA 的主要计算过程如下:第一步,对数据进行标准化;第二步,计算样

方间的相异距离矩阵,本文选择欧式距离进行计算;第三步,选择相异距离最小的两个样方合并为一组;第四步,再计算第一个分组和其他样方的距离;第五步,回到第二步,再选择距离最小的两个对象进行合并,不断重复以上的过程,直到全部的样方合并完成(张金屯,2011)。UPGMA 计算过程中,样方之间的原始距离是等权重的;一个对象加入一个分组前,要计算该对象和分组的距离,这个距离为该对象和分组内所有对象相异系数的算术平均值;每次合并之后,相异系数矩阵都需要更新,而且矩阵规模不断减小(Legendre *et al.*, 2012)。聚类分析完成后要划分聚类簇,划分时可以参考融合水平值确定裁剪位置。融合水平值(fusion level value)是树形图中两分支融合处的相异系数,某节点的融合水平数值越大,就表明该点的间断性就越强,越有可能在该点划分出合适的聚类簇(具体见 Borcard *et al.*, 2014)。

1.3.4 群落分类结果比较 本文从 2 个层面来评价 3 种方法的分类结果。第一个层面是两种方法之间分类结果的吻合度,用结合系数(coherence coefficient, CC)来衡量(张金屯,2011);第二个层面是每种方法分组内部各样点的一致程度,用物种丰富度、地面总生物量和平均相似系数等群落指标的累计方差来衡量。

结合系数 CC 的计算过程如下:

$$\text{设 } Q = \begin{pmatrix} n_{11} & \cdots & n_{1k} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ n_{j1} & \cdots & n_{jk} \end{pmatrix} \quad (2)$$

矩阵(2)中 n_{11} 表示方法 1 的第 1 组和方法 2 的第 1 组间共有的对象数量,直至 n_{jk} 表示方法 1 的第 j 组和方法 2 的第 k 组之间共有的对象数量。

$$CC = \sqrt{1 - \left(\frac{I_1 + I_2 - I_3}{I_3} \right)^2} \quad (3)$$

式(3)中, $I_1 = M \ln N - \sum_{n=1}^j S_n \ln(S_n)$, $I_2 = M \ln N - \sum_{m=1}^k S_m \ln(S_m)$, $I_3 = M \ln N - \sum_{\substack{1 \leq a \leq j \\ 1 \leq b \leq k}} (n_{ab})$, 其中: S_n ($n=1, 2, 3, \dots, j$) 代表矩阵 Q 中每一行的和, S_m ($m=1, 2, 3, \dots, k$) 代表矩阵 Q 中每一列的和。 $N = \sum_{n=1}^j S_n$ 或 $\sum_{m=1}^k S_m$ 。 n_{ab} 表示方法 1 和方法 2 相对应的各分组共有的对象数量。

CC 的值位于 0 和 1 之间。CC 值越大表明两种方法对群落分类的吻合度越高,反之越小。物种丰富度、地面总生物量和平均相似性系数等 3 个变量的方差和越大,表明分组内部样点的异质性越强,那么可以判断分类效果越差,反之越好。为了使不同量纲的数据差距得到控制,各样点地面总生物量的方差取 10 的对数;平均相似性系数的值很小,而计算出来的方差更小,因此将平均相似性系数的方差放大 10000 倍。

平均相似性系数是指一个样点与其他样点的 Jaccard 相似性系数的算术平均值,其中 Jaccard 相似性系数计算公式如下:

$$\text{Jaccard similarity coefficient} = \frac{A \cap B}{A \cup B} \quad (4)$$

式中, $A \cap B$ 代表样方 A 和样方 B 共有物种数, $A \cup B$ 代表两个样方非重复的全部物种数。Jaccard 相似系数的大小代表着样方或样点之间物种组成相似的程度,这个系数越大表明样点之间的物种相似程度越高。

1.3.5 数据分析 所有数据在 Microsoft Excel 2016 进行录入、管理以及图表绘制。利用 R 3.3.0 软件 (R Core Team, 2016) 进行群落聚类分析。40 个样点的重要值数据经过 Canoco 5 软件格式转换后再使用 WinTWINS version 2.3 进行 TWINSpan 分析。

2 结果与分析

2.1 优势种分类法结果

根据各个样点中不同物种的重要值确定了每个样点的优势种,总计为 16 个不同的优势种。按照优势种分类法,40 个样点依据优势种的不同,可以分成 16 个组(表 1)。16 个优势物种包含禾草植物 9 种,藁草属植物 1 种,杂类草植物 6 种。以禾草为主的优势种类型充分代表本地区以温带禾草为主的植

物区系特征。本研究区域内河流和湖泊众多,从北向南绵延分布着森林草原过渡带,因此隐域性的植被类型较多。地榆、线叶菊、拂子茅、芨芨草、日阴菅、小糠草、小叶章等优势植物所代表的群落类型充分反映了本地区隐域性植物群落的多样性,而且拂子茅、小糠草、小叶章等优势植物指示出相对潮湿的生境。线叶菊草原(草甸草原)是欧亚大陆草原区亚洲中部亚区山地特有的一种双子叶杂类草占优势的草原群系,而线叶菊是中国东北-达乌里-东蒙古山地分布的物种。

2.2 TWINSpan 法分类结果

依据 TWINSpan 方法,40 个样点共可以分成 10 个组。由于本文用于数量分类植物种类为 171 种,双向分类矩阵太长,无法展示具体结果,只能将不同划分层次的结果以树形图的结构展示出来。根据双向分类矩阵,样点分组代号位于表格底端,因此树形图的末端采用和原矩阵一致的样点分类代号(图 2)。根据各样点分类代号,40 个样点从左至右分成 10 组(表 2)。TWINSpan 的层次划分并不连续,图 2 中直接由第 2 层跨到第 4 层。第 4 层之后划分的层次明显出断层,层次划分存在明显跳跃。出现跳跃的原因是当分类对象的数量小于默认的分组最小容量 5 时,比如只包含 1 个或者 3 个对象时,程序无法对其分类,直接跳到下一个层次。经过这种反复的计算,最终的划分层次达到了 39 层。

2.3 UPGMA 法分类结果

根据同表型相关系数判断,树形图可以划分为 9、11 和 26 簇。如果划分为 9 个聚类簇,那么样点 15 和 16 就会被划分到样点 6、17 和 25 所在的小组;样点 7、10、29、34 则会被中间的一大组合并。这导致树形图的中间区域形成一个包含 23 个样点的组块,组块内物种组成非常复杂,不能对其进行统一的

表 1 优势种分组表

Table 1 Groups divided by dominant species

组号	优势种	样点编号	组号	优势种	样点编号
1	贝加尔针茅 <i>Stipa baicalensis</i>	20	9	麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	1, 2, 4
2	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	28, 39	10	洽草 <i>Koeleria cristata</i>	33
3	虫实 <i>Corispermum spp.</i>	31	11	日阴菅 <i>Carex pediformis</i>	6, 17, 18
4	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	7, 10, 29, 34	12	线叶菊 <i>Filifolium sibiricum</i>	15, 16
5	地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	25	13	小糠草 <i>Agrostis gigantea</i>	9, 32
6	拂子茅 <i>Calamagrostis epigeios</i>	24	14	小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	3, 14
7	芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	26, 40	15	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	23
8	克氏针茅 <i>Stipa sareptana var. krylovii</i>	30, 35, 36	16	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	5, 8, 11, 12, 13, 19, 21, 22, 27, 37, 38

表2 TWINSpan 分组结果

Table 2 Groups divided by TWINSpan

组号	分类代号	样点编号	组号	分类代号	样点编号
1	000	31	6	001101	1,5,8,11,12,19,21,22,23
2	00100	24,26	7	001110	13,17,25
3	001010	30,33,34,35,36,37,38,39	8	001111	6,15
4	001011	10,27,28,29,40	9	01	3,9,32
5	001100	2,4,7,16,18,20	10	1	14

解读。划分 26 簇时,树形图中有 19 个样点单独成组,这种处理显然夸大了不同样点之间的差异性,导致分类结果过于零散,也不利于树形图的解读。综合考虑,划分为 11 簇较为合适。40 个样点共分成 11 个组(图 4)。具体分组结果为第 1 组:样点 24;第 2 组:样点 31;第 3 组:样点 9、32;第 4 组:样点 3、14;第 5 组:样点 26、40;第 6 组:样点 23;第 7 组:样点 6、17、25;第 8 组:样点 15、16;第 9 组:样点 1、2、4、5、8、11、12、13、18、19、20、21、22、27、28、33、37、38、39;第 10 组:样点 7、10、29、34;第 11 组:样点 30、35、36。第 9 组为最大的分组,共包含 19 个样点,优势植物包括羊草、麻花头、糙隐子草、洽草等。优势物种表明这一大组主要为温带禾草、杂类草草甸草原和温带丛生禾草典型草原。

2.4 群落分类结果比较

优势种分类法和 TWINSpan 法的结合系数 $CC=0.87$,优势种分类法和 UPGMA 法的结合系数 $CC=0.94$,TWINSpan 和 UPGMA 的结合系数 $CC=0.91$ 。3 种方法两两之间的结合系数都比较高,其中优势种分类法和 UPGMA 的结合系数最高,表明

这两种方法的分类结果的吻合程度较高。一定程度上,优势种分类法和 UPGMA 的分类结果可以相互替代。

综合物种丰富度、地面总生物量和平均相似系数的方差数据,优势种分类法累计方差和为 1131, TWINSpan 累计方差和为 976.8,UPGMA 累计方差和为 952.8(表 3)。从累计方差大小判断,优势种分类法并不是最好的分类方法,UPGMA 更适合于呼伦贝尔草原的植被分类,其次才是 TWINSpan。从物种丰富度和地面总生物量的方差来看,优势种分类法的值最大, TWINSpan 其次,UPGMA 的最小。从平均相似性系数的方差来看, TWINSpan 的值最小,优势种分类法的值最大,UPGMA 其次。

优势种分类法较大的累计方差源于物种丰富度的方差,该方法组内样点植物种类的巨大差异反映了优势种分类法的不足,即片面强调优势物种,在一定程度上忽略了其他物种。虽然在某些情况下,有的物种会伴生于特定的优势物种。但是优势物种确定时,伴生物种变化非常大。 TWINSpan 的平均相似性系数的方差最小取决于分组的原理。 TWINSpan 每一次分组都依靠指示物种,即划分到同一组的样点起码要有相同的物种。随着划分层次的深入,同一分组的样点之间的相同物种会不断增加,最后使得 TWINSpan 的平均相似性系数的方差和最小。

3 讨论

3.1 对各方法的评价

优势种用于植被分类已经超过 200 年,直至今今天仍然在使用,比如美国国家植被分类系统中群团 (alliance) 的区分就依据优势种 (Grossman *et al.*, 1998);宋永昌 (2011) 新提出的中国植被分类系统中的优势度型 (dominance type) 也依赖于优势种。优势种分类法以非常简洁而清晰的方式将不同的植物群落类型分开。依据不同的优势物种,人们不仅

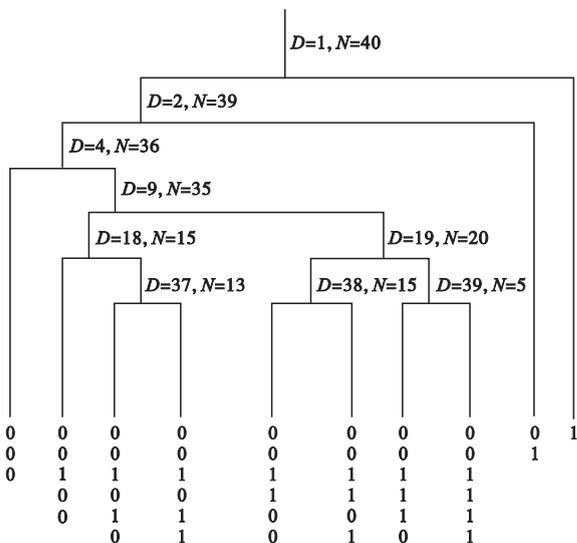


图2 TWINSpan 层次划分结果

Fig.2 Hierarchical results of TWINSpan

表 3 三种方法分类结果的方差比较

Table 3 Comparison of results-variance of three methods

组号	优势种分类法			组号	TWINSPAN			组号	UPGMA		
	Ri	lgB	10000×Si		Ri	lgB	10000×Si		Ri	lgB	10000×Si
1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
2	12.5	3.3	7.0	2	18.0	6.1	0.6	2	0	0	0
3	0	0	0	3	14.2	5.4	5.9	3	544.5	5.7	5.7
4	30.3	5.5	5.7	4	36.7	5.9	15.7	4	24.5	5.6	11.6
5	0	0	0	5	62.7	4.2	2.3	5	18	4.4	9.9
6	0	0	0	6	126.7	5.1	7.4	6	0	0	0
7	18	4.4	9.9	7	156.3	5.4	6.8	7	21	5.1	7.6
8	4.3	4.2	2.0	8	162.0	4.1	0.4	8	24.5	4.4	16.2
9	69.3	3.2	4.4	9	316.3	5.4	3.2	9	177.5	4.9	9.8
10	0	0	0	10	0	0	0	10	30.3	5.5	5.6
11	64.3	4.8	13.7	-	0	0	0	11	4.3	4.2	2.0
12	24.5	4.4	16.2	-	0	0	0	-	0	0	0
13	544.5	5.7	5.6	-	0	0	0	-	0	0	0
14	24.5	5.6	11.6	-	0	0	0	-	0	0	0
15	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0
16	202.0	5.1	14.5	-	0	0	0	-	0	0	0
方差和	994.2	46.2	90.6	方差和	892.9	41.6	42.3	方差和	844.6	39.8	68.4

Ri 代表各组样点物种丰富度的方差;lgB 代表各组地面总生物量方差的以 10 为底的对数值;10000×Si 代表放大 10000 倍之后的平均相似性系数的方差。如果分组内只有一个样点,那么 Ri、lgB、10000×Si 的值均记为 0。

可以判断群落生长的环境,还能根据优势物种大致判断某一地区的植物区系特征。因此,优势种分类法所带来的信息不仅是群落的代表性物种,更暗示着气候背景下可能存在的典型群落类型。笔者认为,优势种分类法至少在群系和群丛水平的划分上依然是一种无法替代的方法。

然而,优势种分类法确实夸大了优势物种的作用从而忽略了其他物种在群落中的作用,优势种相同的组内物种组成差异仍然较大(表 3)。由于物种的地理分布范围差异很大,不同物种存在交叉分布,同一物种的数量比例变动很大,机械地按照重要值确定优势种,并以此来系统划分群落类型,并非完美的方法(宋永昌,2011)。以本研究实地调查的结果为例,麻花头(*Serratula centauroides*)和星毛委陵菜为优势种的群系类型在《中华人民共和国植被图(1:100万)》、《内蒙古植被》以及《中国呼伦贝尔草地》等现有文献的植被分类系统中没有记载或未正式列入。麻花头群落是羊草-贝加尔针茅-杂类草草甸草原的自然旱化类型,星毛委陵菜群落则是过度放牧形成的退化类型。这些现象说明受自然环境变化和人为活动的影响,群落优势种会发生变化,这就可能导致很多未记载的优势种出现,对现有植被分类系统造成混乱。

TWINSPAN 法在植物群落分类中的显著优势在于能从样点和物种 2 个维度来分析群落的差异,它

的这种优势和对应分析有着很大相似性,即研究物种和样点之间的对应关系。只不过 TWINSPAN 法的结果用二维双向矩阵展示,而 CCA、DCA 等用 2 个排序轴组成的坐标平面来展示。但是 TWINSPAN 法的操作难度远高于 CCA、DCA,后者已经有非常成熟的软件(比如 Canoco)或者软件包(比如 Vegan)进行计算和结果输出。TWINSPAN 程序要求人为设定划分层次、分组的容量、不参与分析的植物种类和样方、设定样方的权重等众多指标,而且无法输出层次结构图,结构图需要根据计算结果人工绘制。虽然计算时可以选择默认参数,但是只要改变这些参数,最终的分类结果就会发生很大变化。目前已有学者就 TWINSPAN 的缺点对算法进行了改进,比如取消了分组数量结果为 2 的幂次方的限制,可以提前设定分组的数量(Roleček *et al.*,2009)。实际上,一般的研究者难以选择合适的参数以获得理想的结果。

UPGMA 算法有很多的软件支持(比如 R 语言、MEGA、SAS 软件),其聚类簇的划分可以参考融合水平值,但是划分的位置并不唯一(图 3)。如前文分析,40 个样点有 3 种可能的划分方法,但是每种方案的优劣无从评价,只能根据研究者自身的经验和需要进行选择。虽然 UPGMA 法精确地划分聚类簇存在一定困难,但是这种方法的分类结果具有很好的层次性,能够定量地描述不同分组的距离。而且在划分的原理上 UPGMA 法考虑到不同分组内所

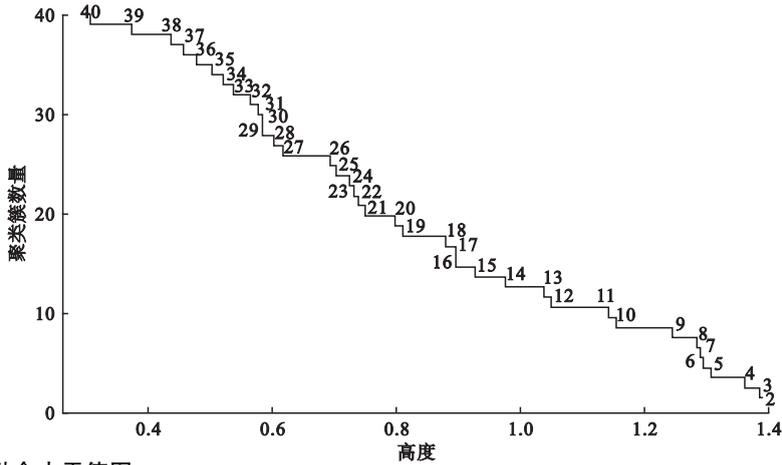


图3 基于UPGMA的融合水平值图

Fig.3 Fusion level value based on UPGMA

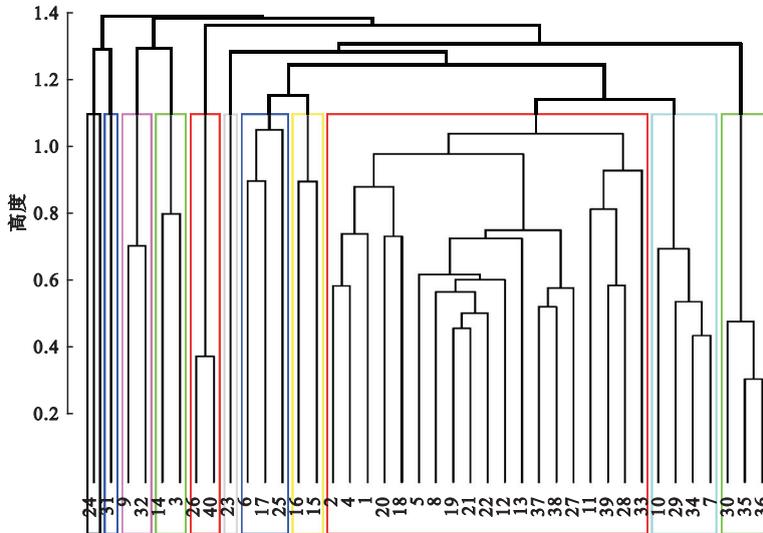


图4 UPGMA 分组结果

Fig.4 Results of UPGMA

有对象之间的平均距离,这是优势种分类法和 TWINSpan 法无法实现的。优势种分类法只考虑到群落优势种,没有考虑到其他物种。TWINSpan 法虽然能基于指示物种划分类群,但没有考虑非指示物种在群落分类中的作用,而且无法计算和显示样点之间的距离系数。

但是 UPGMA 法本身也有一些不足。在系统发育分析中,当基因序列输入的顺序改变时,UPGMA 的树形图就会发生变化(徐立业等,2007),这种情况在植被群落分析中未见报道。此外,有的研究者对标准的 UPGMA 计算公式参数做出部分调整后得到灵活型 UPGMA 算法,改进后的算法比标准算法得到的分类结果更好(Belbin *et al.*,1993)。

3.2 方法的选择

群落数量分类经过几十年的发展,方法繁多

(张金屯,2011)。但是植被分类并不能完全依靠数量分类方法,目前人们还无法利用这种方法建立一套从低级到高级的植被分类体系(宋永昌,2011)。而在群系或者群丛等层次使用数量分类方法的效果可能较好,高层次的划分需要结合定性的方法。定性和定量相结合来进行植被分类是必要的,美国国家植被分类系统就采用了这种思路(Grossman *et al.*,1998)。从本文对 3 种群落分类方法的实际使用来看,没有一种绝对客观的方法。优势种分类法取决于重要值计算指标的选择;TWINSpan 法不仅取决于数据的类型,而且还取决于相关参数的设置;UPGMA 法的结果取决于裁剪的水平。不同方法分类结果的差异是方法本身和人为选择共同造成的。

对于跨植被型和地理区域的大范围野外调查,优势种分类法是一种较合适的方法(Whittaker,

1962)。对于特定区域、植被型的植被分类而言,只使用优势种分类法并非最好的方案,采用 UPGMA 法和优势种分类相结合方式可以细化植被分类结果。此外,优势种可以方便地进行群落命名,而 UPGMA 法可以对所有群落进行更加系统的划分。但是,优势种分类法和 UPGMA 法对于特有物种或者稀有物种的分布和保护来说并没有太多的指导意义,因为优势种分类法容易忽略其他非优势种,UPGMA 法的结果不能显示具体物种在树形图中的位置,这时 TWINSpan 法是最好的选择。TWINSpan 法的双向分类矩阵可以清楚地显示某个物种在所有样方中的分布情况,如果结合样方的环境数据分析,便能掌握稀有物种生境的特征,从而为其栖息地的保护和种群的保育提供重要的信息。

不管使用哪种方法,方法的选择都取决于研究目的。优势种分类法的生态学意义在于能够反映物种自身的竞争能力和生长优势的度量,特定优势物种也能反映特定的生长环境,比如碱蓬群落多生长于盐碱地。TWINSpan 法的生态学意义在于反映物种对环境的适应。当沿着一定的梯度取样时, TWINSpan 法能将植物连续变化的分布趋势显现出来。UPGMA 法难以赋予明确的生态学意义,这是一种通用的方法,并不针对特定领域,所以能被广泛应用。

参考文献

曹伟,李岩,王树良,等. 2007. 东北阔叶红松林群落类型划分及物种多样性. 应用生态学报, **18**(11): 2406-2411.

曾绮微,李海生,陈桂珠,等. 2007. 香港灌丛植被的数量分类与环境关系分析. 环境科学研究, **20**(5): 45-49.

陈佐忠,王艳芬,汪诗平,等. 2002. 中国草地生态系统分类初步研究. 草地学报, **10**(2): 81-86.

戴旭. 1980. 呼伦贝尔草原土地类型的初步探究. 地理学报, **35**(1): 33-47.

胡志超,李政海,周延龄,等. 2014. 呼伦贝尔草原退化分级评价及时空格局分析. 中国草地学报, **36**(5): 12-17.

秦朋遥,杨会娟,蒋凤玲,等. 2016. 河北塞罕坝保护区天然植物群落数量分类. 应用生态学报, **27**(5): 1383-1392.

宋永昌. 2011. 对中国植被分类系统的认知和建议. 植物生态学报, **35**(8): 882-892.

王育松,上官铁梁. 2010. 关于重要值计算方法的若干问题. 山西大学学报:自然科学版, **33**(2): 312-316.

温光远,李治基,李信贤,等. 2014. 广西植被类型及其分类

系统. 广西科学, **21**(5): 484-513.

徐立业,李玉. 2007. UPGMA 树的不惟一性问题及其解决方法. 生物信息学, **5**(4): 160-162.

阳含熙,卢泽愚. 1981. 植物生态学的数量分类方法. 北京: 科学出版社.

杨文才,吴新宏,石红霄. 2010. 基于 TWINSpan 分类的三江源区称多县高寒草甸退化研究. 甘肃农业大学学报, **45**(6): 139-143.

张金屯. 1994. 模糊 C-均值聚类和 TWINSpan 分类的比较研究. 武汉植物学研究, **12**(1): 11-16.

张金屯. 2004. 数量生态学. 北京: 科学出版社.

张金屯. 2011. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社.

张文静,张钦弟,王晶,等. 2015. 多元回归树与双向指示种分析在群落分类中的应用比较. 植物生态学报, **39**(6): 586-592.

中国呼伦贝尔草地编委会. 1992. 中国呼伦贝尔草地. 长春: 吉林科学技术出版社.

中国科学院内蒙古宁夏综合考察队. 1985. 内蒙古植被. 北京: 科学出版社.

中国科学院中国植被图编委会. 2007. 中华人民共和国植被图(1:100万). 北京: 科学出版社.

中国植被编辑委员会(吴征镒). 1980. 中国植被. 北京: 科学出版社.

Belbin L, McDonald C. 1993. Comparing three classification strategies for use in ecology. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 341-348.

Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2014. Numerical Ecology with R. New York: Springer.

Enright NJ 1989. Heathland vegetation of the spirits bay area, far northern New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **12**: 63-75.

Greer GK, Lloyd RM, McCarthy BC. 1997. Factors influencing the distribution of pteridophytes in a southeastern Ohio hardwood forest. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **124**: 11-21.

Grossman DH, Faber-Langendoen D, Weakley AS, et al. 1998. International Classification of Ecological Communities: Terrestrial Vegetation of the United States. Volume I. The National Vegetation Classification System: Development, Status, and Applications. Arlington, Virginia, USA: The Nature Conservancy.

Hill MO, Bunce RG, Shaw MW. 1975. Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. *Journal of Ecology*, **63**: 597-613.

Hill MO, Šmilauer P. 2005. TWINSpan for Windows version 2.3. Centre for Ecology & Hydrology and University of South Bohemia, České Budějovice.

- Legendre P, Legendre L. 2012. Numerical Ecology (3rd edition). Oxford: Elsevier.
- Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, *et al.* 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, **19**, DOI: 10.1111/avsc.12257.
- Roleček J, Tichý L, Zelený D, *et al.* 2009. Modified TWINS-PAN classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, **20**: 596–602.
- Sciandrello S, Tomaselli G, Minissale P. 2015. The role of natural vegetation in the analysis of the spatio-temporal changes of coastal dune system: A case study in Sicily. *Journal of Coastal Conservation*, **19**: 199–212.
- Sneath PHA, Sokal RR. 1973. Numerical Taxonomy. San Francisco: Freeman.
- Whittaker RH. 1962. Classification of natural communities. *The Botanical Review*, **28**: 1–239.
- Zhang JT, Dong YR. 2010. Factors affecting species diversity of plant communities and the restoration process in the loess area of China. *Ecological Engineering*, **36**: 345–350.
-
- 作者简介** 杨筑筑,男,1990年生,硕士研究生,主要从事植被生态学和生态系统生态学研究。E-mail: 568711970@qq.com
- 责任编辑** 魏中青
-