

法瑞学派的发展历史及其对当代植被生态学的影响

张健 宋坤 宋永昌*

华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241

摘要 法瑞学派也称Braun-Blanquet学派, 盛行于欧洲大陆, 也是当今全球植被科学的一个重要学派。该文对这一学派的发展历史、植被科学理论和野外实践, 以及群落分类系统做了简要介绍。法瑞学派的发展可分为开创(1910–1943年)、发展(1945–1980年)、分化(1980–1990年)和融合(1990年至今)四个时期。法瑞学派重视野外实践, 强调植物群落内的相互关系和动态发展, 强调植物群落主要属性是物种组成, 以及特征种(或鉴别种)在群落分类和评价环境中的重要作用; 制定了一套详细的野外调查方法和样地归类的程序; 建立了以“群丛”为基本等级的一个自下而上、严谨的、正规的植被分类体系; 具有理论上的兼容性和技术上的开放性等优点。这些都为当代植被生态学的发展奠定了坚实的基础。同时, 法瑞学派在特征种界定、群丛定义、样地数据集成与转换、与生态外貌系统连接等方面存在一些尚需改进的地方。最后, 该文概述了法瑞学派在中国的发展历史与现状, 以及目前在中国植被研究中所能发挥的作用。

关键词 布朗-布朗喀学派; 植物社会学; 群丛; 植被分类; 群落动态; 特征种

张健, 宋坤, 宋永昌 (2020). 法瑞学派的发展历史及其对当代植被生态学的影响. 植物生态学报, 44, 699–714. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0054

History of French-Swiss School of phytosociology and its influences on modern vegetation ecology

ZHANG Jian, SONG Kun, and SONG Yong-Chang*

Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai Key Lab for Urban Ecological Process and Eco-Restoration, Shanghai 200241, China

Abstract

Aims The French-Swiss School of phytosociology, also known as the Braun-Blanquet School, is prevalent in Europe and is one of the most influential schools in vegetation science. Here we gave a short introduction of the history of the French-Swiss School, its fundamental theory and the field practice. The development of the school can be divided into four periods: establishment (1910–1943), development (1945–1980), transition (1980–1990), and integration (1990–). The school gives emphasis on the importance of field practice, species interactions and community dynamics, and the critical role of character species or diagnostic species in vegetation studies. The school also emphasizes that the main attribute of plant community is species composition, and has developed a detailed workflow of field inventory and vegetation classification. Using the association as the basic unit, it builds a rigorous and formal system for vegetation classification. And the school has the strong compatibility in theory and technique. All these advantages are served as the basis of the development of current vegetation ecology. In addition, we identified several improvements needed or challenges of the school, including the definition of character species and association, data integration and transformation, and the linkage with eco-physiognomic vegetation classification. Finally, we gave a short introduction to the history of the French-Swiss School in China, and discussed its potential to elevate the current vegetation research in China.

Key words Braun-Blanquet School; phytosociology; association; vegetation classification; community dynamics; character species

Zhang J, Song K, Song YC (2020). History of French-Swiss School of phytosociology and its influences on modern vegetation ecology. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 699–714. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0054

研究植被的科学多被称为“植被生态学”，在我国也曾称“植物群落学”(Phytocoenology)或“地植物学”(Geobotany)，它是19世纪中叶从植物地理学中分化出来的，经过A. R. H. Grisebach (1814–1879)、J. E. B. Warming (1841–1924)、A. F. W. Schimper (1856–1901)等一大批人的努力和推动，涌现出许多年青人，在自己的国家和邻近地区开展植被研究，形成了各具特色的学派，如：瑞典学派、法瑞学派、英美学派、苏俄学派等。对我国植被研究影响最大的是英美学派和苏俄学派，虽然国人很早就对法瑞学派有所接触，但除教科书有些简介外，知之者不多。当前我国正在编撰《中国植被志》，推动新一轮的植被调研，因此了解国际上的植被研究动态，吸纳各家之长，就显得很有必要。当今植被科学研究中重要学派之一的法瑞学派，不仅盛行于欧洲，而且影响遍及全球，本文参考近期两篇介绍该学派的论文(Dierschke, 1999; Guarino *et al.*, 2018)，结合作者学习经历心得对该学派的发展历史和现状做一概括介绍。

1 法瑞学派的历史

1.1 法瑞学派的开创与建立(1910–1943年)

法瑞学派(French-Swiss School)又称布朗-布朗喀学派(Braun-Blanquet School)，也称植物社会学学派(Phytosociological School)。这个学派形成初期有两个中心，一在瑞士苏黎世(Zürich)大学，代表人物是C. Schröter，另一在法国蒙彼利耶(Montpellier)大学，代表人物是C. Flahaut，他们都倾心于阿尔卑斯山高山植物地理学研究，因此又称“苏黎世-蒙彼利耶学派”(Zürich-Montpellier School)。他们在1910年第三届布鲁塞尔国际植物学大会上宣读题为《植物地理学名词——报道和建议》的报告，初次提出“群丛”(Association)的定义，把区系组成的一致性作为确定植被单位的根据，奠定了法瑞学派的基本思想(图1)。

J. Braun-Blanquet是Schröter和Flahaut的学生，他继承老师的观点，于1915年完成一篇关于法国Cevennes植被研究的博士论文(Braun-Blanquet, 1915)，在这篇论文中鲜明地提出了区系组成一致性的优先原则，以及特征种(Character species)、群丛(Association)、亚群丛(Subassociation)、地理宗(Geographische Rasse)、高地型(Höhenform)、群丛

组(Association Group)等概念。1928年他出版了著作《植物社会学——植被科学的基础》(Braun-Blanquet, 1928)，把这个学派的研究成果进行了全面总结，该书体系完整，理论和方法兼备，建立了从群落纲(class)-群落目(order)-群团(alliance)-群丛(association)-亚群丛(subassociation)-群丛相(phase)的等级分类系统。该书两次再版(Braun-Blanquet, 1951, 1964)，1932年出版英文本，影响深远，为统一的法瑞学派的形成奠定了基础。1929–1930年，Braun-Blanquet及其同事在蒙彼利耶创建了“国际地中海和高山地植物学研究所”(Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, SIGMA)，这里很快成为国际合作研究中心，1933年出版刊物《Prodromus der Pflanzengesellschaften》(植物群落通报)，到1940年共发行6期，影响深远，他们的观点也称为“SIGMA主义”(李永宏, 1991)。

20世纪40年代中期，Braun-Blanquet学派在欧洲大陆非常活跃，涌现出一大批植物社会学者，例如瑞士的W. Koch和M. Moor，法国的E. Issler和R. Molinier，西班牙的O. de Bolós和S. Rivas-Goday，葡萄牙的A. R. Pinto da Silva，意大利的V. Giacomini，荷兰的J. Vlieger和V. Westhoff，德国的E. Oberdorfer、R. Tüxen和W. Libbert，奥地利的E. Aichinger和H. Wagner，捷克斯洛伐克的J. Klika和P. Sillinger，波兰的B. Pawłowski和W. Szafer，匈牙利的R. Soó和B. Zólyomi，南斯拉夫的I. Horvat和S. Horvatić等(Guarino *et al.*, 2018)。在1935年阿姆斯特丹举办的国际植物学大会上，“群丛”最终成为Braun-Blanquet系统的基本单位。1939年成立“国际植物社会学学会”，由波兰W. Szafer任主席，德国R. Tüxen任秘书长。这一时期完成了许多地方植被的调查和汇编，如：德国西北部植物群落(包括4群落纲，29群落目，41群团，94群丛)(Tüxen, 1937)；中欧群落的高等级分类(包括20群落纲，32群落目，55群团，7亚群团)等(Braun-Blanquet & Tüxen, 1943)。

1.2 法瑞学派的发展与壮大(1945–1980年)

二次世界大战使各国植被研究的联系一度中断，战后才重新恢复，当时西德的R. Tüxen做出了杰出的贡献，他积极地与法国的Braun-Blanquet、瑞士的W. Koch、荷兰的W. C. de Leeuw等组织交流合作。他们于1948年创办了学术期刊《Vegetatio》(1997年更名为《Plant Ecology》)，宣传植被科学。这期间

Tüxen在他的家乡施托尔策瑙(Stolzenau)建立了“植被制图中心”,为德国以及其他国家植物社会学者开展单独或联合研究提供了良好的平台和有力的支持,促进了一大批学者的成长,如: K. Buchwald、W. H. Diemont、H. Ellenberg、U. Eskuche、R. Knapp、W. Lohmeyer、K. Meisel、E. Preising、H. Wagner、H. Zeidlereng、A. Miyawaki等;出版了一大批论文和专著,深刻影响着群落分类和系统的研究。这一时期这个中心产出许多研究成果,德国成为法瑞学派的研究中心。这个中心还创建了一个巨大的植物社会学数据库,以此为基础编辑出版系列丛书《Bibliographia Phytosociologica Syntaxonomica》(植物社会学群落分类文献)(1971–1986年,出版38卷),刊登许多文献评述;1970年发行《Prodromus der Europäischen Pflanzengesellschaften》(欧洲植物群落通报)(直到1981年,出版4卷)(Dierschke, 1999)(图1)。

1954年在巴黎举办的国际植物学大会上重新成立了“国际植被协会”(Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, IVV),主席是de Leeuw,秘书长是Tüxen。从1956年开始直到1981年,每年的年会都在施托尔策瑙举行。

1.3 法瑞学派的分化与转型(1980–1990年)

法瑞学派在欧洲发展的过程中,由于文化背景和语言的差异,以及方法的应用上的一些不同,在欧洲产生了若干个研究中心,或称分支学派(Guarino *et al.*, 2018)。诸如:北德研究中心、南德研究中心、东德研究中心、西南欧研究中心、东欧研究中心、捷克斯洛伐克研究中心、俄罗斯-乌克兰研究中心、北欧研究中心(详见附录1)。

北德研究中心:代表人物R. Tüxen。二战后法瑞学派的一个中心,研究重点为群落分类与制图。该中心深刻影响了日本植被研究(代表人物宫胁昭(Akira Miyawaki))。中心出版的综合著作有:《Die Pflanzengesellschaften Deutschlands》(德国植物群落)(Pott, 1992, 1995),《Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands》(德国植物群落概述)(Dierschke, 1996);《Vegetation mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht》(中欧和阿尔卑斯植被的生态、动态和历史)(Ellenberg, 1996),以及《De Vegetatie van Nederland》(荷兰植被)(Schaminee *et al.*, 1995)。

南德研究中心:代表人物E. Oberdörfer。研究重点是中欧植被分类,颇具权威,中心出版的综合著作有:《Süddeutsche Pflanzengesellschaften》(德国南部植物群落)(Oberdörfer, 1957, 1977)。该中心促进了智利和玻利维亚植物社会学研究。

东德研究中心:代表人物A. Scamoni和H. Passarge。位于埃伯斯瓦尔德(Eberswalde),因国际政治几十年与欧洲其他国家隔绝,但有力地推动了苏联和蒙古植被分类研究。后来这个研究中心转至哈雷(Halle)(代表人物:R. Schubert, W. Hilbig等)。中心出版的综合著作有:《Gedanken zu einer natürlichen Ordnung der Waldgesellschaften》(森林群落自然排序的思考)(Scamoni & Passarge, 1959),《Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Mittel》(东德和中德植物群落)(Schubert *et al.*, 1995)。

西南欧研究中心:代表人物包括法国的J. M. Géhu,西班牙的S. Rivas-Martínez,意大利的E. Biondi、C. Blasi和F. Pedrotti,奥地利的L. Mucina和G. Grabherr,葡萄牙的M. F. Lousã。研究重点是群落动态演替,其影响可及北非、美国和拉丁美洲等地。中心出版的综合著作和文章有:《Reflexions sur les fondements syntaxonomiques nécessaires à une synthèse des végétations à l'échelle du continent européen et esquisse d'un synsystème dans l'optique de la phyto-sociologie Braun-Blanqueto-Tüxennienne》(法国植被群落分类系统)(Géhu, 1992),《European vegetation survey: current state of some national programmes》(奥地利植物群落)(Mucina *et al.*, 1993),《The higher vegetation units of the Alps》(阿尔卑斯山植被高级单位)(Theurillat *et al.*, 1995),《Checklist of the high syntaxa of Spain and continental Portugal (Iberian Peninsula, Balearic and Canary Islands)》(西班牙和葡萄牙高级群落类型表)(Rivas-Martínez *et al.*, 1998),《Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level》(西班牙维管束植物群落和群丛表)(Rivas-Martínez *et al.*, 2001)。

东欧研究中心:代表人物包括匈牙利的R. Soó、B. Zólyomi,罗马尼亚的G. Coldea以及南斯拉夫的I. Horvat,他们的影响达到古巴。中心出版的综合著作有:《An annotated checklist of the Hungarian plant communities I. The non-forest vegetation》(匈牙利

利植物群落表)(Borhidi, 1996), 《Les associations végétales de Roumanie》(罗马尼亚的群丛)(Coldea, 1997)等。

捷克斯洛伐克研究中心: 代表人物J. Klika和J. Moravec。现在是布尔诺(Brno)研究中心(代表人物M. Chytrý), 它是当今最具影响力的植被分类中心之一。中心出版的综合著作有: 《Vegetácia Slovenska. Rastlinne spolocenstvá Slovenska. 1》(斯洛伐克植被)(Valachovic *et al.*, 1995), 《Přehled vegetace České republiky. Svazek 1. Acidofilní doubravy》(捷克共和国植被调查)(Moravec, 1998)。

俄罗斯-乌克兰研究中心: 代表人物B. M. Mirkin、K. O. Korotkov和V. V. Korzhenevsky。苏联曾是苏俄学派(植被科学四大主要学派之一)的中心, 苏联解体后, 作为法瑞学派分支之一的俄罗斯-乌克兰研究中心迅速发展, 成为当今最活跃的一个研究中心。研究中心出版的综合著作有: 《The USSR Vegetation Syntaxa Prodromus》(苏联植物群落通报)(Korotkov *et al.*, 1991), 《The Syntaxonomy of Vegetation of the Ukraine》(乌克兰植被)(Solomakha, 1996)。

北欧研究中心: 代表人物E. van der Maarel、M. H. Losvik、L. Hämet-Ahti。曾称北欧学派(植被科学四大主要学派之一), 包括乌普萨拉学派、瑞典学派、斯堪的纳维亚学派, 以及波罗的海学派等(Trass & Malmer, 1978)。它在国际上影响很大, 提出的许多概念, 至今仍在植被研究中应用, 最具学派特色的是与法瑞学派不同的“群丛”概念。后经协调同意把该学派的“群丛”改称“基群丛”(Sociation), 而把法瑞学派的“群丛”作为群落分类的基本单位, 这样北欧学派成为法瑞学派的一个分支。综合著作有: 《Vegetation Nordeuropas》(北欧植被)(Dierßen, 1996)。

以上各个研究中心, 虽然各有特色, 但对植物社会学的理解和基本概念方面是与法瑞学派传统一致的。

20世纪80年代, 为了适应植被科学在世界各地的发展和研究范围不断扩大, 以德语为会议语言的IVV转变为以英语为会议语言的“国际植被学会”(International Association for Vegetation Science, IAVS), 1982年的年会在布拉格举行, 此后年会轮流在不同国家和地区召开, 研讨主题不再局限于植被

分类。1992年的年会曾在上海举行, 主题是“应用植被生态学”, 会后出版了论文集《Applied Vegetation Ecology》(Song *et al.*, 1994)。

IAVS年会从施托尔策璠转到不同国家和地区后, 德国一些植物社会学爱好者1987年在施托尔策璠成立了“莱因霍德·涂克森协会”(Reinhold-Tüxen Gesellschaft), 每年2月底开会讨论有关群落分类问题(<https://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de>)。林特尔恩市(Rinteln)为了奖励在群落分类学研究中有所贡献的学者, 设立了“莱因霍德·涂克森奖”(Dierschke, 1999)。

1.4 法瑞学派的融合与创新(1990年至今)

20世纪90年代开始, 欧洲各植物社会学分支逐渐融合, 1988年在弗拉斯卡蒂(Frascati)举行的IAVS讨论会上, 接受S. Pignatti的倡议, 讨论设立一个把视野集中在全欧植被纲要的国际工作组。1990年在华沙(Warschau)和1991年在埃格(Eger)召开的IAVS年会上, 专题讨论了欧洲植被分类, 会后于1992年在罗马举行了一次有15个国家代表参加的专题讨论会, 成立了欧洲植被研究工作组(European Vegetation Survey, EVS) (<http://euroveg.org>) (Dierschke, 1992; Mucina *et al.*, 1993)。EVS的主要目标包括: (1)支持国家的和泛欧洲的植被研究; (2)促进植被研究数据处理及相关数据库的统一标准; (3)通过会议交流、国际合作、软件开发、数据共享等以促进植被科学的发展。到了1995年该会议已有25个国家代表参加, 期间设立了“欧洲植被分类委员会”(European Vegetation Classification Committee, EVCC), 以便更多的个人参与决策过程, 改进收集和传递信息的进程, 在决策和判断分类有效性方面开展合作。它的成立具有标志性意义(Guarino *et al.*, 2018), 促使植被研究的各学派之间的交流沟通加强, 分歧不断缩小, 融合逐渐增强。

在过去20多年中, 在欧洲环境署的支持下, 通过许多植被科学家的泛欧合作, 取得了许多重要成果(图1), 其中包括: 建立了“欧洲植被目录”(EuroVegChecklist)(<https://www.synbiosys.alterra.nl/evc>); 初步完成了欧洲综合群落分类方案(Mucina, 1997; Rodwell *et al.*, 2002), 以此为依据, 最近出版了新版欧洲植被(包括维管束植物、苔藓、地衣和藻类植物群落)区系等级分类系统(Mucina *et al.*, 2016), 这是建立统一的欧洲分类体系的一项很好的尝试;

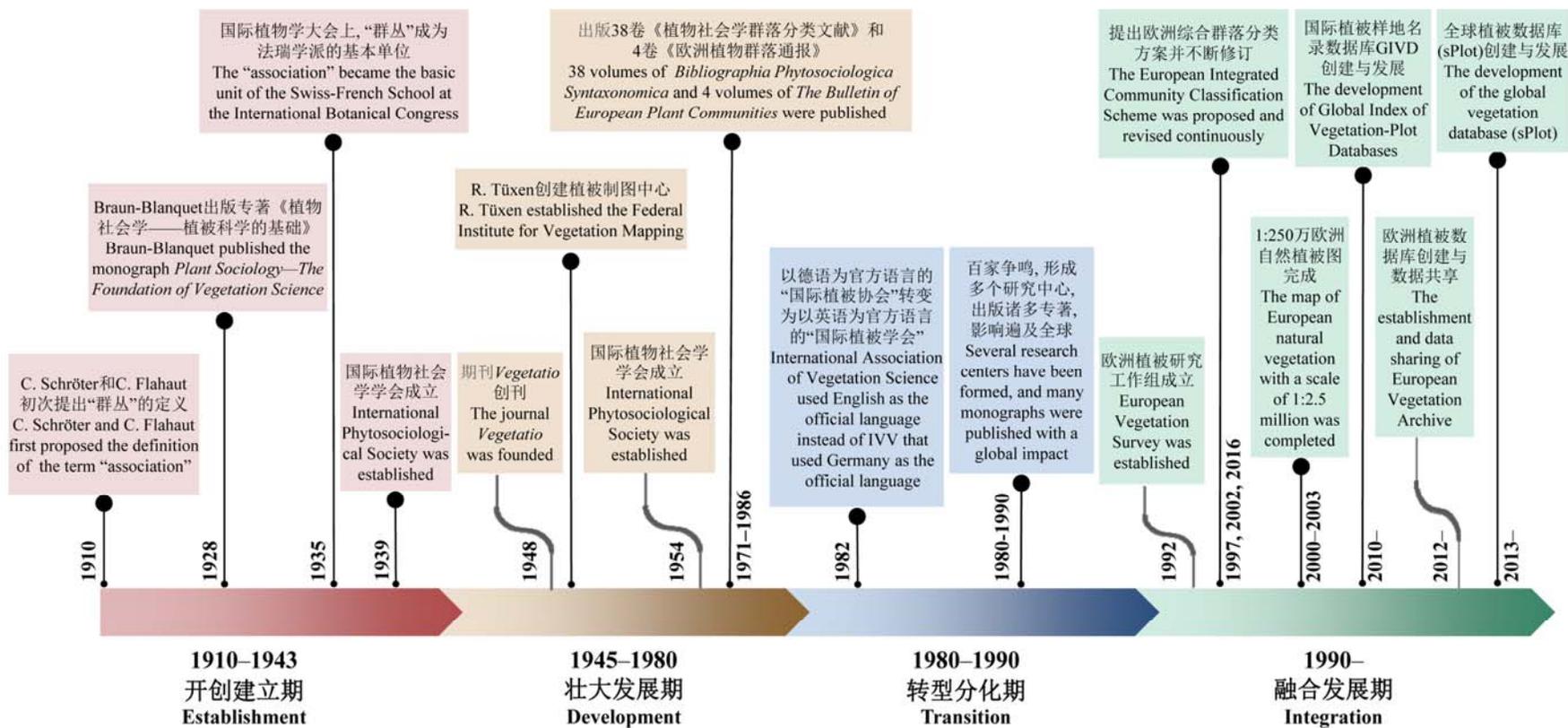


图1 法瑞学派发展历史简表。

Fig. 1 History of the French-Swiss School of Phytosociology.

出版了比例为1:250万的欧洲自然植被图(Bohn *et al.*, 2000–2003); 建立存放历史植被样地数据的欧洲植被数据库(European Vegetation Archive, EVA)。EVA项目于2012年启动, 2014年其数据可用于科研工作, 截止到2019年3月, 共收集了来自84个数据集的165万多个样地的数据(Rodwell *et al.*, 1995; Chytrý *et al.*, 2016)。EVA在建立后几年的时间内, 通过与国际植被样地名录数据库(Global Index of Vegetation-Plot Databases, GIVD), 全球植被数据库(sPlot)(Bruehlheide *et al.*, 2019)和全球植物性状数据库(TRY)(Kattge *et al.*, 2020)的深入合作, 已开展了很多有影响力的研究工作, 内容涉及植被分类、生物多样性与宏生态学(macroecology)、群落动态、生物入侵以及气候变化等领域(<http://euroveg.org/eva-database-eva-publications>)。

2 法瑞学派的基本理论

2.1 植物群落的整体性和种间关系

法瑞学派理论和方法的基础是对植物的实地观察, 认为植物在环境中并非是完全随机分布的, 由植物组成的群落受植物生活史中各方面共存关系的调节(Braun-Blanquet, 1964; Bonanomi *et al.*, 2012)。植被科学家对植物群落的研究包括五大方面: 1)群落组成结构: 包括群落种间关系、结构特征以及群落综合特征; 2)群落和环境关系: 包括与气候、土壤、地形、生物(包括人)之间的相互关系, 以及生活型和群落生态单元(synecological units); 3)群落动态: 包括群落发生发展、群落演替、植被历史等; 4)群落地理分布: 包括地理变异、海拔分异、地形系列、成带性、复合群落、群落迁移、原始群落、先锋群落、残遗群落、群落分布区等; 5)群落分类: 包括植物社会单位认定、高等级单位归并、等级单位系统化等, 它是以上四方面研究的集成(Braun-Blanquet, 1928, 1932)。由此可见法瑞学派是把植物群落看成一个整体, 群落分类是多方面研究成果的综合和提升, 但由于它们在植被分类方面的突出成就, 常导致人们以为法瑞学派只重视植被分类, 这是一种误解和误导。法瑞学派把植物群落看作是一个不断发展的整体(Pignatti & Pignatti, 2014), 群丛的概念也与当前的集合群落理论(meta-community)密切相关(Holyoak *et al.*, 2005; Jabot *et al.*, 2008)。

2.2 植物群落的主要属性是物种组成

法瑞学派认为植物群落的本质特征是其全部物种组成及其与环境的相关性, 在表达植物群落彼此间以及它们和环境间的关系方面, 采用群落的物种组成比采用任何其他特征更好, 这也是植物群落学方法用于植被分类的主要原因。群落种类特征可分为分析特征(analytic characteristics)和综合特征(synthetic characteristics)。分析特征是在对具体的群落地段进行调查描述时使用的, 又可分为定量和定性两类。前者包括: 群落组成种的多度、高度、质量、频度等; 后者包括: 成层性、生活力、聚生度以及周期性等, 在样地调查时所有这些是通过测量和观察获得的, 这些特征是群落分类的基础。综合特征是在对样地记录(群丛个体)进行综合比较时使用的, 它包括: 存在度、恒有度和确限度(fidelity)(附录2)。这些特征需要通过对许多样地记录进行综合对比时才能得到, 借助它们寻找鉴别种(diagnostic species), 以确定这些群落片段(群丛个体)是否属于同一群落单位, 以及它们之间的差异程度, 这是法瑞学派植被分类的主要依据(宋永昌, 2001, 2017; 金振洲, 2009)。

2.3 特征种在认定群落组成和指示环境中的重要作用

在群落的种类组成中, 总有一些种对某一特定环境比其他种表现得更加敏感, 这就使得人们有可能利用这些生态关系上具有明显指示性的植物种进行群落分类和对环境的评价。这些种统称为鉴别种, 其中包括特征种、区别种(differential species)和恒有伴生种(constant companions)。特征种是法瑞学派群落分类的核心, 按照Braun-Blanquet的概念, 特征种的确限度必须在3级以上, 即: 那些种完全或几乎完全局限于某一群落中(确限度5); 最常见于某一群落中, 但也见于其他群落中(确限度4); 在若干群落中能或多或少生长, 但在某一群落中生长最旺盛或作为优势种(确限度3)(Braun-Blanquet, 1925)。研究者可以利用特征种组合所能诊断群落的范围, 建立一整套从低级到高级的分类系统。

2.4 确定以“群丛”为群落分类的基本单位

法瑞学派将群丛定义为“一个具有一定的区系组成的植物群落, 具有一定的外貌, 并生长在一致的生态条件中”(Flahault & Schröter, 1910), 或“一个植物区系成分上一致的植物群落, 它与外界因子或

多或少处于平衡之中, 并通过为该群丛所特有的特征种的存在, 显示出生态上的独立性” (Braun-Blanquet, 1915, 1921)。群丛必须由其特征种的存在来确定, 因此没有特征种就不能认为是一个群丛, 而不管其优势种是否相同。此外, Du Rietz (1923)也曾给“群丛”定义为: “群丛是种类组成的聚合, 它在自然界中经常重复出现, 并以一些绝不会缺失的种(恒有种)为核心, 表现出一定的定量关系; 这种聚合照理与其他种类聚合边界明显, 即相比较时, 很少或完全没有中间的种类聚合存在”; 此后又进一步指出“群丛是由层的优势种所决定” (Du Rietz, 1930, 1936)。这代表的是乌普萨拉学派的观点, 这种关于群丛具有明显边界, 以及群丛是由各层优势种决定的观点受到许多批评。1935年在阿姆斯特丹国际植物学大会上, 乌普萨拉学派和法瑞学派展开激烈争论, 最后折中, 同意把乌普萨拉学派各层优势种的“群丛”改称“基群丛” (Sociation), 把法瑞学派以特征种和鉴别种识别的“群丛”作为群落分类的基本单位。

2.5 重视群落的时空动态及其与环境的关系

法瑞学派认为: 植物社会学除了植被分类之外, 另一基本目的是研究植被的时空变化及其与环境间的关系。从第一版《植物社会学》开始, 就有大量篇幅阐述群落与环境关系以及群落动态, 两者篇幅占全书的80%, 而群落地理学和群落分类学的篇幅不到1% (Braun-Blanquet, 1932)。描述和量化空间植被变化的工具是制图, 第一份植物社会学地图是由 Braun-Blanquet 在法国南部制作的 (Küchler, 1953), 到了 Tüxen 时代, 在群落分类基础上进行的植被制图直接为土地利用和农林业生产服务。确定植被随时间变化的方法是长期监测, 以往这种植被动态研究的方法并没有得到广泛应用, 但是近年来由于地理信息系统和遥感技术等的应用, 植被制图得到了很大重视, 因为它对评估人类对自然生态系统的影响至关重要。

2.6 理论上的兼容性和技术上的开放性

由于对群落本质特征的上述认知, 在关于群落的“整体性” (holistic) 和“独立性” (individual) 的争论中, 法瑞学派既承认植物种分布上的差异, 又强调种间相互作用导致的群落不连续性, 认为群落在一定程度上是客观存在的, 是可以进行分类的。虽然他们将群落分类的基本单位“群丛”比拟为物种分类

的基本单位“种”, 但声称群落分类和物种分类是不同的, 一份标本可以确定一个种, 但一份样地记录并不能确定一个“群丛”, 植物“种”的识别虽然根据花、叶形态等特征, 但在基因层面上是有区别的, 群落的分类只是依靠种类组成相似性以及与环境相关性的信息, 是以模式的概念作为理想的“相互关系的集中”, 必须通过对大量的样地资料进行相互关联特性的归纳进行分类。Braun-Blanquet 分类系统可与许多其他生境、气候、地貌等分类兼容, 该方法为植被描述、比较和分类提供了一个丰富的工具箱, 而不会对其用户强加任何假设。法瑞学派方法是一个典型的多功能系统, 并非为特定应用而设计, 它在欧洲已被广泛用于生境分类、环境监测、土地利用和自然保护等方面。

3 法瑞学派的实践

3.1 仔细研读大自然天书中“植物群落”一章

法瑞学派最初是由植物爱好者发展起来的, 特别重视野外实践, 把自然界看成一本天书, 要求人们努力地阅读“植物群落”这一章。野外调查时需仔细记录样地中全部种类组成及其生境特征, 建立起一套通过样地选择、调查、记录归类、分类标准化等一系列严格的程序 (Dierschke, 1994)。由于它获得的数据资料翔实, 因而在空间上可以追踪, 在时间上可以对比, 可为开展多尺度空间格局和时间过程的研究提供宝贵资料。只有保持 Braun-Blanquet 方法所特有的野外经验和数据分析的统一, 才能在认知植物群落中取得进一步进展 (Guarino *et al.*, 2018)。

3.2 样地选择

法瑞学派选择样地的方法是在植被分布具有一致性的地段内, 选择有代表性的典型地点设置样地。一致性, 又称均一性, 是指在群落片段内不应看到结构明显的分界线或分层的变化, 是针对一个群落片段内不同样地之间的相似性。法瑞学派选择样地的方法常被批评为主观偏见, 虽然这种样地选择是在经过实地勘察, 确定了群落类型典型状况下设置的, 并非是认定类型的直接证实, 在经验丰富的人做起来, 可以得到很有价值的结果, 然而这种方法的一个很大缺点, 就是所取得的资料虽可用于排序等分析, 但不能用于统计分析, 包括 *t* 检验、*F* 检验、相关或回归等。为了提高取样的客观性和统计的可靠性, 近几十年来, 一些研究已经采用了准随机抽

样, 随之样地记录由不同的人根据不同目的进行抽样调查, 因此样地数据集成策略变得更为重要 (Lengyel *et al.*, 2011)。

3.3 样地面积与样地内植物多盖度估测

样地面积大小必须包括群落片段内绝大部分种类, 能够反映该群落片段种类组成的主要特征, 一般以最小面积来确定, 样地面积的大小与植被类型及其地理差异有关 (Chytrý & Otýpková, 2003)。随着人们对样地大小可能影响分类结果的认识不断提高, 对不同结构的群落提出了标准样地面积 (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974; Chytrý & Otýpková, 2003; Dengler *et al.*, 2008)。

Braun-Blanquet最初推荐的样地内植物多盖度估测是五级制, 由于这个等级系统使用方便, 一直为大多数植被生态学家所采用。一些研究者认为它的级差过大, 将其修订为九级制 (Dierschke, 1994)。不管多盖度是五级制或修订的九级制估测, 只是一个等级序列, 它可以转化为准公制的百分比覆盖比例, 但是每个等级范围都不可避免地与其物种覆盖的估计存在误差 (van der Maarel, 2007)。除对样地内植物估测多盖度, 还要记录它们的群集度 (sociability), 即植物个体在群落内的聚生状况, 反映了群落内环境的差异和植物的生态生物学特性以及种间竞争状况等。必要时还要记录生活力和物候期 (宋永昌, 2001, 2017; 金振洲, 2009)。

3.4 样地的归类与分类系统建立

3.4.1 法瑞学派样地记录归类

野外调查取得大量样地记录后, 如何归并样地记录, 成了一个重要问题。这一问题与分类的统一性密切相关 (de Cáceres & Wisser, 2012)。Braun-Blanquet (1951)曾写道: “制作适当群丛表的重要性可以与全部种类鉴定相比拟, 通过群丛表的详细工作, 使得细致区系分析后所获得的有价值的低级分类单位, 成为可以被接受的和可以评价的。群丛表也是检验植物社会学家的试金石, 从表中可以看出他的研究工作是否认真和可信”。最老的归类方法是计算样地记录表的相似性, 而后是通过排表以达到划分目的。排表方法主要经历了三个阶段的变化, 从早期的手动双向表排序方法 (Ellenberg, 1956; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974; Dierschke, 1994), 到20世纪70年代兴起的基于计算机程序的排表方法 (Hill, 1979; Hill & Šmilauer, 2005), 再到最

近的基于专家系统和群落分类定义的半监督分类方法 (Bruehlheide, 1995, 1997, 2000; Tichý *et al.*, 2014)。

3.4.2 法瑞学派分类的等级系统

法瑞学派分类标准统一, 程序规范, 体系完整, 被认为是正规的群落分类系统 (Whittaker, 1978, 1985)。法瑞学派的分类采取的是由低到高逐级归并的策略, “群丛”是这个系统最核心的基本单位, 它的上级单位依次是: 群团 (Alliance)、群落目 (Order)、群落纲 (Class)。它们归并的主要依据是特征种和共同的区系特征, 并不反映群落的发生关系。随着调查范围的扩大和调查数据的增长, 人们意识到该系统等级过少, 在群团、群落目、群落纲的等级中都添加了辅助级: 亚群团 (Suballiance)、群落亚目 (Suborder)、群落亚纲 (Subclass)。群丛以下还可以划分出一些低级单位, 群丛的这种变化大约有三个方向, 即: 土壤生态的、历史地理的以及群落演替的 (宋永昌, 2001, 2017; 金振洲, 2009)。

同时, 随着全球发表的群落纲的数目不断增加, 在群落纲以上建立更高级的单位变得十分必要。Braun-Blanquet (1959)最初把群落纲归并为“植被圈” (Vegetation circle), 后来他和Tüxen采纳了Schmithüesen的建议设立了一个新的单位: “群落纲组” (Class-group) (Tüxen, 1970)。它是一些不同区域的替代群落纲的联合, 如: 欧洲栎树—欧洲水青冈群落纲 (*Quercus-Fagetea silvaticae*)、北美的栎树—美洲水青冈群落纲 (*Quercus-Fagetea grandifoliae*) 以及东亚的栎树—钝齿水青冈群落纲 (*Quercus-Fagetea crenatae*) 所组成的群落纲组 (*Quercus-Fagea*), 它是一个横向单位。此外Jakucs (1972)曾建议用“群落门” (Division) 作为群落纲以上的分类单位, 并建议用词尾“-ea”作为命名的标志。群落门是联合了一个区系区或区系省内的有关群落纲所建立的高级分类单位。它是根据群落门内普遍存在的特征分类单位划分的, 这个特征的分类单位可以是种也可以是属, 或两者兼而有之。群落门虽然不是外貌分类, 但是在实践中还是把它作为一个局限于一定地区或大陆的广泛分布的外貌单位。与此类似的还有Pignatti等 (1995)提出将植被纲 (Vegetationsklassen) 作为系统最高单位, 这样的“纲”可以覆盖较大的区域, 有自己的分布相似的特征种, 和相对统一的生态基础和结构, 也是符合区系原则的, 群落门和植被纲均属纵向单位。

3.4.3 群落分类单位的命名

为了使群落分类单位名称标准化, Braun-Blanquet于1933年首次提出命名规则, Barkman等(1976)发布第一版命名法规, 并于1986年发布第二版。在此基础上经修订, IAVS和国际植物社会学联合会(FIP)的命名委员会于2000年发布了第三版国际植物社会学命名法规(ICPN) (Weber *et al.*, 2000), 共有四部十章五十一条款。

法瑞学派群落分类把“群丛”作为分类系统的基本等级, 类似于生物分类的“种”, 命名法也采用植物分类命名法, 遵循名称的正式发表、有效发表、多余名称、异物同名、名称优先权等原则, 完全和植物惯用分类名称一样。“群丛”的命名是在一组特征种中, 选择1-2种代表植物命名, 后者是界定群丛的主要植物, 在其所属植物属名的词干上, 加入群丛专用的词尾(-etum), 最后也是定名人, 但它不需要归入或建立它所隶属的群团, 因而从群丛名称中并不能推知它隶属的上级单位, 群丛名称提供的信息较少, 也不便于系统化。

法瑞学派高级单位的命名, 对于组成结构比较简单、特征种就是优势种的群落类型, 其名称是便于理解的, 如: *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger (栎—水青冈群落纲), 它代表栎属和水青冈属占优势的夏绿落叶阔叶林; 但如果群落种类组成复杂, 主要特征种并非就是优势层的优势种, 如: *Camellietae japonicae* Miyawaki et Ohba (群落纲), 特征种是山茶(*Camellia japonica*), 它代表的却是日本以常绿栎类和栲类占优势的常绿阔叶林, 对于非本专业人员就不易理解了。再加上每一个分类等级词的专用词尾, 以及连缀词的变化, 对缺乏分类学背景的人, 命名规则的许多规范和约束是不易使用的。因此EVS在汇总欧洲植被群团时, 同时也应用了生态外貌的名称(Rodwell *et al.*, 2002), 但是他们在群团以上又按地带性植被(zonal vegetation)、带间内植被(intrazonal vegetation)、非地带性植被(azonal vegetation)加以归并(Mucina *et al.*, 2016), 这与我们所理解的植被区划类似。

4 法瑞学派面临的问题

4.1 特征种界定的问题

特征种是法瑞学派群落分类的核心, 但是当调查区域不断扩大时, 特征种的概念受到了质疑。

Mueller-Dombois和Ellenberg (1974)曾指出: 当研究范围超出它原来的区域界限时, 特征种可能失去鉴别价值。为克服这种困难, 在地理上应限制特征种鉴别的有效性, 将它们区分为: 1) 局域特征种(local character-species), 即仅限于一定的比较小的范围内有鉴别功能的种; 2) 区域性特征种(regional character-species), 在更大范围内, 如一个自然区域内有鉴别功能的种; 3) 绝对特征种(absolute character-species), 不受任何地区范围限制的具有鉴别功能的种, 多为处于极端生境、生态上非常特殊的种。这种将特征种区分为地方性的和区域性的, 有时也会造成另外一些后果, 同一个种可能在几个群落单位里出现, 另外也有一些植被类型以固定的一个种相连接, 但是并无特征种。物种的诊断价值不仅限于研究区域, 也与群落结构和生态外貌有关, 因此, 建议将特征种限制在一定分布区域内的群落高级分类单位, 使其在任何情况下能与稳定的系统相联系。例如, Weber (1998)曾指定灌木“群系特征种”的有效范围。因此需要给出特征种的确限度阈值, 重新定义特征种的有效范围。

现今植物区系快速变化, 相对比较敏感的特征种变得越来越少, 缺乏鉴别种的立地大量发现, 建议将其称之为片段群落(Brun-Hool, 1966; 宋永昌, 2017)。对于因强烈人类影响而缺乏鉴别种的片段群落, 用“演绎法”把它们作为基本群落和衍生群落纳入系统的较高等级(Kopecky & Heiny, 1971)。随着植被汇总涉及面越来越广, 人们发现一些群落找不出特征种, 对于这种群落片段, 有人建议按它们整个种类组成纳入系统之中, 附在“群丛”之旁(Oberdörfer, 1957; 宋永昌, 2017)。

由于确定特征种存在的一些问题, 近来有用鉴别种来划分群丛。但是, 由于鉴别种的定义可因不同研究者而异, 一个作者的“群丛”可能是另一个作者的“亚群丛”、“变群丛”或其他级别, 因此仅有鉴别种清单是不够的, 需要详细资料说明这些种是如何界定的(Willner, 2006; Willner *et al.*, 2009)。此外, Bergmeier等(1990)重新定义了鉴别种和区别种, 明确特征种的有效范围和基本群落的概念, 提出群丛多维次级分类的建议。

4.2 群丛定义的问题

尽管群丛是群落的基本单位, 但即使在欧洲也还没有一个被普遍接受的群丛定义。一些作者强调

特征种在定义“群丛”中的作用(Dengler *et al.*, 2005), 而另一些主张根据“社会学种组”(sociological group)定义群丛(Scamoni & Passarge, 1959; Kočí *et al.*, 2003), 还有一种趋势, 人们建议群落分类单元的认定, 是植物区系和非区系指标的结合, 一方面根据它们的植物区系组成(即足够的诊断种组), 另一方面要根据生态环境(可测量气候和土壤条件)以及进化意义(空间分布与生物地理)(Pignatti *et al.*, 1995; Willner, 2006)。此外, 人们还讨论了在群丛确定中结构特征的使用, 一些植物社会学家视其为淡化“群丛”定义, 严格予以拒绝, 另一些则对此表示欢迎。我国朱彦丞先生对群丛的定义, 代表了后一种意见, 详见后节。

4.3 样地数据集成、历史数据整合以及数量分析问题

为了提高取样的客观性和程序的准确性, 近几十年来, 不同的研究根据各自的目的对样地记录进行抽样, 因此样地数据集成策略变得更为重要(Lengyel *et al.*, 2011)。在制表工作中利用计算机分类时一个不可避免的问题是数据转换, 因为在用法瑞学派进行群落调查时, 每个物种不管处于哪一层次, 它们都是等价的, 但结构复杂的群落, 如森林, 要把上层树种和下层灌草物种同等看待则是不可能的, 而且同一个树种还可能处在不同的层, 如何赋值也是一个需要解决的问题。

近代计算机技术的迅速发展, 对群落分类学的贡献是毋庸置疑的, 它对寻找鉴别种组有很大帮助, 对适应快速增长的植被样地记录的存储和交换也有重大意义。但利用计算机实现完全的群落分类, 目前尚不可能。数据分析的结果仍取决于人们的野外经验和认知以及提供给它的表格质量。此外在植被制图如何利用地理信息系统、遥感技术等, 以及如何评估植被和环境变化等方面也需进一步深入研究。

4.4 法瑞学派系统的国际化和与外貌系统连接的问题

欧洲的一些学者认为在中欧那么大面积的地区, 现有群落调研如此详细和广泛, 群落分类可以结束了, 法瑞学派应该退位了。实际情况是, 即使在欧洲也还有一些国家的植被没有被充分调查, 而且许多很久以前描述的群落也都发生了重大变化, 或者根本不存在了, 必须根据新的情况对系统进行调整。从自然保护的角度来看, 目前片段化植被来自以前

的群落, 历史的群丛记录对于理解群落动态过程是非常宝贵的, 应该很好地推断并纳入系统之中。就全球范围而言, 很多地方的植被研究还是空白, 许多细节以及大尺度的植被格局仍未得到充分认知, 以群丛作为基本单位的植被分类系统, 需要对群落分类进行研讨, 要在国家层面上进行推广。Dierschke (1999)建议在国际水平上可将群团以及亚群团作为最低一级进行综合, 在这方面尚需达成共识。

世界已进入全球化时代, 各国之间各个领域的联系日益加强, 植被科学研究也不例外, 尤其是植被分类需要进行全球统合, 建立一个能为大多数人接受的全球植被分类系统。当前的植被分类主要有两大途径: 生态外貌分类(eco-physiognomic classification)(UNESCO, 1978)和法瑞学派的植物区系特征分类(floristic characteristic classification)。前者在进行较大尺度植被分类时更为有效, 后者在小范围内进行植被分类更具优势。两者的结合应是建立全球统一植被分类系统的最佳途径。

法瑞学派在过去数十年中, 一直向区系系统和外貌系统之间综合发展, 例如前面提到的Jakucs (1972)建议在群落纲以上设立的“群落门”, 以及Pignatti等(1995)建议的“植被纲”, 实际上都是覆盖较大的区域, 有自己的分布相似的特征种, 和相对统一的生态基础和结构的外貌单位。Wilmanns (1998)则直接在群落纲之上按生态外貌归并为外貌单位的群系, 如: 水生植物群系、中欧干草地群系等, Theurillat等(1995)在研究阿尔卑斯山植被分类时, 也采用了群落分类的高级单位, 这都显示出Braun-Blanquet区系系统向外貌系统之间综合发展的趋势。

4.5 适应社会发展和对年轻人吸引的问题

近数十年来由于人类生存环境的显著恶化、生物多样性快速丧失, 环境保护和生物多样性研究受到更多重视, 植被科学的重视程度下降, 很难有更多的大项目, 在欧洲, 相应地植被学者的就业前景也不容乐观, 所有这些背景都意味着年轻人对植被科学关心很少, 而且作为其基础的植物分类学的枯燥和较长时期的积累, 以及植被分类的固定规则和约束都不受欢迎。植被分类学如何适应社会科学技术的发展, 吸引优秀的年轻人从事本门科学研究成了问题。每一科学领域的发展都是与社会需要和科技进步密切相关, 要不断根据新情况拟订新议题,

植被科学也不例外, 需要吸取其他学科成就, 采用新技术解决面临的新问题。一些植被科学工作者为了适应科学技术发展, 转向植被生产力、自然保护以及植被资源利用和管理研究都是必要的, 但是植被分类学作为一门与自然资源相关的基础学科, 它是自然保护、生物多样性保护、植被资源利用管理的基础, 是绝对不可或缺的。

5 法瑞学派与中国植被研究

我国最先接触Braun-Blanquet学说思想的是刘慎谔(1897-1975), 他于1926年开始在Braun-Blanquet门下从事法国高斯山区植被调查研究, 1929年完成博士论文《Etudes Surla Geographie Botanique des Causses》(法国高斯山植物地理学的研究)(Liou, 1929)。同年回国, 于1931年开始进行中国的植物和植被调查, 到1945年的十数年间, 足迹遍及新疆、西藏、北部、中部、华东及西南地区。他的突出贡献是用Braun-Blanquet群落动态理论, 解决东北地区红松林的采伐与更新, 以及固沙植物群落构建和西北地区造林等问题。他为了让青年更多地了解法瑞学派的理论和方法, 1962年在东北林业土壤研究所(现中国科学院沈阳应用生态研究所)举办“动态地植物学专题学习班”, 邀请我国另一位法瑞学派直接传人朱彦丞(1920-1980)系统讲授法瑞学派的理论与方法, 但是由于50年代以来中国的地植物学研究主要接受苏联学派, 特别是列宁格勒学派的理论和方法, 对法瑞学派以及美英学派均采取漠视和排斥态度, 甚至还曾一度批评他们的“植物社会”概念以及“演替顶极”理论, 法瑞学派的理论和方法未能得到应有的传播和应用。

朱彦丞于1935年赴法国留学, 就读于里昂大学, 获得硕士学位后, 1941-1946年师从Braun-Blanquet, 在法国进行植被调查研究, 1946年完成博士论文《Studes e'cologiques et phytosocologiques sur les forets riveraine du Bas-Lanquedoc: Populetum albae》(Bas-Lanquedoc河岸白杨群丛的生态学和植物社会学研究), 他的博士研究工作于1948年被分期刊登在Braun-Blanquet等创办的《Vegetatio》杂志上, 从第1期第1篇(创刊号)到第6期(Tschou, 1948)。1946年回国后, 他和他的学生一起在云南多地(丽江玉龙山、滇西横断山、景东无量山、西双版纳、临沧、滇中滇北、文山西畴、哈巴雪山以及昆明西山等)

进行植被和植物区系调查, 发表多篇研究报告。其中1965年发表的《昆明西山青冈栎群丛的初步研究》(云南大学生态地植物学研究室, 1965)是我国首次完整应用法瑞学派的理论和方法完成的工作。1976年, 我国正式启动《中国植被》(中国植被编辑委员会, 1980)编写, 朱彦丞是编委会的主要成员, 在讨论中国植被分类原则、单位和系统时, 他曾提出按照法瑞学派的理论将“标志种”(亦即鉴别种)作为中级单位“群系”和基本单位“群丛”划分的依据, 虽经多次反复讨论, 最后采取折中方法, 在“群系”和“群丛”两个定义基本仍用苏联列宁格勒学派的观点, 但以附注加入了“标志种”的依据, 在“群系”的定义中加入“在热带或亚热带有时是标志种的相同”; 在“群丛”的定义中加入“南方某些类型中则为标志种相同”的群落联合, 致使《中国植被》分类系统(简称80-CVCS)中留下了同一单位可能有两个不同的划分标准的情况。后来在他参与主编的《云南植被》(云南植被编写组, 1987)一书中, 中级单位“群系”仍采用80-CVCS的定义, 对于群丛定义则修改为: “凡属同一植物群丛的各个具体植物群落(群丛个体或群丛地段), 应具有共同正常的植物种类组成和标志群的共同植物种类; 群落结构特征相同; 群落的生态特征相同, 反映在层片配置相同; 季节变化和群落生态外貌相同; 以及处在相似的生境; 在群落动态方面则是处于相同的演替阶段; 凡具有明显占优势的建群种或共建种的群落, 则这些植物种类相同; 群落的地理分布特征相同, 即群丛具有一定的分布区”。在《昆明植被》中简化为: “凡属同一植物群丛的各个植物群落, 应具有共同的主要植物种类或标志种群; 群落外貌结构、生态特征和生境特点也相同”(金振洲和彭鉴, 1998)。由此可见, 在群丛认定中, 不仅重视标志种的鉴别作用, 同时已将群落结构、生态、动态特征引入到群丛的定义。20世纪80年代, 朱彦丞的学生金振洲参访了朱彦丞先生当年在法国学习工作的研究所, 此后他和他的同事以及学生在云南各地坚定采用法瑞学派的理论和方法进行植被研究, 例如: 滇西北高山和亚高山植被、滇东南和滇南热带和亚热带草丛和灌草丛植被、无量山和哀牢山中山常绿阔叶林、西双版纳的热带雨林、云南各地干热河谷植被等, 发表了多篇论文和专著, 其中尤以《元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被》一文(金振洲和欧晓昆, 2000)被认为

是其法瑞学派的代表作。2009年出版《植物社会学理论与方法》一书,全面系统地介绍了植物社会学(金振洲,2009),确定了云南大学作为中国法瑞学派研究中心的地位。

郑慧莹也是我国早期接受法瑞学派学术思想的植物生态学家,她曾留学东德,师从A. Scamoni,回国后就职于中国科学院植物研究所,1964年发表《法瑞地植物学派的特征种概念及有关问题》一文,介绍法瑞学派,并将法瑞学派的分类途径译为中文(Westhoff & van der Maarel, 1985),促进我国植物生态学工作者对法瑞学派的了解,80年代她与东北师范大学李建东合作,用法瑞学派理论和方法进行草原研究,首先将H. Ellenberg的生态种组概念应用于研究中(李建东和郑慧莹,1983;郑慧莹和李建东,1990)。

1980年本文作者之一宋永昌到哥廷根大学植物系统-地植物学研究所进修访问,师从H. Ellenberg。适逢该所启动“哥廷森林样地长期定位研究”计划,便随同H. Dierschke教授进行大样地植被调查和室内制表总结,以及欧洲水青冈林样地资料汇总(Dierschke & Song, 1982a, 1982b)。回国后,他带领研究生在浙江天童国家森林公园内运用法瑞学派方法进行样地选取、样地记录整理和群落分类。1987年Dierschke教授应邀来华举办植被学讲习班,并在天童国家森林公园内进行为期一周的野外实习。这些成果都反映在《浙江天童国家森林公园的植被和区系》(宋永昌和王祥荣,1995)、《中国常绿阔叶林:分类·生态·保育》(宋永昌,2013)以及《植被生态学》(宋永昌,2001,2017)等著作中。

6 结语

作为植被科学四大学派之一的法瑞学派于20世纪之初建立,起源于瑞士高山和法国南部地中海植被的研究,迄今已有100多年历史。该学派特别重视野外实践,强调植物群落中的相互关系和动态发展,确认植物群落主要属性是物种组成,认定特征种(或鉴别种)在群落分类和评价环境中的重要作用;制定了一整套详细的野外调查方法和样地归类的程序;建立了以群丛为基本等级的一个自下而上严谨的、正规的植被分类体系。这一学派对生态学诸多领域都有着深远的影响,为现代植被生态学的发展奠定了坚实的基础。与此同时,它又随着科学发展、

技术进步和社会需要,不断地充实与完善,以解决当前遇到的新情况和新问题。

植被是一种极其复杂的现象,既有全球属性,又有区域特点,当今植被科学四大学派都是在研究本国和邻近区域的植被过程中形成的,有着他们各自的文化背景和社会发展需要,他们的理论和方法都是合理的和有效的。随着全球性发展和国际交流日益增强,各个学派之间的融合也在加速进行,近期欧洲EVS合作研究的开展,以及美国、加拿大和国际植被分类方案的发布(Federal Geographic Data Committee, 2008; Faber-Langendoen *et al.*, 2012, 2014),都是这一过程的推进。

我国国土面积辽阔,植被类型多样,植被调查研究相对而言还不够全面深入,尚有不少空白,而且以往的调查,相隔年代已久远,目前可能已面目全非或者已完全消失,因此开展大规模的补点调查是非常必要的。法瑞学派的优点之一是能够较快地获得更多样地数据,通过排表和计算机模型认定群落类型。如果要对一个地区的植被类型进行全面了解,并做出系统分类,法瑞学派方法应是最佳的一个选项。目前我国在进行《中国植被志》编研,需要吸纳各学派之长,通过学派融合而逐渐建立统一的植被分类体系。

致谢 感谢华东师范大学公共创新服务平台(008)资助。

参考文献

- Barkman JJ, Moravec J, Rauschert S (1976). Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur. *Vegetatio*, 32(3), 131–185.
- Barkman JJ, Moravec J, Rauschert S (1986). Code of phytosociological nomenclature (2nd edition). *Vegetatio*, 67, 145–195.
- Bergmeier E, Härdtle W, Mierwald U, Nowak B, Pepler C (1990). Vorschläge zur syntaxonomischen Arbeitsweise in der Pflanzensoziologie. *Kieler Notiz*, 20(4), 92–103.
- Bohn U, Neuhäusl R, Gollub G, Hettwer C, Neuhäuslová Z, Weber H (2000–2003). *Karte der natürlichen Vegetation Europas—Maßstab 1: 2500000*. Landwirtschaftsverlag, Münster, Germany.
- Bonanomi G, Mingó A, Incerti G, Mazzoleni S, Allegrezza M (2012). Fairy rings caused by a killer fungus foster plant diversity in species-rich grassland. *Applied Vegetation Science*, 23, 236–248.
- Borhidi A (1996). An annotated checklist of the Hungarian

- plant communities I. The non-forest vegetation//Borhidi A. Critical Revision of the Hungarian Plant Communities. Janus Pannonius University, Pécs. 43–94.
- Braun-Blanquet J (1915). Les Cévennes Méridionales (Massif de l'Aigoul). *Archives des Sciences Physiques et Naturelles*, 48, 1–208.
- Braun-Blanquet J (1921). Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrbuch der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, 57, 305–351.
- Braun-Blanquet J (1925). Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 70, 122–149.
- Braun-Blanquet J (1928). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Berlin.
- Braun-Blanquet J (1932). *Plant Sociology—The Study of Plant Communities*. Fuller GD, translation. McGrawhill, New York.
- Braun-Blanquet J (1933). *Prodromus der Pflanzengesellschaften*. Fasc. 1. Ammophiletalia et Salicornietalia méditerranéenne. Montpellier Impr. de la Charité, Montpellier.
- Braun-Blanquet J (1951). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 2. umgearb. Und verb. Aufl. Springer, Wien.
- Braun-Blanquet J (1959). Grundfragen und Aufgaben der Pflanzensoziologie. *Vistas in Botany*, 1, 145–171.
- Braun-Blanquet J (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. neu bearb. Und verb. Aufl. Springer, Berlin.
- Braun-Blanquet J, Tüxen R (1943). Übersicht der höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas. Montpellier Impr. de la Charité, Montpellier.
- Bruelheide H (1995). Die Grünlandgesellschaften des Harzes und ihre Standortbedingungen. Mit einem Beitrag zum Gliederungsprinzip auf der Basis von statistisch ermittelten Artengruppen. *Dissertationes Botanicae*, 244, 1–338.
- Bruelheide H (1997). Using formal logic to classify vegetation. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica*, 32, 41–46.
- Bruelheide H (2000). A new measure of fidelity and its application to defining species groups. *Journal of Vegetation Science*, 11, 167–178.
- Bruelheide H, Dengler J, Jiménez-Alfaro B, Purschke O, Hennekens SM, Chytrý M, Pillar VD, Jansen F, Kattge J, Sandel B, Aubin I, Biurrun I, Field R, Haider S, Jandt U, *et al.* (2019). sPlot—A new tool for global vegetation analyses. *Journal of Vegetation Science*, 30, 161–186.
- Brun-Hool J (1966). Ackerunkraut-Fragmentgesellschaften//Tüxen R. *Anthropogene Vegetation: Bericht über das Internationale Symposium in Stolzenau*. Springer, Rinteln. 38–50.
- Chytrý M, Hennekens SM, Jiménez-Alfaro B, Knollová I, Dengler J, Jansen F, Apostolova I, Attorre F, Berg C, Bergmeier E, Biurrun I, Botta-Dukat Z, Brisse H, Campos JA, Carlón L, *et al.* (2016). European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science*, 19, 173–180.
- Chytrý M, Otýpková Z (2003). Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 563–570.
- Coldea G (1997). *Les associations végétales de Roumanie*. Presses Universitaires de Cluj, Cluj, Romania.
- Committee of Yunnan Vegetation (1987). *Vegetation of Yunnan*. Science Press, Beijing. 1024. [云南植被编写组 (1987). 云南植被. 科学出版社, 北京. 1024.]
- De Cáceres M, Wisser SK (2012). Towards consistency in vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 23, 387–393.
- Dengler J, Chytrý M, Ewald J (2008). Phytosociology//Jorgensen SE, Fath BD. *Encyclopedia of Ecology: Vol. 4. General Ecology*. Elsevier, Oxford. 2767–2779.
- Dengler J, Berg C, Jansen F (2005). New ideas for modern phytosociological monographs. *Annali di Botanica*, 5, 193–210.
- Dierschke H (1992). European Vegetation Survey—Ein neuer Anlauf für eine Übersicht der Pflanzengesellschaften Europas. *Tuexenia*, 12, 381–383.
- Dierschke H (1994). *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. UTB Große Reihe, Stuttgart.
- Dierschke H (1996). *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands*, 1, 3–6.
- Dierschke H (1999). Klassifikation und systematische Ordnung von Pflanzengesellschaften. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft*, 11, 19–38.
- Dierschke H, Song YC (1982a). Die vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihre Umgebung in Göttingen Wald. *Arbeitsbericht SFB*, 135, 3–8.
- Dierschke H, Song YC (1982b). Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes//Dierschke H. *Struktur und Dynamik von Waldern*. Cramer, Vaduz. 513–539.
- Dierßen K (1996). *Vegetation Nordeuropas*. UTB, Stuttgart.
- Du Rietz GE (1923). Der Kern der Art- und Associationsprobleme. *Botaniska Notiser*, 1923, 235–256.
- Du Rietz GE (1930). Vegetationsforschung auf soziationanalytischer Grundlage//Abderhalden E. *Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden*. Urban & Schwarzenberg, Berlin. 293–480.
- Du Rietz GE (1936). Classification and nomenclature of vegetation units, 1930–1935. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 30, 580–589.
- Ellenberg H (1956). *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg H (1996). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in*

- ökologischer, Dynamischer und Historischer Sicht. UTB, Stuttgart.
- Faber-Langendoen D, Keeler-Wolf T, Meidinger D, Tart D, Hoagland B, Josse C, Navarro G, Ponomarenko S, Saucier J-P, Weakley A, Comer P (2014). EcoVeg: a new approach to vegetation description and classification. *Ecological Monographs*, 84, 533–561.
- Faber-Langendoen D, Keeler-Wolf T, Meidinger D, *et al.* (2012). *Classification and Description of World Formation Types*. USDA Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, USA. 222.
- Federal Geographic Data Committee (2008). *National Vegetation Classification Standard*. 2nd ed. [2020-04-18]. https://www.fgdc.gov/standards/projects/vegetation/NVCS_V2_FINAL_2008-02.pdf.
- Flahault C, Schröter C (1910). Phytogeographische Nomenklatur. Berichte und Vorschläge. The 3rd Congress International de Botanique, Bruxelles, Belgium, 14–22 March, 1910. 1–40.
- Géhu JM (1992). Reflexions sur les fondements syntaxonomiques nécessaires à une synthèse des végétations à l'échelle du continent européen et esquisse d'un synsystème dans l'optique de la phyto-sociologie Braun-Blanqueto-Tüxennienne. *Ebauche de synsystème pour la France Annali di Botanica*, 50, 131–147.
- Geobotany Group in Yunnan University (1965). The preliminary study of *Cyclobalanopsetum glaucoidis* Association in Mt. Xishan in Kunming. Yunnan University Press, Kunming. 1–49. [云南大学生态地植物学研究室 (1965). 昆明西山青冈栎群丛(*Cyclobalanopsetum glaucoidis*)的初步研究. 云南大学学术论文集, 第五辑(生物分册). 云南大学, 昆明. 1–49.]
- Guarino R, Willner W, Pignatti P, *et al.* (2018). Spatio-temporal variations in the application of the Braun-Blanquet approach in Europe. *Phytocoenologia*, 48, 239–250.
- Hill MO (1979). *TWINSPAN: a FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-way Table by Classification of the Individuals and Attributes*. Ithaca, New York.
- Hill MO, Šmilauer P (2005). *TWINSPAN for Windows version 2.3*. Centre for Ecology & Hydrology and University of South Bohemia, Huntingdon.
- Holyoak M, Leybold MA, Holt RD (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Jabot F, Etienne RS, Chave J (2008). Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos*, 117, 1308–1320.
- Jakucs P (1972). *Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen*. Akademiai Kiado, Budapest. 228.
- Jin ZZ (2009). *Phytosociology: Theory and Methods*. Science Press, Beijing. 205. [金振洲 (2009). 植物社会学理论与方法. 科学出版社, 北京. 205.]
- Jin ZZ, Ou XK (2000). *Yuanjiang, Nujiang, Jinshajiang, Lancangjiang Vegetation of Dry-Hot Valley*. Yunnan University Press, Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 302. [金振洲, 欧晓昆 (2000). 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被. 云南大学出版社, 云南科技出版社, 昆明. 302.]
- Jin ZZ, Peng J (1998). *Vegetation of Kunming*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. 784. [金振洲, 彭鉴 (1998). 昆明植被. 云南科学技术出版社, 昆明. 784.]
- Kattge J, Bönisch G, Díaz S, Lavorel S, *et al.* (2020). TRY plant trait database—Enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26, 119–188.
- Kočí M, Chytrý M, Tichý L (2003). Formalized reproduction of an expert-based phytosociological classification: a case study of subalpine tall-forb vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 601–610.
- Kopecky K, Heiny S (1971). Nitrofilni lernova spolecenstva viceletych rostlin severovychodnich a strednfch Cech: Nitrophile Saumgesellschaften mehrjähriger Pflanzen Nordost- und Mittelböhmens. *Rospravy Ceskoslovenski Akademie Ved. Rada matematickych a prirodnich ved*, 81(9), 1–125.
- Korotkov KO, Morozova OV, Belonovskaja EA (1991). *The USSR Vegetation Syntaxa Prodromus*. Gregory Vilchek, Moscow.
- Küchler AW (1953). Vegetation mapping in Europe. *Geographical Review*, 43, 91–97.
- Lengyel A, Chytrý M, Tichý L (2011). Heterogeneity-constrained random resampling of phytosociological databases. *Journal of Vegetation Science*, 22, 175–183.
- Li JD, Zheng HY (1983). The preliminary application of Braun-Blanquet method in grasslands. *Acta Phytocoenologica et Geobotanica Sinica*, 7, 186–203. [李建东, 郑慧莹 (1983). 应用布隆-布朗克的方法研究草原的初步探讨. 植物生态学与地植物学丛刊, 7, 186–203.]
- Li YH (1991). Phytosociology in France—Its history, present state and perspective. *Bulletin of Botany*, 8(3), 14–18. [李永宏 (1991). 法国植物社会学的历史、现状和发展趋势. 植物学通报, 8(3), 14–18.]
- Liou TN (1929). Etudes Surla Geographie Botanique des Causes. Archives de Botanique, Tome III, Memoire. 220.
- Moravec J (1998). Přehled vegetace České republiky. Svazek 1. Acidofilní doubravy. Academia, Praha, Czech.
- Mucina L (1997). Conspectus of classes of European vegetation. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 32(2), 117–172.
- Mucina L, Bultmann H, Dierßen K, Theurillat JP, *et al.* (2016). Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19 (Suppl. 1),

- 3–264.
- Mucina L, Grabherr G, Ellmauer T (1993). *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil I. Anthropogene Vegetation*. VEB Gustav Fischer, New York.
- Mucina L, Rodwell JS, Schaminee JHJ, Dierschke H (1993). European vegetation survey: current state of some national programmes. *Journal of Vegetation Science*, 4, 429–438.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Oberdörfer E (1957). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften: Teil I (Pflanzensoziologie Bd. 10)*. VEB Gustav Fischer, Jena.
- Oberdörfer E (1977). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften.- 2. stark bearb. Aufl. Teil I*. VEB Gustav Fischer, New York.
- Pignatti E, Pignatti S (2014). *Plant life of the Dolomites: Vol. 1–3*. Springer, Berlin.
- Pignatti S, Oberdörfer E, Schaminee JHJ, Westhoff V (1995). On the concept of vegetation class in phytosociology. *Journal of Vegetation Science*, 6, 143–152.
- Pott R (1992). *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Pott R (1995). *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Auflage*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Rivas-Martínez S, Fernández-González F, Loidi JJ (1998). Checklist of the high syntaxa of Spain and continental Portugal (Iberian Peninsula, Balearic and Canary Islands). *Folia Botanica Matritensis*, 17, 1–23.
- Rivas-Martínez S, Fernández-González F, Loidi JJ, Lousã M, Penas A (2001). Syntaxonomical checklist of vascular plant communities of Spain and Portugal to association level. *Itinera Geobotanica*, 14, 5–341.
- Rodwell JS, Pignatti S, Mucina L, Schaminee JHJ (1995). European Vegetation Survey: update on progress. *Journal of Vegetation Science*, 6, 759–762.
- Rodwell JS, Schaminé JHJ, Mucina L, Pignatti S, et al. (2002). *The Diversity of European Vegetation: an Overview of Phytosociological Alliances and Their Relationships to EUNIS Habitats*. National Reference Centre for Agriculture, Nature and Fisheries, Wageningen, the Netherlands.
- Scamoni A, Passarge H (1959). Gedanken zu einer natürlichen Ordnung der Waldgesellschaften. *Archiv für Forstwesen*, 8, 386–426.
- Schaminee JHJ, Stortelder AHF, Westhoff V (1995). *De Vegetatie van Nederland. Deel 1. Inleiding tot de plantensociologie-grondslagen, methoden en toepassingen*. Uppsala, Leiden.
- Schubert R, Hilbig W, Klotz S (1995). *Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Mittel- und Nordostdeutschlands*. Spektrum Akademischer, Stuttgart.
- Solomakha VA (1996). The syntaxonomy of vegetation of the Ukraine. *Ukrainian Phytosociological Collection*, 4, 1–119.
- Song YC (2001). *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. 673. [宋永昌 (2001). 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海. 673.]
- Song YC (2013). *Evergreen Broad-leaved Forests in China: Classification-Ecology-Conservation*. Science Press, Beijing. 801, 558. [宋永昌 (2013). 中国常绿阔叶林: 分类·生态·保育. 科学出版社, 北京. 801+558.]
- Song YC (2017). *Vegetation Ecology*. 2nd ed. Higher Education Press, Beijing. 697. [宋永昌 (2017). 植被生态学. 2版. 高等教育出版社, 北京. 697.]
- Song YC, Dierschke H, Wang XR (1994). *Applied Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. 399.
- Song YC, Wang XR (1995). Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang. Shanghai Scientific and Technical Press, Shanghai. 208. [宋永昌, 王祥荣 (1995). 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术出版社, 上海. 208.]
- The Editorial Committee of Vegetation of China (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. 1375. [中国植被编辑委员会 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京. 1375.]
- Theurillat J-P, Aeschmann D, Küpper D, Spichiger R (1995). The higher vegetation units of the Alps. *Colloques Phytosoc*, 23, 189–239.
- Tichý L, Chytrý M, Botta-Dukát Z (2014). Semi-supervised classification of vegetation: preserving the good old units and searching for new ones. *Journal of Vegetation Science*, 25, 1504–1512.
- Trass H, Malmer N (1978). North European Approaches//Whittaker R. *Classification of Plant Communities*. Zhou JL et al., translation. Science Press, Beijing. 155–187. [Trass H, Malmer N (1978). 北欧的分类途径//惠特克. 植物群落分类. 周纪伦等, 译. 科学出版社, 北京. 155–187.]
- Tschou Y-T (朱彦丞) (1948). *Studes e'cologiques et phytosociologiques sur les forets riveraine du Bas-Lanquedoc: Populeum albae*. *Vegetatio*, 1, 1–6.
- Tüxen R (1970). Pflanzensoziologie als synthetische Wissenschaft//Tüxen R. *Miscellaneous Papers (5)*. Wageningen, the Netherlands. 141–159.
- Tüxen R (1937). *Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands*. Cramer, Vaduz.
- United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO) (1978). *International Classification and Mapping of Vegetation*. United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Switzerland.
- Valachovic M, Otahelova H, Stanova V, Maglocky S (1995). *Vegetácia Slovenska. Rastlinne Spolocenstva Slovenska 1. Pionierska Vegetácia*. Bratislava, Slovakia.
- van der Maarel E (2007). Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment—Alternatives to the proposals by Podani. *Journal of Vegetation Science*,

- 18, 767–770.
- Weber HE (1998). Franguletea (H1)-Faulbaum-Gebüsch. *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands*, 4, 1–86.
- Weber HE, Moravec J, Theurillat JP (2000). International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd ed. *Journal of Vegetation Science*, 11, 739–768.
- Westhoff V, von der Maarel E (1985). The method for vegetation classification of the Swiss-French School of phytosociology. Zheng HY, translation//Whittaker RH. *Classification of Plant Communities*. Zhou JL *et al.*, translation. Science Press, Beijing. 223–322. [Westhoff V, von der Maarel E (1985). 第20章: 法瑞(布朗-朗布喀)学派的分类途径. 郑慧莹, 译//惠特克. 植物群落分类. 周纪纶等, 译. 科学出版社, 北京. 223–322.]
- Whittaker RH (1985). The types of dominance. Zhou JL, translation//Whittaker RH. *Classification of Plant Communities*. Zhou JL *et al.*, translation. Science Press, Beijing. 47–59. [Whittaker RH (1985). 第14章: 优势度类型. 周纪纶, 译//惠特克 (1985). 植物群落分类. 周纪纶等, 译. 科学出版社, 北京. 47–59.]
- Whittaker RH (1978). *Classification of Plant Communities: Handbook of Vegetation Science*. Springer, Berlin.
- Willner W (2006). The association concept revisited. *Phytocoenologia*, 36, 67–76.
- Willner W, Tichý L, Chytrý M (2009). Effects of different fidelity measures and contexts on the determination of diagnostic species. *Journal of Vegetation Science*, 20, 130–137.
- Wilmanns O (1998). *Ökologische Pflanzensoziologie: 6. Auflage*. Quelle & Meyer, Wiesbaden, Germany.
- Zheng HY (1964). The definition of character species in the Swiss-French School of phytosociology and some related questions. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 2, 128–134. [郑慧莹 (1964). 法瑞地植物学派的特征种概念及有关问题. 植物生态学与地植物学丛刊, 2, 128–134.]
- Zheng HY, Li JD (1990). A study of hierarchical classification for the steppe vegetation on the Song-Nen Plain. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 14, 297–304. [郑慧莹, 李建东 (1990). 松嫩平原草原植被分类系统的探讨. 植物生态学与地植物学丛刊, 14, 297–304.]

责任编辑: 郭柯 责任编辑: 谢巍