

实验植物群落学

R. 克纳普著



科学出版社

实验植物群落学

〔西德〕R. 克纳普 著

郑 慧 莹 译

科学出版社

1974

内 容 简 介

本书系德意志联邦共和国植物生态学家 Rüdiger Knapp 所著。作者从气候、土壤、氮素循环,分泌物等方面论述了植物群落中高等植物的相互影响,同时还重点地探讨了由一种或多种植物组成的群落与生长及产量之间的关系,为农、林、牧业提供了理论依据。全书共分六章,主要包括:植物相互作用的可能性;植物在发芽期的相互影响;由一种植物组成的群落中植株的相互影响;群落中二种或几种植物间的相互影响等。可供植物生态学、地植物学科研人员,高等院校有关专业师生,以及农、林、牧业等有关的技术干部参考。

Rüdiger Knapp

EXPERIMENTELLE SOZIOLOGIE

1967. Verlag Eugen Ulmer

实验植物群落学

[德] R 克纳普 著

郑 贇 莹 译

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1974 年 5 月第 一 版 开本 787×1092 1/32

1974 年 5 月第 次印刷 印张 9 7/8

印数 0001—6,100 字数 221,000

统一书号: 13031·204

本社书号: 340·13-8

定价: 1.00 元

前 言

近年来,关于群落和片段中的相互关系以及植物的相互影响的归纳法研究,在理论植物学以及应用生物学中产生了愈来愈大的兴趣。很遗憾,这些年来,在植物学方面,这种研究落后于植物群落的区系描述和群落分类。在应用生物学方面,由于认识到一种经济植物单种的缺点,兴趣转向混合片段。在大量的资料发表后,人们可以利用这些资料毫无困难地从栽培中排除不希望有的植物,目前强烈提出的问题是,完全无杂草的纯片段的形成在农林业中对土壤和生长可能性有何后果。

理论研究和比较法的观察导致了多种多样的假设,在此基础上,对植物群落关系性质的考察以前并不缺乏。本著作首先应当是有助于总结所有归纳法实验研究和观察的结果。理论和设想的想法比起已进行过研究所发现的事实是次要的。由此可能出现这种情况,在所涉及的问题范围内,那些方面仍很少研究,为此,进一步工作能丰富我们的知识。

象此书标题已经指出的一样,这里只研究高等植物间的群落关系。隐花植物,特别是菌藻植物相互间以及对高等植物的有趣影响没有予以特别的注意,只有有的地方附带提到。

自本书第一版以来,由于找到了新的方法,在实验群落学的某些方面才发展起来,为此,增添了新的章节。其中进一步地了解由某些化合物产生的相互影响。对这方面有贡献的是一些新的文章论及小量化合物对植物生长的影响,例如赤霉素以及现代的研究方法:用同位素示踪化合物和新的化学分析方法,如纸色层和柱色层分析法。用对生物起作用射线的

实验和控制作用的研究可以得到植物群落的性质和结构重要的知识,此射线在大型核物理和射线生物研究设备上能够实现。遗传学的某些方面,首先是种群研究,在这段时间里有了很大的发展,以致有可能对植物相互影响现象在遗传学基础上和它的后果上作出论断。还有用于以数值表明群落实验和促进从理论上认识它们的生物数学基础,近来也有了很大的发展。由于气候条件控制技术工作的发展,人工气候室以及较小的空调设备大大地促进了用于生产可能性的实验室研究和各种因素的分析。

所有这些扩大了一些问题在实验室中做试验的可能性,它有助于判断在自然界分布的植物相互影响作用的意义。我在各地逗留期间的研究使我获得了新的知识,有在北美、中美和南美、非洲、南亚和东南亚、澳大利亚、新西兰、坡里内西亚、地中海地区、北极地带、亚极圈地带、格陵兰、北欧和马格兰海峡地区的考察。

植被研究证明了许多在实验室和试验田上试验获得的结果。另一方面,这些结果又促进在基森(Giesen)进行的实验室研究(部分是遥远国家带来的植物)。用以说明相互影响及其原因的照片和插图,绝大部分是在海外逗留期间获得的。除插图22和109以外,这本书中的照片插图全是由作者摄制的。

为了使本书的篇幅不至于比第一版过分庞大,尽力缩简表达方法。为此目的,对第一版所有的章节尽可能作了仔细修改,那些用图表表示的结果,表中的平均误差也删减了。为使读者了解一些有意义的差异情况,附录表中还列出若干特征平均值的平均误差。其它的个别数字可参照第一版和文献目录中的专门刊物。由于缩小篇幅的缘故,删减了部分工作方法,但在文中多处提及了。

吕迪格尔·克纳普 1967年1月于基森

目 录

前言	I
一、实验植物群落学的任务、目的和发展	1
二、植物相互作用的可能性	4
(一) 由于相邻的和组成群落的植物所引起的小气候和土壤的变化	4
1. 小气候的改变	4
1) 相对的光强度	4
2) 不同光谱范围的光成分	5
3) 雨量和降雪量	5
4) 温度变化	6
5) 雾的作用	6
6) 水分总的供应状况和小气候	7
2. 土壤性质的变化	9
1) 土壤水分	9
2) 土壤温度	11
3) 养分和土壤反应	11
4) 土壤结构	12
5) 土壤侵蚀和土壤沉积	16
(二) 由于微生物和动物所引起的生存条件的变化	17
1. 由于微生物所引起的变化	17
2. 由于动物所引起的变化	19
1) 昆虫	19
2) 鸟类	20
3) 啮齿类动物	20
4) 大野兽	21
5) 家畜	21

(三) 在片段和植物群落内氮素循环作用的可能性	24
1. 借助于放射性同位素,研究片段和植物群落中的氮素循环	24
2. 从生长着的叶子中淋溶、分泌和游离出来的物质	27
3. 从根中分泌和游离出来的物质	29
1) 氨基酸	29
2) 碳水化合物(糖)	32
3) 其它的有机酸	33
4) 茛菪亭和别的物质	34
4. 植物枯死部分的作用	35
1) 林木和其它森林植物的枯枝落叶	35
2) 谷类作物残余物的影响	37
3) 果树根的残余物和土壤衰竭	38
4) 栽培植物的其它残余物	38
5) 作为生长因子的腐殖质	39
5. 在其它的生长条件及植物各生长阶段的影响下游离物质的不同作用	39
(四) 植物的相互影响作为在生态系或生物群落中的作用组成部分	40
三、发芽时的相互影响及群落的主要因子	42
1. 土壤性质作为群落中植物发芽的因子	43
2. 温度影响对发芽的群落学作用	46
1) 温度作用的可能性	46
2) 发芽与农田杂草群落的温度	47
3) 发芽与半荒漠的温度	48
4) 火烧时的高温与发芽	48
3. 同时播种,发芽时植物间的相互影响	49
1) 相同种,个体间的作用	50
2) 不同种间的作用	52
4. 已经生长的幼嫩植物对发芽的影响	56
5. 完全成长的植物群落对发芽的影响	58

6. 落叶对发芽的影响	61
7. 发芽速度、发芽率和植被的发展	63
8. 寄主对寄生和半寄生发芽的影响	66
1) 不同气候区的植被中, 寄生在高等植物间的分布	66
2) 玄参科植物的发芽	67
3) 列当属植物的发芽	68
4) 其它寄生和半寄生植物的发芽	69

四、由一种植物组成的生长着的片段相互的影响 ... 70

1. 植物片段和株数对单位面积物质总产量和土壤 覆盖的影响	70
1) 保持植株均匀生长的基础	70
2) 植物片段密度的影响的数学公式	74
3) 成组和以其它方式种植的影响	74
4) 特殊抑制作用的影响	75
5) 特殊促进作用的影响	77
6) 植株距离和经济植物的产量	78
7) 植株生长速度不均匀的稠密片段的发展	80
2. 片段密度和高生长	83
3. 片段密度对花和果实成长的影响	86
4. 由一种植物组成的片段中, 相邻植物分泌的毒性 物质所引起的为害	90
5. 适中的片段密度, 由养分和水分供给状况的影 响	91
6. 在稠密片段中由于根系的物质交换、根连生所引 起的植物间的相互影响	92
7. 森林中树干级和抚育的群落学意义	93
1) 树干级	94
2) 抚育方法的基础	95
3) 抚育、片段密度和立地条件	96
4) 抚育对林分和单株林木物质产量的影响	97
5) 不同树干级的林木的光合成效	98

五、生长着的片段中二种或几种植物间的相互影 响 100

(一) 生长特性和基因型的群落作用	100
1. 不同植物根系的相互影响	100
2. 从植物中游离出来的物质对其它种生长的作用	103
1) 以前的证实方法	104
2) 一定植物种的影响	104
3) 从植物中游离出来的不同气态物质的影响	106
4) 从植物中游离出来的乙烯的影响	106
5) 赤霉素作为不同植物间相互影响的作用物质	107
3. 品种和不同来源的栽培植物以及近亲种的不同 适应能力	108
4. 适应能力和片段密度	111
(二) 外界因子对植物种适应能力的影响	113
1. 养分供给状况对适应能力的影响	113
2. 水分供给状况对适应能力的影响	117
3. 光供给状况对适应能力的影响	118
4. 土壤结构对适应能力的影响	119
5. 害虫和寄生对适应能力的影响	120
(三) 混作的作用	121
1. 混作和开花及果实成长的关系	121
2. 不同的组合所引起的植物有效物质含量的变化	123
3. 组成群落的植物种对高生长的影响	125
4. 由二种或几种植物组成的片段,单位面积的物质 总产量	127
1) 一般的设想	127
2) 豆科和禾本科植物混作	128
3) 杂草对栽培植物产量的影响	130
4) 混交林的物质总产量	131
5) 林木和在其下生长的禾草	132
6) 兰科植物和蕨类	132
5. 热带地区的间作	133
1) 低地-雨林气候区的间作	133
2) 亚洲南部多雨区的间作	134

3) 非洲西部多雨区的间作·····	136
4) 非洲稀树草原区的间作·····	139
5) 热带间作中不是栽培的、而被用作蔬菜的植物·····	139
6) 热带间作的意义·····	140
6. 植物对以后在同一地段生长的其它种的作用(轮作)·····	140
7. 生长着的寄生和寄主植物间的相互影响·····	141
1) 寄生的形态·····	141
2) 寄主植物形态的影响·····	141
3) 从寄主植物体内吸取水分·····	142
4) 从寄主植物体内吸取矿物质·····	142
5) 从寄主植物体内吸取有机化合物·····	143
6) 寄生植物的寄主——特性·····	143
7) 由寄主植物引起的寄生的倾向性·····	144
六、由多种植物组成的植物群落中的反应和作用·····	145
(一) 种在植物群落中的分布·····	145
1. 由于各种生长特性所形成的适应和分布·····	145
1) 超越生长·····	145
2) 下层生长·····	150
3) 穿越生长·····	152
4) 侧面的排挤·····	153
5) 耐久·····	156
2. 在植物群落的发展片段中幼嫩植物的生长和适应·····	158
(二) 植物群落种类组成的稳定性和变化性·····	162
1. 植物群落种类组成的稳定性·····	162
2. 种类组成的逐渐变化·····	168
1) 在改变养分供给状况影响下的草场群落·····	169
2) 在改变养分供给状况影响下的森林和采伐迹地·····	169
3) 由于其它的原因种类组成的逐渐变化·····	170
3. 种类组成的迅速变化·····	170
1) 种类迅速变化的原因·····	170
2) 由于土壤状况的显著改变所引起的迅速变化·····	171

3) 严重淹没后, 种的迅速变化	172
4) 在植物病害的影响下种的迅速变化	175
5) 在除草剂影响下, 种的迅速变化	176
6) 火烧后种的迅速变化	177
4. 植物群落中优势种的影响	177
1) 天然和半天然植物群落中地方优势种的影响	178
2) 由于对优势树种采取林业措施而产生的各种影响	182
5. 植物群落缺少一些种的后果	184
(三) 植物群落中的特殊影响	189
1. 电离射线对植物群落的作用	189
1) 不同种组的抗性	189
2) 植物群落中产生作用的不同原因	190
3) 次生的作用	190
4) 围绕射线源植物群落的分区	191
5) 电离射线对演替的影响	191
6) 抗性、细胞特性、生活型和植物群落	192
7) 植物群落的抗性、层次和高度	193
2. 由于剪割和放牧对植物的为害	194
1) 频繁剪割和咀嚼对种类组成的作用	195
2) 频繁剪割和咀嚼对物质产量的作用	196
3) 扩大的牧场, 在利用于放牧的影响下, 森林向经常践踏和咀嚼草场的过渡类型	197
4) 过度放牧的作用	203
5) 欧洲以外的一定地区引入精细经营牧场产生的作用	204
6) 多年生禾草和一年生植物对春雨区放牧的抗性	205
3. 植株的生长与由相同的生态-群落种组的植物组成群落的依赖关系	207
1) 酸性瘦瘠草场植物的状况(以山金车为例)	208
2) 肥沃草甸-种的状况(以洋菰茅为例)	210
3) 缺钙草场植物的状况(以山地车轴草为例)	211
4) 竞争的促进和抑制作用在生态-群落种组中的意义	214
4. 森林的生长节律和结构类型	214
1) 先锋林	214
2) 过渡林	216
3) 基本林	218

4) 成熟林·····	221
5) 树种的种类属性和生长节律间的关系·····	222
6) 在少受林业影响的森林中研究形成林分结构的原因···	223
5. 热带和亚热带稀树草原中乔木、灌木及禾草的相互影响·····	224
1) 稀树草原-禾草的适应能力和对其有利的因素·····	225
2) 稀树草原-乔木的一些特性及对其生长有利的因素···	228
(四) 适应植物群落结构作用的遗传基础·····	229
1. 变异·····	229
1) 变异的意义·····	229
2) 持续变异·····	230
2. 生态型·····	231
3. 基因型固定的适应,形成的可能性·····	233
4. 栽培植物和杂草的特殊发展·····	236
5. 杂合子的和纯合子的种群·····	236
(五) 在组成群落的影响下,各立地上对一种植物生存可能性的改变·····	237
(六) 植物群落的物质产量·····	243
1) 物质产量和大气候·····	244
2) 物质产量的局部差别·····	244
3) 第一性物质产量和经济价值高的产品产量·····	244
4) 森林中枯枝落叶的产量·····	245
5) 地球上不同植物群落的物质产量概要·····	246
(七) 植被分析中植物的竞争能力和相互影响的标志·····	249
文献目录·····	251
附录·····	298
译后记·····	303

一、实验植物群落学的任务、目的和发展

植物不仅在天然植被中而且在耕地、草地、牧场和人工林中都不是作为孤立的个体生活的。它们总是一起生长在或疏或密的片段（Bestand）中。在天然植被、强度利用的草地和牧场中常是许多植物相互组成群落。耕地上种植的栽培植物恰相反，如果不计及杂草，大多数片段是由一种植物的许多个体所组成。

由于在群落和片段中的这种共同生活，植物间产生了相互的影响。每种植物都由于小气候的变化、土壤水分和矿物化合物的消耗、枯死部分所形成的腐殖质、游离的物质或其它方式改变生长条件。如果这些变化无害甚至有利时，相邻的植物因此只有相互依赖才能生长。

实验植物群落学的任务就是研究植物间的相互影响、生存条件、生长可能性及生产力的变化与形成片段及组成群落的关系。除此之外，它的目的是对整个植物群落的反应及植物相互关系在对照变化条件的情况下用归纳法进行实验性的研究。

由于相邻植物的作用，几乎所有的外界因子都受到强烈的影响，因此和其它的个体及种类组成群落的多数植物的状态与单株孤立培植的完全不同。

其中特别增添困难的是在相邻植物的影响下，也出现生长不受妨碍的情况。在片段中由于其它植物的存在和生存持续性，对单一个体，光、养分或水的供应只一定程度得到满足。因为各个个体和植物种的生长及发育特性出现与人类社会关

系相似的竞争 (Wettbewerb=Konkurrenz, Competition), 所以人们也应用这一术语来表示植物相互影响的现象。

在生物学范畴内, 实验群落学的研究结果增进对形成植物分布和植物群落的原因的了解, 因此它属于地植物学的实验基础, 但对于植物学的其它分支也不是没有意义的。例如, 新突变 (Mutation) 的生存可能性主要是依赖于植物在片段或群落内的适应能力。

实验植物群落还对应用植物学有过很大的意义, 因为在很多情况下, 无论是农业和林业都不是利用单一的个体, 而是利用一个种的整个片段(如谷物农地等)或由许多种组成的植物群落(如草甸和牧场)。即使特别重视一种单一个体的产量, 如生长极好的用材——树干, 也常是和其它植物组成群落成长起来的。

关于植物共同生活和组成群落的作用的基本意义, De Candolle, Liebig, A. von Humboldt, Darwin, Naegeli, Sachs, Kerner, Goebel, Schimper, Warming 和其他人在上一世纪已觉察和讨论过。

本世纪初才作为一定的分支被分出来。Correns (1929, 1930) 对遗传上很熟识的突变型之间的相互影响进行了很有启示的实验(参照 110 页)。从地植物学方面进行的是实验演替的研究, 其中特别着重于竞争(如 Clements 和 Hanson 1929, Cajander 1925), 但同时也开始了有变化的定位实验归纳观察。

农业和林业的试验机构在上述实验群落学特定的任务范围内, 主要研究对植物的培植和收获有意义的一定问题。

较早以前关于对相邻植物的有毒作用已进行了很有启示的试验(如 Schreiner 和 Reed 1908, Schreiner 和 Sullivan 1909, Pickering 1903, 1917, 1919); 在这方面很著名的

是 Molisch (1937) 的研究。他把由于植物游离出来的物质的影响所引起的高等植物间的相互作用称为化学抑制 (Allelopathie)。

由于 Molisch 确然的叙述,在相当长的时间内出现一种倾向,即研究植物间的相互影响,特别偏重于由植物游离出来的物质的化学抑制的作用。如我们以前的 (Knapp 1953b, 1954, 1960a) 和其它的总结(如 Ellenberg 1956, Rademacher 1959) 所指出的一样,这种作用是很有趣的,但它常常不是植物相互影响可能性的决定部分。往往是在相邻植物的影响下小气候的改变、水分和养分供给状况及其它因子更有意义。因此有必要更广泛的研究植物间相互影响的问题,也因此出现了新的步伐。近来关于植物相互影响的基本意义在较大的范围内,有值得重视的地植物学的(如 Walter 1964, Ellenberg 1963, Knapp 1960c, 1961e, 1956c)、农业的(如 Klapp 1965, Koblet 1965, Donald 1963, Baeumer 1964)和林业的(如 Rubner 1960, Wiedemann 1960, Assmann 1961, Mitscherlich 1961, Roehrig 1964, Leibundgut 1966) 著作出版。

二、植物相互作用的可能性

(一) 由于相邻的和组成群落的植物所引起的小气候和土壤的变化

1. 小气候的改变

由于植物片段所引起的小气候的改变常常是很显著的。关于这方面在此只作略述,因为详细的情况,一些新的著作已做了总结(例如, Dirmhirn 1964, Dordick 和 Thuronyi 1957, Geiger 1961, Goehre 和 Luetzke 1956, Sauberer 和 Haertel 1959, Walter 1960)。由于这些变化,受影响的植物的生活条件都有明显的改变。对于生长在片段内的较矮小的和幼嫩的植物作用更明显。植物片段越高越密,小气候的改变越显著。

1) 相对的光强度

由于已成长的植物所引起的相对光强度的改变特别显著。关于光强度、植物片段和一定植物生存可能性之间的关系已有许多研究(例如, Wiesner 1907, Vallin 1925, Ruebel 1932, Sauberer 和 Trapp 1937, Wagner 1938, Filzer 1939, Ellenberg 1939, Rademacher 1950, Knapp 1960d)。光供应状况的改变在草场-群落中已是有意义的,在那里,它对各种车轴草及其它喜光植物有明显的意义,同时它影响栽培植物和杂草间的决定性相互作用。关于这种相互关系也已进行过详细的实验研究(例如, Blackman 1938, Blackman 和 Templeman

1938, Lieth 1953, Black 1958, Stinson 和 Moss 1960, Bornkemm 1961a, Donald 1961, 1963, Stern 和 Donald 1962)。

作用更显著的是在森林群落中。森林内部较弱的光照和相对均匀的光强度是温带地区的许多植物和更多的热带植物自然生存可能性的必要条件。在许多林分中,相对光强度的局部差别是形成草本层小空间内种类组成变更和乔木更新可能性的主要原因(例如 Ellenberg 1939, Evans 1956, Rheinheimer 1959, Knapp 1960d)。

2) 不同光谱范围的光成分

不同光谱范围内光的成分也由于较高植被层的过滤作用而在片段中产生变化(Egle 1937, Seybold 1939, Coombe 1957, 对于热带立地条件 Buennig 1947),在较高的植被层(特别是夏绿林)的叶子下(根据 Seybold 称为绿荫)长波范围(深红, 750—700 毫微米)的相对光能比空旷地面要高一倍,而短波(蓝和紫, 400—500 毫微米),特别是紫外线的范围却要小得多。在北-阿尔卑斯山高地段、处于很高的森林和树线范围(海拔 1200—1800 米)内的研究也得到相应的结果(Knapp 1966c)。

3) 雨量和降雪量

植被能挡留一部分降水量,日降水量越小,这一部分越有价值,因此,它在雨量少的地区对植物的生存可能性很重要。乔木层在这方面的作用尤其进行了详细的研究(如 Schubert 1917, Maule 1914, Pavari 1936, Ijjasz 1938, Kittredge, Loughhead 和 Mazurak 1941, Lukkala 1942, Stälfelt 1944, Ovington 1954, Grunow 1955, Eidmann 1959, Norfalise 1959, Nye 1961, Brechtel 1965)。但是较矮的植被层也常常很有意义。