

植物地理学

ZHIWU DILI XUE (XIACE)

下 册

李 宏 编著



首都师范大学出版社
CAPITAL NORMAL UNIVERSITY PRESS

植物地理学

第四版 植物地理学 上册



中国地理出版社



中国地理出版社



植物地理学

ZHIWU DILI XUE (XIACE)

下册

李
宏
编
著



首都师范大学出版社
CAPITAL NORMAL UNIVERSITY PRESS

图书在版编目 (CIP) 数据

植物地理学：全 2 册 / 李宏编著. —北京：首都师范大学出版社，2014.10
ISBN 978-7-5656-2176-5

I. ①植… II. ①李… III. ①植物地理学—高等学校—教材 IV. ①Q948.2

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 246636 号

ZHIWU DILI XUE (XIACE)

植物地理学 (下册)

李宏 编著

责任编辑 李荣平

首都师范大学出版社出版发行

地 址 北京西三环北路 105 号

邮 编 100048

电 话 68418523 (总编室) 68982468 (发行部)

网 址 www.cnupn.com.cn

三河市博文印刷有限公司印刷

全国新华书店发行

版 次 2014 年 11 月第 1 版

印 次 2014 年 11 月第 1 次印刷

开 本 787mm×1092mm 1/16

印 张 15.25

字 数 346 千

总定价 66.00 元 (全 2 册)

版权所有 违者必究

如有质量问题 请与出版社联系退换

目 录

第四章	植物种群 /	1
第一节	种群及其基本特征 /	1
第二节	种内关系 /	9
第三节	种间关系 /	11
第四节	种群的适应策略 /	26
第五章	植物群落 /	29
第一节	群落的特征和性质 /	30
第二节	群落的结构要素 /	33
第三节	群落的种类组成 /	58
第四节	植物群落功能 /	74
第五节	植物群落的动态 /	79
第六节	植物群落分类 /	100
第七节	植物分布图 /	107
第八节	植物和植物群落的指示作用 /	114
第六章	世界植被 /	121
第一节	热带的植被类型 /	122
第二节	亚热带的植被类型 /	149
第三节	温带的植被类型 /	170
第四节	寒带的植被类型 /	186
第五节	隐域性植被 /	191
第七章	世界植被分布规律与植被区划 /	204
第一节	世界植被的水平分布规律性 /	205
第二节	世界植被的山地垂直分布规律 /	212
第三节	中国植被分布特点 /	219
参考文献	/	232
附 图	/	238

第四章 植物种群

Population, 含人或人民的意思, 一般译为人口, 以前, 也有人在昆虫学、鱼类学、鸟类学中译为虫口、鱼口、鸟口等, 后来一般均译为种群。种群指占据着一定空间的同一种生物的个体集群, 如黑猩猩种群、孟加拉虎种群、东北豹种群、蒙古栎种群、百山祖冷杉种群等。个体与种群的关系, 好比树木与森林的关系。任何生物都生活在具体的环境中。许多种生物在一定环境中彼此有所联系地生活在一起, 组成一个群落。个别个体的死亡不等于种群的死亡, 而种群的死亡则可能威胁到物种的生存。^①

从进化论的观点看, 种群是一个演化单位。从生态学观点来看, 种群也是生物群落的基本组成单位。林分(Stand)指内部结构特征相同, 并与四周邻接部分有显著区别的森林。根据树种的组成、森林起源、林相、林龄、疏密度、林型等因子的不同, 一个地区的植被可被划分成不同的林分。在林学中, “林分”相当于种群、群落的概念。在本书第四章中, 林分相当于植物种群的概念; 第五章中, 林分相当于植物群落的概念。

第一节 种群及其基本特征

一、种群的特征

(一) 种群数量特征

种群是生活在同一地点、属于同一物种的一群个体。种群不仅是某一个种的个体的总和, 而且是具有自己独立特征、结构和机能的总体。种群有年龄结构和性比; 有出生率、死亡率、增长率; 有种内关系和空间分布格局以及自动调节能力。这些都是种群对周围环境条件能较完整和更多方面利用的一些具体适应方式。

种群大小指任何一个物种在一定空间中个体数目的多少。单位面积或空间中的个体数目, 称为密度(绝对密度)。绝对密度通过采样方法获得。相对密度的指标分为直接数量指标和间接数量指标。

种群的年龄结构指种群内个体的年龄组成, 通常用种群内植物的平均年龄代表种群的年龄。种群的年龄结构越复杂, 种群的适应能力越强。

各树种的年龄利用生长锥钻取木芯或数伐倒木(或已往伐根)的年轮确定。人工林可查造林档案, 部分针叶树可通过数树干上枝条的数目来确定年龄。

^① 方宗熙:《生物进化》, 北京: 科学出版社, 1973 年, 第 70—72 页。

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)生长较快,2 年时高 1m 多,地径 2cm 粗,郁闭快,易成林。由于一年中时常处于逆境,生长断续相间,形成一年多轮,轮周不相闭合的假(似)年轮。因此,判断梭梭的年龄,可借助于每年萌发一轮枝杈的特点。从基部到顶端,有几层枝杈,就是生长了几年。这种方法确定梭梭的年龄不是太准确,10 龄以下的可靠程度约为 80%。再高龄只有从树形和长势上做概略的估计。一般规律是:1~3 龄,枝条浓绿,主干略黄,树形似圆锥;4~10 龄,枝条浓绿,枝杈较少,树枝向上伸展,树高大于冠幅宽度,树形似塔;11~15 龄,枝条绿色,枝杈较少,树枝向上伸展,树高大于冠幅;16~20 龄,下层枝杈干枯,高生长大减,树冠蓬乱,^①树高小于冠幅宽度;21~30 龄,枝条浅绿色,高生长基本停止,树梢干枯;31 龄以上,枝条变黄,树冠干枯,林木开始死亡。若生境条件较差,常早衰难以成林,树龄也随之难以确定。^②



根据年龄和其他各龄级个体的多少将种群区分为增长型种群、稳定型种群、衰退型种群(图 4-1)。

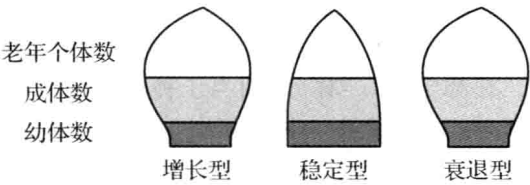


图 4-1 种群的年龄锥体类型图解

增长型种群:种群中有大量幼体和较少的老年个体,出生率大于死亡率。
稳定型种群:年龄结构介于二者之间,出生率和死亡率大致相平衡,种群稳定。
衰退型种群:个体数量下降的衰退种群。

生存曲线反映了种群系列和个体发育潜力与种群生存特有环境状况的相互作用。以存活数量的对数值为纵坐标,以年龄为横坐标作图,绘成一条曲线,这条曲线便是生存曲线。

Deevey(1947)仿效 Pearl(1928)提出了 3 种明显的生存曲线:
I 型:曲线凸型,大部分的生命周期处于低死亡率,死亡率集中于曲线的末端。如大型兽类和人,以及一年生植物。
II 型:曲线呈对角线,整个生命周期中表示出持续不断的死亡,各年龄死亡率相等。许多鸟类和多年生植物接近此型。
III 型:曲线凹型,幼年期种群死亡率很高,但随年龄增长而明显下降。许多海洋鱼类、海产无脊椎动物及寄生虫等(图 4-2)。
生存曲线仅仅在少数种群中成立,它们多半是短命的草本植物。虽然已发现许多多年生草本植物也符合成熟植物的 II 型曲线,但是这个模式却与其生长季节不符。同样,对籽

^① 树冠是树木上部着生树枝、树叶的部分。
^② 《新疆森林》编辑委员会:《新疆森林》,乌鲁木齐:新疆人民出版社,北京:中国林业出版社,1989 年,第 287—288 页。

苗阶段进行观察,发现种群死亡危险性随年龄增长而降低,如Ⅲ型曲线所示。^①

(二)种群的空间特征

1. 林下植物分布状况

(1)均匀型

均匀型(Regular disposal)指个体分布呈等距离分布。有机体能够占有的空间比其所需要的大,则在其分布上的阻碍较小。虫害、种内竞争、优势种成均匀分布而使其伴生植物也成均匀分布;地形或土壤物理性状(如土壤水分)的均匀分布,也可使种群的分布格局成为均匀的。

(2)随机型

随机型(Random disposal)指个体分布是偶然的,每个个体的出现都有同等的机会。随机分布在自然界也不常见。

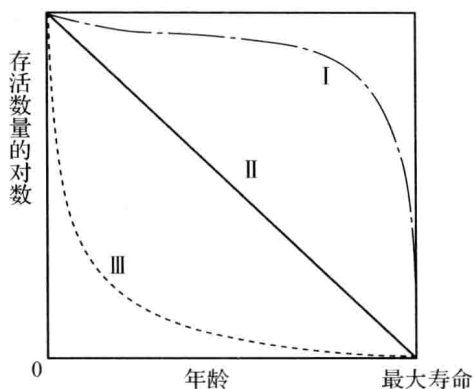


图 4-2 生存曲线

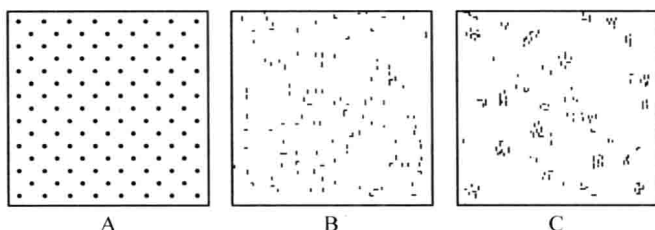


图 4-3 种群的空间分布型(仿 Smith)

A. 均匀型 B. 随机型 C. 群聚型

(3)群聚型

群聚型(Aggregated disposal)也称团状分布。在大多数自然情况下,种群常成群聚型分布(图 4-3)。

落叶松天然更新幼树呈群聚型(团状)分布的现象非常普遍,据调查,团状分布的幼树远较单株分布的幼树生长迅速。落叶天然更新幼树团状分布固然与其上层林冠的透光条件和林下植物繁生程度有关,^②但幼树团中不同植株生长差异的事实说明了落叶松幼树对生长环境有一定的要求,尤其是水分条件,只有群体生长才能创造出更适宜的环境。在同一幼树树团,中央的幼树亦较边缘的幼树生长快。同为 8 年幼树,在树团中央的高达 3.89m,而处于边缘的仅高 1.07m;树团中央的 6 年幼树高 2.6m,较边缘 9 年幼树高出 1.3m,亦较单生幼树生长迅速(表 4-1)。^③

^① Martin C. Kellman 著,张绅,吴章钟,周秀佳译:《植物地理学》,北京:高等教育出版社,1987 年,第 29 页。

^② 林冠是森林中全部树冠的总和。保持林冠适当的郁闭和合理的层次结构,是发挥森林有益效能,提高森林生产力的重要途径。

^③ 《内蒙古森林》编辑委员会:《内蒙古森林》,北京:中国林业出版社,1989 年,第 108 页。

表 4-1 落叶松团状和单株幼树树高比较

幼树年龄(年)	2	3	4	5	6	7	8	9	10
团状(cm)	20.1	24.5	33.1	47.8	95.0	118.8	130.5	178.5	260.0
单株(cm)		24.8	27.6	34.6	62.0	81.2	91.0	90.0	99.0

在白音敖包沙地云杉林，林中空地或林缘更新好，而林内幼苗幼树多呈团状分布。云杉母树周围的幼苗幼树亦呈现明显的递减分布规律：一般在一定水平距离内，越向外缘的树越高，从而形成同心圆式的分布序列。显然，这种更新特点使沙地云杉不同世代的林木分布也表现为群聚型(图 4-4)。^①

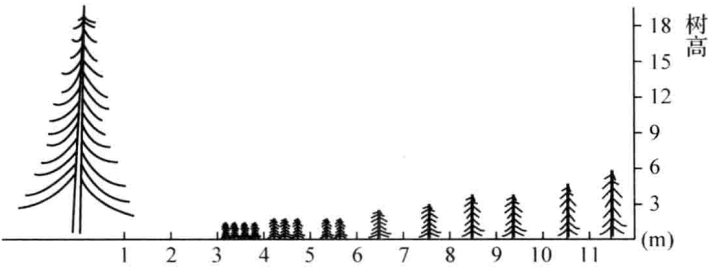


图 4-4 白音敖包沙地白杆幼树分布与母树距离的关系示意图
(引自：《内蒙古森林》编辑委员会，1989)

群聚型形成的原因是：

① 种子大小、地势影响，种子的散落比较集中，萌发时易于簇生生长。大果圆柏(*Sobina tibetica*)也称藏桧，位于高海拔地带，其种子巨大，难以靠风力传播，只能在山坡上靠滚动传播，不可能传播得很远，而且只能由山坡上方向下方滚动。^② 珙桐(*Davidia involucrata*)的果实大而呈椭圆形使其在成熟落地时易滚动，分布范围因母树所处的地势而定。珙桐种子主要散布在母树的附近，幼树分布在树体 1~10m 环带附近，使种群难以扩张。^③

② 繁殖特性影响，如匍匐茎或根茎的无性繁殖。

③ 天然障碍影响，种子由于风的吹落而集聚。郁闭的森林影响种子的散布。

④ 传播媒介影响，如动物传播，距离有限。

⑤ 林隙影响。不同的林隙干扰状况导致了林隙内光照的差异，进一步造成林隙内温度、湿度、土壤理化性质的变化，形成了微生境的时空异质性。林隙干扰通过改变微生境而对幼苗的出土、存活、定居和生长产生重要影响。^④

群聚能更好地改变微气候和小生境，或者由于小气候的特点有利于有机体在某一区域

① 《内蒙古森林》编辑委员会：《内蒙古森林》，北京：中国林业出版社，1989 年，第 160 页。
② 《青海森林》编辑委员会：《青海森林》，北京：中国林业出版社，1993 年，第 244 页。
③ 苏瑞军，苏智先：《珙桐种子散布——萌发及其种群龄级分配的关系研究》，《林业科学》，2005 年，第 41 卷第 3 期，第 192—195 页。
④ 宋新章，肖文发：《林隙微生境及更新研究进展》，《林业科学》，2006 年，第 42 卷第 5 期，第 114—119 页。

生长。集群分布的种群对不良环境条件比单独的个体有较大的抗性，但群聚型的分布会增加个体间的竞争。

2. 树冠形状、垂直投影

树冠形状的完整描述包括树冠长度(树冠高度)、树冠水平投影。树冠长度是主干上端和树冠顶部之间的距离，用测树仪测后取 2 次测量值之差。^①

树冠水平投影指树冠在地面的水平投影。树冠投影面积指树冠所覆盖的地面面积。按树冠最外周的垂直投影而确定其周界。森林中，相邻树木的树冠有时交叉，形成了树冠投影的重叠，重叠面积的多少，表明树木间竞争的剧烈程度。全部林木树冠对地面的覆盖面积大小是反映种群密度的一个指标。

树冠投影测定：方法一，假定树冠在地面的投影是椭圆形，然后测量树冠东西和南北两个方向的直径(2a、2b)，用椭圆面积公式 $S = \pi ab$ 求出树冠投影面积的近似值。方法二，假定树冠投影是圆形，测树冠边缘至树干基部的平均半径为 r ，则树冠投影面积 $S = \pi r^2$ 。方法三，绘制树冠投影图。工作步骤如下：在方格坐标纸上，根据树木之间的距离按比例标定各株树木的位置；按比例绘制标准地内各株树木东西、南北、东北—西南、西北—东南方向的树冠投影长度，得到每株树木的树冠投影图；联结树木各方向上的树冠投影点，形成树冠投影图，并从图上求各株树木树冠的投影面积。落叶松林的垂直剖面与树冠投影见图 4-5。

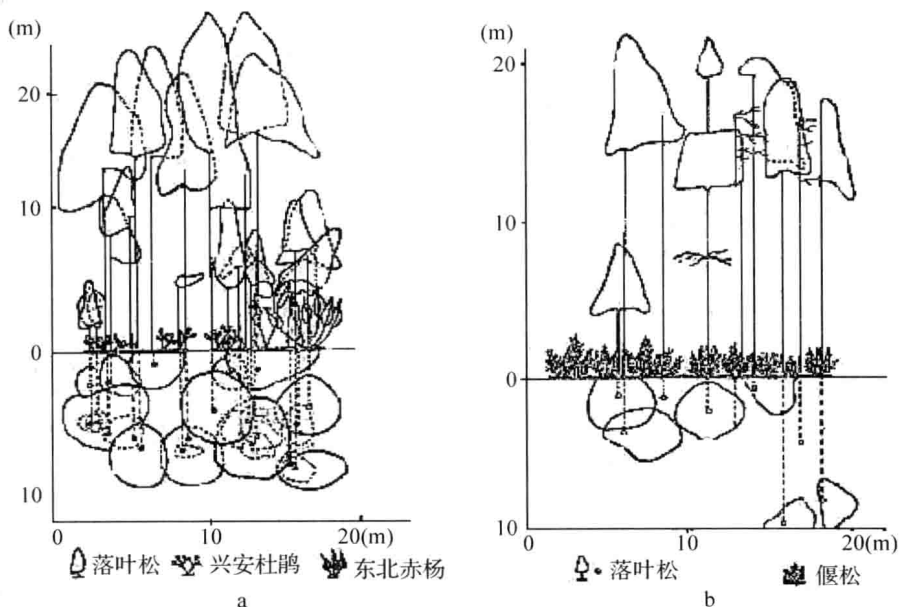


图 4-5 落叶松林的垂直剖面与树冠投影图(《内蒙古森林》编辑委员会, 1989)

a. 海拔 800~1100m, 1050~1380m 杉类落叶林 b. 海拔 1100~1200m, 200~1350m 偃松落叶松林

3. 林隙

林隙(Gap)，有人译为林冠空隙或林窗，最初由英国人 Watt(1925, 1947)提出，用以

① 郭德友，穆信芳：《森林多资源清查和生长预测》，北京：中国林业出版社，1988 年，第 42 卷第 5 期，第 202 页。

表现群落中一株以上林冠层(主林层)树木死亡而形成的将由新个体占据与更新的空间。这一术语自提出以来被广泛接受,但 20 世纪 70 年代末人们又重新对其进行了深入的研究。美国生态学家 Runkle 博士(1981, 1982)在对北美东部的老龄林(oldgrowth forest)深入研究的基础上,对林隙的概念进行了扩充,把林隙的定义分为冠空隙、扩展林隙两类。冠空隙(Canopy gap)指直接处于林冠层空隙下的土地面积或空间,这是狭义的林隙(广义的林隙既指林冠层的空隙,也可指扩展空隙);扩展林隙(Expanded gap)指由树冠空隙周围树木所围成的土地面积或空间,包括了实际林隙和其边缘到周围树木树干基部所围成的面积或空间两部分。扩展林隙在确定林隙内的种群密度或界限时是非常有用的,因为实际林隙由于树木侧生长的作用,大小是不断变化的,某时测定的大小并不能代表其形成初始时的大小,而扩展林隙则基本上是固定的,不受林隙年龄的影响。现在林隙的这两种概念已被广泛应用,但仍以冠空隙概念应用为多。^①

林隙形状是不规则的,有三角形、梯形、圆形、矩形、弓形、菱形等多种形状。总体来说,林隙形状可看作是椭圆形的,从垂直剖面上看,像一个倒圆锥体,越往上开敞度越大,越向下则逐渐变小。如果考虑到更新树木,则林隙的垂直剖面好像鼓形。实际工作中,通过测量林隙的长、短轴长度,采用椭圆计算公式计算林隙面积大小。在新英格兰的温带森林中,针樱桃(*Prunus pensylvanicus*)是常见种。它在稠密的成熟林中并不常见,却见于受一棵老树死亡或受人类的活动干扰的区域,那里林冠的孔隙容许阳光透过。^②

林隙是一种经常发生的小规模干扰,是森林群落时空格局变化的驱动力。林隙形成木,指创建林隙的树木,常见有单株、两株或 3 株以上的形成木。根据形成木数量的多少,林隙分为单形成木林隙、双形成木林隙和多形成木林隙。林隙可能由小尺度干扰形成,如动物的掘洞、雷击大树、枯死等原因;也可能是由大尺度干扰形成,如人工砍伐、火灾、暴风雨、虫害、泥石流等原因形成。^③

林隙的大小、年龄、形成木的特征以及形成方式是研究林隙特征的重要参数。

林隙大小(size),是研究林隙环境和林隙更新的一个重要指标。林隙大小通常用面积来衡量。多数学者都将林隙大小定义在 $4 \sim 1000 \text{m}^2$ 之间,小于 4m^2 的林隙很难与林分中的枝间隙区分开,大于 1000m^2 的林隙当作林间空地处理。

林隙年龄,指林隙自形成年份至调查时的年数。单株树木形成的林隙中,林隙的年龄是形成木倒伏或枯立后至调查时的年龄;多个形成木形成的林隙中,各个形成木自形成到调查时的年数各不相同,常常取其中最早的 1 株形成木时间作为林隙年龄。

虽然不同森林群落中,林隙干扰的频率和程度及其时空变化规律不同。但小型林隙干扰与大型灾难性干扰在不同时空条件下的组合,就形成了不同森林景观的时空变化格局。

林隙生态环境包括林隙内的微地形、温度与湿度、土壤养分状况。随着倒木的产生,林隙内的微地形环境也发生了相应的变化,最为明显的是树倒坑和树倒丘以及置于地表的隆起的树干,它们改变了林隙的土壤状况,从而影响着不同树种的更新。林隙内最明显的环境变化是光照的增加。林隙的方向不同,也会影响到林隙内的光照分布。如南—北向的林隙,在中午时太阳直射光到达林隙北部的地面,甚至穿过扩展林隙的北界;相反,在

① 臧润国,刘静艳,董大方:《林隙动态与森林生物多样性》,北京:中国林业出版社,1999年,第3页。

② C. Barry Cox, Peter D. Moore 著,赵铁桥译:《生物地理学》,北京:高等教育出版社,1985年,第3页。

③ 姜利,王忠瑞:《林隙对天然更新影响的研究》,《科技致富向导》,2012年,第14期,第291页。

东—西向的林隙中,直射光仅能达到林冠层树木的边缘。林隙内的土壤和空气温度都较林下的高,而且变动幅度也大,林隙内的空气湿度较小,而土壤表面的蒸发量较大,温度较低,但到距地表数厘米的土壤下层后,林隙内的土壤的湿度比林下的高,因为林下树木根系的水分吸收较大。林隙内土壤营养元素的有效性可能会增大,因为林隙内有机质分解与营养元素的释放增加。

二、种群密度与增长模型

(一)密度效应

密度效应(Density effect),指在一定时间内,当种群的个体数目增加时,出现的邻接个体之间相互影响的现象。密度制约因素包括生物种间捕食、寄生、食物、竞争等。非密度制约因素包括气候、二氧化碳浓度等。

种群个体数量变化受出生率(B)、死亡率(D)、迁移率(E)和原有基数等参数影响。若环境资源不受限制,则单种种群数量会按指数方式变化。 t 时刻种群数量增加值:补充率 $>$ 死亡率,种群数量增加;补充率 $<$ 死亡率,种群数量衰减;补充率 $=$ 死亡率,种群数量保持不变。

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

$$r = \frac{dN}{dt} \cdot \frac{1}{N} \text{ 或 } r = \frac{1}{t} \ln \frac{N_t}{N_0}$$

N_t : t 时种群的个体数量; N_0 : 种群初始数量; t : 延续时间; r : 种群内平均个体瞬时出生率和瞬时死亡率之差。 r 为正值,则种群数量增大; r 为负值,则种群减少。

(二)种群的增长模型

1. J型增长

在生存空间、食物供应、物理环境等非常适宜有利,又没有天敌和竞争者限制时,生物种群的繁殖潜力(或生物潜能)得以充分表现出来。 r 达到最大值,种群数量以最高增长速度扩大,增长曲线呈J形,即按指数函数曲线增长。但个体数量增加到一定程度后常突然受资源枯竭、环境恶化等条件限制而很快停止增长,甚至出现曲线下降的现象。一年生植物、水藻及某些昆虫具有这类增长特征(图4-6)。

个体数目增长的速率(dN/dt)等于在一定时间内种群中个体的数目(N)与系数 r 的乘积。

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

2. S型增长

每个种群的个体需要相同的营养和栖息条件,起初种群个体数量少,环境阻力增加量不多,随着种群内个体不断长大,环境阻力相应加大,限制效果渐渐显著,终于种群数量停留在一定的水平或在此水平上下波动,形成延滞曲线(逻辑斯谛曲线)。曲线的渐近值 K 称为负承载力或容纳量(饱和密度)。如果种群超过此量,必须有些个体被淘汰,自然调整负承载力。

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K-N}{N} \right)$$

$$N_t = \frac{K}{1 + \frac{K-N_0}{N_0} \cdot e^{-r \cdot t}}$$

以上公式中， K 是承载力或容纳量(饱和密度 K)。

在前述基础上增加了一个修正项 $(1-K/N)$ ，即未被利用的容纳量，当 $N=K$ 时种群停止增长，因为生存空间已被植物(昆虫)充满； $N \neq 0, dN/dt=rN$ 。

种群增长率先增加后减少到零，当种群数量为 K 值一半时的增长率为最大值。 K 值是在环境条件不受破坏的情况下，一定空间中能维持的种群最大数量，即环境容纳量。

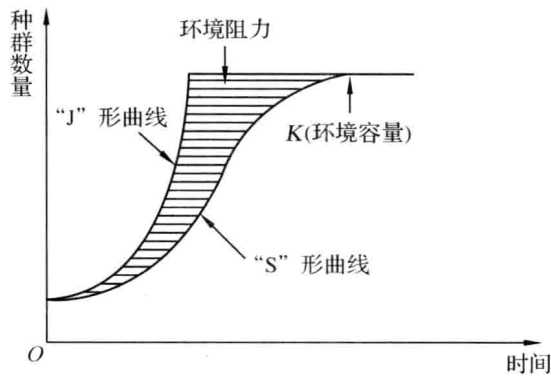


图 4-6 “J”形与“S”形曲线

“J”形曲线与“S”形曲线的区别见表 4-2。

表 4-2 “J”形曲线与“S”形曲线的比较

项目	“J”形曲线	“S”形曲线
前提条件	环境资源无限	环境资源有限
种群增长率	保持稳定	随种群密度上升而下降
K 值(环境负荷量)	无 K 值	种群数量在 K 值上下波动

外界环境、种群性别比例、年龄组成影响种群的出生率、死亡率，并进一步影响种群个体数目的变动；个体迁入、迁出也影响种群个体数目。在环境资源无限时，种群增长曲线呈“J”形；环境资源有限时，种群增长曲线呈“S”形(图 4-7)。

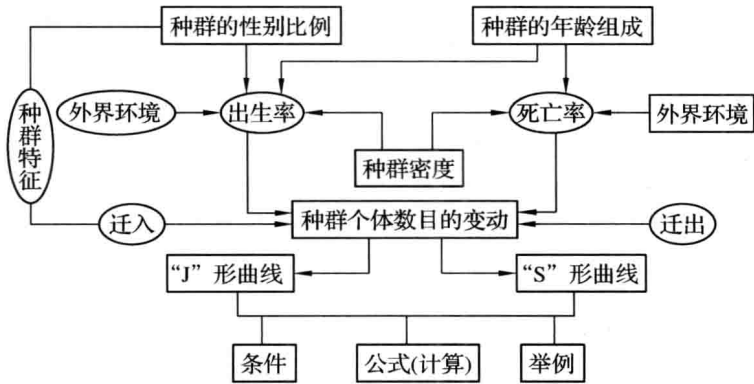


图 4-7 种群数量变化关系

第二节 种内关系

一、最后产量恒值法则

(一)最后产量恒值法则

最后产量恒值法则(Law of constant final yield)指在一定范围内,当环境条件相同时,不管一个种群的密度如何,最后产量差不多总是一样。澳大利亚生态学家 C. M. Donald (1951)在研究不同密度三叶草(*Trifolium subterraneum*)的产量(植株干重)时,发现在密度很低时干物质随播种密度增加,但很快趋于固定;从萌芽到发育末期(181天),都呈现产量随密度恒定的规律(图 4-8)。

$$Y = \bar{w}N = K_i$$

其中, Y 为单位面积产量(或蓄积量), 常数; $\bar{w}$ 为平均每株重量; N 为密度; K_i 为常数。

出现最后产量恒值法则的原因是在高密度情况下,植株之间的光、水、营养物的竞争十分激烈,在有限的资源中,植株的生长率降低,个体变小。

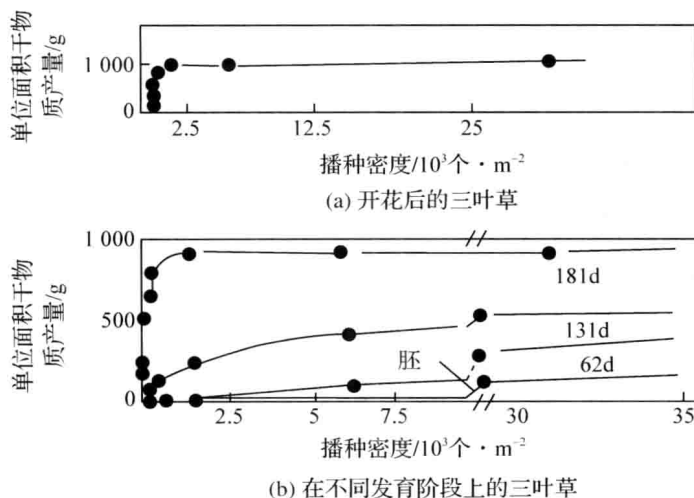


图 4-8 每单位面积干物质产量与播种密度之间的关系(引自 Harper, 1977)

(二)倒数产量法则

种群生长过程中,不断分化出来的生长落后的被压木,因光照和营养的不足,生长日益不良,导致自然枯死。于是,种群的活立木蓄积日益减少,这个过程被称为自然稀疏。①种群内,同种植物的密度引起的死亡被称为自疏(Self-thinning),由其他伴生植物密度引起的死亡被称为他疏(Alien-thinning)(种间关系)。

吉良龙夫(1953)发现草本植物的密度与生长之间存在明显的数量关系,即按不同栽植

① 刘君然:《林分自然稀疏理论及应用》,北京:中国林业出版社,1995年,第12页。

密度(N)培育农作物时,在一定时期内平均个体的平均每株干重(w)的倒数与密度(N)的关系可表达为:

$$\text{平均每株干重 } w = KN^{-a} \leftrightarrow \frac{1}{w} = A + B/N$$
$$\text{单位面积产量 } Y = KN^{(1-a)} \leftrightarrow \frac{1}{Y} = A + B/N$$

其中, K, a, A, B 都为随时间而变化的常数。这一方程适合许多农作物。

二、-3/2 幂定律

当种群密度很低时,植物重量的增加与密度无关,平均植物重量的增长不受密度限制。在只有一株植物存在的极端情况下,这种关系更为明显。他疏的种群其个体大小也不是无限增长。当一个较低密度的植物种群数量超出环境容量时,植物平均重量的增长将导致密度下降。林木相互之间的激烈竞争结果,将导致一部分生长状况差的植物枯死,从而通过自然稀疏调节种群密度。随年龄增大其个体平均重量也增大,种群密度由于个体死亡而下降。在实践中,种群各个生长阶段的密度,均有其密度上限。

Yoda 等人(1963)认为,通常植物平均重量对数和植物密度对数之间的关系有一个 -3/2 斜率,即 3 个单位平均植物重量的变化,相应地只有 2 个单位平均植物密度的变化,基于这种关系表现出的相当稳定性,将其称为 -3/2 法则(图 4-9)。

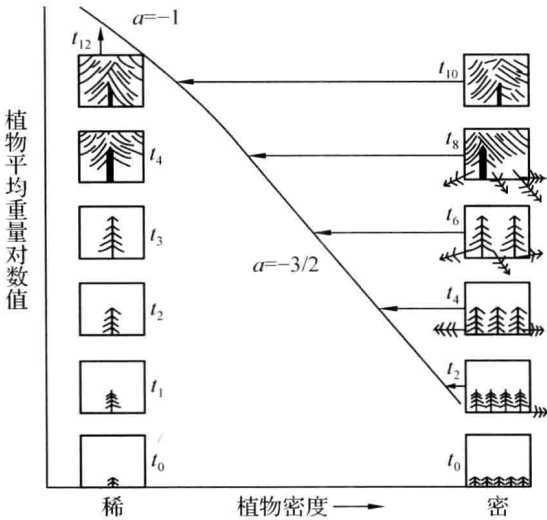


图 4-9 植物重量与密度的关系

各生长阶段的最大密度(N)与这个密度相适应的单株平均重量或材积(w)之间的关系式为:

$$\overline{w} = KN^{-a} \leftrightarrow \overline{w}N^a = K$$
$$\ln \overline{w} = \ln K - a \ln N$$

该公式反映了在高等绿色植物中广泛存在的基本规律。 K, a 为常数, $\ln K$ 为曲线在坐标轴上的截距,在大多数情况下, a 值变化不大,取 $3/2 = 1.5$ 的近似值,但喜光树种较

耐荫树种更接近 $3/2$ 。因此,把平均单株材积与最大密度的这种关系称为 $3/2$ 乘则。用该公式所表示的曲线,可说明平均个体能够长成最大个体时的最大密度,这条线被称为最大密度线,即二分之三乘则线。^①

林木平均单株材积 $\bar{v}$ 与最大密度 N 间的关系也符合 $-3/2$ 法则,即:

$$\bar{v} = KN^{-a} \leftrightarrow \ln \bar{v} = \ln K - a \ln N$$

单位面积产量或蓄积量与最大密度也符合这一公式类型,即:

$$\text{单位面积产量 } y = N\bar{w} = N \times KN^{-a} = KN^{1-a}$$

$$\text{单位面积蓄积量 } M = N\bar{v} = N \times KN^{-a} = KN^{1-a}$$

第三节 种间关系

一、种群之间的生态作用

种间关系有以下几种形式:(1)对抗性的,一个种的个体对另一种的个体不利,如种间竞争关系;(2)寄生—寄主关系;两个种的个体生长在一起,相互有利甚至互为依赖而生存,如共生关系;(3)两个种的个体生长在一起,彼此不受影响,如附生关系;(4)通过植物分泌物直接或间接地影响他种个体生长。

(一) 营养关系

寄生指一个种(寄生者)寄居于另一个种(寄主)的体内或体表、从而摄取寄主养分以维持生活的现象。由于寄生植物不需要靠阳光制造食物,因此很多寄生植物终其一生都生活在人们看不到的阴暗地方,它们会以吸器紧紧地附着在寄主的茎或根部。这些吸器能穿透寄主植物运送养分的通道,把寄主植物赖以生存的养分窃取过来。寄生分为体外寄生(寄生在寄主体表)与体内寄生(寄生在寄主体内)两类。在寄生性种子植物中还可分出全寄生和半寄生两类。

1. 全寄生(异养型)

全寄生植物无法进行光合作用,完全依赖寄主吸收水分、养分。如黄花列当(*O. pycnostachya*)、列当(*O. coerulescens*)、肉苁蓉(*Cistanche deserticola*)、锁阳(*Cynomorium songaricum*)、杯茎蛇菰(*Balanophora subcupularis*)、毛花松下兰(*Monotropahypopitys* var. *hirsuta*)等。

肉苁蓉寄生于沙漠植物梭梭、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)根部,对土壤、水分要求不高,分布于我国内蒙古、宁夏、甘肃和新疆,素有“沙漠人参”之美誉,具有极高的药用价值,是我国传统的名贵中药材,也是历代补肾壮阳类处方中使用频度最高的补益药物之一。草苁蓉寄生于桤木属(*Alnus*)植物的根上。全草入药,具有补肾壮阳、润肠止血等功效,民间称之为“不老草”。锁阳寄生于白刺的根部。野生于沙漠戈壁,零下 20°C 生长最宜,生长之处不积雪、地不冻。

^① 刘君然:《林分密度理论及应用》,北京:中国林业出版社,1994年,第5页。

菟丝子(*Cuscuta chinensis*), 又名豆寄生、无根草、黄丝, 旋花科菟丝子属, 一年生缠绕草本。植物体不具绿色叶, 茎黄色或红色, 借助吸器固着在寄主身上, 并且从接触寄主的部位伸出尖刺, 戳入寄主体内直达韧皮部, 吸取养分以维生, 更进一步还会储存淀粉粒于组织中。菟丝子刚长出来时有根, 目的是帮助它附着于其他植物上, 等到菟丝子慢慢长大时, 根部就逐渐枯萎了。

大花草, 大花草科, 仅生长在印度尼西亚的爪哇岛上。寄生植物, 既没有茎, 也没有叶, 只有一些丝状组织, 且对寄主非常挑剔, 只寄生在热带地区蛇葡萄的根上。大花草一生只开一朵花, 直径达 1m; 雌蕊、雄蕊生于花的中心, 花的中心像个面盆, 能盛 5~6L 水; 花瓣 5 片, 花瓣倒卵圆形, 长达 40cm, 厚约 3cm, 重量达 6~7kg, 浅红色, 上面有灰红色的乳头状突起和淡黄色的斑点, 发出令人厌恶的腐肉般的臭味, 引诱一些甲虫和蝇类为其传粉, 以便繁殖后代。大花草整个生命历程最辉煌的开花时期又只有短短的几天时间。

英国博物学家詹姆斯阿诺德见到大王花后不久, 给友人写道: “我感到十分荣幸, 因为我见到了植物王国中最伟大的奇观——一朵直径足有 1 码(0.914m)的巨花。说心里话, 要是当时没有同伴在场的话, 面对这个庞然大物, 我一定会感到极度恐慌。因为我从来也没见过或听说过如此硕大的花朵。”由于大王花产地的热带森林遭受严重破坏, 其生存空间越来越小, 已处于濒临绝灭的地步。1984 年世界保护联盟已将其列为“世界范围内遭到最严重威胁的濒危植物”之一。

2. 半寄生(自养型)

半寄生指寄生植物从寄主摄取无机盐类, 自身尚能行光合作用制造养分。如北桑寄生(*Loranthus europaeus*)、木兰寄生(*Taxillus limprichtii*)。寄生树根的山罗花(*Melampyrum roseum*), 具有青枝绿叶, 自营光合作用, 但从寄主处摄取水和无机养料, 属于半寄生植物。寄生树桠上的槲寄生(*Viscum coloratum*), 可以从寄主植物上吸取水分和无机物, 进行光合作用制造养分。它四季常青, 开黄色花朵, 入冬结出各色的浆果。

营寄生的高等植物, 具有适应于寄生生活方式的形态解剖特征和生理特性。

(1) 寄生者生物体简化, 如槲寄生和小米草(*Euphrasia*)等半寄生植物, 仅保留含叶绿素的器官, 能进行光合作用, 但是水和无机盐类则从寄主植物体中获取。全寄生植物则含叶绿素的器官完全退化, 如大花草、白粉藤(*Cissus* spp.)仅保留花, 身体的所有其他器官都转变为丝状的细胞束, 这种丝状体贯穿到寄生细胞的间隙中, 吸取寄主植物的营养。

(2) 几乎所有寄生植物都拥有吸盘、小钩等, 借助这些固定器官, 寄生者侵入并固定在寄主植物体内或体表。

(3) 寄生具有一定的专性。多数的寄生植物只限于寄生在一定的植物科、属上, 菟丝子属(*Cuscuta*)和列当属(*Orobanche*)中的很多种, 常寄生于车轴草(*Trifolium* spp.)、亚麻(*Linum* spp.)、向日葵、大麻(*Cannabis sativa*)、苧麻(*Boehmeria* spp.)等植物上。由于寄生具有一定的专性, 故寄生者和寄主常常协同进化。

(4) 强大的繁殖能力和很强的生命力。在没有碰到寄生时, 能长期保持生命力, 一旦碰到寄生植物, 又能立即恢复生长, 营寄生生活。如寄生在很多禾本科植物根上的玄参科