

目 录

前言.....	(iii)
序言及引论.....	R. Knapp(v)

一、植被变化的类型

1. 植被变化的类型和速度以及时间函数.....	J. Major(2)
2. 波动和演替的差异(以苏联的草本植物群落为例).....	
.....	T. A. Robotnov(13)

二、植被动态研究中群落动态分析和总结的方法

3. 植物大化石、花粉、孢子和土壤剖面在群落动态和古群落分布学中的意义.....	R. Tüxen(18)
4. 根据植被现状、早期记载,以及定位地段上的反复研究,进行群落动态的分析并作出结论.....	R. Knapp(32)
5. 欧亚大陆冻原植被演替分析的专门方法.....	
.....	V. D. Aleksandrova(46)
6. 欧亚大陆草原和半荒漠演替分析的方法.....	
.....	Z. V. Karamysheva(50)
7. 美国大陆总局的调查在植被群落动态分析中的应用.....	
.....	F. Stearns(55)
8. 中欧和法国森林经营历史对动态植物群落学的意义.....	
.....	F. Reinhold(62)
9. 植被动态中的循环演替和生态系统的研究.....	R. Knapp(68)

三、植被动态的细胞遗传学、竞争、化学互感作用以及类似的起因

10. 群落动态的植被变化的遗传学与细胞学条件.....	R. Knapp(78)
------------------------------	--------------

11. 植物间的相互影响、化学互感作用, 竞争与植被变化.....
.....R. Knapp (86)

四、演替及其终极阶段的分类

12. 演替的类型..... P. Dansereau (98)
13. 顶极群落的概念和识别..... R. H. Whittaker (110)
14. 演替系列持续时间的差异..... J. Major (126)
15. 俄国主要的演替分类方法..... V. D. Aleksandrova (129)
16. 演替分类和命名的某些原则..... R. Knapp (134)
17. 植被发展类型..... E. Aichinger (144)

五、演替阶段中的生产力和化学变化

18. 各演替阶段的第一性生产力..... H. Lieth (148)
19. 演替过程中生物量的积累..... J. Major (156)
20. 演替中氮的积累..... J. Major (165)
21. 灰分元素的积累和 pH 值的变化..... J. Major (174)
22. 热带亚热带老年地貌上的植被变化..... J. Major (177)

六、波动 (fluctuation) 的实例

23. 针叶泰加林群落中的波动
.....A. A. Korchagin 和 V. G. Karpov (182)
24. 北美草地植被的波动..... R. T. Coupland (187)
25. 图兰平原半荒漠与荒漠植被的波动..... B. A. Bykov (193)

七、古群落分布学的植被动态

26. 欧洲各地质时期的古群落分布学..... R. Tüxen (202)
27. 欧洲各植被单位的古群落分布学..... R. Tüxen (211)
参考文献..... (241)
索引..... (305)

一、植被变化的类型

1. 植被变化的类型和速度以及时间函数

J. Major

1.1 植被变化的类型

事实上,植被变化的等级分类,我们基本上关注的仅是一个特定的标准:年份的持续时间(表1)。实际上,长期的植物演替必然会同植被的短期变化在时间上相重叠。例如,牧场主所谓“趋向”(“frend”)是植物演替概念的一个不精确的惯用词。然而牧场状况的这种趋向,通常是难于从由于短期气候周期的波动状况中分离开来。

从较长时期的范围来看,气候变化对植被的结果,构成了在冰期和间冰期气候变化中的孢粉学解释的根据。这种历史变化(Major, 1958)在某些孢粉学的报告中,曾同其他的植被变化相混淆。Firbas(1949: 275—277)对这两者作了明确的区别。

关于决定生态系统除气候外的其他独立因素,如在广泛干旱时期在草地中突然增加黄土层,或是突然增加肥料,提供一个新的时间 t_0 , 与此有关的植被变化,已有完善的文献。同样,潜水面的上升或下降,甚至雪积累方式的突然改变也招致植被的变化(Billings, 1969)。在美国东部和特辛(Tessin, 德)由于栗枯萎病,在新西兰和澳洲生态系统中由于引入了外来哺乳动物,在新石器时代的丹麦或英格兰或现代加利福尼亚由于人们文化水平的不同等引起的植物和动物区系的变化,都已造成了植被的变化。火灾能够在无人帮助下可以想像会改变其频度和强度,或是在这些事件中单纯是长时期中的一个插曲。在这种情况下,火对植被的作用是和人们放火的已知作用相似,或是同由于人们对火的有效控

制而引起的少量火灾作用相似。

当其他全部因素不变时,植被随时间的变化,仅是植被在时间变化 (chronological change) 中的一种,这直接得自一般的方程和我们的历史知识。在非系列植被中,当演替时间的效应为零,那里的植被是地带性的或是顶极群落和 $dv/dt \rightarrow 0$, 而演替的时间 t 是以很多个百年计时,气候函数 ($v = f(cl)_{p,r,o,py}$), 岩石函数 ($v = f(p)_{cl,r,o,py}$), 土壤函数 ($v = f(r)_{cl,p,o,py}$), 生物函数 ($v = f(o)_{cl,p,r,py}$) 以及热量函数 ($v = f(py)_{cl,p,r,o}$) 是完全可能与时间成函数关系。但在个别称为函数关系中, cl, p, r, o 和 py 诸因素,它们随着历史起着变化。广义而言,当 $cl = f(\text{时间})$ $p = f(\text{时间})$ 等等,则 $v = f(\text{时间})$, 但在这种情况下的时间等级,与时间长度 (这里我们区别为演替变化) 相比,仍是较大的等级 (表 1)。

因而,最近 10,000 年以来的后冰期植被的变化,是未能被预知的。但如果知道气候变化的性质和范围之后,那末植被的变化也就可知了,因为植物生态学家可对植被和气候的相互关系作某些概括。

当植被可依赖的环境因素发生了变化,那末植被的性质也必然明显地发生变化。然而,环境中各独立因素的变化,是从植物群落范围之外,影响着植被。这种变化是异发的,因而事前无规律可循的。这些变化对 Sukachev 的生物地理群落这一术语来说,在作用上是外因发生 (Sukachev 及 Dylis 1964: 468, 483—484)。这类永久的 (Lüdi 1930: 515; Major 1951: 398) 长期变化,是 Braun-Blanquet (1964: 705) 和 Aleksandrova (1964: 301—302) 从短期植被变化中分出来的。鉴于资料不允许重建各个植物群落,因而宁可说是讨论植被的历史。这种变化是不适用于“农田地植物学”研究。Aleksandrova 把各个植物群落的短期变化 (“特殊变化”, 1964: 302), 分成灾难性的,人为的和植物的演替 (见下), 前两者是异发的。根据 Yasoshenko 和 Grabar (1969: 3), “突然的”较“灾难性的”更为适用。

上面讨论关于植被异发的,系统发生的变化的这些类型,与造

表1 与持续时间(年份)相关的植被变化的类型

[根据 Yaroshenko (1946, 1953: 123, 1961: 195ff). Major (1951: 398). Aleksandrova (1964: 300, 1962: 11-12). Sukachev 及 Dylis (1964: 475ff., 482ff.). Daubenmire (1968: 228) 等修订。]

持续时间(年)	变化类型
逐日的	种类成分的逐日节律: 蒸腾、光合作用等。
1	季节的。与群落特殊种类(particular species)的个体发育以及不同生长期和季相中可能的变化有关。
大致是 4	小啮齿动物周期,可能是与从动物种群到植物种群所必需无机物的周期有关(参看 Pitelka 及 Schultz 1964)。
几个 10 年	气候周期,对一年生植物的产量、种子供给、盖度和多度均产生变化。
若干个 10 年	种生活力随年龄的变化,多年生植物随年龄的个体发育变化(Rabotnov, 1950)。
若干个到多个 10 年	群落内的替代周期(replacement cycles), Watt 的(1947)的分布格式(pattern)和过程周期(process cycles),与种的有限生活范围有关(参看 Daubenmire, 1968: 224-8)。
100 年	由前一个群落导致发展成一个新群落的变化。直接的和因而是像上述那种短促的预知的变化是不存在的。 t_0 是能确定的。环境中各独立的因素是恒定的;因而不同于下面的异发(allogenic)变化。
几个 100 年	产生生态型的小演化(microevolution)(参看 Bradshaw 1965, 1969, Aleksandrova 1964: 200)。植物区系是在一个小范围内变化。
若干个 100 年	由于在环境的某些因素中人们活动所引起的变化,而产生植被的变化:火烧或控制火烧,刈割,林伐(有别于“木材收获”)。
1000 年	环境因素的本质变化。历史变化,与气候、地貌、植物区系和动物区系变化有关,也与由于地质过程引起的土壤母质的缓慢变化有关。
多个 1000 年	群落的演化,与由于迁移、灭迹和演化引起的植物区系的变化有关。

成植被的个体发生形成对照。对植被的个体发生,我们可以根据发现的情况,分别加以研究,这里,除了时间外的环境的全部独立

因素都是不变化 (Major 1951: 398)。我们把这种变化称为演替变化。在具有独立因素生境中的系列植被,总是恒定地从一个植物群落发育成另一群落 (Aleksandrova 1962, 1964: 306)。在 Tansley 的术语中(1920:136, 1929:680),这些均为植被的自发变化(同样见 Sukachev 及 Dylis 1964: 483)。这些均在表 1 中作了叙述。Aleksandrova 对这个概念的讨论(1962, 1964)是充分的、合乎逻辑的、完全的和公正的。Ellenberg 关于植被动态的基本报告(曾在 1967 年 Tüxen 组织的林顿 [Rinteln] 讨论会上宣读),有论据地同意上述的大部分立场(Korchagin, Gorchakovsky 及 Matveeva 1968)。

1.2 植被的性质

但是,在这种植物演替中,能够测到些什么样的植被性质 (v_1 , v_2 等)呢? 关于自发的植物演替我们真正能知道些什么? 这种演替的进行是从开敞植被到郁闭植被,从简单的单层群落到复杂的多层群落。种的多样性是随时间而增多(或者是下降)。生物量增多,至少是到达某一点。生产率可能完全无增长。生活型从一年生植物或短生植物变为多年生草本、灌木或是乔木,是取决于在该生态系统中所得到的气候、土壤母质、地形、植物区系和其它等的水平。在某些生态系统中,针叶树代替了阔叶树,或是常绿的代替了落叶的。在淋溶的(潮湿的)环境中,土壤变得更酸,因而在表示有或无的种类名称表里,嫌钙植物的比例增大了。在干燥环境中,酸性母质很少变酸。旱生环境变得较为中生,湿生环境也通常变得更为中生,因而旱生植物和水生植物两者的比例下降到有利于中生植物。生态系统中的土壤部分,随着有机物质——含 C, N, 在多数情况下是随着有机态的 Ca, K, Na, Mg, P 和 S 而肥沃起来。当增大的植物盖度蒸腾更多水分时,淋溶可能减弱,或是淋溶可能由于茎流 (stem flow) 而局部地增强 (Gersper 1968, Gersper 及 Hollowaychuck 1970, 1971, Mina 1967)。

说明一下,上述的变化,极少是定量的。除非 v 和 t 两者是

用数量术语来表示, 否则是不可能获得变化的速度。很多关于植物演替的卓越研究, 对植被多少是有定量的数据, 但是这些研究缺乏一个绝对时间范畴。Clements 在其关于在科罗拉多森林火灾后的美国黑松林 (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) 生活史的出色研究中, 是唯一根据时间上的连续来布置样地(1910)。Ellison 根据在犹他州的华萨奇 (Wasatch) 高原的亚高山带的草本草甸原生演替的研究, 按照调查的样地, 排列成时间顺序表 (chronosequence), 这无疑是正确的, 但是却一点也没有时间的统计。此外, 把石质和非石质基质列入同一系列, 这或许对植被的定量统计恰好是合适的。另一方面, Ives (1941) 在科罗拉多落基山脉的复原的云-冷杉林 (*Picea engelmanni*-*Abies lasiocarpa*) 的摄影记录, 有一个显著的、包括精确资料的时间范畴, 但没有植被的定量统计。Braun-Blanquet 及 Jenny (1926, Braun-Blanquet 1964: 666—668) 在过湿的瑞士阿尔卑斯山的植被演替和土壤发育的典型研究, 对不少疑难处作了出色描述。因为母质是灰岩, 故最古老最发育的土壤(在其剖面上有大量有机质)必然是淋溶最强、酸性最大的。因而能把土壤及其典型植被两者整理成一个时间顺序表。但是时间范畴不是绝对的, 并且对植被的详细记录, 要有数量值是困难的。此外, Ellenberg 提出 (1953), 土壤实在并不是一个同源系列的全部部分, 但是, 最发育的土壤仅是能够在混有硅酸岩的灰岩冰碛 (moraines) 上发育。

在很多的演替研究中 (Ives, 1941; Ellison, 1954; Shantz 及 Turner, 1958; Pettersson, 1958; Frey, 1959; Phillips, 1963; Hall, Specht 及 Eardley, 1964; Braun-Blanquet, 1964: 670—671, Hastings 及 Turner, 1965; Heller, 1968), 照片已被有效地采用, 或是提供某些必要的文件, 作为图件 (Fukarek 1961, J. Braun-Blanquet, Wikus, Suter 及 G. Braun-Blanquet, 1958——参看 Braun-Blanquet, 1964: 630—633; Aleksandrova, 1964: 343—344) 或是作为永久性的图解样方 (Braun-Blanquet, 1964: 620, 690—693; Ellison, 1954; Leontive 1952; Becher, 1963; Woike 1958, Cooper 1923, 1931, 1939, 参看 Aleksandrova 1964: 349—356 及 Braun-Blanquet 1964:

614)。然而植被的这种图解记录不能定量，我们不能利用这些材料去确定植物演替速度，纵然其时间的座标是完美无缺的。

另一方面，很多演替研究的时间范畴十分狭窄。它要重新计算出其变化的速度是不可能的。大多数的间接法均有此缺陷。

最后，即使时间范畴是适用的，那末调查者可以将不同生境(different sites)放在一起，作成时间顺序表。虽则该地区的环境中的多种因素比时间来得恒定。但通常也是没有保证的，这种时间顺序表的所有成份，事实上是在同样的气候、同样的母质、同样的地貌和由同样的植物区系以及有同样的火烧历史下发育起来的——或是不存在这些相同的东西，这些因素的差异，不论如何测定，对演替的原因和数量是没有影响的。

1.3 时间函数(chronofunctions)

设时间函数 $v = f(t)_{cl, P, t_0, P_0}$ ，通常是用来作植被描述，我们可以规定，大约从冰期后高温时期以来和可能当然是最近的冰期以来， t_0 小于几千年的时间作为时间长度的绝对上限。在这期间，一种植物演替是在一种气候下进行的。基本曲线如图 1 所示。图中，曲线的连续部分是 $dv/dt = K(A - V)$ 。变化的速度在开始时最快，当接近渐近线 A 时，速度下降。充分长期的植物演替的结果是 $dv/dt \rightarrow 0$ 的稳定植被。

简化实际的数据是不适宜的，我们证实了 Faegri 的结论(1933: 241)，即演替的速度刚刚在 t_0 之后是缓慢的，并不是最快值。这对演替进行时 $dv/dt \rightarrow 0$ ，一般说是符合的。因此，曲线必须有一个弯度，这时， dv/dt 是最快值或是 $d^2v/dt^2 = 0$ 。但还应指出，过了某些时间之后， $dv/dt < 0$ 。如果 v 是指生物量，那末不仅是生产率必须随时间而降低，而是生产率必变为负数。

对经过一段时期的植被，一个真正的顶极群落所作的大量测定得到的上述这种降低，在很早以前就被 Lüdi (1923, 1930:532) 以及 Pachoski (1921) 和 Sukachev (1928:127) 指出过。Lüdi 的

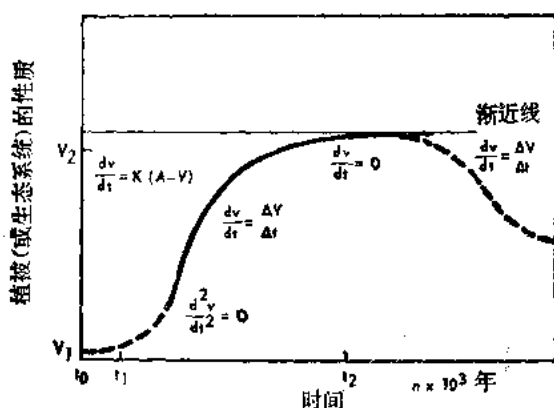


图1 时间函数的图式, $v = f(t)_{t_1, t_2, t_3, \dots, t_0}$ 曲线的切线部分为最不可靠。说明见正文

思想是以其在过湿的瑞士阿尔卑斯山的演替研究以及 Braun-Blanquet 及 Jenny(1926) 在附近地区的土壤植被研究为依据的。Braun-Blanquet 用了其他的例子丰富了这个思想 (1964:561)。还要说到, 在过湿的阿拉斯加东南岸的冰川湾以时间作为函数的土壤含氮的曲线。表示了从 t_0 开始之前约 100 年 N 含量的最大值。在这个时间内, 在灰壤上的 *Alnus crispa* ssp. *sinuata* 被 *Populus balsamifera* ssp. *trichocarpa* 所超过, 后者转而被 *Picea sitchensis* 超过和代替, 然后又被 *Tsuga heterophylla* 和 *Ts. mertensiana* 所代替, *Ts. mertensiana* 向北则更为丰富 (Grocken 及 Major 1955: 433, Ugolini 1966: 72, 1968: 132 及 134, Stevens 1963)。Zach(1950) 和 Lawrence (1958) 叙述了这一植物演替和土壤发育导致有沼池的水藓沼泽的进一步过程。Sjörs (1963) 把这个思想扩大到整个北部林* (boreal forest)。甚至在干燥地区, Plochmann (1956) 描述了老熟的树死亡时林冠的破裂。当树木在林窗开始更新时, 生

* 又可译为寒温带针叶林。——译者注

产率以及甚至是生物量可能减少。Heusser (1956: 276) 在加拿大落基山脉的罗布森山冰川的小冰期位置附近, 描述了立地百年的一个与上述类似的成熟的森林。最后, Cooper (1960, 1961) 曾描述了亚利桑那一个三百年以上的衰老的 *Pinus ponderosa* 样地的类似瓦解。在另一类寒冷大陆性气候的生态系统中, Benninghoff (1952) 及 Drury (1956) 指出, 在由永冻土形成的阿拉斯加地区, 植物演替中的生物量有下降的趋势。Viereck (1970) 指出。自发演替的这一过程, 导致在风化层中形成永冻土。这种演替是从旱生向中生向水生植物群落方向移动的——从生长在新堆积的河流砂砾上的 *Salix alaxensis* 至 *Populus balsamifera*, 至含有羽藓的 *Picea glauca*, 至含有 *Sphagnum* 的 *Picea mariana*, Heilman (1966) 对演替以及在演替过程中土壤氮的数量变化说得更加详细。Freise (1938) 对热带巴西提出了在砖红壤上导致生物量减少的一个演替, 因那时砖红壤变得干燥, 其铁铝氧化物成份脱水成为不可逆。

Loucks (1970) 对美国威斯康星州的落叶阔叶林引出了第一生产率的数据(与图 1 的部分相符), 其最大生产率恰好是出现在二百年。自然灾害可在任何时间打破这种有规律的格式(pattern), 以及因为种的多样性(diversity)也显示出一个类似的最大值, 所以这种动摇在演化中以及在纯生物量生产率意义上都是重要的。Ksajina (1967: 77) 对英属哥伦比亚北部的 *Picea glauca* 林(它是到达 *P. mariana* 的一个系列), 也作了类似的结论。因而森林火灾使这种生境, 经历了漫长时期, 回到生产力更强的状况。从大量的生态系统的类型来看, 如果植物演替进行得很长, 而导致低生产率和甚至在某些情况下的低生物量, 是有大量证据的。

Van der Valk 和 Bliss (1971) 研究了加拿大阿尔伯塔牛轭湖的湿地成带性以及把它作为典型的水生演替, 他们发现, 从沉水经过浮水植物群落, 生物量和生产率两者均有提高, 但是在相邻的(相邻的) *Carex* 草甸群落则下降。

遗憾的是, 植物生理学的数据和概念, 对象把图 1 那样的理论产量曲线化成公式或甚至是给予验证, 均无多大的帮助。然而,

Gore 和 Olson (1967) 利用了一个分隔小室传递模型 (compartment transfer model), 作出了象图 1 那样的生物量积累的计算曲线。Olson (1964) 在一篇有卓见的文章里, 讨论了基本假设以及在计算模拟方法中生态系统累积有机物质的问题。我们应该注意到, 图 1 曲线的逻辑斯蒂型(S 型), 在方程中通过现行的假设来说明逻辑斜率 (slope of the logistic) 是很难显露出的。这一方程常数, 当用于植物演替时, 不能在生物学上作解释 (Pielou 1969: 19—21)。

1.4 植物演替的速度

当我们试图从文献中摘取关于植物演替的速度时, 可发现很少有可供使用的资料。由于大多数种类在演替中是被替代的, 故个别种类的资料并非特别有用。一个种的侵入, 它的盖度、密度、生物量、生产量等增加了, 过些时候, 然后是下降。对一个个别的种来说, 单独测定其演替, 则它必须是优势种、建群种或是高度建设者。但是这些术语的含义在使用时是不明确的。

我们应该应用植被的数据。生物量是一个例子, 但数据甚少 [Rodin 及 Bagilerich 1965(1967), Budyko 及 Yefimova 1968]。我们能够利用的数据, 有与植被密切有关的土壤性质, 即有机质 (C, N 和有机 P) 的量, pH, 枯枝落叶层的厚度或重量, 土壤温度。植被标准测定的大部分项目, 如盖度、叶面积指数、密度、频度等, 可很快地达到最大值, 并通过进一步的演替而保持常数, 当不同生活型的种彼此被替代时, 或是(频度)开始时, 这种测定项目则就毫无意义。“重要值”在各生活型之间是不能被转换的, 充其量也仅是把基本数据弄乱了。植物社会学家想出了摆脱这种困境的方法。他们知道, 或是想来他们知道, 当生态系统中的从属性质变化时, 有哪一些种的反应是相似的, 那末他们事实上就可利用这些种的增加和减少, 作为对生态系统从属性质的测定。于是, 钙生植物多度的减小和避钙植物数量的增大, 可作为在淋溶环境中钙质基质

上的演替过程。在很多温带演替中,旱生植物多度的减小,这就造成朝着更为中生的生境。在 Braun-Bianquet 的某些图式中,存在着这种程序的明确启发(1964:666,700)。

最后,在多少是坚硬的碎屑基质和在石质土类中的粗骨土上,最初的植物演替速度,存在着数量的差异。在粗骨土上,植物是群集在裂隙中,而植被是越过坚硬的岩石表面铺开的,它并不对岩石表面起作用,也不受岩石表面的作用。在碎屑物质上,不论是原生的或是次生的演替,至少在数量级上要比在坚硬的岩石上来得快。

我们要谈论的演替速度,不仅是依据 dv/dt , 而更多是不精确的。如果我们知道,处在开始时的植被状况以及以后某些时候变化速度明显变慢时的植被状况,那么,根据时间间隔来划分的植被差异,是整个演替的速度。在图 1 中, $(v_2 - v_1)/(t_2 - t_1) \sim \Delta v / \Delta t \sim dv/dt$ 。

下列植物演替的速度 (dv/dt), 我是摘自文献中 $v = f(t)$ 的多种曲线。如果作者对其数据没有处理,我都做了。对曲线峰最陡的部分,通常是用速度来表示。那里仅表示了两个点,其速度必须是 $\Delta v / \Delta t$ 。

如果能把森林处理在一个时间顺序中,即具有多少是明显不变的独立生态因素,我们就能利用为森林测定目的所初步收集到的某些生物量、N 含量等数据。在森林生长的技术资料中,包含着许多附加数据,这也是可以利用的,如果木材立方米的经济测定能换算成在生物学上有意义的生物量的话。森工人员材积表的改制是十分有好处的。当我们描述植被的组成结构特征,如茎/根比例随年龄、生境、立木蓄积等变化时,其地下部分也能包括在内。植被下层林木的作用不应不考虑在内。严格地讲,下层林木对生物量的矿质营养物含量所起的作用,在比例上是远远超过其本身生物量所起的作用 [Scott 1955, Pyavchenko 1960, Remezov, Samoylova, Suiridova 及 Bogashova 1964, Rodin 及 Bazilevich 1965(1967)]。

曾试图把所提出的数据对生态系统的自然因素(主要是气候)作粗略的描述。在参考文献中可望得到更详细的描述。在绝大多

数的美国生态学工作中,作为独立生态因素的植物区系,是被忽视的。美国以外的很多工作中,对植物区系作恰当的概略统计,提出一个在很多地点调查所得的植物种的名录[汇总表 (Aufnahmen, relevés)]。

植物演替速度是按如下顺序示出:包括在土壤上或土壤里有有机物质的生物量,另外,象种类成份那样的植被性质——仅是在确定达到平衡之时有用,测定与生物量密切有关的,如N和C,以及pH,然后象Ca, K, Mg, P等其他无机成份。在这些类别中,植被数据应看作是首要的,其次是生态系统,然后是包括枯枝落叶层的土壤。数据以克(干重)/米²·每年或化学成份以克/米²·每年表示之 (Major, 1970)。

为了确定植物演替的速度,我们需要解方程 $v = f(cl, p, r, o, py, t)$ (Jenny 1941, 1946, 1958, 1961, 1965, Jenny, Selem 及 Wallis 1968, Major 1951, Crocker 1952, Olson 1958), 在方程 $v = f(t)_{cl, p, r, o, py}$ 中, v 是定量测定的植被性质, f 表示所存在的函数关系, t 表示从选择 t_0 起所消逝的时间, cl 表示地区的一组气候参数, p ——土壤母质, r ——地形作用, o ——生物群,后者,在其植物部分是地区植物区系所提供的各种繁殖体的总和。 py ——与人们火烧性质无关的火因素。 v 所表述的性质是取决于在方程右边的独立的环境因素或是因素组。我们感兴趣的事,是 cl, p, r, o , 及 py 恒定在特定的水平上。

植物演替的速度,是 $v = f(t)_{cl, p, r, o, py}$ 方程中 dv/dt 之值。如果植被变得稳定,如果 $dv/dt \rightarrow 0$,那末,即达到95%平衡的时间,对表示“植物演替速度”,其意义定是有价值的。

(张 钟译)

2. 波动(fluctuations)和演替的差异

(以苏联的草本植物群落为例)

T. A. Rabotnov

气象、水文以及对植物生长重要的其他要素，每年均是特殊的，由于这种特殊性，植物群落是逐年或逐季地发生着变化。植物群落的这种动态形式，称之波动。波动在草地中特别明显，很多植物生态学家对它作了研究 (Pachosky 1917, Ramensky 1925, Shennikov 1930, 1941, Rabotnov 1955 及其他人)。波动，不同于演替，其特征为：1. 植物群落逐年或逐季的变化方向不同；2. 变化的可逆性；3. 在典型情况下，植物区系成份稳定，不存在新种的侵入。

在波动中，在生产率、各成份的数量比、优势种的成份和重要值(直至优势种的替代)、草地的形态结构以及物质和能量的平衡方面，都会发生多少是重要的变化。

在某些波动中，变化是相当大的，以致如果不知道其最终的结果是“回到最初的位置”，那末可能把它误认为是演替。波动和演替是同时发生的，因此，波动变化的可逆性，通常是不完全的，植物群落回复到的不是其原来状态，而是接近原来位置的状态。同样，波动和演替之间的界限也是相对的。同短期或周期性气候变化相关的、并回复到接近原来状态的植物群落的动态，是需要把它看作是波动或是植物群落动态的一种特殊形式。

有时，处在“气候周期”间的变化，并不随之回复到“原来状态”，是由于在周期开始时占优势种的完全死亡或几乎完全死亡之故，或是由于竞争力更强的新种侵入的结果。应把这种变化认为是演替。

由于森林砍伐或是草原的开垦等所引起的演替，通常是包含

植被仍回复到原来的位置之中。因而,考虑重建原来植被所必需的持续时期,来划分演替和波动的界限,是合理的。短期的可逆变化应认为是波动,长期的变化则应看作是演替。就与波动有关的可逆变化的大致阈值期而言,可取太阳活动的“十一年周期”。

与演替一起出现的波动,影响着演替变化,它促进或阻碍着一个植物群落被另一个所替代。在植物群落波动性干扰时期,在演替中发生植物种的侵入,并不是少见的。然而,在波动时所发生的侵入,并不总是导致演替。因而可划分为有效侵入和无效侵入。有时所观察到的“假侵入”(false invasions),是以前处在休眠(包括土壤中的能育种子)或是压抑状态的种的传播。

波动的根本原因是下述的逐年或逐季的变化:(1)气象状况;(2)水文状况;(3)人类活动的作用。所有这些原因,直接或间接地影响着(通过植被的变化)群落的动物和微生物成份,并在这些成份的种群和活动中,逐年地反映出明显的变化。动物成份的变化也能产生植物群落的波动。波动也可能由于某些植物生活周期的特殊性所引起的。然而,这种波动是与逐年的环境变化紧密相关的。故根据起因,可划分出下列的波动类型:(1)生态环境的,与生态环境(气候、土壤、水文)变化有关;(2)人为的,由于人类活动逐年的差异所引起的;(3)动物的,某些动物,主要是昆虫和野鼠大量生殖的结果;(4)植物周期的,是和某些植物生活周期的特殊性和(或)其种子产量逐年不一致有关;(5)寄生植物的,由于寄生植物,主要是真菌类和有花寄生植物的大量繁殖所引起的。

生态环境波动的特性,是由气候和水文状况逐年变化而决定的,这取决于地区的气候及该植物群落所在地的水文状况。在大陆性气候较强的地区,波动更为明显;而在水分状况稳定的地方,波动就不太明显。在谷地的受淹部分,波动不仅取决于气象状况,而且也取决于泛滥时间和沉积作用的差异。

波动的特性也取决于形成植物群落的植物。在森林中比在草地上,能产生较稳定的植物气候。木本植物比草本植物,更能抵抗气候(Weather-resistant)的变化。值得注意的是,森林中的波动是

没有草地上来得明显。

植物群落中各成份间逐年的数量比例变化,是与其个体的数目和生活力的变化有关。种子产量、实生苗数量及其死亡率的变化,在波动时到处可见。在某些植物群落中,波动基本上继之以各成份生活力的变化,而在另一些植物群落中,由于个体大量死亡的结果,观察到了成熟个体数目的偶然性(episodical)或周期性变化。

草本植物生活力的差异,表现在萌生苗的数目和活力的变化、生殖枝和营养枝的比例、个体的生产率;在某些种中,还表现在活动态和休眠态个体之间的比例。

草本植物群落地下部分的波动性变化还没有研究过。曾观察到草地土壤里能育种子数目逐年的明显变动。

根据植物群落变化的形式,可划分以下的波动类型:

1) 不显露波动 (obscure fluctuations), 以各成份的数量比例发生微小变化为特征的。这种波动对植物群落的生活以及对人类利用来说,是无重要意义的。

2) 摆动性波动 (oscillatory fluctuations) (摆动), 各成份在生产率和比例上的短期(时期为 1—3 年)变化,随之为优势种(与其生活力的变化有关)的逐年可逆性交替,例如, *Bromus inermis* + *Agropyron repens* 占优势(干年) $\rightleftharpoons$ *Alopecurus pratensis* 占优势(湿年)。

3) 植物周期性波动 (phytocyclic fluctuations)。它是以一、二个单-少果种 (mono-oligocarpic species) 在一时期占优势为特征的,通常是与其他植物一起占优势。这种植物个体的大量发育,随之,由于其完成生活周期而大量死亡。例如,在草甸中有 *Trifolium pratense* 和 *T. hybridum* 占优势时期(“三叶草年”)。

4) 偏离-突变波动 (digressive-demutation fluctuations) 与一个或几个优势种的大量死亡有关,这是由于平均气象和(或)水文状况的巨大而有时是长期的偏差,或是食植性动物大量生殖的结果。这种干扰继之以竞争力小的种的传布。后者,通常是以有效的营养繁殖来产生它们自己(实验: L. G. Ramensky)。外来者(explorer)