

植物群落演替与土壤发展之间的关系*

张全发 郑 重 金义兴

(中国科学院武汉植物研究所, 武汉 430074)

提 要 本文运用植物群落中植物优势种的重要值与相对应于群落的土壤特征值直接相关联的分析方法, 对湖北宜昌大老岭的桦 (*Betula*)、栎 (*Quercus*)、栗 (*Castanea*) 七个群落类型的三个演替途径的土壤动态进行分析, 结果表明: 在植物群落的演替过程中, 土壤中的Ca、pH值减少; 离子代换量增加; Na、Mg、 NH_4^+ -N、速效P、速效K、有机质的含量是随着物种的变化而呈不同的趋势。因此, 植物群落的演替是生态系统的动态过程。

关键词 桦; 栎; 栗; 群落演替; 土壤发展; 协同发展

在森林中, 大多数的能量利用和氮的转换都在地下部分发生^[26]。地表群落的物种组成和结构在演替中的改变, 都能伴随着和指示着地下部分许多定性和定量的变化, 演替中的一个阶段可能被前一阶段发生在地下的过程所影响^[5, 11, 20, 21], 但对其影响的范围、程度和过程, 我们所知甚少。虽然演替的研究已从精细的描述阶段飞跃到定量的解释阶段, 但仅限于植被部分的演替, 并不包括与群落相关的环境因子, 使得演替研究不能反映出整个生态系统的动态过程。

植物群落演替过程中的土壤发展 (Soil development), 很明显是随着植被的演替而发展的一个连续过程, 趋向于与群落顶极相适应的平衡^[5, 20, 21], 由于演替是一个漫长的过程^[6], 这就暗示着群落演替的土壤发展需很长一段时间。Olson (1958) 在印第安那沙丘 (Indiana sand dunes) 检验土壤随群落演替的时间系列时, 得出土壤在现阶段沙丘上发展是迅速的结果。在相对年青的沙丘上, 土壤向一稳定状态发展, 并且土壤中的N、C、pH、离子代换能力也随着演替的变化而变化。Viereck (1966) 对美国阿拉斯加的Muldraw冰碛地的五个演替阶段的植被和土壤动态进行了研究, 结果表明, 土壤的结构 (Texture)、有机质、N、pH都随着植被的发展而发展。Walker 等 (1981) 在澳大利亚的Cooloolia海岸沙地上, 把沙地分为6个系统, 在不同的系统中, 土壤显示出不同的层次 (profile)、发展强度 (intensity) 和深度 (depth), 并且, 它们能反映出地上部分植物的镶嵌格局 (mosaic pattern)^[20]。这些研究都是根据不同的方式——样地树种的年龄^[12, 19]、放射性碳确定年龄^[12] (radiocarbon dating)、土壤的淋溶 (leaching) 和退化^[20] (erosion)——来确定植物群落演替的发展历史及划分群落在演替上的阶段,

本文于1989年1月19日收到。

*本文野外工作得到冯灿、黄汉东、程玉、王永、吴金清等同志的帮助, 在此致谢!

用不同阶段上的土壤质地、层次、结构、元素含量对土壤的动态进程进行比较研究。另外一些研究主要集中在氮的研究^[7,16,18],对土壤中其它成分动态也有少部分工作^[2-4,8,9]。

研究地及其立地条件

调查地点在湖北省西部的兴山、秭归、宜昌三县交界处的大老岭林场,东经 $110^{\circ}50'$,北纬 $31^{\circ}03'$ 。地处我国北亚热带的北缘,是我国亚热带向暖温带过渡的地区。从地貌上看,又是我国东部低山丘陵向西部高山和青藏高原过渡的区域,是大巴山系的东延余脉。林场内最高海拔为天柱山,2005.5m,调查区海拔在1300—1850m之间。成土母质主要是花岗岩、石灰岩、页岩,森林土壤类型为黄棕壤、山地棕壤和黄壤。

常年平均气温在 11°C 左右,最冷月2月,最低温度 -15°C ,最热月8月,最高气温 27°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的积温为3144—3500 $^{\circ}\text{C}$,年降雨量为1400—1600mm。所以,在场内具日照较长、四季分明、空气湿润、雨量充沛的气候特点。¹⁾

方 法

1. 野外调查

在大老岭林场的桦(*Betula* sp.)、栎(*Quercus* spp.)、栗(*Castanea* spp.)类林的分布区内,随机设置面积为 500m^2 ($20 \times 25\text{m}^2$)的样地(少数样地面积为 400m^2)逐个测定样地内胸径 $\geq 10\text{cm}$ 个体的胸径,并分种统计多度。在样地内,随机选取两点,挖土壤剖面,取深度在20—35cm处的土样,两点混匀取样。

2. 室内整理

(1) 将各样地内各树种个体的胸径转换成胸面积,并加上树种多度,将二者综合成各树种的重要值。

重要值 = [相对多度 + 相对优势度(胸面积)]/2

(2) 将所采集的土样自然风干,测定土壤的pH值(水浸1:1)、Ca、Mg、Na、速效P、速效K、 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 、有机质、离子代换量等特征值。分析在湖北省农科院测试中心进行。

结 果 及 分 析

从前文²⁾的运用大小结构分析方法对大老岭的桦、栎、栗类林的演替研究中得出,几种植物群落类型相互之间在演替系列上的关系有三条途径:途径1:亮叶桦群落→亮叶桦-短柄枹栎群落→短柄枹栎群落;途径2:亮叶桦群落→亮叶桦-枹栎群落→枹栎群落;途径3:亮叶桦群落→亮叶桦-锥栗群落→枹栎-锥栗群落→枹栎群落。下面分别从这三条途径上分析群落地下土壤的动态过程。

1. 途径1

在大老岭,这种群落的演替途径,在地上植物部分表现为短柄枹栎的重要值替代亮

1)湖北省宜昌地区国营大老岭林场土壤普查报告,1981。

2)张全发,1988。湖北宜昌大老岭桦(*Betula*)、栎(*Quercus*)、栗(*Castanea*)类林研究,硕士论文。

Table 1 The important values of species and component values of soil in the communities

群落类型	物种重要值										土壤组分含量(%)																																																																																																																																															
Types of communities	Important values of species										Values of soil component																																																																																																																																															
	亮叶桦 <i>B. lumini- fera</i>	短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮叶桦-短柄栎 <i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevi- petiolata</i>	亮

叶桦重要值的过程；在地下的土壤部分，各元素的含量值也都显现出一定的变化趋势（表1，图1，图3）。仅从土壤元素含量与亮叶桦、短柄枹标重要值相关的单调性增加和减少来看，Ca、Mg、pH的值与亮叶桦的重要值是正向关系，而与短柄枹标的重要值是负向关系，回归方程为：

(1) 与亮叶桦重要值的关系

$$\text{Ca} \quad Y = 0.1728X - 0.1668$$

$$\text{Mg} \quad Y = 0.2554X + 0.0271$$

$$\text{pH} \quad Y = 0.4257X + 4.0662$$

(2) 与短柄枹标重要值的关系

$$\text{Ca} \quad Y = -0.1605X + 0.8332$$

$$\text{Mg} \quad Y = -0.2097X + 1.4220$$

$$\text{pH} \quad Y = -0.3883X + 6.5083$$

土壤中有有效离子代换量正相反，它与亮叶桦为负相关关系，而与短柄枹标为正相关关系。

(1) 与亮叶桦 $Y = -1.3442X + 9.3711$

(2) 与短柄枹标 $Y = 1.2954X + 1.4522$

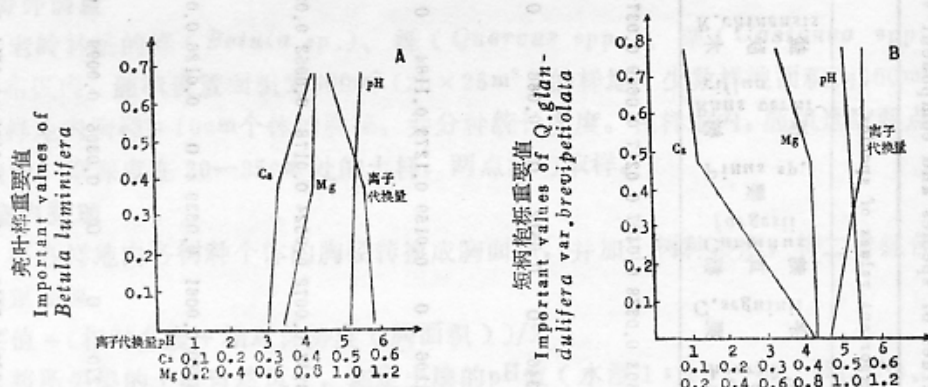


图1 群落演替途径1中，优势物种重要值与部分土壤组分含量的动态关系

A. 亮叶桦重要值与部分土壤组分含量的动态关系；

B. 短柄枹标重要值与部分土壤组分含量的动态关系

Fig.1 The dynamic relationship between the important values of species and component values of soil in succession process one

A. The relationship between the important values of *Betula luminifera* and the component values of soil;

B. The relationship between the important values of *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata* and the component values of soil.

2. 途径2

这一演替系列在地上植物部分表现为枹标替代亮叶桦的过程，亮叶桦在群落内重要值逐渐减少，枹标的重要值逐渐增加，形成较稳定的枹标群落（表1，图3）。地下部分土壤元素含量值与这两个物种的重要值间的变化也有一定的正向或负向关系（图2，图3，表1）

(1) 与亮叶桦重要值的关系

$$\text{有机碳} \quad Y = 0.6703X + 1.9243$$

$$\text{Ca} \quad Y = 0.4921X + 0.0453$$

$$\text{Na} \quad Y = 1.8966X + 0.5059$$

(2) 与枹栎重要值的关系

$$\text{有机碳} \quad Y = -0.8079X + 2.3811$$

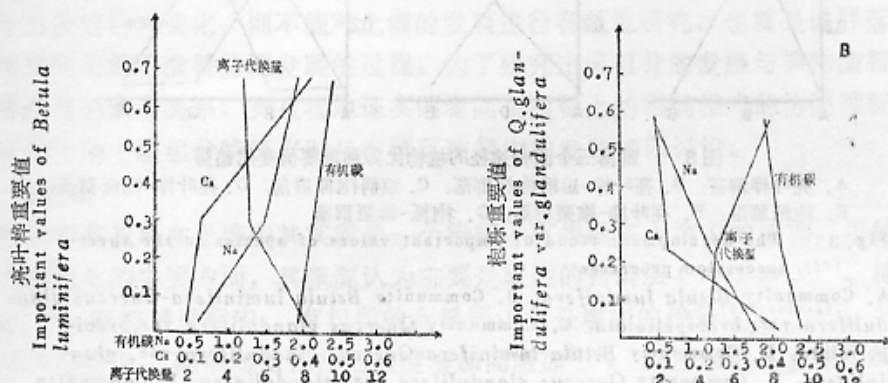


图2 群落演替途径2中, 优势物种重要值与部分土壤组分含量的动态关系

A. 亮叶桦重要值与部分土壤组分含量的动态关系;

B. 枹栎重要值与部分土壤组分含量的动态关系

Fig. 2 The dynamic relation between the important values of species and component values of soil in succession process two

A. The relationship between the important values of *Betula luminifera* and the component values of soil;

B. The relationship between the important values of *Quercus glandulifera* var. *glandulifera* and the component values of soil

总之, 在这一演替系列中, 有效离子代换量的含量逐渐增加, 有机碳、Ca、Mg、Na、速效K的含量逐渐减少。

3. 途径3

大老岭植物群落的这一演替途径的优势物种重要值的变化见表1, 图2。亮叶桦的重要值是随着演替过程逐渐减少, 在演替的后期, 重要值稳定在0.035左右, 在稳定的枹栎群落内成为伴生种; 枹栎在演替初期, 重要值在0.025左右变动, 然后迅速增加, 替代亮叶桦, 成为群落优势种; 锥栗在演替初期, 重要值迅速增加, 在重要值达0.36左右趋于一段时间的稳定, 然后迅速减少, 此演替途径的三个阶段种群重要值的变化见图3, 在此演替途径中, 由于多个物种的作用, 土壤的各组分变化较为复杂, 所以, 下面划出三个阶段进行分析。

(1) 亮叶桦群落→亮叶桦-锥栗群落的阶段

此阶段在物种上是锥栗替代部分亮叶桦的过程, 如果仅从亮叶桦的重要值减少来看, 土壤中Ca、Mg、Na的含量值都应减少, 而有效离子代换量的值都应增加, 而事实上Ca、Mg、Na的含量都是增加, 虽然有效离子代换量是增加的, 结果部分相悖可能是反应着锥栗的重要值增加对土壤的作用。

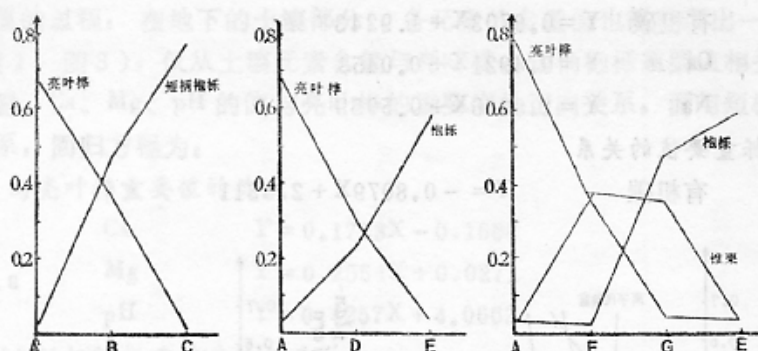


图3 群落三个演替途径的植物优势种重要值变化趋势

A. 亮叶桦群落; B. 亮叶桦-短柄栲群落; C. 短柄栲群落; D. 亮叶桦-栲群落; E. 栲群落; F. 亮叶桦-锥栗群落; G. 栲-锥栗群落

Fig. 3 The development trend of important values of species in the three succession processes

A. Community *Betula luminifera*; B. Community *Betula luminifera-Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*; C. Community *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*; D. Community *Betula luminifera-Quercus glandulifera* var. *glanduligera*; E. Community *Quercus glandulifera* var. *glanduligera*; F. Community *Betula luminifera-Castanea henryi*; G. Community *Quercus glandulifera* var. *glanduligera-Castanea henryi*

(2) 亮叶桦-锥栗群落→栲-锥栗群落的阶段

此阶段物种的变化表现为栲替代亮叶桦的过程, 锥栗的重要值保持稳定。如果仅看栲对亮叶桦的替代, 土壤组分的变化应相似于途径 2, 然而, 除 Ca、Mg、Na 的含量都是减少, 与途径 2 相等外, 有机碳的含量却增加了。有机碳含量的增加可能是增加了锥栗后, 群落的凋落物可能也增加了, 或反映了锥栗的其它生理生化特性对土壤的作用。

(3) 栲-锥栗群落→栲群落的阶段

此阶段物种的变化表现为栲对锥栗的替代, 亮叶桦的重要值趋于稳定。土壤中各组分的变化与前面分析栲的重要值的增加是相符的, Ca、Mg、Na、有机碳的含量在这个阶段有减少的趋势。

讨 论

在生态学文献中, 演替通常暗示着时间系列^[6]。然而, 对演替的研究, 大多局限于群落可观察到的植物部分的动态过程, 注重于在时间系列上群落形成的物种进化和替代。MacArthur 和 Connell(1966)认为: “演替的替代是……每一物种改变环境, 以至于此种不能象另外的种能成功地在这改变的环境上生长。” Odum(1969)认为: “演替……来自于通过群落对物理环境的饰变(modification)”。Whittaker(1970)认为: “演替过程……使土壤的深度和分层(differentiation)都趋于增加。”虽然还有许多人有类似的看法, 但并没有引起足够的重视, 群落的演替研究并没有把组成群落的植物演替同其环境的演替协同起来, 进行演替的系统生态研究。

许多研究者对植物群落演替与土壤发展之间的关系, 研究得较少。对土壤中组成成

分的演替动态研究主要集中于N元素, 即对硝化作用(nitrification)和硝化潜能(nitrification potentials)的研究^[13,14,16,18]。对一地区的群落演替过程中土壤发展的时间系列, 也有人作了一些研究^[3,4,12,19,20], 特别是Olson和Viereck对沙丘(sand dune)和冰碛地(glacier)上的原生演替的研究, 用空间格局代替时间系列的方法, 并根据不同方法所确定的样地系统的年龄, 排列群落植物部分在演替上的时间系列, 观察各组分物化特征的发展, 得出土壤在时间系列上的发展过程。群落演替虽然是一时间系列, 但若脱离了其生长地段的物种变化, 则不能对土壤的发展进行有效地研究, 也就是说群落演替是一个土壤发展与植物演替协同发展的过程。为了研究土壤组分的发展与植物演替的优势种重要值改变的动态关系, 更直接地证实两者间在演替上的相辅相成的协同过程, 下面就我们所测得的土壤组分特征来对其在群落演替中的发展加以讨论。

1. 有机碳

有机碳和有机质在土壤中其实质是一个特征。有机碳在土壤中的增加, 可能是演替系列上土壤变化的主要方面, 其来源认为主要是腐烂的苔藓层(mosses)^[19]、植物的凋谢物和根^[12]。在演替过程中, 有机质的含量都认为是增加的趋势^[2,3,4,12,19], 并且认为演替初期含量较少, 随后随着植物的盖度增加而增加^[17], 其增加量与立地年龄有线性关系^[2]。

在三个途径的演替中, 有机碳的变化呈现着不同的趋势。途径1中, 含量随着演替开始减少, 然后增加, 与Smith(1940)相符; 途径2中, 含量是单调地减少; 途径3中, 含量出现波动, 范围在1.83—2.40之间。对于有机碳含量随演替增加的观点, 都是来自于原生演替开始的物种侵入和群落形成的研究, 土壤主要是成土过程, 并且认为含量的增加是相对于时间而论的。本文的研究是在演替的森林阶段, 并且, 所测含量的动态是对应于树种的变化, 这在极大程度上揭示的是演替各阶段的优势种对有机碳的作用。在演替的森林阶段, 群落的生物地理化学循环加快^[11], 有机碳在土壤中的贮存与循环量之间有一定的关系。在群落的演替过程中, 有机碳的含量在土壤的贮存库(pool)中增加(在植物部分也是增加的), 并且循环量也随之增加, 在贮存库中达到一定的程度后, 就主要进入循环库中。所以可以认为, 演替中土壤有机碳含量的变化与土壤的贮存库、循环库和群落的植物组成有一定的关系。

2. pH值

土壤的pH值对所在地段的生物生长起着极为重要的作用, 它对土壤中元素起转换作用的微生物区系产生反应, 另一方面, 它可直接作用于土壤中元素的各形态转换, 影响元素对植物的有效性。

在演替过程中, Viereck(1966)研究在土壤的任何层次, pH值都是减少, 深度越深, 减少越少。演替过程中pH值在演替初期较快, 而后逐渐减慢^[4,19]。有许多工作也都证实了在演替过程中pH值的减少^[3,4,6]。pH值的变化, 可能除了植物的直接作用外, 主要来自于有机酸减少后, 碳酸钙的快速淋溶(leaching)^[10]。土壤中的pH值在三个演替途径中都呈下降的趋势。途径1中, pH值下降0.29单位, 途径2和3中, pH值下降0.32单位。

3. Ca

土壤中 Ca 的含量是受着母质、气候和其它成土条件(如生物)的影响,母质对 Ca 的影响在幼年土中表现较为明显,而在成土过程较深的土壤中,气候、地形、生物等条件使 Ca 的含量发生较大的变化^[1]。土壤中 Ca 的变化,受到几个因子的影响:(1)淋溶;(2)生物作用。生物作用的过程可认为是植物根系从土壤深层吸收 Ca 营养,并以残留物的形式积累在表层,起着富集的作用;如果是酸性残留物,则起着酸性淋溶作用,能促进 Ca 的淋失。从本文的结果来看, Ca 的含量在三个群落演替途径中都是减少,这种减少可能来自于淋溶和生物的双层作用。

Ca 与 pH 值之间,一般认为存在正向相关关系^[1],这是由于植物的酸性残留物,使土壤的 pH 值降低,促进了 Ca 的淋溶。本项研究表明, Ca 与 pH 值之间亦为正相关关系($r=0.482$ $p<0.05$)。

4. Mg

土壤中 Mg 的含量受母质、气候、风化程度和淋溶作用的影响^[1]。在植物群落演替的三个途径中, Mg 的含量都有不显著的轻度下降。对群落中各优势种植物与 Mg 的含量的相关分析,也没有得出哪一种植物与其显著相关,所以在老岭的桦、栎、栗类林的群落类型内, Mg 并不是一种限制因子,其含量在演替过程中的减少,可能主要在于淋溶作用,而与植物间关系较小。

5. Na

从 Na 的含量与植物重要值的相关来看, Na 的含量明显地受到几种植物的制约,或者说,它对几种植物的生长起限制作用(张全发,1988,硕士论文)。Na 与亮叶桦、短柄枹栎有正相关关系,与枹栎有负相关关系,由于这种原因,所以 Na 在三种演替途径中有不同的趋势。在途径 1 中,其含量在亮叶桦-短柄枹栎群落中最高,这也许是两个物种作用的叠加形式;在途径 2 中,随着枹栎替代亮叶桦,其含量也逐渐减小;在途径 3 中,其含量在没有枹栎(或枹栎在群落中作用较小)时较高,而后,随着枹栎重要值的增加而减少。由此可见,在植物群落的演替过程中,土壤中 Na 的含量,明显决定于上层植物的组成动态。

6. $\text{NH}_4^+ - \text{N}$

N 在土壤中有三种主要形态: $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 、 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 、 $\text{NO}_2^- - \text{N}$ 。在土壤中,生物主要是通过微生物进行氨化作用——从有机氮转化为无机氮、硝化作用——从氨态氮转化为硝态氮的氧化过程、反硝化作用——把硝态氮还原为氨态氮的过程,对土壤中的 N 进行形态转换。从地球化学的概念上看,土壤中的 N 主要来自于生物圈,来自于生物固氮和枯枝落叶有机物的加入。在裸地上, N 是决定植物生存的临界元素。

在群落的演替过程中, N 的积累在开始速度较快,后来减慢^[4,12,19]。演替的先锋种通常与固氮生物相结合生长^[19]。人们对土壤中 N 的硝化作用和硝化潜能研究较为突出, Rice 和 Panchely(1972, 1973)认为:“在演替过程中硝化作用的减弱是由于后来的演替植物增加对硝化细菌(nitrifying bacteria)的抑制作用(inhibition);” Thorne 和 Hamburg(1985)认为:“每单位有机质的硝酸盐含量随着样地年龄增加而减少,并且硝酸盐的量与开始时林地(forest floor)的 pH 值正相关”; Robertson(1982)在对原生演替和次生演替系列研究后,认为“氨的有效性明显地控制着硝化作用”。Thorne 和 Hamb-

urg(1985)把演替中硝化作用潜在在次生演替中的减少认为来自于土壤 pH 值的变化和 pH 值对微生物的影响。由此看来,在群落演替中, N 的变化较为复杂,不仅有其动态的过程,而且有其形态的转换和转换潜能的改变。

从我们研究的结果来看, $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 在演替过程中变化不大,仅在亮叶桦-短柄枹群落中含量较低。这种结果可认为,在大老岭,森林演替处于演替系列的后期,没有许多 N 的积累;各优势物种也与 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 无显著的相关,所以, N 在大老岭的桦、枹、栗类林的演替中并非限制因子。

7. 速效 P

Walker(1981)认为, P 在自然系统中经常起限制作用,尤其是在老的土壤中, P 的含量由于淋溶、侵蚀或结合到固定矿物 (recalcitrant minerals) 和有机化合物中,而趋于减少^[6,20]。土壤中 P 的最初来源是岩浆岩^[1],但母质的影响,往往在成土过程中逐渐减小。除母质外,还与成土过程的其它因素有关,其中生物积累和淋洗作用可能是重要的原因。生物积累使土壤的含 P 量有所提高,而淋洗作用则使 P 含量降低。这两者的相对强度是控制土壤含 P 量的重要因素。所以,可认为,植物群落演替时程中相对应于土壤的 P 的变化是随着上层物种的更替而变化的。本研究中,途径 1 的速效 P 含量单调上升,可能是反映着短柄枹的生物积累作用;而在途径 2 中,速效 P 的含量开始增加,然后降低,枹与速效 P 为负相关关系 ($r = -0.370$, $P < 0.10$),所以,速效 P 的含量变化可能是枹和其它物种共同作用的结果。

8. 离子代换量

离子代换量是随着腐殖质 (humus) 含量的增加而增加的一个重要变量。交换的复杂性开始是随着植物有效元素 Ca 和其它金属离子而饱和;随后,在植被的影响下,随着土壤的发展,这些基本离子被水合离子 (hydrogen ions)、可交换酸 (exchangeable acidity) 所替代。离子代换量是随着植物群落的演替而增加的^[8,9],并且在演替过程中,其积累速度逐渐降低^[12],各元素总的含量在土壤中不断增加,并改善着土壤的质地条件,土壤的持水率、湿度也都在增加,它们与离子代换量有正线性关系^[12],使得土壤中含有更多的水合离子,因而增加了离子代换量。从表 1 可知,在大老岭的桦、枹、栗类林的三种演替途径中,离子代换量都是增加的。

由此可见,植物群落的演替过程,是群落的植物部分与土壤环境部分发展的协同演替。演替的机制除来自于外界的干扰外,还存在着其内因的变化^[15,20,21]。

参 考 文 献

- 1 袁可能. 植物营养元素的土壤化学. 科学出版社, 1983
- 2 Billings W D. *Ecology*, 1941; 22: 440—456
- 3 Crocker R L, Major J. *J Ecol*, 1955; 43: 427—448
- 4 Crocker R L, Dickson B A. *J Ecol*, 1957; 45: 169—184
- 5 Drury W H, Nisbet I C T. *J Arnold Arbor*, 1973; 54: 331—368
- 6 Fither A H, Parsons W F. *Can J Bot*, 1987; 65: 210—213
- 7 Heilman P E. *Ecology*, 1966; 47: 825—831
- 8 Heilman P E. *Ecology*, 1968; 49: 311—336

- 9 Letspeich F B et al. *Ecology*, 1961; 42: 53—68
- 10 MacArthur R H, Connell J H. *The Biology of Population*. J. Wiley & Sons, New York, 1966
- 11 Odum E P. *Science*, 1969; 164: 262—270
- 12 Olson J S. *Bot Gaz*, 1958; 119: 125—170
- 13 Rice E L, Pancholy S K. *Amer J Bot*, 1972; 59: 1033—1040
- 14 Rice E L, Pancholy S K. *Amer J Bot*, 1973; 60: 691—702
- 15 Rice E L. *Bot Rev*, 1979; 45: 17—109
- 16 Robertson G P. *Ecology*, 1982; 63: 1561—1573
- 17 Smith C C. *Ecol Monogr*, 1940; 10: 421—484
- 18 Thorne J F et al. *Ecology*, 1985; 66: 1333—1338
- 19 Viereck L A. *Ecol Monogr*, 1966; 36: 181—199
- 20 West D C et al. *Forest Succession—Concepts and Application*. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 1981
- 21 Whittaker R H. *Communities and Ecosystem*. The MacMillan Company, New York, 1970

THE RELATIONSHIP BETWEEN THE PLANT COMMUNITIES SUCCESSION AND THE SOIL DEVELOPMENT

Zhang Quanfa, Zheng Zhong, Jin Yixin

(Wuhan Institute of Botany, Academia Sinica, Wuhan 430074)

Abstract The researched communities are mainly composed of *Betula* sp., *Quercus* spp., *Castanea* spp. in Large-Old Range, Yichang, Western Hubei. A dynamic process of soil has been found in the plant community succession. The results indicate that the values of Ca, pH decrease, ions exchangeable capacity increases, and the values of Na, Mg, $\text{NH}_4^+ - \text{N}$, P, K, organic C vary with the different species. Therefore, the community succession is a co-development process between the plants and the soil in community.

Key words *Betula*, *Quercus*, *Castanea*, Community succession, Soil development, Co-development