

激流植物群落生态学研究*

于 丹

(武汉大学生命科学学院, 430072)

提 要

本文根据6年定位研究结果,讨论了北温带山溪激流植物群落生态学方面的问题。文中分析了激流群落的种类组成、数量特征、外貌、结构、分布格局、动态与功能等。根据种-面积曲线确定样地最小面积;分析群落自然高度与绝对高度的相关性;探讨了群落的垂直分层与水平镶嵌;划分了群落的生态种组和生态差型;建立了群落的物候型谱和生物量成层模型;阐述了群落的建成过程和演替类型;最后,按照水毛茛对干扰的适应机制分析了其繁殖策略;提出了内陆黑潮并分析了其对群落演替所发生的影响。

关键词 激流群落, 水平镶嵌, 生态种组, 演替, 内陆黑潮

群落生态学是生态学的一个重要分支学科。在植物群落生态的研究中以对森林和草原的研究为多,在较少的有关水生植物群落的研究中又多侧重于种类组成和生物量方面的研究。本文在6年定位研究的基础上,对北温带山溪中激流植物群落的结构、功能与动态进行了讨论。

1 材料与方

1.1 地点 本项研究地点为黑龙江省尚志县东北林业大学帽儿山试验林场跃进营林区(E127°30'—127°34', N45°20'—45°25')。

1.2 水体 试验地设在松花江支流阿什河上游跃进溪内(详见水毛茛生理生态学研究)。

1.3 群落样方确定 利用巢状取样技术,来确定群落的最小面积随机方法布设样地。

1.4 种类组成与生物量的统计 在全年中每月统计一次群落的种类组成及生物量变化,群落的特征值以密度、盖度、频度及重要值等表示。

1.5 群落结构与功能的分析 利用生态种组来分析群落的分布格局,将群落结构分为水平镶嵌与垂直分层,并根据地上层、地面层与地下层组建了群落的生物量分层模型。

* 本文是在业师周以良教授指导下完成的;野外工作曾得到李俊涛和赵克尊等同志帮助;陈宝联同志代为复墨,在此一并致谢!

1993年2月6日收到。

2 结果与分析

2.1 群落的组成与种-面积曲线

帽儿山溪流中激流群落以水毛茛 (*Ranunculus bungei*) 为建群种, 伴生种有水马齿

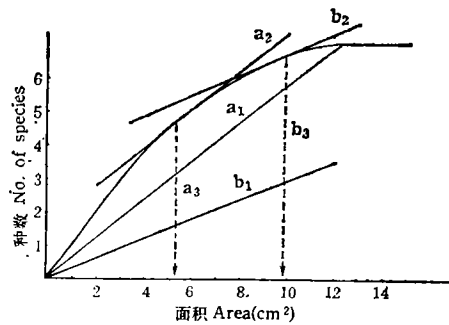


图1 激流群落种—面积曲线

Fig. 1 The species-area curve of the torrential phytocoenosis
 a_1 : 10% 的线 Line of ten percent species; a_2 : 与 10% 平行的切线 The tangent line parallelling a_1 ; a_3 : 延长为根据种数增加为 10% 的最小面积 The extension line determine the minimum area with increasing ten percent species; b_1 : 5% 的线 Line of five percent species; b_2 : 与 5% 线平行的切线 The tangent line parallelling b_1 ; b_3 : 延长为根据种数增加为 5% 的最小面积 The extension line determine the minimum area with increasing five percent species.

(*Callitriche stagnalis*), 泽泻 (*Alisma orientale*), 伏水碎米荠 (*Cardamine prorepens*), 水甜茅 (*Glyceria debilior*), 密序黑三棱 (*Sparganium glomeratum*) 和水灰藓 (*Hygrohypnum eugyrium*)。

按巢状取样技术来确定群落的最小面积, 按样方中种类的出现率来绘出种-面积曲线^[1], 再根据 Cain 方法(1938)^[2], 来求出最小面积(位于曲线陡升至平缓处间)(图 1)。

从图 1 可看出, 激流群落的最小样方面积为 5m^2 。根据一半种类与全部样地面积来估计的最小面积的保险值约为 10m^2 。根据曲线还可判断含有 90% 的种类的最小样地面积为 9m^2 , 而含有 95% 种类的最小样地面积为 10m^2 。

2.2 群落数量特征

激流群落数量特征用密度、频度、盖度来表示, 并依据上述三项的相对值来计算群落组成种类的重要值(表 1)。

从表 1 可看出, 群落组成种类中以水毛茛的重要值最大, 故其为本群落的优势种^[3]; 因群落附属种中重要值均低于 0.1, 所以本群落为单优势群落^[4]。按 Braun-Blanquet^[5] 对群落成员型的划分; 根据确限度等级, 水灰藓的确限度为 5 级是本群落类型的专有种; 伏水碎米荠的确限度为 4 级则是偏宜种; 水甜茅的确限度为 3 级则是适宜种; 水马齿和泽泻同为确限度 2 级则是随遇种; 密序黑三棱的确限度为 1 级而成奇遇种。

2.3 群落外貌

2.3.1 季相 (Aspects) 因激流群落所在的北温带地区四季变换明显,所以植物群落颜色亦发生同步变化。春季融冰后群落颜色为黄绿色,夏季变为绿或墨绿色,秋季为黄色,冬季则为冰雪所成的白色。

表 1 激流群落的数量特征

Tab. 1 The quantitative features of the torrential phytocoenosis

种类 Species	项目 Item	相对密度 Relative density (%)	相对频度 Relative frequency (%)	相对盖度 Relative coverage (%)	重要值 Importance value
	数值 Value				
水毛茛 <i>Ranunculus bungei</i> Steud.		82.79	58.83	93.86	0.785
伏水碎米荠 <i>Cardamine prorepens</i> Fisch. ex DC		6.51	2.94	2.66	0.040
水甜茅 <i>Glyceria debilior</i> (Schm.) Kudo		4.19	8.82	0.52	0.045
水马齿 <i>Callitriche stagnalis</i> Scop.		2.79	5.88	0.10	0.029
密序黑三棱 <i>Sparganium glomeratum</i> Least.		1.87	2.94	0.10	0.017
水灰藓 <i>Hygrohypnum eugyrium</i> Broth.		1.39	17.65	2.66	0.072
泽泻 <i>Alisma orientale</i> (Sam.) Juz.		0.46	2.94	0.10	0.012
合计 Total		100.00	100.00	100.00	1.000

2.3.2 高度 夏季是激流群落高度最大的季节,以挺水植物中的密序黑三棱的高度为群落的高度。水毛茛在水底呈植毯 (Mat) 式分布。水毛茛的高度可分为自然高度和绝对高度,两者具有明显的相关关系(图 2)。水毛茛植株自迎水面至背流处其自然高度呈指数式增加。迎流处的植株低矮,茎叶多倒伏基底上,可保护河床上沉积的泥沙不被水流冲走。自然高度的增加最初为直线式,与基底的倾角为 15—20℃,此形对流体的阻力最小,后期曲线陡升(图 3)。

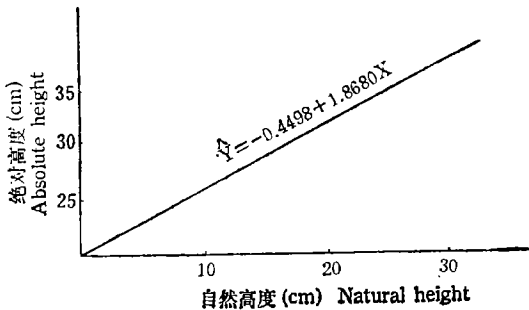


图 2 水毛茛自然高度与绝对高度的关系
Fig. 2 The regression analysis between the natural height and absolute height of *Ranunculus bungei*

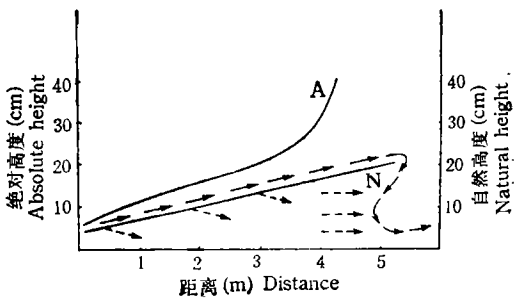


图 3 水毛茛的高度变化与水流的关系
Fig. 3 The relationship between the currents of stream and the height of *Ranunculus bungei*
——→主流 ——→渗透流
A: 绝对高度 Absolute height N: 自然高度 Natural height

从图 3 可看出水毛茛植株倒伏水中后,其茎叶受水压作用而密接组成半隔离层,加之群落由自然高度所成的梭形,使河水主流从植株层上经过,而流经植株间的为渗透性缓流。这样使植物附生的基底得到保护。群落后部的植株倒伏后其游离的长茎叶在水中摆

动,能有效地抑制水流受群落阻遏后向下翻卷所形成的涡流和减缓水压,而使水毛茛能生存在相对稳定的生境中。

2.4 群落结构

激流群落的结构可分为垂直分层和水平镶嵌两部分。

2.4.1 垂直分层 (Vertical stratification) 激流群落的垂直分层包括层片 (Synusia) 结构与层次 (Stratum) 结构两部分。层片结构按生活型谱可分为挺水和沉水植物层片两类,而以后者为建群层片。层次结构可分为地上层 (Supraterraneous layer) 和地下层 (Subterraneous layer); 地上层又可分为水上层 (Suprawater layer), 由密序黑三棱、泽泻、水甜茅和伏水碎米荠成熟植株组成; 水下层 (Subwater layer) 则由水毛茛和水马齿组成; 地被层 (Ground layer) 由水灰藓和伏水碎米荠幼苗组成。激流群落层次结构中

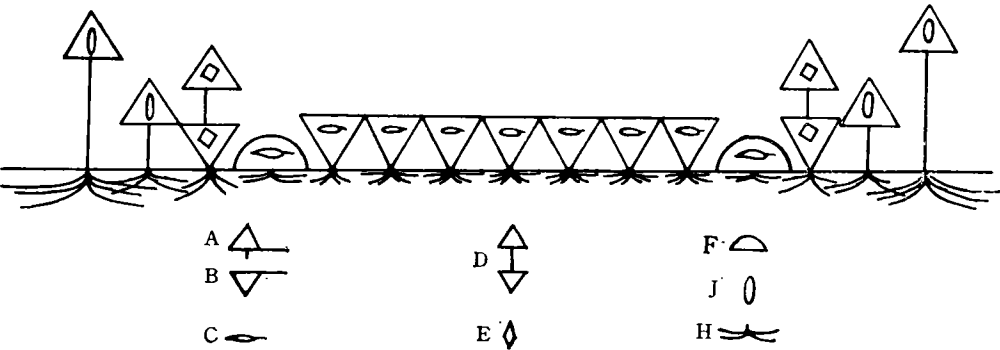


图 4 激流群落的剖面结构
Fig. 4 The transverse section of torrential phytocoenosis
A 挺水植物 Em; B 沉水植物 Sm; C 线叶 Ll; D 沉水—挺水转换型 Sm—Em;
E 中小叶 MML; F 苔藓 Br; J 禾叶 Gl; H 根系 Rs

的地下层由生长在基底中的根系及变态茎等所组成。由于河底多为砾石,故根系多沿水平方向伸展,以支撑植株直立,有的须根卷在砾石上能牢固附着,节间生出不定根及其根系的相互盘结使植株的抗冲击力增强。按各特征代表符号来绘出激流群落的剖面图解(图 4)。

图 4 中用的 Dansereau 的草本符号表示沉水生活型植物,而挺水生活型和沉水—挺水转换型符号为作者试提出。

2.4.2 水平镶嵌 (Horizontal mosaic) 因山溪激流群落组成种类的生物学特性不同,各种植物在群落中呈明显的镶嵌分布式样,不同种群形成各自的斑块 (Patch) 后再配置成群落的水平镶嵌结构。

激流群落中水毛茛多分布主河道中,除石滩处外几成连续分布。水灰藓分布在近急流处,其可以基足附生在急流中的石块上,虽常为单株丛式分布,但却是裸地上的先锋植物,在激流群落的建成中作用较大。伏水碎米荠多在缓流处,其幼苗沿匍匐茎平铺基底上,构成中等斑块。水马齿分布河湾中,虽个体较多但形成小型斑块。密序黑三棱、泽泻和水甜茅分布沿岸带的滞流处,水甜茅的带状斑块在三种中相对面积最大,而泽泻的点状斑块相对面积最小。由此形成了激流群落水平镶嵌格局。

2.5 群落的分布格局 (Patterns of distribution)

2.5.1 生态种组 (Ecological species groups) 在激流群落中按对流速和基质等环境因子的适应程度可将其组成种类分为三个生态种组。水毛茛和水灰藓生活在急流和砂砾石基底上, 它们组成生态种软盘中为群 1; 伏水碎米荠和水马齿分布在缓流和细沙基质中, 组成生态种组 2; 密序黑三棱、泽泻和水甜茅分布滞流和泥沙(软泥)基底中, 组成生态种组 3 (图 5)。

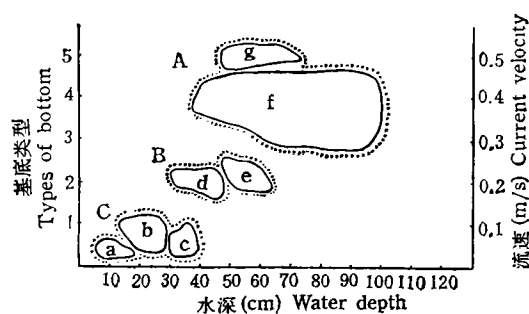


图 5 激流植物群落的生态种组

Fig. 5 The ecological species groups of torrential phytocoensis

A, B, C: 生态种组 1, 2, 3, Ecological species groups one, two, three

a: 泽泻, *Alisma orientale*

e: 水马齿, *Callitriche stagnalis*

b: 水甜茅, *Glyceria debiliior*

f: 水毛茛, *Ranunculus bungei*

c: 密序黑三棱, *Sparganium glomeratum*

g: 水灰藓, *Hygrohypnum eugyrium*

d: 伏水碎米荠 *Cardamine prorepens*

1: 软泥, Ooze mud

2: 泥沙, Sandy clay

4: 砂粒, Grit

3: 细沙 Fine sand

5: 砾石, Gravel

生态种组是与水体微环境变化相关的植物组合。每一生态种组内的种类不仅对环境因子变化具相似的趋同适应, 且相互间组成密切联系的依赖集团。以生态种组 1 为例, 水灰藓簇生在砾石上, 其密集的分枝能滤留住水中泥沙, 为水毛茛提供下种的基质, 使其一旦定殖成功后能形成较大的群体; 而水毛茛的种群密度增大可阻滞急流、保护水灰藓免被急流连同附着的石砾卷走, 使水毛茛能稳定地生长和繁殖。

2.5.2 生态差型 (Ecocline) 激流群落的组成种类沿溪流中的生境梯度 (Habitat gradients) 发生有规律的变化。以水深为例, 泽泻、水甜茅、密序黑三棱、伏水碎米荠、水马齿、水灰藓和水毛茛依次由沿岸带向中央深水区分布。在基底由泥沙至石砾与水流由缓到急的变化中, 水生植物的生态序列为泽泻—水甜茅—密序黑三棱—伏水碎米荠—水马齿—水毛茛—水灰藓 (图 5)。

在环境梯度变异中, 激流群落组成种类的分布区不相重叠, 且同一生态种组的种类分布区相近。在生态种组 A 中种 f 与种 g 虽在分布水深重叠, 但在基质或流速上却有分异, 而使两种间形成明显的分布界限; 在生态种组 B 中种 d 与种 e 虽在基质和流速上有部分重叠, 但在水深上却有分异, 因而也使两种的分布区不重叠; 在生态种组 C 中种 a 与种 b 种 c 虽在基质和流速上相重叠, 但在水深上有区别, 种 b 与种 c 则在水深上有别, 故此 3 种的分布区亦不相重叠。由此组成了激流群落的生态差型。

2.6 群落功能

2.6.1 物候谱 激流群落的组成植物受地带性气候的影响, 其生活周期中具有一定的节

律,将植物随季节变化所形成的阶段性生长分为萌发、幼苗、营养、开花、结实、枯萎、休眠和越冬等时期,以水温和水深指标图示植物的物候谱(图 6)。

从图 6 可看出,除建群种水毛茛的地上部分可越冬外,其余种类的地上部分冬季皆枯萎,以休眠的地下根茎或种子渡过不利环境,到次年 3 月,这些繁殖体萌发。挺水植物的植株大部暴露在空气中,故对秋末的急剧降温 and 霜冻产生了相应的繁殖策略,如花果期缩

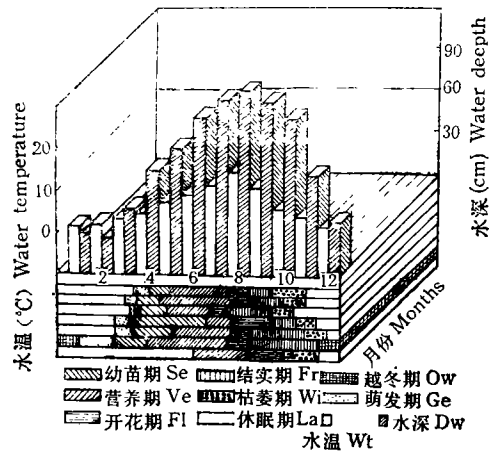


图 6 激流群落的物候谱
Fig. 6 The phenospectrum of torrential phytocoenosis

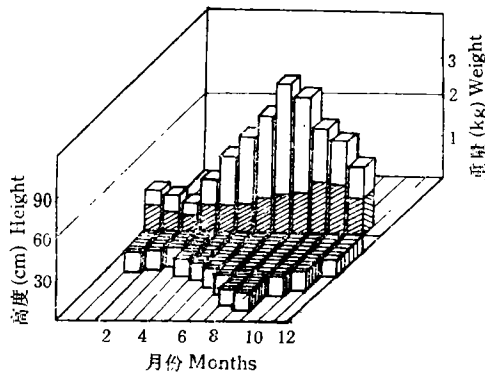


图 7 激流植物群落生物量的成层模型
Fig. 7 The stratification model of biomass of the torrential phytocoenosis
水上层 Above Water 水面层 Water Surface 水下层 Under Water

短(泽泻)、花果期提前(密序黑三棱)和根状茎越冬(水甜茅)等。伏水碎米荠在浅水中可出水开花与结实,在深水中则以幼态期为主,并以匍匐茎越冬。沉水植物受气温变化影响相对较小^[6],故均可进入花果期,尤其以水毛茛的花果期为长可延至封冰时。

2.6.2 生物量成层模型 激流群落受环境变化的影响而形成季节层片,其生物量亦具有明显的成层现象,这种成层现象与群落的层次结构不同,生物量的分层是与植物体在时空中的分布及对光能的捕获量有关,是群落的功能指标而不是结构单位^[7]。将激流群落的生物生产量分三层加以测定,即地上层(包括植物直立茎、叶及花部)、地面层(植物匍匐茎和部分不定根)和地下层(植物变态茎、根系和种子)等^[8],这三部分构成了激流群落的生物量成层模型(图 7)。

激流群落的生物量以 3 月为最低值,8 月为最高值。长期冰冻造成许多植株死亡是生物量降到 3 月极小值的主要因素;而 8 月是植物生长最旺盛的季节^[9]。在生物量的分布中,地上层以 8 月的值最高;地下层以 9 月值最高,因此期挺水植物的地下茎部分充分发育^[10];地面层以 10 月的值最高,因洪水打破了水毛茛埋藏种子的休眠状态,它们萌发后组成地面的植毯层。

2.7 群落动态

2.7.1 群落建成 激流群落的建成首先由水灰藓进入原生裸地 (Primary barren),并定殖在河流中的砾石上,由于水灰藓的多分枝滤留水中泥沙,使基底由砾石逐渐变为砂粒或细沙,使后继种类有了下种的适宜生境,于是水毛茛便向此生境内侵移 (Immigration),由于水毛茛实生苗出土后生长较快,同时在匍匐茎上不断分生出新枝条,使其在短时期便

能形成较大的种群数量,并向四周辐射分布,水毛茛密集植株使河岸被冲刷掉的泥土留存下来,使得挺水植物等能分布到本群落中^[11]。河中央的水毛茛和沿岸带的挺水植丛形成的屏障使流速减缓,伏水碎米荠和水马齿种子及其它繁殖体传播到缓流处后,在此生境中定殖和生长^[12],作为先锋种水灰藓在群落初建时作用较大,而水毛茛在后期的作用较大。

2.7.2 群落演替 激流群落在完全占领了原生裸地后即进入其发育初期,此期水毛茛取代水灰藓成为群落中的建群种,水灰藓由先锋种变为共建种。随着年际更替,在各组成层片充分发育后,激流群落便进入成熟阶段,即达到相对稳定的演替假顶极阶段。由于此期顶极群落生产力和各组成种类的种群数量已达最高值^[13],故软盘中为空字处,应改为凋落物数量较大,加之群落滤留泥沙的作用增强,使此处河床抬升 10—20cm,这种微地形凸起造成水体空间减小,水流对群落的冲击力增强,使水毛茛等的生长和繁殖受到影响,尤其在果期种子雨多散落本群落外,使种子库的补充更新受到限制。到雨季洪水将基底连同其上分布的植株一同卷走,使砾石重新露出,此时便进入激流群落的衰老期。挺水植物由于扎根较深常不易被洪水冲走,洪峰又多为较短时间,水淹不会使挺水植物死亡^[14],因此洪水对激流群落仅造成局部性的破坏。在新露出的河中央石砾基质上,水灰藓和水毛茛又重复进行建群和群落的恢复过程。因此激流群落的演替类型为发生在不稳定基质上的次生演替,由于自然灾害对本群落的干扰周期性发生^[15],因而使得激流群落的次生演替具有明显的节律性。

3 讨论

3.1 激流群落建群种的繁殖对策及影响因素

因水毛茛为虫媒花,花只有出水才能完成授粉过程。在激流群落中后部较高大的水

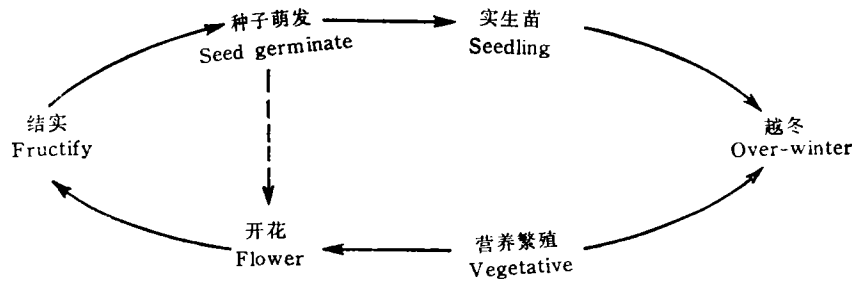


图 8 水毛茛繁殖策略
Fig. 8 The reproductive strategy of *Ranunculus bungei*

毛茛植株可进行有性繁殖;但前部的低矮植株不开花或少有的花又不能挺出水面,故这些植株不能进行有性繁殖^[16],所以群落中的水毛茛植株的繁殖策略有两种,即群落中后部的植株产生种子,而群落前部的植株越冬后次年春季以营养繁殖为主产生大量的后代,这些个体进行有性繁殖,使水毛茛的有性与营养繁殖每年交替出现。

从图 8 可看出水毛茛春季以营养繁殖为主,新枝条以母株的营养源为主,故生长较快,组成密集栅栏状的植丛过滤水中泥沙和有机碎屑等悬浮物,使其沉积在群落前部,此

处基质便被改造成有利于水毛茛下种的生境,当河流将上游处的水毛茛种子搬运到此生境时,种子也同泥沙一同沉积,这种被动的迁移有利于水毛茛种群的补充更新;并使水毛茛的植株在繁殖上产生时间上的分异,这是水毛茛对严酷的自然条件适应生存的表现。

冬季河水由于地表径流被切断,而为泉涌流出的贫营养型水,水温又在 1°C 以下,使植物珠芽和种子处于休眠状态。到春季融雪水温度较高,又携带较多的营养物质进入河流中,受两类水流混合程度及水密度的影响,融雪水多分布在水流中上层而不向地下下渗,故使越冬后的植株能接触富有营养和相对温和的水,提早繁殖和加速生长,而埋藏在基底中的种子却接触低温和贫营养的水,故仍处在强迫休眠状态,直到夏季洪水才能最后打破这种休眠。

3.2 内陆黑潮 (Inland Kuroshio) 及对群落演替的影响

与海洋黑潮相比,融雪水和雨季洪水可称其为内陆黑潮 (Inland Kuroshio) 因它们与海洋黑潮同为富含营养和较温暖的水流。内陆黑潮作为对激流群落持续作用的因子,对群落的形成和发展产生较大的选择压力;尤其是春初和夏末两次对群落实施不同方向的干扰。春季内陆黑潮以正干扰为主,即融雪水可促进群落的建成。夏末的内陆黑潮以负干扰为主,即雨季洪水以较强的水势和混浊的水色使进入花果期的植株被卷走或光合作用受影响。由于内陆黑潮的干扰周期性发生,因此对激流群落持续发生作用,使群落的演替进程中交替出现进展演替 (Progressive succession) 与逆向演替 (Retrogressive succession) 阶段,但以进展演替为主。春季受融雪水影响,群落中种类数目和种群数量增加,结构趋向复杂化,基质中营养物质不断积累^[17],此阶段即群落的进展演替阶段;相反,夏末洪水使群落的组成种类减少,结构趋于简单,营养物质大量流失,此即群落的逆向演替阶段^[18]。对内陆黑潮的负干扰,群落的组成植物产生了一些适应性特征,如植株越冬后迅速繁殖并形成较大的种群数量,以免夏汛时遭水害而形成局部灭绝。夏季洪水过后,水毛茛种子库中贮存的种子大量萌发并形成较大的补充群体,这些补充群体能越冬并成为种群第二年春季营养繁殖的主体。

激流群落的次生演替主要受内陆黑潮的影响,其演替类型基本上属于“灾难性”进程,但其不是非节律性的突然扰乱,而是有规律的周期性发生。同时,内陆黑潮的负干扰也达不到真正的灾难性程度,仅主河道中的部分水毛茛植株和其基底被冲走,所以激流群落受干扰后的演替仅局限在小范围内,相当于 Daubenmire (1963) 所定义的小演替 (Micro-succession)。激流群落的次生演替发生范围较小,短暂而迅速,甚至在一个年度中即可完成其整个演替过程,这与其它水生植物类群的演替类型明显有别。

参 考 文 献

- [1] Kilburn P D. Analysis of the species-area relation. *Ecol.* 1966, **47**(5):831—843.
- [2] Cain S A. The species-area curve. *Am. Midland Naturalist.* 1938, **19**:573—581.
- [3] Den Hartog C. Synecological classification of aquatic plant communities. *Colloques phytosociol.* 1983, **10**:171—182.
- [4] Den Hartog C, Segal S. A new classification of the water plant communities. *Acta. Bot. Neerl.* 1964, **13**:367—393.
- [5] Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie*. New York: Vienna. 1964: 865.
- [6] Debusk T A. Effects of seasonality and plant density on the productivity of some freshwater macrophytes. *Aqual. Bot.* 1981, **10**:133—142.

- [7] Gisher S G, Carpenter S R. Ecosystem and macrophytes primary production of the Fort River, Massachusetts. *Hydrobiol.* 1976, **47**:175—187.
- [8] Whigham D F. The relationship between aboveground and belowground biomass of freshwater tidal wetland macrophytes. *Aquat. Bot.* 1978, **5**:355—364.
- [9] Dawson F H. The annual production of the aquatic macrophyte *Ranunculus penicillatus* var. *calcareus* (R. W. Butcher) CDK. Cook. *Aquat. Bot.* 1976, **2**:51—73.
- [10] Westlake D F. The biomass and productivity of *Glyceria maxima* L. seasonal changes in biomass. *J. Ecol.* 1966, **54**:745—753.
- [11] Ska B. & Van de Borgh P. The problem of *Ranunculus* development in the river Semois. Proc. ENRS/AAB 7th Symo. *Aquat. Weeds.* 1986: 307—314.
- [12] Thienemann R. Grundzuge einer allgemeinen Oekologie. *Arch. Hydrobiol.* 1939, **35**:2267—235.
- [13] Johannes R E. Nutrient regeneration in lakes and oceans. In: Advance in Microbiology of the sea (Droon & Wood eds.), New York: Academ. Press. 1968, **1**:203—213.
- [14] Harris E. The nitrogen cycle in Longisland Sound. Pull. Bingham Oceanogr. Coll. 1959, **17**:31—65.
- [15] Rigler F H. The uptake and release of inorganic phosphorus by *Danhnia magna* Straus. *Limnol. Oceanogr.* 1961, **6**:165—174.
- [16] Duvigneaud P. La synthese ecologique. Paris: Doin. 1974.
- [17] Odum E P. Fundamentals of ecology, 3rd ed. Saunders: Philadelphia. 1971: 574.

THE COMMUNITY ECOLOGY OF TORRENTIAL PLANTS IN NORTH TEMPERATE

Yu Dan

(School of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072)

Abstract

The community ecology of the torrential plants was investigated in a stream of North Temperate from 1986 to 1991. Some community parameters such as species composition, quantitative features, physiognomy, structure, distribution pattern, dynamics and function were presented. The minimum area was determined as being 5m² from the species-area curve. The relationships between the natural height and the absolute height of *Ranunculus bungei* was significantly correlated. Furthermore, the community exhibited a clear pattern of vertical stratification and horizontal mosaic. The phenological spectrum and biomass models were also established. In light of the resistance of the plant to interference, the reproductive strategies of the species against adverse conditions were discussed, and so was the Inland Kuroshio in relation to its effect on the community.

Key words Community ecology, Horizontal moisac, Ecological species group, Succession, Inland Kuroshio