

热带人工林土壤动物群落的次生演替和发展过程探讨*

廖崇惠 陈茂乾 (广东省昆虫研究所, 广州 510260)

【摘要】 在广东小良地区的桉林迹地上, 对不同林龄的阔叶混交林土壤动物的组成进行比较, 探讨群落随林龄的增加而变化的过程。以多样性为基础, 可将这里土壤动物群落的演替和发展分成3个阶段, 即增长期、过渡期和稳定期。在林龄20多年后, 群落发展可进入最后阶段。不同类群的演变程序: (1) 湿生动物个体数逐渐增加, 直至平稳; (2) 昆虫中不稳定类群逐渐减少; (3) 白蚁种群在增长期前段迅速增加, 随后即在较低水平上受到控制; (4) 蚯蚓在增长期后段才出现, 并迅速成为优势类群。过渡期及其以前的蚯蚓种类主要为寒蛭蚓属 (*Ocnerodrilus*), 稳定后为环毛蚓属 (*Pheretima*)。

关键词 土壤动物 热带人工林 次生演替

Secondary succession of soil animal community and its development process in tropical artificial forest. Liao Chonghui and Chen Maoqian (Guangdon Entomological Institute, Guangzhou 510260). -J. Appl. Ecol., 1990, 1(1):53-59.

Secondary succession of soil animal community in tropical littoral eroded land and its development process might be divided into three stages: aggradation, transition and steady state. The last stage will be arrived after about 20 years. The succession dynamics for various animal groups are: a) Individuals of hygrocolous microfauna increased quickly during aggradation stage, and decreased slightly during transition stage; b) Unstable groups of insects decreased gradually; c) Termites increased to a highest level in the earlier aggradation stage, then decreased and kept at a lower level; d) Earthworms appeared in the later stage of aggradation, then developed quickly and became a dominant group.

Key words: Soil animal, Tropical artificial forest, Secondary succession.

关于热带人工林土壤动物的研究, 作者曾发表过小良地区光裸地、桉林和阔叶混交林3个代表不同发展时期的人工植被的比较资料^[4], 该文未涉及群落的自然次生演替——土壤动物研究中尚未被认真注意的问题。在原来的生物环境被破坏后, 土壤动物群落的变化及其发展趋向, 与新植被的发育过程有密切的依存关系。这方面的研究是生态系统研究的一个重要部分。本文通过不同年份定植的阔叶混交林的资料进行比较, 研究土壤动物群落的长期发展过程。

1 自然与历史概况

广东省电白县小良一带的地貌为典型的热带沿海侵蚀台地类型。本区年平均气温为23℃, 年降雨量一般在1400—1700mm (调查期为1095—2184mm), 90%集中在雨季(5—10月)。这里, 大面积地覆盖在光裸、贫瘠土地上的松林和桉林是近30年前营造的。在光裸地与纯桉林下的土壤动物十分贫乏。1964年在原桉林迹地上成功地营造了几亩阔叶混交林后, 于1973—1974年开始在桉林迹地上重建阔叶混交林。以后逐年扩大, 使自然环境大为

* 国家自然科学基金资助项目, 本课题研究后期还有李耀泉、林少明同志参加野外调查, 特此致谢。
本文于1989年10月4日收到。

改善^[2]。

2 研究方法

2.1 调查样地

选择以下几个不同定植时期的林地, 比较其土壤动物群落的发育状况。

2.1.1. 85年林¹⁾ 1985年定植, 以豆科为主的阔叶混交林。在调查范围内的树种为白格 (*Albizzia procera*)、黑格 (*A. odoratissima*) 和白木香 (*Aquilaria sinensis*)。开始调查时, 树苗定植不久, 地面光裸。到1988年, 树高已达2.5—3.5m, 林冠覆盖面约40%, 草被和落叶覆盖面约60%。

2.1.2 81年林 1981年定植, 以豆科[如黑格、铁刀木 (*Cassia siamea*)] 为主, 桃金娘科[如红车 (*Syzygium banciei*), 白车 (*S. levinei*)] 为次等几个科, 共十几种乔木的混交林。开始调查时, 林地情况与85年林的后期情况相似, 1988年调查时已有明显变化。调查地段树高多在3—4m, 少数达7—8m, 盖度50—60%。桃金娘等灌木遍布林下, 地被物覆盖率约70%。

2.1.3 74年林 以使君子科等多种乔木为主组成的樟树 (*Cinnamomum camphora*) - 油榄仁 (*Terminalia bellirica*) + 酸枣 (*Choerospondias axillaris*) + 鸡占 (*T. hainanensis*) - 砂仁 (*Amomum villosum*) 人工群落。开始调查时, 树高林密, 地被植物多, 地面相对照度只有2%。以后, 除砂仁密度稍变小外, 没有明显的变化。

2.1.4 64年林 上层为樟树、枫香 (*Liquidambar formosana*)、鬃塑 (*Castanopsis fissa*) 等多种乔木, 下层主要为红叶树 (*Helicia cochinchinensis*) 等。树高林密, 地被植物少, 枯枝落叶较多, 地面相对照度与74年林相近。至1988年调查时无大变化。

2.2 调查方法

从1985、1987和1988年, 每年4月和10月各调查一次, 每次在同一地点取样。每个样地取样为: 枯枝落叶层取样2个, 合计1/5m²; 土壤层取样芯(Φ8cm × 15cm)20个, 每个相距1m以上, 合计1/10m²; 另分3层(0—5, 5—10, 10—15cm), 每层取20cm²的土样8个。用以上3种方法获得的样品, 分别用干漏斗、手检和水漏斗收集各类土壤动物。

2.3 数据处理

不同类群的个体数量和生物量相差极大。若用绝

对数量来分析群落的丰盛度和多样性变化, 巨大的数量差将掩盖了所有的变化。以目为分类基础的类群, 无论在分类、形态和生态方面都极不相同, 硬将它们用同一数量标准来划分等级, 也是甚不适宜的。通常种的多样性指数仅包含种类的数目及其个体数量的均匀性^[6] (这只有在分类范围较窄的群落中是重要的), 并不反映群落的个体数量或生物量的丰富度。本文试图避开对每个群落进行独立的数量分析时所产生的困难, 采用多群落同时比较的方法来进行分析。即用相对密度来描述同一个类群在不同时空(群落)的个体丰富度, 然后进行各群落总体的比较。每个类群在任一时空上的最大相对密度为1。用下列公式求得各群落的密度-类群指数 ($D \cdot G$), 作为对群落状态的描述。

$$D \cdot G = \sum (D_i / D_i \max) \cdot (G / G_T)$$

其中, D_i 为第 i 类群的密度; $D_i \max$ 为各群落中第 i 类群的最大密度; G 为群落中的类群数; G_T 为各群落所包含的总类群数。

调查资料整理结果列于表1。为便于比较, 将1982—1983年调查的有关具百年历史的自然次生林资料^[4]亦统一计算, 共列于表中。

3 结果与讨论

3.1 群落的演替和发展阶段

将表1各 $D \cdot G$ 指数与造林时间的关系以图1表示。仿F.H. 鲍尔曼等^[5]的森林生态系统发展的生物积累模型, 根据曲线的升、降、平稳, 把群落演替发展过程大体地分成3个阶段:

(1) 增长期, 大约10—11年。85年林和81年林的土壤动物群落正处于这一时期。在此期间, 动物类群和数量均在迅速增加, $D \cdot G$ 指数升幅达5.783。

(2) 过渡期, 即在人工林定植后约12年到21年之间。74年林的土壤动物群落正在这一期间。此间, 动物类群及其数量开始下降, $D \cdot G$ 指数的降幅为3.459。其中昆虫部分降了60%。其他部分仅降了10%。

(3) 稳定期, 在人工林定植约20年之

¹⁾代表阔叶混交林种植年代, 下同。

表 1 不同年龄的林下土壤动物的相对密度和群落的密度-类群指数
 Tab.1 Relative density of soil animals and density-group index of communities under forests with different ages

类群 Groups	最大密度 Maximum density (no./m ²)	相对密度 Relative density ($D_i/D_{i\max}$)												次生林 Secondary forest
		85年林 (F-85)*			81年林 (F-81)*			74年林 (F-74)*			64年林 (F-64)*			
		1985	1987	1988	1985	1987	1988	1985	1987	1988	1985	1987	1988	
非昆虫类群 Non-insect														
线虫类 Nematodea	630000	0.397	0.075	0.001	0.123	0.111	0.063	1.000	0.865	0.053	0.663	0.266	0.066	0.206
线蚓类 Enchytraeid	152500	0.016			0.016	0.180	0.012	0.754	0.705	0.164	0.918	1.000		0.354
蚯蚓类 Earthworm	275				0.164	0.382	0.327	0.491	1.000	0.891	0.818	0.982	0.764	0.240
蜘蛛类 Araneida	38	0.053			0.342	0.658	0.053	1.000	0.816			0.368	0.105	0.053
蜱螨类 Acarida	5340	0.015	0.002	0.004	0.010	0.481	0.594	0.062	1.000	0.036	0.015	0.016	0.003	0.253
等足类 Isopoda	120	0.375	0.292	0.167		0.100	0.017	0.292	1.000	0.200	0.108	0.275	0.125	0.083
蜈蚣类 Chilopoda	10		0.500	0.500	0.500		0.500		1.000	1.000			0.200	0.800
马陆类 Diplopoda	500	0.020	0.010		0.010			0.030	0.018		0.018	0.120	0.018	1.000
缓步类 Tradigrada	10625			1.000							0.706		0.294	
合计 Total		0.876	0.879	1.672	1.165	1.912	1.566	3.629	6.404	2.344	3.246	3.027	1.575	2.989
昆虫类群 Insect														
弹尾目 Collembola	3129	0.021	0.009	0.001	0.040	0.010	0.002	0.070	0.075	1.000	0.066	0.026	0.001	0.121
蜚蠊目 Blattaria	25	0.600	0.600	0.800	0.200	1.000	0.280	0.160	0.160	0.080				
直翅目 Orthoptera	220	0.045	0.023		0.023			1.000	0.118	0.059				
等翅目 Isoptera	1524	0.026	0.087	0.586	1.000	0.374	0.320	0.039	0.016	0.010	0.016	0.207	0.013	
啮虫目 Psocoptera	40			0.150			0.050	1.000			0.150	0.400		
缨翅目 Thysanoptera	50	0.240			0.880		0.440	0.920	1.000	0.280	0.800	0.160	0.200	0.200
半翅目 Hemiptera	20		0.100	0.250		1.000	0.250				0.500			
同翅目 Homoptera	55			0.091		0.364	0.182	0.091		0.091		0.364	1.000	0.036
鳞翅目 Lepidoptera	8		0.250				0.250	0.500		0.250	0.250		0.250	1.000
双翅目 Diptera	1939									1.000		0.006	0.008	0.294
鞘翅目(幼) Coleoptera(larva)	46		0.109	0.196		1.000	0.239	0.739	0.457	0.804	0.087	0.196	0.217	0.087
鞘翅目 Coleoptera	29	0.172	0.172	0.172		0.172		0.345	1.000	0.172			0.172	0.414
膜翅目 Hymenoptera	5029	0.045	0.003	0.011	1.000	0.005	0.027	0.017	0.004	0.002	0.060	0.020		0.096
合计 Total		1.149	1.353	2.257	3.143	3.925	2.040	4.881	2.830	3.748	1.929	1.379	1.861	2.158

续表 1

	相对密度 Relative density (D_i/D_{imax})												
	85年林 (F-85)*			81年林 (F-81)*			74年林 (F-74)*			64年林 (F-64)*			次生林 Secondary forest
	1985	1987	1988	1985	1987	1988	1985	1987	1988	1985	1987	1988	1981-1983
相对密度总和 Total of relative density $\Sigma(D_i/D_{imax})$	2.025	2.232	3.857	4.308	5.837	3.606	8.510	9.234	6.092	5.175	4.406	3.436	5.147
类群系数 Group coefficient (G/G_T)**	0.59	0.64	0.64	0.59	0.64	0.77	0.82	0.73	0.77	0.68	0.68	0.73	0.73
密度-类群指数 Density-group index ($D \cdot G$)***	1.195	1.428	2.468	2.542	3.736	2.777	6.978	6.741	4.691	3.519	2.996	2.508	3.757

* 85、81等代表阔叶混交林种植年代。

"F-85, "F-81" etc. represent the planting year of broadleaf mixed forest.

** G —类群数 Number of group; G_T —全部调查的类群数 Total number of group.

*** $D \cdot G = \Sigma(D_i/D_{imax}) \cdot (G/G_T)$. 1) 林龄约100年 About 100 ages of stand.

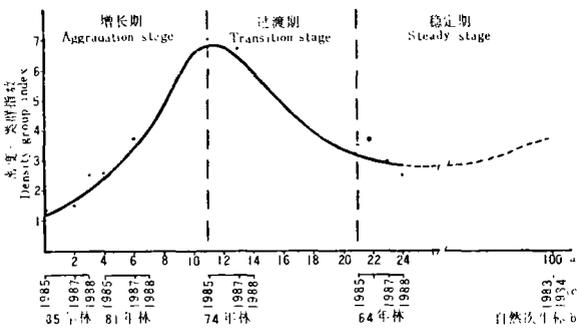


图 1 小良人工阔叶混交林土壤动物群落的密度-类群指数 ($D \cdot G$) 与林龄的关系

Fig.1 Relationship between density-group index ($D \cdot G$) of soil animal communities under artificial broadleaf mixed forest and age of forest.

(a) 林龄(年) Age of forest(year); (b) 样地 Sampling plot; (c) 调查年份 Year investigated.

后, 如64年林。此后, 群落的组成和数量较为稳定, 指数波动较小。从64年林到林龄大约100年的自然次生林, $D \cdot G$ 指数的变幅仅为1.249, 昆虫和非昆虫的变幅都较小。

以上变化曲线与美国纽约长岛的火烧林地和弃耕地上橡-松林生物群落的次生演替曲线十分相似: 在种的多样性方面都经过上升、下降, 并在大约20年后达到相对稳定状态^[7] (图2B)。

3.2 小型湿生动物数量发展过程

小型湿生动物主要为线虫类和线蚓类。这两类动物的数量以年平均值计算, 前期林龄越大, 数量也越多, 升幅甚大。从85年林到74年林, 各时期的数量比为1:2.8:6.1。到后期的64年林, 数量下降了36% (表2)。显示出稳定的趋向。

表 2 不同林龄样地地下湿生小型土壤动物的密度*
Tab.2 Density of hygrocolous microfauna under plots with different ages of forest (Number/m²)*

	85年林 (F-85)	81年林 (F-85)	74年林 (F-74)	64年林 (F-64)
线虫类 Nematodea	24375	62500	402708	208958
线蚓类 Enchytraeid		16625	82500	97500
缓步类 Tradigrada	3542			3542
双翅目(幼) Diptera(larva)			646	
合计 Total	27917	79125	485854	310000

* 3年的平均 Average of three years.

3.3 昆虫类群组成的稳定性变化

在不同林龄的样地, 获得昆虫类群的总数目没有大的差别。在群落发展初期, 在3次年度调查中都没有或只有1次采集到的类群, 可以认为是尚未加入并成为群落的稳定的成分; 在后期则属由于环境的改变和种间竞争关系而减弱的成分。从表3发现, 林龄较短者, 未稳定

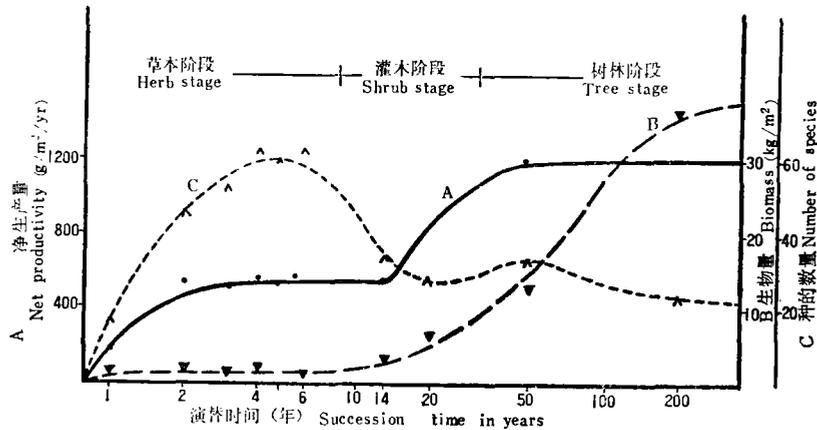


图 2 在美国纽约长岛的火烧地和弃耕地上，橡-松群落次生演替中几个指标的变化曲线
 Fig.2 Change curves of several indexes for secondary succession of oak-pine community under fired forest and abandoned field of Long Island, New York (Whittaker, 1975).

的类群数较多，林龄较长者，未稳定的类群较少。缨翅目、同翅目、鳞翅目和啮虫目在85年林中的出现是不稳定的，但发展到64年林，它们都依次地变成稳定的（表3）。双翅目最迟出现，始见于74年林，到64年林才告稳定。在64年林中有较多的类群趋于稳定，但同时却有一些类群，如蜚蠊目、直翅目和半翅目等出现减弱的现象。这与一些有关群落演替过程中物种入侵和相互干扰、更迭的论述^[5,6]相一致。

3.4 白蚁种群的兴衰

图3中各虚线表明了白蚁（主要为黄翅大白蚁 *Macrotermes barneyi*）种群在不同年龄的人工林内的数量差异。通过时间的连接，它们在一定程度上可以反映出白蚁种群在人工林生物群落发展中的数量变化过程：在原桉林下，白蚁密度约为75只/m²^[3]。皆伐后新营造的阔叶混交林（85年林）中，白蚁的数量下降到40只/m²左右。白蚁主要摄食林下调落物，因此随着幼林逐渐长大和林下调落物逐年增多，白蚁的数量亦随即迅速增加。这是81年林在1985年时白蚁数量达到了高峰（1545只/m²）的原因。此后，数量的逐年下降，与生物群落的复杂化，白蚁种群受到种间的抑制有关。以上变化均发生在土壤动物群落发展的“增

表 3 在不同年份定植的人工阔叶混交林中获得各昆虫类群标本的次数

Tab.3 Number of times for gaining specimen of insect group under artificial broadleaf mixed forest with various planted year

		85年林 (F-85)	81年林 (F-81)	74年林 (F-74)	64年林 (F-64)
蜚蠊目	Blattaria	3	3	3	0
直翅目	Orthoptera	2	1	3	0
等翅目	Isoptera	3	3	3	3
啮虫目	Psocoptera	1	1	1	2
缨翅目	Thysanoptera	1	2	3	3
半翅目	Hemiptera	2	2	0	1
同翅目	Homoptera	1	2	2	2
鳞翅目	Lepidoptera	1	1	2	2
鞘翅目	Coleoptera	3	2	3	3
弹尾目	Collembola	3	3	3	3
双翅目	Diptera	0	0	1	3
膜翅目	Hymenoptera	3	3	3	2

注：共3次年度调查，仅1次获得标本的类群称为“不稳定群”。

Note, 3 times of annual investigation. These groups of gained specimens in only once called "unstable groups".

长期”间。在林龄达11年的74年林，群落的发展已进入“过渡期”，白蚁数量则下降到最低水平。在群落进入“稳定期”的64年林，白蚁数量仍在20—310只/m²范围内波动。白蚁由于有较好的群体水分供应和营养循环供给系统，降

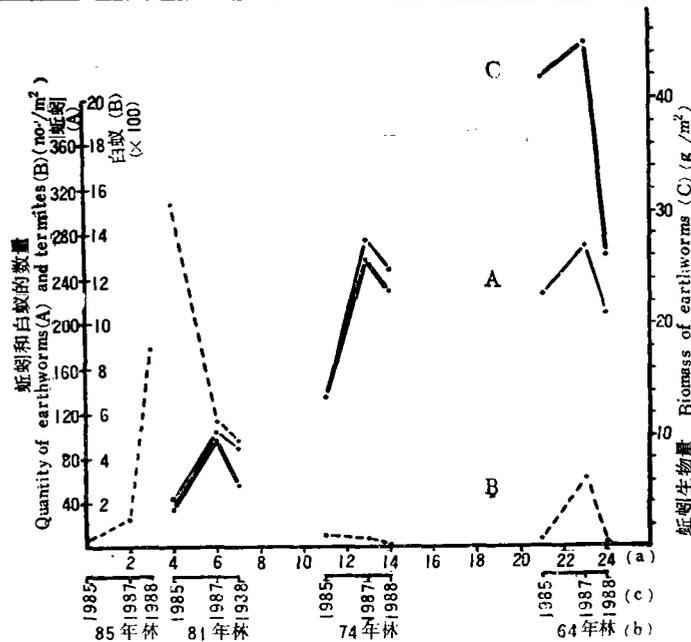


图3 蚯蚓和白蚁在不同林龄人工阔叶混交林中的数量及生物量

Fig.3 Quantity and biomass of earthworms and termites under artificial broadleaf mixed forests with different ages.

(a) 年龄 (年) Age of forest; (b) 样地 Sampling plot; (c) 调查年份 Year investigated

雨量变化对其种群数量不会有大的影响。将每次调查前10天的降雨量与调查时收集的个体数量作相关比较,在各样地上均无显著关系。因而上述变化主要是受生物间关系所支配,属于生物群落的演替现象。

3.5 蚯蚓的数量及其种类组成的变化

蚯蚓数量的变化,从图3实线A可以清楚地看出随林龄的增长而递增,直到稳定。在原桉林下,蚯蚓平均数量仅 $0.5\text{只}/\text{m}^2$ ^[4]。85年林定植时间短,地面仍大部分裸露,死活地被植物甚少。在1985—1988年的3次调查,即在定植后3年里均未获得蚯蚓。最早获得的是在81年林定植后第4年,即1985年时。此时,植物的生物量已大大增加,地被物也多起来,蚯蚓密度为 $45\text{只}/\text{m}^2$ 。此后两次调查,数量呈上升趋势。74年林在定植13年后,即1987年时,蚯蚓密度达到 $275\text{只}/\text{m}^2$,成为土壤动物中的优势类群(指生物量优势)^[4]。在定植已达20多年的64年林,蚯蚓数量略低于前者,但其生物量却明显升高,从 $26\text{g}/\text{m}^2$ 到 $45\text{g}/\text{m}^2$ 。生物量

和个体数量变化不一致,是由于蚯蚓的主要种类发生变化而引起的。81年林到74年林,枯枝落叶很少,含有机质的上层土甚薄,所以获得的蚯蚓种类均以喜酸性土和喜下层生活的寒蛭蚓属为主。这些蚯蚓都具有体色较淡的深层生活种类的特征^[6]。在64年林中枯枝落叶层较厚,土壤有机质大大增加,因此获得的种类以体色较深,喜于表土生活的环毛蚓属为主。此时,蚯蚓的总个体数量虽无增加,但由于个体较大的环毛蚓的比例上升,使蚯蚓的总生物量大增。这个结果与1983年的调查资料^[4]相似:在数量上,人工阔叶混交林多于自然次生林;在生物量上则相反。这种不一致的变化同样与橡-松林群落次生演替(图2)有类似的结果。

4 结语

小良的人工林土壤动物群落是随林的生长、发育而逐渐形成的。其过程可分为3个阶段:增长期、过渡期和稳定期。小良地处热带,群落各组成间的关系非常复杂,要在演替

发展过程中清楚地按物种相互关系的 4 个阶段^[3]来划分是十分困难的。因为已知小型湿生动物、稳定的昆虫类群数目、蚯蚓的数量和种类、白蚁的种群等都依照各自不同的程序演化，最后达到相对稳定。所以群落各发展时期的种间相互关系不是单一。但从总的发展曲线来看，应当认为群落的增长期主要是种间“互不干扰”关系的结果，过渡期则是“相互干扰”的结果。“共摊”和“进化”主要发生在稳定期。

这就是说在稳定期间，群落及其种间关系仍在共同进化中充实与完善。所以在小良的人工林和百年的自然次生林中，土壤动物群落仍会在今后长期进化中发展。但它们是否会象鼎湖山季风常绿阔叶林那样，缩小枯食性和捕食性两类生物量的比例，最后成为具有较完善食物网结构的群落，则有待研究。

这里所划分的“稳定期”与以生产量为基础划分的生态系统发展的“稳定态”不同。因

为在群落演替发展过程中群落的多样性比生物量和生产量较早地达到稳定（图 2）。本文以多样性为基础划分阶段，故所提的稳定期来得较早。

参 考 文 献

- 1 华东师范大学等合编。1982. 群落中物种的多样性. 动物生态学(下册). 高等教育出版社, 北京, 243—251.
- 2 余作岳、皮永丰. 1985. 广东热带沿海侵蚀地的植被恢复途径及其效应. 热带亚热带森林生态系统研究, 第 3 集, 97—105.
- 3 南开大学等合编. 1980. 群落的发展和演替. 昆虫学(下册), 人民教育出版社, 北京, 262—207.
- 4 廖崇惠、陈茂乾、谢映书. 1984. 小良热带人工林土壤动物初步调查. 热带亚热带森林生态系统研究, 第 2 集, 214—226.
- 5 F.H. 鲍尔曼等著 (李景文等译). 1985. 森林生态系统的格局与过程. 科学出版社, 北京, 3—4.
- 6 青木淳一. 1973. 土壤动物学. 北隆馆, 东京, 112—113.
- 7 Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Second edition. Macmillan, New York and London, pp. 171—179.