

碱化草地群落恢复演替空间格局动态分析

辛晓平¹, 徐 斌¹, 王秀山¹, 杨正宇², 高 琼²

(1. 中国农业科学院资源区划研究所, 北京 100081; 2. 中国科学院植物研究所植被数量生态开放实验室, 北京 100093)

摘要:对松嫩平原碱化草地 1989 年开始围栏封育的 1hm² 样地 9a 间的空间格局进行了分析, 结果表明: (1) 不同物种斑块空间格局动态不同, 在恢复演替各个阶段中的地位与作用也不同。 (2) 结论基本上支持了斑块化-稳定性假说。

关键词:恢复演替; 空间格局; 动态; 分形分析

Dynamic analysis on spatial pattern of an alkaline grassland in restoration succession

XIN Xiao-Ping¹, XU Bin¹, WANG Xiu-Shan¹, YANG Zheng-Yu², Gao Qiong² (1. Institute of Natural Resources and Regional Planning, CAAS, Sciences, Beijing 100081, China; 2. Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100093, China)

Abstract: This paper studied the spatial pattern of 1 hm² sample fenced from 1989 on the Songnen plain in north-east China, where is a region with extremely heterogenous vegetation because of alkalization. Patch dynamics of different species was different and the role of the species varied with restoration succession stages. The results gave strong support to patchiness-persistence hypothesis.

Key words: restoration succession; spatial pattern; dynamics; fractal analysis

文章编号: 1000-0933(2001)06-0877-06 中图分类号: Q149, Q948 文献标识码: A

1 理论基础与立题根据

群落空间格局和生态学过程及其关系的研究, 是生态学的中心问题之一^[1]。空间格局一般指某个等级水平的生态学系统(种群, 群落或景观)中大小和形状不同的组成单元(斑块)在空间上的排列。空间格局是包括干扰、物种相互作用在内的各种生态学过程在不同尺度上作用的结果^[2], 空间格局对生态学过程又有反作用。群落空间格局动态不但揭示曾经起作用的群落过程, 也可反映群落的变化趋势。群落演替过程中, 不同阶段的空间格局动态各有特征, 起作用的生态学过程也不同, 应用空间格局——过程观点进行演替研究, 是演替理论目前和将来重要的发展方向^[3]。

分形理论是 80 年代初发展起来的非线性理论, 它能精确刻画非线性系统的几何性质, 因而为不同尺度生态学系统的时空格局研究提供了有效的手段^[4,5]。本文用来数量描述斑块面积分布的 Korcak 相对斑块化指数, 是分形指数的一种。它体现了“岛屿”面积分布的分形性质:

$$N(\text{area} > a) = C \times a^{-B} \quad 0 < B < 1 \quad (1)$$

其中, a 是面积大小, N 是面积大于 a 的岛屿数目, C 和 B 是常数, B 被称为 Korcak 相对斑块化指数。

Hasings 应用分形方法研究了 Okefenokee 湿地的针叶植被和常绿阔叶植被的斑块分布情况^[6], 提出斑块化-持久性假说, 认为大的斑块化指数意味着斑块体系持久稳定性的降低, 越稳定的物种, 越能长期占据生境, 具有较强的竞争力, 相对斑块化指数较小。 $B=1/2$, 斑块分布是随机的; $B>1/2$, 斑块分布不稳定; $B<1/2$ 斑块分布比较稳定, 持久性指数通过斑块灭绝的非随机动力学模型获得:

基金项目: 国家自然科学基金重大基金(No. 39899870)、国家重点基础研究发展规划(No. G2000018601)资助项目

收稿日期: 1999-04-26; 修订日期: 2000-04-10

作者简介: 辛晓平(1970~), 女, 甘肃天水人, 博士, 副研究员。主要从事草地生态学, 农业生态学及景观生态学研究。

$$r(t) = \text{constant} \times t^{1-2H} \quad 0 < H < 1 \quad (2)$$

t 是物种占据斑块的时间, $r(t)$ 是斑块灭绝速率, H 是估计渐进灭绝过程的指数, 表示斑块时间上的稳定性(持久性)。 H 和相对斑块化指数 B 斑块之间存在关系^[7]:

$$H = 1 - B \quad (3)$$

限于分形理论的发展, (3) 式只在标准分形集中得到证明, 斑块化-持久性假说即是 (3) 式在随机分形集中的推广^[8,9]。

本文作者检索了 1980 年以来的大量文献发现, 尽管生态学家和分形几何学家应用分形进行了若干植被空间格局的定量研究^[8~15], 斑块化-持久性假说自提出以来, 却没有更多的文献进一步探讨斑块稳定性与空间格局的关系, 或者从动态角度提供资料支持或否定斑块化-持久性假说。但是斑块化-持久性假说建立了群落动态(斑块稳定性)与空间格局的数量关系, 对于群落演替理论无疑是开创性的补充。本文对

松嫩平原羊草草甸围栏样地景观在恢复演替序列中的空间格局动态进行分形分析, 从空间格局动态的角度来考虑演替过程, 是一个重要的研究方向。

2 实验数据及数据处理

本研究使用的数据是东北师范大学草地研究所 1989~1997 年在实验地的自然保护区 1hm² 围栏样地的观测数据。该样地长、宽各 100m, 1989 年封育前, 由于过度利用已严重碱化, 草地极度退化。1989 年开始围栏封育, 并进行景观的动态观测, 每年 8 月份绘制该样地的群落分布图一张, 1989~1997 年形成一个群落分布的时间系列。1997 年围栏被撤销, 所以 1997 年不属于恢复演替系列, 在此列出是为强调围栏封育的作用。图版 1 给出 1989、1993、1995 三年的群落斑块分布图。

群落分布图用 AutoCAD 输入计算机地理信息系统, 分辨率为 1000×1000 格点, 每格点代表 10cm×10cm。在 EIS 软件支持下, 统计各物种斑块数目、总面积、斑块大小变化范围。计算了各物种每个斑块的面积, 并以此为基础, 计算各物种斑块的面积分布指数、稳定性指数。

3 结果及分析

各物种斑块面积和斑块数目的变化见表 1。各物种 1989~1997 年的相斑块化指数、回归拟合、残差分析的结果以及持久稳定性指数见表 2。

3.1 围封后羊草斑块空间格局的动态及尺度特征

3.1.1 羊草斑块空间格局的动态 羊草斑块空间格局动态以 1993 年为界, 分为两个阶段(表 1, 表 2): 1989~1993 年, 斑块总面积增加, 斑块数目逐渐下降, 斑块化指数持续减小; 1993 年后, 斑块总面积、斑块数目、斑块化指数基本稳定。

围封之前, 羊草斑块化指数大, 斑块面积频率分布不均匀; 小斑块多, 大斑块较少, 面积差异大。恢复演替

表 1 1989 年围封后各物种斑块的变化情况

	年份 Year	总面积 Total area(m ²)	斑块数 目 Patch numbers	斑块大小范围 Size range(m ²)
羊草斑块 Patches of <i>Leymus chinensis</i>	1989	3597.8	47	0.39~901.85
	1991	3723.0	45	0.37~1060.8
	1993	4687.9	41	0.35~1788.6
	1994	4332.3	41	0.40~1364.4
	1995	4011.0	40	0.35~1094.0
	1997	4079.7	52	0.70~1763.0
碱茅斑块 Patches of <i>Aeluropus littoralis</i>	1989	44.23	11	0.3~15.67
	1991	219.706	19	0.2~74.0
	1993	265.3	22	0.2~75.3
	1994	286.5	19	1.1~79.4
	1995	61.9	9	1.1~28.6
	1997	642.6	17	0.5~300.2
碱蓬斑块 Patches of <i>Puccinellia chinampoensis</i>	1989	187.2	10	0.3~91.8
	1991	182.9	11	0.4~94.2
	1993	240.4	10	0.58~128.8
	1994	262.3	11	0.8~128.5
	1995	239.2	10	0.9~129.0
	1997	59.2	3	
碱蓬斑块 Patches of <i>Suaeda glauca</i>	1989	5843.6	17	0.3~5661.1
	1991	3759.2	22	0.3~3624.0
	1993	4169.3	25	1.1~3841.0
	1994	1415.1	14	0.5~757.6
	1995	2747.3	19	3.5~1564.7
	1997	4041.7	21	0.7~3465
虎尾草斑块 1989~1993			0	
Patches of <i>Chloris virgata</i>	1994	2502.8	24	1.3~1384.5
	1995	1242.3	23	1.1~886.4
	1997	540.7	54	0.4~82.1
其他斑块 Other patches	1989	327.2	10	1.15~746.1
	1991	2514.4	13	0.2~447
	1993	639	14	0.2~572
	1994	1203	13	0.2~585
	1995	1699	19	0.2~792.5
	1997	639	13	0.2~272

后的生长过程中,小面积羊草斑块相对增大速率较大(假设大、小斑块上羊草扩散速率相近),斑块面积增大引起邻近斑块合并,从而小斑块减少,较大面积的斑块数目增多,羊草空间格局不稳定。随恢复演替进程,羊草面积频率分布趋于均匀,斑块化指数减小。演替后期阶段,由于土壤环境、种间相互作用的抑制作用,羊草扩散速率减小,斑块生长、合并变慢,灭绝几率减小,斑块持久性较大(0.59 左右),羊草空间格局渐趋稳定。以上结果和斑块化-持久性假说的预言一致。

表 2 1989 年围封后各物种斑块化指数和持久性的变化情况

Table 2 Change of patchiness exponent and persistence after enclosure in spring, 1989

	年份 Year	斑块化指数 Patchiness exponent	adj R^2	残差分析 Residual analysis		稳定性指数 Hurst exponent
				$DW-d$	SC	
羊草斑块 Patches of <i>Leymus</i> <i>chinensis</i>	1989	0.4896	0.898	0.445	0.600*	0.5104
	1991	0.4525	0.923	0.421	0.727*	0.5475
	1993	0.4178	0.900	0.422	0.719*	0.5822
	1994	0.4111	0.909	0.405	0.634*	0.5889
	1995	0.4167	0.873	0.265	0.787*	0.5833
	1997	0.5236	0.956	0.419	0.793*	0.4764
獐茅斑块 Patches of <i>Aeluropus</i> <i>littoralis</i>	1989	0.7616	0.916	0.837	0.589	0.2484
	1991	0.5573	0.897	0.538	0.685	0.4427
	1993	0.5626	0.923	0.657	0.529	0.4374
	1994	0.7506	0.920	1.193	0.353	0.2494
	1995	0.8236	0.903	1.08	0.438	0.1864
	1997	0.4556	0.946	0.963	0.473	0.5444
碱茅斑块 Patches of <i>Puccinellia</i> <i>chinampoensis</i>	1989	0.3768	0.921	1.21	0.355	0.6232
	1991	0.4040	0.955	1.33	0.280	0.5960
	1993	0.3726	0.928	1.06	0.403	0.6274
	1994	0.3703	0.888	0.675	0.600	0.6297
	1995	0.3498	0.895	0.849	0.507	0.6502
碱蓬斑块 Patches of <i>Suaeda</i> <i>glauca</i>	1989	0.4214	0.843	0.181	0.864*	0.5786
	1991	0.4289	0.794	0.260	0.827*	0.5711
	1993	0.5062	0.882	0.208	0.828*	0.4938
	1994	0.3923	0.957	0.555	0.660*	0.6077
	1995	0.3966	0.964	1.109	0.397	0.6034
	1997	0.4291	0.913	0.350	0.779*	0.5709
虎尾草斑块 Patches of <i>Chloris virgata</i>	1989~1994	0.4771	0.906	0.490	0.755*	0.5229
	1995	0.6175	0.951	0.769	0.535	0.3825
	1997	0.7484	0.912	0.356	0.882*	0.2516
斑块数目(整个样地)						
93	1989	0.5194	0.939	0.304	0.889*	0.4806
110	1991	0.5315	0.956	0.276	0.894*	0.4685
114	1993	0.5123	0.944	0.205	0.906*	0.4877
126	1994	0.4451	0.935	0.387	0.598*	0.5549
119	1995	0.4478	0.900	0.270	0.684*	0.5522
160	1997	0.5866	0.958	0.262	0.928*	0.4134

总之,羊草空间格局在恢复演替中的动态为:1993 年之前为恢复演替变化期,此阶段斑块生长旺盛、合并速度较大,羊草空间格局不稳定。1993 年后,羊草空间格局进入相对稳定态。

1997 年围栏撤销后,羊草斑块发生很大变化,斑块数目增加,甚至超过了围封前的数目;斑块化指数剧增,由 0.41 增至 0.52,持久性指数由 0.59 锐减至 0.48。5~8a 恢复演替才达到的相对稳定状态,在一年不加控制的自由放牧之后完全被破坏。虽然斑块占据的总面积还未降低太多,但持久性指数的降低已显示了

斑块面积变小的趋势。

3.1.2 羊草斑块空间格局的尺度特征 表3列出了羊草斑块历年来的面积分布情况。不同年份羊草斑块面积大小频率双对数分布见图1,拟合直线的斜率即 Korcak 相对斑块化指数 B 。

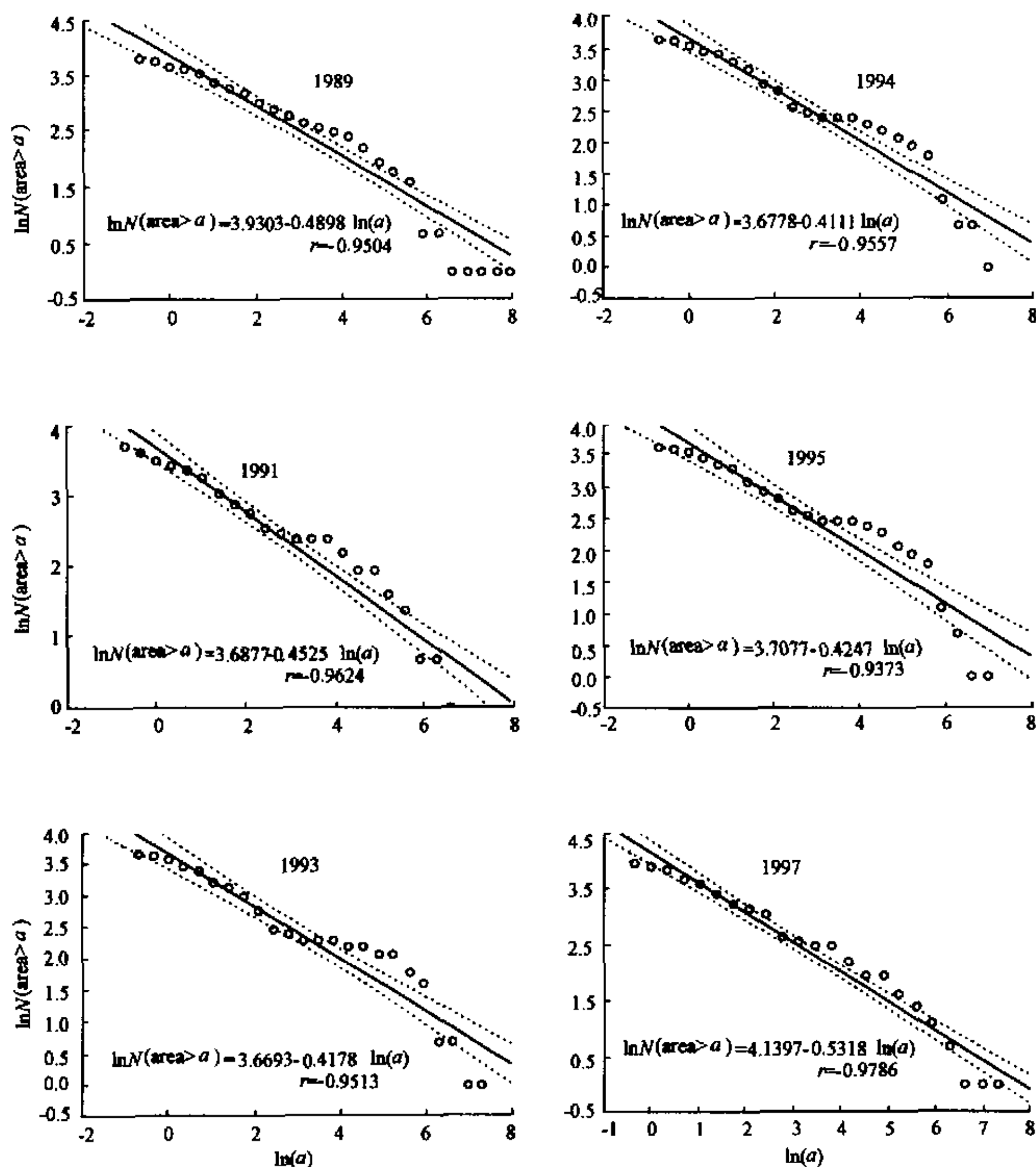


图1 羊草斑块的面积大小频率分布图

Fig. 1 Size distribution of *Leymus chinensis* patches

图2中,斑块面积和大于该面积的斑块频率并非拟合很好的直线关系,而有明显的转折点,表明羊草斑块面积的空间分布格局并非在整个尺度范围内符合同一自相似规律,可能存在尺度转换。表1中数据也表明,羊草斑块历年回归的残差都有很高的自相关性,说明羊草斑块的空间格局存在尺度转换。

3.2 围封后碱蓬斑块和虎尾草斑块的空间格局变化

1989~1993年,碱蓬斑块变化趋势与羊草相反,总面积减少,斑块数目增加,斑块面积变化范围变窄,相对斑块化程度增大。说明恢复演替早期控制碱蓬斑块的主要生态学过程是:其他物种的侵入隔离较大的斑块,占据小斑块。

表 3 羊草斑块历年的面积分布
Table 3 Patch size distribution of *Leymus chinensis*
in different years

面积 Area (m ²)	面积大于 a 的斑块数目 Number of patches of area at least a					
	年份 Year					
	1989	1991	1993	1994	1995	1997
1448.2	0	0	1	0	0	1
1056.0	0	1	1	1	1	1
724.1	1	1	2	2	1	1
528.0	2	2	2	2	2	2
362.0	2	2	5	3	3	3
264.0	5	4	6	6	6	4
181.0	6	5	8	7	7	5
132.0	7	7	8	8	8	7
90.5	9	7	9	9	10	7
64.0	11	9	9	10	11	9
45.3	12	11	10	11	12	12
32.0	13	11	10	11	12	12
22.6	14	11	10	11	12	13
16.0	16	12	11	12	13	14
11.3	18	13	12	13	14	21
8.0	20	16	17	17	17	23
5.7	24	18	20	19	19	25
4.0	26	21	23	24	22	30
2.8	29	26	25	27	27	36
2.0	34	29	30	31	29	39
1.4	37	31	32	32	32	46
1.0	38	33	36	35	35	49
0.7	42	37	38	38	37	52
0.5	44	41	39	39	38	
0.35	47	45	41	41	40	

斑块变化范围均增大,而斑块化指数减小,这与恢复演替初期的情形极为相似,甚至超过恢复演替初期的变化,也许一年的数据得不出更进一步的结论,但初步表明,獐茅是对变化很敏感的物种,在逆行演替和恢复演替的初期都比较活跃,在演替末期则趋于退化。

1989~1995 年,碱茅斑块的总面积、面积最大最小值有所增加,但变化较小,而斑块数目和斑块化指数基本没有发生变化。说明围栏封育后,土壤条件有所改善,碱茅斑块在原有基础上向外扩散,斑块面积增大。碱茅和獐茅虽然同为多年生禾草,但碱茅是主要依靠种子繁殖的丛生型禾草,其扩散速率小,獐茅是匍匐茎繁殖,有较大扩散速率,所以两者的斑块变化情况截然不同。

3.4 整个样地的斑块分布格局分析

整个样地的斑块分布格局分析将样地内所有类型的斑块一起考虑。围栏封育前,植被物种组成比较单一,斑块类型少,极耐盐碱的碱蓬大面积分布,总体斑块化程度较大。演替初期,斑块化程度略有升高,斑块种类由 7 种增加到 13 种,斑块总数目迅速增加,从 93 增至 110。斑块类型、斑块数量增加的原因是恢复演替初期斑块体系不稳定,斑块持久性较小,而斑块化程度增大。1991 年后,斑块化指数开始减小,斑块数目仍增加,此时期斑块化指数变小是由于斑块大小趋于均匀,大斑块由于其它物种侵入被分裂,小斑块通过扩散而长大。总体上,随演替深入群落空间格局趋于稳定。

1994 年之后,碱蓬的斑块化指数减小。在羊草草甸上,碱蓬斑块属于随机偏稳定的斑块类型。随机是指对于虎尾草等易扩散种,碱蓬斑块相当于空斑块,物种侵入空斑块的过程是随机的;但对于羊草、杂类草等对土壤碱化度有较高要求而难侵入的物种,碱蓬斑块是稳定的。

虎尾草 1994 年在入侵围栏样地的碱蓬斑块中,其斑块化指数接近 0.5,说明其侵入是随机的。侵入之后,斑块化指数逐年增大,持久性降低,这是杂草对策种的一个共性,只能短期占据适宜的生境,后来或者由于竞争物种的侵入,或者由于环境条件的变化而放弃斑块生境。碱蓬和虎尾草都是 1 年生植物,由于对土壤碱化的忍耐性比碱蓬小,在碱化度较大的环境,虎尾草属于高扩散力低竞争的物种,环境条件适宜时,例如 1994 年,由于水分条件好,虎尾草迅速侵入并占据适宜生境,1995、1997 年虎尾草又很快衰减。

3.3 獐茅和碱茅斑块在围栏后的格局变化

1989~1994 年,獐茅斑块总面积、最大斑块面积、斑块数目都增大,1995 年均减少,相对斑块化程度在演替初期降低,1994 年后升高。恢复演替开始时,由于多年放牧,獐茅斑块的空间分布很破碎。恢复演替过程中,獐茅斑块通过扩散生长扩大原有斑块面积,同时占据新生境增加斑块数目,斑块分布趋于均匀,达到暂时稳定状态。恢复演替后期,獐茅的空间增长过程衰减,取而代之的是羊草或其他杂类草斑块,其他物种的侵入使其斑块化程度又增大,重新变得不稳定。

1997 年围栏撤销后,獐茅总面积、斑块数目、斑

4 结论——演替过程分析

以上对 1hm² 围栏样地 9a 来的空间格局进行了分析,应用斑块化指数定量描述了空间格局的斑块化特征,结果支持了 Hastings 斑块化-持久性假说,大的相对斑块化指数对应着低的斑块持久性,群落处于顺行演替中早期阶段或逆行演替的中后期阶段时,群落优势种的相对斑块化指数大而群落具有较大的不稳定性。基于以上结果,对恢复演替总体过程进行如下分析:

(1)羊草是该地区植被的优势种,在受严重的放牧干扰后,羊草斑块的空间格局比其他物种的斑块化程度高(除獐茅外)。在恢复演替中,羊草的斑块化程度随演替的进程而降低。因此,羊草可以作为演替进程的指示种,顺行演替的顶极阶段,羊草的空间格局应该是均匀而稳定的。

(2)獐茅是演替过程中的“接力棒”,由于它扩散力和竞争力都居中(两极分别是羊草、虎尾草),所以在恢复演替的初期,迅速扩展,改善环境,为演替的进一步准备条件。顺行演替后期,獐茅会减少。但一旦干扰存在,它又会象顺行演替初期一样活跃。总之,獐茅的空间格局对条件波动(不论方向)很敏感,在干扰突然出现和突然消失时,都表现出极高的不稳定性。由此,獐茅可以作为对环境波动的指示种。

(3)在演替过程中,空白斑块的分布格局应该是随机的,杂草对策种的侵入也是随机的,因此,杂草对策物种入侵初期的空间格局是随机型的。但其衰减一般很快,空间格局变化迅速。杂草对策种的存在对群落的总体空间格局影响不大,其重要性在于对群落环境的改变。

总之,群落镶嵌体各组分斑块的空间格局随演替过程变化,群落镶嵌体总体格局也随之改变。空间格局恢复演替所需时间不长,在本研究中约为 5~6a,比现有文献中物种组成和生产力恢复所需时间短。空间格局既是各种生态学过程(例如土壤碱化、放牧干扰、物种相互作用)的结果,反过来又影响这些生态学过程。演替系列中空间格局动态的研究,对于全面深入地理解演替的本质有很重要的意义。

参考文献

- [1] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, 73: 1943~1967.
- [2] 肖笃宁,布仁仓,李秀珍. 生态空间理论与景观异质性. *生态学报*, 1997, 17: 453~461.
- [3] Watt A S. Pattern and process in the plant community. *J. of Ecology*, 1947, 35: 1~22.
- [4] Mandelbrot B B. The fractal geometry of nature. Freeman, San Francisco, 1982.
- [5] 祖元刚,马克明. 分形理论和生态学. 见:李博,现代生态学讲座. 北京:中国科技出版社,1995.
- [6] Hastings H M. Time scales, persistence and patchiness. *Biosystem*, 1982, 281~289.
- [7] Meltzer M I, Hastings H M. The use of fractals to assess the ecological impact of increased cattle population: case study from the Runde Communal Land, Zimbabwe. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29: 635~646.
- [8] 辛晓平,高 琼. 放牧和围封条件下羊草碱化草地中斑块分布格局研究. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 656~661.
- [9] Hastings M H, George S. Fractals. Oxford University Press, 1993.
- [10] 祖元刚,马克明,张喜军. 植被空间异质性的分形分析方法. *生态学报*, 1997, 17: 333~337.
- [11] Palmer M W. Fractal geometry: a tool for describing spatical patterns of plant communities. *Vegetation*, 1988, 75: 91~102.
- [12] Krummel J R, Gradner R H, Sugihara G, et al. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 1987, 48: 321~324.
- [13] Sugihara G, May R. Application of fractals in ecology. *Trends Ecol Evol*, 1990, 5: 79~86.
- [14] Milne B T. Measuring the fractal dimension of landscapes. *Appl Math Comput*, 1988, 27: 67~79.
- [15] 辛晓平,高 琼,李宜垠,等. 放牧和水淹干扰对松嫩平原碱化草地空间格局影响分形分析. *植物学报*, 1999, 41(3): 307~31.