

小叶锦鸡儿防风固沙林稳定性研究

曹成有¹, 蒋德明², 骆永明², 寇振武²

(1. 东北大学理学院 沈阳 110004; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所 沈阳 110016)

摘要:针对科尔沁沙地小叶锦鸡儿固沙林在持续高温干旱条件下出现稳定性波动的问题,选择 2、5、15、35a 人工群落和天然群落进行对比研究,探讨了人工小叶锦鸡儿防风固沙林物种多样性在 35a 间的变化以及对大气持续干旱的抵抗力和对外界干扰的恢复能力。流动沙丘固定后,固沙林内草本植物迅速侵入,其后则缓慢发展并处于相对稳定状态,植物种类数保持在 20~23 种。但在人工固沙群落中 1 年生植物在种类数和数量上始终处于优势地位,而天然群落则是多年生植物占优势。人工固沙群落物种多样性指数逐年提高,但明显低于天然群落。在受到大气持续高温干旱的干扰时,人工群落土壤条件极度恶化,出现了明显的干沙层,最深达 140cm,叶片含水量极度降低,植物生长停止。沙地植物群落对牲畜取食均具有一定的补偿的能力,在啃食较轻时表现为超补偿现象。通过建立数学模型分析,人工群落个体的补偿点和超补偿点明显低于天然群落。采用冗余理论对植物群落稳定性机制进行了论述,认为冗余结构的变化是导致群落稳定性变化的内在原因。对现有人工小叶锦鸡儿固沙林的稳定性进行了评价,并认为 15a 左右人工固沙林正处于相对稳定并缓慢发展状态。对于稳定的人工固沙群落应具备以下条件:(1)适于当地环境条件;(2)对外界干扰具有一定的抵抗性和恢复性;(3)具有正常生长发育和自我更新能力;(4)有较为完善的种群结构。

关键词:科尔沁沙地;干旱;多样性;冗余;稳定性

Stability of *Caragana microphylla* plantation for wind protection and sand fixation

CAO Cheng-You¹, JIANG De-Ming², LUO Yong-Ming², KOU Zhen-Wu² (1. College of Sciences, Northeastern University, Shenyang 110004, China; 2. Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110015, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1178~1186.

Abstract: In north of China, the vegetation for wind protection and sand fixation was widely planted in last decades, playing an important ecological role in improving the agro-ecological systems in the region. Sustaining the desired functions of the plantations requires their stability of growth and development. *Caragana microphylla*, a species belonging to legume family, is a popularly adopted shrub for fixing moving sand dunes in Keerqin Desert, northern China. In the growing season of 1997, a severe drought lasted from May to July. Consequently, *Caragana microphylla* plantations were withered in numerous areas all over the western desert, providing us with an excellent opportunity to address the stability of *Caragana microphylla* plantations in comparison with natural ones. In *Caragana microphylla* plantations, the invasion and disappearance of plant species in response to the drought and grazing were investigated for describing the species dynamics and redundancy structure in the levels of community, population, and individual, respectively. The investigations indicate that herbaceous species invades into the plantations faster in the early development of the plantation and then the number of species fluctuates little. There are 20 herbaceous species at age of 15 and 23 at age of 35 in the plantations. In terms of the number of species, the *Caragana microphylla* plantations are dominated by annual species. Natural *Caragana microphylla* vegetation is, however, dominated by

基金项目:国家“十五”重点科技攻关资助项目(FS2001-01);辽宁省博士启动基金资助项目(20031013)

收稿日期:2003-05-26;**修订日期:**2003-12-03

作者简介:曹成有(1969~),男,黑龙江佳木斯人,博士,副教授,主要从事植物生态学、恢复生态学研究。E-mail: caochengyou@163.com

Foundation item: China National Tenth Five-year Key Project (No. FS2001-01) and Liaoning Province Natural Science Foundation for Doctorate (No. 20031013)

Received date: 2003-05-26; **Accepted date:** 2003-12-03

Biography: CAO Cheng-You, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in the study on plant ecology and restoration ecology. E-mail: caochengyou@163.com

perennial species. Species diversity indexes in the plantations increase with age. These indexes in natural *Caragana microphylla* vegetations have the same trend, but significantly greater than those in the planted counterpart.

In case of a continuous drought and high temperature, soil moisture content in the plantations decreases faster, forcing the dry layer of soil down to 140cm. With increasing in the transpiration of overabundant branches during the drought, the moisture content in leaves decrease so dramatically that the growth of plants halts. The experiment of removing branch shows that the plants in sandy land have the ability of compensation and overcompensation for grazing. Biomass of edible branches can be increased at low level of the removal and the compensation ability of branch decreases with the increase in height of the removal. The regression models describing the relationship between removal rate and branch growth are developed using the data in this experiment. The developed models show that compensation point on plants in the plantation is lower than that on plants in natural vegetation.

Redundancy is an inherent feature of biological system and has a positive connection to compensation and stability of community. The degree of stability in a plantation relies on its quantity and structure of redundancy. The redundancy of the plantations is weakened as the result of high stand density, reducing the community's resistance and resilience for disturbances. Therefore, the stand density is critical to the stability of the plantation. The planting design and management of the plantation should well define the appropriate stand densities for the *Caragana microphylla* plantations under different sit conditions.

We conclude that vegetation for sand fixation would be stable if it could (1) adapt local environment conditions, (2) have some degree of resistance and resilience for disturbances, (3) normally grow and regenerate, and (4) have an integrated structure of population.

Key words: Keerqin Desert; drought; diversity; redundancy; stability

文章编号:1000-0933(2004)06-1178-09 中图分类号:Q149,Q948 文献标识码:A

恢复与重建植被是荒漠化综合防治中最主要和最基本的措施。而群落或系统的稳定性和可持续性评价是评价植被恢复成功与否的主要标准之一。在沙地植被建设中,不但要把防风固沙改善生态环境和提高系统生产力作为基本的出发点,而且要充分考虑人工固沙群落自身的稳定性和可持续性的问题。而后者长期以来未引起足够的重视,并缺乏深入系统的研究。一些地区的人工植被逐渐暴露出其不稳定性,造成了一些经济损失并直接影响了生态恢复的效果。目前,固沙群落稳定性问题已引起生态学工作者的普遍关注。

小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)是豆科具刺灌木,它具有耐寒、抗旱、耐贫瘠和耐高温等特点,在科尔沁沙地流动沙丘治理过程中被广泛采用。多年来,在该地区流动沙丘上营造了大面积的小叶锦鸡儿防风固沙林,年龄最大的已经 35a 以上。1997 年在科尔沁沙地西部曾出现 2 个月高温无雨的天气,造成乌兰敖都地区近 8000hm² 小叶锦鸡儿人工固沙林地上部分枯萎,但一场透雨过后大部分又得以恢复。本文就是针对固沙群落的这种波动现象展开的,重点研究了围栏封育条件下不同生长年限小叶锦鸡儿人工固沙林种群消长规律、物种多样性的变化以及对干扰的抵抗力和恢复力等内容,以期探讨人工固沙植物群落的稳定性规律。

1 研究地区自然概况

研究地区位于科尔沁沙地西部,内蒙古自治区翁牛特旗乌兰敖都地区。地理坐标为 43°02'N,119°39'E,海拔高度 479 m。这里沙丘起伏,坳甸相间,为广阔的沙地景观,主要生境类型可分为:流动和半流动沙丘、固定沙丘、缓平沙地、丘间低地和石质残丘。该地区属温带大陆性半干旱气候,气候干燥,风沙大且频繁。年均风速 4.5m/s,每年起风沙日数 200d 以上,8 级以上大风日数为 75.3d/a。年平均降水 340.5mm,多集中在 7~8 月份,年蒸发量 2500mm。年平均温度 6.2℃,无霜期 130 多天。本地区雨热同季,适宜中旱生植物的生长。其原生植被属于森林向草原的过度类型,为蒙古植物区系、华北植物区系和长白植物区系的交接地带,其中分布最广、种类最多的是蒙古植物区系植物。目前原生植被已被破坏殆尽,植被表现出强烈的次生性,大部分已演变为沙生植被和草甸植被^[1,2]。主要土壤类型有:风沙土、生草沙土、草甸土和盐碱土。

2 研究方法

2.1 群落组成分析

选择围封状态下的 2、5、15、35a 生人工林(初植密度 1m×1m)和天然生长的小叶锦鸡儿群落为研究对象,在每个群落内调查 10m×10m 样地 3 个,测定植株高度、地径、密度和地上生物量(烘干重);同时在每个群落内调查 1m×1m 草本样方 15~30 个,调查种类组成、株高、植株密度、地上生物量(风干重)等。

采用物种优势度,Shannon-Wiener 多样性指数,Simpson 群落生态优势度,群落均匀度等指标对群落进行分析^[3~6]。

2.2 土壤、枝叶含水率测定

采用烘干法,为每个样点 3 次测量的平均值。

2.3 对牲畜啃食的补偿能力

在围栏封育条件下 15a 生人工固沙林(1m×1m 的固沙林)和相邻地段围栏以外的天然小叶锦鸡儿群落内各设立一块标准地。对枝条的可食部分(1a 生和 2a 生枝条)分组进行人工模拟剪枝试验。在春季展叶期之前,在每块标准地内,将小叶锦鸡儿分成 5 组,每组选择 20 个枝条,分别确定 4 个剪枝水平:0,1/5,1/3,1/2,1。定株标记剪掉和保留部分的枝条长度和重量。在生长停止期测定枝条萌发数量、长度和重量。组建两个生长指标:

(1)重量生长指标 $G = (\text{剪枝后新枝条的干重} - \text{剪掉部分干重}) / \text{对照干重}$

(2)长度生长指标 $L = (\text{平均枝条长度} \times \text{平均枝条数} - \text{剪掉部分长度}) / \text{对照平均长度}$

3 结果与分析

3.1 小叶锦鸡儿固沙林组成成分的消长

由于流动沙丘上自然条件十分恶劣,在人工植被建立初期只能适合先锋性沙生植物的生长(以沙蓬占绝对优势),其它物种在流动沙丘上很难生存。小叶锦鸡儿种子萌发后,当年地上部分高度可达 10~15cm,2~3a 就可长到 20~35cm,地下部分生长更为迅速。能有效地削弱风速和抑制沙粒的移动,使沙面微环境得到改善,疏松的沙土和相对稳定的沙面给植物的侵入和生长创造了条件。随着小叶锦鸡儿枝叶和根系的生长,一般经过 4~5a 后,沙面基本固定,人工植物群落环境开始形成。此时侵入的植物种类开始增加,种类丰富度可达到 8 种,植被盖度和物种个体数增加。多年生的植物种类如细叶白前(*Cynachum sibiricum*)也开始侵入。但群落组成仍以 1a 植物为主。此时沙蓬(*Agriophyllum arenarium*)由最初的主导地位而逐渐消退。在调查中沙蓬只成为偶见种。15a 后,种类丰富度达到 20 种,其中多年生植物 9 种。从优势度来看,群落内以雾冰草(*Bassia dasyphylla*)、白草(*Pennisetum flaeidum*)、早熟禾(*Poa* sp.)、虫实(*Corispermum thelegium*)、绿珠藜(*Chenodium acuminatum*)等为优势种。在 35 年生的群落中,物种丰富度为 23 种,其中优势种基本与 15 年生群落相同。而天然小叶锦鸡儿群落的丰富度则高达 37 种,其中多年生植物为 23 种(表 1)。主要优势种有:白草、冰草(*Agropyron cristatum*)和兴安胡枝子(*Lespedeza davurica*)等为主。在人工小叶锦鸡儿 35a 物种变化过程中,2~15a 种类数增加了 15 种,而在 15~35a 种类数只增加了 3 种,反映了流动沙丘在固定过程中物种迅速侵入,其后则是缓慢发展并处于相对稳定的过程。但在人工植物群落中一年生植物在种类数和数量上始终处于主导地位,而天然群落则正好与此相反,这说明人工植物群落的物种组成和稳定程度与天然群落还有相当大的差距。

3.2 人工固沙林物种多样性的变化及与稳定性的关系

生态系统退化的过程是生物多样性衰退的过程,其特征之一是种类贫乏。种类贫乏的生态系统内部的各个生态过程和速率如 N 的矿化作用、凋落物的分解、营养物质的循环等功能都是失常的。在对退化生态系统进行植被恢复过程中,植物种类数和个体数量都会显著增加,使多样性得到提高,从而影响到生态系统的功能。尽管在理论生态学上以 May 为代表的许多学者对于多样性与稳定性的关系尚存在许多争议,但生态系统的食物链结构的增加,一般会使生态系统更加趋向稳定。许多研究证明生物多样性的提高会导致生态系统在功能上的优化并导致生态系统稳定性提高^[6]。

用重要值计算的多样性指数表明:小叶锦鸡儿人工固沙林在不同的发育时期,多样性特征也发生很大的变化(图 1)。从第 2 年至第 35 年间,种的多样性指数和均匀度指数均不断增长,而 Simpson 优势度指数则由大变小。这说明流动沙丘上人工固沙林的发育过程是由简单到复杂,物种不断增多,早期优势种不断消退和均匀性逐渐增长的过程,也是物种多样性指数逐渐增加即稳定性逐渐发展的过程。但也应看到,即使是 35 年生的人工群落,其多样性指数和均匀度仍明显低于天然群落,而优势度明显高于天然群落,说明人工群落的稳定性还远远不及天然群落。

在研究群落稳定性时,除了要考虑物种多样性,还要分析主要物种在系统或群落中的功能及对环境变化反应的生物学特性。对生态系统功能过程作用相似,当环境条件发生较大变化时,自身反应又各不相同的种类的增加有利于生态系统稳定性的提高,因为在系统内某一个种个体数的减少都会通过另一个功能相似的种类的增加得到补偿。因此,在同一群落内与关键种功能相似的种类和数量越多,同时这些种对环境变化的反应各异,那么群落或生态系统对外界环境变化的抵抗力越高,弹性越大,功能越强。

对沙地人工固沙植物群落这一特定的群落来说,由于生境的极端恶劣,植物的侵入受到严格限制,因而种类不多。侵入种类的功能和特性与建群种基本相似,但对大气干旱的适应程度和抵抗能力有所差异^[7,8]。1 年生植物在水分条件较好年份大量发生,但遇到干旱条件则数量较少,而多年生植物则相对较为稳定。因此,对同一人工群落,通过对不同时期植物多样性的计算,可以反映群落稳定性的发展趋势。同时结合考虑群落中多年生植物的数量和结构,与天然群落进行对比研究也可以判断人工植物群落的稳定状况。总之,物种多样性的恢复是判断沙地退化生态系统植被恢复程度的有效指标,可以很好地反映植被恢复过程群落的稳定性。

表 1 不同年龄小叶锦鸡儿固沙林种类组成及重要值

Table 1 Species composition and its important value of *Caragana microphylla* plantation for sand fixation at different age (%)

序号 No.	种类 Species	生长年龄 Age(a)				天然 Natural comm.
		2	5	15	35	
1	白草 <i>Pennisetum flaeidum</i>	0	0	16.48	16.95	18.87
2	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0	0	0	0	18.63
3	狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	8.68	54.9	5.885	5.223	11.69
4	虫实 <i>Corispermum thelegium</i>	3.648	16.9	8.807	7.72	10.54
5	兴安胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	0	0	0	3.434	5.812
6	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	0	13.48	7.596	10.75	5.642
7	绿珠藜 <i>Chenodium acuminatum</i>	0	1.73	7.527	5.286	4.471
8	黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	0	0	0	2.165	2.71
9	花苜蓿 <i>Trigeonella korshinskyi</i>	0	0	0.4408	0.826	2.46
10	隐子草 <i>Cleistogens chinensis</i>	0	0	1.926	2.641	1.927
11	白前 <i>Cynachum sibiricum</i>	0	2.501	4.1	1.841	1.88
12	粟麻 <i>Diarrhron linifolium</i>	0	0	0	0	1.713
13	斜茎黄耆 <i>Astragalus adsurgens</i>	0	0	0	0	1.629
14	寸苔草 <i>Carex durinscula</i>	0	0	0	0	1.429
15	防风 <i>Siler divaricatum</i>	0	0	0	0	1.259
16	雾冰草 <i>Bassia dasyphylla</i>	7.869	7.63	20.11	20.79	1.043
17	虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	0	0	0	1.298	0.986
18	老鹳草 <i>Geranium dahuricum</i>	0	0	0	0	0.922
19	地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	0	0	1.247	2.03	0.771
20	石竹 <i>Dianthus chinensis</i>	0	0	0	0	0.771
21	蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i>	0	0	0	0	0.647
22	飞燕草 <i>Derlphinium grandiflorum</i>	0	0	0	0	0.643
23	野葱 <i>Allium senescens</i>	0	0	0	0	0.544
24	鸡眼草 <i>Kummerowia striata</i>	0	0	0	0	0.513
25	针枝蓼 <i>Atraphaxis manshurica</i>	0	0	0	0	0.4463
26	赖草 <i>Aneurolepidium dasystachys</i>	0	0	0	0	0.373
27	苦菜 <i>Ixeris chinensis</i>	0	0	2.193	2.689	0.367
28	蓝刺头 <i>Echinops gmelini</i>	0	0	0	1.747	0.306
29	鹤虱 <i>Lappula echinata</i>	0	0	0	0	0.232
30	唐松草 <i>Thalictrum squarrosom</i>	0	0	0	0	0.15
31	天门冬 <i>Asparagus gilbus</i>	0	0	0.688	2.074	0.0807
32	益母草 <i>Leonurus sibiricus</i>	0	0	5.392	0.6997	0.0806
33	蔓萎陵菜 <i>Potentilla flagellaris</i>	0	0	0	0	0.0773
34	香青兰 <i>Dragocephalum moldiacicum</i>	0	0	0	0	0.0773
35	乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	0	0	0	1.747	0.0766
36	苍耳 <i>Xanthiu stuarium</i>	0	0	0	0	0.0753
37	大籽蒿 <i>Artemisia pectinata</i>	0	0	1.136	0.9206	0.0753
38	分叉蓼 <i>Polygonum divaricatum</i>	0	0	1.646	0	0
39	灰菜 <i>Chenopodium glaucum</i>	0	0	1.054	3.302	0
40	蒙山莴苣 <i>Lactuca tatarica</i>	0	0	0	1.047	0
41	差巴嘎蒿 <i>Artemisia halodendron</i>	6.84	1.731	2.533	2.496	0
42	沙蓬 <i>Agriophyllum arenarium</i>	72.96	1.212	0	0	0
43	水棘针 <i>Amethystea coerulea</i>	0	0	0.765	0	0
44	菟丝子 <i>Cuscuta chinensis</i>	0	0	2.211	2.268	0
45	早熟禾 <i>Poa sp.</i>	0	0	8.265	0	0
总种数 Total number of species		5	8	20	23	37

3.3 固沙林对大气持续高温干旱的反应

生长在沙丘上的天然小叶锦鸡儿有十分庞大的根系,水平根一般可延伸在 5m 以上,垂直根可深至 2.0m 以下;而人工小叶锦鸡儿水平根系一般只有 1.5~2.0m,其吸收养分和水分的空间比天然生长的小叶锦鸡儿小得多。从土壤剖面上可以看到小叶

锦鸡儿的根系主要集中分布在 30~70cm, 70cm 以下土层内根量显著减少。因此当土壤干土层(土壤含水率<1.5%)厚度>70cm 时,绝大多数小叶锦鸡儿就停止生长,如这种情况持续时间过长就会造成地上部分枯萎甚至整株死亡。

流动沙丘质地松散、毛管作用微弱,表面有一层疏松的干沙,可以防止沙层水份的物理蒸发,同时由于植物非常稀疏,蒸腾耗水也少,储存在沙层的水份得以保持,水分条件相对较好。随着人工植被的建立和植物个体的不断生长,沙地水份状况逐渐恶化,并且随植被发育年龄的增加而加剧。人工植物群落中随着植物个体数和生物量的增加,植物蒸腾耗水量急剧增加,大量消耗土壤水分,而在沙丘上得不到地下水的补给。所以在干旱年份往往会造成土壤和植株体内水分严重亏缺,出现较深的干沙层,有时最深可达 140cm,使植株生长停止。1997 年 5 月上旬至 7 月初持续高温无雨,根据笔者调查,小叶锦鸡儿人工固沙林干沙层厚度达 75~140cm,而天然群落只有 35~45cm(表 2)。从图 2 和图 3 可以看出在流动沙丘上种植小叶锦鸡儿后,土壤水分状况逐渐恶化,尤其在持续干旱时对人工群落影响更大。

天然小叶锦鸡儿群落 45cm 以下土壤含水率在 1.5%以上,大多数天然小叶锦鸡儿都能正常生长,叶片含水率在 118%以上,叶片颜色正常;而沙丘上的人工小叶锦鸡儿群落 100cm 内土壤含水率均不到 1.0%,造成绝大多数植株地上部分枯萎,叶片和枝条含水率急剧下降(表 3)。

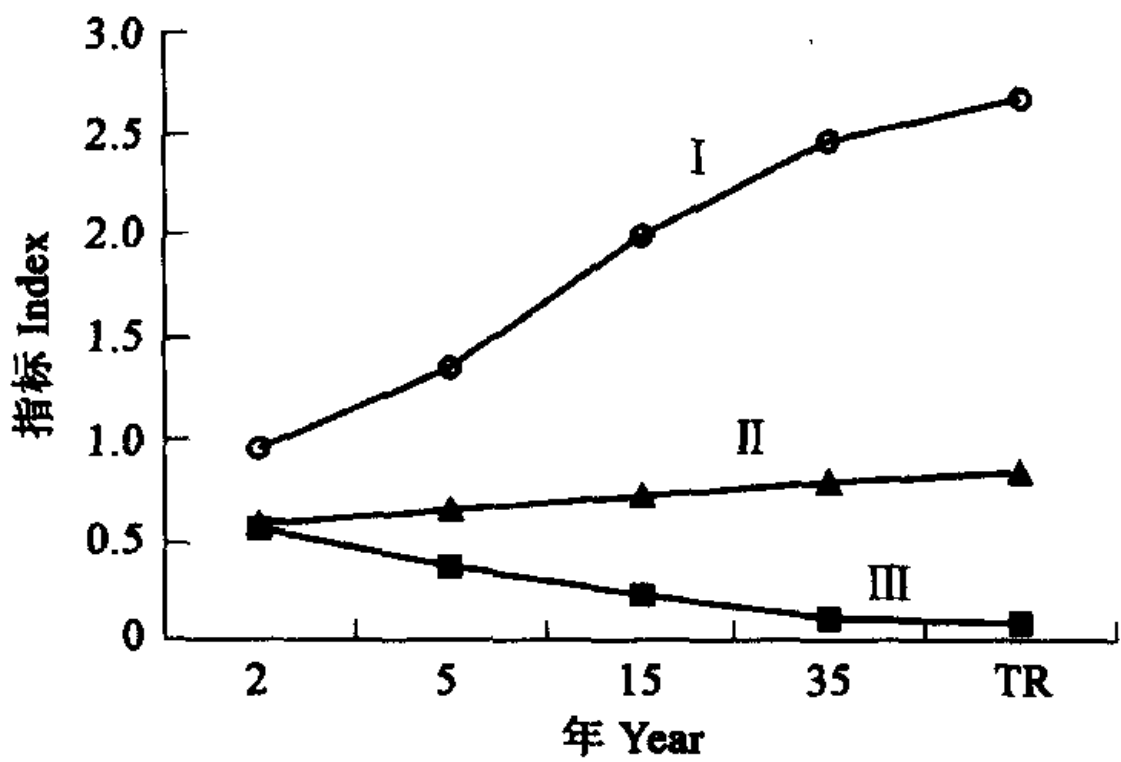


图 1 小叶锦鸡儿固沙林物种多样性的变化

Fig. 1 The species diversity changes of *Caragana microphylla* plantation for sand fixation

TR-Natural community; I. 物种多样性指数 Species diversity index, II. 生态优势度 Ecological dominance index, III. 群落均匀度 Community evenness index

表 2 大气干旱对小叶锦鸡儿群落的影响

Table 2 Influence of atmospheric arid on *Caragana microphylla* community

起源 Origination	植被盖度 Coverage(%)	坡位 Position	密度 Density (branches/hm ²)	干土层厚度 Depth of dry soil(cm)	叶片枯萎情况 Percentage of withered leaf
人工林 15 年生 Artificial forest 15-year- old	75	丘顶 crest	153149	140	90%
人工林 15 年生 Artificial forest 15-year- old	85	中部 middle	286875	135	100%
人工林 15 年生 Artificial forest 15-year- old	90	下部 foot	76600	75	80%
天然林 Natrual forest	60	丘顶 crest	34375	45	无 none
天然林 Natural forest	50	中部 middle	33325	43	无 none
天然林 Natural forest	50	平沙地 flat	72775	35	无 none

表 3 小叶锦鸡儿在极度干旱条件下的枝叶含水率

Table 3 Moisture content in branch of *Caragana microphylla* under utmost arid situation (%)

起源 Origination	新叶 New leaf	老叶 Old leaf	一年生枝条 Annual branch	二年生枝条 Biennial branch	老枝条 Old branch
天然群落 Natural community	135.90	118.21	122.26	80.62	72.06
人工群落 Artificial community	25.44	55.33	40.42	35.00	46.15

土壤水分的恶化造成群落物种组成剧烈变化,大部分 1 年生种类都因为干旱死亡,如雾冰草(*Bassia dasyphylla*)、绿珠藜(*Chenodium acuminatum*)、虫实(*Corispermum thelegium*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、地锦(*Euphorbia humifusa*)等;多年生草本植物如白前(*Cynachum sibiricum*)、白草(*Pennisetum flaeidum*)、隐子草(*Cleistogens chinensis*)、花苜蓿(*Trigeonella korshinskyi*)、苦菜(*Ixeris chinensis*)、天门冬(*Asparagus gilbus*)等地上部分也都枯萎,物种多样性极度下降。同时由于极度干旱造成大多数植物无法进行光合作用,不能积累干物质,群落生产力也迅速降低。但一场透雨过后,多数小叶锦鸡儿枝条重复焕发活力,一些植株还出现二次开花现象。多年生植物也多开始从根部重新萌动。同时一些 1 年生植物依靠永久种子库陆续开始萌发,尤其是狗尾草、绿珠藜萌发较快。可见,小叶锦鸡儿群落对大气持续高温干旱的恢复力还是很强的。

3.4 小叶锦鸡儿对牲畜啃食的补偿效应

小叶锦鸡儿在 1~2 年生枝条剪切后的生长状况,不仅受剪枝强度的影响,而且也依赖于小叶锦鸡儿对剪切做出的反应。这种反应形式主要表现在沙地小叶锦鸡儿的枝条长度和枝条重量两个生长指标上(图 4)。从图 4 可以看出,沙地小叶锦鸡儿的生长指标随着剪枝强度的不同而变化。在枝条受到剪切伤害后,一般在伤口处萌发出 2~3 个枝条,而自然条件下小叶锦鸡儿顶端

只萌发一个枝条。在剪枝强度较小时,枝条长度和重量生长指标均逐渐增加并高于对照,既表现为超补偿现象。只有当剪枝强度到一定的程度,生长指标才会下降,逐渐低于对照。说明小叶锦鸡儿在受到伤害后确实存在补偿和超补偿效应。从图 4 中可以清晰地看出天然小叶锦鸡儿受伤害后在枝条长度和重量上的补偿能力远远高于人工小叶锦鸡儿。这与小叶锦鸡儿的生长状况和水分、养分供给条件有直接的关系。由于人工群落植株密度过大,其吸收养分和水分的空间比天然群落小得多。土壤内部水分消耗增加,生长季经常出现水分亏缺,植株个体长势普遍不强,因而对牲畜伤害的补偿能力也自然会降低。

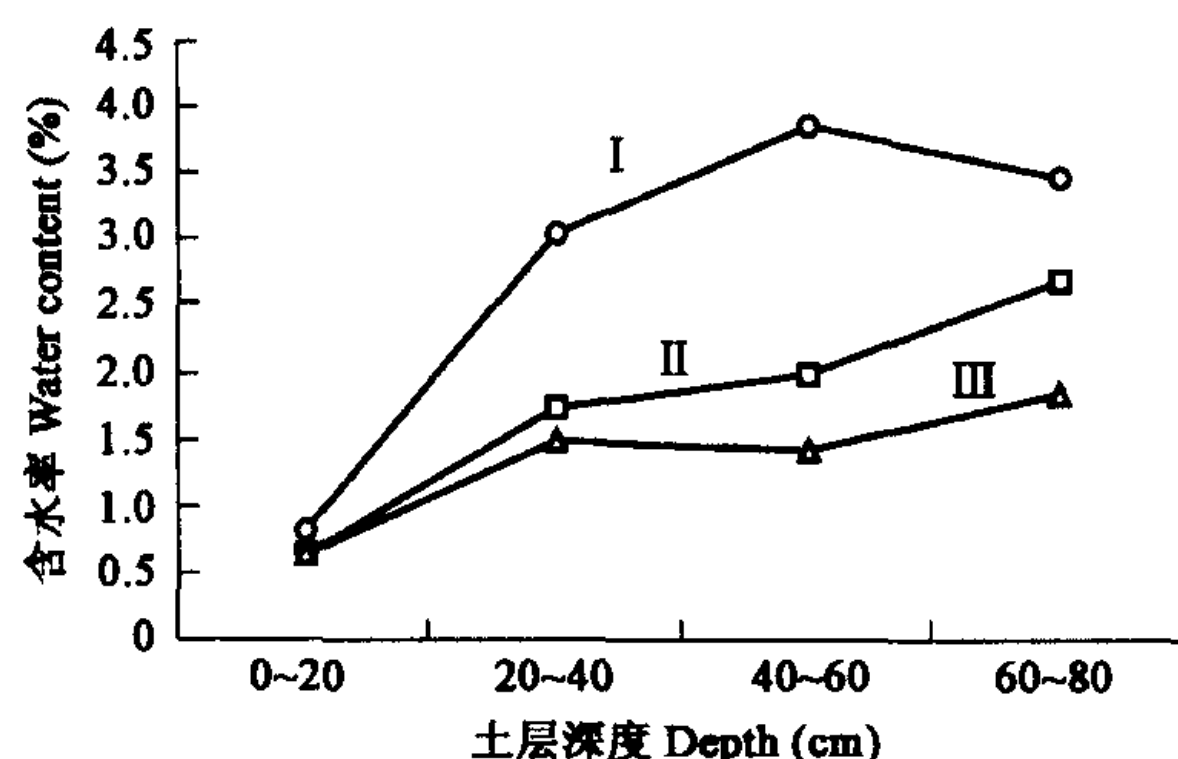


图 2 正常年份小叶锦鸡儿固沙林土壤含水率

Fig. 2 The percentage of soil moisture in *Caragana microphylla* plantation for sand fixation under normal situation

I 流沙 Moving sand dune, II 5 年生 5-year-old, III 15 年生 15-year-old

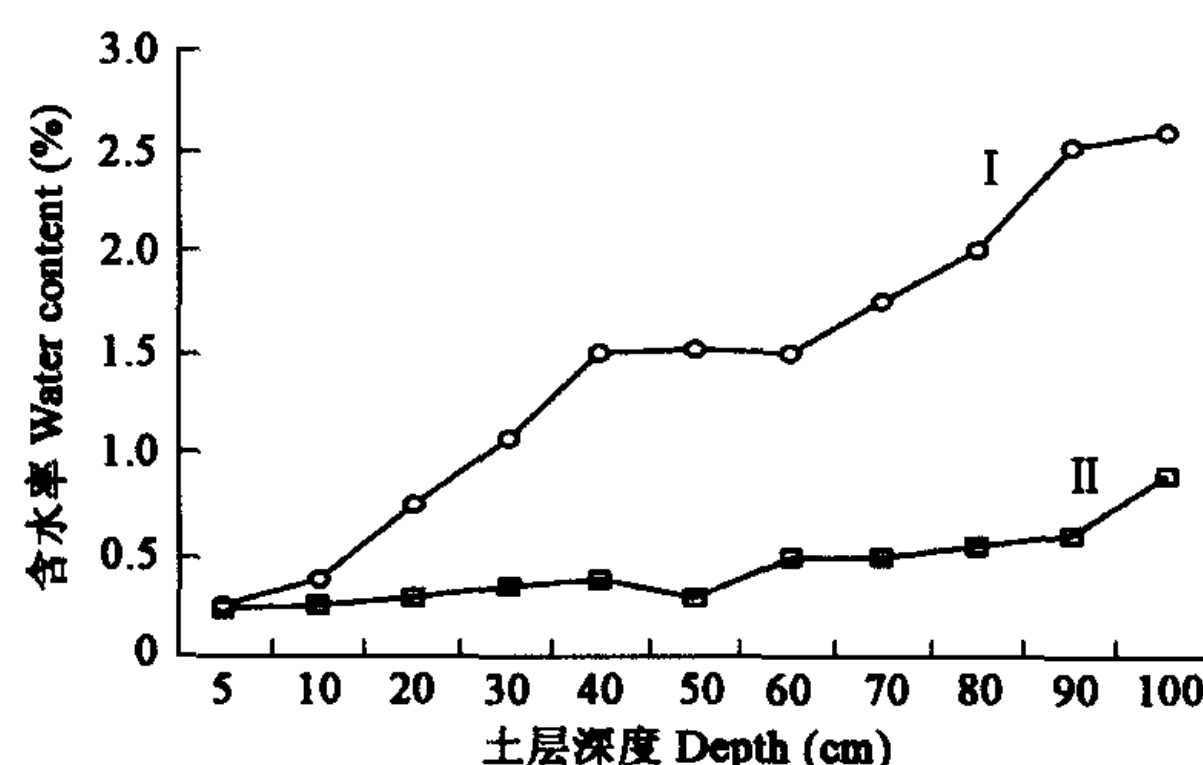


图 3 大气持续干旱条件下小叶锦鸡儿固沙林土壤含水率

Fig. 3 The percentage of soil moisture in *Caragana microphylla* plantation for sand fixation under utmost arid situation

I 天然群落 Natural community, II 15 年生 15-year-old

以剪枝率 $X(0-1)$ 为自变量,以沙地小叶锦鸡儿枝条长度生长指标 L 和重量生长指标 G 为因变量,采用一元三次方程,建立了多项式回归模型, G_1, L_1 和 G_2, L_2 分别表示人工和天然小叶锦鸡儿重量和长度生长指标, R 为复相关系数。

$$G_1 = 0.218727 + 7.47171x - 19.00947x^2 + 13.48158x^3 \quad R = 0.9727064$$

$$L_1 = 0.2035386 + 6.58799x - 15.48234x^2 + 9.727659x^3 \quad R = 0.859785$$

$$G_2 = 0.2478745 + 13.6229x - 36.0419x^2 + 24.07445x^3 \quad R = 0.962047$$

$$L_2 = 0.2239866 + 15.15991x - 40.44549x^2 + 25.95939x^3 \quad R = 0.960843$$

从模型的复相关系数 R 可见, $R > 0.85$, 相关性显著,说明方程拟合性很好,因此建立三次多项式模型是可行的。建立数学模型的目的是进行数量化,通过模型行为预测和估计实际发生的情况,并计算小叶锦鸡儿对啃食的补偿点和超补偿点。

模型一阶导数为 0 时的自变量值为超补偿点,因变量为 1 时的自变量值即为补偿点。通过计算,得出了沙地天然和人工小叶锦鸡儿的补偿点和超补偿点(表 4)。可见天然小叶锦鸡儿的补偿点明显高于人工群落,也就是说天然小叶锦鸡儿对枝条伤害的承受能力明显高于人工小叶锦鸡儿。

4 讨论

4.1 关于人工固沙林稳定性机制问题的探讨

植物群落是生态系统维持相对稳定的基础,因此生态系统的稳定性在很大程度上取决于植物群落对干扰的抵抗能力和自我修复能力。一般认为衡量植物群落稳定性最重要的尺度是物种组成和结构,但植物群落是如何通过物种的组成和结构来维持物种的稳定性的,学术界看法不一,生态学家先后提出不少理论,其中比较重要的有:多样性理论、反馈控制理论、信息网络、冗余理论等。

近年来冗余(redundancy)问题引起人们的关注^[9~18]。它来自自动控制系统的可靠性理论。串联系统的可靠性要明显低于并

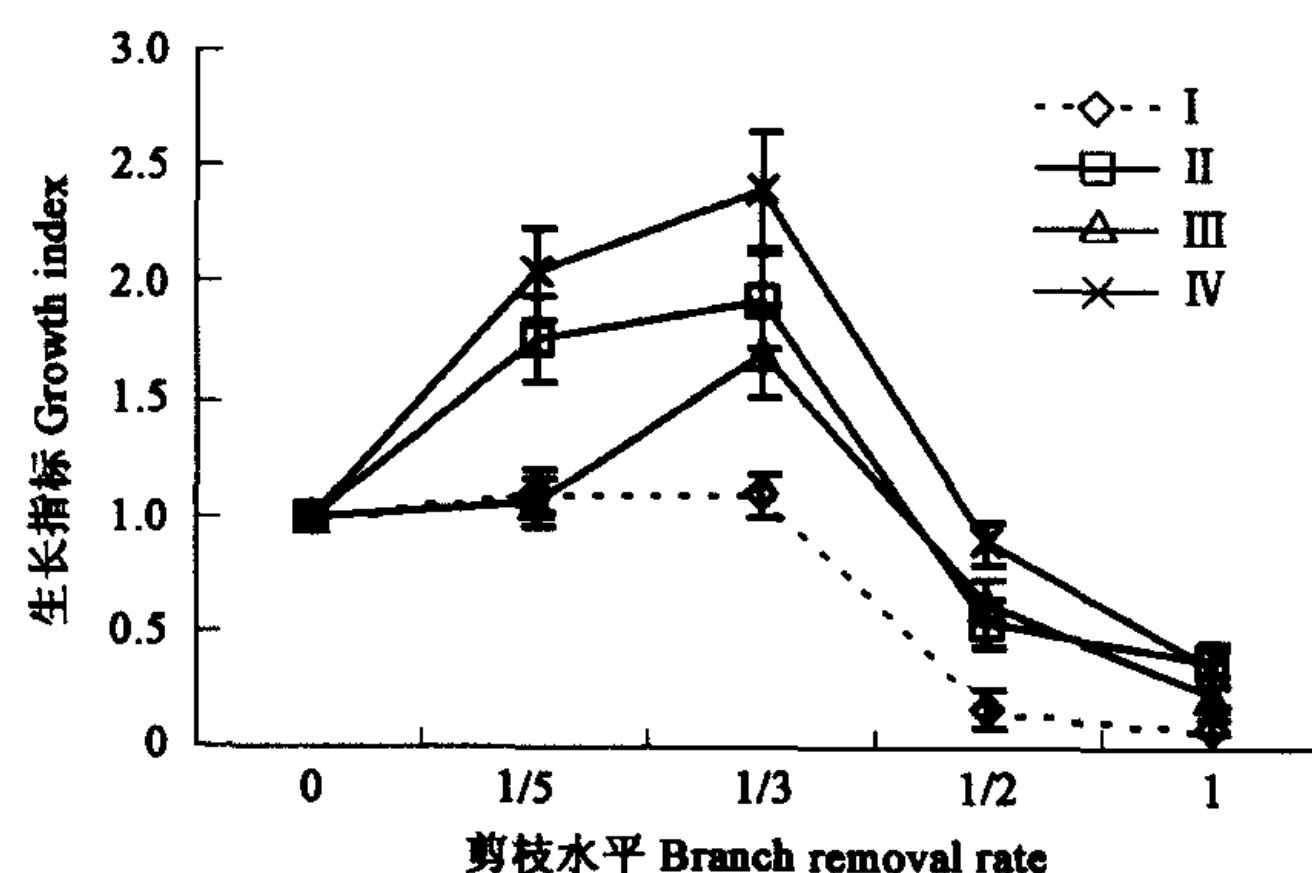


图 4 小叶锦鸡儿枝条重量和长度生长指标反应曲线

Fig. 4 Response curve of weight and length growth index for branch removal rate of *Caragana microphylla*

I 人工群落重量生长指标 weight growth index of plantation; II 天然群落重量生长指标 weight growth index of natural community; III 人工群落长度生长指标 length growth index of plantation; IV 天然群落长度生长指标 length growth index of natural community

联系统,提高串联系统可靠性的有效途径之一就是为串联系统中故障率高的元件增加备用元件,建立一个功能上的并联系统,这样即使有些元件出现故障,也不会导致整个系统失效。采用这种并联方式,即以备用元件来提高系统的可靠程度叫做冗余。在生态学中,冗余则是指生命系统中两种或两种以上的元件或组分具有执行同一功能的能力。特别是指那些平时吸收能量很少,处于非工作状态或半工作状态的组分。它们在正常工作元件失效的情况下“填补空缺”,替代执行失效元件的功能^[19,20]。从定义可以看出,由于多个组分具有执行同一功能的能力,某一个组分的失效不会造成整个系统的功能失效。虽然冗余是植物群落的一种资源浪费,但对于植物个体生存繁殖、种群增长及群落稳定性等方面具有重要作用。

沙地天然植物个体根系存在明显的冗余。天然小叶锦鸡儿根系深度和分布半径可分别达到 2.0m 和 2.5m,而人工固沙群落内则仅为 1.35m 和 0.8m。从植物个体地上和地下生物量的比值来看,天然群落为 0.855,而人工群落为 1.820(表 5),也就是说,天然小叶锦鸡儿个体在能量分配上,把一半以上用于地下部分,以备不测,而人工群落由于密度过大,植物根系生长受到严格限制,地下生物量尚不到天然群落的1/2,但地上生物量却与天然群落相差不多。尽管根系量明显减少,人工群落植物个体在正常年份仍能维持正常生长。但遇到极度干旱年份(如 1997 年),往往造成地上部分枯萎。而天然群落却表现出了极强的抗性,生长波动很小,这主要是水平和垂直分布都很庞大的根系使植物能够安全渡过外界的强度干扰。这种气候条件是十分罕见的,是一种极端条件。从个体生长来说,在一般条件下,天然小叶锦鸡儿维持正常的生长不需要如此庞大的根系,庞大的根系主要是用于维持个体能够渡过极端不利环境条件。也就是说天然小叶锦鸡儿在根系上明显存在着冗余,这种冗余的存在是沙地天然植物群落渡过极度干扰和维持稳定的关键因素之一。人工群落由于密度过大,制约了根系的自由生长,影响到地上、地下生物量的分配,可以理解为削弱了植物在根系上的冗余。根系冗余的减少会降低植物对极端条件的抵抗力和恢复力,但在正常年份不会影响到植物的生长。

表 5 科尔沁沙地小叶锦鸡儿地上、地下生物量分配

Table 5 Biomass distribution of *Caragana microphylla* over and under ground in Keerqin Sandy Land

起源 Origination	根深度 Root depth(m)	根幅 Diameter(m)	A 地上生物量 Boimass above ground (g)	B 地下生物量 Boimass under ground (g)	地上/地下 A/B
天然 Natural community	2.0	2.5	939.67	1109.30	0.855
人工 Plantation	1.35	0.8	879.69	483.34	1.820

天然小叶锦鸡儿的繁殖方式,除了种子更新外,还具有根部和茎部繁殖的能力。由于无性繁殖能充分利用原有根系吸收养分,不仅生长速度快,而且不必经历种子在萌发过程中可能遇到的各种风险。因此它是植物的茎或枝条受损后自我修复的一种重要手段。但根据调查,人工小叶锦鸡儿群落内植物个体的繁殖方式主要是茎部繁殖,而其它方式几乎没有。另外,人工群落植物个体结实能力上显著降低,种子数量和质量上明显低于天然群落。也就是说人工群落在繁殖上的冗余显著减少。

沙地植物群落在物种组成上也存在着冗余。小叶锦鸡儿群落中,由于灌木层种类较为单一,群落在物种上的冗余主要体现在下层草本植被上。草本层物种尤其是多年生植物种类数量和个体数量的多少,能够反映群落在物种上的冗余程度。从表 1 可以看出,人工小叶锦鸡儿固沙群落内物种在种类数和个体数量上明显低于天然群落。也就是在人工群落物种冗余降低。

人工固沙林是以固定流动沙丘为目的,按照一定的设计方案实施形成的。为了不影响固沙效果,人工固沙群落初植密度往往很大,一般为天然群落的 4~9 倍(表 2)。人为地增加造林密度,可明显地限制根系的过分生长,这样能显著提高了地上生物量,这对防风固沙和对固沙植物的利用有积极的意义。但是也应看到,增加植株密度虽然大幅度地减少了植物根系冗余,同时也使植物群落在繁殖上的冗余和对动物啃食的补偿能力大幅度下降。也就是说削减冗余获得补偿,获得较高的产量输出,付出的代价是植物群落稳定性的下降。人工植物群落密度越大,冗余越少,经济产量越高,但受到环境波动威胁的程度也越高,即稳定性越差。如何确定最佳的削减冗余的强度,寻求固沙群落在功能上的补偿点是在理论上和实际工作中需要进一步研究和探讨的问题,针对具体的固沙林来说,就是要解决合理的播种或造林密度的问题。

4.2 小叶锦鸡儿固沙林稳定性评价

对人工固沙群落这一特定群落来说,稳定的群落在持续发挥着防风固沙作用的前提下,应具备以下条件:

表 4 小叶锦鸡儿对剪枝率的补偿点和超补偿点

Table 4 Compensation and overcompensation points of *Caragana microphylla* on branch removal rate

项目 Item	G1	L1	G2	L2
补偿点 Compensation point	0.421	0.382	0.514	0.489
超补偿点 Overcompensation point	0.280	0.294	0.305	0.324

G1,L1 分别为人工群落枝条重量和长度指标 Represent weight and length growth indexes of plantation respectively;;G2,L2 分别为天然群落重量和长度生长指标 Represent weight and length growth indexes of natural community respectively

(1)适于当地环境条件;(2)对外界干扰具有抵抗性和恢复性;(3)正常生长发育和自我更新能力;(4)有较为完善的种群结构。

小叶锦鸡儿是当地乡土种,能够适应当地一般环境条件。关键的问题是人工固沙群落对沙丘上极为有限的水分条件的适应情况。根据中国科学院应用生态研究所乌兰敖都试验站的研究,在正常的降水年份,整个植物生长季中,小叶锦鸡儿人工固沙群落内土壤贮水量一般不出现亏缺,虽然6月和7月份土壤贮水量有所降低,但仍没有降低到凋萎湿度以下的程度。虽然1997夏季持续50多天高温无雨,造成沙丘上人工小叶锦鸡儿大部分叶片枯萎,但随后的一场雨后,基本能恢复生长。类似这样的特殊年份在该地区是百年不遇的,这表明该地区小叶锦鸡儿人工固沙林还是相对稳定的。

小叶锦鸡儿群落除了对大气干旱有一定的适应性外,对动物啃食也有一定的抵抗能力,前文已做了论述。据卜军等人的研究,人工小叶锦鸡儿群落在经过平茬处理后,能很快更新,并保持旺盛的生长势头^[21]。这从一个侧面反映了小叶锦鸡儿固沙群落对外界强度干扰具有较强的恢复能力。

群落的自我更新能力,具体地表现在其建群种能否正常生长发育,并能完成自我更新。总体来讲,沙地小叶锦鸡儿生活力较强,很好地完成完整的物候周期,并能正常生长和发育。在自然条件下,普遍能通过无性繁殖方式来进行更新,以此来维持群落的持续发展。

人工固沙植物群落的物种组成,虽然与天然群落相比比较单纯,但随着群落的发展逐步得到完善并趋于稳定。目前,15年生人工小叶锦鸡儿固沙林草本层已有20种植物。1年生植物在生物量和个体数量上均占优势地位,表明群落的物种组成还没有得到完善。其主要原因可能是因为很多种源受到隔离。

综上所述,沙地小叶锦鸡儿人工固沙植物群落目前处于相对稳定和缓慢发展的状态。但与天然群落相比其稳定性还有相当大的差距,在物种多样性、以及对外界极端环境条件的抵抗和补偿能力、自我修复和更新能力上都比天然群落差。

References:

- [1] Cao C Y, Kou Z W, Jiang D M, et al. Sustainable management of *Caragana microphylla* community in sandy land. *Journal of Desert Research*, 1999, **19**(3): 239~242.
- [2] Jiang F Q, Cao C Y, Zeng D H, eds *Degradation and restoration of ecosystems on Keerqin Sandy Land*. Beijing: Chinese Forestry Press, 2002. 30~35.
- [3] John K H. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystem. *Tree*, 1996, **11**(9): 372~377.
- [4] Mayurran A E ed. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press, 1988. 35~62.
- [5] Tilman D & Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 1994, **367**: 363~365.
- [6] Peng S L ed. *Dynamics of forestry community in southern Asia tropical*. Beijing: Science Press, 1996. 50~59.
- [7] Zhou R L, Wang H O. Correlation between resistance to dehydration and lipid peroxidation of desert plants under atmosphere dehydration and high temperature stresses. *Journa of Desert Research*, 1999, **19**(supp.): 59~64.
- [8] Zhou R L, Zhao H L, Wang H O. Characters of resisting adverse environment in vegetation evolution in Horqin Sandland. *Journal of Desert Research*, 1999, **19**(supp.): 1~7.
- [9] Fonseca C R. and Ganade G. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *The Journal of Ecology*, 2001, **89**(1): 118~125.
- [10] Lawtom J H and Brown V K. Redundancy in ecosystems. In: Schlze E D and Mooney H A eds. *Biodiversity and ecosystem function. Ecological Studies Analysis and Synthesi*, 1993, **99**: 255~279.
- [11] Morgan S K, James H B. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology*, 2001, **82**(8): 2118~2126.
- [12] Tilman D. Biodiversity population versus ecosystem stability. *Ecology*, 1996, **77**: 350~357.
- [13] Walker B. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.*, 1992, **6**: 18~23.
- [14] Cao C Y, Zhu L H, Kou Z W. Relationship between redundancy structure and stability of plant vegetation on sandyland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, **12**(supp.): 13~16.
- [15] Dang C L. Redundancy structure in phytocoenosiums as an explanation of ecosystem stability. *Acta Ecologica Sinica*, 1988, **18**(6): 665~672.
- [16] Yue T X, Ma S J. Stability of ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, **11**(4): 361~366.
- [17] Zhang D Y, Jiang X H, Zhang S L. An ecological analysis of growth redundancy in root systems of crops under drought conditions. *Acta Botanic Boreali-Occientalia Sinica*, 1995, **15**(5): 110~114.
- [18] Zhang R, Zhang D Y. A comparative study on root redundancy in spring wheat varieties released in different years in semi-arid areas.

Acta Phytocologica Sinica, 2000, **24**(3): 298~303.

- [19] Odum E P. *Basic Ecology*. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983. 46~155.
- [20] Ren M X, Wu Z B. Redundancy of plant and its ecological significance I. Studies on growth redundancy of aquatic macrophyte. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(7): 1072~1078.
- [21] Bu J, Nan Y H. Study on aboveground biomass development of *Caragana microphylla* community. In: Cao X. S ed. *Studies on the integrated control of wind, sand drifting and drought in eastern Inner Mongolia*(II). Beijing: Science Press, 1990. 118~125.

参考文献:

- [1] 曹成有. 小叶锦鸡儿人工群落持续经营对策的研究. 中国沙漠, 1999, **19**(3): 239~242.
- [2] 姜凤岐, 曹成有, 曾德慧, 等. 科尔沁沙地生态系统退化与恢复. 北京: 中国林业出版社, 2002. 30~35.
- [6] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京: 科学出版社, 1996. 50~59.
- [7] 周瑞莲, 王海鸥. 在干旱、高温胁迫中沙生植物抗脱水性与膜脂过氧化关系的研究. 中国沙漠, 1999, **19**(增): 59~64.
- [8] 周瑞莲, 赵哈林, 王海鸥. 科尔沁沙地植被演替的抗逆性特征. 中国沙漠, 1999, **19**(增): 1~6.
- [14] 曹成有, 朱丽辉, 寇振武, 等. 沙地植物群落的冗余与稳定性的探讨. 应用生态学报, 2001, **12**(增): 13~16.
- [15] 党承林. 植物群落的冗余结构. 生态学报, 1998, **18**(6): 665~672.
- [16] 岳天祥, 马世骏. 生态系统稳定性研究. 生态学报, 1991, **11**(4): 361~366.
- [17] 张大勇, 姜新华, 等. 干旱条件下作物根系生长冗余的生态分析. 西北植物学报, 1997, **15**(5): 110~114.
- [18] 张荣, 张大勇. 半干旱区春小麦不同年代品种根系生长冗余的比较实验研究. 植物生态学报, 2000, **24**(3): 298~303.
- [20] 任明迅, 吴振斌. 植物的冗余及其生态学意义 I. 大型水生植物生长冗余研究. 生态学报, 2001, **21**(7): 1072~1078.
- [21] 卜军, 南寅镛. 小叶锦鸡儿群落生物量动态的研究. 见: 曹新孙主编. 内蒙古东部地区风沙干旱综合治理研究 II. 北京: 科学出版社, 1991. 118~125.