

黄土高原子午岭植物群落演替系列分析

范玮熠, 王孝安*, 郭 华

(陕西师范大学生命科学院, 西安 710062)

摘要:采用时空互代原理, 结合数量分类(TWINSPAN)和排序(DCA)的方法, 确定了子午岭地区植物群落演替的系列, 并对该演替系列的物种组成、生活型功能群组成和枯落物、腐殖质的动态变化进行了分析研究。结果表明: 该地区的植物群落演替系列共划分为9个阶段, 呈现草本群落→灌木群落→乔木群落的演替过程。自然恢复演替以辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林为演替顶极, 而人工造林加快了演替进程, 出现了从人工刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林和人工油松(*Pinus tabulaeformis*)林开始的演替系列。植物群落的科、属、种在演替进程中均明显增加。在生活型功能群组成上, 1年生植物在恢复早期比中后期所占的比例大, 中后期以多年生植物特别是木本植物为主, 多年生禾草和豆科固氮植物在整个演替系列中一直占有一定比例; 各功能群物种丰富度逐渐增加, 组成比例趋于稳定。群落枯落层和腐殖质层厚度随演替明显增长, 二者组成比例因枯落物的性质不同在各群落类型间存在差别。通过综合分析物种组成、功能群组成、枯落层和腐殖质层厚度, 反映出人工林与天然次生林间存在着较大的差异。

关键词:子午岭; 演替系列; 数量分类; 排序; 动态变化

文章编号:1000-0933(2006)03-0706-09 **中图分类号:**Q948.15 **文献标识码:**A

Analysis of plant community successional series in the Ziwuling area on the Loess Plateau

FAN Wei-Yi, WANG Xiao-An*, GUO Hua (College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 706 ~ 714.

Abstract: The ecosystem on the Loess Plateau is seriously degraded due to soil and groundwater depletion. It is important to accelerate the recovery and restoration of degraded ecosystems in this area in order to ameliorate the regional environment and increase ecosystem productivity in Northwest China. The Ziwuling area contains zones of natural secondary forest and is important in maintaining regional climate and as a base for ecologically sustainable economic development in east Gansu and north Shaanxi provinces. The goal of this study was to quantify the successional series of plant communities in the Ziwuling area.

The area studied is located in the south of Ziwuling, and belongs to the Malan forest area in Xunyi county, Shaanxi Province, China, at 108°27' ~ 108°52'E, 35°9' ~ 35°33'N. It is about 40 km long from east to west, 43 km in width. There are various vegetation types in the region which have different disturbance histories. We selected areas last disturbed at different times, using the space series to replace time courses to capture a range of successional stages. We endeavored to ensure consistency of environmental conditions in the selection of sampling sites. We established 15, 10 and 21 sampling plots for investigating herb, shrub and tree communities respectively. The youngest communities are about 2 ~ 5 years post-abandonment and the oldest

基金项目:国家重点基础研究与发展规划(973)资助项目(2002CB111505); 陕西师范大学研究生培养创新基金资助项目

收稿日期:2005-01-11; **修订日期:**2005-06-06

作者简介:范玮熠(1981~), 男, 四川自贡人, 硕士, 主要从事植物生态学研究. E-mail: fwyfan@126.com

致谢:野外调查及植物鉴定工作得到了陕西师范大学汪超、方坚、孙晓霞、田丽、贺海霞硕士的大力帮助, 数量分类和排序承蒙北京师范大学张金屯教授、李军玲博士的指导, 特此致谢

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangxa@snnu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Basic Research and Development Program (No. 2002CB111505); Innovative Foundation for Graduate Research of Shaanxi Normal University

Received date: 2005-01-11; **Accepted date:** 2005-06-06

Biography: FAN Wei-Yi, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: fwyfan@126.com

communities are about 130 ~ 150 years post-abandonment. The successional series was described using a combination of numerical classification and ordination. The dynamics of species composition, life form group composition, litter and humus thickness were compared across the successional series.

The plant community successional series were divided into nine stages in this area with a trend over time from herb- to shrub- to tree-dominated communities. The climatic climax was a *Quercus liaotungensis* community. Artificial reforestation accelerated the succession process and created alternate successional paths beginning with *Robinia pseudoacacia* or *Pinus tabulaeformis* communities. Over time, the number of families, genera and species increased. The proportion of annuals in the early successional stages was higher than in the middle and late stages. Perennials, especially woody plants, became dominant in the middle to late stages. Perennial grasses and legumes maintained a constant ratio in the entire successional series. The species richness of every life form group increased and the compositional proportion became more consistent over time. Litter and humus thickness increased over successional time, however, the ratio of litter to humus differed among successional stages. Artificial and natural secondary forests had some differences in species composition, life form group composition, and litter and humus thickness.

Key words: Ziwuling; successional series; numerical classification; ordination; dynamics

自从 20 世纪初 Cowles、Clements 等建立群落演替理论以来,演替研究已成为生态研究的热点之一^[1]。群落演替与农、林、牧和人类经济活动紧密相连,是合理经营和利用自然资源的理论基础,因此研究一个地区的群落演替规律将有助于对自然生态系统和人工生态系统进行有效地控制和管理,并且可指导退化生态系统的恢复和重建,而对于次生演替的研究更能使人们在了解演替规律的基础上通过人工干预、引导和加速植被的演替过程^[2]。

黄土高原由于强烈的水土流失其生态系统正处于极度退化的状态,加速该地区退化生态系统的恢复与重建,无论对于改善区域生态环境还是对于整个西北地区生态系统生产力的提高均具有极其重大的意义^[3]。子午岭林区是黄土高原目前保存较好的一块天然植被区。从明朝(约 1368 年)起,植被遭到严重破坏。在多年耕垦的过程中,这里曾有过强烈的水土流失,土壤剖面绝大部分被侵蚀殆尽。清朝同治 5 年(1866 年),由于回汉民族纠纷,居民大都逃离此地,弃耕后植被很快得以恢复,形成目前黄土高原保存比较完整的天然次生林区^[4]。子午岭植被对调节陇东及陕北地区的区域气候、维护生态平衡、促进生态和经济的可持续发展都有举足轻重的作用,研究子午岭地区的植被群落演替对黄土高原退化生态系统的恢复和重建具有重要的生态意义。子午岭地区存在多种植被类型,已有学者对该地区近 50a 的植被变化、森林与灌丛植被的主要类型和特征、森林群落演替的结构特征等进行过研究^[5-7],但以往的研究多是根据历史资料和个人经验划分植物群落类型和演替阶段,并未对其演替系列特别是人工林的发展趋势及其在演替中的作用进行深入研究。本文采用数量分类和排序相结合的方法,试图划分子午岭地区群落演替的阶段并确定其演替系列,揭示该演替系列的物种组成、生活型功能群组成与枯落物、腐殖质等变化规律,阐明该地区植被恢复过程及演替特征,为该地区的植被恢复提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究地点

子午岭隆起于陇东黄土高原东缘,近南北走向,跨陕西、甘肃两省,系泾、洛两大水系的分水岭,为典型黄土崂梁丘陵景观。本文所选的研究地点位于子午岭南端,属陕西省旬邑县东部马栏林区,地理坐标为 108°27' ~ 108°52' E, 35°9' ~ 35°33' N, 东西宽近 40km, 南北长近 43km, 海拔高度 1200 ~ 1700m, 相对高差 200 ~ 400m, 一般坡度在 25°左右, 总地势特点是东北高西南低, 属泾河水系。该区成土母质为风积黄土, 土层深 50cm 左右, 结构疏松, 机械组成多为中壤, 富含钙质, pH 值 7 ~ 8。荒山灌丛地为石灰性褐土, 厚度不一。林下土壤为棕壤, 枯枝落叶多, 但腐化不好, 土层较薄。本区属暖温带半湿润地区。年平均气温 7℃, 极端最低气温 - 28℃, 1 月份平均气温 - 7℃, 无霜期 140 ~ 160d, 晚霜在 5 月上旬, ≥ 0℃ 积温 3134℃。年雨量 580mm 多集中在 7、8、9

三个月,干旱季节由当年 12 月至翌年 2 月份。总气候特点是:光照充足,湿热同期,利于林木生长,但降水季节分布不均,旱涝相间,易出现春旱和伏旱,影响林木种子的发芽和造林成活率,对森林更新有所影响^①。

1.2 样地选择与群落调查

由于历史原因,子午岭的植被在恢复时间上存在较大的差异,形成了处在不同演替阶段的各种植被群落类型。于 2004 年 5 月对研究地区进行全面踏查,结合历史资料并向当地居民和林业局工作人员充分了解(植被现状和恢复情况,在此基础上采用空间代替时间的方法选取能代表不同演替阶段的各种典型样地^[8])。在选择样地时尽量保证立地条件的一致性。由于子午岭地区属于黄土高原森林带的北缘带,土层覆盖厚,影响植被分布的因素主要在于水热状况,而调查区域的海拔高度差 < 250m,因此海拔高度对植被的垂直地带性影响可以忽略;而坡向、坡度才是影响植物群落空间分布的主要因素,坡向选取较为接近的北向坡(阴坡或半阴坡),坡度一般为 24 ~ 30°。

进行群落调查时,根据群落类型的不同设置不同面积的样方,草本为 1m × 1m;灌木为 4m × 4m,内设 1m × 1m 的小样方对草本层进行调查;乔木为 20m × 20m,内设 5 个 4m × 4m 的小样方调查灌木层,5 个 1m × 1m 的小样方调查草本层。草本群落、灌木群落、乔木群落分别设置 15、10、21 个样方。在每个样方中记录种类组成,种的盖度、多度、高度,乔木的胸径、冠幅、枝下高等数量指标。同时记录每个样方的海拔高度、坡度、坡向、枯枝落叶层厚度、腐殖质厚度、土层厚度等环境特征。取样工作于 2004 年 7 ~ 8 月完成,共设置调查 46 个样方,记录 193 个植物种。

1.3 数据分析

将调查所得数据进行数量分类和排序,综合二者结果确定不同演替阶段及其变化关系。数量分类采用双向指示种分析法(Two-way Indicator Species Analysis, TWINSpan),排序用除趋势对应分析法(Detrended Correspondence Analysis, DCA),前者用软件 TWINSpan 计算^[9],后者用 CANOCO 4.5 分析软件完成^[10],具体计算过程见文献^[11]。应用 46 个样方中 193 个植物种的数量指标,建立 193 × 46 维原始数据矩阵。数量指标为重要值(IV),其计算公式为:

$$IV_{(\text{乔木})} = (\text{相对密度}(\%) + \text{相对胸高断面积}(\%) + \text{相对频度}(\%))/3$$

$$IV_{(\text{灌木})} = (\text{相对密度}(\%) + \text{相对盖度}(\%) + \text{相对频度}(\%))/3$$

物种丰富度采用 Patrick 丰富度指数(Pa): $Pa = S$

式中, S 为样方中的植物种数。

2 结果与分析

2.1 各演替阶段的划分和演替系列的确定

TWINSpan 数量分类结果如表 1 所示,根据分类结果将 46 个样方分为 9 个组。对 46 个样方进行 DCA 排序,DCA 前 4 个排序轴的特征值分别为:0.819,0.463,0.216,0.101,贡献率为:0.512,0.29,0.135,0.063。可以看到,前第 1、2 轴的累积贡献率为 0.802,即包含了 80.2% 的信息量。通常累积贡献率在 0.7 以上便能反映事物的基本面貌^[12],所以用第 1、2 排序轴上的得分值做出的二维散点图能够很好地显示各演替阶段的生态关系(图 1)。在排序图中,TWINSpan 的分类结果得到较好体现,二者结果的正确性得以相互印证。

综合分析数量分类和排序的结果,把该地区各植被类型划分为 9 个演替阶段,并确定其演替系列。结果显示,将数量分类和排序结果相结合可以较好地反映植物草本群落→灌木群落→乔木群落的演替系列过程,包括了从演替最早期刚退耕 2 ~ 5a 弃耕地上的草本群落,一直到自然恢复年限达 130 ~ 150a 的天然次生林群落。在包含信息量最大的第 1 轴反映的演替关系上可以看到,草本群落与灌木群落有非常明显的界限,而灌木群落与乔木群落则在演替系列上交替得很快,这是由当地人工造林使其演替速度加快所致;而且总体看来,草本、灌木群落在排序图上的分布相对于乔木更为集中,群落类型较为简单,这也是直接在草地或灌丛上进行

① 陕西省林业手册. 陕西省林业厅, 1964, 22 ~ 53

人工造林使其演替过程缩短造成的。就乔木群落而言,其群落类型明显更为多样化,白桦(*Betula platyphylla*)占优势的落叶阔叶林占据着乔木群落演替阶段的初期,由于山杨(*Populus davidiana*)在纯林状态下密度过大,多数枯顶,生长差,易患心腐病,曾成片死亡^[5],山杨主要在以辽东栎(*Quercus liaotungensis*)占优势的混交林中散生。在演替后期针阔混交逐渐加强,以自然恢复的油松(*Pinus tabulaeformis*)和辽东栎混交林为主。群落组Ⅶ和Ⅸ明显出现了分化的趋势,即自然恢复的辽东栎林是该地区植物群落演替的气候顶极,而人工种植的油松林则是在人为干扰下形成的一种相对较稳定的群落类型。有学者认为,以辽东栎为优势种的群落是子午岭地区的气候演替顶极,而油松林更趋向于一个亚演替顶极,在其达到顶极之前能够保持很长时间的相对稳定^[5]。另外,人工种植的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林在子午岭地区有一定面积的分布,并出现了从人工刺槐林开始的演替系列。该地区人工刺槐林多数营造于20世纪70年代,在其生长至20a左右时曾被皆伐利用,萌生后经抚育成林。所以人工刺槐林在排序图上只出现在乔木群落阶段的早期,从演替的观点来看,若去除人为干扰,其最终亦会发展成以辽东栎林为主的阔叶林。总体来看,该地区呈现出的演替系列为:

① 自然恢复的演替系列 $I \rightarrow II \rightarrow IV \rightarrow III \rightarrow VI \rightarrow VII$

表 1 黄土高原子午岭植物群落的 TWINSpan 分类结果

Table 1 Classification of communities using TWINSpan in Ziwuling area on the Loess Plateau

组 Group	样方编号 Samples	植被类型 Vegetation types
I	32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 41, 43	扫帚艾蒿 + 艾蒿群丛 <i>Ass. Artemisia scoparia + A. argyi</i>
II	39, 40, 42, 44, 45, 46	披碱草群丛 <i>Ass. Elymus dahuricus</i>
III	24, 26, 29, 30, 31	虎榛子-针苔草群丛 <i>Ass. Ostryopsis davidiana-Carex onoei</i>
IV	22, 23, 25, 27, 28	黄蔷薇 + 胡枝子-老芒麦群丛 <i>Ass. Rosa hugonis + Lespedeza bicolor-E. sibiricus</i>
V	9, 13	刺槐-北京忍冬-针苔草群丛 <i>Ass. Robinia pseudoacacia-Lonicera elisae-C. onoei</i>
VI	18, 21	白桦-土庄绣线菊-针苔草群丛 <i>Ass. Betula platyphylla-Spiraea pubescens-C. onoei</i>
VII	4, 5, 7, 8, 10, 12, 19, 20	辽东栎-冻绿-针苔草群丛 <i>Ass. Quercus liaotungensis-Rhamnus utilis-C. onoei</i>
VIII	3, 14, 15, 16, 17	油松-茶条槭 + 土庄绣线菊-针苔草群丛 <i>Ass. Pinus tabulaeformis-Acer ginnala + S. pubescens-C. onoei</i>
IX	1, 2, 6, 11	油松-冻绿-大披针苔草群丛 <i>Ass. P. tabulaeformis-R. utilis-C. lanceolata</i>

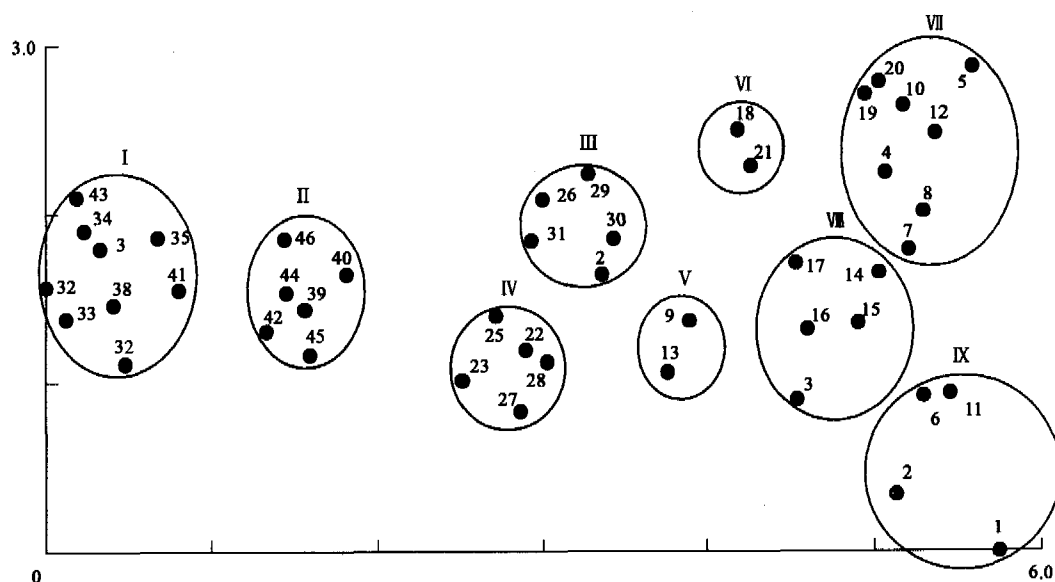
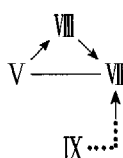


图 1 黄土高原子午岭植物群落的 DCA 排序图

Fig. 1 DCA ordination graph of communities in Ziwuling area on the Loess Plateau

②人工造林引起的演替系列



2.2 演替系列的物种组成分析

群落调查共发现 193 种高等植物,分属于 48 科 129 属,其中含 10 种以上的科依次有蔷薇科(13/29)、菊科(16/24)、豆科(11/16)、百合科(5/12)、禾本科(9/10)、忍冬科(2/10)。蔷薇科作为子午岭植被组成的主要科,也是我国温带地区植物区系和植被组成的特征科,而菊科、豆科、禾本科等出现的属也主要为温带属。因此,温带性质的植物种在该地区的植物区系和植被组成中占主导地位。同时仅含 1 种、2 种的科分别有 24 科和 8 科,占了全部科数的 66.67%,可见较多的科含有较少的种,表明了该地区植物区系的多样性和复杂性。

在不同演替阶段,植物的物种组成有着明显的变化规律(图 2)。随着演替的进程,群落的科、属、种均呈现较明显的增长趋势,表现为乔木群落 > 灌木群落 > 草本群落,表明随着弃耕或撂荒时间的延长,群落的物种多样性和复杂性在演替进程中都得到了很好的恢复。其中,适口性较差的老鹳草(*Geranium wilfordii*)仅在群落组 I 出现,说明放牧曾经也是造成植被退化的原因之一,随着植被恢复过程中放牧干扰的逐渐消失,老鹳草便很快被其它多年生草本植物所代替。另外,群落组 IX 的物种丰富度较之群落组 VIII 没有增加反而急剧减少,反映出人工油松林和自然恢复的油松林之间存在着一定差异。

2.3 演替系列上植物生活型功能群组成的变化

根据植物的生活型以及在群落中发挥功能的不同,划分为 7 个功能群:1 年生草本、多年生杂类草、多年生禾草、豆科固氮植物、灌木和半灌木、乔木、藤本植物。随着群落演替的进程,植被的生活型功能群组成也发生着相应的变化(图 3a)。在演替系列上,植物的功能群组成逐渐复杂,物种丰富度逐渐增加。在草本群落阶段,作为先锋植物的 1 年生草本植物的优势逐渐被多年生草本植物所代替;恢复到灌木群落阶段,群落物种丰富度明显增加,其中灌木种类逐步增多,多年生杂类草略有减少,群落生活型趋于多样化,而由于放牧造成灌丛中存在一定程度裸露的斑块,这些斑块很快被 1 年生植物所占据,导致 1 年生植物的物种丰富度相对于草本群落阶段后期有所回升;在乔木群落阶段,1 年生草本和多年生杂类草的物种丰富度处于波动状态,灌木、乔木种类持续增加(人工油松林增加幅度不太明显),层间藤本植物也明显增多,表明群落的层次结构更加复杂,植物利用空间资源的能力加强。多年生禾草和豆科植物对于群落 N、C 循环具有不可忽视的作用^[13]。图中显示,多年生禾草和豆科植物在整个演替系列中一直保持一定比例,其物种丰富度呈现出在演替早期逐步增高,演替后期逐步稳定的趋势。

在演替系列上,各功能群的组成比例变化也反映了群落结构趋于稳定的恢复过程(图 3b)。1 年生植物在恢复早期比中后期所占的比例大,随后与多年生杂类草一起逐渐减少并趋于稳定;灌木和半灌木所占比例的上升趋势延伸至落阔、针阔混交林,以后略有减少直至与乔木共同趋于稳定;层间植物在演替中期的比例最高,这可能与该阶段复杂的群落层次结构有关。多年生禾草和豆科植物在演替系列中一直保持着相对稳定的比例,反映了二者在提高土壤腐殖质和氮磷营养水平上的协同作用^[14]。

2.4 枯落物和腐殖质与演替系列的关系

通过各样方枯落层和腐殖质层厚度在 DCA 第 1 排序轴的动态变化可以发现(图 4),随着演替的发展,群落的枯落层和腐殖质层厚度均不断增加,而且随着草本群落→灌木群落→乔木群落其增长速度越来越快。这

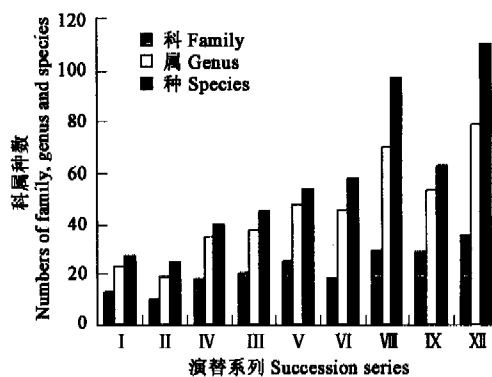


图 2 植物科属种数量在演替系列上的变化

Fig.2 Changes of numbers of family, genus and species in succession series

与群落复杂程度的加强有一定关系,特别是随着乔木的出现,枯落层厚度大幅度增长。另外,油松人工林(群落组Ⅸ)的枯落层厚度最大,但腐殖质层较薄,辽东栎占优势混交林(群落组Ⅶ)的腐殖质层则最厚,枯落层更薄。这是因为松针质地粗硬,纤维素含量高,表皮富被蜡质,以致分解速度缓慢,而辽东栎等阔叶树种枯落物的分解速度则更快。油松、辽东栎等多种乔木天然混交(群落组Ⅷ)时则表现为枯落层和腐殖质层厚度均在前两者之间。

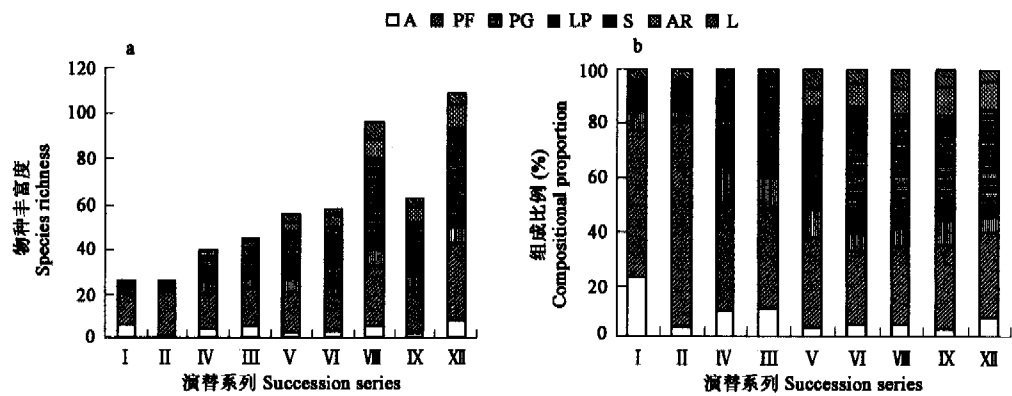


图3 演替系列上植物生活型功能群物种丰富度(a)及组成比例(b)的变化

Fig.3 Changes of species richness(a) and compositional proportion(b) of plant life form functional groups in succession series

图例中 A、PF、PG、LP、S、AR、L 分别代表一年生草本,多年生杂类草、多年生禾草、豆科固氮植物、灌木和半灌木、乔木、藤本植物 A, PF, PG, LP, S, AR, and L in the legend indicates Annuals, Perennial forbs, Perennial grasses, Legume plants, Shrubs or semi-shrubs, Arbors and Lianas, respectively

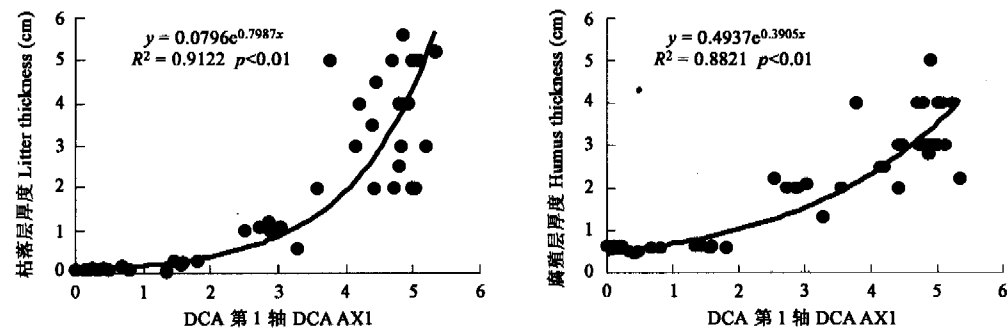


图4 演替系列上群落枯落层和腐殖质层厚度的动态变化

Fig.4 Dynamics of community litter and humus thickness in succession series

3 讨论

植物群落的基本特征是植物与植物之间、植物与环境之间的相互关系,这些相互关系可以通过群落中各种植物在空间和时间上的配置状况(群落结构)体现出来,群落的动态可以通过对连续补偿群落的研究而得知,即通过空间序列推断演替的时间序列^[15-17]。由于时间积累效应,一定的物种要进入某一环境空间并建立种群,需要有足够的时间才能成功完成其传播、散布、定居和繁殖的过程。人为不合理利用活动(开垦、采伐等)的停止,使物种的传播、散布、定居和繁殖等生态过程得以在稳定的环境下进行。人工造林的介入一方面使整个演替过程缩短,另一方面又使草本、灌木群落的类型相对乔木群落更为简单,而即使是具有相同优势种的人工林和次生林也在物种组成上有所不同。群落组Ⅸ的物种丰富度较之群落组Ⅶ没有增加反而急剧减少,反映出人工油松林和自然恢复油松林之间的差异。这是因为在人工油松林中油松占有竞争的绝对优势,人工种植使其树龄较为接近,郁闭度较大,折射透光率低,并且林下枯枝落叶层多为非常浓密的松针,分解速度缓慢,造成多种草本、灌木难以存活。而自然恢复的油松林中各种乔木相互混生,各物种间竞争激烈,树木年龄

结构的多样化也可形成更多的林窗,为其它物种的侵入提供了机会。

群落恢复程度高低也反映在群落功能的恢复上,有学者就认为功能多样性及功能组成对生态系统过程的影响大于物种多样性^[18]。各类型功能群在演替过程中均保持一定比例,对于保持生态系统的稳定性有重要作用。而物种丰富度的增加使功能相似的物种增多,生态系统保持稳定的概率也越大^[18,19]。1年生先锋植物在恢复早期对表层土壤保持和养分改良具有重要作用,随着多年生植物特别是木本植物的增多,群落的稳定性得到恢复,尤其具有复杂地上结构和广大根系的林木,对水土保持、气候调节和动物多样性具有重要作用^[20]。有研究表明,豆科固氮植物和多年生禾草可能是生态系统过程的强驱动者^[21],这在子午岭地区的演替系列中得到了体现,在演替前期阶段尤为明显。多年生禾草多为 C_4 植物,其高光合效能一直被广大学者所重视,豆科植物具有高的净光合速率和根瘤固氮作用,它们在改善演替早期土壤养分、为其它植物提供充足的氮源方面起着重要作用。而且多年生禾草和豆科植物在整个演替系列中一直处于相对稳定的比例,这也从侧面反映了二者混作对改良土壤结构和提高土壤营养水平可能具有协同作用。

植物枯落层和腐殖质层对于群落与环境间的物质循环起着不可忽视的作用。枯落物是林地养分循环的重要储备库,腐殖质是土壤肥力的重要指标^[22]。枯落层的增加能让更多的有机质、灰分和氮素,经土壤微生物氧化分解成无机状态,为植物根系所吸收,更有利于形成土壤的团粒结构,并能使林内小气候得到改善,减少地表径流。枯落物转化为腐殖质是改良土壤和提高土壤肥力的过程。腐殖质层厚度的增加表明群落的营养循环和能量流动不断加强,这对于改良土壤的理化性质,增加土壤的营养元素都具有重要作用。Raich 等观察到,森林中作为全球碳循环重要流通途径之一的土壤呼吸速率与森林凋落物量(地上和地下)呈正相关^[23],在成龄森林生态系统中土壤呼吸速率随凋落物的增加而增加^[24]。随着演替的发展,群落的枯落层和腐殖质层厚度均不断增加,且增长速度越来越快,表现为乔木群落 > 灌木群落 > 草本群落。表明更加复杂的群落结构具有更强的物质循环能力,也从侧面反映了土壤理化、营养等方面的性能都在群落演替过程中得到了恢复。由于枯落物性质的不同,在各群落类型间枯落层、腐殖质层厚度特别是二者厚度的比例则存在一定差异。

近年来,子午岭地区人工造林面积不断增长,油松作为阳生性速生树种成为了当地主要的造林树种。人工油松纯林与自然恢复的以辽东栎林为主的天然林之间的关系就显得尤为重要。二者在多方面都存在一定差异:在物种组成上,油松纯林植物的科、属、种都明显少于辽东栎混交林;前者在功能群组成上各类型的物种丰富度都低于后者;前者的枯落层厚度最大,但腐殖质层较薄,后者则恰恰相反。究其原因,可能是因为油松本身强烈喜阳,生长迅速,以其对山杨等树种强的替代能力能很快占据优势;苗圃育苗又使其树龄接近,郁闭度较大,折射透光率低;并且林下枯枝落叶层多为浓密松针,其质地粗硬,纤维素含量高,表皮富被蜡质,分解速度缓慢以致土壤养分补给能力不如辽东栎混交林所致。刺槐林作为另一主要人工林被人为加入到演替系列中,也体现出了人工树种的高密度、高优势现象,也存在物种恢复状况不佳,特别是乔木组成单一,群落层次结构简单,林下草本、灌木层覆盖度相对较小等方面的问题。人工林与自然恢复的天然植被间的这种差异反映了当今许多生态恢复实践中人为作用和自然界自我修复能力的矛盾,不能只为了恢复高生产力的人工植被而忽略其生态功能的恢复^[25]。

4 结论

TWINSPAN 作为当今最主要的数量分类方法,其分类结果比较客观,个人经验对分类结果影响小^[26],与 DCA 排序的结合运用更能客观反映植物群落的生态规律,用于分析演替系列结果清楚,关系明确^[27]。DCA 第一排序轴较好地反映了植物草本群落→灌木群落→乔木群落的演替系列,群落界线明显。该地区的植物群落演替系列共划分为 9 个阶段,呈现草本群落→灌木群落→乔木群落的演替过程。自然恢复演替以辽东栎林为演替顶极,而人工油松林是人为干扰下的一种相对较稳定的群落类型。人工造林使演替进程加快,并出现从人工刺槐林开始的演替系列,其演替方向最终指向自然恢复的演替顶极。

在植物科的组成上,其中大科主要有蔷薇科、菊科、豆科、百合科、禾本科和忍冬科等,而也有较多的科只含有较少的种,表明了该地区植物区系的多样性和复杂性。在演替系列上,群落的科、属、种均呈现较明显的

增长趋势,表现为乔木群落>灌木群落>草本群落,表明随着弃耕或撂荒时间的延长,群落的物种多样性和复杂性在演替进程中都得到了很好的恢复。本研究还发现,随着演替的进程,植物生活型功能群组成逐渐复杂,物种丰富度逐步增加,其组成比例也随着恢复时间的延长趋于稳定。群落枯落层和腐殖质层厚度均不断增加,而且增长速度逐渐加快,二者组成比例由于枯落物性质的不同在各群落类型间存在一定差异。

在综合对比物种组成、功能群组成、枯落层和腐殖质层厚度的基础上,发现人工林在多方面的恢复水平都比天然次生林更低。因此,虽然在退化生态系统的自然恢复过程中,特别是恢复初期,人为组建的人工林群落可以加快演替进程,但人工种植的物种是否能够很好地适应当地植被群落的演替规律还需要深入研究。究竟在多大程度上应该让群落借助自然力恢复,采用人为辅助措施时应该安排什么物种、多少物种以及以什么形式恢复都是今后研究需要注意的地方。

References:

- [1] Wang J J, Pei T F. Effects of climate change on forest succession. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(10): 1722 ~ 1730.
- [2] Wang X G, Li X Z, He H S, et al. Postfire succession of larch forest in the northern slope of Daxinganling. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(5): 35 ~ 41.
- [3] Li Y Y, Shao M A. The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziwuling area. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(2): 252 ~ 260.
- [4] Zhou P H, Wu P T. Soil conservation is fundamental in the harnessment of the Yellow River. Soil and Water Conservation in China, 1994, 2: 46 ~ 52.
- [5] Zou H Y, Liu G B, Wang H S. The vegetation development in North Ziwuling forest region in last fifty years. Acta Bot. Boreal.-Occident.Sin., 2002, 22(1): 1 ~ 8.
- [6] Li S W, Liu L P. Studies on types and community characters of forest and thicket vegetations in Ziwu Mountain. Acta Bot. Boreal.-Occident.Sin., 2004, 24(2): 275 ~ 280.
- [7] Li Y Y, Shao M A. Natural succession and evolution of structural characteristics of forest community in Ziwuling area on the Loess Plateau. Acta Bot. Boreal.-Occident.Sin., 2003, 23(5): 693 ~ 699.
- [8] Peng S L. Studies on succession of plant community II. methods for dynamics research(summary). Ecological Science, 1994, (2): 117 ~ 119.
- [9] Greig-Smith P. Quantitative plant ecology. 3rd edition. London: Blackwell Scientific Publications, 1983. 1 ~ 305.
- [10] Braak C J F. CANOCO-a FORTRAN program for canonical community ordination by [Partial] [Detrended] [Canonical] correspondence analysis, principle component analysis and redundancy analysis. New York: Cornell University Press, 1991.
- [11] Zhang J T. Quantitative Ecology. Beijing: Science Press, 2004. 120 ~ 242.
- [12] Xu K X. Biomathematics. Beijing: Science Press, 2001. 58 ~ 64.
- [13] Hobbie S E. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. Ecol. Monogr., 1996, 66: 503 ~ 522.
- [14] Liu H L, Li X L, Liang Y M. Effects of raising soil fertilities by planting different forage species on newly-built terrence land on China loess hilly regions. Acta Bot. Boreal.-Occident.Sin., 1998, 18(2): 287 ~ 291.
- [15] Aplet G H, Vitousek P M. An age-altitude matrix analysis of Hawaiian rain-forest succession. Journal of Ecology, 1994, 82(1): 137 ~ 147.
- [16] Elgersma A M. Primary forest succession on poor sandy soils as related to site factors. Biodiversity and Conservation, 1998, 7: 193 ~ 206.
- [17] Liu J Z, Chen Y N, Li W H, et al. Analysis on the distribution and degraded succession of plant communities at lower reaches of Tarim River. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(2): 379 ~ 383.
- [18] Sun G J, Zhang R, Zhou L. Trends and advances in researches on plant functional diversity and functional groups. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(7): 1430 ~ 1435.
- [19] Zhao P, Peng S L, Zhang J W. Restoration ecology——an effective way to restore biodiversity of degraded ecosystems. Chinese Journal of Ecology, 2000, 19(1): 53 ~ 58.
- [20] Chapin F S III, Zavaleta E S, Eviner V T, et al. Consequences of changing biodiversity. Nature, 2000, 405: 234 ~ 242.
- [21] Hector A. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. Oikos, 2000, 90: 357 ~ 371.
- [22] Yan D R, Liu Y J, An X L, et al. Characteristics of litter fall of *Larix gmelini* in pr. Plantation. Inner Mongolia Forestry Science & Technology, 2003, 3: 23 ~ 26.
- [23] Raich J W, Tufekcioglu A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. Biogeochemistry, 2000, 48: 71 ~ 90.
- [24] Raich J W, Nadelhoffer K J. Below ground carbon allocation in forest ecosystems: Global trends. Ecol., 1989, 70: 1346 ~ 1354.

- [25] Zhao P, Peng S L. Species and species diversity in relation with restoration and persistence of degraded ecosystem function. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(1): 132 ~ 136.
- [26] Liu H J, Guo K. Classification and ordination analysis of plant communities in Inter-dune lowland in Hunshandak Sandy land. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(10): 2163 ~ 2169.
- [27] Zhang J T, Qiu Y, Chai B F, *et al.* Succession analysis of plant communities in Yancun low middle hills of Luliang Mountains. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2000, 9(2): 34 ~ 39.

参考文献:

- [1] 王纪军,裴铁璠. 气候变化对森林演替的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1722 ~ 1730.
- [2] 王绪高,李秀珍,贺红土,等. 大兴安岭北坡落叶松林火后植被演替过程研究. *生态学杂志*, 2004, 23(5): 35 ~ 41.
- [3] 李裕元,邵明安. 子午岭植被自然恢复过程中植物多样性的变化. *生态学报*, 2004, 24(2): 252 ~ 260.
- [4] 周佩华,吴普特. 治黄之本在于水土保持. *中国水土保持*, 1994, 2: 46 ~ 52.
- [5] 邹厚远,刘国彬,王晗生. 子午岭林区北部近 50 年植被的变化发展. *西北植物学报*, 2002, 22(1): 1 ~ 8.
- [6] 李师翁,刘立品. 子午岭森林与灌丛植被的主要类型及特征的研究. *西北植物学报*, 2004, 24(2): 275 ~ 280.
- [7] 李裕元,邵明安. 黄土高原子午岭森林群落演替与结构特征演化. *西北植物学报*, 2003, 23(5): 693 ~ 699.
- [8] 彭少麟. 植物群落演替研究 II. 动态研究的方法. *生态科学*, 1994, (2): 117 ~ 119.
- [11] 张金屯. 数量生态学. 北京:科学出版社, 2004. 120 ~ 242.
- [12] 徐克学. 生物数学. 北京:科学出版社, 2001. 58 ~ 64.
- [14] 刘洪岭,李香兰,梁一民. 禾本科及豆科牧草对黄土丘陵区台田土壤培肥效果的比较研究. *西北植物学报*, 1998, 18(2): 287 ~ 291.
- [17] 刘加珍,陈亚宁,李卫红,等. 塔里木河下游植物群落分布与衰退演替趋势分析. *生态学报*, 2004, 24(2): 379 ~ 383.
- [18] 孙国钧,张荣,周立. 植物功能多样性与功能群研究进展. *生态学报*, 2003, 23(7): 1430 ~ 1435.
- [19] 赵平,彭少麟,张经纬. 恢复生态学——退化生态系统生物多样性恢复的有效途径. *生态学杂志*, 2000, 19(1): 53 ~ 58.
- [22] 闫德仁,刘永军,安晓亮,等. 落叶松人工林枯落物特征研究. *内蒙古林业科技*, 2003, 3: 23 ~ 26.
- [25] 赵平,彭少麟. 种、种的多样性及退化生态系统功能的恢复和维持研究. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 132 ~ 136.
- [26] 刘海江,郭柯. 浑善达克沙地丘间低地植物群落的分类与排序. *生态学报*, 2003, 23(10): 2163 ~ 2169.
- [27] 张金屯,邱扬,柴宝峰,等. 吕梁山严村低中山区植物群落演替分析. *植物资源与环境学报*, 2000, 9(2): 34 ~ 39.