

论丹霞地貌区生态演替特征及其科学价值

侯玉平¹, 彭少麟^{1,*}, 李富荣¹, 林真光¹, 陈宝明¹, 彭 华²

(1. 中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510006; 2. 中山大学地理科学与规划学院, 广州 510275)

摘要:论述了丹霞地貌区生态演替的特征及其科学价值。认为植被演替由于时间漫长、过程复杂而对其研究具极大的难度,时空互代成为演替研究的重要手段,而这需要有完整的空间序列。丹霞地貌区存在着完整的原生演替与次生演替系列。典型丹霞地貌的山顶为原生演替的矮灌木林和乔木林,周围斜坡仍然受季节性降水侵蚀、风化、重力崩塌等作用,原生演替不断从裸露的岩石开始,故形成原生演替早期的苔藓、草本群落,随着岩石的进一步风化和苔藓、地衣等植物的作用,土壤层增厚,将原生演替继续往前推进。特殊的地质地貌过程使之不断有新的崩塌,从裸露的岩石开始的新的原生演替,如此形成不同时间系列的原生演替阶段。丹霞地貌区也存在着完整的次生演替系列,同时存在演替先锋林、演替过渡林和演替基本稳定林。这两个演替系列提供了一个非常难得的理想场所,使得生态学工作者在一个地点就可以观察到一个完整的植被演替系列。其研究可为该区域植被的经营管理和保护措施提供必要的依据。作为生态恢复参照系,对区域的植被生态恢复具有重要的指导意义。

关键词:丹霞地貌;演替系列;科学价值

文章编号:1000-0933(2008)07-3384-06 中图分类号:Q143 文献标识码:A

The characteristics and scientific values of ecological succession in Danxia Landform

HOU Yu-Ping¹, PENG Shao-Lin^{1,*}, LI Fu-Rong¹, LIN Zhen-Guang¹, CHEN Bao-Ming¹, PENG Hua²

1 State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510006, China

2 Department of Geography Science and Planning, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3384 ~ 3389.

Abstract: The characteristics and scientific value of ecological succession in Danxia Landform were discussed in this paper. It was known that researches on vegetation succession were quite difficult for its long-term and intricate process. Space-for-time substitution is an important method to study succession, while it needs intact spatial succession series. In Danxia Landform, there are such primary and secondary succession series. On the hilltops, there are typical low shrubberies and arboreal forests of primary succession. The surrounding slopes are subjected to seasonal rainfall erosion, weathering action, gravitational collapse. The primary succession constantly starts from bare rocks, and then moss and herbage communities. With further weathering of rock and effects of moss and lichen, soil layers are getting thicker and thicker, which pushes primary succession ahead. New collapses are ceaselessly induced by the special geology geomorphological process, and then a new primary succession starts from bare rocks. Thus, different stages of primary succession are formed in Danxia Landform. In addition, the secondary succession series exist in Danxia Landform, including the pioneer forests, transitional

基金项目:中国丹霞地貌申遗科研基金资助项目;国家自然科学基金资助项目(30670385);中山大学张宏达科学研究基金资助项目

收稿日期:2008-06-30; **修订日期:**2008-07-10

作者简介:侯玉平(1981~),女,山东人,博士,主要从事全球变化生态学研究。E-mail: houyp@yahoo.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lsspsl@mail.sysu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Scientific Research Fund of Application for the World Heritage of Danxia Landform, China; National Natural Science Foundation of China (No. 30670385); the Scientific Research Fund, Hongda Zhang, Sun Yat-sen University

Received date: 2008-06-30; **Accepted date:** 2008-07-10

Biography: HOU Yu-Ping, Ph. D., mainly engaged in global change ecology. E-mail: houyp@yahoo.cn

forests and basically steady forests. Danxia Landform provides ideal sites for vegetation succession study. And the relative studies would be helpful for the vegetation management and protection in this area. As ecological restoration reference, it is also meaningful for the vegetation restoration.

Key Words: Danxia Landform; succession series; scientific value

演替是生态学最古老的概念之一^[1,2]。它是群落动态的一个最重要的特征,是现代生态学的中心课题之一,是解决人类现在生态危机的基础,也是恢复生态学的理论基础^[3,4],因此演替研究得到长期的关注和不断的发展^[5,6]。然而,演替理论仍很不完整,至今尚未有统一的框架^[7],甚至演替研究方法上仍存在较大争议^[8]。

对演替的研究认识仍是当今最具挑战性的课题之一,这一方面由于群落的动态是极为复杂的过程,研究的难度极大^[7],另一方面也是因为演替时间漫长,缺乏对不同演替阶段群落的比较,一些理论即使提出也没法进行实际研究,这必然影响学科的深入发展。

关于植物群落演替的速度,或者说演替系列持续时间,许多学者曾做过研究。一般而言,寒冷气候地区演替到顶极群落的速度是颇为缓慢的。在不同年龄的冰水沉积物上,从穆尔德罗冰川(Muldrow Glacier)冻原,约 5000a 以后才能形成顶极 *Betula glandulosa* + *Eriophorum vaginatum* 群落^[9]。较温暖气候地区的演替速度与较寒冷气候地区是不同的。在北卡罗来纳的皮德蒙特弃荒农田的演替,通过 *Pinus taeda* 森林群落到演替顶极 *Quercus-Carya* 森林群落需要 200 多年^[10]。在新英格兰中部,400a 是发育成演替顶极植被的最低年限^[11]。在南安大略的更北的地方,确认需要 800a^[12]。

综上不难发现,生态系统的演替大多需要漫长的时间,这个特点决定了在同一样地上的定点研究尽管可靠,但是实际操作中所需时间漫长,弊端明显。而相比之下,比较不同群落,通过空间序列来推断时间序列(即时空互代)从而研究演替,这一方法的优势和重要性也因此更加突出。

由于特殊的水热、地质等原因,独特的丹霞地貌将长时间的完整演替系列很完好地展现于同一个时空中,为研究演替提供了一个难得的理想场所,对这一系列的了解和应用将有助于揭示演替的过程和本质。

1 丹霞地貌区植物群落的演替

1.1 丹霞地貌区的原生演替

1.1.1 丹霞地貌区的原生演替与演替系列的产生

与所有的低山丘陵一样,丹霞地貌区存在着原生演替与次生演替系列(图 1),但由于其独特地质地貌过程而产生了特殊的原生演替系列。典型丹霞地貌的山顶为原生演替的矮灌木林和乔木林,周围斜坡仍然受季节性降水侵蚀、风化、重力崩塌等作用,原生演替不断从裸露的岩石开始,故形成原生演替早期的苔藓、草本群落。随着岩石的进一步风化和苔藓、地衣等植物的作用,土壤层增厚,将原生演替继续往前推进。同时又有新的崩塌,以及从裸露的岩石开始的新的原生演替,如此形成不同时间的原生演替系列。

1.1.2 丹霞地貌区的原生演替过程

(1) 演替初期

原生演替过程表现在丹霞赤壁的崖壁面上和山顶山脊。以广东省丹霞山韶石顶裸露岩石的卷柏-草本群落为例。卷柏(*Selaginella tamariscina*)是一种蕨类植物,在干旱时地上部分合拢,呈枯黄色,实际上没有干枯,一旦降水充足则重新迅速生长变绿,表现出对干旱及季节性降水的适应。卷柏等及其他苔藓植物定居以后,就为其他草本创造了土壤条件,并向周围裸露的岩石拓展(图 2)。

丹霞地貌区崖壁阳面和阴面往往存在着不同的演替过渡阶段。在阳面,石壁基岩经风化形成薄碎屑物,碎屑物在水、热条件的作用下进一步风化,为苔藓、地衣的入侵创造条件。在苔藓和地衣的反作用下,碎屑物逐步形成浅薄的土层,为草本植物定居创造条件,进而逐渐形成草本群落。在阴面,在进行以上演替过程的同

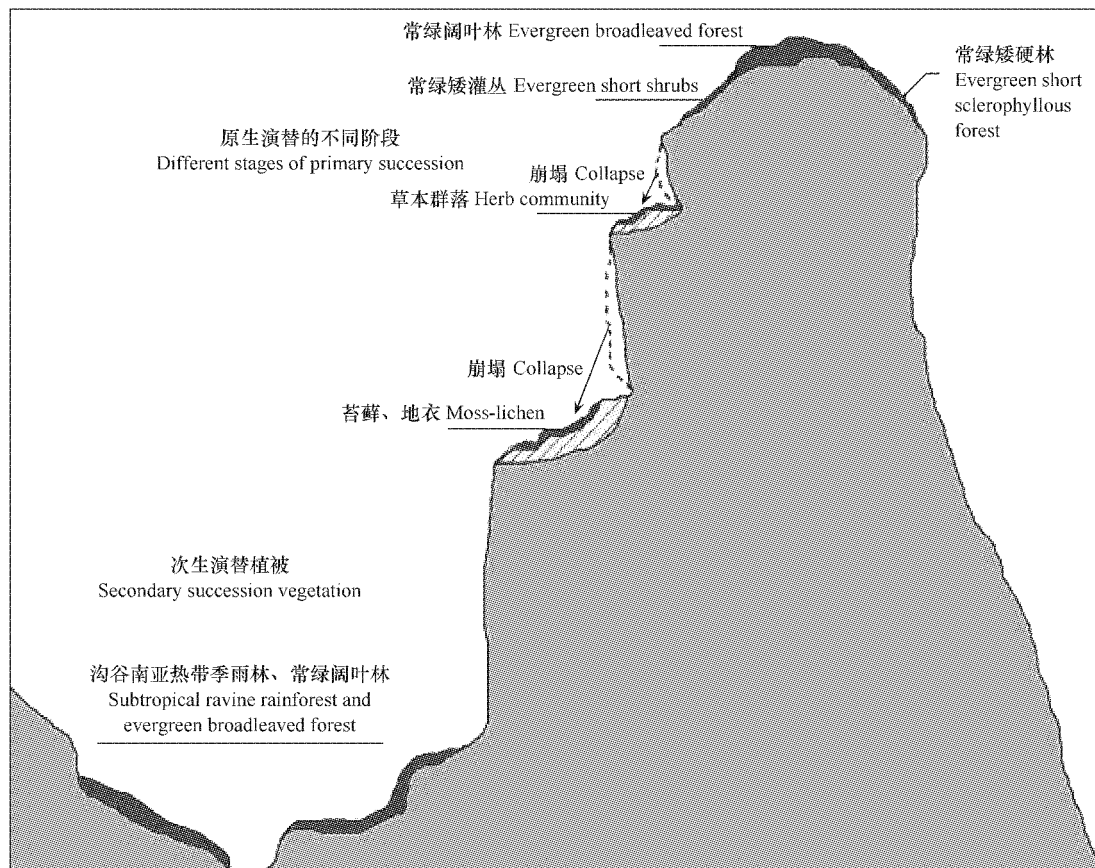


图1 丹霞地貌的原生演替和次生演替系列

Fig. 1 Primary and secondary succession series of Danxia Landform

时,山脚一些藤本植物生长并攀援,繁茂的枝叶覆盖壁面。生物学特点决定了藤本植物改善小环境的作用更强烈,基岩的风化和土壤的形成被加速,为草本和小灌木的定居提供条件,进一步发展可形成灌木群落。

(2) 演替中后期

丹霞地貌区山顶和山脊演替中后期出现矮灌木林群落和乔木群落。以广东省丹霞山为例,山顶和山脊因地势平坦,原生裸地上出现苔藓到草本后,逐渐改善土壤条件,灌木及乔木群落的形成将演替推向中后期,如望郎峰附近和舵石顶的灌木-乔木群落(图3)。在广东丹霞山,此类山顶有以乌冈栎(*Quercus phillyraeoides*)、乌饭树(*Vaccinium bracteatum*)、欏木(*Loropetalum chinense*)、枝穗山矾(*Symplocos multipes*)、天料木(*Homalium cochinchinense*)、荚蒾(*Viburnum dilatatum*)等为优势种群组成的常绿硬叶林,其个体跟山脚沟谷相比具有植株较矮,叶面积较小,叶肉厚,叶表面有蜡质层等特征,表现出对山顶辐射强、干旱等恶劣环境的适应。在丹霞山体较缓的悬崖边,往往发育有落叶阔叶的丹霞梧桐(*Firmiana danxiaensis*)群落。

广东丹霞山主景区的海珠峰和海螺峰,虽然山顶植被早期曾受到干扰,但后来保护较好,形成原始的常绿针阔叶混交林和阔叶林,马尾松(*Pinus massoniana*)、荷木(*Schima superba*)、黄杞(*Engelhardtia roxburgiana*)等高达30m以上,乔木层郁盖度达95%以上,林下草本层稀疏,已经接近亚热带演替后期顶级群落。因此可以预测其他丹霞地貌山顶和山脊原生群落将会朝着亚热带顶级群落这个方向演替。可以认为,丹霞地貌山顶不同时间序列的原生演替群落,是在受气候条件和山顶特殊环境影响下形成的,虽然单块群落面积不大,但对不同原生演替阶段群落的研究具有其他地方无法比拟的优越条件。

1.2 丹霞地貌区的次生演替

丹霞地貌区也存在着完整的次生演替系列。次生演替是发生在次生裸地上的群落演替。人为或自然的



图2 丹霞山韶石顶原生演替初期卷柏群落

Fig. 2 Early-stage of primary succession in Shaoshiding, Danxia Mountain: *Selaginella tamariscina* community

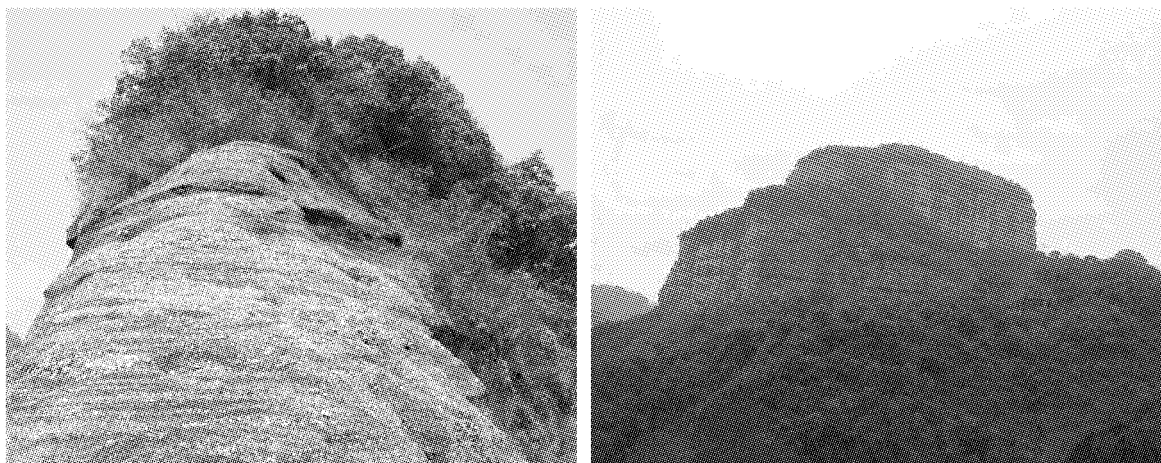


图3 丹霞山舵石顶和望郎峰附近演替中后期的常绿矮灌木-阔叶林群落

Fig. 3 Mid- and late-stages of primary succession in Tuoshiding and Wanglangfeng, Danxia Mountain: evergreen short shrub-broadleaved forest communities

强度干扰使原生态系统造成灾难性后果而产生次生裸地,但通常它并未使全部原有植被灭绝。这样,残存种类可能与新产生的种类交织在一起。丹霞地貌区次生演替过程出现在沟谷经人类干扰过的次生林中。丹霞地貌区沟谷森林中,由于受到的人类干扰程度不同,同时存在演替初期先锋林、演替中期过渡林和演替后期基本稳定林。

中国亚热带森林存在主导的演替模式:“灌草丛-针叶林(或其它先锋种)-针阔叶混交林-阳生性常绿阔叶林-中生性季风常绿阔叶林”(图4)^[13]。这一过程与中国南亚热带的演替过程相近^[7]。丹霞地貌区存在着这一模式完整的次生演替系列,适合进行与森林演替相关的研究。

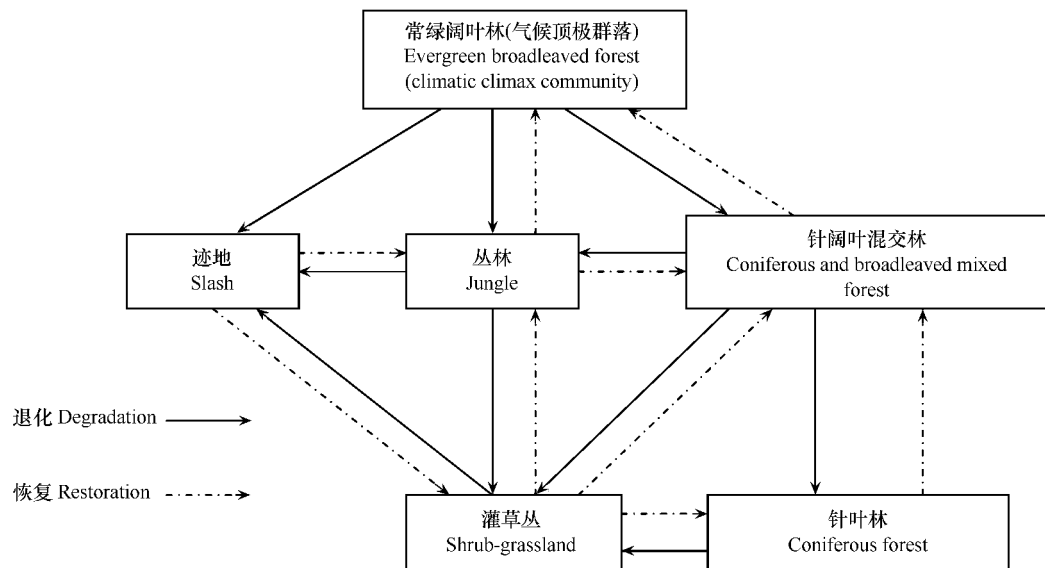


图4 南亚热带和亚热带生态系统退化与恢复演替的一般过程^[13] (略修改)

Fig. 4 General process of ecosystems degradation and restoration succession in south subtropics and subtropics^[13]

2 丹霞地貌独特的演替过程的科学意义

演替是植物群落长期的动态过程,对于演替规律的探索需要漫长的时间,因此,寻找空间演替系列,即空间代替时间的方法来研究演替,成为群落生态学家的常用方法,群落的动态可以通过对连续补偿群落的研究而得知,即时空互代^[7]。最早期的群落演替的思想是来自于对不同群落的研究,即基于群落发展的相对差异,尤其是现存的种类结构资料,可以将各个群落排成一个按时间变化的序列。王伯荪和彭少麟^[14,15]以及彭少麟^[16]对鼎湖山森林群落的演替的研究也表明了这一方法的适用性和可靠性。因此,在某一区域的不同空间中找到能代表不同演替时期的群落对于研究该区域的群落演替规律也变得极为重要。

在两种植被演替中,原生演替的速度比次生演替要缓慢得多。另外,原生裸地一般都是在特殊的气候或地质条件下形成,获得原生演替的事例相对较困难,因此,对植被原生演替的研究也很少^[17,18]。然而,由于原生裸地更少受到人为因素和历史因素的干扰,所以在原生演替的研究中更容易了解自然状况下植被发生发展的规律,并且由于原生演替早期阶段的生物关系较为简单,在研究特定生物之间的关系时更容易排除其他生物的影响^[19]。目前,有关原生演替的研究主要集中于以下几种类型的原生裸地上:冰川消退后所形成的原生裸地,火山爆发形成的原生裸地,因风或水流的作用形成的沙丘,因采矿或其它的工业活动形成的原生裸地^[19]。

丹霞地貌是由于季节性和突发性的降雨不断对红层岩石产生极强的侵蚀和淋蚀,以及河流的纵向切割和溯源侵蚀形成的陡峭谷壁和深切沟谷,同时,水流的参与又加剧了风化溶蚀和崩塌作用,不断地对其进行塑造和改造^[20]。这一特殊的地貌形成过程中所产生的特殊的水热环境、土壤特征、地质条件,使其植被在长期演替的过程中,形成了丹霞赤壁和山顶上独具特色的原生演替,并在不同的空间上形成了完整的时间演替系列。在丹霞沟谷和山麓中形成次生演替系列,演替成熟的地带性顶极类型为常绿阔叶林,这种具典型特征的植被类型,对于研究森林植被群落具有广泛的意义。丹霞特殊地貌引起的这两种演替系列为探索其植被的演替规律(特别是原生演替)提供了非常难得的理想场所,使得生态学工作者在同一区域就可以观察到一个完整的植被演替系列。这必将丰富森林植被演替理论。

丹霞地貌区独特的演替过程的也具有重要的实践意义。丹霞地貌区两种演替系列类型的不同演替阶段的群落具不同的结构、功能特征,存在不同制约因素,影响演替进程的发展。因此,对丹霞地貌不同演替系列的各个阶段的认识,将为丹霞植被的经营管理和保护措施提供必要的依据^[15]。特别要指出的是,丹霞地貌区存在的完整的原生演替系列与次生演替系列,实际是植被生态恢复完整的参照系,建立生态恢复参照系,是本区域植被生态恢复最重要的理论支撑^[21],对区域的植被生态恢复具有重要的指导意义。

References:

- [1] Johnson E A. Succession an unfinished revolution. *Ecology*, 1979, 60: 238 — 240.
- [2] Pickett S T A, Parker V T, Fiedler P L. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology. In: Fiedler P L, Jain S K, eds. *Conservation Biology: the Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*. Chapman and Hall, New York, NY, 1992. 65 — 88.
- [3] Overpeck J T, Bartlein P J, Webb T III. Potential magnitude of future vegetation change in Eastern North America: comparisons with the past. *Science*, 1991, 254(5032): 692 — 695.
- [4] Mohan J E, Clark J S, Schlesinger W H. Long-term CO₂ enrichment of a forest ecosystem: implications for forest regeneration and succession. *Ecological Applications*, 2007, 17(4): 1198 — 1212.
- [5] Clements F E. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institute of Washington, Washington, DC, 1916.
- [6] Keddy P A. *Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2007.
- [7] Peng S L. *Dynamics of Forest Community in south subtropics*. Beijing: Science Press, 1996.
- [8] Edward A. Johnson and Kiyoko Miyanishi. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 2008, 11: 419 — 431.
- [9] Viereck L A. Plant succession and soil development on gravel outwash of the Muldrow Glacier, Alaska. *Ecological Monographs*, 1966, 36(3): 181 — 199.
- [10] Oosting H J. *The Studying of Plant Communities*. 2nd ed. W H Freeman and Co., San Francisco, California, 1956.
- [11] Cline A C, Spurr S H. The virgin upland forest of central New England; a study of old-growth stands in the Pisgah Mountain section of southwestern New Hampshire. *Harvard Forest Bulletin*, no. 21. Petersham, MA, 1942. 1 — 58.
- [12] Martin N D. An analysis of forest succession in Algonquin Park, Ontario. *Ecological Monographs*, 1959, 29(3): 187 — 218.
- [13] He J S, Chen W L. Degraded ecosystems in subtropical China: types, distribution, structural features and restoration pathways. In: Chen L Z, Chen W L, eds. *Degraded ecosystems in China*. Beijing: Publication House of Chinese Science and Technology, 1995. 61 — 93.
- [14] Wang B S, Peng S L. Forest community analysis of Dinghu Mountain, V linear succession system and forecast. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1985, (4): 75 — 80.
- [15] Wang B S, Peng S L. Forest succession and forestry's management and development. *Memoirs of South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (IBSC)*, 1989, (4): 253 — 258.
- [16] Peng S L. Study on plant community succession II. Methods of dynamical research. *Ecologic Science*, 1994, (2): 117 — 119.
- [17] Jones G A, Henry D H R. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic. *Journal of Biogeography*, 2003, 30: 277 — 296.
- [18] Xu Z Q, Li W H, Bao W K, *et al.* A review on primary succession of vegetation. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3383 — 3389.
- [19] Wiegand G, Felinks B. Primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia-chance or necessity. *Ecological Engineering*, 2001, 17: 199 — 217.
- [20] Huang J. A basic way of the slope development of Danxia Landform. *Tropical landform*, 1982, 3(2): 107 — 134.
- [21] Peng S L. *Restoration ecology*. Beijing: Weather Publisher, 2007.

参考文献:

- [7] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京: 科学出版社, 1996.
- [13] 贺金生, 陈伟烈. 中国亚热带地区的退化生态系统: 类型、分布、结构特征及恢复途径. 见: 陈灵芝, 陈伟烈. 中国退化生态系统研究. 北京: 中国科学技术出版社, 1995. 61 ~ 93.
- [14] 王伯荪, 彭少麟. 鼎湖山森林群落分析 V. 线性演替系统与预测. 中山大学学报(自然科学版), 1985, (4): 75 ~ 80.
- [15] 王伯荪, 彭少麟. 森林演替与林业的经营和发展. 中国科学院华南植物研究所集刊, 1989, (4): 253 ~ 258.
- [16] 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.
- [18] 许中旗, 李文华, 鲍维楷, 等. 植被原生演替研究进展. 生态学报, 2005, 25(12): 3383 ~ 3389.
- [20] 黄进. 丹霞地貌坡面发育的一种基本方式. 热带地理, 1982, 3(2): 107 ~ 134.
- [21] 彭少麟. 恢复生态学. 北京: 气象出版社, 2007.