

## 陕北黄土丘陵区撂荒群落排序及演替

杜 峰, 徐学选, 张兴昌\*, 邵明安, 梁宗锁, 山 仑

(西北农林科技大学, 中国科学院水利部水土保持所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨陵 712100)

**摘要:**根据 2003 和 2005 年分别对 36 和 34 块撂荒群落及其生境的调查结果, 分析了撂荒群落的排序演替规律、演替速度及演替趋同或趋异性。结果表明: (1) 对陕北黄土丘陵区撂荒群落影响较大的因子主要有撂荒年限、海拔、土壤水分含量及变异量、有机质、全氮和速效氮、速效磷等, 而坡度、坡向等对撂荒群落分布及动态影响较小; (2) 排序图也反映了撂荒演替过程中主要环境因子的变化, 即随着撂荒年限的增加, 土壤水分含量减少, 变异量增加。土壤养分方面, 除速效磷呈减少趋势外, 土壤有机质, 全 N、P、K, 速效 N、K 都有增加的趋势; (3) 农田撂荒后, 群落演替速度有先降低后增大的趋势。提出一个关于撂荒演替速度的分阶段循环往复式的理论模型, 认为植被演替从总体上讲是逐渐变慢的, 可根据生长、生活型和优势植物种等分为几个阶段, 每个阶段初期演替速度较快, 以后逐渐变慢达到阶段稳定状态。之后, 随着下一阶段主要植物的入侵, 阶段稳定状态被打破, 演替进入下一阶段。 (4) 演替趋同、趋异性方面, 两年的结果不一致, 与样地选择有关。

**关键词:**黄土丘陵区; 撂荒群落; 演替速度; 演替趋同或趋异性

文章编号: 1000-0933(2008)11-5418-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

## The ordination of abandoned old-field communities and secondary succession rate, successional divergence or convergence in the Loess Hilly Region of Northern Shaanxi Province

DU Feng, XU Xue-Xuan, ZHANG Xing-Chang\*, SHAO Ming-An, LIANG Zong-Suo, SHAN Lun

Northwest Sci-tech University of Agriculture and Forestry; Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences; State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Yangling, Shaanxi Province 712100, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5418 ~ 5427.

**Abstract:** In 2003 and 2005, 36 and 34 abandoned old-fields communities and its factors of habitat were investigated. After that, ordination of communities was conducted; succession rate and successional divergence and convergence were analyzed. The results show that: (1) Factors of abandoned age, altitude, soil water content and its fluctuation, soil organic matter, total and available nitrogen, available phosphorus, etc., show greater impact on old-field communities in loess hilly region than slope degree and exposure. (2) The changes of soil water and nutrients were also reflected in the ordination

**基金项目:**国家 973 研究资助项目 (2007CB106803); 国家科技支撑计划资助项目 (2006BAD09B03); 中国科学院西部行动计划资助项目 (KZCX2-XB2-05); 中国科学院“西部之光”资助项目; 中国博士后基金资助项目 (20070411146); 中国科学院水利部水土保持研究所领域前沿资助项目

**收稿日期:**2007-10-18; **修订日期:**2008-04-15

**作者简介:**杜峰 (1971 ~), 男, 内蒙古丰镇人, 博士, 主要从事群落、种群生态及植被恢复生态研究. E-mail: ruyi-168@hotmail.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangxc@ms.iswc.ac.cn

**Foundation item:** The project was financially supported by the national key development program for developing basic sciences (No. 2007CB106803); National Scientific support program, China (No. 2006BAD09B03); “Western function” program (No. KZCX2-XB2-05) and “western light” program of Chinese Academy of Science; Postdoctoral foundation of China (No. 20070411146); Field innovation program of Institute of Soil and Water Conservation, CAS, MWR

**Received date:**2007-10-18; **Accepted date:**2008-04-15

**Biography:** DU Feng, Ph. D., mainly engaged in community, population ecology, and vegetation restoration ecology. E-mail: ruyi-168@hotmail.com

plot, i. e., as succession go on, soil water and available phosphorus tend to decrease, while soil organic matter, total nitrogen, phosphorus and potassium, available nitrogen and potassium have the increasing tendency. (3) Initially, the secondary succession rate show a falling tendency, lately it rebound at the bottom and began to increase. Based on the results, we put forward a multi-stages cyclic theoretical model of secondary succession rate: succession is carried by stages, in whole stage, the succession rate show slower and slower tendency, the whole succession stage can be divided into several stages based on the growth form, life form or the dominated species. In the divided stages, the previous period have a quick succession rate, lately it become slow and reach a stable state. When species of the next stage begin to colonize excessively, the stable state was broken and the next succession stage starts. (4) About the successional divergence or convergence, there is discordance deduced from the results of 2003 and 2005, it need further research.

**Key Words:** Loess Hilly Region; abandoned old-field community; succession rate; successional divergence or convergence

群落或植被演替是现代生态学研究的重点之一,也是植被恢复与重建的生态学基础。演替规律,如演替速度、方向及机制等是决定植被恢复重建中人为干预程度、方法及途径的理论依据<sup>[1,2]</sup>。目前,群落演替研究已从过去的定性描述趋向越来越多的使用数量化分析,特别是 CCA 和 DCCA 等数量排序分析<sup>[3]</sup>。由于其可以直观地显示和解释环境因子与群落的关系,因而比其它方法如 PO、CA、PCA 和 DCA 排序等方法具有明显的优越性,得到了许多学者的认可,利用上述两种方法的研究报道也越来越多<sup>[4]</sup>。目前关于撂荒演替规律的研究,多数学者认为演替过程中均匀度会有所增加,演替速度逐渐变慢<sup>5</sup>,生活、生长型为从一年到多年生,从草本到乔、灌等<sup>[6]</sup>,但对于演替过程中种的多样性和演替趋同或趋异性变化则看法不一<sup>[7]</sup>。如 Odum<sup>[8]</sup>等认为演替过程中多样性是逐渐增加的,而 Horn<sup>[9]</sup>则认为演替后期种多样性一般呈下降趋势。鉴于种的多样性变化许多学者已作过探讨<sup>[10~12]</sup>,因此本文主要在群落排序的基础上,就陕北黄土丘陵区撂荒演替速度及演替趋同或趋异性进行分析,以期为当地植被恢复重建提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区自然概况

研究区位于陕北黄土高原丘陵沟壑区的安塞县高桥乡,年均日照时数 2300~2570 h,年均降水量 490.5~663.3 mm,干燥度 1.2,年均气温 7.7~10.6℃,无霜期 157 d,≥10℃积温 3170.3℃。黄绵土,轻壤。

地带性植被为森林草原,研究区区草本建群种有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza dahurica*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)和长芒草(*Stipa bungeana*)等。

### 1.2 样地选择

在野外全面踏查的基础上,根据植物群落组成、结构和对当地居民的访问调查结果,2003 年在研究区后墩沟和朱塔自然村选定无人干扰或人为干扰较少的不同撂荒年限样地共 36 块。2003 年之后到 2005 年期间,研究区对部分撂荒地进行了植树造林,使得约 17 块撂荒地不符合调查要求,因此 2005 年在研究区的高桥和新庄科等自然村重新选择了部分样地,2005 年总计调查样地 34 块,其中有 19 块与 2003 年调查样地同。

### 1.3 群落调查和环境条件测定

2003 年和 2005 年 6~9 月,每月取 2 个典型样方(1m×1m),每年每个样地共 8 个样方,记载植物名称、高度、盖度、数量多度和地上生物量。

在进行群落调查的同时,使用便携式 GPS 记录和测定非生物环境因素背景值,包括地理位置、坡向、坡度、海拔。并取土样进行土壤水分与土壤养分的测定,土壤水分的测定用土钻烘干法测定,测深 300cm,取样间隔为 20cm,2003 年 5~9 月每月测定两次,12 月测定 1 次;2005 年测定 1 次,选择植物生长旺季且较长时期未降雨的干旱期测定,因该期土壤水分含量能较好的反映群落对土壤水分利用状况,具体测定日期为 9 月 10 日。土壤养分的测定项目为表层 0~20cm 的土壤有机质,全 N、P、K 与速效 N、P、K 含量和 CaCO<sub>3</sub> 含量等,2003 年土壤养分取样时间为 10 月 26 日,2005 年为 9 月 5 日。

## 1.4 数据处理

首先进行 DCCA 数量排序分析。参与数量排序的环境变量有:坡向、坡度、海拔,0~20cm 土壤养分和  $\text{CaCO}_3$  含量,土壤养分包括土壤有机质,全 N、P、K 和速效 N、P、K;生长季根系层(60~80cm)土壤水分含量(2003 和 2005 年分别为 8 月 28 日和 9 月 10 日测定值)。2003 年土壤水分变异量<sup>[13]</sup>(生长季(5~9 月份)和非生长季(12 月份)实测土壤含水量的标准差)。坡向按正阳坡为 0°,正阴坡为 180°,其它根据实测值大小按样地接受日照时间长短和光强大小重新赋值。

生态上演替速度有两种表示方法:一为从演替初始阶段到演替顶级阶段所需要的时间,二为演替的某个阶段群落结构的变化速度<sup>[14]</sup>。第 1 种方法,按照 Clements 的传统演替理论,演替表现为趋同的话需要确定区域气候演替顶级;如果演替并不趋同,那么至少要求研究区域内有未经破坏的原生植被作为参照,在原生植被被破坏的情况下确定气候演替顶级将是一个漫长的时间过程,因此演替速度的研究多采用第 2 种方法。根据演替过程中种的增加或减少特性或演替形式,第 2 种方法主要有<sup>[5,15~17]</sup>:(1)种的演替特性主要表现为种的周转的话,计算连续几年群落种的周转速率指数如 Sorensen's 指数;(2)反之演替主要表现为自行演替(auto succession)<sup>[18]</sup>或类似人口统计学性质的数量演替(demographic succession)的话<sup>[19]</sup>,则计算群落间距离系数。第 2 种比较适合黄土区群落演替速率的研究,因为群落演替主要表现为种多度的变化,然后才是种的周转<sup>[20]</sup>。

演替速度的分析:首先使用 Bray-curtis 群落距离指数,分别计算 2003 年和 2005 年各演替阶段群落与演替早期群落间的距离系数(撂荒 2a 和 4a);考虑到立地和初始条件对演替的影响,再加上因 DCCA 排序第一轴与撂荒年限相关极显著,因此同时计算了各群落在 DCCA 排序第一轴上与演替早期群落的欧氏距离。然后以撂荒年限为自变量,群落距离系数为因变量进行拟合,拟合曲线的斜率即为演替速度。然后计算同一撂荒年限样地在 2003 年和 2005 年的群落距离系数,距离系数越大说明群落结构在 2a 当中的变化越明显,演替速度也就越快。

传统的演替趋同、趋异性是指演替的最终方向<sup>[21]</sup>,也有指演替过程中轨迹的不同的<sup>[22]</sup>。可通过排序图沿排序图轴向或撂荒年限方向直观的看出,或者通过比较各演替阶段群落距离系数大小确定,本文计算了 1~5、6~10、...、26~30a 和 >31a 的分组群落平均 Bray-curtis 值<sup>[23]</sup>。

使用国际通用软件 CANOCO 4.5 进行 DCCA 排序分析,其它数据处理使用 DPS 数据处理系统<sup>[24]</sup>和 EXCEL 电子表格软件,作图使用 ORIGIN 7.5。

## 2 结果与分析

### 2.1 撂荒群落的排序演替规律

2003 和 2005 两年的 DCCA 排序图大体有相似的规律(图 1),2003 年的排序图中第一、二轴可以解释环境变异的 46.2% ( $P < 0.01$ , Monte Carlo 测验)和 30.5%,2005 年的第一、二轴可以解释 38.7% ( $P < 0.01$ , Monte Carlo 测验)和 22.9%。代表各环境因子的矢量线以撂荒年限、海拔、土壤水分含量及变异量、有机质、全氮和速效氮、速效磷等较长,说明这几个环境因子与植物群落的分布关系密切。相反坡度、坡向等矢量线较短,对植物群落分布影响较小。上述几个环境因子中,撂荒年限、有机质、全氮和土壤水分含量等与第一轴夹角较小,此外 2003 年的样地排序中速效磷、土壤水分变异量与第一轴夹角也较小,2005 年排序图中速效氮与第一轴夹角也较小(图 1、表 1);海拔与第二轴夹角较小(表 2),速效磷与 2005 年 DCCA 排序第二轴夹角也较小,在 2003 年第二轴主要代表了海拔、坡向、土壤水分含量与变异量,2005 年第二轴主要代表了海拔高度与速效磷含量。

从排序图各环境变量间夹角可以间接的看出,随着撂荒年限的增加,土壤水分含量减少,变异量增加。土壤养分方面,除速效磷呈减少趋势外,土壤有机质,全 N、P、K,速效 N、K 都有增加的趋势,这与作者之前的分析结果一致<sup>[13,25]</sup>。至于 2003 年排序图中速效磷与撂荒年限接近直角的结果,是因为在排序中首先考虑的是种、样地与环境的关系,而不是变量之间的关系,再者 2003 年排序图中速效磷对较小。

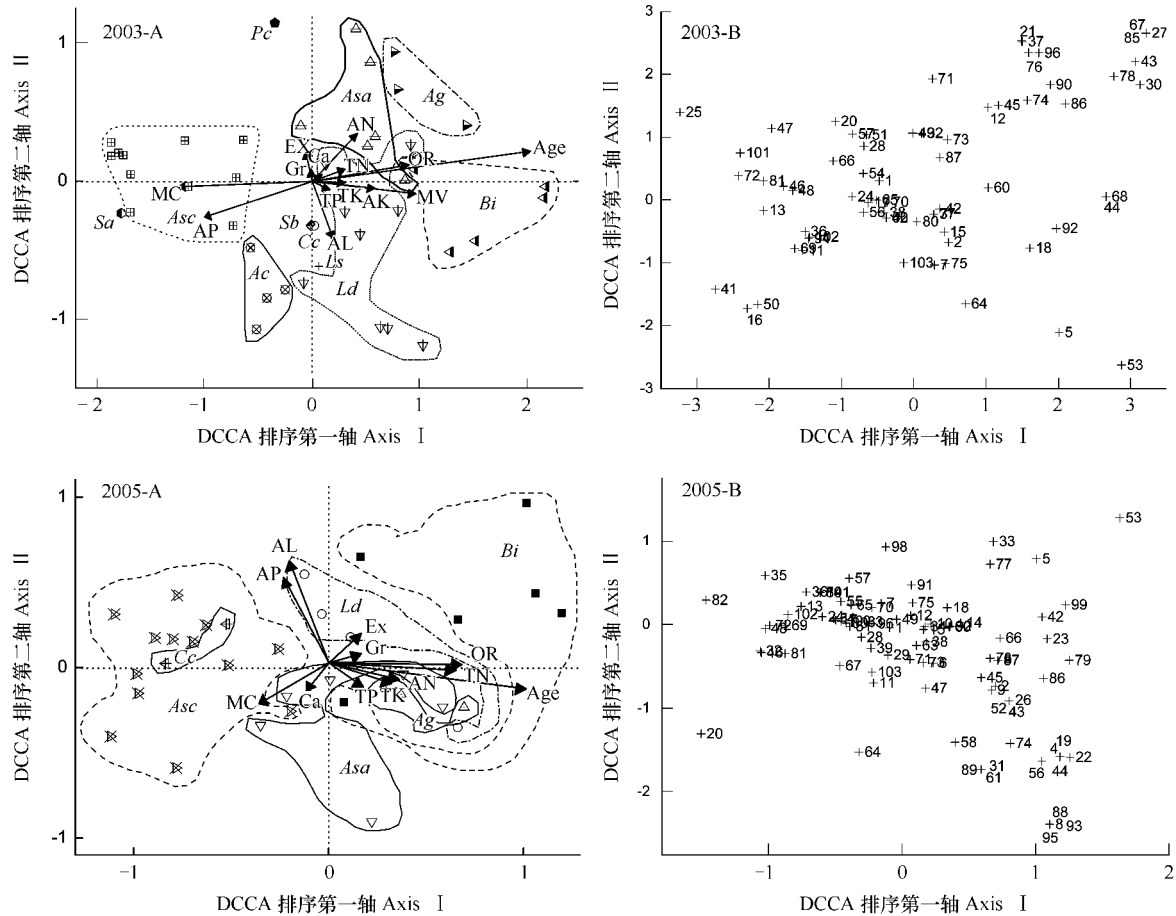


图1 2003 和 2005 年撂荒群落 DCCA 样地-环境二元排序图和种排序图

Fig. 1 Sites-environment biplot for first and second DCCA axes of old-field communities that sampled in 2003 and 2005

因三元排序图中种和样地有部分重叠,为使图清晰,将三元排序图分为种-环境二元排序图(2003-A 和 2005-A)和种排序图(2003-B 和 2005-B);图中环境变量用带箭头的向量表示,优势种相同的群落用不同线条划出,以示区别;箭头代表环境变量,用粗体字表示,斜体字表示优势种(中文名与英文简称如下:猪毛蒿 *Asc*、苣荬菜 *Sa*、芦苇 *Pc*、铁杆蒿 *Asa*、长芒草 *Sb*、芨蒿 *Ag*、达乌里胡枝子 *Ld*、冰草 *Ac*、白羊草 *Bi*、中华隐子草 *Cc* 和野亚麻 *Ls*);MC、MV、AL、TN、AN、TP、AP、TK、AK、Ca、EX、OR、GR 和 Age 分别表示土壤含水量、土壤水分变异性、海拔、全氮、速效氮、全磷、速效磷、全钾、速效钾、碳酸钙、坡向、有机质、坡度和撂荒年限 Environmental variables were represented by arrow and denoted by abbreviated bold fonts; MC = soil moisture content, MV = coefficient of soil moisture variation, Al = altitude, TN = total nitrogen, AN = available nitrogen, TP = total phosphorous, AP = available phosphorous, TK = total kalium, AK = available kalium, Ca = calcium, EX = slope exposure, OR = organic matter, GR = slope gradient, Age = age of fields being abandoned; Points of the same dominated species are represented by different symbols and encircled for easy interpretation (*Sa* = *Sonchus arvensis*, *Asc* = *Artemisia scoparia*, *Ac* = *Agropyron cristatum*, *Pc* = *Phragmites communis*, *Sb* = *Stipa bungeana*, *Cc* = *Cleistogenes chinensis*, *Ld* = *Lespedeza dahurica*, *Asa* = *Artemisia sacrorum*, *Ag* = *Artemisia giraldii*, *Bi* = *Bothriochloa ischaemum*, *Ls* = *Linum stelleroides*)

排序图显示了各样地群落与环境因子的关系,从图中可以看到,演替早期群落分布于 DCCA 排序第一轴左侧,群落分布较为集中,而演替后期群落分布于 DCCA 排序第一轴右侧,2003 年排序图中演替中期环境因子对群落分异影响明显。演替早期群落其土壤水分含量和速效磷含量较高,演替后期群落土壤有机质、全氮和硝态氮、铵态氮含量都较高,因而位于 DCCA 排序轴右方;达乌里胡枝子群落撂荒时间较长,处于演替后期,主要分布于阳坡,因而分布于排序轴右下方(2003 年)或右上方(2005 年);白羊草群落撂荒时间同样较长,同样主要分布于阳坡;而铁杆蒿与芨蒿群落演替阶段属于中后期,倾向分布于阴坡或半阴坡。

从种的排序来看(图 1,参见表 2),环境分异较为明显的种主要有点地梅、华蒲公英、大果鹤虱、橡胶草、狗娃花、黄花蒿、苦苣、早开堇菜、甘草、披针叶黄华、白刺花、白羊草、鸡峰黄芪、沙棘、野亚麻、达乌里胡枝子、

茜草、旋复花、细叶鸦葱、珍珠透骨草、狭叶艾蒿、野大豆、糙隐子草、阴行草、硬皮葱、列当、大叶章、鹅观草、细叶远志、火绒草、翻白委陵菜、大火草、狗牙根和硬质早熟禾等。其中点地梅、华蒲公英、大果鹤虱、橡胶草、狗娃花、黄花蒿和苦苣等对水分要求相对较高、属于演替早期种；披针叶黄华、早开堇菜和甘草属于演替中期种，其中早开堇菜和甘草主要生长于海拔和速效磷含量相对较高的地方；披针叶黄华、毛茛、白刺花、白羊草、鸡峰黄芪、沙棘、野亚麻、达乌里胡枝子、茜草、旋复花、细叶鸦葱、珍珠透骨草、狭叶艾蒿、野大豆、糙隐子草、阴行草、硬皮葱、列当、大叶章、鹅观草、细叶远志、火绒草、翻白委陵菜、大火草、狗牙根和硬质早熟禾等则为演替后期种，其中白刺花和白羊草生长地土壤水分含量较低，相对耐旱；而野大豆、糙隐子草、阴行草和硬皮葱则在阴坡、海拔相对较低的地点生长相对较多。

表 1 DCCA 排序第一、二轴与各环境变量相关性 (Monte Carlo 检验)

Table 1 Correlation of environmental variables with DCCA species axis I and II

| 环境变量                           | 2003       |             | 2005       |             |
|--------------------------------|------------|-------------|------------|-------------|
|                                | 第一轴 Axis I | 第二轴 Axis II | 第一轴 Axis I | 第二轴 Axis II |
| 撂荒年限 Age of being abandoned    | 0.755 **   | 0.225       | 0.650 **   | 0.006       |
| 坡度 Slope gradient              | 0.009      | 0.072       | 0.1110     | -0.049      |
| 海拔 Altitude                    | 0.097      | 0.314 **    | -0.100     | -0.399 **   |
| 坡向 Slope exposure              | -0.035     | -0.173      | 0.116      | 0.135       |
| 土壤水分含量 Soil moisture content   | -0.764 **  | -0.080      | -0.244 *   | -0.207      |
| 土壤水分变异量 Soil moisture variance | 0.593 **   | -0.034      | -          | -           |
| 有机质 Soil organic matter        | 0.571 **   | 0.136       | 0.443 **   | 0.055       |
| 全氮 Total nitrogen              | 0.555 **   | 0.112       | 0.424 **   | 0.033       |
| 速效氮 Available nitrogen         | 0.267 *    | 0.293 *     | 0.228 *    | 0.039       |
| 全磷 Total phosphorus            | 0.100      | -0.0419     | 0.108      | -0.089      |
| 速效磷 Available phosphorus       | -0.623 **  | -0.2457 *   | -0.122     | 0.330 *     |
| 全钾 Total Potassium             | 0.185      | 0.006       | 0.201      | -0.054      |
| 速效钾 Available Potassium        | 0.359 **   | -0.0166     | 0.418 **   | 0.028       |
| 碳酸钙 Calcium carbonate          | -0.0579    | 0.041       | -0.107     | -0.078      |

\* :  $P < 0.05$ , \*\* :  $P < 0.01$

## 2.2 撂荒演替速度

图 2 为各撂荒年限样地与撂荒早期样地间的 Bray-curtis 距离和 DCCA 排序第一轴上的欧氏距离指数。如果一个样地群落与早期撂荒群落距离系数越大,说明其群落结构相对撂荒早期群落来说变化越明显,也就是说其演替越快。将上述距离指数作为因变量,撂荒年限为自变量进行曲线拟合,其曲线形式符合指数型渐近线(经卡方检验,显著水平全部小于 0.05),其切线即为撂荒演替速度。2003 年的拟合曲线表明当撂荒 10a (Bray-curtis 距离)或 15a 左右(DCCA 排序第一轴上的距离)及以上时,其与撂荒 2a 的样地群落结构差异差别基本相同;而 2005 年的拟合曲线说明,当撂荒 16a (Bray-curtis 距离)或 25a 左右(DCCA 排序第一轴上的距离)时,其与撂荒 4a 的样地群落结构差异基本相同。可见当以不同撂荒年限样地作为对比参照时,演替速度是有所差别的。总的来说,图 2 表明撂荒演替速度是越来越慢的。

为了验证这一结论,对 2003 年和 2005 年共同的调查样地计算了 Bray-curtis 距离指数(图 3),表明撂荒前 20a 左右演替速度越来越慢,之后又有加快的趋势。

## 2.3 撂荒演替过程中的趋同趋异性

从撂荒群落的排序图来看(图 2),在第一轴两侧(或垂直于撂荒年限的矢量箭头两侧),2003 年调查样地在撂荒早期和晚期较为集中,中期较为分散;而 2005 年调查样地在撂荒早期和晚期则较为分散,中期相对集中,两年结果并不一致,上述与图 4 的结果一致,即 2003 年调查群落在演替过程中表现为趋同性,而 2005 年表现为趋异性。说明演替过程中的趋同、趋异性与样地选择有关。

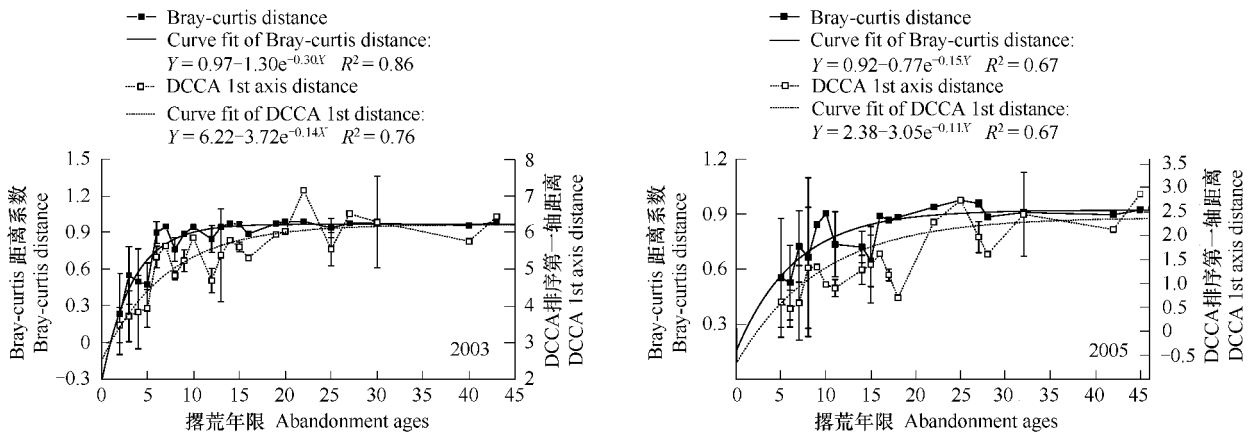


图2 撂荒后期与撂荒初期群落间 Bray-curtis 距离系数及 DCCA 排序第一轴上欧氏距离表示的撂荒演替速度

Fig. 2 Successional rate, calculated as: a) the difference of Bray-curtis distance between 2nd and subsequent years (the solid line and square); b) the difference between 2nd year DCCA scores for the 2nd axis and subsequent years (the dashed line and open square)

图中误差线为 2 块及以上同一撂荒年限群落与撂荒前期群落间的标准误 The fitted asymptote of Bray-curtis and DCCA 1st are denoted by solid and dashed line respectively; The error bars between 2nd and subsequent with the same abandonment ages are also displayed

### 3 结论与讨论

(1) 对撂荒群落影响较大的环境因子主要有:撂荒年限、海拔、土壤水分含量及变异性、有机质、全氮和速效氮、速效磷等。坡度、坡向等,对植物群落结构与分布状况影响较小。在植被演替过程中土壤水分含量有减少的趋势,而土壤水分波动状况则因生物量的增加而消耗较多,表现为土壤水分的年内波动越来越剧烈。土壤养分含量变化方面,排序图的结果也与以前的结果基本一致<sup>[25]</sup>:即除速效磷外,土壤有机质、全氮、速效氮、全磷、全钾和速效钾呈增加趋势。

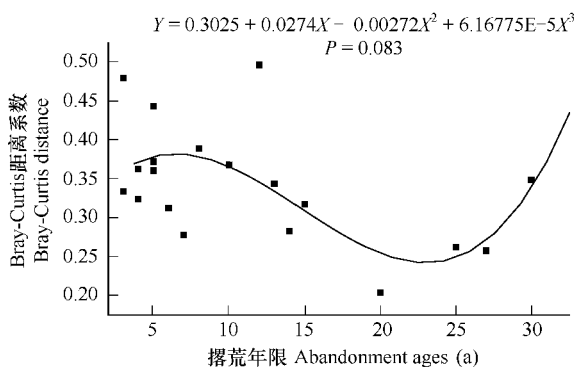


图3 同一撂荒群落 2003 年和 2005 年 Bray-curtis 距离表示的撂荒演替速度

Fig. 3 Successional rate, denoted by Bray-curtis distance of 2003 and 2005 of the same investigation sites

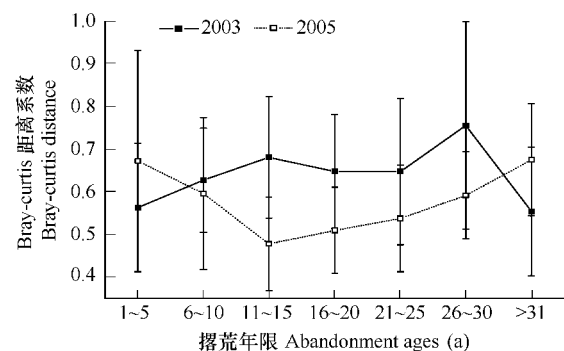


图4 演替趋同或趋异性

Fig. 4 Successional convergence or divergence calculated as the dissimilarity between plots of the grouped abandonment ages using Bray-curtis distance as a dissimilarity index  
Mean  $\pm$  standard error are also displayed

一些研究结果表明,土壤水分和养分对植物个体生长、群落分布及其动态都有影响,如一些热带植物的分布和养分的获得密切正相关<sup>[26]</sup>。从 DCCA 分析来看,整个演替阶段对群落分异影响较大的主要是土壤水分、全氮和速效磷。但由于演替不同时期土壤水分、养分差别很大,因而演替不同阶段对群落结构形成的主导限制可能因子不同。演替前期氮营养是主要限制因子,而演替中后期主要是土壤水分和全磷含量的限制作用,这也与我们的分阶段分析结果一致<sup>[27, 28]</sup>。另外,一般认为氮素对演替早期种或先锋种的限制较演替后期种更严重。再者,随着演替的进行,土壤氮素含量有增加的趋势,在演替后期土壤氮素状况有所发改善;而土壤

水分和速效磷含量随着演替的进行有减少的趋势。因此在陕北黄土丘陵区对撂荒地或其它人为干扰严重的地段进行植被恢复重建时应注意早期施氮,会有助于增加演替前期群落生物量和植被盖度,有效防止水土流失。

(2) 撂荒群落演替速度方面,根据各撂荒群落与撂荒初期群落的 Bray-curtis 距离指数,和在 DCCA 排序第一轴上的欧氏距离指数,表明撂荒初期演替是比较快的,以后越来越慢,直至群落达到稳定状态,不再发生变化;而根据同一撂荒群落不同调查年份间的距离指数,即其群落结构的变化程度来看,撂荒前 20 年左右,演替是逐渐变慢的,之后又有加快的趋势。很显然,这两种方法在关于撂荒后期演替速度方面得出的结论是矛盾的,产生这种矛盾的原因在于:①第 1 种方法主要针对的是自行演替 (autosuccession)<sup>[18]</sup> 这种演替形式,或称为类似人口统计学性质的演替 (demographic succession)<sup>[19]</sup>。这种演替主要表现为在演替过程中发生的主要是物种多度的变化而不是种的更替。本文中用到的两个群落距离指数,处理的数据都是群落种多度的数据,而不是群落种的有、无数据,因此在两个 (及以上) 群落主要植物种多度与第 3 个群落主要种多度差别都较大,甚至是有和无的区别时,那么这两个 (及以上) 群落与第 3 个群落的距离指数差别是不会太大的。本研究中,演替后期群落与演替前期群落 (即 2003 和 2005 年调查样地中撂荒 2a 或 4a 的群落) 距离指数基本相同即缘于此;②从这两演替速度的表示方法本身来看,前一种在演替前期群落的选择上具有人为性,也容易受撂荒初始条件的影响,在数理统计上不够严谨。本文中,尽管撂荒最短的样地只有一个,但还是用了两年的数据来说明这一问题。后一种演替速度表示方法是对不同撂荒年限多种样地的比较,结果也更为可信。

在极端环境条件下,植被的恢复主要取决于气候驱动和群落的自我修复机制<sup>[29]</sup>,对植物来说主要是其适应策略的作用,其中起决定性的可能也是那么有限的几种策略<sup>[30,31]</sup>,如在极端干旱或寒冷条件下,能够存活并且繁殖的可能是最抗旱或耐寒的植物。极端条件下发生的演替是一个气候顶级植物或适应性强的植物逐渐定居的过程,期间并不发生种间因繁殖策略,生长、生活型差异和竞争等原因引起的更替现象。从自行演替 (autosuccession) 这种演替形式到种的更替这种演替形式,中间有一些过渡类型。如 Muller<sup>[18]</sup> 就根据演替或种的定居是否具有特定序列,把自行演替划分为选择性的 (selective) 和非选择性的 (non-selective) 两种形式。陕北黄土丘陵区的撂荒演替为选择性的自行演替到种的更替两种演替形式的过渡类型,也就是说从一种群落演替到另一群落时,主要表现为种多度的变化,其次才表现为种的更替,但却可能有不同的演替轨迹。因为在陕北黄土丘陵区的撂荒演替中,演替序列受到多种因素和植物繁殖、适应、竞争策略的影响,并不是固定不变的,如周围繁殖体的入侵压力、立地和初始条件、繁殖和适应策略、抗旱性等;另外在演替过程也有种的更替现象,特别是演替前、中期的次要种和伴生种 (如地锦、直茎点地梅和老鹳草等) 在演替后期是消失了的,演替前期优势种 (如猪毛蒿、狗尾草等) 在后期也不再存在,尽管其存在时间比次要种和伴生种时间要长些<sup>[11,20]</sup>。

现有关于演替速度的研究方面,有学者认为从初期到顶级越来越慢的<sup>[5, 32, 33]</sup>,也有认为种的更替速度是恒定的<sup>[34]</sup>,或演替速度应是非单调降低<sup>[14]</sup>或是循环往复的<sup>[17]</sup>。根据本文研究结果,初期演替速度较快,以后越来越慢,直至群落达到一个阶段稳定状态,之后又有加快的趋势。考察发现,演替加快阶段灌木开始入侵草本群落,草本群落有演替为灌木群落趋势,另外,在演替过程中植物的生活型变化是从 1 年生到多年生,从草本、灌木到乔木,即演替过程中群落组成种的生活史越来越长,植物种从定居、繁殖和更新所用时间也是越来越长,因而早期植被的变化是最活跃的,后期则相对稳定。据此,提出一个分阶段循环式演替速度假想模型 (图 5): 认为植被演替从总体上讲是由快变慢的,是分

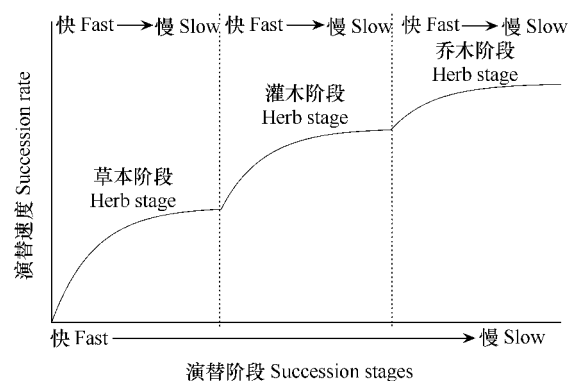


图 5 分阶段循环往复式植被次生演替假想理论模型

Fig. 5 An multi-stages cyclic theoretical model of secondary succession rate

阶段循环往复式前进的,在每一个阶段初期演替速度都较快,然后越来越慢,直至达到阶段演替稳定状态<sup>[35]</sup>,这种稳定状态持续一段时间后,由于群落中更高一级生长、生活型植物或处于演替后期优势植物的入侵,这种稳定状态被打破,演替进入下一阶段。经过几个这种分阶段循环式的演替,群落最后与当地气候、土壤或立地条件达成平衡,进入气候顶级稳定状态或其它偏途演替顶级。如果区域气候顶级植被为乔林群落的话,演替大体可以分为草本阶段、灌木阶段和乔木阶段,每个阶段都是从快到慢,最后达到稳定状态。根据生活型在演替阶段上出现的先后顺序,还有杂类草阶段、禾草阶段和多年生草本阶段等,具体到某一优势种群落,有猪毛蒿、长芒草、铁杆蒿和达乌里胡枝子阶段等。在每个优势种群落演替阶段中,有该优势入侵阶段、大量定居阶段、定居-竞争阶段、竞争相持阶段,最后该优势种退居为次要种或伴生种,演替进入一下阶段。

(3) 本文演替趋同、趋异性是指在演替过程中群落间的分散或集中程度<sup>[22]</sup>,即群落在演替轨迹上的差别。根据排序图和分组群落间距离指数,各撂荒群落调查样地在 2003 年和 2005 年的趋同、趋异性不尽相同,这可能主要与调查样地的具体立地条件的差异程度有关。因为现有演替研究在时间尺度上的局限性,多采用空间代替时间的方法,这就给演替的趋同、趋异性研究带来较大的复杂性。在已有研究中,演替趋同<sup>[36]</sup>、趋异<sup>[37]</sup>及混合类型<sup>[38]</sup>的都有报道,没有一个普遍一致的结论。可以设想,在时间尺度上,一个群落从其初期撂荒状态到气候顶级状态的地带性植被,在这中间会有许多选择性的演替轨迹或路径,越到后来可选择性的路径也就越多,到后期则又殊途同归,回归到演替顶级状态。这样来考察多个群落在演替过程中的分散或集中的话,显然应是初期和后期相对要集中些,而演替中期相对要分散些。2003 年的结果更合理,2005 年的结果可能因为缺少演替初期的群落状态或者因群落立地条件的差别而使得结果不太合理。

#### References:

- [ 1 ] Miles J. Vegetation succession: past and present perceptions. In: A. J. Gray, M. J. Crawley, and P. J. Edwards, Editors Colonization, succession and stability. Blackwell: Oxford, 1987. 1—29.
- [ 2 ] van der Maarel E. Vegetation dynamics: patterns in space and time, 1988. 77: 7—19.
- [ 3 ] Ter Braak C J F. Canocical correspondence analysis; a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology, 1986, 67: 1167—1179.
- [ 4 ] Pan D Y, Kong L S, Jin Q H. DCA, CCA and DCCA ordination analysis of salty meadow community in Hutubi, Xinjiang. Acta Ecologica Sinica, 1995, 19(2): 115—127.
- [ 5 ] Myser R W, Pickett S T A. A comparison of the rate of succession over 18 yr in 10 contrasting old fields. Ecology, 1994, 75: 387—392.
- [ 6 ] Bazzaz F A. Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population and Community Ecology Cambridge: Cambridge University Press. 1996.
- [ 7 ] Sarmiento L, Llamblí L D, Escalona A, Marquez N. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. Plant Ecology, 2003, 166: 63—74.
- [ 8 ] Odum E P. The strategy of ecosystem development. Science, 1969, 164: 262—270.
- [ 9 ] Horn H. The ecology of secondary succession. Annual Review of Ecology and Systematics, 1974, 5: 25—37.
- [ 10 ] 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.
- [ 11 ] Du F, Shan L, Liang Z S. Studies on Vegetation Succession of Abandoned Arable Land in Loess Hilly Regions of Northern Shaanxi Province—Analyses of Community-Composition and Structure. Acta Agrestia Sinica, 2005, 13(2): 140—153, 158.
- [ 12 ] Liu M Z, Jiang G M, Yu S L, et al. Dynamics of plant community traits during an 18-year natural restoration in the degraded sandy grassland of Hunshandak Sand land. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(8): 1731—1737.
- [ 13 ] Du F, Liang Z S, Shan L, et al. Effects of old-fields successional revegetation on soil moisture in hilly Loess Region of Northern Shaanxi. Journal of Natural Resources, 2005, 20(5): 33—37.
- [ 14 ] Prach K. On the rate of succession. Oikos, 1993, 66: 343—346.
- [ 15 ] Pickett S T A. Population patterns through twenty years of old-field succession. 1982. 45—59.
- [ 16 ] Prach K. On the rate of succession. 1993. 343—346.
- [ 17 ] Donnegan J A, Rebertus A J. Rates and mechanisms of subalpine forest succession along an environmental gradient. Ecology, 1999, 80: 1370

—1384.

- [18] Muller C H. Plant succession in Arctic heath and tundra in northern Scandinavia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1952, 79: 296—309.
- [19] Urbanska K M. Restoration ecology of alpine and arctic areas: are the classical concepts of niche and succession directly applicable? *Opera Botanica*, 1997, 132: 189—200.
- [20] Du F, Shao H B, Shan L, Liang Z S, Shao M A. Secondary succession and its effects on soil moisture and nutrition in abandoned old-fields of hilly region of Loess Plateau, China. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2007, 58: 278—285.
- [21] Clements F E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington D C: Carnegie Institute Publication, 1916. 512.
- [22] Marcel Rejmanek J L. Convergence or divergence: what should we expect from vegetation succession? *Oikos*, 1991, 62(2): 261—264.
- [23] Christensen N L, Peet R K. Convergence during secondary forest succession, 1984. 25—36.
- [24] Tang Q Y, Feng M G. DPS Data processing system: Experimental design, statistical analysis, and data mining. Beijing: Science Press, 2007.
- [25] Du, F, Liang Z S, Xu X X, Shan L, and Zhang X C, The community biomass of abandoned farmland and its effects on soil nutrition in the Loess Hilly Region of Northern Shaanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 1673—1684.
- [26] Veenendaal E M, Swaine M D, Techa R T, Walsh M F, Abebrese I K, Owusu-Afriyie K. Responses of west African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. 1996. 501—511.
- [27] Guo Z H, Ma L H, Du F, Laing Z S. Community heterogeneity of early abandoned arable land in Loess Hilly Region of Northern Shaanxi Province. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2007, 27(3): 6—12
- [28] Du F, Liang Z S, Xu X X, Shan L, Zhang X C. Studies on community heterogeneity in mid-stage succession of abandoned arable land in Loess hilly region of the northern of Shanxi Province. *Acta Prataculture Sinica*, 2007, 16(5): 40—47.
- [29] Zhao H L, Su Y Z, Zhou R L. Restoration mechanism of degraded vegetation in sandy areas of Northern China. *Journal of Desert Research*, 26(3): 323—328.
- [30] MacMahon J. Successional processes: Comparisons among biomes with special reference to probable roles of and influences on animals. in D. C. West, H. H. Shugart, and D. B. Botkin, Editors *Forest Succession: Concepts and Applications*. Springer-Verlag: New York, 277—304.
- [31] Svoboda J, Henry G H R. Succession in marginal arctic environments. *Arctic and Alpine Research*, 1987, 19: 373—384.
- [32] Shugart H H, Hett J M. Succession: similarities of species turn-over rates. *Science*, 1973, 180: 1379—1381.
- [33] Armesto J J, Pickett S T A, McDonnell M J. Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion. In: J. Kolasa and S. T. A. Pickett, Editors *Ecological Heterogeneity*. Ecological Studies 86. Springer-Verlag: Newyork, 1991. 256—269.
- [34] Brown V K, Southwood T R E. Secondary succession: patterns and strategies. In: A. J. Gray, M. J. Crawley, and P. J. Edwards, Editors *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell Scientific Publications: Oxford, 1987. 315—338.
- [35] Zhang J Y, Zhao H L. Review on the study of vegetation stability. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(4): 42—48
- [36] Prach K. Succession of vegetation in abandoned fields in Finland. *Annales Botanici Fennici*, 1985, 22: 307—314.
- [37] Pineda F D, Nicolas J P, Rou A, Galiano E F. Ecological succession in oligotrophic pastures of central Spain. *Plant Ecology*, 1981, 44(3): 165—176.
- [38] Inouye R S, Tilman D. Convergence and divergence of old field plant communities along experimental nitrogen gradients. *Ecology*, 1988, 69: 995—1004.

#### 参考文献:

- [4] 潘代远, 孔令韶, 金启宏. 新疆呼图壁盐化草甸群落的 DCA, CCA 及 DCCA 分析. *植物生态学报*, 1995, 19(2): 115—127.
- [10] 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.
- [11] 杜峰, 山仑, 梁宗锁. 陕北黄土丘陵区撂荒演替研究-群落组成与结构分析. *草地学报*, 2005, 13(2): 140—143, 158.
- [12] 刘美珍, 蒋高明, 于顺利, 李永庚, 高雷明, 牛书丽, 姜闯道, 彭羽. 浑善达克退化沙地恢复演替 18 年中植物群落动态变化. *生态学报*, 2004, 24(8): 1731—1737.
- [13] 杜峰, 梁宗锁, 山仑, 谭勇. 陕北黄土丘陵区撂荒演替过程中的土壤水分效应. *自然资源学报*, 2005, 20(5): 33—37.
- [25] 杜峰, 梁宗锁, 徐学选, 山仑, 张兴昌. 陕北黄土丘陵区撂荒草地群落生物量及植被土壤养分效应. *生态学报*, 2007, 27(5): 1673—1684.
- [27] 郭朝晖, 马来换, 杜峰, 梁宗锁. 陕北黄土丘陵区撂荒演替前期群落异质性研究. *水土保持通报*, 2007, 27(3): 6—12.
- [28] 杜峰, 梁宗锁, 徐学选, 山仑, 张兴昌. 陕北黄土丘陵区撂荒演替中期群落比较异质性研究. *草业学报*, 2007, 16(5): 40—47.
- [29] 赵哈林, 苏永中, 周瑞莲. 我国北方沙区退化植被的恢复机理. *中国沙漠*, 2006, 26(3): 323—328.
- [35] 张继义, 赵哈林. 植被(植物群落)稳定性研究评述. *生态学杂志*, 2003, 22(4): 42—48.

表 2 种排序图中序号、中文名及拉丁名对应一览表

Table 2 The correspondence plants in the species ordination plot

| 序号<br>No | 中文名<br>Chinese name | 种名<br>Science name                  | 序号<br>No | 中文名<br>Chinese name | 种名<br>Science name                 |
|----------|---------------------|-------------------------------------|----------|---------------------|------------------------------------|
| 1        | 阿尔泰狗娃花              | <i>Heteropappus altaicus</i>        | 53       | 白刺花                 | <i>Sophora viciifolia</i>          |
| 2        | 白草                  | <i>Pennisetum flaccidum</i>         | 54       | 老鹳草                 | <i>Geranium wilfordii</i>          |
| 3        | 白花草木樨               | <i>Melilotus albus</i>              | 55       | 老芒麦                 | <i>Elymus sibiricus</i>            |
| 4        | 白头翁                 | <i>Pulsatilla chinensis</i>         | 56       | 列当                  | <i>Orobanche coerulescens</i>      |
| 5        | 白羊草                 | <i>Bothriochloa ischaemum</i>       | 57       | 芦苇                  | <i>Phragmites communis</i>         |
| 6        | 抱茎苦卖菜               | <i>Ixeris sonchifolia</i>           | 58       | 毛茛                  | <i>Ranunculus japonicus</i>        |
| 7        | 冰草                  | <i>Agropyron cristatum</i>          | 59       | 糜子                  | <i>Panicum miliaceum</i>           |
| 8        | 糙隐子草                | <i>Cleistogenes squarrosa</i>       | 60       | 米口袋                 | <i>Gueldenstaedtia multiflora</i>  |
| 9        | 草地风毛菊               | <i>Saussurea amara</i>              | 61       | 南牡蒿                 | <i>Artemisia eriopoda</i>          |
| 10       | 草地早熟禾               | <i>Poa pratensis</i>                | 62       | 牛皮消                 | <i>Cynanchum auriculatum</i>       |
| 11       | 草麻黄                 | <i>Ephedra sinica</i>               | 63       | 披碱草                 | <i>Elymus dahuricus</i>            |
| 12       | 草木樨状黄芩              | <i>Astragalus melilotoides</i>      | 64       | 披针叶黄芩               | <i>Thermopsis lanceolata</i>       |
| 13       | 叉枝鸦葱                | <i>Scorzonera divaricata</i>        | 65       | 蒲公英                 | <i>Taraxacum mongolicum</i>        |
| 14       | 柴胡                  | <i>Bupleurum chinensis</i>          | 66       | 祁洲漏芦                | <i>Rhaponticum uniflorum</i>       |
| 15       | 长芒草                 | <i>Stipa bungeana</i>               | 67       | 茜草                  | <i>Rubia cordifolia</i>            |
| 16       | 黄花蒿                 | <i>Artemisia annual</i>             | 68       | 沙棘                  | <i>Hippophae rhamnoides</i>        |
| 17       | 刺儿菜                 | <i>Cephalanoplos segetum</i>        | 69       | 沙蓬                  | <i>Argiophyllum arenarium</i>      |
| 18       | 达乌里胡枝子              | <i>Lespedeza dahurica</i>           | 70       | 山苦卖                 | <i>Ixeris chinensis</i>            |
| 19       | 达乌里龙胆               | <i>Centiana dahurica</i>            | 71       | 山野豌豆                | <i>Vicia amoena</i>                |
| 20       | 大果鹤虱                | <i>Cynoglossum divaricatum</i>      | 72       | 田旋花                 | <i>Convolvulus arvensis</i>        |
| 21       | 大火草                 | <i>Anemone tomentosa</i>            | 73       | 铁杆蒿                 | <i>Artemisia sacrorum</i>          |
| 22       | 大叶章                 | <i>Deyeuxia langsdorffii</i>        | 74       | 萎陵菜                 | <i>Potentilla chinensis</i>        |
| 23       | 大针茅                 | <i>Stipa grandis</i>                | 75       | 无芒隐子草               | <i>Cleistogenes songorica</i>      |
| 24       | 地锦                  | <i>Euphorbia humifusa</i>           | 76       | 细叶艾蒿                | <i>Artemisia lavandulaefolia</i>   |
| 25       | 点地梅                 | <i>Androsace umbellata</i>          | 77       | 细叶鸦葱                | <i>Scorzonera albicaulis</i>       |
| 26       | 多花胡枝子               | <i>Lespedeza floribunda</i>         | 78       | 细叶远志                | <i>Polygala tenuifolia</i>         |
| 27       | 鹅观草                 | <i>Roegneria kamoji</i>             | 79       | 狭叶艾蒿                | <i>Artemisia lavandulaefolia</i>   |
| 28       | 二列萎陵菜               | <i>Potentilla bifurca</i>           | 80       | 狭叶米口袋               | <i>Gueldenstaedtia stenophylla</i> |
| 29       | 二色棘豆                | <i>Oxytropis bicolor</i>            | 81       | 香青兰                 | <i>Dracocephalum moldavica</i>     |
| 30       | 翻白萎陵菜               | <i>Potentilla discolor</i>          | 82       | 橡胶草                 | <i>Taraxacum kok-saghyz</i>        |
| 31       | 防风                  | <i>Saposhnikovia divaricata</i>     | 83       | 小花棘豆                | <i>Oxytropis glabra</i>            |
| 32       | 风毛菊                 | <i>Saussurea japonica</i>           | 84       | 小画眉                 | <i>Eragrostis poaeoides</i>        |
| 33       | 甘草                  | <i>Glycyrrhiza uralensis</i>        | 85       | 旋复花                 | <i>Inula japonica</i>              |
| 34       | 杠柳                  | <i>Peripicca sepium</i>             | 86       | 鸦葱                  | <i>Scorzonera ruprechtiana</i>     |
| 35       | 狗娃花                 | <i>Heteropappus hispidus</i>        | 87       | 野葱                  | <i>Allium chrysanthum</i>          |
| 36       | 狗尾草                 | <i>Setaria viridis</i>              | 88       | 野大豆                 | <i>Glycine soja</i>                |
| 37       | 狗牙根                 | <i>Cynodon dactylon</i>             | 89       | 野枸杞                 | <i>Lycium var. chinense</i>        |
| 38       | 灌木铁线莲               | <i>Clematis fruticosa</i>           | 90       | 野韭                  | <i>Allium ramosum</i>              |
| 39       | 鬼针草                 | <i>Bidens bipinnata</i>             | 91       | 野棉花                 | <i>Anemone vitifolia</i>           |
| 40       | 鹤虱子                 | <i>Lappula echinata</i>             | 92       | 野亚麻                 | <i>Linum stelleroides</i>          |
| 41       | 华蒲公英                | <i>Taraxacum sinicum</i>            | 93       | 阴行草                 | <i>Siphonostegia chinensis</i>     |
| 42       | 黄芩                  | <i>Scutellaria baicalensis</i>      | 94       | 茵陈蒿                 | <i>Artemisia capillaris</i>        |
| 43       | 火绒草                 | <i>Leontopodium leontopodioides</i> | 95       | 硬皮葱                 | <i>Allium ledebourianum</i>        |
| 44       | 鸡峰黄芩                | <i>Astragalus kifonsanicus</i>      | 96       | 硬质早熟禾               | <i>Poa sphondylodes</i>            |
| 45       | 茭蒿                  | <i>Artemisia giraldii</i>           | 97       | 远志                  | <i>Polygala sibirica</i>           |
| 46       | 角蒿                  | <i>Incarvillea sinensis</i>         | 98       | 早开堇菜                | <i>Viola prioantha</i>             |
| 47       | 堇菜                  | <i>Viola verecunda</i>              | 99       | 珍珠透骨草               | <i>Speranskia tuberculata</i>      |
| 48       | 苣荬菜                 | <i>Sonchus arvensis</i>             | 100      | 中华隐子草               | <i>Cleistogenes chinensis</i>      |
| 49       | 杠柳                  | <i>Peripicca sepium</i>             | 101      | 猪毛菜                 | <i>Salsola collina</i>             |
| 50       | 苦苣                  | <i>Sonchus oleraceus</i>            | 102      | 猪毛蒿                 | <i>Artemisia scoparia</i>          |
| 51       | 苦卖菜                 | <i>Sonchus arvensis</i>             | 103      | 紫花地丁                | <i>Viola philippica</i>            |
| 52       | 本氏猪殃殃               | <i>Galium bungei</i>                |          |                     |                                    |

表中粗体字为排序图中 2003 和 2005 年共有种 the bold fonts show the common species of 2003 and 2005