

陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释

王世雄, 王孝安*, 李国庆, 郭 华, 朱志红

(陕西师范大学 生命科学学院, 陕西 西安 710062)

摘要:采用空间代替时间的方法研究了黄土高原子午岭植物群落自然演替过程中不同层 α 物种多样性的变化规律, 并通过 CCA 分析了物种多样性与环境间的关系。结果表明: (1) 随演替的进展, 草本层物种丰富度、均匀度及物种多样性均逐渐降低 ($P < 0.05$); 灌木层物种的丰富度与物种多样性均呈现相似的“J”形变化趋势, 而均匀度 (虎榛子 (*Ostryopsis davidiana*) 群落除外) 差异不显著 ($P > 0.05$); 乔木层物种丰富度、均匀度以及物种多样性差异均不显著 ($P > 0.05$); 群落总体物种丰富度随演替进展呈现明显的单峰模型, 与中期物种丰富度假说一致。 (2) 林冠郁闭度是影响草本层和灌木层物种组成的主要环境因子 ($P < 0.01$), 其次为土壤养分和坡位; 而坡位对乔木层物种组成的影响极显著 ($P < 0.01$), 这可能与乔木树种的更新差异有关。 (3) 群落演替是物种扩散和环境筛综作用的过程, 物种对演替过程中变化光照资源的响应差异可能是该区不同层物种多样性变化的主要原因。

关键词:黄土高原; 物种更替; 物种多样性; CCA; 光照资源; 中期物种丰富度假说

Species diversity and environmental interpretation in the process of community succession in the Ziwu Mountain of Shaanxi Province

WANG Shixiong, WANG Xiaolan*, LI Guoqing, GUO Hua, ZHU Zhihong

College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062 Shaanxi, China

Abstract: Successional patterns in species diversity indices each vegetation stratum on the Loess Plateau, Ziwu Mountain, northwest China, were studied using the method of substituting spatial difference for time change. Relationships between species diversity and environmental factors were also studied using Canonical Correspondence Analysis. The results indicated that: (1) Herb layer species richness, evenness and species diversity decreased gradually during community succession ($P < 0.05$); Shrub layer species diversity and richness showed a J-shaped trend, while evenness did not change significantly except in the *Ostryopsis davidiana* community ($P > 0.05$); Tree layer species richness, evenness and species diversity did not change significantly ($P > 0.05$); There was a significant hump-shaped pattern in species richness along the temporal gradient, which agrees with the intermediate species-richness hypothesis. (2) Canopy cover, the main factor correlated with species composition of both herb and shrub layers ($P < 0.01$), with soil nutrients and slope position having smaller effects. In contrast, slope position had a significant effect on tree layer species composition ($P < 0.01$), which might reflect recruitment differences. (3) Community succession in this area occurs due to species dispersal and environmental filtering. Changes in species diversity in the different layers were likely due to species' differential responses to changes in light availability during community succession.

Key Words: the Loess Plateau; species replacement; species diversity; CCA; light availability; intermediate species-richness hypothesis

基金项目:国家重点基础研究与发展规划(973)资助项目(2002CB111505)

收稿日期:2009-01-15; **修订日期:**2009-06-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangxa@snnu.edu.cn

自然界的植物群落是植物与环境相互作用的产物,任何一个植物群落都要经历一个从先锋阶段到相对稳定的顶极阶段的演替过程,这个过程伴随物种多样性的变化。一般地,随演替进展,群落结构及物种组成的复杂性逐渐增加,群落演替的这种动态变化格局反映了生态系统恢复过程中群落环境的变化和生物多样性对这种变化的响应过程^[1]。如何认识这些现象发生的规律、原因和机制?怎样尽快地使退化的生态系统恢复?已成为当今全球面临的特别紧迫的重要任务^[2]。

有关植物群落演替的概念和理论,一直是生态学理论的中心问题^[3],但大部分研究都集中在对不同演替阶段群落的物种组成、演替模型以及演替顶极理论方面,对演替过程中物种多样性变化的研究资料非常有限^[4]。关于群落演替过程中物种丰富度的变化格局,主要有两种假说:一种为经典学说,物种丰富度随演替逐渐增加,至演替后期时物种丰富度达最大^[5];另一种为中期物种丰富度假说,即演替进程中的物种丰富度呈单峰模型,演替中期物种丰富度最高^[6-7]。

实际上,植物群落是由不同层次、不同生态适应型的植物构成,正是这些不同层次、不同生态适应型的植物对环境因子响应程度的差异,导致了群落整体随环境梯度所表现出的分异格局。对于具体的植物群落,大的气候条件基本一致,群落生境的差异可能是形成物种多样性的主要原因^[8]。因此,揭示演替过程中环境对群落不同层次、不同生态适应型植物影响,是深入研究植物群落演替规律,解读群落演替与物种多样性间复杂关系的有效途径之一。

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^[9]。本文采用空间代替时间的方法,以黄土高原子午岭林区的 6 个主要自然演替群落为研究对象,通过多元分析方法,拟探讨:(1)随演替的进展,植物群落各层物种多样性的变化规律,进而验证中期物种丰富度假说;(2)分析各层物种组成以及物种多样性与环境因子的关系,探求演替过程中影响物种更替的主要环境因子。

1 研究区概况

子午岭林区位于黄土高原中部,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,是黄土高原森林植被覆盖率最大的林区之一,地理坐标为 108°27′—108°52′ E, 35°9′—35°33′ N,海拔高度 1200—1700 m,相对高差 200—400 m,东西宽约 40 km,南北长约 43 km,坡度一般在 25°左右,其地势特点是东北高西南低。本区的土壤特点是成土母质为风积黄土,土层深 50 cm 左右,结构疏松,机械组成多为中壤,富含钙质,pH 值 7—9;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。本区的气候特点属暖温带半湿润地区,年均气温 7.4—8.5 °C,极端最高气温 36.7 °C,极端最低气温 -27.7 °C,≥10 °C 的年活动积温 2700 °C。无霜期 140—160 d,晚霜在 5 月上旬,年均降雨量 580 mm,多集中在 7、8 月份和 9 月份,干旱季节为 12 月份、1 月份和 2 月份,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^[10]。

由于地形、地貌、土壤环境等多变,加之长期人类活动的影响,本区植被类型复杂多样,有次生辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林、油松(*Pinus tabulaeformis*)林、油松+辽东栎混交林,还有少量次生山杨(*Populus davidiana*)林、白桦(*Betula platyphylla*)林及二者与辽东栎的混交林、人工油松林等。还有数量较多的虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)灌丛、黄蔷薇(*Rosa hugonis*)灌丛、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)灌丛等次生灌丛、草地和退耕地^[11]。

2 研究方法

2.1 样地调查

在对子午岭植被类型进行全面考察的基础上,并参照范玮熠^[12]等的研究结果,尽可能多地选择环境相同、人为干扰较小的 6 个主要自然演替群落,采用标准方法^[13]进行典型随机抽样调查,共设置 12 个乔木样地、18 个灌木样地和 18 个草本样地。6 个群落代表 6 个不同演替阶段:艾蒿(*Artemisia argyi*)群落(I)→披

碱草(*Elymus dahuricus*)群落(Ⅱ)→黄蔷薇群落(Ⅲ)→虎榛子群落(Ⅳ)→白桦林(Ⅴ)→辽东栎林(Ⅵ),包括了从演替最早期刚退耕2—5 a 弃耕地上的草本群落,一直到自然恢复年限达130—150 a 的天然次生林群落,呈现草本群落→灌木群落→乔木群落的演替过程(表1)。每个乔木样地中设置1个20 m × 20 m 的样方调查乔木植物,设置5个4 m × 4 m 和5个1 m × 1 m 的小样方调查灌木和草本植物;每个灌木样地中设置5个4 m × 4 m 和5个1 m × 1 m 的样方调查灌木和草本植物;每个草本样地设置5个1 m × 1 m 的样方调查草本。在每个样方中记录物种种类、盖度、数量、高度、乔木的胸径和冠幅等数量指标,同时记录样地的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位以及林冠郁闭度等环境特征。在每个乔木样方的四角、中央以及在每个灌木和草本样方中央各挖1个30 cm 的土坑,用Hydra 土壤水分/盐分测试仪测10 cm 处土壤水分及盐分;并取0—30 cm 的土壤,每个样地的土壤混匀后带回实验室风干,测定pH 值、有机质、速效氮、速效磷以及速效钾^[14]。

表1 不同演替阶段群落类型基本特征
Table 1 Basic characteristics of the communities at the different successional stage

演替阶段 Successional stage	群落类型 Type of communities	样地数 Plot number	海拔范围 Elevation /m	坡度 Slope /(°)	坡位 Slope position	坡向 Slope aspect
I	艾蒿群落 For. <i>Artemisia argyi</i>	9	1295	25	1	105
II	披碱草群落 For. <i>Elymus dahuricus</i>	9	1326	19	2	140
III	黄蔷薇群落 For. <i>Rosa hugonis</i>	9	1457	22	3	140
IV	虎榛子群落 For. <i>Ostryopsis davidiana</i>	9	1305—1398	25—31	3	85
V	白桦林 For. <i>Betula platyphylla</i>	6	1400—1468	25—38	1&2	46
VI	辽东栎林 For. <i>Quercus liaotungensis</i>	6	1450—1495	17—40	2—3	56

注:坡位1—3 分别表示下坡、中坡和上坡

2.2 植物群落物种多样性测度

根据马克平^[15-16]所评述的植物群落多样性测度方法,本文选择以下3种α多样性指数,测度指标是分层各物种的重要值(important value,IV)。其计算公式如下:

$$IV_{\text{乔木}} = \frac{\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对优势度}}{3} \times 100$$

$$IV_{\text{灌木/草本}} = \frac{\text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度}}{3} \times 100$$

(1)Patrick 丰富度指数 $R = S$

(2)Pielou 均匀度指数 $E = \frac{H'}{\ln S}$

(3)Shannon-Weiner 指数 $H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$

式中, S 为物种数, $p_i = N_i/N$, N_i 为第*i*个物种的重要值, N 为各层所有物种的重要值之和。

2.3 数据处理

在坡向定值时,参考王孝安^[17]的转换方法,其数值越大,表示越向阳、越干热。坡位分下坡、中坡、上坡3级,依次赋值1—3。在黄土区由于土层覆盖较厚,影响该区植被发育的因素主要在于水热状况,而调查区相对高差<200 m,因此海拔高度对植被的影响可以忽略^[6]。样地的坡度、坡向、坡位、pH 值、土壤水分、盐分、有机质、速效氮、速效磷、速效钾及林冠郁闭度构成环境因子矩阵。

采用方差同质性检验的方法进行方差齐性检验($P > 0.05$)后,用单因素方差分析和Duncan 多重比较($P < 0.05$)不同演替阶段的各层物种多样性差异(图1)。冗余变量是对植物群落或植物种分化特征影响不明显的环境变量,是产生“弓形效应”的根本原因^[18-19]。为了避免冗余变量的影响,用前向选择法及Monte Carlo 检验对植物群落物种组成影响显著的因子($P < 0.05$)筛选后,以群落草、灌、乔3层物种矩阵($X_{122 \times 48}$, $Y_{90 \times 30}$,

$Z_{22 \times 12}$)和样地环境矩阵($X_{11 \times 48}$, $Y_{11 \times 30}$, $Z_{11 \times 12}$)为基础分层进行典范对应分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA),分析演替过程中环境对各层物种组成的影响,进而揭示环境与物种多样性间的关系(表2,图2)。单因素方差分析及Duncan多重比较通过SPSS13.0软件完成。前向选择法、Monte Carlo检验及CCA运用CANOCO 4.5软件包实现^[20]。

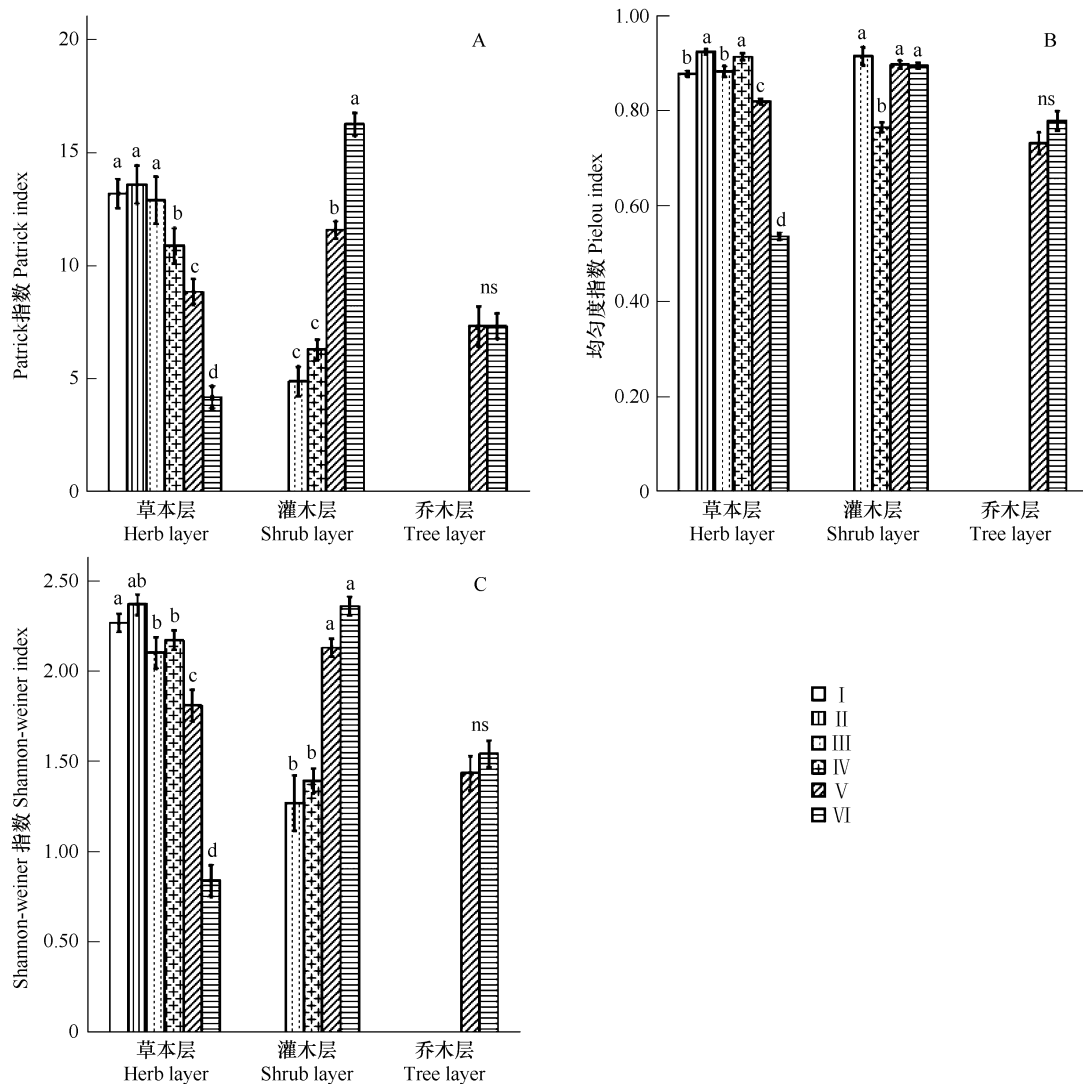


图1 群落演替过程中物种多样性的变化:(A)丰富度指数(B)均匀度指数(C) Shannon-Weiner 指数

Fig. 1 Changes in (A) Pielou index (B) Patrick index (C) Shannon-Weiner index at the different successional stages

图中数据为平均值 $\pm$ 标准误; I—VI 代表6个不同演替阶段,同表1;不同字母表示差异显著,ns表示差异不显著($P > 0.05$)

3 结果与分析

3.1 不同演替阶段群落各层物种多样性的变化

物种丰富度即为物种数目。演替初期的群落草本植物种最多,随演替进展,草本层的物种数逐渐减少,至辽东栎林阶段时草本层物种丰富度最低。与草本层物种丰富度变化趋势相反,灌木层物种丰富度随演替进展逐渐增加而呈“J”形。不同乔木群落的乔木层物种数差异不显著($P > 0.05$) (图1A)。

均匀度指数通过度量物种分布的均匀程度来反映群落物种多样性。从图1B可以看出:随演替进展,草本层物种均匀度波动减小($P < 0.05$);灌木层中,除虎榛子群落的物种均匀度最低外,其他3个群落物种均匀度差异不显著($P > 0.05$);乔木层物种均匀度差异不显著($P > 0.05$)。

Shannon-Weiner 指数综合了群落物种的丰富度和均匀度,是公认的描述物种多样性最好的指数。演替初

期草本群落中的物种多样性最高,随演替进展逐渐减小,在辽东栎林中草本层物种多样性降至最低。灌木层物种多样性与其物种丰富度的变化趋势相似呈现“J”形增长趋势。不同演替阶段乔木层的物种多样性差异不显著($P > 0.05$) (图 1C)。

3.2 不同演替阶段各层物种与环境的 CCA 排序

演替的过程不仅表现在物种多样性的变化,而且表现在优势种的改变。前向选择及 Monte Carlo 检验的结果表明:影响不同演替阶段草本层物种组成的主要环境因子为林冠郁闭度,可以解释物种分异的 59%,其次是土壤 pH、有机质、含盐量以及速效钾;影响不同演替阶段灌木层物种组成的主要环境因子仍为林冠郁闭度,可以解释物种分异的 56%,土壤含水量、速效钾、坡位也与灌木层物种显著相关($P < 0.05$);坡位对乔木层物种的影响极显著($P < 0.01$),可以解释该层物种分异的 27% (表 2)。

表 2 环境因子对群落不同层的前向选择分析和 Monte Carlo 检验

Table 2 Forward selection analysis and Monte Carlo test of environment factors which impact on different layers of the community at the different successional stages

环境因子 Environment factor	草本层 Herb layer			灌木层 Shrub layer			乔木层 Tree layer		
	ME	CE	P	ME	CE	P	ME	CE	P
林冠郁闭度 Canopy cover (Canc)	0.59	0.59	0.001 **	0.56	0.56	0.001 **	0.17	0.06	0.121
pH	0.42	0.39	0.001 **	0.42	0.12	0.242	0.03	0.04	0.342
有机质 Organic matter (SOM)	0.40	0.33	0.001 **	0.38	0.09	0.715	0.16	0.02	0.480
速效钾 Available potassium (Ke)	0.37	0.15	0.008 **	0.38	0.23	0.001 **	0.20	0.03	0.350
含盐量 Salt content (Salt)	0.49	0.15	0.014 *	0.36	0.07	0.854	0.04	0.05	0.143
坡位 Slope position (Posi)	0.17	0.12	0.067	0.21	0.16	0.027 *	0.27	0.27	0.003 **
坡向 Slope aspect (Expo)	0.35	0.10	0.164	0.29	0.09	0.516	0.08	0.04	0.195
速效氮 Available nitrogen (Ne)	0.14	0.09	0.338	0.20	0.07	0.822	0.08	0.05	0.276
含水量 Water content (SW)	0.27	0.09	0.366	0.50	0.45	0.001 **	0.23	0.05	0.109
坡度 Slope (Slope)	0.32	0.07	0.610	0.12	0.10	0.449	0.03	0.03	1.000
速效磷 Available phosphorus (Pe)	0.10	0.06	0.817	0.19	0.06	0.858	0.02	0.02	0.541

** 表示环境因子对群落物种组成的影响是极显著($P < 0.01$); * 表示环境因子对群落物种组成的影响是显著($P < 0.05$); ME: (Marginal Effects), 是指每个变量的单独作用; CE: (Conditional Effects) 是指引入其他变量后每个变量的作用

图 2 为不同演替阶段群落各层物种与显著相关环境因子的 CCA 排序图,可以看出:不同演替阶段的群落各层物种在 CCA 排序图上分异显著,占据着不同的生态位。

不同群落类型间草本层物种的界限明显,沿第一排序轴从左至右,依次为草本群落、灌木群落和乔木群落,在排序图上呈现 U 形的分布格局。第一轴与土壤速效钾负相关,与土壤含盐量正相关,主要反映了光照梯度,且与演替阶段负相关。第二轴主要反映了土壤养分梯度,沿第二轴从上至下,土壤 pH 升高,有机质增加,这说明随演替进展,土壤理化性质得到了较好的改善,这些因子也可能是灌丛和草本群落草本层物种分异的主要原因。随演替进展,土壤含盐量持续富集,而林冠郁闭度逐渐增大导致林下光照减少,这些因子的变化成为乔木群落草本层物种不同于其他演替阶段群落草本层物种组成的主要原因(图 2A)。

乔木群落的灌木层物种分布于排序图的左下角(土壤含水量、速效钾含量都较低),林冠郁闭度仍然是影响乔木群落灌木层物种的主要因子;黄蔷薇群落灌木层物种位于排序图的左上角,这里土壤相对肥沃,光照充足;虎榛子群落的生境居于黄蔷薇群落和乔木群落之间,坡位对该群落灌木层物种影响较大(图 2B)。

不同演替阶段乔木层物种分布较分散,沿排序图从左至右,主要反映了坡位梯度。白桦林主要分布在中、下坡位,而辽东栎林主要分布在中、上坡位(图 2C)。

4 讨论

4.1 演替过程中物种多样性格局

随演替进展,物种均匀度除在具有明显优势物种的群落中较低外,在其他群落中变异不大,可见演替过程中的物种多样性变化主要因物种丰富度的变化而呈现不同的变化格局:灌木层物种多样性呈现“J”形增长趋势,因为演替初期只包含了少数阳性物种,随着演替进行,在竞争较强且郁闭度适中时能容纳更多的中性及阴

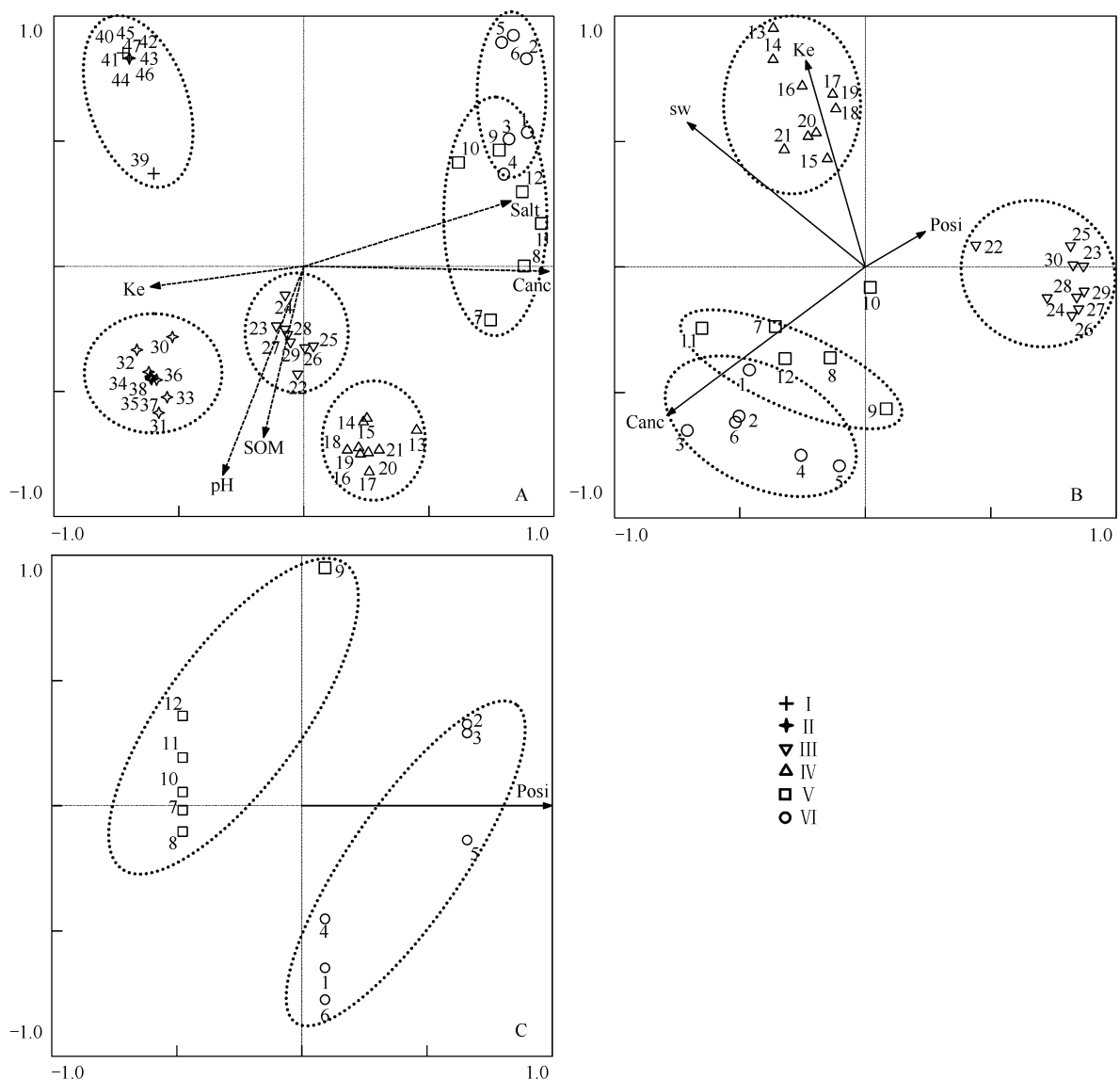


图2 不同演替阶段群落样地与环境 CCA 排序:(A)草本层 (B)灌木层 (C)乔木层

Fig.2 CCA ordination graph of the community at the different successional stages: (A) Herb layer (B) Shrub layer (C) Tree layer

图中1—48为样地编号; I — VI 代表6个不同演替阶段,见表1;英文缩写同表2

性树种。对于林下植物,其物种组成及其适应环境的能力与其所处的上层群落密切相关,演替过程中林下光照的变化是影响草本层物种多样性高低的重要因素。演替初期的艾蒿群落和披碱草群落具较高的物种多样性,可能与以前农业实践的影响有关,如较高的种子输入和较好的土壤养分。乔木层物种生长迅速,竞争力强,且物种寿命长,物种消失率低,物种的补充速度缓慢,本文选取的演替时间间隔不够长,可能是乔木层物种多样性并无显著差异的原因之一。

本文的结果表明演替过程中群落总体物种丰富度呈明显的单峰模型,在白桦林阶段物种丰富度达最大,与中期物种丰富度假说一致(图3)。群落演替过程物种丰富度的单峰模型在很多研究中已有大量发现, Loucks^[21]对威斯康辛南部的森林群落的演替研究表明,在100a的演替过程中,物种多样性首先增加,然后下降,并且峰值出现在演替过程中阳性树种和阴性树种同时出现在群落中的阶段,物种多样性的降低是由于群落中阴性树种优势度的增加和由此引起的阳性树种的逐步被淘汰。Bazzaz^[22]对美国伊利诺斯州南部落叶阔叶林区弃耕地演替过程中物种多样性的研究也得到同样结论。对中期物种丰富度假说可以解释为:演替过程

中的群落,当垂直和水平的异质性最大时,群落物种多样性可达到最大,到了群落演替后期,当存在有很强的优势种或优势种存在化学他感作用时,群落物种多样性可能会很低。关于经典学说认为的物种丰富度随演替进展而呈线性增长格局的报道也有很多,如 Clements^[23], Margalef^[24], Odum 等^[25]。经典学说与中期物种丰富度学说争论焦点表面为群落物种多样性(丰富度)的最大值出现在哪个时期,其实质为物种多样性与群落稳定性的关系。从本文结果来看,在顶极群落阶段物种的丰富度与均匀度均比前期有所降低,表明群落的稳定性具有更为广泛的内涵,物种多样性仅仅是群落稳定的基础或必要条件^[9]。

4.2 演替过程中物种多样性变化的环境解释

区域物种库影响下的群落演替过程,可以简单地分解为两个基本过程作用:(1)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,需要有足够的时间成功地完成其繁殖体从种源地到目标空间的传播、散布和在目标空间的定居、繁殖过程,这一过程进行的速率直接影响物种多样性恢复的进度;(2)群落建立后,群落与环境相互作用使总体环境改善,为更多物种的生存和繁衍提供了可能,同时种间竞争加剧,一些物种得以留存而另一些物种被淘汰^[1]。

4.2.1 草、灌木物种多样性

CCA 的结果表明,演替过程中因林冠郁闭度增大而导致的林下光照资源减少是草本层和灌木层物种多样性变化的主要原因(条件效应分别为 0.59 和 0.56)。光照是影响植物生长发育和生存最重要的环境因子之一,光也一直被认为是植物群落特别是森林演替过程中促进物种相互取代主要因子之一^[26]。演替初期的大多数物种为喜阳植物,随演替进展,灌木层的出现,群落的郁闭度逐渐增大,透光率减小,种间光竞争增强,不耐阴物种逐渐被淘汰,群落草本层中开始出现大量的喜阴植物,如披针苔草(*Carex lanceolata*)、茜草(*Rubia cordifolia*)、黄芩(*Scutellaria baicalensis*)、蛇莓(*Duchesnea indica*)等,但该阶段由于冠层尚未完全郁闭,草本层仍有大量的阳性植物,如铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、艾蒿等。灌丛阶段,许多灌木物种刚刚侵入,不同种类植物间的竞争尚不明显,灌木层发育良好,但因其发育时间较短,物种多样性较低,且其组成种类多集中在阳生性树种上,常见的灌木和小乔木主要有:茶条槭(*Acer ginnala*)、狼牙刺(*Sophora viciifolia*)、水栒子(*Cotoneaster multiflora*)、山桃(*Prunus davidiana*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、沙棘、葱皮忍冬(*Lonicera ferdinandii*)等。随演替进展,先锋灌丛物种使群落环境大大改善,后来灌木物种和乔木树种逐渐进入。当形成明显的乔、冠、草 3 层空间结构时,耐阴植物成为林下植被的主要成分,主要灌木有柔毛绣线菊(*Spiraea pubescens*)、茶条槭、陕西荚蒾(*Viburnum schensianum*)、多花胡枝子(*Lespedeza floribunda*)、杭子梢(*Campylotropis macrocarpa*)、胡颓子、虎榛子等,披针苔草在草本层占绝对优势地位,林下草本层的物种丰富度及盖度均显著降低,与李裕元等的结果相似^[9]。Liu Qiufeng 等^[27]研究了环境因子对中条山东段草本层物种丰富度格局的影响,结果同样表明,冠层盖度是影响草本层物种丰富度的重要环境因子之一。林木对地面遮蔽越严重,草本层的物种多样性就越低^[28-29],这说明林下的光照资源可能是决定林下草本层物种组成的重要因素。

一般来说,当光照是植物生长的限制因素时,不同大小植株间的非对称竞争就有可能发生。Cannell 等^[30]在锡加云杉(*Picea stichensis*)和扭叶松(*Pinus contorta*)的人工林中观察到了一个单向非对称竞争的例子,高大的树木抑制了矮小邻株的生长。Wayne Bazzaz^[31]估算了加拿大黄桦(*Betula alleghaniensis*)的树苗个体接收的日照量,它们与另一种高密度分布的桦树竞争,结果发现,针对光照的需求存在着很强的大小非对称竞争。谢晋阳^[22]对不同地区落叶阔叶林各层次物种多样性指数进行相关分析后发现,无论北部、中部和南部

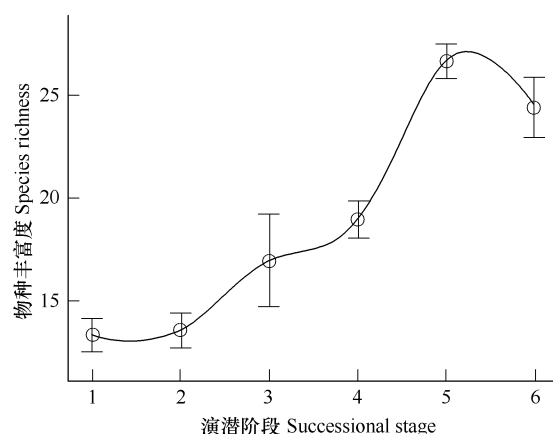


图3 演替梯度上的物种丰富度格局

Fig. 3 Plant species-richness pattern during community succession

各地区中,乔木种类与灌木种类的几种物种多样性指数和均匀度指数均显示出显著相关,可见乔木种类数量对灌木物种的影响。另外,与灌丛阶段相比,乔木层出现后,灌木层物种的优势度有不同程度的降低,这也可能是乔木树种对灌木物种非对称竞争的间接证据。演替过程中灌木物种的持续富集,可能是由于乔木层对灌木层的非对称竞争降低了灌木物种间的竞争排除。

另外,土壤养分也是影响群落物种组成的重要环境因子,如土壤速效钾在演替初期艾蒿群落中的含量较高,而土壤盐分在乔木群落中含量较高。在第二轴上,土壤有机质、pH 成为不同演替阶段草本层物种分异的又一原因。同时,土壤含水量和速效钾对该区灌木层物种分异的影响较大,不同环境因子的共同作用决定了不同的物种组成,这体现了演替对群落环境的逐渐改变过程,这也可能是演替过程中物种多样性以及优势物种形成的原因。尽管子午岭地处半干旱区,但土壤含水量并没有成为群落演替的限制因子,这说明物种对该区的环境具有一定的适应能力,随演替导致的群落内部环境改变(如光照)是物种更替的主要原因。

4.2.2 乔木层物种多样性

生活于森林群落底层的乔木幼苗作为乔木层的“源”,其种类和数量将决定森林群落未来的物种组成,特别是乔木优势种幼苗在森林中的定居、生长发育将决定各物种能否天然更新,进而决定森林群落的发展演替方向和植被能否恢复的重要过程^[32-33]。同时,幼苗期是植物生活史中对环境条件最为敏感的时期,幼苗的发生与存活依赖于微生境因子,如光照、温度、水分、乔木层盖度、林下植被、枯落物层等对幼苗的影响十分显著^[34-35]。田丽^[36]等对马栏林区优势种幼苗的更新研究表明:马栏林区优势种幼苗受到灌草层植物的作用,其可能通过改变微生境的条件,如光照、土壤湿度以及凋落物的分布等,同时和幼苗进行直接的资源竞争,从而对幼苗的定居产生影响。

在较大尺度范围内,决定马栏林区植物群落的分布格局的主导因子是坡向和坡位,不同的植物群落沿着坡向和坡位梯度两个方向上发生着有规律的更迭^[11]。在一定海拔范围内,坡位是影响林木生长的关键因子,它代表着光照、水分、养分等环境因素的生态梯度变化,直接影响着水肥的再分配。尽管坡位不是影响乔木幼苗更新的直接环境因子,但它可以通过对微生境资源的再分配而加剧幼苗的更新差异。所以,马栏林区群落的坡位“特异性”,可以解释为不同坡位上的更新差异。

5 结论

本文分层讨论了群落演替过程中的物种多样性变化及其与环境的关系。各层的物种多样性格局不同,群落总体的物种丰富度随演替进展而呈明显的单峰模型,在白桦林阶段物种丰富度最大,这可能是由于该阶段群落异质性最大,不同生活型的阳性物种和阴性物种同时出现在群落中。群落演替是物种扩散和环境筛综综合作用的过程,尽管影响各层物种组成及多样性变化的环境因子各不相同,但演替过程中的光照资源变化可能是不同层物种多样性变化的直接原因,它可能通过资源限制、种间关系改变(如种间非对称竞争等)以及更新限制等方式主导群落演替的方向,决定着群落的物种组成(图4)。另外,群落演替导致的土壤养分变化也是

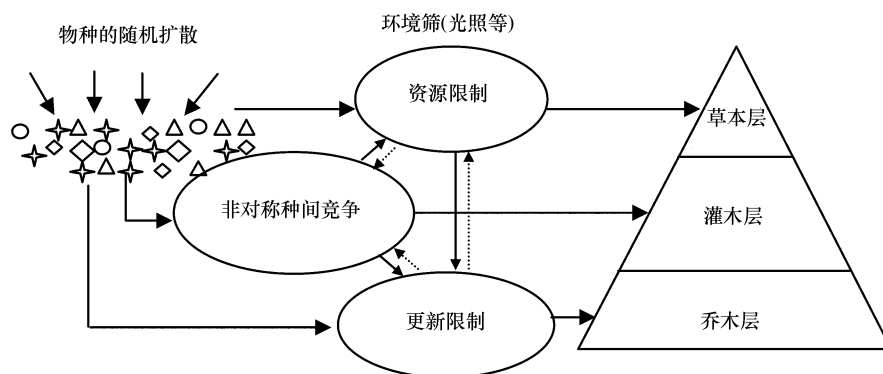


图4 子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化机制图示

Fig. 4 Schematic diagram of the mechanism of species diversity variation in the process of community succession in the Ziwu Mountain

影响各层物种组成的重要环境因子,它可能与光照资源协同作用而使资源多样化实现多物种共存,同时土壤养分的变化可能加速或延缓物种更替。

致谢:魏瑞、张吕醉、石慧、关锐敏、郭江超、任萍等同志参加了野外工作,段仁燕博士对写作给予帮助,加拿大圣玛利亚大学 Jeremy Lundholm 教授润色英文摘要,在此一并致谢。

References:

- [1] Zhang J Y, Zhao H L, Zhang T H, Zhao X Y. Dynamics of species diversity of communities in restoration processes in Horqin Sandy Land. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(1): 86-92.
- [2] Wen Y G, Yuan C A, Li X X, He T P, Lai J Y. Development of species diversity in vegetation restoration process in mid-mountain region of Damingshan, Guangxi. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22(1): 33-40.
- [3] Bazzaz F A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 1975, 56(2): 485-488.
- [4] Shang W Y, Wu G, Fu X, Liu Y. Maintaining mechanism of species diversity of land plant communities. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(3): 573-578.
- [5] Chitra Bahadur Baniya, Torstein Solhøy and Ole R. Vetaas. Temporal changes in species diversity and composition in abandoned fields in a trans-Himalayan landscape, Nepal. *Plant Ecology*, 2009, 201(2): 383-399.
- [6] Horn H. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1974, 5: 25-37.
- [7] Bazzaz F A. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [8] Wang D P, Ji S Y, Chen F P. A review on the species diversity of plant community. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20(4): 55-60.
- [9] Li Y Y, Shao M A. The change of plant diversity during natural recovery process of vegetation in Ziwoing area. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(2): 252-260.
- [10] Shaanxi forestry department. Manual of Shaanxi forestry. Beijing: China Forestry Publishing House, 1964: 22-53.
- [11] Sun X X, Wang X A, Guo H, Tian L. Multivariate analysis and environmental interpretation of the florae in Malan forest region of the Loess Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(1): 150-156.
- [12] Fan W Y, Wang X A, Guo H. Analysis of plant community successional series in the Ziwoing area on the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 706-714.
- [13] Dong M. Survey, Observation and analysis of terrestrial biodiversities. Beijing: Standards Press of China, 1997: 3-23.
- [14] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis (the third version). Beijing: China Agriculture Press, 2000: 30-165.
- [15] Ma k P. The measure method of bio-community diversity: the method of α -diversity. *Chinese Biodiversity*, 1994, 2(3): 162-168.
- [16] Ma k P. The measure method of bio-community diversity: the method of α -diversity. *Chinese Biodiversity (second)*, 1994, 2(4): 231-239.
- [17] Wang X A. Multivariate analysis and environmental interpretation of plant communities in Maqu, south Gansu. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(1): 61-65.
- [18] Ter Braak C J F, Prentice I C. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 1988, 18: 271-317.
- [19] Zhu Y, Kang M Y. Application of ordination and GLM/GAM in the research of the relationship between plant species and environment. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(7): 807-811.
- [20] Leps J, Smilauer P. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. New York: Cambridge University Press, 2003.
- [21] Louks O L. Evolution of Diversity, Efficiency and Community Stability. *American Zoologist*, 1970, 10(1): 17-25.
- [22] F. A. Bazzaz. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology*, 1975, 56(2): 485-488.
- [23] Clements F E. Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology*, 1936, 24(1): 252-284.
- [24] Margalef R. Perspectives in ecological theory. Chicago: University of Chicago Press, 1968.
- [25] Odum E P. The strategy of ecosystem development. *Science*, 1969, 164: 262-270.
- [26] MacArthur R H, Connell J H. The biology of populations. New York: J. Wiley and Sons Press, 1966: 200.
- [27] Liu Q F, Kang M Y, Wang H, Liu Q R. Effects of environmental factors on species richness patterns of herb layer in Eastern Zhongtiao Mountain. *Journal of Forestry Research*, 2005, 16(3): 175-180.
- [28] Xie J Y, Chen L Z. Species diversity characteristics of deciduous forests in the warm temperate zone of north China. *Acta Ecologica Sinica*, 1994, 14(4): 337-344.
- [29] He J S, Chen W L. A review of gradient changes in species diversity of land plant communities. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(1): 91-99.
- [30] MGR Cannell, P Rothery, ED Ford. Competition within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Annals of Botany*, 1984, 53(3): 349-362.

- [31] Wayne P M, Bazzaz F A. Light acquisition and growth by competing individuals in CO₂-enriched atmospheres: Consequences for size structure in regenerating birch stands. *Journal of Botany*, 1997, 85: 29-42.
- [32] Su Z X, Wang R Q. An introduction to ecology. Beijing: Higher Education Press, 1993: 75-96.
- [33] Song H X, Su Z X, Gao X M. Effect of vegetation status on species diversity of tree seedlings in Subtropical evergreen forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2001, 9 (4): 289-294.
- [34] Rachel J Collin, Walter P Carson. The effects of environment and life stage on *Quercus* abundance in the eastern deciduous forest, USA: are sapling densities most responsive to environmental gradients? *Forest Ecology and Management*, 2004, 201(2&3): 241-258.
- [35] Peng S J, Huang Z L, Peng S L, Ouyang X J, Xu G L. Factors influencing mortality of seed and seedling in plant nature regeneration process. *Guihaia*, 2004, 24 (2): 113-121.
- [36] Tian L, Wang X A, Guo H, Zhu Z H. Succession of the seedlings of dominant species and diameter-class structures of their populations in Malan Forest Region of the Loess Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(12): 2560-2566.

参考文献:

- [1] 张继义,赵哈林,张铜会,赵学勇. 科尔沁沙地植被恢复系列上群落演替与物种多样性的恢复动态. *植物生态学报*,2004,28(1):86-92.
- [2] 温远光,元昌安,李信贤,和太平,赖家业. 大明山中山植被恢复过程植物物种多样性的变化. *植物生态学报*,1998, 22(1):33-40.
- [4] 尚文艳,吴钢,付晓,刘阳. 陆地植物群落物种多样性维持机制. *应用生态学报*,2005,16(3):573-578.
- [8] 汪殿蓓,暨淑仪,陈飞鹏. 植物群落物种多样性研究综述. *生态学杂志*,2001,20(4):55-60.
- [9] 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.
- [10] 陕西省林业厅. 陕西林业手册. 北京:中国林业出版社,1964: 22-53.
- [11] 孙晓霞,王孝安,郭华,田丽. 黄土高原马栏林区植物群落的多元分析与环境解释. *西北植物学报*,2006, 26(1):150-156.
- [12] 范玮熠,王孝安,郭华. 黄土高原子午岭植物群落演替系列分析. *生态学报*,2006,26(3):706-714.
- [13] 董鸣. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京:中国标准出版社,1997: 3-23.
- [14] 鲍士旦主编. 土壤农化分析(第三版). 北京:中国农业出版社,2000: 30-165.
- [15] 马克平. 生物群落多样性的测度方法. I. α 多样性的测度方法(上). *生物多样性*,1994,2(3):162-168.
- [16] 马克平. 生物群落多样性的测度方法. I. α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*,1994,2(4):231-239.
- [17] 王孝安. 甘南玛曲植物群落的多元分析与环境解释. *生态学报*,1997,17(1):61-65.
- [19] 朱源,康慕谊. 排序和广义线性模型与广义可加模型在植物种与环境关系研究中的应用. *生态学杂志*,2005,24(7):807-811.
- [28] 谢晋阳,陈灵芝. 暖温带落叶阔叶林的物种多样性特征. *生态学报*,1994,14(4):337-344.
- [29] 贺金生,陈伟烈. 陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征. *生态学报*,1997,17(1):91-99.
- [32] 苏智先,王仁卿. 生态学概论. 北京:高等教育出版社,1993: 75-96.
- [33] 宋会兴,苏智先,高贤明. 植被状况对乔木幼苗物种多样性的影响. *热带亚热带植物学报*,2001,9(4):289-294.
- [35] 彭闪江,黄忠良,彭少麟,欧阳学军,徐国良. 植物天然更新过程中种子和幼苗死亡的影响因素. *广西植物*,2004,24(2):113-121.
- [36] 田丽,王孝安,郭华,朱志红. 黄土高原马栏林区优势种幼苗与其种群径级结构的演替研究. *西北植物学报*,2006,26(12):2560-2566.