

文峪河上游河岸林的演替分析与预测

高润梅, 郭晋平*

(山西农业大学林学院, 山西 太谷 030801)

摘要:以文峪河上游河岸林为研究对象,利用空间代替时间的方法,通过静态演替分析法结合 Markov 模型对群落的演替趋势和过程进行了研究。根据群落顶极适应值多重比较结果,结合优势树种的生物学和生态学特性,将 13 个群落区分成 4 个演替阶段,群落演替梯度分析结果与之吻合,处于同一演替阶段及相邻演替阶段的群落相似性较高,综合上述结果,构建本区河岸林群落的演替系列为: I 阔叶林阶段(群落 PCS 和 CPM)→II 阔针混交林阶段(群落 CPP、CMM 和 CPW)→III 针阔混交林阶段(群落 PRL、PCP、MCP、PRM 和 PRW)→IV 针叶林阶段(群落 PWS);青杨辽东栎混交林(PCL)和油松白桦混交林(TPM)与其它群落相关性不强,属于低山森林演替系列。Markov 模型预测杨桦落叶松混交林(CPP)和杨桦云杉混交林(CMM、CPW)的演替方向为云杉林,进一步验证了所构建群落演替系列的正确性,同时细化了群落的演替过程。

关键词:文峪河流域;河岸林;演替系列;Markov 预测

Succession and prediction of the riparian forest in upper-reach of Wenyuhe Watershed

GAO Runmei, GUO Jinping*

College of Forestry of Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China

Abstract: This study was conducted on riparian forests in the upper-reach of Wenyuhe Watershed. Succession series and trend of 13 communities were studied by using the methods of substitution of space for time, static analysis and Markov models. According to multiple-comparison results of succession climax indexes and biological and ecological characteristics of the dominant trees, 13 communities were classified into 4 succession stages, which was as same as the results achieved from the succession gradient study where the communities of same or adjacent succession stages were strongly correlated. Succession sequences of the riparian forest were built up as: I. stage of broad-leaved forest including communities of PCS and CPM; II. stage of broad & needle-leaved forest including communities of CPP, CMM and CPW; III. stage of needle & broad-leaved forest including community PRL, PCP, MCP, PRM and PRW; and IV. stage of needle-leaved forest including *Picea wilsonii* forest community. The communities of PCL and TPM were classified as a low-mountain forest succession series because of their little correlations with other communities. By predictions of Markov models, the communities of CPP, CMM and CPW would all develop to the communities dominated by *P. wilsonii* or *P. meyeri*, which tested accurateness of the succession series and refined the succession process of the communities. The result of this study provides some theory support for conservation, restoration, reconstruction and management of the riparian forests.

Key Words: Wenyuhe Watershed; riparian forests; succession series; Markov predictions

植物群落的演替过程和调控机制是植被恢复重建中的重要理论依据^[1-2]。在缺乏长期观测数据的条件下或研究较小尺度生态系统的演替过程中,空间代替时间的方法是一种常用工具^[3]。张家城,陈力根据优势

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30470316)

收稿日期:2009-07-15; 修订日期:2009-11-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinpguo@sohu.com

树种的生物学特性和分布格局对亚热带森林群落的演替现状进行了评判^[4];范玮熠等采用双向指示种分析法(Two-Way Indicators Species Analysis, TWINSpan)结合除趋势对应分析法(Detrended Correspondence Analysis, DCA)研究了黄土高原子午岭植物群落的演替系列^[5];万慧霖、冯宗炜依据木本植物各种群级频率分布规律将群落内物种分为扩展种、隐退种、稳定入侵种和随机入侵种,依据不同类型物种在群落中的地位及其生物学和生态学特性,对群落的演替发展趋势予以判定^[6];吉久昌等提出群落生态适应性功能组的划分是揭示演替过程中群落位置和演替关系的有效途径^[7]。尽管对森林群落演替理论的研究已近一个世纪,但由于这一概念所涵盖的内容极为丰富,至今仍不能完全掌握^[4],利用已有演替理论对河岸林演替进行综合研究,同时深入探讨演替过程和演替理论,是本研究的目标之一。

河岸林是由处于不同演替阶段的植被斑块组成的,与河谷底部线性格局相应的异质镶嵌体^[8],在维护流域景观稳定性和生态安全方面发挥着特殊作用^[9-10]。国外对河岸林群落的研究主要包括河岸植物多样性^[11-12]、河岸组成树种种群结构与生长动态^[8,13]及河岸植被空间分布格局^[14]等方面,已有的研究表明,与山地森林群落相比,河岸林群落具有较高的密度、基面积、生物量和生产力,群落植物组成丰富,多样性指数常维持在较高水平,同时还具有垂直结构复杂、异龄立木和枯立木共存的特点^[8-10]。我国江河上游源区的土地开发利用已对河岸带造成严重干扰和破坏^[15],河岸植被的恢复与重建工作亟待加强。但鉴于河岸林群落的特殊性和演替理论周期较长等原因,河岸林的演替研究较少报道^[16]。本文以文峪河上游的典型河岸林群落为研究对象,利用空间代替时间的方法,以静态演替分析法^[17]结合 Markov 模型^[18-19]研究和预测该区河岸林群落的演替趋势和发展动态,以期为该区河岸林的恢复与重建工作提供理论和现实指导。

1 研究地区概况和研究方法

1.1 研究地区概况

文峪河上游位于吕梁山脉中段的庞泉沟国家级自然保护区,地理位置为 111°21'—111°37'E, 37°45'—37°59'N, 属暖温带大陆性季风气候,年均温 4.2℃,年均降水量 822.6mm。区内植物资源丰富,有种子植物 89 科 359 属 809 种^[20]。其中,河岸树种有青杆(*Picea wilsonii*)、白杆(*P. meyeri*)、华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、青杨(*Populus cathayana*)和白桦(*Betula platyphylla*)等。区内既有地带性又有代表地域特征的典型植被类型,为河岸带植被的演替研究提供了便利条件。

1.2 研究内容与方法

1.2.1 样地设置与重要值计算

根据已有的调查数据和图面材料,结合实地踏查,于 2006 年在文峪河上游主河道及各支流人为干扰较少的地段,设置 56 个 20m×20m 的河岸林样地,调查林下更新树种的数量与组成。在每块样地的四角和中心设置 5 个 4m×4m 的灌木样方和 1m×1m 的草本样方,分别进行群落学调查,分层计算植物种的重要值(V_i):

$$\text{乔木重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对优势度} + \text{相对频度}) \times 100/3$$

$$\text{灌木重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度}) \times 100/4$$

$$\text{草本重要值} = (\text{相对频度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度}) \times 100/3$$

1.2.2 群落类型划分与演替梯度分析

以 56 个样地各植物种的重要值为基础数据,采用 VESpan 软件包中 Hill 设计的 TWINSpan 结合 CANOCO 软件包的 DCA 进行样地分类,以样地排序结果反映群落的演替梯度^[17]。群落以优势种或共建种的名称命名。

1.2.3 群落演替阶段区分

文峪河上游的次生林群落,经过多年封育,处于明显的进展演替状态,已经出现比较清晰的次生演替系列,适用演替指数法进行群落演替阶段区分^[17]。首先对河岸树种的生物学和生态学特性指标进行等级评分:A. 适宜生境的海拔,低海拔(1 级),高海拔(2 级);B. 适宜生境的土壤肥力,耐贫瘠(1 级),肥力中等(2 级),

喜肥沃(3级);C.耐荫性,阳性(1级),中生(2级),耐荫(3级);D.生长速度,速生(1级),中等(2级),慢生(3级);E.树高, $H < 10\text{m}$ (1级), $10 \leq H < 15\text{m}$ (2级), $H \geq 15\text{m}$ (3级)。每一等级值与最高等级值之比为树种某一特性的顶极适应值,5项指标的平均值即为各树种的顶极适应值 β_i (表1)。

表1 河岸组成树种特性分级及其顶极适应值
Table 1 Characteristics grade and β_i of riparian tree species

河岸树种 Riparian tree species	海拔 Elevation	土壤 Soil	耐荫性 Tolerance	生长速度 Growth	树高 Height	树种顶极适应值 β_i of riparian tree species
青杆 <i>P. wilsonii</i>	2(1.00)	3(1.00)	3(1.00)	3(1.00)	3(1.00)	1.00
白杆 <i>P. meyeri</i>	2(1.00)	3(1.00)	3(1.00)	3(1.00)	3(1.00)	1.00
华北落叶松 <i>L. principis-rupprechtii</i>	2(1.00)	2(0.67)	2(0.67)	3(1.00)	3(1.00)	0.80
红桦 <i>B. albo-sinensis</i>	2(1.00)	2(0.67)	1(0.33)	2(0.67)	3(1.00)	0.73
辽东栎 <i>Q. liaotungensis</i>	1(0.50)	2(0.67)	2(0.67)	2(0.67)	1(0.33)	0.57
油松 <i>P. tabulaeformis</i>	1(0.50)	2(0.67)	1(0.33)	2(0.67)	1(0.33)	0.50
白桦 <i>B. platyphylla</i>	1(0.50)	1(0.33)	1(0.33)	1(0.33)	2(0.67)	0.43
青杨 <i>P. cathayana</i>	1(0.50)	1(0.33)	1(0.33)	1(0.33)	2(0.67)	0.43

根据树种顶极适应值 β_i 将8个河岸树种区分成4个种组:青杨和白桦 β_i 最小,结合其种子传播较远、萌蘖力强等特性,列为先锋种组;油松和辽东栎的 β_i 分别为0.50和0.57,视为逃避种组^[7];红桦和华北落叶松的 β_i 较高,分别为0.73和0.80,列为亚顶极种组或过渡种组^[21];青杆和白杆对河岸荫湿环境的适应性最强, β_i 最高,为1.00,列为顶极种组。

以各树种的顶极适应值 β_i 结合其重要值 V_i ,计算样地顶极适应值 S_i : $S_i = \sum \beta_i \cdot V_i$,以SAS8.1软件包对 S_i 进行多重比较。

1.2.4 群落相似性分析

群落之间物种组成和结构上的相似关系和差异性分析群落演替过程中相近程度的一个指标^[7]。森林群落演替以群落结构变化为表现特征,林下幼树、幼苗的数量变化也影响更替过程^[22],因此综合考虑群落主林层、林下幼树($2.5\text{cm} \leq DBH < 7.5\text{cm}$)与更新幼苗($DBH < 2.5\text{cm}$)^[23]的树种组成来计算群落相关系数。鉴于各层对群落结构和功能贡献的差异,分别赋予0.5、0.3和0.2的权重。以群落之间的相似性反映其在演替过程中的相近程度。

1.2.5 群落演替动态预测

本区以保护华北落叶松和云杉天然次生林植被为主,对这两种群落发展动态的预测有助于具体保护和管理措施的制定。在明晰演替系列的基础上,分别以杨桦落叶松混交林(CPP)和杨桦云杉混交林(由杨桦白杆混交林CMM和杨桦青杆混交林CPW归并)为演替初始状态(X_1),选取部分典型样地,通过相邻演替阶段主要树种的组成变化求取转移概率(P),然后进行迭代计算,直至平衡状态(X_n);以同类典型样地优势树种的组成比例与预测值进行比较,以误差率检验动态预测的有效性^[24]。

2 结果分析

2.1 河岸林群落类型划分

由TWINSpan第5级的划分结果结合样地DCA排序(图1),将56个样地划分成13个群落类型。由表2知,13个群落虽具有不同外貌,但仍体现出与环境的高度适应性:以强阳性树种青杨、白桦和油松等为建群种或优势种的群落,如青杨林(PCS)、青杨白桦混交林(CPM)和油松白桦混交林(TPM)多分布于较低海拔(1680—1935m)的阳坡或半阳坡;以耐荫性树种青杆为建群种的青杆林(PWS)则分布于较高海拔(2020—2270m)的阴坡。本文划分的森林群落类型列出了共建种或亚优势种,并将云杉区分为青杆和白杆,一定程度上细化和完善了吉久昌的群落分类结果^[7]。

表 2 河岸林群落基本特征

Table 2 Basic characteristics of riparian communities

群落类型 Community types	所含样地 Samples	海拔/m Elevation	坡向 Aspect	灌木层优势种 Shrub dominant species	草本层优势种 Herb dominant species	林下幼树 Saplings
1 青杨林 PCS	50—52	1680	275	沙棘,刺李,山楂	早熟禾,草乌头,艾蒿	无
2 青杨辽东栎混交林 PCL	22,24,39	1818—1935	110—243	毛榛,茶条槭,沙棘	苔草,蕨,唐松草	辽东栎
3 青杨白桦混交林 CPM	12,19—21,25,40	1830—1869	197—297	沙棘,刺李,山刺玫	早熟禾,唐松草,苔草	白桦
4 杨桦落叶松混交林 CPP	3,4,14,16,29,41	1940—2144	180—299	忍冬,绣线菊,刺李	苔草,八宝茶,小红菊	青杆
5 杨桦白杆混交林 CMM	23,27,37	1818—1935	60—168	花楸,毛榛,黄芦木	苔草,早熟禾,唐松草	白杆
6 杨桦青杆混交林 CPW	2,5,38,42,43,56	1935—2099	60—197	山麻子,山刺玫,荚蒾	苔草,八宝茶,凤毛菊	青杆
7 油松白桦混交林 TPM	44,46—49	1780—1820	290—310	山定子,山刺玫,胡枝子	苔草,草莓,小红菊	油松
8 落叶松辽东栎混交林 PRL	32—35,45	1820—1950	310—330	花楸,茶条槭,毛榛	升麻,苔草,小红菊	青杆
9 落叶松杨桦混交林 PCP	6,17,18,28	1980—2135	241—304	绣线菊,忍冬,山刺玫	苔草,八宝茶,草莓	青杆
10 白杆杨桦混交林 MCP	30,31,36	1895—1935	110—164	毛榛,山楂,花楸	苔草,八宝茶,唐松草	白杆
11 落叶松白杆混交林 PRM	13,15,26	1785—2030	142—224	绣线菊,山刺玫,银露梅	苔草,糙苏,小红菊	白杆
12 落叶松青杆混交林 PRW	1,7,8,53—55	1950—2250	221—327	山刺玫,忍冬,绣线菊	苔草,八宝茶,小红菊	青杆
13 青杆林 PWS	9—11	2020—2270	22—83	毛榛,绣线菊,黄芦木	苔草,唐松草,舞鹤草	青杆

PCS:*P. cathayana* single forest;PCL:*P. cathayana* + *Q. liaotungensis* mixed forest;CPM:*P. cathayana* + *B. platyphylla* mixed forest;CPP:*P. cathayana* + *B. platyphylla* + *L. principis-rupprechtii* mixed forest;CMM:*P. cathayana* + *B. platyphylla* + *P. meyeri* mixed forest;CPW:*P. cathayana* + *B. platyphylla* + *P. wilsonii* mixed forest;TPM:*P. tabulaeformis* + *B. platyphylla* mixed forest;PRL:*L. principis-rupprechtii* + *Q. liaotungensis* mixed forest;PCP:*L. principis-rupprechtii* + *P. cathayana* + *B. platyphylla* mixed forest;MCP:*P. meyeri* + *P. cathayana* + *B. platyphylla* mixed forest;PRM:*L. principis-rupprechtii* + *P. meyeri* mixed forest;PRW:*L. principis-rupprechtii* + *P. wilsonii* mixed forest;PWS:*P. wilsonii* single forest

2.2 群落演替阶段区分

由表 3 知,13 个群落的顶极适应值 S_i 处于 6 个等级水平,根据 S_i 多重比较结果结合优势树种的生物学和生态学特性,将 13 个群落区分成 4 个演替阶段:Ⅰ阔叶林阶段(群落 PCS、PCL 和 CPM);Ⅱ阔针混交林阶段(群落 CPP、CMM、CPW 和 TPM);Ⅲ针阔混交林阶段(群落 PRL、PCP、MCP、PRM 和 PRW)和Ⅳ针叶林阶段(群落 PWS)。

表 3 群落顶极适应值与演替阶段划分

Table 3 S_i of 13 communities and classification of succession stages

群落 Community		样地顶极适应值 S_i of samples			S_i 多重比较 Multiple comparisons of S_i			演替阶段 Succession stage
1 PCS	0.43	0.43	0.43		0.43 ± 0.00F			Ⅰ阔叶林阶段
2 PCL	0.51	0.61	0.49		0.54 ± 0.06EF			
3 CPM	0.44	0.43	0.45	0.48	0.51	0.55	0.48 ± 0.05DE	
4 CPP	0.65	0.64	0.65	0.61	0.67	0.62	0.64 ± 0.02CD	Ⅱ阔针混交林阶段
5 CMM	0.67	0.61	0.63				0.64 ± 0.03CD	
6 CPW	0.65	0.52	0.53	0.61	0.61	0.68	0.60 ± 0.06C	
7 TPM	0.64	0.61	0.52	0.51	0.57		0.57 ± 0.06C	Ⅲ针阔混交林阶段
8 PRL	0.77	0.71	0.75	0.70	0.71		0.73 ± 0.02B	
9 PCP	0.79	0.76	0.73	0.70			0.75 ± 0.04B	
10 MCP	0.73	0.70	0.78				0.74 ± 0.04B	
11 PRM	0.87	0.82	0.75				0.81 ± 0.06B	Ⅳ针叶林阶段
12 PRW	0.76	0.84	0.86	0.88	0.82	0.76	0.82 ± 0.05B	
13 PWS	1.00	0.95	0.93				0.96 ± 0.04A	

2.3 群落演替梯度分析

56 个样地的 DCA 排序图(图 1)清晰地反映了 13 个群落的演替梯度。很显然,排序图第 1 轴从右向左,

表现了不同群落的更替过程:阶段 I (群落 PCS、PCL 和 CPM)→阶段 II (群落 CPP、CMM、CPW 和 TPM)→阶段 III (群落 PRL、PCP、MCP、PRM 和 PRW)→阶段 IV (群落 PWS),排序图反映的群落演替梯度与演替指数法的分析结果高度吻合。

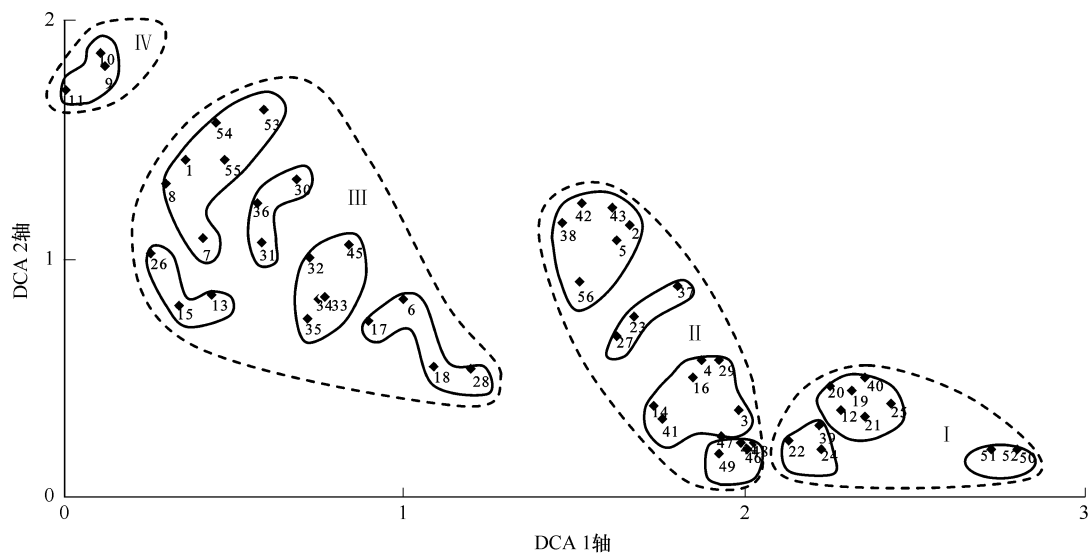


图1 河岸林群落 DCA 排序图
Fig. 1 DCA ordination diagram of riparian communities

2.4 群落相似性分析

综合考虑各群落主林层、林下幼树与幼苗的树种组成,进行群落相似性分析。由表 4 知,PCS、PCL 和 CPM 三者之间;CPM 与 CPP、CMM、CPW;CPP、CMM 和 CPW 三者之间;CPP 与 PRL、PCP、MCP、PRM、PRW;CMM 与 MCP;PCP 与 PRM、PRW;MCP 与 PRM;PRM 与 PRW;PRW 与 PWS 表现出较强的正相关,这些群落在演替过程中相近程度较高;群落 PCS、PCL、CPM 与群落 PRM、PRW、PWS 成负相关或极弱的正相关,它们在演替过程中相近程度较低;群落 PCL 和 TPM 与其它群落的相关性皆不强,究其原因,油松和辽东栎为低山地带森林群落的优势种,本区为其分布的海拔上限,常与青杨或白桦形成块状混交,因此 PCL 和 TPM 应属于以辽东栎林为顶极群落的低山地带森林的演替系列^[25]。

表 4 群落相似性分析
Table 4 Similarity analysis among 13 communities

群落 Community	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1 PCS	1.00												
2 PCL	0.68	1.00											
3 CPM	0.74	0.48	1.00										
4 CPP	0.22	0.25	0.52	1.00									
5 CMM	0.28	0.41	0.44	0.65	1.00								
6 CPW	0.37	0.36	0.53	0.75	0.69	1.00							
7 TPM	-0.12	0.20	0.04	0.37	0.21	0.21	1.00						
8 PRL	0.08	0.47	0.04	0.49	0.27	0.19	0.39	1.00					
9 PCP	0.23	0.09	0.33	0.64	0.39	0.37	0.08	0.49	1.00				
10 MCP	0.25	0.24	0.38	0.62	0.67	0.63	0.17	0.21	0.34	1.00			
11 PRM	0.00	-0.02	0.09	0.70	0.46	0.42	0.27	0.46	0.65	0.57	1.00		
12 PRW	-0.09	-0.02	0.13	0.66	0.39	0.48	0.12	0.39	0.77	0.42	0.79	1.00	
13 PWS	-0.10	0.02	0.03	0.39	0.40	0.50	0.12	0.16	0.16	0.48	0.39	0.53	1.00

综合群落的演替指数、演替梯度与相似性分析结果,构建文峪河上游河岸林群落的进展演替系列为:阔叶林阶段(群落 PCS 和 CPM)→阔针混交林阶段(群落 CPP、CMM 和 CPW)→针阔混交林阶段(群落 PRL、PCP、MCP、PRM 和 PRW)→针叶林阶段(群落 PWS),这符合北温带森林群落演替的主要模式^[26]。

2.5 群落演替过程预测

2.5.1 杨桦落叶松混交林

以杨桦落叶松混交林(CPP)为起始状态 X_1 ,与转移概率 P 进行迭代计算直至平衡(表 5)。

表 5 杨桦落叶松混交林树种组成预测
Table 5 Markov prediction of tree composition for CPP community

河岸树种 Riparian tree species	青杨 <i>P. cathayana</i>	白桦 <i>B. platyphylla</i>	红桦 <i>B. albo-sinensis</i>	华北落叶松 <i>L. principis-rupprechtii</i>	青杆 <i>P. wilsonii</i>
起始状态(X_1) Initial Stage	0.2000	0.3905	0.0285	0.3524	0.0285
转移概率(P) Transition probability	0.5000	-0.5873	-0.8571	1.0000	2.3333
X_2 预测值 Prediction	0.2372	0.1274	0.0032	0.5570	0.0752
实测值 Measure	0.2031	0.1328	0.0625	0.5078	0.0938
误差率 Error/%	16.75	4.07		4.08	9.69
X_3 预测值 Prediction	0.1474	0.0060	0.0000	0.6157	0.2309
实测值 Measure	0.1383	0.0106	0.0106	0.5957	0.2447
误差率 Error/%	6.61			3.34	5.63
X_4 预测值 Prediction	0.0994	0.0011	0.0000	0.5535	0.3460
实测值 Measure	0.0992	0.0153	0.0076	0.5496	0.3282
误差率 Error/%	0.18			0.71	5.40
X_5 预测值 Prediction	0.0619	0.0002	0.0000	0.4594	0.4786
实测值 Measure	0.0667	0.0667	0.0000	0.4333	0.4333
误差率 Error/%				6.02	10.05
X_6 预测值 Prediction	0.0356	0.0000	0.0000	0.3524	0.6119
实测值 Measure	0.0741	0.0370	0.0000	0.2963	0.5926
误差率 Error/%				18.95	3.26
X_7 预测值 Prediction	0.0022	0.0000	0.0000	0.0693	0.9285
实测值 Measure	0.0195	0.0390	0.0260	0.0000	0.9156
误差率 Error/%					1.41

由表 5 知,杨桦落叶松混交林在演替过程中,树种组成发生了明显变化:状态 X_1 (青杨+白桦+落叶松)→ X_2 (落叶松+青杨+白桦)→ X_3 和 X_4 (落叶松+青杆+青杨)→ X_5 (落叶松+青杆)→ X_6 (青杆+落叶松)→ X_7 (青杆)。即按照 Markov 预测,杨桦落叶松混交林的演替过程为:杨桦落叶松混交林→落叶松杨桦混交林→落叶松青杆混交林→青杆落叶松混交林→青杆林。群落优势树种组成比例的预测值和实测值之间吻合度较高,多数误差率小于 10.00%。

2.5.2 杨桦云杉混交林

以杨桦云杉混交林为起始状态 X_1 ,与转移概率 P 进行迭代计算直至平衡。由表 6 知,状态 X_1 ,青杨和白桦为优势种,云杉为亚优势种;状态 X_2 ,大量云杉进入主林层,而青杨和白桦的优势地位有所降低,由于主林层已有大量云杉,因此演替快速收敛,到状态 X_3 已演替为云杉林,杨桦等阔叶树种则处于云杉形成的主林层之下,逐渐消退。演替预测值与实测值吻合度较高,误差率均低于 10.00%。

3 讨论

3.1 河岸林群落演替现状与发展趋势

某一地区植物群落演替规律及其特征的揭示,可为同类地区退化生态系统的恢复和重建提供科学依据。

现有研究多依据优势树种的生物学生态学特性、种群结构和分布格局判定群落的演替现状和发展趋势^[4,6,22]；或采用空间替代时间法构建演替模型和演替系列^[3,5]；或通过数学模型的模拟预测揭示群落的演替过程^[18-19]。

表6 杨桦云杉混交林树种组成预测

Table 6 Markov prediction of tree composition for *P. cathayana* + *B. platyphylla* + *P. wilsonii* (*P. meyeri*) community

河岸树种 Riparian tree species	青杨 <i>P. cathayana</i>	白桦 <i>B. platyphylla</i>	红桦 <i>B. albo-sinensis</i>	华北落叶松 <i>L. principis-rupprechtii</i>	云杉 <i>P. wilsonii</i> (<i>P. meyeri</i>)
起始状态(X_1) Initial Stage	0.2294	0.3529	0.0647	0.0588	0.2059
转移概率(P) Transition probability	0.0357	-0.1711	-1.0000	-0.2500	1.6250
X_2 预测值 Prediction	0.2131	0.2624	0.0000	0.0396	0.4849
实测值 Measure	0.2269	0.2899	0.0063	0.0063	0.4706
误差率 Error/%	6.06	9.48			3.03
X_3 预测值 Prediction	0.0258	0.0163	0.0000	0.0018	0.9561
实测值 Measure	0.0195	0.0390	0.0260	0.0000	0.9156
误差率 Error/%					4.42

研究区域内的次生林群落经过多年封育,处于明显的进展演替状态,已经出现比较清晰的次生演替系列。本文综合现有演替研究的方法,根据群落顶极适应值结合优势树种的生物学和生态学特性区分演替阶段,以DCA排序图反映群落演替梯度,通过群落相似性分析反映群落演替过程中的相近程度,在上述研究结果的基础上,构建本区河岸林群落的进展演替系列:Ⅰ阔叶林阶段(群落PCS和CPM)→Ⅱ阔叶混交林阶段(群落CPP、CMM和CPW)→Ⅲ针阔混交林阶段(群落PRL、PCP、MCP、PRM和PRW)→Ⅳ针叶林阶段(群落PWS),与高俊峰等的研究结果^[26]一致。在明晰演替系列的基础上,对主体群落进行演替动态预测,预测值与实测值吻合度较高,客观反映了群落的演替方向,同时验证了所构建演替系列的正确性,并在一定程度上细化了群落的演替过程。

本文以空间代替时间进行河岸林群落演替分析,加之Markov预测的若干假设性^[18],所得结论仅供参考,要清楚研究森林演替的规律,还需通过设置永久样地做长期连续定位调查,收集和积累长期的观测数据。

3.2 河岸林群落演替的影响机制

河岸带地形地貌的高度复杂性,加上洪水、风害等的自然干扰和一定程度的人为干扰,河岸带生境的时空异质性很高^[7],与之相应,河岸林常由处于不同演替阶段的植被斑块形成异质镶嵌体^[8]。洪水干扰对河岸林群落的演替过程产生重大影响。首先,洪水引起的频繁侵蚀和沉积干扰在活动河道形成土壤镶嵌体,为植物的无性繁殖和定居提供了基底^[8];其次,河岸生境的特殊性要求入侵种在繁殖机制和生理特性方面必须能够高度适应泛洪、沉积掩埋和茎干破损等干扰^[8,10],青杨和白桦的种子小或具翅,传播距离远,生长过程中对生境的水分条件有很宽的适应和忍受幅度,具有很强的萌芽或根蘖能力,洪后可通过种子萌发或无性繁殖在河岸地区定居,其根茎柔韧性较强,能适应地表侵蚀和周期性掩埋,是适应河岸地区各种干扰的先锋种^[8];另外,大型木质残体对演替后期针叶树种的开拓和定居起重要的生态作用,在美国俄勒冈州西部和华盛顿,大型木质残体常是沿海森林树种加州铁杉(*Tsuga heterophylla*)和西加云杉(*P. sitchensis*)的育苗所^[8]。

树种对河岸荫湿环境的适应程度和种间竞争能力决定群落的演替方向。一般认为,华北落叶松为阳性过渡性树种,在天然更新和演替过程中会被同一分布区内耐荫的针叶树种青杆或白杆所取代^[27]。华北落叶松的活力种子多散布于林窗周围^[28],在火烧迹地或林隙可与云杉同期发生^[21,29],但郁闭林冠下难以实现更新,幼苗不能正常存活和生长,很难进入幼树阶段^[30],林缘更新是其有效的更新方式,幼苗幼树呈集群分布^[29];云杉幼苗在生理和形态响应中表现出对光照条件较强的可塑性,与华北落叶松的种间竞争中具有生长优势,且这种优势在适度遮荫环境下可得到显著增强^[27]。因此河岸荫湿环境下,以云杉为优势种的群落应处于河

岸林演替后期或接近演替顶极,但客观存在的各种林冠干扰也可能使华北落叶松成为云杉林中稳定的混交树种^[21]。

姚成对盐城自然保护区海滨湿地生态系统的演替研究表明,水分、盐度和土壤养分与植被的自然演替存在明显的相关关系,种间竞争也起着重要作用^[3];此外,冰雪消融、泥石流、风和火对河岸植物群落的演替也有一定影响^[8,10]。今后应开展干扰响应和土壤动态对该区河岸林演替的影响研究。

4 结论

(1)按照群落顶极适应值的大小次序,结合群落优势树种的生物学和生态学特性,将 13 个河岸林群落区分成 4 个演替阶段:Ⅰ阔叶林阶段,Ⅱ阔针混交林阶段,Ⅲ针阔混交林阶段和Ⅳ针叶林阶段,群落演替梯度的分析结果与之吻合。

(2)综合考虑群落主林层、林下幼树、幼苗的树种组成,进行 13 个群落的相似性分析。结果表明,群落相似性有助于判断群落演替过程中的相近程度,处于同一演替阶段及相邻演替阶段的群落相似性较高。

(3)该区河岸林群落的进展演替系列为:Ⅰ阔叶林阶段(群落 PCS 和 CPM)→Ⅱ阔针混交林阶段(群落 CPP、CMM 和 CPW)→Ⅲ针阔混交林阶段(群落 PRL、PCP、MCP、PRM 和 PRW)→Ⅳ针叶林阶段(群落 PWS)。青杨辽东栎混交林(PCL)和油松白桦混交林(TPM)属于低山森林演替系列,与其它群落的相关性不强。

(4)经演替预测,杨桦落叶松混交林和杨桦云杉混交林都朝着云杉优势加强的方向演替,这进一步验证了所构建河岸林演替系列的正确性,并在一定程度上细化了群落的演替过程。

References:

- [1] Miles J. Vegetation succession: past and present perceptions//Gray A. J. ed. Colonization, Succession and Stability. Oxford: Blackwell, 1987: 1-29.
- [2] Vander M E. Vegetation dynamics: Patterns of change in time and space. Vegetation, 1988, 77:7-19.
- [3] Yao C, Wan S W, Sun D L, Qin P. Ecological mechanisms of vegetation succession of coastal wetland in Yancheng Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5):2203-2210.
- [4] Zhang J C, Chen L. A study on judgment and evaluation of succession situation for forest community with several dominant tree species subtropical zone in China. Scientia Silvae Sinicae, 2000, 36(2):116-121.
- [5] Fan W Y, Wang X A, Guo H. Analysis of plant community successional series in the Ziwouling area on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(3):706-714.
- [6] Wan H L, Feng Z W. Species composition and succession trend of evergreen broad-leaved forest in Lushan Mountain, Jiangxi Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3):1147-1156.
- [7] Ji J C, Guo Y D, Guo J P, Zhang Y X. Community types and ecological adaptation characteristics of the riparian forest in upper reach of Wenyue watershed. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3):1587-1595.
- [8] Naiman R J, Fetherston K L, Mckay S, Chen J. Riparian forests//Naiman R J and Bilby R E eds. River Ecology and Management: Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion. New York: Springer Verlag, 1998: 289-323.
- [9] Risser P G. The ecological importance of land-water ecotones//Naiman R J and Decamps H eds. The Ecology and Management of Aquatic Terrestrial Ecotones. Unesco: Man and the Biosphere Series, 1990: 4:7-21.
- [10] Gregory S V, Swanson F J, Mckee W A, Cummins K W. An ecosystem perspective of riparian zones. Bioscience, 1991, 41:540-551.
- [11] Uowolo A L, Binkley D, Adair E C. Plant diversity in riparian forests in northwest Colorado: Effects of time and river regulation. Forest Ecology and Management, 2005, 218:107-114.
- [12] Annik S, Brack W H, Esther M A. Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. Biological Conservation, 2007, 138:146-156.
- [13] Humberto S A, Gabriela E P, Guadalupe M B. Population structure of the Mexican baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) in Queretaro, Mexico. Forest Ecology and Management, 2007, 242:243-249.
- [14] Birgitta M R, Christer N, Roland J. Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. Journal of Biogeography, 2005, 32: 2025-2037.
- [15] Zhang J C, Peng B Z. Study on riparian zone and the restoration and rebuilding of its degraded ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(1): 56-63.
- [16] Oliver C D, Larson B C. Forest Stand Dynamics. New York: Wiley, 1996: 69-91.

- [17] Zhang J T. The Methods in Plant Quantitative Ecology. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 2004: 306-316.
- [18] Yang H X, Pan Y D, Wu Y G. Markov chain model of succession of the mixed broadleaf Koreanpine forest at Changbaishan Biosphere Reserves in China. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 8(3): 211-219.
- [19] Yu S Q. The quantitative study on the secondary forest succession in Chun'an county, Zhejiang Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39(1): 17-22.
- [20] Gao R M, Shi X D, Guo J P. Studies on the flora of seed plants in Pangquangou Nature Reserve, Shanxi Province. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2006, 24(5): 418-423.
- [21] Guo J P, Wang S H, Kang R L, Qiu Y H, Zhang Y X. Age structure and dynamics of natural spruce (*Picea wilsonii*) forests in Guancen Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(2): 184-189.
- [22] Ding S Y, Song Y C. Application of succession study in tending and restoration of evergreen broadleaved forest. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(3): 423-426.
- [23] Zhen Y R. Comparison of methods for studying stability of forest community. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(5): 28-32.
- [24] Lu J L. Dynamics analysis and forecast of landscape element compositions Guandi Mountain forest region in Shanxi, China. *Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2002, 22(3): 234-238.
- [25] Jiang H, Huang J H, Chen L Z, Yang C Y, Yang X Q. DCA ordination, quantitative classification and environmental interpretation of plant communities in Dongling Mountain. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36(7): 539-551.
- [26] Gao J F, Zhang Y X. Species diversity in overlapped zones of typical secondary forests in Guandishan Mountains. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(10): 2017-2023.
- [27] Guo J P, Li H B, Liu N, Zhang Y X. Comparison of responses of *Larix principis-rupprechtii* and *Picea meyeri* seedling growth to light availability and planting density under controlled environment. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, 45(2): 53-59.
- [28] Guo J P, Xue J J, Li S G, Wang J T. Study on soil seed bank of *Larix principis-rupprechtii* under canopy in Pangquangou national natural reserve, Shanxi, China. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1998, 16(2): 131-136.
- [29] Wu X G, Guo J P. Population structure and spatial distribution pattern of natural regeneration *Larix principis-rupprechtii* in Guandi Mountain. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(2): 165-170.
- [30] Liu Z G, Zhu J J, Yuan X L, Tan H. Investigation and analysis of the natural regeneration of *Larix olgensis* in mountain regions of eastern Liaoning Province, China. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(1): 42-49.

参考文献:

- [3] 姚成, 万树文, 孙东林, 钦佩. 盐城自然保护区海滨湿地植被演替的生态机制. *生态学报*, 2009, 29(5): 2203-2210.
- [4] 张家城, 陈力. 亚热带多优势种森林群落演替现状评判研究. *林业科学*, 2000, 36(2): 116-121.
- [5] 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.
- [6] 万慧霖, 冯宗炜. 庐山常绿阔叶林物种组成及其演替趋势. *生态学报*, 2008, 28(3): 1147-1156.
- [7] 吉久昌, 郭跃东, 郭晋平, 张芸香. 文峪河上游河岸林群落类型及其生态适应性. *生态学报*, 2009, 29(3): 1587-1595.
- [15] 张建春, 彭补拙. 河岸带研究及其退化生态系统的恢复与重建. *生态学报*, 2003, 23(1): 56-63.
- [17] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004: 306-316.
- [18] 阳含熙, 潘愉德, 伍业钢. 长白山阔叶红松林马氏链模型. *生态学报*, 1988, 8(3): 211-219.
- [19] 余树全. 浙江淳安天然次生林演替的定量研究. *林业科学*, 2003, 39(1): 17-22.
- [20] 高润梅, 石晓东, 郭晋平. 山西庞泉沟自然保护区种子植物区系研究. *武汉植物学研究*, 2006, 24(5): 418-423.
- [21] 郭晋平, 王石会, 康日兰, 邱有红, 张芸香. 管涔山青杆 (*Picea wilsonii*) 天然林年龄结构及其动态的研究. *生态学报*, 1997, 17(2): 184-189.
- [22] 丁圣彦, 宋永昌. 演替研究在常绿阔叶林抚育和恢复上的应用. *应用生态学报*, 2003, 14(3): 423-426.
- [23] 郑元润. 森林群落稳定性研究方法初探. *林业科学*, 2000, 36(5): 28-32.
- [24] 卢景龙. 森林景观组成结构动态模拟及预测方法研究. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2002, 22(3): 234-238.
- [25] 江洪, 黄建辉, 陈灵芝, 杨朝阳, 杨小秋. 东灵山植物群落的排序、数量分类与环境解释. *植物学报*, 1994, 36(7): 539-551.
- [26] 高俊峰, 张芸香. 关帝山次生林区典型森林交错带物种多样性研究. *西北植物学报*, 2005, 25(10): 2017-2023.
- [27] 郭晋平, 李海波, 刘宁, 张芸香. 华北落叶松和白杉幼苗对光照和竞争响应的差异比较. *林业科学*, 2009, 45(2): 53-59.
- [28] 郭晋平, 薛俊杰, 李世广, 王俊田. 庞泉沟自然保护区华北落叶松土壤种子库的研究. *武汉植物学研究*, 1998, 16(2): 131-136.
- [29] 武小钢, 郭晋平. 关帝山华北落叶松天然更新种群结构与空间格局研究. *武汉植物学研究*, 2009, 27(2): 165-170.
- [30] 刘足根, 朱教君, 袁小兰, 谭辉. 辽东山区长白落叶松天然更新调查. *林业科学*, 2007, 43(1): 42-49.