

(14) 325-330

陕北黄土高原臭柏群落进展演替和逆行演替

朱志诚 郭爱莲[✓] 岳明

(西北大学生物学系, 710069, 西安; 第一作者 66 岁, 男, 教授)

S 791.4
Q 949.66

摘要 认为臭柏群落进展演替是在活动基质(流沙)上开始, 终止于固定基质, 其实质是在臭柏群落作用下, 基质物理和化学特征以及水条件向着有利于植物生活的方向发展。在逆行演替阶段, 植物群落对基质作用微弱, 水条件变劣, 耐旱的微观植物群落起着主导作用。整个演替过程, 是植物群落作用下土壤性的内因动态演替。

关键词 黄土高原; 臭柏群落; 进展演替; 逆行演替; 内因演替
分类号 Q145.2

灌木林

植物群落进展演替是和逆行演替相对而言的, 进展演替表现为群落结构的复杂化, 地上和地下空间的最大利用, 生产力的最大利用和生产率的增加, 群落生境的中生化和群落环境的强烈改造。逆行演替则恰好相反, 表现为群落结构的简单化, 地上和地下空间的不充分利用, 生产力的极小利用和生产率的降低, 植物群落生境向旱生化和湿生化两极发展, 以及群落环境的极轻微改造。本文初步研究了臭柏群落进展和逆行演替的特点、原因及其制止的措施。臭柏群落的进展演替其效应主要是流沙的固定、土层的形成以及水条件的改善; 逆行演替的效应是固沙作用越来越弱、水土流失和基质的旱化。可以看出, 研究臭柏群落逆行演替的过程和特点, 制止这种过程的发生和进行, 具有极其重要的理论和实践意义。

臭柏(*Sabina vulgaris*)群落主要分布在我国西北地区, 小腾格里沙漠和毛乌素沙漠面积最大。在陕北大面积出现在神木县的大保当, 其他地方仅有零星分布。80年代初, 陕西省在大保当建立自然保护区, 这项研究就是在大保当地区进行的。这里全系绵延起伏的固定、半固定和流动沙丘地貌, 海拔 1 000 ~ 1 100 m 左右。年均温 7.6℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温 3 000℃ 以下。年降水量 440 mm, 夏季降水 63.8%, 最大风速 25 m/s, 大风日达 21 d, 无霜期 150 d, 为森林草原到草原的过渡地带^[1-3]。由于大面积基质沙化, 地带性群落不复存在, 而形成一类适应于沙地特征的隐域性植物群落——臭柏灌丛。

臭柏系常绿针叶匍匐灌木, 茎端斜上生长, 高 0.31 ~ 1 m 左右。臭柏能适应这里的活动基质、干旱、低温和强风, 主要与特殊的生活型有关, 它的茎枝匍匐, 随机产生不定芽而形成新枝, 因而地上形成矮生的密丛, 这是适应强风、低温、干旱和保护基质不被风蚀的重要形式。另外, 臭柏具强大的根系, 超过地上部分几倍; 水平根茎长达数米, 埋于沙层中; 不定根非常发达, 增大吸收面; 树皮粗厚, 叶鳞片状。所有这些, 都是控制自身水分平衡的重要形式。

1 臭柏群落的特征和类型

这类群落是以臭柏为绝对优势的灌木林, 平均高 0.5 m 左右; 群落总盖度 10% ~ 70%, 一般 30% ~ 40%。臭柏分盖度 15% ~ 69%, 大多在 30% 以上。草本层盖度极小, 一般小于 1%, 常无明显优势种, 但在臭柏群落发展的后期, 出现旱生藓类植物, 盖度达 5% ~ 10%。由于臭柏群落所处沙丘部位的差异, 特

· 国家自然科学基金资助课题

收稿日期: 1995-02-14

别是因为处在演替的不同阶段,呈现出许多类型,主要有:

- (1)臭柏——白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala*)群落;
- (2)臭柏——硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)群落;
- (3)臭柏群落;
- (4)臭柏——扭口藓(*Barbula* sp.)群落;
- (5)臭柏——酸枣(*Ziziphus jujuba*)群落。

上述几个类型的结构及其特点见表 1。

表 1 臭柏群落主要类型及其基本特征

Tab. 1 The Type and Basic Features of *Sabina vulgaris* Community

种类及生活型	1		2		3		4		5		生态类型
	多度	盖度	多度	盖度	多度	盖度	多度	盖度	多度	盖度	
常绿针叶匍匐矮高位芽植物											
臭柏 <i>Sabina vulgaris</i>	cop ¹ -cop ³	25- 35	cop ² - cop ³	45- 55	cop ² - cop ³	35- 69	cop ¹	10- 12	cop ¹ - cop ²	10-20	中旱生
落叶阔叶矮高位芽植物											
酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>									sp-cop ¹	1-6	旱中生
地上芽植物											
灌木铁线莲 <i>Clematis fruticosa</i>									sp	<1-1	旱中生
白沙蒿 <i>Artemisia sphaerocephala</i>	cop ¹	3-5			sol	<1					旱生
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza danurica</i>	sol	<1					un	<1			旱中生
黑沙蒿 <i>Artemisia Ordosica</i>			sol	<1					un	<1	旱生
铁杆蒿 <i>A. gmelinii</i>			un	<1							旱中生
地面芽植物											
阿尔泰紫菀 <i>Heteropappus altaicus</i>	sol	<1							un	<1	旱中生
丛生隐子草 <i>Cleistogenes caespitosa</i>			sol	<1					sol	<1	旱中生
白草 <i>Pennisetum centrasaticum</i>	un	<1					sp	<1	sol	<1	旱中生
二色补血草 <i>Limonium bicolor</i>									un	<1	旱生
野茄 <i>Solanum septemlobum</i>									un	<1	中生
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	sp	<1	cop ³	1.5					cop ³	1.5	中旱生
地稍瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>			sol	<1	sol	<1					旱生
细叶远志 <i>Polygala tenuifolia</i>			sp	<1			sol	<1			旱生
禾草一种			un	<1							
沙芦草 <i>Agropyron mongolicum</i>	sol	<1									旱生
牛心朴 <i>Cynanchum hancockianum</i>	sol	<1			sol	<1					中旱生
疏枝唐松草 <i>Thalictrum squarrosum</i>	sol	<1									中旱生
北柴胡 <i>Bupleurum chinensis</i>	sp	<1			sp	<1					中旱生
多茎委陵菜 <i>Potentilla multicaulis</i>					sol	<1					中旱生
抱茎苦苣菜 <i>Ixeris szechuifolia</i>					sol	<1	sol	<1			中生
羊茅 <i>Festuca ovina</i>							cop ¹	<1-1			旱生
砂珍棘豆 <i>Oxytropis psammocharis</i>							un	<1			旱生

续 表

地下芽植物												
蒙 古 葱	<i>Allium mongolicum</i>					sol	<1			早生		
戈壁天门冬	<i>Asparagus gobicus</i>	un	<1			sol	<1	un	<1	早生		
一二年生植物												
金 狗 尾 草	<i>Setaria intescens</i>		un	<1		sol	<1		sp	<1	中生	
白 蒿	<i>Artemisia sieversiana</i>					sol	<1	sp	<1	sol	<1	早中生
黄 蒿	<i>A. scoparia</i>	un	<1	un	<1	sol	<1	sol	<1			早中生
鼠 曲 草	<i>Gnaphalium transschelii</i>					sol	<1					中生
孢子植物												
扭 口 藓	<i>Barbula sp.</i>							cop ²	8			早生

表 1 表明,臭柏群落可分为灌木层和由半灌木或草本植物构成的第二层,第二层盖度很小,一般在 5% 以下。表 1 中共含种子植物 31 种,虽非臭柏群落全部区系组成,但也明显表明它的种类成分是很简单的。其中早生植物 11 种,占 35.5%,中早生植物 8 种,占 25.8%;中生植物 4 种,占 12.9%,早中生植物 7 种,占 22.6%;禾草一种未定。可以看出,早生性种类(早生和中早生)占 60% 以上;中生性种类(中生和早中生)占 30% 以上。从优势度(多度与盖度综合)来看,则早生性种类占绝对地位,中生性种类在群落中起作用很小。从各生态类群种类数量和优势度分析,臭柏群落属早生型群落。类型 5 是黄土基质覆沙形成的,其上保留了原来黄土基质群落的一些成分,例如酸枣、灌木铁线莲等,因此该类型的起源和特点与其他类型无密切联系。

2 臭柏群落的进展演替和逆行演替

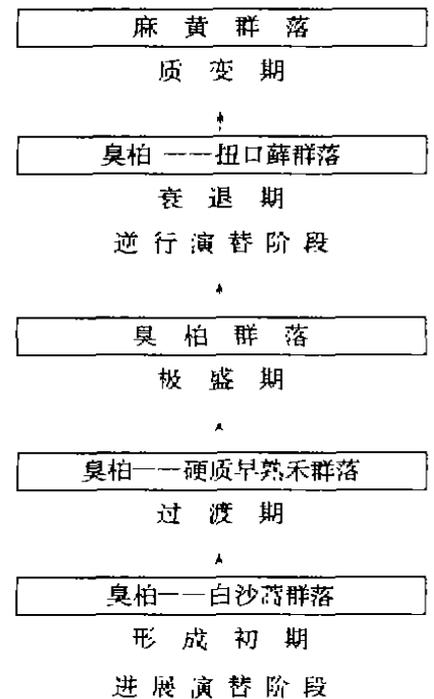
臭柏群落在这里同时进行着进展演替和逆行演替。在同一空间上,这两类演替的顺序是进展演替在前,逆行演替在后。下面是其演替系列图式(附图)。这里阐明这个演替图式形成的原因和动力。

2.1 进展演替阶段

臭柏群落在这里一般起源于流动沙丘上,因此形成初期的群落中,常伴生一些沙生植物,如白沙蒿、沙芦草等,而且沙生植物常常具有一定的优势度。

在臭柏群落作用下,基质的机械组成不断发生着大的变化,主要是随着进展演替的进程粉粒大量增加,砂粒大量减少,粘粒不断累积(表 2)。表 2 中这种规律非常清楚,个别数据出现偏大或偏小现象,可能是由于流沙的吹落形成的。

在臭柏群落的作用下,不仅基质的机械组成发生明显的变化,而且还表现在基质中与植物生活关系密切的其他成分和 pH 的变化(表 3)。其变化的特点是有机质、含水量以及全氮等营养物质增加近 2~4 倍以上,pH 则明显降低。基质的所有这些物理和化学性质变化,都是在臭柏群落作用下促成的。



附图 臭柏群落演替图式
Fig. Succession of *Sabina vulgaris* Community

由于植物根的机械、分泌物以及有机酸等功效的综合作用,使砂粒腐蚀分解,植物残体使基质中有机物累积越来越多,这样就逐渐形成沙质壤土,相应的含水量增加,肥力提高。由于基质向着植物有利的方向发展,因而旱生植物有减少趋势,中生性植物则略有增加的倾向(表 4)。虽然这里风大,基质不稳定,植物容易传播,局部生态类群变化不正常,但总的趋势是旱生性植物减少,中生性植物相对增加。同时,作为该群落生物量重要标志的臭柏优势度变化也很明显,由群落类型 1~3 逐渐增大(表 1)。

上述情况表明,这里臭柏群落进展演替的系统内容与基质的改造和土壤发育密切联系,它们之间彼此影响,相互配合。

2.2 逆行演替阶段

前已述及,各演替时期中,极盛时期臭柏优势度最大,其他种类仅少数个体散生其中。当臭柏群落达最盛时,地表就形成一层 4~7 cm 厚的沙质壤土,一般不超出 10 cm,基质已完全固定。这时在地表出现一薄层由微观植物组成的暗色皮壳状的结皮,覆盖于地表,和裸岩上由微生物群落形成的覆盖层一样,略似油漆涂附其上。当地表形成结皮时,雨水很难透入土壤,大量被流失。结皮层形成的初期,土壤含水量降至极盛时期的 1/2~1/4,臭柏开始疏衰,优势度降低,盖度相当于极盛时期的 1/4~1/6;其他成分一般在 10 种以下,优势度极小。这时耐旱的扭口藓大量侵入,盖度可达 5~8 左右(表 1),多集中在臭柏枝叶覆盖下,裸露的地表较少。随着结皮层的加厚,雨水流失更多,土壤极度干旱,植物群落发生质变,臭柏全部退出,被低矮、稀疏的麻黄(*Ephedra sinica*)群落所演替。麻黄群落总盖度 7%~10%,一般不超出 10%;种类组成很简单,约 4~7 种,常见者还有黄蒿、细叶远志、白草等,除麻黄和黄蒿外,其他植物仅少数个体伴生其中,表现出荒漠草原的景象。由臭柏群落形成至麻黄群落出现,大约需 50 年以上的时间。

为了搞清上述结皮层的特点,我们采了结皮土样,按微生物常规方法,进行了微生物区系分析和活菌记数,结果见表 5。

根据表 5 统计,每克结皮土样含活菌千万个以上,主要为细菌和放线菌,霉菌最少。由于地表干旱贫瘠,芽孢杆菌接近一半,它们能够紧实地贴附在这干旱贫瘠的沙壤土表面,因为它们大多具有粘性荚膜、胶质鞘或厚的果胶质外壁,有的分泌大量粘液。这些具粘性附属物的菌体和粘性物质,是构成结皮的基础,加之放线菌和霉菌的菌丝,使细的砂粒和微生物及其分泌物等,紧密地结合在一起,构成复杂而坚实的结合体,使地表形成水、气难透的皮壳状结皮。这是促成土壤极度物理性干旱,致使臭柏群落衰退,荒漠草原性麻黄群落出现的主要因素。

前述扭口藓群落,当臭柏群落退出,麻黄群落形成初期就不存在。虽然扭口藓属旱生藓并有假根,但由于此期基质极度干旱,扭口藓难以适应而消亡。这种情况与秦岭高山区冰蚀原生裸地相反,在那里裸

表 2 臭柏群落各类型基质机械组成特点

Tab. 2 The Soil Grain Structure of Different *Sabina vulgaris* Community

群落类型	砂粒(%)	粉粒(%)	粘粒(%)
	>0.05 mm	0.005~0.05 mm	<0.005 mm
臭柏—白沙蒿群落	91.6	8.0	0.0
臭柏—硬质早熟禾群落	88.0	12.0	0.1
臭柏群落	59.6	39.2	1.2

表 3 臭柏群落各类型土壤特征

Tab. 3 The Edaphic Character of Different *Sabina vulgaris* Community

群落类型	含水量(%)	全氮(%)	有机质(%)	pH
臭柏—白沙蒿群落	0.96	0.014	0.042	8.90
臭柏—硬质早熟禾群落	1.83	0.019	0.514	8.67
臭柏群落	3.89	0.038	0.701	8.68

表 4 臭柏群落各类型生态类群特征(根据表 1)

Tab. 4 The Character of Ecological Types in Different *Sabina vulgaris* Community

群落类型	旱生性(%)		中生性(%)	
	旱生	中旱生	旱中生	中生
臭柏—白沙蒿群落	25.0	41.6	33.0	0
臭柏—硬质早熟禾群落	30.0	40.0	20.0	10.0
臭柏群落	25.0	16.6	25.8	32.0

岩表面上,微生物群落是其先锋,扭口藓群落出现在后^[4,5],而这里微生物植物层片出现的前期,藓类植物层片就已退出。在秦岭的冰蚀裸岩上,扭口藓能在微群落之后形成优势群落,主要因为高山区属湿冷生境,空气湿度大,补偿基质干旱,而这里则处于基质、大气双缺水的情况之中。

上述事实表明,臭柏群落的逆行演替,不仅表现在植物群落的极端简化,对环境的轻微影响(指群落内环境及土壤发育),基质旱化和生物量极度降低,更重要的是由于结皮的存在,雨水难以透入下层,大量雨水向低处流,致使结皮逐渐被冲破,脆弱的沙壤土层流失,流沙外露,基质又回到活动状态。为了制止生态环境的再恶化,必须人工破坏地表结皮。

3 结 语

(1)臭柏群落有进展演替和逆行演替两个阶段,进展演替是在活动基质(流沙)上开始,终止于固定基质上。其实质是在植物群落作用下,基质物理和化学特性以及水条件向着有利于植物生活的方向发展,高等种子植物起着主要作用。逆行演替阶段植物群落对基质作用微弱,特别是水条件变劣,耐旱的微观植物群落起着主导作用。

(2)臭柏群落的演替过程与土壤的发育和基质的变化相互联系、彼此制约的规律,不但表明基质条件在植物群落演替过程中的作用,更重要的是揭示了这种条件下植物群落演替的基本动力,是植物群落作用下土壤性的内因动态演替。

黄可参加部分野外工作。

参 考 文 献

- 1 朱志诚. 陕北黄土高原上森林草原的范围. 植物生态学与地植物学报, 1983, 7(2): 122~131
- 2 朱志诚. 秦岭及其以北黄土区植被地带性. 地理科学, 1991, 11(2): 157~164
- 3 朱志诚. 黄土高原森林草原的基本特征. 地理科学, 1994, 14(2): 152~156
- 4 朱志诚. 秦岭太白山高山区冰蚀原生裸地植被演替初步探讨. 科学通报, 1979(22): 1041~1043
- 5 朱志诚. 太白山顶植被的起源和发展. 西北大学学报(自然科学版), 1979(1): 156~159

责任编辑 徐象平

The Progressive and Regressive Succession of the *Sabina Vulgaris* Community in the Loess Plateau of Northern Shaanxi Province

Zhu Zhicheng Guo Ailian Yue Ming

(Department of Biology, Northwest University, 710069, Xi'an)

Abstract The progressive succession of the *Sabina Vulgaris* community begins on mobile substrate (mobile sand), it stops on the fixed substrate, the essence is developing physical and chemical property and moisture of the substrate under the influence of *Sabina vulgaris* community, it is favourable for life of the plant. In the stage of regressive succession the influence of the *Sabina vulgaris* community

is little on the substrate, edaphic humidity lessen, xerophytic micro-organism play a decisive role in plant community. The fundamental driving force of the succession is generated from an edaphological endodynamic force under the reaction of plant communities in all process.

Key words loess plateau; *Sabina vulgaris* community; progressive and regressive succession; endo-genetic succession

· 学术动态 ·

英国皇家学会会员 Simon Conway Morris 教授来我校进行合作科研和讲学

应我校地质系舒德干教授的邀请,剑桥大学地球科学系教授 S. Conway Morris 博士于近期在我校进行为期两周的讲学和合作科研。Conway Morris 教授多年来从事地球上早期生命演化研究,尤其在世界著名的 Burgess Shale(布尔吉斯页岩)动物群和最古老的小壳化石研究上做出过突出贡献。由于他在学术上的杰出成就,不仅在 40 岁之前便被评选为英国皇家学会会员,而且还在美国、瑞典、澳大利亚等国拥有多种荣誉学衔和称号,并在欧洲主持了以“21 世纪古生物学”为主题的国际性系列讲座。

Conway Morris 教授在我校做了题为“早期生命演化进展”的精彩报告。他指出,生物进化论,或者进化生物学无疑是整个生命科学的灵魂,但自达尔文以来的 100 多年,这个舞台几乎一直由生物学独霸天下。然而,近十几年来情况发生了重大变化。由于古生物学(尤其是软躯体化石库一系列重大发现)和分子生物研究技术的不断改进,不仅打破了生物学方法在这个研究领域里的一统天下,而且今后进化论的发展方向将主要寄希望于古生物学和分子生物学的突破性进展。基于有机大分子(如核糖核酸)基因序列的资料之所以重要,是因为它可以独立建立起较为可靠的动物谱系树,而且随着分析测试技术的不断完善,其可信度也日益提高。古生物学之所以在进化生物学中越来越受到青睐,一方面在于它能够对分子生物学所建立的演化假说进行有效的检验,另一方面它还提供了实实在在的生物门类间的珍稀演化过渡类型,从而最终令人信服地解决众说纷纭的动物门类间亲缘关系,建立完善的生物演化系统。

Conway Morris 教授还高度赞扬了舒德干教授领导的澄江化石库研究小组近年来在 Nature 等国际权威期刊上发表的几篇重要研究成果;尤其是在激烈的国际学术竞争中,成功地发现并论证了地球上已知最古老的半索动物,世界上最早的保存精美软躯体构造的三叶虫和甲壳动物,这无疑是对进化生物学的重要贡献。他指出,彻底揭示地球上生命演化的奥秘,摘取生命科学上的这项王冠,需要众多学科专家的长期通力合作才有可能。但是他相信,西北大学已有的学科队伍素养和已经获取的珍稀科学资料,至少可望在这个学术王冠上添缀几颗最耀眼的明珠。

在校停留期间,陈宗兴校长亲切会见了 Conway Morris 教授,并正式聘任他为我校的客座教授。双方都表示希望建立长期科研合作和良好的校际关系。

(张银玲)