

晋西吕梁山严村流域撂荒地植物群落演替中的物种多样性变化*

张金屯 柴宝峰 邱扬 陈廷贵

(山西大学黄土高原研究所,太原 030006)

摘要 用 DCA 排序研究了黄土丘陵区撂荒地上植物群落演替的趋势和方向,用 6 种多样性指数分析了物种丰富度、均匀度和综合多样性在演替过程中的变化。随着演替的进展,物种丰富性显著增高,均匀性逐渐降低,综合多样性逐渐升高。

关键词 演替分析,物种多样性,黄土高原生态恢复,退耕还林还草

Changes in species diversity in the succession of plant communities of abandoned land in Luliang Mountain, western Shanxi/ZHANG Jin_Tun, CHAI Bao_Feng, QIU Yang, CHEN Ting_Gui

Abstract The Detrended Correspondence Analysis (DCA) was employed to analyze the trend and direction of plant community succession of abandoned loess land. Seven species diversity indices were used to study the changes in species richness, species evenness and diversity in the succession. With the development of succession, species richness increased significantly, species evenness decreased slightly and diversity went up.

Key words succession analysis, species diversity, ecological restoration of loess plateau, convert farmland to forest

Author's address Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006

吕梁山是山西的主要山脉之一,范围广,面积大,约两万多平方公里。山区自然条件差,是有名的贫困地区。多年来由于森林破坏,草地开垦,使土地瘠薄,水土流失非常严重,自然灾害频繁发生(张金屯,1987)。对该地区进行综合整治,使退化生态系统恢复和重建已显得非常重要。在陡坡退耕还林还草过程中,必须遵循群落演替规律,因此,对该区撂荒地群落演替过程的研究具有重要的理论和实际意义。物种多样性变化是群落演替进程中的一个重要指标(陈灵芝,1993),它反映了群落组成和结构的变化,受到许多生态学家的重视。本文分析了撂荒地上群落演替中的物种丰富度、均匀度和综合多样性的变化,以揭示生物多样性的时空变化规律及其生态学意义(张金屯,1999)。

1 研究地区概况

研究地区位于吕梁山中段严村流域,约 $33^{\circ}34' \sim 33^{\circ}37'N$, $111^{\circ}15' \sim 111^{\circ}30'E$ 。海拔 1000~1500 m,年均气温 $8.7^{\circ}C$,7 月平均气温 $16^{\circ}C$,1 月平均气温 $2.0^{\circ}C$, $\geq 10^{\circ}C$ 的年有效积温 $3000^{\circ}C$,全年日照时数 2560 小时,无霜期 130~150 天。年均降水量 500 mm 左右。土壤主要是黄土母质上发育的黄绵土和栗褐土。在植被区划上该区属于暖温带落叶阔叶

* 国家科技攻关项目(96-004-05-03)和山西省自然科学基金(991100)资助
收稿日期:1999-10-18;修改稿收到日期:2000-07-17
张金屯 e-mail 地址: zhangjt@mail.sxu.edu.cn

林地带,但因海拔较高,过去落叶阔叶林和寒温性针叶林曾交错分布(《山西森林》编委会,1993)。由于人类活动的影响,原始植被已消失殆尽,次生植被中林地面积不大,灌丛和草地较多。在研究区域内,由于村民的外迁和粮食政策的影响,低中山区有大面积的不同时期的弃耕地,最早的已有40~50年,晚的仅撂荒2~3年时间。不同弃耕时间的土地现正处在不同的群落演替阶段,形成了不同的群落类型。本文以这些处在不同演替阶段的群落为基础,研究生物多样性的变化。

2 研究方法

2.1 取样

1997年5~8月份我们对不同演替阶段类型的群落进行调查取样。不同演替阶段的群落采用大小不同的样方。森林群落样方面积20 m×20 m,灌丛5 m×5 m,草本群落和林下草本层1 m×1 m样方。林下灌木层和草本层分别取3个样方。在每个样方中记录种类组成,种的盖度、多度、高度,乔木的胸径等数量指标。同时记录每个样方的海拔高度、坡度、坡向、土层厚度等环境特征。在分析中,我们使用重要值数据,乔木种的重要值用以下公式计算:

$$IV(\text{乔木}) = (\text{相对密度} + \text{相对优势度} + \text{相对频度}) / 300$$

灌木和草本植物种的重要值计算公式为:

$$IV(\text{灌草}) = (\text{相对盖度} + \text{相对高度}) / 200$$

2.2 分析计算

依各演替阶段群落面积的大小,设置数量不等的样方,共有18个样方,记录70个植物种。我们先用除趋势对应分析(DCA, Detrended Correspondence Analysis)对18×70维数据进行排序,以分析演替的趋势和梯度(张金屯,1995)。DCA计算用国际通用软件CANOCO(Braak,1991)完成。

物种多样性指数选用以下6个指数,其中2个丰富度指数,2个均匀度指数和2个综合多样性指数。

1) Shannon-Wiener 多样性指数(H')

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

2) Simpson 多样性指数(DS)

$$DS = 1 - \sum (N_i/N)^2$$

3) Pielou 均匀度指数(JP)

$$JP = - \sum P_i \ln P_i / \ln S$$

4) Alatalo 均匀度指数(EA)

$$EA = \frac{(\sum P_i^2)^{-1} - 1}{\exp(-\sum P_i \ln P_i) - 1}$$

5) Margalef 丰富度指数(Ma)

$$Ma = (S - 1) / \ln N$$

6) Patrick 丰富度指数(Pa)

$$Pa = S$$

这里 N_i 为第 i 个种在样方中的重要值, N 为样方中所有种重要值之和, $P_i = N_i/N$, S 为样方中的植物种数。

这里森林群落多样性是总多样性,不分层次。用物种多样性指数公式对每个样方分别计算综合多样性、均匀度和丰富度指数。为了清楚地反映多样性的变化,我们用 DCA 第一排序轴坐标值作为横轴,因为它能很好地反映群落演替变化的趋势和梯度,用各多样性指数值作为纵坐标绘图。

3 结果分析

DCA 排序结果见图 1,图中数字代表样方序号。排序非常清楚地反映了演替的进程,即 DCA 第一排序轴反映了演替的时间顺序,也就是反映了演替的趋势和梯度。沿第一轴排序图从左到右撂荒的时间逐渐加长,在图上基本上可以分为三个时段:第一时段(I)为撂荒 3~20 年以内;第二时段(II)为弃耕 15~30 年之间;第三个时段(III)演替时间约在 35~50 年之间。这三个时段代表了弃耕地上演替的三个主要阶段,即草本植物群落阶段、灌丛群落阶段和乔木群落阶段。

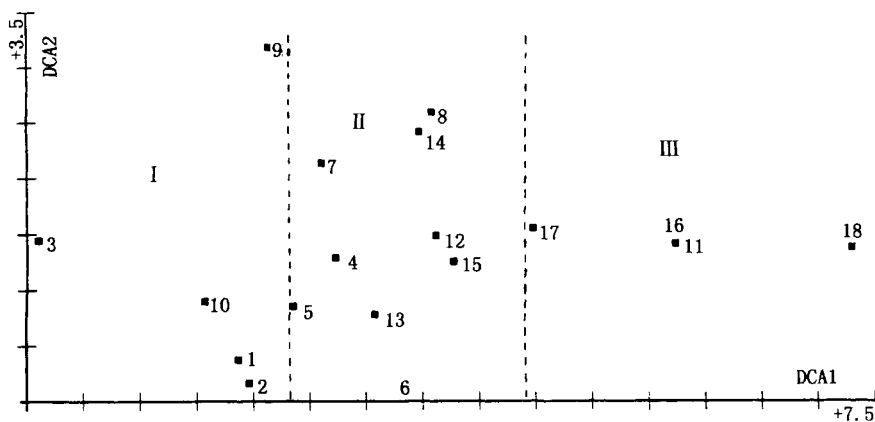


图 1 群落演替排序图

Fig. 1 DCA ordination diagram of succession of plant communities

(I)草本植物群落阶段:草本群落一般弃耕时间较短,在 15~20 年以内,黄土层较厚,但土壤较瘠薄,有机质含量低,是黄土弃耕地演替的初级阶段,也是最不稳定的阶段。因此群落又多有分化,主要群落类型有:苦苣 + 狗尾草群落(Comm. *Ixeris chinensis* var. *versicolor* + *Setaria viridis*),蒿类草丛群落(Comm. *Artemisia* spp.),野艾蒿 + 披碱草群落(Comm. *Artemisia lavandulaefolia* + *Elymus dahuricus*),披碱草 + 早熟禾 + 蒿类群落(Comm. *Elymus dahuricus* + *Poa annua* + *Artemisia* spp.)。该阶段主要种类有:苦苣、狗尾草、箭叶旋花(*Calystegia hederacea*)、马唐(*Digitaria adsendens*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、阿尔泰紫苑(*Aster hispidus*)、蒿类、披碱草、早熟禾、达乌里胡枝子(*Lespedeza davuri-*

ca)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、米口袋(*Gueldenstaedtia multiflora*)、委陵菜(*Potentilla* sp.)、香茶菜(*Plectranthus* sp.)等。另外,在群落中尚散生一些灌木种类,表明该群落类型为草本群落向灌丛群落过渡类型,灌木种主要有沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、黄刺玫(*Rosa xanthina*)、榆树(*Ulmus pumila*)幼苗等。

(II)灌丛群落阶段:灌丛群落阶段是草本植物群落演替到一定阶段的产物,其对土壤要求较高,土层深厚,有机质较丰富,水分条件相对较好。该群落阶段一般在弃耕15年后开始萌芽,20~25年后可形成灌木群落,25~30年能达到较稳定较成熟的灌丛群落。在严村区域,灌丛群落类型比较单一,灌木层中仅有沙棘灌丛(Comm. *Hippophae rhamnoides*)。草本层种类较丰富,优势种有蒿类和披碱草,由此可划分为2个群落类型:沙棘+蒿类灌丛和沙棘+披碱草灌丛。这一阶段物种变化十分明显,层次结构逐步形成,灌木层主要种有:沙棘、黄刺玫、杠柳(*Periploca sepium*)等。草本层种类较丰富,优势种有蒿类和披碱草,在不同的地段占优势,草本层植物主要有早熟禾、黄芩(*Scutellaria baicalensis*)、鸦葱(*Scorzonera glabra*)、达乌里胡枝子、山野豌豆(*Vicia amoena*)、紫花地丁(*Viola philippica*)、远志(*Polygala tenuifolia*)等。

(III)乔木群落阶段:灌丛群落发展到一定阶段,乔木种开始在群落中定居,并逐步发展为乔木群落,一般在弃耕30~50年后,开始形成乔木林。乔木林在本区是稳定的类型。由于本区气候凉爽,寒温性针叶树生长较好,可发展为顶极类型,在自然状态下,栎类等阔叶树应该能够在此定居,并发展成林,但因其材质差,当地农民有意识地限制其生长,所以在撂荒地上发展的乔木林主要是油松林(Comm. *Pinus tabulaeformis*)和华北落叶松林(Comm. *Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)。在人为作用下,乔木林可以提早形成,这是加快演替的一种措施,比如栽植人工林。该阶段主要种类有:油松、华北落叶松、榆树等乔木。灌木层种类较多,主要种类有黄刺玫、胡颓子(*Elaeagnus umbellata*)、三裂绣线菊(*Spiraea trilobata*)、二色胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、山桃(*Prunus daridiana*)、陕西荚蒾(*Viburnum schensianum*)、扁担木(*Grewia biloba*)、刚毛忍冬(*Lonicera hispida*)等。草本层种类多,主要种类有羊胡子草(*Carex lanceolata*)、达乌里胡枝子、山野豌豆、猪殃殃(*Galium aparine*)、远志、蒿类、山葡萄(*Vitis amurensis*)、柴胡(*Bupleurum scorzoniferolium*)等。

各种多样性指数沿排序轴的变化见图2~4。图2是两个综合多样性指数——Shannon-Wiener指数和Simpson指数的变化。随着演替的发展,两种多样性指数都在逐渐升高,虽然回归分析的结果表明,变化并不显著(表1),但随着演替时间的加长,物种多样性增加的趋势还是清楚的。因为随着弃耕时间的加长,一般情况下物种丰富性增加很快。本研究也证实了这一点。

从均匀度来看(图3),随着演替的发展,均匀度在降低。即弃耕时间越长,均匀度越低。两个均匀度指数(Pielou指数和Alatalo指数)都说明了这一问题。

群落中的物种丰富度的变化是群落演替最重要的指标,从图4可以看出,随着演替的进行,物种丰富度不断增加,回归分析表明,有显著的线性相关关系(表1)。

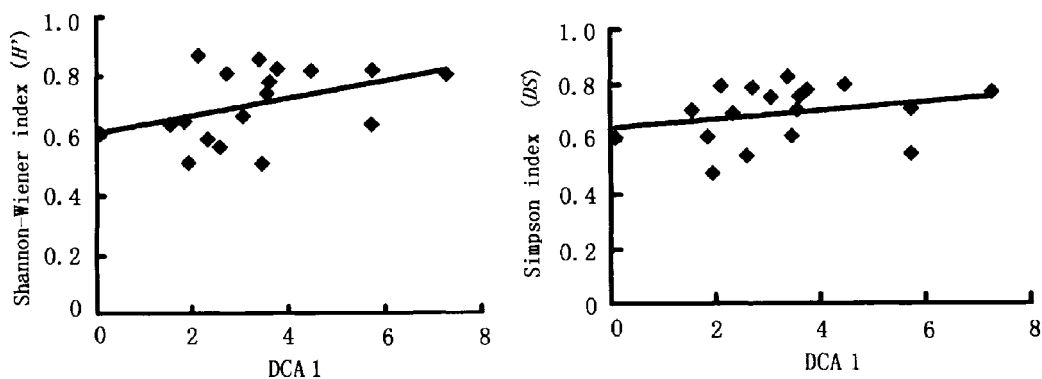


图2 演替中物种综合多样性的变化

Fig.2 Changes of species diversities in succession

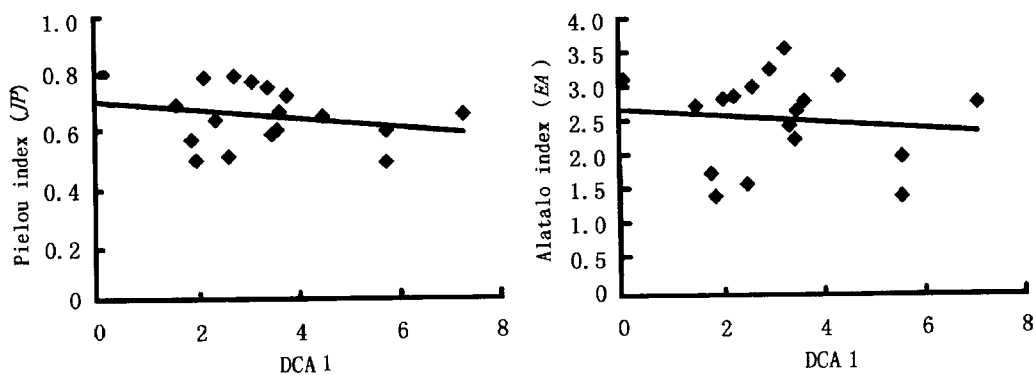


图3 演替中物种均匀性的变化

Fig.3 Changes of species evenness in succession

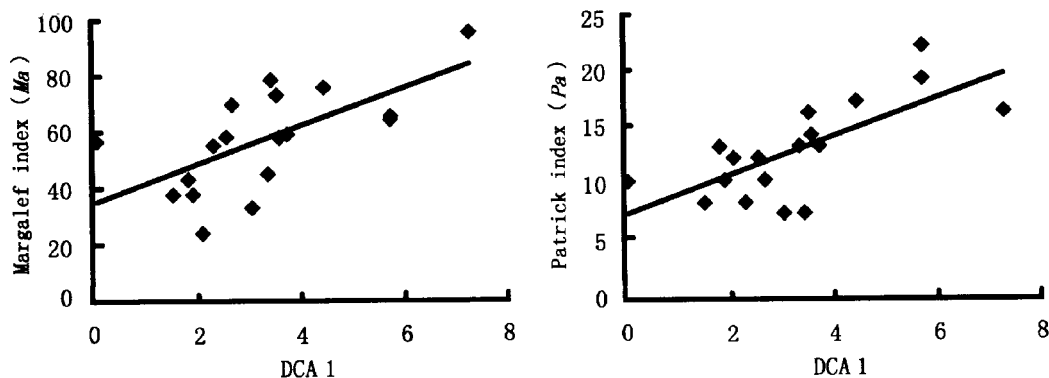


图4 演替中物种丰富性的变化

Fig.4 Changes of species richness in succession

表1 多样性指数与DCA第一轴的回归分析

Table 1 Regression analysis between biodiversity indices and the first DCA axes

多样性指数 Biodiversity indices	回归方程 Regression equation	<i>r</i>	<i>P</i>
综合多样性 Species diversity			
Shannon_Wiener 指数 Shannon_Wiener's index	$Y = 0.0291x + 0.601$	0.405	0.095
Simpson 指数 Simpson's index	$Y = 0.015x + 0.643$	0.253	0.311
均匀度 Evenness			
Pielou 指数 Pielou's index	$Y = -0.016x + 0.720$	-0.271	0.278
Alatalo 指数 Alatalo's index	$Y = -0.018x + 2.668$	-0.123	0.627
丰富度 Richness			
Margalef 指数 Margalef's index	$Y = 6.684x + 34.479$	0.636	0.005 **
Patrick 指数 Patrick's index	$Y = 1.711x + 6.951$	0.698	0.001 ***

注 Note : ** 非常显著 Very significant ; *** 极显著 Extremely significant

4 讨论

DCA 排序分析很好地反映了撂荒地上群落演替的趋势和方向以及演替的进程梯度。DCA 第一轴代表了演替的方向,从左向右群落演替可分为三个演替阶段:第一阶段为草本植物群落阶段,该阶段一般时间较短,约在 15~20 年以内。这一阶段物种变化较大,有的种仅出现一年,这是黄土弃耕地演替的初始阶段,也是最不稳定的阶段。第二阶段是灌丛群落阶段,是群落演替到一定阶段的产物。一般在弃耕 15 年开始萌芽,20~25 年后可形成灌木群落,25~30 年能达到较稳定的成熟的灌丛群落。这一阶段物种变化十分明显,层次结构逐步形成。第三个阶段为乔木群落阶段,一般在弃耕后 30~50 年开始形成乔木林,乔木林一旦形成,则较为稳定。在不同的演替阶段,群落的种类组成、结构以及种间关系都发生了很大的变化,所以用种类组成数据,也很好地反映了群落的发展变化过程。

随着演替的进行,植物种类数量逐渐增加,群落结构也趋于复杂化,因此,物种丰富度显著提高。丰富度的增大,主要是物种数量逐渐增多。在黄土撂荒地上演替的初始阶段,群落环境较差,主要是少数杂草种出现,随后种类增多,发展为较茂密的草本植物群落。然后随着群落环境的逐渐改善,灌木种和乔木种出现,并逐步发展为优势种。群落进行层次分化,结构复杂化,可容纳各类生态型植物生存,因此,丰富度越来越大(Forman & Godron, 1986)。一般的群落演替有这样的规律,本文证实黄土撂荒地上植物群落的恢复演替也符合这样的规律。在演替中,由于灌木和乔木的侵入,群落结构变化很快,优势种和建群种的作用越来越重要。从草本植物群落到乔木群落,随着层次分化的进行,一般建群种和优势种的作用越来越明显,这样群落中的均匀性必然降低,尽管回归分析不十分显

著,趋势还是清晰的。群落在没有到达演替顶极之前,一般是均匀性逐渐降低(Forman & Godron, 1986)。对两个均匀性指数而言, Pielou 指数波动较小,趋势更明显,而 Alatalo 指数沿排序轴,波动较大。综合多样性指数是丰富性和均匀性的综合反映,因此,在丰富性显著增高而均匀性降低的情况下,综合多样性必然有渐高之趋势。本文的结果正好说明了这一点,这也与一般的研究结果相符,即随着演替的发展,物种多样性逐渐增高。

就所用的多样性指数而言,本文结果说明它们都适合于研究群落演替中的多样性变化。在综合多样性指数中 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数都较好。均匀性指数中 Pielou 指数优于 Alatalo 指数,丰富度指数中 Margalef 指数和 Patrick 指数均较好地反映了物种丰富性。这也与一些多样性指数的研究结果相吻合(陈廷贵,张金屯,1999)。

参 考 文 献

- 陈灵芝主编,1993. 中国的生物多样性. 北京:科学出版社,112~156
- 陈廷贵,张金屯,1999. 十五个多样性指数的比较研究. 河南科学,17(专刊)55~57
- 《山西森林》编委会(主编),1993. 山西森林. 北京:中国林业出版社,1~121
- 张金屯,1987. 晋西北主要植被类型及其合理利用问题. 武汉植物学研究,9(4)373~382
- 张金屯,1995. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社,44~78
- 张金屯,1999. 论生物多样性保护与持续发展. 经济地理,19(2)70~75
- Braak C.J.F. Ter, 1991. CANOCO—A Fortrain program for canonical community ordination by [partial], [detrended], [canonical] correspondence analysis. Wageningen: Agricultural Mathematics Group, 1~178
- Forman R, Godron M, 1986. Landscape ecology. New York: John Wiley & Sons, 98~123

(责任编辑:孙大川)

欢迎订阅《植物学报》

《植物学报》创刊于1952年。由中国植物学会和中国科学院植物研究所主办。主要刊登植物学各学科以及与植物学科有关的农、林、医药有创新的中、英文原始研究论文,并发表植物学科重要领域的国内外最新进展的综述文章。

《植物学报》被国外41种权威检索系统(检索期刊和数据库)、国内20种检索系统收录。中国科学院中国科学引文数据库和中国科技信息研究所1998年统计,《植物学报》在生物学类期刊被引频次和影响因素排行表中均名列第一。1998年进入SCI Search。

《植物学报》为月刊,大16开本,112页,铜版纸印刷,每月25日出版,定价30元,全年360元。本刊邮发代号2-500,全国各地邮局均可订阅。国外总发行为中国国际图书贸易总公司(北京399信箱,邮政编码100044),国外发行代号M77。