

岷山地震带山地坡面的植被演替*

曾剑锋^{1, 2} 罗鹏^{**} 牟成香^{1, 2} 王俊^{1, 2} 王志远^{1, 2} 杨浩^{1, 2}

(¹中国科学院成都生物研究所 成都 610041)

(²中国科学院研究生院 北京 100049)

摘 要 植被演替过程是有序进行还是随机发生, 这不仅是植物生态学界一直关注的热点之一, 也是植被恢复工作的一个关键问题。川西岷山地区频繁、强烈的地质构造活动常常引发滑坡, 使得这些发生于不同年代的滑坡体坡面上生长着处于不同演替年限的植物群落, 这就为验证植被演替模型理论提供了理想场所。本文选取了海拔、坡度、坡向、土壤母质大致相同的 17 个坡面, 对其植被进行群落调查, 并将之划分为 3 个演替年限组—演替 4 年、演替 30-60 年、演替 60 年及以上。研究发现 (1) 随着演替推进, 群落的物种丰富度、均匀度指数、Shannon-Wiener 指数、物种优势度均呈上升趋势, 表明群落发展过程中物种显著增多; (2) 从演替 4 年到 30 年这一演替早期阶段, 群落明显存在着物种替代现象, 但主要功能群 (固氮、耐旱、耐贫瘠植物) 的重要值在演替 4 年到演替 60 多年过程中并未有所下降, 表明当地的环境资源条件 (水分和养分) 通过决定功能群构成强烈制约着坡面群落的物种集合; (3) 在演替 4 年的群落组内, 群落物种相似性系数为 0.515, 而在演替 60 多年的群落组内该值降为 0.251, 表明植被演替较晚阶段存在着随机过程。因此, 机体论演替模型不足以完全解释当地植被演替过程。岷山地区坡面植被恢复工作应当考虑采取改善水分和养分的技术干预措施。图 5 表 3 参 29

关键词 植被演替; 物种替代; 随机性; 环境筛; 植被恢复

Vegetation Succession on the Earthquake Affected Slopes of Minshan Mountain, China*

ZENG Jianfeng^{1, 2}, LUO Peng^{1**}, MOU Chengxiang^{1, 2}, WANG Jun^{1, 2}, WANG Zhiyuan^{1, 2} &
YANG Hao^{1, 2}

(¹Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

(²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract The deterministic or stochastic nature of vegetation succession has been one of the bone contentions in plant ecology, which is also a key to vegetation restoration. On the slopes of Minshan Mountain in Western China, plant communities with various succession ages caused by landslides occurring in different years array closely due to frequent and intense geological tectonic activities in this area, providing an ideal place to test vegetation succession models. The plant communities of 17 nearby slope sites with similar elevation, gradient, aspect and parent soil material were selected for plant community investigate, and were categorized into three succession age groups: early stage (4 years), 30-60 years, and over 60 years. We found that (1) the species richness, species evenness, Shannon-Wiener index and species dominant index all increased with the succession, indicating an obvious species adding process in the community development; (2) the species substitutions were significant in

*国家自然科学基金项目(No. 31170432)、科技部科技基础性工作专项 (2012FY110300)、北京山水自然保护中心 CEPF 项目 (201204003)、美国国家地理水与空气基金 (GEFC06-12) 以及国际山地综合发展中心 HICAP 项目支持 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31170432), Basic Study Project of Science & Technology Ministry ((2012FY110300), CEPF Project of Shanshui Conservation Center (201204003), Water and Air Fund of The National Geography (GEFC06-12) and International Center for Integrated Mountain Development (HICAP).

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: luopeng@cib.ac.cn)

early succession (early stage to 30 years), but the importance values of major functional groups (nitrogen fixing species, dry-tolerant species and leanness-resistant species) showed no evidence of decrease from year four to year 60 and over), suggesting that physical conditions (water, nutrition) have being strongly controlled over the species assemblage through the functional group compositions on the sites; (3) the within-group community similarities decreased from over 0.515 in year 4 to 0.251 in year 60 and over illustrated a tendency of stochastic direction of vegetation succession in the later stage. We concluded that the organismic model do not appropriately explain the succession process, and technical interventions to improve the site water and nutrition conditions should be taken into consideration in vegetation restoration on the slopes of Minshan Mountains. Fig 5, Tab 3, Ref 29

Keywords vegetation succession; species substitution; stochastic; environment screen; vegetation restoration

植被演替是生态学中的一个重要的概念,指植被在受干扰后的恢复过程或从未生长过植物地段上的形成和发展过程^[1],其发生规律及驱动因素一直是植物生态学的核心科学问题。就特定地段而言,植被的演替过程及方向决定了该地段的植物生物多样性,特别是植物生态系统的物种配置、格局及动态特征^[2]。因此,研究特定区域植被演替,不仅可以提高我们对该地区生物多样性成因及变化趋势的认识,而且对于科学合理的生态系统管理及生态恢复具有重要意义。

然而,针对植被演替的驱动因素与机理问题,一直存在着相异的观点甚至争论。其中,Clements 的顶级群落理论^[3]最为著名,该理论认为植物演替在一定程度上由气候因素决定,同时强调物种间协同作用,认为植被演替的动力主要来自生物之间及生物与环境之间的相互作用,群落物种的出现存在有序性。而 Gleason 的个体主义理论则与之相反,认为植被演替完全依赖于个体现象,植被发展和维持是植物个体发展和维持的结果,是种群个体动态总和^[4]。而 Egle (1954) 在此基础上提出初始植物区系组成学说,认为演替物种的出现由机遇性决定,演替途径是由初始阶段生境中所拥有的植物种类组成决定的,植被群落演替途径也是难以预测的^[5]。在不同演替模式控制下,发生演替的植被群落特征特别是物种组成方面存在较大差异。如果按机体论演替模式^[6],群落会在整体物理环境因素控制下,最终达到相似稳定状态^[7]。即相似气候、土壤条件下处于同一演替阶段的植被群落在物种组成和空间分布上具备较强相似性,群落物种的出现在一定意义上是严格的,物种间存在有序替代过程。按照个体论模式,群落特征在很大程度上取决于当前物理环境特征及物种对外界环境的适应性。群落物种的出现并没有顺序性,而与该物种对群落环境的适应机制有关,物种间不存在有序替代现象^[8]。在不同的演替模式控制下,植被恢复和生态系统管理策略存在较大的差异。

本文所指岷山地震带主要指龙门山-岷山断裂带及相关地震影响地区,由于特殊的地质构造和地质历史,在千年尺度上发生了多次不同级别地震^[9],包括 2008 年发生的震惊世界的“5.12 汶川大地震”。这一地区同时也是我国大熊猫的主要栖息地,生物多样性极为丰富,具有重要的生态服务功能。由于经常发生地震和山体滑坡,在该地区山地坡面上,自然形成了涵盖多个演替阶段的植物群落,使得在短距离空间范围内,不同发育年龄的植被构成了包括多个演替阶段的植被镶嵌体,为我们认识和了解该地区植被演替基本特征提供了良好条件。本研究希望通过对不同演替年龄阶段植被物种组成以及植物功能特征比较分析,进一步对上述演替模式和理论进行验证,从而丰富和完善生态脆弱区山地植被演替的相关科学理论,同时为这一地区的植被恢复及生态保护工作提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域

岷山地区是龙门山构造带和秦岭东西构造带间的一个特殊区域,地处四川盆地向青藏高原的过渡地带,是典型的生物多样性富集区和生态环境脆弱区^[10]。该区域具有明显的青藏高原东部季风气候特征,干湿季分明,总体上为温带、暖温带气候,年均降水量在 500-850mm 左右。该地区植被具有明显的垂直地带性,物种多样性和特有性较高^[11],是大熊猫以及其他许多珍稀野生动植物的重要栖息地。在自然和人为因素的

双重作用下，山地生态系统的退化较为严重，是我国目前开展山地生态恢复的和生物多样性保护的重要和热点地区。

1.2 野外调查方法

按照立地条件包括海拔、坡向、土壤母质以及人为管理方面尽可能一致原则来选择野外调查样地。我们首先对调查区一百年来所发生的山地灾害进行第二手资料的整理和分析，初步确定和筛选某一具体地段植被演替开始年代；然后，开展实地调查和访问，重点针对年老人群进行访谈，以确认滑坡体形成年代、植被破坏程度及是否经过人为恢复改造等，从中筛选出年代较为明确、演替起始条件相似、人为管理和利用少的地段。在剔除相距较远以及海拔、坡向和土壤母质有明显差异的地段后，最终选择17个样地进行了野外植物群落学调查。根据其演替起始年代，将这17个样地大致分为3个年龄组，即：1) 初级发展阶段群落, 其所在滑坡体均是08年汶川地震中形成；2) 发生在距今30-60年滑坡体植被群落；3) 演替年龄达60年及以上滑坡体植被群落。每个年龄组都包含4-6个样地。在实际调查中，根据地形条件将每个样地划分出3-4个10m×10m样方按常规方法进行群落学调查。对于植被类型为灌丛和草地的样地，则采用3-4个5m×5m样方进行调查。指标除物种信息外，还包括个体数、基径、盖度等。

在进行群落学调查的同时，按常规方法进行表土样品采样（每个样地包含至少采集9个土壤样品，分别混合为三份样品带回实验室分析）。样地土壤均为山地黄棕壤，母质以钙质片岩为主。土样测定指标包括pH值、水分、全氮、全磷、可溶氮及无机磷含量。PH值测定采用电位法(GB7859-87)；全氮采用半微量凯氏定氮法(GB7173-87)；土壤全P采用NaOH熔融法测定(GB9837—88)；速效N采用碱解扩散法(GB7849-87)；速效P采用钼锑抗比色法^[12]。

17个野外调查样地的基本情况归纳如表1。

表1 调查样点分布情况
Table 1 Research sites distribution

演替阶段	地点	纬度	经度	海拔	坡度	坡向	植被类型
Succession stages	Site	Latitude	Longitude	Elevation	Slope	Aspect	Vegetation type
初级	倒流坡	31°03'32"	103°29'01"	1241m	32 °	S 偏 E34 °	灌草丛
初级	石头坡	31°03'47"	103°28'54"	1268m	35 °	S 偏 E20°	灌草丛
初级	农房点	31°03'34"	103°29'37"	1309m	36 °	N 偏 E41°	灌草丛
初级	草坪	30°56'27"	103°19'45"	1261m	29 °	N 偏 E46°	灌草丛
初级	万家坝 08	32°37'36"	104°08'42"	1250m	32.5 °	N 偏 E22°	灌草丛
30 年-60 年	碎石坡	32°37'11"	104°08'07"	1325m	27 °	N 偏 E42°	针阔混交林
30 年-60 年	万家坝 2	32°35'30"	104°08'46"	1289m	36 °	N 偏 E40°	落叶阔叶林
30 年-60 年	刘家村	32°37'41"	104°08'18"	1307m	26 °	N 偏 E33°	落叶阔叶林
30 年-60 年	集中	30°59'25"	103°27'54"	1279m	27 °	N 偏 E43°	落叶阔叶林
60 年以上	城隍庙	32°02'31"	103°40'47"	1429m	29 °	N 偏 E48°	落叶阔叶林
60 年以上	松坪	32°02'17"	103°39'21"	1338m	33 °	N 偏 E39°	针阔混交林
60 年以上	小关	32°00'40"	103°41'10"	1403m	30 °	N 偏 E42°	针阔混交林
60 年以上	大山洞	32°02'43"	103°41'04"	1381m	27 °	N 偏 E27°	针阔混交林
60 年以上	干堡山	33°56'03"	103°20'11"	1276m	31 °	N 偏 E39°	针阔混交林
60 年以上	三江乡	30°55'09"	103°20'35"	1242m	27 °	N 偏 E64°	针阔混交林
60 年以上	柒山	30°55'22"	103°20'42"	1323m	32 °	N 偏 E24°	针阔混交林
60 年以上	烂泥坪	30°58'35"	103°27'47"	1266m	29 °	N 偏 E51°	针阔混交林

按照调查样地所处海拔段位及大致年降水量，调查样地的“顶级”或者“地带性植被”类型应为常绿阔叶林。但在实际调查中，并没有发现真正意义上的常绿阔叶林。

1.3 数据分析与统计

在数据处理中，以重要值作为主要分析指标，其计算方法为^[13]：

重要值=（相对多度+相对盖度+相对高度）/3；

1）主要采用的植被群落物种多样性指数测度如下^[14]：

①物种丰富度 $S=N_0$ (样方内物种总数目)

②均匀度指数 $J=H/\log_2 S$

③Shannon-Wiener 指数 $H=-\sum(P_i \log_2 P_i)$

生态优势度 Simpson 指数 $D=\sum(P_i)^2$ ；

式中， $P_i=N_i/N$ ， N_i 为第 i 个物种个体数， N 为样方内总个体数；

2）群落物种相似性 Jaccard 指数 $CJ=c/(a+b-c)$

式中， a 、 b 为两群落的物种数， c 为群落共有物种数；

数据测定结果采用平均值，并采用SPSS17.0软件进行处理和统计分析, 差异显著性水平以 $P<0.05$ 表示。

2 结果与分析

2.1 演替过程中土壤养分含量变化

分析结果显示，随着植被演替的进行，表土总氮（TN）和可溶氮(DN)含量随演替年限的推进显著增加（ $P<0.05$ ），但土壤总磷（TP）、无机磷和PH值与演替年限并不存在明显相关性（ $P>0.05$ ）。TN和DN在群落演替过程中呈现逐渐累积的状态（表2）。

表2 各演替阶段群落土壤养分变化

Table 2 Changes in soil nutrient of different succession stages

演替阶段 Succession stages	总氮 TN(g/kg)	总磷 TP(g/kg)	可溶氮 DN(ug/g)	pH	无机磷 IOP(ug/g)
初期 Early stage	0.7±0.19a	0.62±0.04a	29.56±4.89a	8.66±0.21a	20.28±2.54a
30—60 年 30-60 yrs	2.12±0.27b	0.72±0.06a	62.75±10.41b	8.48±0.46a	31.73±12.25a
60 年以上 60 yrs above	3.09±0.23c	0.75±0.05a	156.18±17.14c	7.94±0.16a	41.49±11.31a

同一区域同列数据不同小写字母表示差异达到 0.05 显著水平。下同

Column data (mean ±SE) of the same zone followed by different letters are significantly different at 0.05 level. The same below

2.2 群落物种多样性变化

随着演替推进，群落呈总体复杂化方向发展。群落物种丰富度增加，群落物种均匀度指数及Shannon-Wiener 指数也呈显著上升趋势（ $P<0.05$ ），但群落 Simpson 优势度指数明显下降（ $P<0.05$ ）（表 3）。

表3 群落物种多样性变化

Table 3 Changes in species diversity of plant community

演替阶段 Succession stages	物种丰富度 Richness	香农威纳指数 Shannon-Wiener Index	均匀度指数 Evenness Index	优势度指数 Simpson Index
初期 Early stage	21 ^a	2.762 ^a	0.629 ^a	0.195 ^a
30 年-60 年 30-60 yrs	44 ^b	4.522 ^b	0.828 ^b	0.056 ^b

2.3 群落相似性与生长型谱的变化

随着物种多样性提高，群落物种生长型谱发生明显改变（图 1）。在演替初期，群落物种以少数灌木和大多数草本类为主；到演替中期阶段（30-60 年），灌木类成为群落主要优势生长型，占到总物种数的 43.2%，在演替初期基础上显著增加（ $P<0.05$ ）。此时，一些阔叶乔木开始在群落中发展起来，但物种数较低，仅占 13.7%；同时，草本物种占总物种数比例显著降低（ $P<0.05$ ）。到 60 年以上，群落乔木物种增加至 21.2%，灌木成分则明显下降为 34.6%。另外，60 年以上演替群落中草本物种所占比例与 30-60 年群落之间无明显差异（ $P>0.05$ ），而此时木质藤本类在群落中已经占有重要地位。

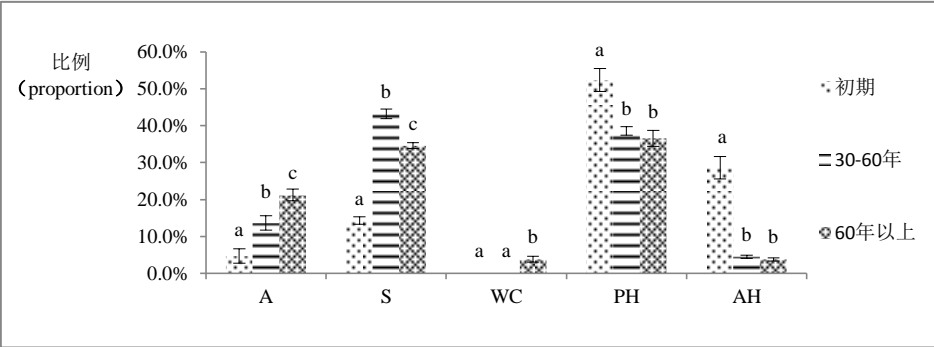


图 1 群落植物种生长型比例

Fig. 1 The proportion of ground plants with different growth forms in community

A: 乔木;S: 灌木;WC: 木质藤本;PH: 多年生草本;AH: 一年或二年生草本. 图中不同小写字母表示差异达0.05显著水平，横条表示标准偏误. 下同

A: Arbor; S: Shrub; WC: Woody climber; PH: Perennial herb; AH: Annual herb. Column data (mean \pm SE) followed by the different letters are significantly different at 0.05 level. Bars indicate standard error. The same below

从具体物种组成情况看，初期阶段在群落中占据重要地位的物种，如大叶醉鱼草、水麻等，并未随演替从群落中消失，反而在后期演替中占据重要地位。通过物种分布比较我们发现，初期演替群落物种组成具有很高的相似性，达到 0.515，但随演替推进到 60 年以上，群落物种组成相似性在前期基础上显著下降（ $P<0.01$ ），仅为 0.251（图 2）。

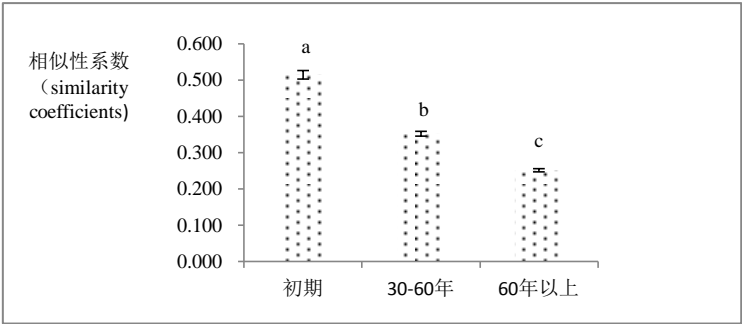


图 2 群落物种组成相似性系数

Fig. 2 The similarity coefficients of species composition in communities

2.4 植物功能群组成与变化

2.4.1 固氮植物物种数与重要值的变化

固氮植物是调查样地中植物群落的一个重要功能群组成部分，包括广布野豌豆（*Vicia cracca*）、长叶胡颓子（*Elaeagnus bockii*）、羽叶山蚂蝗（*Desmodium oldhamii*）、马桑（*Coriaria sinica*）等多个物种，各演替阶段固氮植物物种数变化明显。从固氮物种占群落总物种数比例来看，演替初期较低，仅占 6.2%，而到演替中后期，固氮物种数比例分别显著上升至 13.5%和 14.1%（ $P<0.05$ ）。另外，从固氮植物的群落重

要值分析，初期群落固氮成分仅占 2.5%，中期或后期分布显著上升为 15.3%和 12.0%（ $P<0.05$ ）。但是，无论是在物种数比例还是重要值比例方面，30—60 年群落和 60 年以上群落之间均不存在明显差异（ $P>0.05$ ）（图 3）。

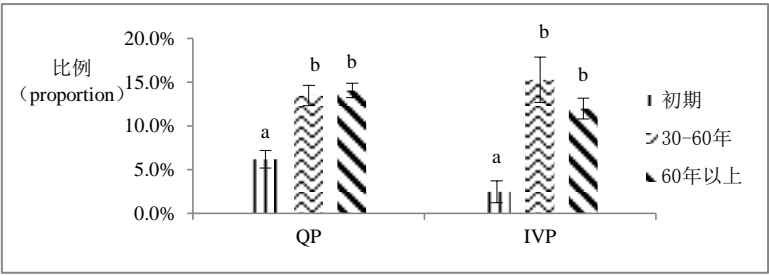


图 3 群落固氮植物分布比例状况

Fig.3 The distribution proportion of nitrogen fixing plants in plant community

QP: 物种数比例; IVP: 重要值比例. 下同

QP: Quantity Proportion; IVP: Important Value Proportion. The same below

2.4.2 不同养分喜好或耐受性植物功能群及变化

地震、山体滑坡等自然扰动直接改变了植物生长的土壤养分和水分条件。为了解不同养分喜好或耐受性植物功能群特征随群落演替而发生的变化，在查阅整理植物志和已有相关研究资料的基础上，将样地中的所有植物物种大致划分为耐贫瘠、要求不严格和喜肥沃三个类型。结果发现，演替初期植被群落中耐贫瘠物种占总物种数比例达 40.5%，显著高于 30—60 年的 31.2%和 60 年以上的 32.8%（ $P<0.05$ ），而 30—60 年和 60 年以上两个演替龄群落间无明显差异（ $P>0.05$ ）；对土壤养分要求不严格的物种比例随演替发展显著下降（ $P<0.05$ ）；群落喜肥沃土壤条件物种比例则呈显著增加趋势（ $P<0.05$ ）。然而，采用各功能群在群落中的重要值进行分析却发现，随演替进行，虽然植被群落中喜肥沃土壤功能群在群落中重要值呈上升趋势（ $P<0.05$ ），同时对土壤养分要求不严格的功能群重要值呈下降趋势（ $P<0.05$ ），但耐贫瘠物种功能群所占重要值比例并不存在显著性差异（ $P>0.05$ ）（图 4）。

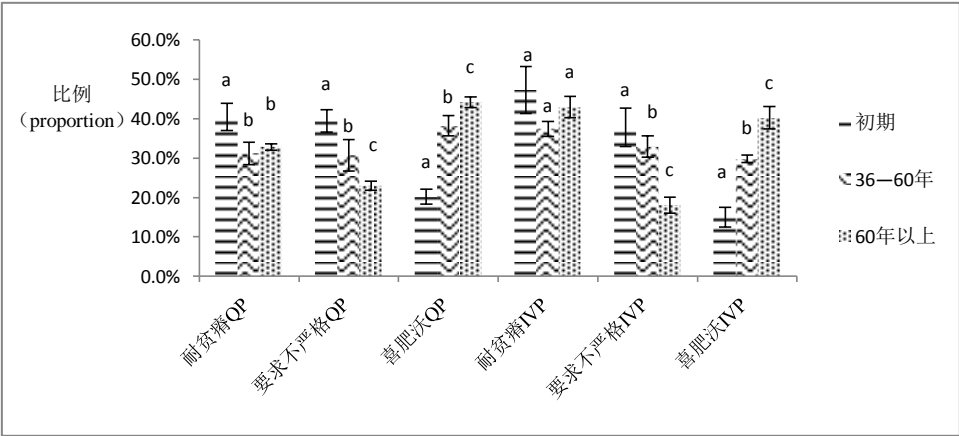


图 4 不同土壤养分条件适应特征植物物种分布比例

Fig.4 The distribution proportion of plant species with different soil nutrition adaptation characteristics

2.4.3 不同水分喜好或耐受性植物功能群及变化

与上述相似，根据植物对土壤水分条件的喜好或耐受性把物种分为耐干旱、要求不严格和喜湿润三大类。统计结果显示，不同演替年龄段群落间，不管是占总物种数比例还是重要值比例方面，三大类别物种组合均无显著差异（ $P>0.05$ ）（图 5），但各个演替阶段的耐旱物种所占比例均明显高于喜湿润物种（ $P<0.05$ ）。

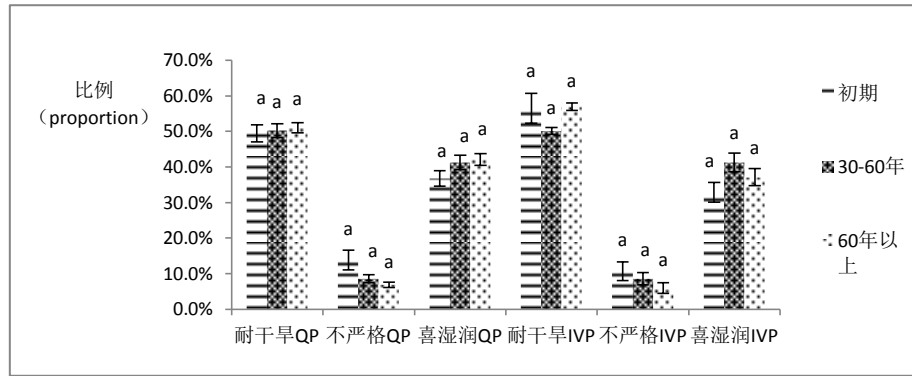


图 5 不同水分适应特征植物物种分布比例

Fig.5 The distribution proportion of plant species with different water adaptation characteristics

3 讨论

3.1 植物群落演替的方向性与随机性

从 Shannon-Wiener 指数、物种丰富度、均匀度及物种优势度指数变化趋势看来, 岷山地震带山地坡面的植被随演替的进行趋于多层次、复杂化和均匀化, 物种多样性逐渐提高。并且, 群落空间结构也日趋复杂, 逐步表现出分层现象。这些现象, 特别是在演替早期到演替 30 年的过程各自样地植物群落所表现出来的相似性, 展示在这一演替阶段物种替代特征上的相似性, 从而揭示出植物群落演替的强烈和明显方向性。这一特征, 也是地震滑坡体植被演替的共同特征^[15]; 而这一研究结果, 也与人针对退化生态系统植被恢复动态研究报道一致^[16]。

然而, 我们尚不能据此就推论该地区植被演替是始终按照严格的机体论模式进行的。因为随着演替发展, 尤其是到 60 年以后, 同一年龄组内不同样地植物群落差异很大。因为不同样地的立地条件是相似的, 因此这种群落间物种的显著差异可以提示群落演替方向所具有的随机性的特征。并且, 多个功能群指标, 包括固氮植物物种比例与功能群重要值、耐贫瘠物种比例与功能群重要值等, 在 30 年和 60 年年龄组之间都不存在显著差异, 也说明在至少在这一演替阶段不存在明确的物种或者功能群替代关系。类似地, 本研究演替过程中虽然出现了耐贫瘠物种比例下降、喜肥沃土壤环境物种比例和功能群重要值的上升, 但因为耐贫瘠物种功能群的重要值并没有随之发生显著的变化, 因此也不能充分证明演替过程中立地条件的有序改善和不同功能群物种的有序替代过程。

在岷山地震带山地坡面植被演替中表现出来的这种随机性并非是一种特殊的情况。Egler^[17]就曾提出, 在次生演替过程中原有繁殖体的随机性最终导致演替途径的不可预测性, 明确了随机性演替的存在。另外, 杜国桢^[18]对青藏高原草地植被群落及熊利民^[19]对四川缙云山森林群落的研究工作都肯定了植被演替的随机性特征。物种在群落中的存在是由生境异质性、种间关系、个体生活史特征等多方面共同决定的^[20], 而其中绝大多数因素又具备明显的随机性, 最终形成整个群落演替的不可预测特征。也就是说, 在特定条件下, 随机性可能是一种更为普遍的特征或者机制。

3.2 环境资源因素对群落发展的制约作用

在 5.12 汶川大地震形成的滑坡体上, 植被和土壤遭受彻底的破坏, 滑坡体立地条件极为恶劣^[21], 此时只能有少数“先锋物种”能够在滑坡体上定居。因此, 演替早期阶段物种数较少可以用强烈的“环境筛”作用来加以解释。已有的研究表明, 在经受地震滑坡之后, 坡面表土大部损失, 石砾含量显著增加^[22], 保水保肥能力丧失^[23]。随着植被遭受破坏以及雨水冲刷, 滑坡体土壤有效氮含量极低^[24]; 由于地表蒸发强烈, 表土常呈碱性^[25]。上述特征可以被看做是滑坡体上带有共同性的一个重要环境资源特征, 对植物群落的演替和发展起着明显的制约作用。对于地震引起的石砾性滑坡体来说, 土壤缺氮以及保水能力低下是普遍和长期的特征。

按照机体论的演替模式, 在早期土壤贫瘠缺氮的情况下, 固氮植物在群落中将具有一定的优势。随着

演替的进展,立地条件逐步得到改善,土壤可利用养分含量也呈逐步升高趋势^[26]。而在土壤可利用氮含量丰富的情况下,固氮植物在群落将难以维持较高的重要值^[27]。然而在本研究中发现,从演替初期到中期,固氮植物物种比例和功能群重要值反而有明显的上升,并且到较为成熟的阶段(60年),固氮植物功能群重要值也并未有显著的下降。同样地,演替过程中耐贫瘠物种以及耐旱物种功能群重要值也一直没有发生显著的变化。这从一个侧面证明,养分和水分缺乏(尽管土壤总氮和有效氮含量在演替过程中有所上升)在群落发展过程中一直起着强烈的制约作用。换句话说,至少在本研究条件下,上述功能群物种在群落中的出现更多地是由于环境资源因素的作用或者说是“环境筛”的作用,而不是演替过程中物种有序替代的结果。

3.3 植被演替特征与植被恢复

本研究突出地表明了环境因素对植物群落构建以及动态过程的强烈制约作用。在演替的早期阶段,由于强烈环境筛作用下,只有少数物种能够定居下来。此时在环境胁迫下,种间竞争相对较弱,更多表现为种间的相互协同作用^[28],进而促进了植物物种丰富度的增加^[29],由此形成多个物种共存的局面,这是随演替进行物种丰富度逐步增加的重要原因。然而,进入演替的中期以后(30年以后),随着这些物种成功定居下来,群落发展的方向性变得不确定起来,这在群落优势物种组成方面的差异表现得尤为明显,最终造成群落相似性的降低。同时,一些明显是演替早期先锋物种,如大叶醉鱼草(*Buddleia davidii*)及水麻(*Debregeasia edulis*)等在后期演替群落中也持续分布的情况可以看出,物种出现并不呈严格顺序性,加上本研究发现的植物功能群及其重要值(包括固氮植物、养分及水分偏好植物)在30年以后替代关系不明显这一事实,也可以说明演替过程中没有明确的功能群替代顺序。据此,我们有理由认为,岷山地震带山地坡面上的这种植被演替特征,不能充分地支持机体论的演替模式;反过来,本研究能够较多地为个体理论提供新的论据。

岷山地震带山地坡面植被演替的这些特征,对于这一区域的生态恢复以及生态系统管理有非常重要的指导意义。这一地区作为我国典型的生态脆弱区,一直是国家重大生态工程包括天然林保护工程、退耕还林工程等的重点实施区(参考文献)。在5.12汶川大地震以后,同样面临着巨大的植被恢复任务与挑战。本研究提示我们:首先,由于资源环境条件是制约坡面植被演替和群落发展的主导因素,因此在植被恢复工作中应该更加注重环境资源条件的改善(包括土壤、水分、养分等),或者说需要结合工程措施改善土壤条件来加快演替的进行,而不是单纯的种树,即“改土重于种树”;其次,由于植被演替所表现的随机性,在开展基于“生态设计”的植被恢复时,我们不能期望通过早期或中期的人为干预措施(如特定植物物种种植),就能确定到后期获得“设计”中的结果(包括特定物种组成及群落结构的生态系统)。因此,不能采用“种了树就不管”的办法,而应该针对恢复系统需要采取适当的主动管理措施,才能保证其朝预期的方向发展。

4 结论

- (1) 岷山地震带山地坡面植被随演替具有随机性,无严格物种或功能群替代过程,难以充分支持机体论演替模式;
- (2) 环境资源条件对坡面植被的演替具有明显的制约作用;
- (3) 当地植被恢复应该是“改土重于种树”,并且需要对恢复系统进行主动管理。

References

- 1 Peng SL (彭少麟), Ren H (任海), Zhang QM (张倩媚). Theories and techniques of degraded wetland ecosystem restoration. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), Nov. 2003. 14 (11): 2026~2030
- 2 Wang SX (王世雄), Wang XA (王孝安), Li GQ (李国庆), Guo H (郭华), Zhu ZH (朱志红). Species diversity and environmental interpretation in the process of community succession in the Ziwu Mountain of Shanxi Province. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2010. 30 (6): 1638—1647

- 3 Clements FE. Plant succession: An analysis of the development of vegetation [M]. Publication No.242. *Carnegie Institution of Washington*. 1916.
- 4 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京: 科学出版社, 1996.
- 5 McIntosh RP. The background of ecology. Cambridge: *Cambridge University Press*, 1985.
- 6 Odum EP. The strategy of ecosystem development [J]. *Science*, 1969
- 7 Ye MS (冶民生), Guan WB (关文彬), Tan H (谭辉), Ma KM (马克明), Liu GH (刘国华), Wang XL (汪西林). The α diversity of shrubs community in the arid valley of the Minjiang River. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2004, 24 (6).
- 8 Horn HS. Forest succession [J]. *Scientific American*, 1975, 232: 89-98.
- 9 Yi GX (易桂喜), Wen XZ (闻学泽), Wang SW (王思维), Long F (龙锋), Fan J (范军). Study on fault sliding behaviors and strong-earthquake risk of the Longmenshan-Minshan fault zones from current seismicity parameters. *Earthquake Research in China (中国地震)*, 2006 (6)
- 10 Wang LM (王立明), Du JS (杜纪山). An analysis of the relations between species diversity of plants and their habitats in Minshan Mountain region. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology (四川林业科技)*, 2004 (9)
- 11 Xiao Y (肖焱), OUYang ZY (欧阳志云), Zhu CQ (朱春全), Zhao JZ (赵景柱), He GJ (何国金), Wang XK (王效科). An assessment of giant panda habitat in Minshan, Sichuan, China. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2004 (7)
- 12 刘光崧主编. 土壤理化分析与剖面描述. 北京: 中国标准出版社, 1996. 38
- 13 Zheng XX (郑晓翮), Wang RD (王瑞东), Jin TT (靳甜甜), Mu LF (木丽芬), Liu GH (刘国华). Relationships between biodiversity and biomass under different regimes of grassland use in Hulunbeir, Inner Mongolia. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2008 (11)
- 14 Peng SL (彭少麟). Ecological dominance of the subtropical forest communities in Guangdong. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 1987 (3)
- 15 Wang MJ (王梦君), Liu WD (刘万德), Zhang YB (张玉波), Li JQ (李俊清), Zhao ZJ (赵志江). Species composition and biomass allocation in restoration community after earthquake in Wanglang Nature Reserve. *Journal of Northwest Forestry University (西北林学院学报)*. 2010, 25 (3): 1~6
- 16 Wu Y (吴彦), Liu Q (刘庆), He H (何海), Lin B (林波). Dynamics of species diversity in artificial restoration process of subalpine coniferous forest. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, Aug. 2004, 15 (8): 1301~1306
- 17 Egler FE. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetation*, 1954, 4: 412-417
- 18 Yang Z, Guo H, Zhang J, Du G. Stochastic and deterministic processes together determine alpine meadow plant community composition on the Tibetan Plateau. *Oecologia*, 2013, 171 (2): 495~504.
- 19 Xiong LM (熊利民), Zhong ZC (钟章成). The synchronously established succession and model prediction of forest community on Mount Jinyun of Sichuan, China. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 1991 (3)
- 20 Yuan CC (袁长春). An analysis of the process of plant community succession. *Journal of Xiangtan Normal University (湘潭师范学院学报)*. 1998 (6)
- 21 Wang MJ (王梦君), Liu WD (刘万德), Zhang YB (张玉波), Li JQ (李俊清), Zhao ZJ (赵志江). Species composition and biomass allocation in restoration community after earthquake in Wanglang Nature Reserve. *Journal of Northwest Forestry University (西北林学院学报)*. 2010, 25 (3): 1~6
- 22 Wu C (吴聪), Wang JN (王金牛), Lu T (卢涛), Wu Y (吴彦), Wu N (吴宁). Effect of wenchuan earthquake on soil physical and chemical properties of the Longmen Mountain, Southwestern China. *Chin J Appl Environ Biol (应用与环境生物学报)*, 2012. 18 (6) : 911~916
- 23 张翔, 王庆安, 王文国, 杨渺, 余红英, 万鹏. 汶川地震极重灾区植被恢复分区研究. 中国水土保持, 2010.
- 24 Xu XJ (徐小军), Yan DD (阎丹丹), He BH (何丙辉), Hu H (胡恒), Xiong MB (熊明彪), Feng JH (冯军辉), Li ZL (李振林). Effect on soil nutrient situation of water and soil loss made by earthquake in Wenchuan zone. *Journal of Soil and Water Conservation (水土保持学报)*, 2012 (6)
- 25 Man XL (满秀玲), Qu YC (屈宜春), Cai TJ (蔡体久), Tong DH (佟德海). Effect of forest harvesting and afforestation on chemical property of soil. *Journal of Northeast Forestry University (东北林业大学学报)*, 1998, 26(4)

- 26 Wu HY (吴海勇), Peng WX (彭晚霞), Song TQ (宋同清), Zeng FP (曾馥平), Li XH (黎星辉), Song XJ (宋希娟), OUYang ZW (欧阳资文). Changes of soil nutrients in process of natural vegetation restoration in karst disturbed area in northwest Guangxi. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2008 (4)
- 27 Li FL (李芳兰), Bao WK (包维楷), Zhu LH (朱林海). Species diversity and spatial distribution of legumes in the dry valley of Minjiang river, SW China. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 2010 (1)
- 28 Callaway RM, Brooker RW, Choler P. Positive interactions among alpine plants increase with stress [J]. *Nature*, 2002
- 29 Tewksbury JJ, Lloyd JD. Positive interactions under nurse-plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* (2001) 127: 425–434