

陕北黄土丘陵区撂荒演替前期群落异质性研究

郭朝晖¹, 马来换², 杜峰³, 梁宗锁^{1,3}

(1. 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西 杨凌 712100;

2. 宝鸡职业技术学院, 陕西 宝鸡 721013; 3. 中国科学院 水利部 水土保持所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 采用典型相关分析方法, 对陕北黄土丘陵区撂荒演替前期 8 块样地进行了群落间异质性和群落异质性分析。结果表明, 群落间异质性大于群落异质性, 且群落间异质性与环境因素差异多数为正相关, 说明环境对撂荒演替前期群落组成与结构起到了一定的塑造作用。典型相关分析进一步表明, 群落间异质性主要是群落组成异质性, 有 49.6% 是由环境差异引起的。土壤全氮、磷和钾含量与群落间组成异质性有较强的正相关关系, 说明氮、磷和钾肥对撂荒演替中群落组成有较大的影响。因此在草地植被恢复与重建工作中应注意肥料施用, 特别是氮肥的施用。

关键词: 黄土丘陵区; 撂荒演替; 群落异质性

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2007)03-0006-07

中图分类号: S718.54⁺ 2

Community Heterogeneity of Early Abandoned Arable Land in Loess Hilly Region of Northern Shaanxi Province

GUO Zhao-hui¹, MA Lai-huan², DU Feng³, LIANG Zong-suo^{1,3}

(1. College of Life Sciences, Northwest Sci-Tech University of Agriculture & Forestry, Yangling, Shaanxi

712100, China; 2. Baoji Vocational Technique College, Baoji, Shaanxi 721013, China; 3. Institute of Soil and

Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Canonical correlation analysis is used to analyze spatial heterogeneity and standing condition differentia of eight communities in early succession stage of abandoned arable land. Results show that spatial heterogeneities between communities are greater than those within communities. Spatial heterogeneities between communities have a positive relationship with most of standing condition differentia, both of which imply environments can act on community composition and structure of the early succession stage. Further canonical correlation analysis shows that environment differentia accounts for 49.6% of heterogeneities between communities. Heterogeneities between communities and nitrogen differentia show a strong positive relationship, which implies that nitrogen is the main factor acting on heterogeneities between communities. Besides nitrogen, soil phosphorus and potassium show a significant positive relationship, and therefore fertilizer, especially nitrogen should be fertilized in revegetated abandoned land.

Keywords: loess hilly region; succession of abandoned arable land; heterogeneity of communities

撂荒演替是群落次生演替的主要类型之一, 在这一方面已有很多研究报道^[1-10]。植被动态理论在很大程度上是在对裸地次生群落组成、结构、动态与环境关系的观察、分析基础上建立或总结起来的^[3,5-6,11]。在经典演替理论看来, 演替前期群落的差异是初始生境条件的差异所致。初始植物区系学说则认为演替具有很强的异源性, 因为任何一个地点的演替都取决于种的随机到达, 也就是说演替前期的群落组成不能只归结为生境条件的差异^[12]。耐受模

型认为早期演替物种的存在并不重要, 任何种都可以开始演替, 但最终较能忍受有限资源的物种会取代其它种, 演替序列主要取决于初始条件^[3]。等级演替理论从演替的原因和机制出发, 认为演替前期物种组成主要取决于物种对不同裸地的利用、适应能力的差异, 如种的繁殖体生产力、传播能力、萌发和生长能力等^[11]。群落演替是种—环境作用与种间作用下的时间过程^[9], 对于种—环境作用, 多应用数量排序或分类分析方法研究环境与植被群落关系^[13-14], 但植被

收稿日期: 2007-01-20

修稿日期: 2007-03-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(90302005); 中国科学院知识创新项目(KZCX01-6)

作者简介: 郭朝晖(1981-), 男(汉族), 湖南省醴陵市人, 在读硕士生, 主要从事植物生理生态学方面的研究。E-mail: guozhaohui11@sina.com

通讯作者: 梁宗锁(1965-), 男(汉族), 陕西省扶风县人, 研究员, 主要从事植物生理与植被重建研究。E-mail: liangzs@ms.isw.c.ac.cn.

变量为群落一种多度矩阵, 对影响群落组成与结构的因素无法同时分析。环境因素主要表现为资源的可利用性和异质性对群落组成与结构有重要影响^[15]。本文在计算陕北黄土丘陵区撂荒演替前期群落的组成、结构空间比较异质性的基础上, 利用典范相关分析对群落组成、结构与环境条件的关系进行分析, 以验证上述演替理论在陕北黄土丘陵区干旱与水土流失并存条件下的适用性。

1 调查区自然概况

研究是在陕北黄土高原丘陵沟壑区的安塞县高桥乡进行, 年平均日照时数为 2 300~ 2 570 h, 年平均日照总辐射量为 499. 4~ 555. 2 kJ/cm², 年平均降水量在 490. 5~ 663. 3 mm, 其中 6—8 月降雨量占全年降水的 60%~ 80%, 年平均气温 7. 7℃~ 10. 6℃, 无霜期为 142~ 175 d, 平均 157 d, 干燥度 1. 2, ≥ 0 ℃积温 3 733. 1℃, ≥ 10 ℃积温 3 170. 3℃, 地带性土壤为黄绵土, 质地为轻壤, 地带性植被为森林草原。

2 调查研究内容和方法

2.1 样地选择、群落调查和环境条件测定

在野外全面踏查的基础上, 根据植物群落组成、结构和对当地居民的访问调查结果, 选定无人为干扰

或人为干扰较少的撂荒演替先锋群落样地 8 块为研究对象 (撂荒年限为 3~ 6 a, 为猪毛蒿单优或共优群落), 进行群落调查和环境条件测定。群落调查在 2005 年 7—9 月进行, 每个样地随机选取 8 个样方, 样方大小为 1 m×1 m, 记载样方内各种植物名称、高度、盖度、多度和地上生物量。在进行群落调查的同时记录和测定非生物环境因素背景值, 如地理位置、坡向、坡度和海拔、土壤水分与土壤养分等。土壤水分的测定用土钻烘干法测定, 取土间隔为 20 cm, 8 月 10 日植物生长旺盛期测定, 测深 100 cm。由于表层土壤养分对于种繁幼苗的成活具有较大意义, 同时氮素形态对群落组成也有较大影响, 因此土壤养分的测定项目为表层 0—20 cm 的全 N, P, K 与速效 N, P, K 测定。全氮测定用半微量开氏法; 全磷测定用氢氧化钠熔融, 钼锑抗比色法, 磷钼比色法; 全钾测定用氢氧化钠熔融—火焰光度法; 速效氮分硝态氮和铵态氮, 分别用硝酸根还原比色法和靛酚蓝比色法; 速效磷测定用碳酸氢钠浸提—钼锑抗比色法; 速效钾测定用醋酸铵浸提—火焰光度法。同时为了研究周围样地群落作为生物环境因素对先锋群落组成的影响, 对样地周围的所有非农田草地群落进行调查, 调查样方同样为 8 个, 样方大小 1 m×1 m。8 块样地的立地条件概况如表 1 所示。

表 1 调查样地概况

样地编号	1	2	3	4	5	6	7	8
坡向	半阳坡	阳坡	半阳坡	峁顶	阳坡	阳坡	半阴坡	阴坡
坡度	10	5	17	3	17	17	5	4
海拔/m	1 240	1 190	1 240	1 290	1 190	1 270	1 300	1 280
撂荒年限	3	3	4	4	5	5	5	6

2.2 数据处理与分析

关于环境因素^[12, 15-20]与群落空间异质性的研究报道很多^[22], 多数是与空间尺度相关的。本文所讨论的空间异质性是指群落内与群落间组成、结构的比较变异性^[23]。群落间组成异质性采用 Jaccard 和 Sokal 群落距离系数, 群落间结构异质性采用百分率和 Bray—Curtis 距离系数。

其计算公式分别为^[6]:

$$\text{Jaccard: } S^J = 1 - \frac{a}{a + b + c} \quad (1)$$

$$\text{Sokal: } C^S = 1 - \frac{a + d}{n} \quad (2)$$

$$\text{Moristia: } D^M = 1 - \frac{2 \sum_{i=1}^n x_{ij} x_{jk}}{(\lambda_1 + \lambda_2) \sum_{i=1}^n x_{ij} \sum_{i=1}^n x_{jk}} \quad (3)$$

$$\text{其中 } \lambda_1 = \frac{\sum_{i=1}^n \left(x_{ij} (x_{ij} - 1) \right)}{\sum_{i=1}^n x_{ij} \left(\sum_{i=1}^n x_{ij} - 1 \right)}$$

$$\lambda_2 = \frac{\sum_{i=1}^n \left(x_{ik} (x_{ik} - 1) \right)}{\sum_{i=1}^n x_{ik} \left(\sum_{i=1}^n x_{ik} - 1 \right)}$$

$$\text{Bray—Curtis: } B_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_{ij} - x_{ik}|}{\sum_{i=1}^n (x_{ij} + x_{ik})} \quad (4)$$

式中: a ——群落 A 和 B 中都有的种数; b ——群落 B 有但群落 A 没有的种数; c ——群落 A 有但 B 没有的种数; d ——群落 A 和 B 都没有的种数; n —— a , b , c , d 的和; P_{jk} , B_{jk} ——分别为样地 j 和 k 之间的

百分率和 Bray—Curtis 距离系数; x_{ij} 和 x_{ik} —— 分别为种 i 在第 j 和第 k 个样地中的重要值; i —— 群落中植物种数, $i = 1, 2, \dots, n$, 其中 n 为种数。

8 块样地的非生物环境因素, 主要是土壤水分、土壤养分和光照 (或热量) 条件的环境差异, 使用欧氏距离来衡量样地群落的环境异质性, 其中土壤水分为 0—100 cm 贮水量, 为 8 月 10 日植物生长旺盛期测定, 土壤养分的测定项目为全氮、磷、钾。光照或热量条件按实测坡向来赋值 (阴坡为 0° , 阳坡 180° , 半阴坡和半阳坡均为 90°)。同时计算 8 块样地撂荒年限的欧氏距离。生物环境因素的差异主要是 8 块样地周围群落组成与结构的差异, 因此选取离样地最近的草地群落进行 Bray—Curtis 距离系数计算。

对 8 块样地的群落间异质性与生物、非生物环境因素的差异进行典型相关分析。在分析时, 对群落间距离系数与环境因素间欧氏距离经标准化后重新标度到 0~1 之间。

上面 4 个公式经扩展移植后同样可以用于群落异质性计算, 群落组成异质性采用扩展后的 Jaccard 和 Sokal 平均距离系数, 群落结构异质性采用扩展后的百分率和 Bray—Curtis 平均距离系数。扩展后的公式如下 ($r \neq s$):

Jaccard 异质性:

$$H^J = \frac{\sum_{r=1}^t \sum_{s=1}^t S_{rs}^J}{t(t-1)} = \frac{\sum_{r=1}^t \sum_{s=1}^t \left(1 - \frac{a}{a+b+c} \right)}{t(t-1)} \quad (5)$$

Sokal 异质性:

$$H^S = \frac{\sum_{r=1}^t \sum_{s=1}^t C_{rs}^S}{t(t-1)} = \frac{\sum_{r=1}^t \sum_{s=1}^t \left(1 - \frac{a+d}{n} \right)}{t(t-1)} \quad (6)$$

Moristia 异质性:

$$H^P = \frac{\sum_{r=1}^t \sum_{s=1}^t D^M}{t(t-1)} \quad (7)$$

Bray—Curtis 异质性:

$$H^B = \frac{\sum_{r=1}^t \sum_{s=1}^t B_{rs}}{t(t-1)} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_{ir} - x_{is}| / \sum_{i=1}^n (x_{ir} + x_{is})}{t(t-1)} \quad (8)$$

式中: a —— 群落内样方 r 和 s 中都有的种数; b —— 样方 s 有但样方 r 没有的种数; c —— 样方 r 有但 s 没有的种数; d —— 样方 r 和 s 都没有的种数; n —— a, b, c, d 的和; x_{ir} 和 x_{is} —— 分别为种 i 在第 r 和 s 个样方中的重要值, $i = 1, 2, \dots, n$; n —— 种数, $r, s = 1, 2, \dots, t$; t —— 样方数。

数据处理中两变量双尾 Person 相关分析, 二组数据间的典型相关分析使用 DPS 数据处理系统^[11] 结合 Excel 电子表格进行。

3 结果与分析

3.1 群落间异质性

从二元数据距离系数来看 (表 2), 8 块样地群落的 Jaccard 距离系数最大者为样地 8 与样地 1、样地 2 和样地 3, 都为 0.81; 样地 3 和样地 1 距离系数最小, 为 0.46, 平均为 0.47。Sokal 距离系数最大者为样地 8 与样地 3, 为 0.57, 样地 6 与样地 8 和样地 1 与样地 3 最小, 为 0.24, 平均为 0.38。当考虑到每个种的大小时, Bray—Curtis 距离系数最大者为样地 3 与样地 8 的距离, 为 0.97, 同时样地 8 与其它样地群落的距离普遍较大; 样地 5 与样地 3 的距离最小, 为 0.29, 平均为 0.59。Morisita 距离系数以样地 8 与样地 1、3 距离最大, 为 0.98, 样地 5 与样地 7 的距离最小, 为 0.17, 平均为 0.53。从下面可以看出, 不同距离系数对群落异质性的指示程度差别很大, 与实际情况更相符的是 Jaccard, Sokal 二元数据距离系数。因为样地 8 为铁杆蒿 (*Artemisia sacrorum*) + 茭蒿 (*Artemisia giraldii*) 群落, 而其它群落, 除样地 2 为芦苇 (*Phragmites communis*) + 铁杆蒿群落外, 都为猪毛蒿 (*Artemisia scoparia*) 群落。在猪毛蒿样地群落间 (样地 1, 3, 4, 5, 6 和 7), 距离系数尽管变化不太大, 但从 Jaccard 系数来看, 这些群落间仍然有变化于 0.54 与 0.81 之间的异质性。Sokal 系数表示的异质性则变化于 0.24~0.57 之间。

3.2 演替前期群落间异质性与环境差异的关系

群落间的异质性是土壤因素还是周围草地繁殖体的侵入压力造成的? 还是另有其它原因? 为此需进行群落间异质性与环境异质性的相关分析。为研究猪毛蒿群落生物环境的差异, 取离样地最近的草地群落样地进行群落距离系数的计算, 猪毛蒿群落周围样地 Bray—Curtis 距离系数和非生物环境差异如表 3。从典型相关分析第 1 组数据的相关性来看, Jaccard 与 Sokal 距离系数相关极显著 (Person 相关系数为 0.725, 双尾显著性概率为 $1.27E-5$), 与 Bray—Curtis 距离系数相关显著 (相关系数 0.40, 显著水平 0.034), Bray—Curtis 与 Morisita 距离系数相关极显著 (相关系数 0.96, 显著水平 $7.89E-16$), 其余距离系数间相关性不显著。第 2 组数据, 包括撂荒年限、立地条件 (坡向)、样地周边生物环境和土壤养分三类数据, 其中撂荒年限与土壤养分间距离系数的相关性为: 撂荒年限距离与全磷距离系数相关显著, 与全氮

距离系数相关极显著 (Person 相关系数分别为 0.383 和 0.546, 显著水平分别为 0.045 和 0.003), 与其余养分相关不显著; 立地条件, 即坡向距离系数与全氮距离系数相关极显著, 与速效钾距离系数相关显著

(相关系数分别为 0.685 和 0.455, 显著水平分别为 5.75E-5 和 0.015)。因此, 前期撂荒年限差别越大的样地, 土壤全磷、全氮营养差别也较大, 同时不同坡向的样地, 土壤全氮和速效钾营养差别也较大。

表 2 演替前期群落间 Morisita, Bray-Curtis 距离系数和 Jaccard, Sokal 二元数据距离系数

群落 编号	A								B							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	0.62	0.46	0.51	0.45	0.62	0.72	0.81	—	0.80	0.66	0.69	0.47	0.55	0.61	0.95
2	0.45	—	0.64	0.41	0.39	0.68	0.69	0.81	0.82	—	0.80	0.56	0.59	0.51	0.73	0.59
3	0.24	0.41	—	0.43	0.41	0.64	0.65	0.81	0.51	0.75	—	0.66	0.29	0.66	0.42	0.97
4	0.70	0.57	0.69	—	0.41	0.55	0.56	0.57	0.73	0.63	0.78	—	0.39	0.48	0.67	0.68
5	0.64	0.54	0.66	0.58	—	0.61	0.67	0.68	0.65	0.62	0.56	0.57	—	0.45	0.47	0.66
6	0.35	0.45	0.31	0.31	0.37	—	0.59	0.55	0.41	0.43	0.44	0.27	0.22	—	0.54	0.54
7	0.41	0.43	0.29	0.29	0.39	0.25	—	0.25	0.42	0.69	0.14	0.53	0.17	0.29	—	0.93
8	0.51	0.57	0.43	0.31	0.41	0.24	0.62	—	0.98	0.44	0.98	0.56	0.64	0.46	0.85	—

注: A 左下角和右上角分别为 Sokal 和 Jaccard 距离系数; B 左下角和右上角分别为 Morisita 和 Bray-Curtis 距离系数。

从表 4 可以看出, 群落异质性与生物、非生物环境异质性的 Person 相关性为: Jaccard 距离系数与土壤全氮、速效钾、撂荒年限和坡向标准化欧氏距离相关系数分别为 0.63, 0.49, 0.45 和 0.38, 双尾显著水平分别为: 0.0003, 0.008, 0.017 和 0.048; Sokal 距离系数与全磷、撂荒年限距离系数相关显著, 说明撂荒年限、坡向、土壤全氮、全磷和速效钾营养对群落物

种组成影响较大; Morisita 距离系数与 0—100 cm 土壤水分相关显著, 说明土壤水分对群落结构有影响。

其它环境因素的异质性与群落的异质性之间尽管相关不显著, 但多数为正相关, 说明环境因素对演替先锋群落, 特别是群落组成的差异起到了一定的作用, 其中以土壤全氮、速效钾、撂荒年限以及坡向的作用较大。

表 3 撂荒前期群落间生物和非生物环境因素异质性及其撂荒年限差异

样地 编号	A								B							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	0.88	0.55	0.12	0.05	0.45	0.60	0.50	—	0	0.33	0.17	0.33	0.67	0.67	1
2	0.87	—	0.65	1.00	0.81	0.91	0.93	0.93	0.33	—	0.33	0.17	0	0.67	0.67	1
3	0.25	0.61	—	0.38	0.19	0.64	0.84	0.81	0	0.33	—	0.17	0.33	0.33	0.33	0.67
4	0.57	0.88	0.84	—	0.18	0.75	0.62	0.43	0.33	0.33	0	—	0.17	0.33	0.33	0.67
5	0.61	0.79	0.65	0.60	—	0.62	0.66	0.68	0.67	0.67	0.33	0.33	—	0	0	0.33
6	0.35	0.50	0.09	0.48	0.29	—	0.74	0.75	0.33	0	0.33	0.17	0	—	0	0.33
7	0.34	0.52	0.07	0.47	0.28	0.00	—	0.22	0.33	0.67	0.33	0.5	0.67	0.67	—	0.33
8	0.57	0.28	0.31	0.71	0.51	0.21	0.47	—	0.67	1	0.67	0.83	1	1	0.33	—

样地 编号	C								D							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	0.00	0.00	0.74	0.15	0.48	0.67	1.00	—	0.34	0.01	0.68	0.80	0.48	0.32	0.65
2	0.07	—	0.00	0.67	0.07	0.48	0.67	1.00	0.08	—	0.36	0.80	0.92	0.83	0.67	0.99
3	0.04	0.04	—	0.70	0.11	0.48	0.67	1.00	0.32	0.44	—	0.32	0.44	0.47	0.31	0.63
4	0.19	0.19	0.19	—	0.59	0.29	0.48	0.81	0.07	0.26	0.09	—	0.08	0.56	0.4	0.73
5	0.10	0.10	0.10	0.10	—	0.38	0.57	0.90	0.35	0	0.36	0.27	—	0.84	0.67	1
6	0.04	0.04	0.00	0.70	0.11	—	0.19	0.52	0.12	0.24	0.16	0.52	0.64	—	0.16	0.16
7	0.26	0.33	0.30	1.00	0.41	0.41	—	1.00	0.28	0.40	0	0.36	0.48	0.12	—	0.56
8	0.26	0.33	0.30	1.00	0.41	0.41	0.33	—	0.88	1	0.52	0.16	0.04	0.72	0.32	—

续表 3

样地 编号	E								F							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	0.2	0.21	0.74	0.16	0.12	0.71	0	—	—	—	0.29	0.23	—	—	—
2	0.11	—	0.49	0.86	0.28	0	0.44	0.12	0.59	—	—	0.28	0.84	—	—	—
3	0.16	0.04	—	0.91	0.33	0.41	1.00	0.29	0.54	0.03	—	0.23	0.79	—	—	—
4	0.62	0.34	0.90	—	0.56	0.42	0.02	0.54	—	—	—	—	0.54	—	—	—
5	0.47	0.20	0.76	0.07	—	0.27	0.16	0.39	—	—	—	—	—	—	—	—
6	0.07	0.03	0.08	0.82	0.24	—	0.51	0.04	0.64	0.03	0.08	0.33	0.89	—	—	—
7	0.17	0.05	0.00	0.92	0.35	0.09	—	0.06	0.75	0.14	0.18	0.43	1.00	0.08	—	0.16
8	0.25	0.13	0.08	1.00	0.42	0.17	0.63	—	0.57	0.00	0.00	0.26	0.82	0.05	—	—

注: A, B, C, D, E 和 F 左下角和右上角分别为 0—100 cm 土壤水分差异和周围样地群落 Bray—Curtis 距离系数、坡向和撂荒年限差异、全氮和全磷异质性、全钾和速效钾异质性、硝态氮和铵态氮异质性、速效磷异质性。

表 4 演替前期群落间异质性与样地生物、非生物环境欧氏距离间 Person 相关性

群落距离 系数	非生物环境欧氏距离										生物环境 异质性
	0—100 cm 土壤水分	全磷	全氮	全钾	速效磷	速效钾	硝态氮	铵态氮	撂荒年限	坡向	
Bray—Curtis	0.27	0.18	0.14	0.13	-0.25	-0.07	-0.01	-0.0024	0.26	0.16	-0.13
Morisita	0.39*	0.22	0.14	0.15	-0.25	-0.04	-0.07	-0.10	0.30	0.15	-0.07
Jaccard	-0.12	0.21	0.63**	-0.13	-0.15	0.49**	-0.25	0.086	0.45*	0.38*	0.20
Sokal	0.23	0.38*	0.20	-0.21	0.06	0.35	0.01	-0.12	0.42*	0.05	0.30

注: ** 为极显著 ($P < 0.01$), * 为显著 ($P < 0.05$)

这 2 组数据的典型相关分析结果表明(见表 5), 第一典型相关系数为 0.948 9, 经 F 检验, 相关极显著(显著水平为 0.000 2)。由于第 2 对典型变量也接近于显著水平, 因此对第 2 对典型变量也进行讨论, 其余 2 个次要的典型系数都没有达到显著度。构成第一对典型的两个组内线形组合是(见表 6): 群落异质性典型变量, Bray—Curtis 距离系数+ Morisita 距离系数+ Jaccard 距离系数+ Sokal 距离系数; 环境异质性典型变量, 0—100 cm 土壤水分差异+ 土壤全磷+ 全氮+ 硝态氮+ 铵态氮+ 速效磷+ 全钾+ 速效钾+ 撂荒年限+ 坡向+ 生物环境异质性。从上面线形组合系数来看, 群落异质性一组中系数绝对值较大者为 Jaccard 距离系数, 环境异质性一组中绝对值较大者为土壤全氮差异, 且两者同为负值, 说明 Jaccard 距

离系数与土壤全氮间有较强的正相关关系。第 1 组中的其余距离系数和第 2 组中的硝态氮、速效磷、全钾、速效钾、撂荒年限、坡向和生物环境差异为中介变量, 对第 1 对典型变量首先求得的 Jaccard 距离系数与土壤全氮含量间差异的正相关关系起强化作用。其余变量, 包括 0—100 cm 土壤水分含量、全磷距离系数的线形系数近乎为零, 可以忽略不计。第 2 对典型变量群落异质性指数较大者为 Morisita 距离系数, 环境异质性一组中较大者为土壤水分, 说明土壤水分对群落结构影响较大。典型相关冗余分析结果为(见表 6): 有 8.2%, 21.1% 的群落异质性和 12.8%, 4% 的环境差异可以由第 1, 2 对典型变量所互相解释, 累计有 49.6% 的群落异质性和 16.9% 的环境差异可以由四对典型变量所相互解释。

表 5 群落间异质性与环境差异典型相关与冗余分析结果

典型变量	典型相关系数	F 值	显著水平	群落异质性对环境差异的解释		环境差异对群落异质性的解释	
				百分比	累计百分比	百分比	累计百分比
1	0.948 9	2.80	0.000 2	12.8	12.8	8.2	8.2
2	0.860 1	1.71	0.053 8	4.0	16.8	21.1	29.3
3	0.735 9	1.09	0.405 2	8.5	25.4	12.2	41.5
4	0.450 7	0.51	0.831 9	1.2	26.6	8.1	49.6

表 6 第一、二对典型变量线性组合系数

群落距离系数				环境因子距离系数										
Sokal	Jaccard	Morisia	Bray—Curtis	0—100 cm 土壤水分	生物环境	年限	全磷	全钾	全氮	速效钾	坡向	铵态氮	硝态氮	速效磷
1.21	- 1.55	- 0.67	0.79	0.09	0.10	0.40	- 0.04	- 0.24	- 1.10	0.15	0.16	- 0.18	0.59	0.16
0.63	0.23	- 1.23	0.36	- 0.83	0.63	0.42	0.06	- 0.54	- 0.32	0.61	0.02	0.21	0.75	0.47

3.3 群落异质性

扩展后的 Jaccard 群落异质性指数值介于 0.48 ~ 0.64 之间, 其中最大者为群落 2, 最小者为群落 8。Sokal 异质性指数介于 0.29~ 0.38 之间, 其中最大者为群落 5, 最小者为群落 8, 相差不大。2 种指数在 8 块样地群落组织水平的异质性差异较小, 但所反映的趋势大致相同。当考虑到种的大小时, 使用扩展后的 Bray—Curtis 和 Morisia 异质性指数分析表明, 群落结构 Bray—Curtis 异质性介于 0.24~ 0.54, 其中最大者为群落 1, 最小者为群落 3。Morisia 异质性指数介于 0.06~ 0.44 之间, 其中最大者为 1, 最小者为 3 (如表 7)。可见演替前期群落的组成与结构异质性还是比较大的。虽然如此, 各群落间异质性指数仍然比群落异质大, 进一步说明样地群落环境对群落组成与结构还是有一定的塑造作用的。

任何一个群落都不可能是完全匀质的, 从一个地段到另一个地段必然存在群落组成和结构的差异。这种差异与种的随机分布与组合, 种的空间分布格局, 环境的空间异质性等有关^[6]。同时群落的取样误差也会或多或少地造成群落异质性计算上的差异。如果群落组成种的分布都是随机分布或均匀分布, 也就是说群落内每个样方对一个种的取样概率是固定的, 根据群落异质性指数计算公式, 那么群落组成异质性是由群落调查取样误差造成的样方种类组成差异和群落组分种的多少造成的。因而可以推断, 在一定程度上群落内偶见种越多的群落, 群落异质性也就越大。非参数检验表明, Jaccard 群落异质性指数与群落内偶见种数目显著相关(与相对重要值小于 5% 和 10% 的偶见种数的 Kendall's tau_b 相关系数分别

为 0.642 和 0.618, 显著水平分别为 0.031 和 0.034)。如在 8 块样地群落内, 群落 2 内相对重要值小于 5% 的种数为 24, 为最大, Jaccard 异质性指数达到最大为 0.64; 群落 8 的 Jaccard 和 Sokal 异质性指数分别为 0.48 和 0.29, 为最小, 同样其相对重要值小于 5% 的种数仅为 10, 也是最小的。

因此我们在一定程度上可以接受上面的假设, 即撂荒演替前期种的分布是随机的或均匀, 而非集聚分布。许多学者也认为, 一个弃耕地块内不同地点上群落种类组成变化是很大的, 因为在不同地点上种子结合是可变的, 它主要受偶然因素的影响。对于无人干扰或人为干扰较少的群落, 所谓的偶然因素主要是种的随机散布, 因此种的分布也是随机的。对于群落结构异质性来说, 结构相对简单的群落, 其结构异质性相应的也较低。在群落 3 与 7 中, 猪毛蒿占绝对优势, 其余种的相对重要值都小于 10%, 群落 3 和 7 的 Bray—Curtis, Morisia 结构异质性指数值分别为: 0.24, 0.06 和 0.27, 0.07。而其它群落结构相对复杂, 控制群落的生物因素, 主要是种间作用因素相对较多, 使得群落种的分布和大小发生分异, 结构异质性指数相对较大。

在演替过程中, 群落的异质性是如何变化的呢, 经非参数检验, 群落异质性与撂荒年限虽然相关不显著, 但主要为负相关, Jaccard, Sokal, Morisia 和 Bray—Curtis 异质性指数与撂荒年限呈负相关(相关系数分别为: - 0.48, 0.041, - 0.28 和 - 0.32, 显著水平分别为 0.12, 0.90, 0.37 和 0.30), 也就是说在撂荒早期, 随着演替的进行, 群落的异质性有降低的趋势。

表 7 8 块猪毛蒿样地群落异质性指数

群落异质性指数	1	2	3	4	5	6	7	8	平均
Jaccard	0.59	0.64	0.63	0.53	0.63	0.58	0.56	0.48	0.58
Sokal	0.32	0.33	0.31	0.31	0.38	0.34	0.34	0.29	0.33
Morisia	0.44	0.33	0.06	0.35	0.29	0.39	0.07	0.24	0.27
Bray—Curtis	0.54	0.48	0.24	0.47	0.47	0.53	0.27	0.39	0.42
相对重要值小于 10% 的种数	21	25	16	20	24	14	12	13	—
相对重要值小于 5% 的种数	20	24	15	20	21	12	10	10	—
大于 10% 的相对重要值和 / %	49.74	56.43	67.92	65.24	47.28	54.83	58.12	54.31	—

4 讨论

(1) 陕北黄土丘陵区撂荒演替前期样地群落间异质性与群落异质性都较大。群落间异质性大于群落异质性,说明环境因素对演替前期群落组成与结构起到了一定的塑造作用。群落间异质性与环境因素异质性多数为正相关,进一步说明环境对撂荒演替前期群落组成与结构起一定的作用。群落间环境因素的异质性主要来源于撂荒演替中土壤水分、养分含量的变化和演替初始条件的差异等,由于资源可利用性较资源空间异质性对群落的异质性影响更大^[2],故群落间土壤水分、养分含量的差异是群落间组成、结构异质性的一个重因素,也是群落间异质性大于群落异质性的原因。

(2) 群落组成、结构距离系数与环境差异的相关性分析表明撂荒年限、坡向、土壤全氮、全磷和速效钾营养对群落物种组成都有显著影响,其中全氮含量影响极显著,而土壤水分对以 Morisita 距离系数表示的群落结构有显著影响。我们推测,其原因或者为陕北黄土丘陵区部分撂荒演替序列种对土壤氮、磷和钾营养具有偏好,但更可能的是土壤中氮、磷、钾含量不足,已成为影响群落组成、结构与动态的主导因素之一。陕北黄土丘陵区水土流失比较严重,而且演替初期植被盖度较低,黄绵土土质疏松,容易发生流失或淋移。

因此在植被恢复与重建中应该重视氮、磷和钾肥的使用。典型相关分析进一步表明, Jaccard 群落间异质性指数与土壤全氮有较强的正相关关系,而 Morisita 群落间异质性指数与土壤水分有较强的正相关关系。群落间异质性的 49.6% 可由环境差异所解释,环境差异的 21.6% 可由群落间异质性所解释。可见环境对群落的塑造作用要大于群落对环境的影响(包括对土壤水肥环境和对群落周边生物环境的反作用)。环境对群落间异质性的解释程度较低,这符合实际,因为演替前期群落间异质性环境所不能解释的部分更多的是由于前期组成种繁殖体的随机散布造成的,同时最后种植的作物种类或本文中未涉及到的其它土壤营养元素可能也有作用。因此初始植物区系学说中关于种的异源性说法在一定程度上是正确的^[5],演替前期群落组成不能简单地归结为生境条件的差异,其中种的随机到达对于撂荒演替前期群落组成可能起到了较大的作用。撂荒演替中后期群落组成将变得越来越和生境条件密切相关,因而在典型相关分析中,环境因素对演替后期群落间异质性可给予更多的解释。此外,对土壤养分的竞争也是决定

撂荒早期群落结构与动态的一个很重要的机制^[15, 25-26],早期群落组成种一般生长快,对养分需求较高,竞争较为激烈,竞争能力较弱的植物其生长,特别是繁殖更容易受到抑制,因而演替前期土壤养分对群落组成影响更大。

[参 考 文 献]

- [1] 占布拉,张昊,陈世骞,等.短花针茅荒漠草原撂荒恢复规律的研究[J].中国草地,2000,6:68-69.
- [2] Baer S G, Blair J M, Collins S L, et al. Plant community responses to resource availability and heterogeneity during restoration[J]. *Oecologia*, 2004, 139: 617-629.
- [3] Connell J H, Slatyer R O, Noble I R. On the mechanism producing succession change[J]. *Oikos*, 1987, 50: 136-137.
- [4] Day K J, Hutchings M J, John E A. The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant populations[J]. *Journal of ecology*, 2003, 91: 305-315.
- [5] Egler F E. Vegetation science concepts. iv. Initial floristic compositiona factor in old-field vegetation development[J]. *Vegetation*, 1954, 4: 12-17.
- [6] Grime J P, Hodgson J G, Hunt R. Comparative Plant Ecology[M]. London: Unwin-Hyman: 1988.
- [7] Meiners S J, Pickett S T A, Cadenasso M L. Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations[J]. *Ecography*, 2002, 25(2): 215-233.
- [8] Paschke M W, McLendon T, Redente E F. Nitrogen availability and old-field succession in a shortgrass steppe[J]. *Ecosystems*. 2000, 3(2): 144-158.
- [9] Rees M, Condit R, Crawley M, et al. Long term-term studies of vegetation dynamics[J]. *Science*. 2001, 293: 650-655.
- [10] Whigham D F. The effects of competition and nutrient availability on the growth and reproduction of Ipomoea hederacea in an abandoned old field[J]. *Journal of ecology*, 1984, 72: 721-730.
- [11] Pickett S T A, Collins S L, Armesto J J. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession[J]. *Vegetatio*, 1987, 69: 109-114.
- [12] 辛晓平,季向林,杨桂霞,等.放牧和刈割条件下草山坡群落空间异质性分析[J].应用生态学报,2002,13(4):449-453.
- [13] Braak T, Cajo J F. Canocial correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis[J]. *Ecology*, 1986, 67: 1167-1179.

- St [J]. Lucia Computers and Electronic in Agriculture, 1998, 20: 229—250.
- [6] Renschler C S, Mannaerts C, Diekkruger B. Evaluating spatial and temporal variability in soil erosion risk-rainfall erosivity and soil loss ratios in Andalusia, Spain [J]. Catena, 1999, 34: 209—225.
- [7] Sivertun A, Prange L. Non-point source critical area analysis in Gisselo Watershed using GIS [J]. Environmental Modelling & Software, 2003, 18: 887—898.
- [8] Lufafa A, Tenywa M M, Isabirye M, et al. Prediction of soil erosion in lake victoria basin catchment using a GIS-based universal soil loss model [J]. Agricultural Systems, 2003, 76: 883—894.
- [9] 陈晓燕. GIS 技术在通用土壤流失方程中的应用研究 [J]. 中国水土保持, 2005(5): 38—39.
- [10] Wischmeier W H, Johnson C B, Cross B V. A soil erodibility nomograph for farmland and construction sites [J]. J Soil and Water Conserv, 1971, 26: 189—193.
- [11] 柯比克·M J, 摩根·R P C 著, 王礼先, 吴斌, 洪惜英, 等译. 土壤侵蚀 [M]. 北京: 水利电力出版社, 1987.
- [12] 杨树华, 贺彬. 滇池流域的景观格局与面源污染控制 [M]. 云南: 云南科技出版社, 1998.
- [13] Liu B Y, Nearing M A, Risse L M. Slope gradient effects on soil loss for steep slopes [J]. Transactions of the ASAE, 1994, 105, 107.
- [14] Liu B Y, Nearing M A, Shi P J, et al. Slope length effects on soil loss for steep slopes [J]. Soil Society of American Journal, 2000, 64: 1759—1763.
- [15] 杨子生. 滇东北山区坡耕地土壤侵蚀的水土保持措施因子 [J]. 山地学报, 1999, 17(A05): 22—24.
- [16] CSAR. Erosion hazard assessment [A]. in: Second Land Resource Evaluation and Planning Project (LREP- ②) Part C. Technical Report No. 16, Version 1. 0, Bogor, Indonesia. 1995. 7—12.
- [17] 李建国, 刀红英, 张亮, 等. 滇池流域水土流失监测 [J]. 水土保持研究, 2004, 11(2): 75—77.

(上接第 12 页)

- [14] Cajo J F, Braak T. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis [J]. Vegetatio, 1987, 69: 69—77.
- [15] 王庆成, 程云环. 土壤养分空间异质性与植物根系的觅食反应 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1063—1068.
- [16] 白永飞, 许志信, 李德新. 内蒙古高原针茅草原群落土壤水分和碳、氮分布的小尺度空间异质性 [J]. 生态学报, 2002, 22(8): 1215—1223.
- [17] 邱扬, 傅伯杰, 王军, 等. 黄土高原土壤水分空间异质性及其影响因素 [J]. 应用生态学报, 2001, 12(5): 715—720.
- [18] 赵文智. 科尔沁沙地人工植被对土壤水分异质性的影响 [J]. 土壤学报, 2002, 39(1): 113—119.
- [19] 钱亦兵, 蒋进, 吴兆宁. 艾比湖地区土壤异质性及其对植物群落生态分布的影响 [J]. 干旱区地理, 2003, 26(3): 217—222.
- [20] 程晓莉, 安树青, 李远, 等. 鄂尔多斯草地退化过程中个体分布格局与土壤元素异质性 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 503—509.
- [21] 张全发, 闫耀川, 金义兴. 植物群落与异质性 [J]. 武汉植物学研究, 1995, 13(4): 329—336.
- [22] 李哈尔滨, 王政权, 王庆成. 空间异质性定量研究理论与方法 [J]. 应用生态学报, 1998, 9(6): 651—657.
- [23] 张金屯. 数量生态学 [M]. 科学技术出版社, 2004.
- [24] 唐启义, 冯明光. 数理统计及 DPS 数据处理系统 [M]. 中国农业出版社, 1997.
- [25] Raynal D J, Bazzaz F A. Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* in early successional fields [J]. Ecology, 1975, 56: 35—49.
- [26] 张宏, 史培军, 郑秋红. 半干旱地区天然草地灌丛化与土壤异质性关系研究进展 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 366—370.