

子午岭地区近 150 年演替序列下 植被群落组成与结构变化

王浩嘉¹, 张晓萍^{1,2}, 许小明¹, 王妙倩¹, 田起隆²

(1.西北农林科技大学 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业

国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100; 2.中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: [目的] 研究自然恢复条件下植物群落组成与垂直结构变化, 为黄土高原的植被建设与高质量发展提供理论依据。[方法] 以空间代时间的方法, 调查分析子午岭地区从弃耕到顶级群落植被的物种组成、多样性特征; 并构建反映群落垂直结构特征的指数, 研究其变化趋势。[结果] ①该地区共观察到植被种类 42 科 98 属 115 种, 其中 8 个演替序列中有 32 科 77 属 88 种。②演替中群落总体的物种多样性和丰富度均呈显著增加趋势, 演替初期两指数分别为 0.901 与 1.702, 演替末期则为 1.998 与 2.665, 且在中期均表现出单峰突增态势, 而均匀度变化不明显。③演替中, 乔木各指标有增加趋势; 乔木胸径初期为 12.13 cm, 末期增加至 22.19 cm, 冠幅由 11.64 m² 增加至 41.54 m², 乔木生物量由 54.07 t/hm² 增加至 175.13 t/hm²; 而灌木各指标变化不显著, 灌木生物量在演替中期呈现显著峰值, 最高为 9.56 t/hm², 但在随后的演替过程中呈迅速波动下降态势, 演替末期生物量仅为 1.82 t/hm²。由灌木群落演替至乔木群落时, 枯落物层的厚度显著增加, 而盖度在各演替阶段间无显著性差异。④演替初期的综合垂直结构指数较低且相近, 为 0.086~0.104, 演替中期迅速增加至 0.349, 在演替接近末期时达到最大值 0.477。林下植被垂直结构指数在演替中期最高(0.342), 演替末期降低并趋于稳定(0.195~0.246)。[结论] 随着自然演替, 群落物种多样性和丰富度均得到显著提升, 群落总体垂直结构向复杂化发展, 林下垂直结构则在演替后期呈现退化。

关键词: 群落演替; 植被垂直结构; 物种组成; 生物量; 子午岭

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2023)02-0119-10

中图分类号: Q948

文献参数: 王浩嘉, 张晓萍, 许小明, 等. 子午岭地区近 150 年演替序列下植被群落组成与结构变化[J]. 水土保持通报, 2023, 43(2): 119-128. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2023.02.015; Wang Haojia, Zhang Xiaoping, Xu Xiaoming, et al. Changes in species composition and structure during vegetation community succession in Ziwuling forest area [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2023, 43(2): 119-128.

Changes in Species Composition and Structure During Vegetation Community Succession in Ziwuling Forest Area

Wang Haojia¹, Zhang Xiaoping^{1,2}, Xu Xiaoming¹, Wang Miaoqian¹, Tian Qilong²

(1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dry Land Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2.Institute of Soil and

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

Abstract: [Objective] The changes in plant community composition and vertical structure under natural restoration were studied in order to provide a reference for vegetation construction and high-quality development of the Loess Plateau. [Methods] Using the method of space instead of time, species composition and diversity characteristics of vegetation from abandoned cropland to top community in the Ziwuling forest area were investigated and analyzed. A vegetation vertical structure index was constructed to study the vertical structure of the vegetation community and its changing trend in the succession sequence. [Results] ① A total of 115 species of vegetation in 42 families, 98 genera, and 115 species appeared in the Ziwuling forest area,

收稿日期: 2022-06-12

修回日期: 2022-09-18

资助项目: 国家自然科学基金项目“黄土高原径流泥沙过程对土地利用变化和植被演替的响应及其区域差异”(41877083)

第一作者: 王浩嘉(1998—), 男(汉族), 河南省开封市, 硕士研究生, 研究方向为水土保持与植被遥感。Email: 1138799130@qq.com。

通讯作者: 张晓萍(1971—)女(汉族), 河南省焦作市人, 博士, 研究员, 博士生导师, 主要从事水土保持与生态环境影响研究。Email: zhangxp@ms.iswc.ac.cn。

and a total of 32 families, 77 genera, and 88 species of vegetation appeared in the succession sequence. ② In succession, the species diversity index and richness index of the community showed a significant increasing trend, The diversity and richness index values were 0.901 and 1.702 at the beginning of the succession, and 1.998 and 2.665 at the end of the succession. The middle stage showed a unimodal trend, and the two indices were 2.21 and 3.05. The evenness index did not change significantly. ③ During the succession process, each tree factor showed an increasing trend. The DBH was 12.13 cm at the initial stage of succession and increased to 22.19 cm at the end; the crown width increased from 11.64 m² to 41.54 m²; and the tree biomass increased from 54.07 t/hm² to 175.13 t/hm². However, the indicators of shrubs did not change significantly during the succession process. Shrub biomass showed significant peaks in the middle of succession (highest value of 9.56 t/hm²), but showed a rapid fluctuation and declining trend in the subsequent succession process. At the end of succession, shrub biomass was only 1.82 t/hm². The thickness of the litter layer increased significantly when the shrub community was succeeded by the tree community, but the litter coverage was not significantly different between the succession stages. ④ The overall vertical structure index in the early stage of succession was low and similar, ranging from 0.086 to 0.104, and rapidly increased to 0.349 in the middle stage of succession, reaching a maximum value of 0.477 near the end of the succession. The vertical structure index of understory vegetation was highest in the middle of the succession (0.342), thereafter decreasing and tending to be stable at the end of succession (0.195~0.246). [Conclusion] With natural succession, species diversity and community richness significantly improved, and a single peak appeared in the middle of the succession. The overall vertical structure of the community became more complex, and the vertical structure of understory vegetation degraded during late succession.

Keywords: community succession; vertical structure of vegetation; plant species composition; biomass; Ziwuling forest area

由于干旱、半干旱的气候,破碎的地形地貌,特殊的土壤结构及人类活动等诸多因素的影响,黄土高原是我国生态环境最为脆弱的地区之一,其生态系统在过去几十年间严重退化,水土流失极为严重^[1-3]。植被恢复是退化生态系统重建的关键和前提^[4-5]。加速黄土高原植被的恢复对该地区生态系统的重建、减少水土流失、提高区域生产力,提高人口社会和谐发展具有重大意义^[6-8]。天然林保护工程与退耕还林还草政策实施以来,黄土高原的植被得以快速恢复,生态成效显著^[2,9-10]。相较于人工林,天然林拥有更多更优的群落稳定性、水土保持等生态服务功能,而天然林的恢复需要较长时间。因此研究天然林恢复演替过程中群落组成、多样性、垂直结构的变化,对促进人工林的近自然恢复,构建结构较优、发挥良好生态效益的人工林有重大意义。作为影响土壤侵蚀的关键因素^[11],产生良好水土保持作用和生态效益的植被群落不仅需要水平方向上的覆盖度,更需要良好的垂直结构^[12-14]。植被林冠层截留降雨,削减雨滴动能^[15-16];林下草本与枯落物近地表层减轻雨滴击溅,增强土壤入渗,拦蓄地表径流^[17-19]。缺乏近地表层覆盖的林地,其土壤侵蚀状况依然严重,即说明了林下结构在水土保持过程中的关键作用^[20-23]。之前

学者们^[24-27]对子午岭地区天然植被群落的研究多集中于演替中的物种组成、多样性特征等方面,缺乏对演替中植被垂直结构特征变化的探讨。为此,本文以黄土高原天然次生林保存较好,演替时间达150 a的子午岭地区为例,调查研究区内农地(玉米)、退耕10 a草地、退耕20 a草地、灌木林地、早期乔木、亚顶级乔木、亚顶级—顶级过度乔木及顶级乔木8个演替序列^[28-29]下的植物群落物种组成、生物量及垂直结构的变化特征,综合评价各演替阶段的垂直结构复杂性,旨在探究该地区自然演替过程物种群落组成与垂直层次的结构变化特征,为黄土高原人工林发育和结构优化提供理论依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

子午岭林区位于黄土高原中部,地理坐标为33°50′—36°50′N,107°30′—109°40′E,为半湿润向半干旱过渡区域,是目前黄土高原天然次生林保存最完好的地区之一^[30],包括甘肃华池、合水、正宁、宁县及陕西的富县、黄陵、宜君、铜川、耀县和旬邑的全部或部分区域,面积2.30×10⁴ km²。该地区多年平均气温9℃,多年平均年降雨量576 mm,降雨多集中在

7—9 月,光照充足且雨热同期,利于林木生长^[31]。黄土土层深 50 cm 左右,在部分地段可见下伏岩层和第三纪红黏土,土壤为弱度发育的黑垆土,土壤质地为粉质黏壤土^[24,26]。子午岭地表覆盖着茂密的天然次生植被,是黄土高原水土流失最轻微的地区之一^[30]。主要建群种,乔木包括辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、白桦(*Betula platyphylla*)及山杨(*Populus davidiana*)、茶条槭(*Acer ginnala*)等,灌木包括荚蒾(*Viburnum schensianum*)、绣线菊(*Spiraea pubescens*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、黄蔷薇(*Rosa xanthina*)和白刺花(*Sophora davidii*)等,草本则包括披针苔草(*Carex lanceolata*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)及长茅草(*Stipa bungeana*)等。

1.2 植被调查方法

参照范玮熠^[28]、邹厚远^[29]的研究成果确定子午岭林区演替过程中的主要植被类型,并基于 Google Earth 观察结合实地走访,选取样地(表 1)。本研究于 2020 年 9—10 月共调查了 38 块样地。选择其中

具有典型演替特征的样地 26 块,包括 1 种坡耕地(玉米及杂草),2 种退耕草地类型、5 种天然次生林(含灌木林)类型,涵盖植被演替 8 个序列,林地均为中龄—成熟林。样方规格按照植被类型依次设为乔木 20×20 m,灌木 10×10 m,草地 1×1 m,乔木及灌木林地再随机布设 3 个 1×1 m 的草地样方。采用样带法进行植被调查,观测项目包括植被群落的物种组成、物种个体数、代表植株高度、植物分枝数、胸径、基径及盖度等。

根据研究区植被调查结果,本文将坡耕地(slope cropland, SC),退耕 10 a 草地(abandoned cropland for 10 years, AC10),退耕 20 a 草地(abandoned cropland for 20 years, AC20)称为演替早期;将黄蔷薇灌木样地(*Rosa xanthina*, RX)与早期乔木白桦(*Betula platyphylla*, BP)称为演替中期;将油松样地(*Pinus tabulaeformis*, PT)、油松—辽东栎混交(*Pinus tabulaeformis-Quercus wutaishanica* Mixed Forest, PT-QW)及辽东栎林(*Quercus wutaishanica*, QW)称为演替后(末)期。

表 1 子午岭林区不同演替阶段样地立地条件

Table 1 The site conditions of quadrats in different succession stages in Ziwuling area

演替阶段	主要植被种类	海拔/m	坡度/(°)	样地恢复年限/a
坡耕地(SC)	玉米	981~987	19~22	0
撂荒 10 a 草地(AC10)	白羊草	1 212~1 215	24~25	10
撂荒 20 a 草地(AC20)	蒿类、芒草	994~1 012	6~8	20
黄蔷薇(RX)	黄蔷薇、白刺花、披针苔草	984~1 169	10~30	30~50
白桦(BP)	白桦、水栒子、披针苔草、芒草	1 030~1 131	19~30	70
油松(PT)	油松、辽东栎、虎榛子、披针苔草	1 076~1 122	23~27	120
油松—辽东栎混交林(PT-QW)	油松、辽东栎、杭子梢、水栒子、披针苔草	1 160~1 246	13~35	135
辽东栎(QW)	辽东栎、虎榛子、披针苔草	1 146~1 240	16~20	150

1.3 植被群落组成特征

经实地调查样地物种数量、物种组成,并依据群落生态学方法,选取物种丰富度指数(Margalef 指数)、物种多样性指数(Shannon-Wiener 指数)、群落均匀度指数(Pielou 指数)反映调查样地的群落特征。

(1) Margalef 指数,反映了群落物种的丰富度,指一个群落或环境中物种数目的多寡。

$$R = (S - 1) / \ln N \quad (1)$$

式中: R 为 Margalef 指数; S 为样方中物种数目; N 为样方中全部物种的个体数和。

(2) Shannon-Wiener 指数,综合反映了群落物种的丰富度和分布均匀程度。

$$H = - \sum (P_i \times \ln P_i) \quad (2)$$

式中: H 为 Shannon-Wiener 指数; $P_i = N_i / N$, N 为

样方中全部物种的个体数和, N_i 为第 i 种物种的个体数。

(3) Pielou 均匀度指数为物种数目一致时,观测到的物种数与最大可能物种数的比值。反映了不同物种个体在群落中分布的均匀程度。

$$E = [- \sum (P_i \times \ln P_i)] / \ln S \quad (3)$$

式中: E 为 Pielou 均匀度指数; S 为样方中物种数目。

1.4 样地植被垂直结构评价

对样地内代表株的高度、胸径、冠幅、分层数、第一分枝距地面高度等指标进行调查和记录。乔木高度采用激光测距仪测定,乔木胸径、冠幅,灌木高度、基径,草本长、宽、高均用卷尺测定。在样方中设置样线,记录样地内的绿、枯以及地表结皮盖度。样地内

生物量的计算方法为:根据样地内植被的高度、胸径、冠幅、分枝数等测树因子,查阅文献得出该植被的异速生长方程,并依据实际调查的株密度估算出样地内

单位面积的生物量。参考异速生长方程尽量采用与研究区位置相近的研究结果。本文使用的异速生长方程及参考文献参照表 2。

表 2 群落内主要优势种的异速生长方程

Table 2 The allometric growth equation of main dominant species in a community

植被类型	异速生长方程	参考文献
辽东栎	$W=0.0685(D^2H)^{0.8598}$	[32]
油松	$W=0.0571(D^2H)^{0.8958}$	[33]
荚蒾	$W=0.625(D^2H)^{0.7270}$	[34]
白桦	$W=0.0347(D^2H)^{0.8714}+0.0356D^{1.6978}+0.0157D^{2.5191}$	[35]
虎榛子	$W=1.0585(D^2H)^{0.0452}$	[36]
绣线菊	$W=0.9393(D^2H)^{0.0418}$	[36]
忍冬	$W=(7.448\sim 9)(D^2H)^{2.7530}$	[36]
黄蔷薇	$W=0.6456(D^2H)^{0.1051}$	[36]
荆条	$W=0.011(V)^{0.7590}$	[37]

注: W 为生物量, D 为胸径(若灌木则为基径), H 为植株高, V 为冠幅与株高的乘积。

综合植株高度、分枝数、冠幅、胸径等测树因子,经过专家确定各因子的重要程度,利用层次分析法^[38](analytic hierarchy process, AHP)确定权重。乔木层、灌木层、草本层、枯落物层的权重: $W_i=(0.35:0.35:0.15:0.15)$ 同时再对各层次进一步划分得到各层二级指标权重: $W_j=(\text{乔木层高度}:\text{乔木分枝数}:\text{乔木层冠幅}:\text{乔木层胸径}:\text{乔木层盖度}:\text{乔木层生物量};\text{灌木层高度}:\text{灌木分枝数}:\text{灌木层冠幅}:\text{灌木胸径}:\text{灌木层盖度}:\text{灌木层生物量};\text{草本层盖度}:\text{草本层平均高度};\text{枯落物盖度}:\text{枯落物厚度})=(0.015:0.044:0.044:0.073:0.073:0.101;0.015:0.044:0.044:0.073:0.073:0.101;0.075:0.075;0.075:0.075)$ 。对数据进行标准化处理后,结合权重得到样地植被的综合垂直结构指数,为阐明演替中乔木层与林下植被发育的不一致性,将除乔木层外群落中所有植被构建林下垂直结构指数。

1.5 数据处理

利用 Microsoft Excel 2016 对数据进行分析处理,采用 one-way ANOVA 法和最小显著差异法(LSD)检验各植被类型间多样性、丰富度、均匀度及各测树因子间的差异($\alpha=0.05$),并用 Origin 8.6 软件制图。

2 结果与分析

2.1 植被群落的物种组成演变

本次植被调查 38 块样地共观察到植被种类 42 科 98 属 115 种,其中 8 个演替序列下的 26 块样地共观察到植被种类 32 科 77 属 88 种,物种调查结果详见表 3。

8 个演替序列中种类数目较多的科为:菊科(Compositae)20 种、蔷薇科(Rosaceae)13 种、禾本科(Gramineae)8 种、豆科(Leguminosae)5 种,在该地区自然演替中起较大作用,占演替中所有植被种类的 52%。演替过程中草本物种种类数量以退耕 20 a 草地(AC20,约演替 20 a)最多,为 12 科 23 种,其次为黄蔷薇阶段(RX,约演替 30~50 a),观察到草本物种 10 科 22 种和白桦阶段(BP,约演替 70 a)9 科 21 种。草本层中披针苔草在演替阶段各样地频繁出现并且数量居多,具有优势地位,作为耐荫植物,在林冠郁闭度较高的演替后期更占据绝对优势,表明其相对其他草本植物对该地区环境适应能力强。演替过程中,灌木物种的种类数量以演替中期的黄蔷薇阶段最多,为 8 科 16 种,演替至乔木阶段略有减少,白桦林阶段为 9 科 11 种,油松林阶段(PT,约 120 a)为 6 科 10 种,油松—辽东栎混交林阶段(PT-QW,约 135 a)8 科 12 种,辽东栎林阶段(QW,约 150 a)8 科 12 种,但在各乔木林阶段出现较多的灌木偶见种。如辽东栎林出现 ≤ 3 株的山楂(*Crataegus pinnatifida*)、榆叶梅(*Amygdalus triloba*),绣线菊(*Spiraea salicifolia*)等。各林地乔木种类的组成较为单一,伴随少量其他乔木。白桦林下存在大量辽东栎幼苗,表征了演替方向。乔木中以茶条槭(*Acer ginnalamaxim*)最为特殊,在调查样方中茶条槭相对其他乔木较矮,一般处于 2~5 m,并从黄蔷薇等灌木林地阶段就开始出现,且在演替中期生长情况最好,在顶级群落辽东栎林中依然可见。说明其生态位较宽,对环境适应能力强,在不同立地条件下易存活且能提升植被群落的垂直结构复杂性。不同群落的物种组成详见表 3。

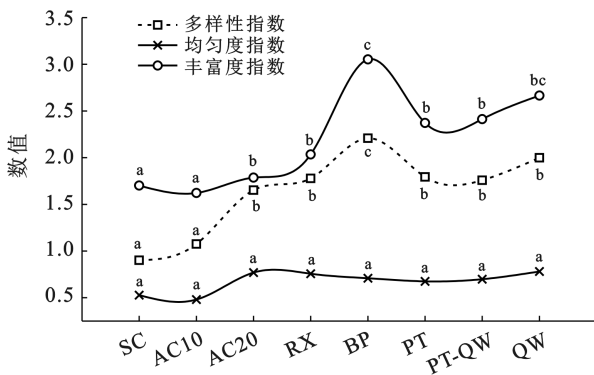
表 3 不同群落的物种组成特征

Table 3 Characteristics of species composition of different communities

样地名	科	属	种	生活型		
				乔木	灌木	草本
坡耕地(SC)	6	9	9	0	0	9
撂荒 10 a 草地(AC10)	12	15	16	0	1	15
撂荒 20 a 草地(AC20)	12	21	24	0	1	23
黄蔷薇(RX)	16	31	39	1	16	22
白桦(BP)	21	37	38	6	11	21
油松(PT)	15	24	24	4	10	10
油松—辽东栎混交林(PT-QW)	17	24	25	3	10	12
辽东栎(QW)	10	16	16	5	8	3

2.2 群落及分层植被多样性特征

子午岭地区植被演替过程中植被群落的多样性、丰富度指数与均匀度指数总体变化趋势如图 1 所示。演替初期,农地(SC, 0 a)和退耕 10 a 草地(AC10, 约 10 a)的物种多样性、丰富度、水平均较低,在退耕 10 a 草地与退耕 20 a 草地(AC20, 约 20 a)间,物种多样性指数显著增加($p < 0.05$),丰富度和均匀度也呈增加趋势。群落的物种丰富度与多样性在演替中期的白桦(BP, 约 70 a)时显著高于演替过程中其他阶段。演替至油松(PT, 约 140 a)阶段,物种多样性及丰富度较前一阶段显著降低($p < 0.05$)。演替后期的 3 个阶段(PT, PT-QW, QW)间的物种丰富度及多样性无显著性差异。总体上物种多样性和丰富度指数表现为随演替增加,在演替中期出现显著($p < 0.05$)单一峰值的趋势。



注:图中横坐标缩写释义详见表 1。下同;不同小写字母,表示阶段间该指数差异显著($p < 0.05$)。

图 1 不同演替阶段下的丰富度指数(Margalef 指数)、多样性指数(Shannon-Wiener 指数)、均匀度指数(Pielou 指数)的动态变化

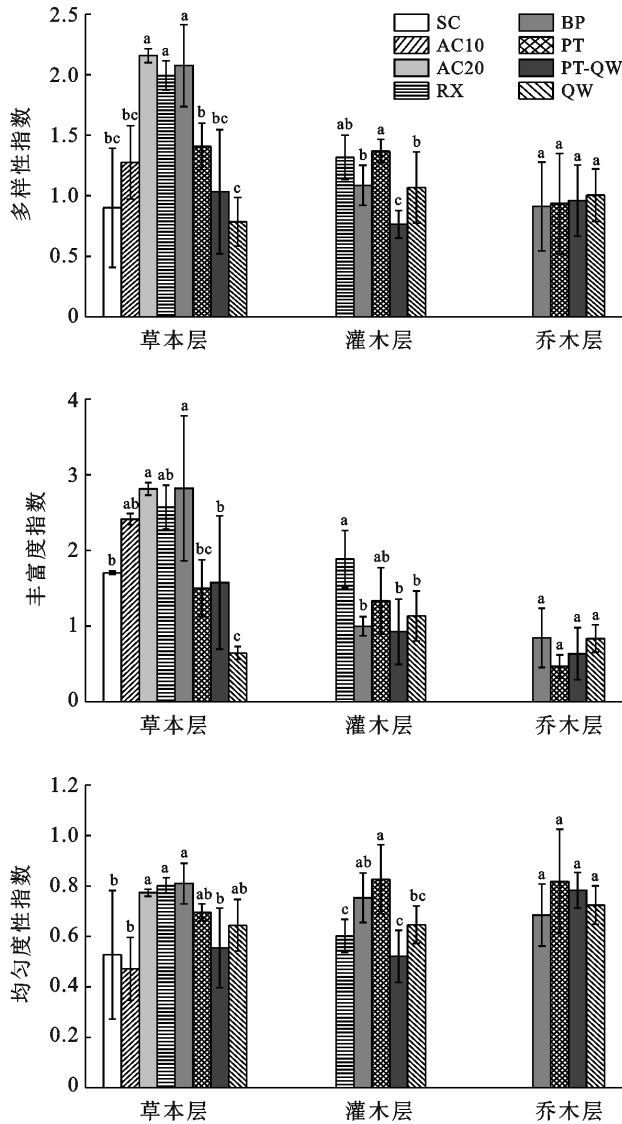
Fig.1 Dynamic changes of Margalef Index, Shannon-Wiener Index, and Pielou Index under different succession stages

物种均匀度说明了物种数目一致时,观测到的物种数与最大可能物种数的比值。随着植被演替,物种

均匀度在具有明显优势种的群落相对较低,总体变化较小,可见在子午岭林区 Shannon-wiener 多样性指数的变化主要由物种丰富度的变化引起。按乔、灌、草分层分别计算各指数,结果如图 2 所示。总体上,各演替阶段草本层的多样性指数与丰富度指数高于灌木层和乔木层。演替初期草本层的物种多样性和丰富度指数明显增加,AC10 至 AC20 间显著上升($p < 0.05$)并在 AC20 阶段达到最大值,在黄蔷薇灌木(RX, 30~50 a)阶段和白桦(BP)阶段呈现下降但持稳态势,油松(PT)、油松—辽东栎混交(PT-QW, 约 135 a)、辽东栎(QW, 约 150 a)3 个阶段显著($p < 0.05$)下降。草本层均匀度也呈现先增加后降低的趋势,AC20, RX, BP, PT 4 个阶段出现持稳峰值,之间差异不显著($p > 0.05$)。灌木层物种多样性指数在演替中期较高,并有波动下降趋势。而乔木各演替阶段乔木层物种丰富度、多样性和均匀度均差异不显著($p > 0.05$)。在演替早期,草本层与灌木层物种丰富度和多样性指数差距较大,而演替后期二者则较为接近。各层物种丰富度和多样性指数均呈现先增大而后减少至趋于稳定的状态。

2.3 植被群落的垂直结构特征

为进一步探讨自然林演替过程中垂直结构的变化特征和趋势,根据测树学方法,调查了灌木到乔木各演替阶段不同群落样地代表株的分枝数、冠幅、胸径、株密度及生物量,以描述群落空间的分布格局、生产力及其差异(表 4)。由表 4 可知,各群落灌木层株高变化不显著,以白桦(BP)和油松—辽东栎混交(PT-QW)较高,灌木分枝数呈现波动增加趋势,且在演替末期显著增加($p < 0.05$)。各群落灌木冠幅差异显著($p < 0.05$),最大值为 BP 群落(3.82 m^2),最小为油松(PT)群落(0.35 m^2),有波动降低趋势。灌木基径以演替前中期的黄蔷薇(RX)群落较大,为 3.61 cm ,演替末期的辽东栎(QW)则最小,为 0.81 cm 。



注:同类型数据相同字母表示群落间差异不显著,不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

图2 演替阶段下草本层与灌木层的、多样性指数、丰富度指数、均匀度指数的动态变化

Fig.2 Dynamic changes of the diversity index, richness index, and evenness index of the herb and shrub layers during the succession stage

各群落生物量与株密度也差异显著($p < 0.05$),有降低趋势。灌木生物量最高的RX群落是演替后期PT群落的6.05倍。灌木冠幅、基径、株密度、生物量等均表现为演替中期较高,且在后期油松—辽东栎混交群落(PT-QW)出现第2个高峰的现象。各林分乔木层次高度间的差异并不显著。本次调查中树高的极大值和最大均值均为油松(PT)群落,最高约19 m,平均高度15.17 m。调查样方中PT-QW群落中油松较为低矮,一般为10~12 m,与群落内辽东栎相同。混交林群落平均高度10.28 m。为森林阶段最低值。到辽东栎(QW)群落株高平均值增加至11.15 m,QW群落中有少部分油松,相对PT-QW群落的油松更为低矮,说明油松在种间竞争中较辽东栎弱。乔木层冠幅随森林演替不显著增加($p > 0.05$),以白桦群落(PT)最小,平均11.64 m²,辽东栎群落(QW)最大,为41.54 m²。乔木胸径有不显著增加趋势($p < 0.05$),BP群落中乔木胸径显著小于其他群落($p < 0.05$),演替末期乔木胸径较为接近,为15.9~25.89 cm间,PT-QW混交林均值最高。各演替阶段乔木分枝数较为接近,以混交林最多,适当混交可能对提高乔木层垂直结构有一定效果。乔木层生物量随植被演替有显著增加趋势,以白桦林最低,平均为54.07 t/hm²,在演替末期油松—辽东栎混交林达到最大,平均225.53 t/hm²。混交林生物量高于其相邻演替阶段纯林。

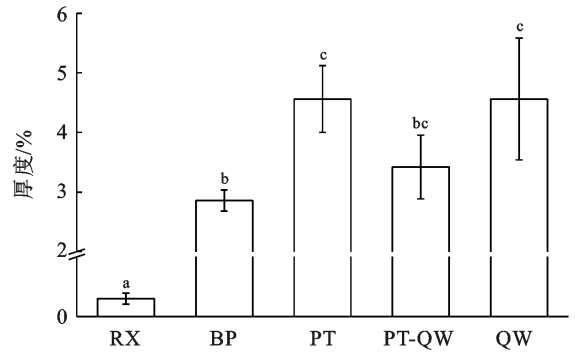
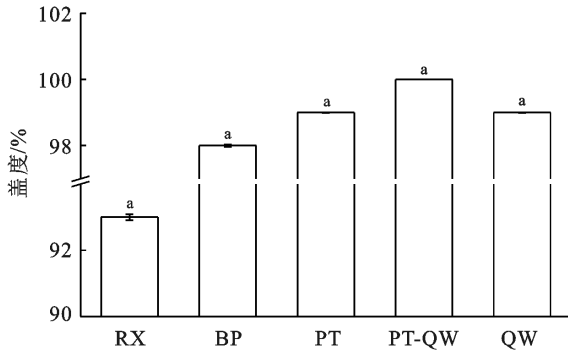
图3为灌木与乔木群落地表枯落物的厚度及盖度。演替过程中枯落物盖度与厚度在黄蔷薇(RX)阶段较低,枯落物盖度的变化无显著差异($p > 0.05$)。随植被演替至森林阶段,枯落物厚度显著增加($p < 0.05$),演替至乔木阶段就能产生2 cm以上的枯落物覆盖,远高于灌木阶段。早期乔木枯落物厚度与演替末期的3个阶段相比存在显著性差异,而随演替进行,枯落物厚度逐渐达到稳定,演替后期枯落物厚度变化不显著。总体来说,枯落物厚度与盖度都随植被演替呈增加趋势。

表4 乔木层和灌木层的各样树因子变化

Table 4 Parameter changes of tree layer and shrub layer

垂直分层	样地编号	分枝数/个	株高/m	冠幅/m ²	胸径(基径)/cm	生物量/(t·hm ⁻²)	株密度/(株·hm ⁻²)
灌木层	RX	4.12 ^a	1.46 ^{ab}	2.18 ^{bc}	3.61 ^a	9.56 ^a	3 775 ^a
	BP	5.61 ^{ab}	1.99 ^a	3.82 ^a	2.57 ^{ab}	5.17 ^b	3 918 ^a
	PT	4.33 ^a	1.45 ^b	0.35 ^d	1.24 ^b	1.58 ^c	1 049 ^c
	PT-QW	7.11 ^b	1.95 ^{ab}	2.43 ^b	3.17 ^a	3.92 ^b	2 808 ^b
	QW	6.67 ^b	1.36 ^b	1.77 ^c	0.81 ^c	1.82 ^c	1 809 ^d
乔木层	BP	8.2 ^{bc}	12.32 ^a	11.64 ^b	12.13 ^a	54.07 ^c	1 630 ^a
	PT	11.2 ^{ab}	15.17 ^a	28.20 ^{ab}	19.68 ^b	162.05 ^b	1 528 ^b
	PT-QW	13.05 ^a	10.28 ^a	39.85 ^a	24.43 ^b	225.53 ^a	1 050 ^b
	QW	9.13 ^b	11.15 ^a	41.54 ^a	22.19 ^b	175.13 ^b	923 ^b

注:同类型数据相同字母表示群落间差异不显著,不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。



注:同类型数据相同字母表示群落间差异不显著,不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

图 3 灌木阶段后枯落物层的盖度与厚度

Fig.3 Coverage and thickness of litter layer after shrub stage

2.4 植被群落垂直结构综合评价

为综合评价群落垂直结构的复杂程度,揭示群落中乔、灌、草的生长发育状态及垂直结构的差异,使用层次分析法,构建垂直结构综合指数。层次分析法是权重评价中较为常用的方法,虽然该方法具有一定主观性,但其确定的权重能够体现因子间的相对重要性,可信程度较高。将植被调查的株高、胸径、冠幅、生物量等各指标统一进行归一化处理,根据层次分析法确定的各层权重,得到 8 个演替阶段不同植被群落的垂直结构指数值(表 5)。表 5 表明,子午岭林区总体植被群落垂直结构的复杂程度随演替序列呈波动增加趋势。可以看出,垂直结构层次性最好的植被类型为演替末期的油松—辽东栎混交林(PT-QW, 0.477)、辽东栎(QW, 0.433)两个群落;垂直结构中等为油松(PT, 0.402)群落和演替中期的白桦(BP, 0.396)、黄蔷薇(RX, 0.349)群落,垂直结构较差的是演替初期的退耕 20 a 草地(AC20)及退耕 10 a 草地(AC10)群落,其指数值仅为 0.104, 0.103。调查坡耕地样地(SC)植被类型为玉米调查样方中草本盖度约 15%~20%,因此有一定的综合结构指数值(0.086)。黄蔷薇(RX)与白桦(BP)群落林下指数值占整体垂直结构指数值的比例高达 100%, 86%,与乔木层发育程度不高有关。PT 群落的综合垂直结构指数值与 BP 群落较为接近(0.402/0.396),但 PT 群落林下植被垂直结构指数值仅占总体的 48%。演替后期 QW, PT-QW 群落林中乔木冠幅、胸径、生物量等指标数值较大,具有最高的综合垂直结构指数值,但是林下垂直结构指数占综合垂直结构指数的比例仅为 52%~54%。林下植被的垂直结构指数在由 AC20 至 RX 阶段增加较快,在演替中期的 BP 阶段与 RX 阶段较高,在演替末期的 PT, PT-QW, QW 群落,林下植被垂直结构指数相对演替中期降低,趋于稳定态势。

表 5 不同演替阶段的综合垂直结构指数和林下垂直结构指数

Table 5 Total vertical structure index and understory vertical structure index of different succession stages

演替阶段	样地编号	综合垂直结构指数值	林下垂直结构指数值
灌草阶段	SC	0.086	0.086
	AC10	0.104	0.104
	AC20	0.103	0.103
	RX	0.349	0.349
乔木阶段	BP	0.396	0.341
	PT	0.402	0.195
	PT-QW	0.477	0.246
	QW	0.433	0.234

注:林下垂直结构指数值指林下所有植被(包括灌、草及枯落物)的得分。

3 讨论

3.1 子午岭地区群落演替的物种组成与多样性特征

植被调查中子午岭林区共计出现植被种类 42 科 98 属 115 种,这与李裕元^[24]的研究成果较接近(48 科 113 属 128 种),少于范玮熠^[38]在该地区的调查结果(57 科 164 属 279 种),可能与本研究样地相对较少,调查植被群落类型不够全面有关。其中菊科、蔷薇科、禾本科、豆科 4 个科在该地区自然演替中起较大作用,占有所有植被种类的 52%,在该地区植物区系中有较高地位。披针苔草在草本层中出现频次最高,且占绝对优势地位,茶条槭在演替中期的灌木阶段到演替末期均有出现,具有较宽生态位,可作为当地植被人工恢复的优选乡土树种考虑。

生物多样性反映了植被类型所含物种数目及在空间上的分布特征^[39]。植物多样性的恢复是退化生态系统恢复与重建的重要内容和标志。目前关于植被演替过程中多样性的变化,一般可分为演替末期多样性达到最大的经典假说和演替中期多样性最大出

现单峰的中期假说。调查结果表明,子午岭林区植被群落的物种丰富度和多样性在演替中期最高,呈明显的单峰曲线,与耿冰瑾^[40]、程红梅等^[41]对植被恢复演替过程中物种多样性变化的阐述类似,并与李裕元、王凯博、安丽娟^[24-26]在子午岭林区的研究结果一致。物种均匀度指数值总体化不大,表明在该地区演替过程中物种丰富度的变化是导致群落总体多样性变化的主导因素。乔木层多样性无显著变化的原因可能是乔木平均寿命较长,被替代速率程度低,且出现新物种速率缓慢的原因。

经过演替前期物种的竞争,部分物种被淘汰后,顶级群落的物种丰富度与多样性可能不及演替中期的群落。顶级群落的稳定性更加体现在其空间结构的有序性^[25],即不同功能的群体占据了不同且稳定的生态位。群落演替过程中物种多样性的变化规律可为建立人工植被群落提供参照。在人工建设植被时,应当避免盲目参照顶级群落的物种组成,建设物种组成单一的群落;也不能认为物种多样性越多越好,建设成不稳定的群落;应充分了解当地水热条件,优先考虑生态位较宽的物种,结合植被垂直结构,建立生态功能较强的群落。

3.2 群落演替中植被垂直结构的变化

群落的垂直结构,是指群落内不同种群的植被受水、热、肥等生态梯度的异质性驱使,占据不同的生存空间,从而形成垂直方向上的复杂结构,一般包括林冠层、下木层、草本层和苔藓层。群落的垂直结构一方面提高了植物利用环境资源的能力,另一方面由于其对水、热、光的分配、传输与散射的影响,形成与林外具有显著不同的风速、湿度等林内小气候,对群落的生态服务如水土保持、土壤功能恢复等均有积极的意义^[42]。

在该地区植物群落的恢复演替过程中,乔木层冠幅、胸径等随演替有所增加,而灌木的基径、株高、密度等却并未呈现这一趋势,而是在演替后期有所退化。说明经过演替阶段物种间的竞争,群落中不同种群占据了各自的生态位,顶级群落乔木与灌木分层更加明显。本文生物量计算结果,如辽东栎群落为 175.13 t/hm²,与宋变兰^[43]、杨晓梅等^[44]在该地区研究结果接近(183.58 t/hm², 141.03 t/hm²);油松群落为 162.05 t/hm²,与杨晓梅^[44]的研究结果相近(164.6 t/hm²),高于张希彪^[45]的研究结果(85.23 t/hm²),这可能是由于该研究年代较早,与本文调查样地林龄不一致导致。林下灌木生物量的研究结果与王乃江^[46]在黄龙林区的研究结果接近,同样表现为白桦林林下灌木生物量最大,高于油松林与辽东栎林的特征。

结合植被调查测得的植株各参数及构建的植被垂直结构指数,可知演替中期的白桦阶段时林下灌木生长状况良好,垂直复杂程度高;而到演替末期,林下植被垂直结构指数有所下降,此时乔木层与林下植被分异较明显,林下灌草生长状况不及中期阶段。影响林下植被发育的主要因素可能为是光照条件^[47-48]。光对植物的生长发育影响强烈,白桦林叶片小,郁闭度较低,林下草本、灌木长势良好。演替末期林分郁闭度较高,林下光照资源减少,草本、灌木的多样性和垂直复杂性都较低。这时光照限制了林下植物生长,从而引起乔木与灌木间的非对称竞争,表现为高大的乔木影响了较矮小的其他植株生长^[49]。演替末期的油松—辽东栎混交林乔木长势相对其他阶段都较好,且林下植被的各指标也出现了第 2 个高值,生物量也在此时达到最大。这可能由于针阔混交林结构复杂,林内光照垂直梯度变化明显,同时林内温度与湿度都相对稳定,枯枝落叶种类复杂,微生物种类多,活力强,也提高了林下土壤肥力^[50]。这也符合混交林的一般情况^[51-53]。研究表明,随植被演替,土壤有机碳含量和储量表现为在演替早期(草本群落)迅速增长,至乔木群落趋于稳定^[54];土壤的持水与渗透性能增强,乔、灌群落的根系作用使得土壤团聚体颗粒增加,团聚性能增强,提高土壤抗蚀性^[55]。演替中后期,植被群落在空间上层次更加分明,林下植被有简单化趋势。进一步证实,从垂直结构角度来评价群落整体生态功能如水土保持功能时,需要综合林下植被结构复杂性和枯落物层的盖度与厚度、土壤物理性质以及碳的蓄积等。

4 结论

(1) 子午岭林区共计出现植被种类 42 科 98 属 115 种,8 个演替序列中共计出现植被种类 32 科 77 属 88 种。其中菊科、蔷薇科、禾本科、豆科四大科共占有所有植被种类的 52%。

(2) 演替中群落的物种多样性和丰富度均呈显著增加趋势,在中期均表现出单峰突增态势,而均匀度变化不明显。

(3) 演替中乔木的胸径、冠幅等均呈增加趋势,乔木生物量以混交林最高(225.53 t/hm²)。而相应的林下灌木各指标变化不显著,灌木生物量在演替中期呈现显著峰值($p < 0.05$),最高为 9.56 t/hm²,随后呈迅速波动下降态势,演替末期仅为 1.82 t/hm²。由灌木演替至乔木阶段时,枯落物层厚度显著增加($p < 0.05$),而盖度则均无显著性差异($p > 0.05$)。

(4) 演替起始的 3 个阶段,综合植被垂直结构指

数较低且相近,为 0.086~0.104,至中期灌木阶段迅速增加,为 0.349,在接近末期时达到最大值 0.477。林下植被垂直结构指数在演替中期最高(0.342),演替末期则降低并趋于稳定(0.195~0.246)。结果说明随着自然演替,群落物种多样性和丰富度均得到显著提升,群落总体垂直结构向复杂化发展,林下垂直结构则在演替后期呈现退化趋势,而适当混交可促使林下植被生长,提高群落垂直结构复杂程度。

致谢:感谢邹亚东、薛帆、易海杰、贺洁、吕渡等人在采样及论文写作方面提供的帮助。

[参 考 文 献]

- [1] Fu Bojie, Liu Yu, Lv Yihe, et al. Assessing the soil erosion control service of ecosystems change in the Loess Plateau of China [J]. *Ecological Complexity*, 2011, 4(8): 284-293.
- [2] 刘国彬,上官周平,姚文艺,等.黄土高原生态工程的生态成效[J].*中国科学院院刊*, 2017, 32(1): 11-19.
- [3] Zhang Shulei, Yang Dawen, Yang Yuting, et al. Excessive afforestation and soil drying on China's Loess Plateau [J]. *Journal of Geophysical Research. Biogeosciences*, 2018, 123(3): 923-935.
- [4] Chen Shiping, Wang Wantong, Xu Wenting, et al. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4027-4032.
- [5] 胡婵娟,郭雷.植被恢复的生态效应研究进展[J].*生态环境学报*, 2012, 21(9): 1640-1646.
- [6] 赵文启,刘宇,罗明良,等.黄土高原小流域植被恢复的土壤侵蚀效应评估[J].*水土保持学报*, 2016, 30(5): 89-94.
- [7] 朱青,周自翔,刘婷,等.黄土高原植被恢复与生态系统水土保持服务价值增益研究:以延河流域为例[J].*生态学报*, 2021, 41(7): 2557-2570.
- [8] 张琨,吕一河,傅伯杰.黄土高原典型区植被恢复及其对生态系统服务的影响[J].*生态与农村环境学报*, 2017, 33(1): 23-31.
- [9] Zhao Guangju, Mu Xingmin, Wen Zhongming, et al. Soil erosion, conservation, and eco-environment changes in the Loess Plateau of China [J]. *Land Degradation & Development*, 2013, 24(5): 499-510.
- [10] 赵广举,穆兴民,田鹏,等.黄土高原植被变化与恢复潜力预测[J].*水土保持学报*, 2021, 35(1): 205-212.
- [11] 朱显谟.黄土地区植被因素对于水土流失的影响[J].*土壤学报*, 1960, 8(2): 110-121.
- [12] 刘向东,吴钦孝,赵鸿雁.森林植被垂直截留作用与水土保持[J].*水土保持研究*, 1994, 1(3): 8-13.
- [13] 王哈生,刘国彬.植被结构及其防止土壤侵蚀作用分析[J].*干旱区资源与环境*, 1999, 13(2): 63-69.
- [14] Wen Zhongming, Lees B G, Jiao Feng, et al. Stratified vegetation cover index: A new way to assess vegetation impact on soil erosion [J]. *Catena*, 2010, 83(1): 87-93.
- [15] 余新晓,王彦辉,王玉杰,等.中国典型区域森林生态水文过程与机制[M].北京:科学出版社, 2014.
- [16] 张颖.黄土地区森林植被对坡面土壤侵蚀过程影响机理研究[D].北京:北京林业大学, 2007.
- [17] 吴钦孝,赵鸿雁,刘向东,等.森林枯枝落叶层涵养水源保持水土的作用评价[J].*土壤侵蚀与水土保持学报*, 1998, 2(2): 24-29.
- [18] 许小明,邹亚东,孙景梅,等.黄土高原北洛河流域林地枯落物特征及水分吸持效应[J].*生态学报*, 2021, 41(13): 5153-5165.
- [19] 寇萌,焦菊英.黄土丘陵沟壑区抵抗土壤侵蚀的植物群落结构特征[J].*水土保持研究*, 2018, 25(6): 7-14.
- [20] 赵其国.我国南方当前水土流失与生态安全中值得重视的问题[J].*水土保持通报*, 2006, 26(2): 1-8.
- [21] 曹建军.林下水蚀区侵蚀过程与植被恢复度多角度遥感监测研究[D].上海:华东师范大学, 2014.
- [22] 张海东,于东升,董林林,等.侵蚀红壤恢复区植被垂直结构对土壤恢复特征的影响[J].*土壤*, 2014, 46(6): 1142-1148.
- [23] 雷婉宁,温仲明.基于植物群落结构的水土流失植被因子指数研究[J].*水土保持学报*, 2008, 22(5): 68-72.
- [24] 李裕元,邵明安.子午岭植被自然恢复过程中植物多样性的变化[J].*生态学报*, 2004, 24(2): 252-260.
- [25] 王凯博,陈美玲,秦娟,等.子午岭植被自然演替中植物多样性变化及其与土壤理化性质的关系[J].*西北植物学报*, 2007, 27(10): 2089-2096.
- [26] 安丽娟,朱志红,王孝安,等.子午岭马栏林区主要森林群落的稳定性分析[J].*西北植物学报*, 2007, 27(5): 1000-1007.
- [27] 何志华,朱岩峰,邱雅林,等.不同人为干预方式对子午岭植物群落组成及多样性的影响[J].*西北林学院学报*, 2017, 32(6): 87-95.
- [28] 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[J].*生态学报*, 2006, 26(3): 706-714.
- [29] 邹厚远,刘国彬,王哈生.子午岭林区北部近 50 年植被的变化发展[J].*西北植物学报*, 2002, 22(1): 1-8.
- [30] 张平仓,郑粉莉.子午岭地区自然区域特征及其与土壤侵蚀的关系[J].*中国科学院水利部西北水土保持研究所集刊(土壤侵蚀与生态环境演变研究论文集)*, 1993(1): 11-16.
- [31] 邱莉萍,张兴昌.子午岭不同土地利用方式对土壤性质的影响[J].*自然资源学报*, 2006, 21(6): 965-972.
- [32] 王娟,陈云明,曹扬,等.子午岭辽东栎林不同组分碳含量与碳储量[J].*生态学杂志*, 2012, 31(12): 3058-3063.
- [33] 刘迎春,王秋风,于贵瑞,等.黄土丘陵区两种主要退耕

- 还林树种生态系统碳储量和固碳潜力[J].生态学报, 2011,31(15):4277-4286.
- [34] 黄劲松, 邸雪颖. 帽儿山地区 6 种灌木地上生物量估算模型[J]. 东北林业大学学报, 2011,39(5):54-57.
- [35] 刘彦春. 川西亚高山主要森林类型恢复过程中地上生物量、生产力变化研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2010.
- [36] 仇瑶, 常顺利, 张毓涛, 等. 天山林区 6 种灌木生物量的建模及其器官分配的适应性[J]. 生态学报, 2015,35(23):7842-7851.
- [37] 李刚, 赵祥, 刘碧荣. 晋北 4 种灌木地上生物量预测模型的构建[J]. 林业资源管理, 2014(1):71-76.
- [38] 范玮熠. 子午岭森林群落特征及主要建群种更新机制[D]. 陕西 西安: 陕西师范大学, 2014.
- [39] 胡建忠, 郑佳丽, 张春霞. 黄河上游退耕地植被组成、结构及水土保持功能评价[J]. 中国水土保持科学, 2005,3(2):42-50.
- [40] 耿冰瑾, 王舒菲, 曹银贵, 等. 山西朔露天矿区不同年限复垦地植被重建特征对比分析[J]. 生态学报, 2022,42(8):3400-3419.
- [41] 程红梅, 田锴, 田兴军. 大蜀山孤岛状山体植被演替阶段物种多样性变化规律[J]. 生态学杂志, 2015,34(7):1830-1837.
- [42] 宋变兰. 黄土丘陵区两典型森林生态系统生物量、碳氮库和碳固存特征研究[D]. 北京: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2015.
- [43] 杨晓梅, 程积民, 孟蕾, 等. 黄土高原子午岭森林碳储量与碳密度研究[J]. 水土保持学报, 2010,24(6):123-126,131.
- [44] 张希彪, 上官周平. 黄土丘陵区主要林分生物量及营养元素生物循环特征[J]. 生态学报, 2005,25(3):527-537.
- [45] 王乃江. 陕西黄土高原黄龙林区森林经营及恢复机理研究[D]. 陕西 杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- [46] 薛立, 杨鹏. 森林生物量研究综述[J]. 福建林学院学报, 2004,24(3):283-288.
- [47] 何艺玲, 傅懋毅. 人工林林下植被的研究现状[J]. 林业科学研究, 2002(6):727-733.
- [48] 王世雄, 王孝安, 李国庆, 等. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释[J]. 生态学报, 2010,30(6):1638-1647.
- [49] Rothery E, Ford D, Cannell M G R. Competition within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta* [J]. *Annals of Botany*, 1984, 53(3):349-362.
- [50] 王建国, 樊军, 王全九, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错区植被地上生物量及其影响因素[J]. 应用生态学报, 2011,22(3):556-564.
- [51] Prakash R, Vineeta, Gopal S, et al. Carbon storage of single tree and mixed tree dominant species stands in a reserve forest: Case study of the Eastern Sub-Himalayan Region of India[J]. *Land*, 2021,10(4):1-17.
- [52] 白雪娟, 曾全超, 安韶山, 等. 子午岭人工林土壤微生物生物量及酶活性[J]. 应用生态学报, 2018,29(8):2695-2704.
- [53] Arshad Ali, Yan E R, Scott X, et al. Community-weighted mean of leaf traits and divergence of wood traits predict aboveground biomass in secondary subtropical forests [J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 574:654-662.
- [54] 许小明, 田起隆, 孙景梅, 等. 子午岭地区植被演替的土壤碳汇效应[J]. 水土保持学报, 2022,36(3):159-165.
- [55] 潘英杰, 何志瑞, 刘玉林, 等. 黄土高原天然次生林植被演替过程中土壤团聚体有机碳动态变化[J]. 生态学报, 2021,41(13):5195-5203.

(上接第 112 页)

- [31] 林泓民, 卫仁杰, 李亮亮, 等. 黄原胶改进 MICP 加固效果的试验研究[J]. 河南科学, 2022,40(4):618-627.
- [32] 王怀星. 黄土的微生物固化及抗侵蚀性能试验研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2021.
- [33] 张世参, 骆亚生, 田堪良, 等. 风积沙的微生物固化试验研究[J]. 人民黄河, 2021,43(10):144-149.
- [34] 陶玲, 杨欣, 吕莹, 等. 凹凸棒基高分子固沙材料的表征及性能研究[J]. 硅酸盐通报, 2018,37(2):547-552.
- [35] 陶艳, 苏冰琴, 张弛, 等. CMC-g-AA 对掺污泥泡沫混凝土吸水保水性能的影响[J]. 现代化工, 2020,40(S1):151-156.
- [36] 渠永平, 张增志. 十六烷基三甲基氯化铵改性黏土固沙保水性能[J]. 农业工程学报, 2020,36(13):109-115.
- [37] 姜雄, 铁生年. 添加剂对石膏基固沙材料保水性能的影响[J]. 硅酸盐通报, 2014,33(6):1303-1308.