



中国生态系统研究网络丛书

贡嘎山高山生态环境研究

第2卷

陈富斌 罗 辑 主编

气象出版社

贡嘎山高山生态环境研究

第2卷

陈富斌 罗 辑 主编

1351.1

97-98

5.1

气象出版社

内 容 简 介

本书是中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站成果专集第2卷,汇集了山地森林生态(主要是亚高山森林生态)、山地冰冻圈、山地环境背景、山地资源利用与保护方面的论文18篇,并附有贡嘎山研究文献目录及近期贡嘎山站论著题录,可供地学、生物学有关学科的教学、研究人员与资源环境管理、规划工作者参考。

图书在版编目(CIP)数据

贡嘎山高山生态环境研究/陈富斌,罗辑主编. —北京:气象出版社,1998.5
ISBN 7-5029-2499-X

I. 贡… II. ①陈… ②罗… III. 高山区-生态环境-研究-四川
IV. Q151.93

中国版本图书馆 CIP 数据核字(98)第 09113 号

贡嘎山高山生态环境研究

第2卷

陈富斌 罗 辑 主 编

责任编辑:潘根娣 终审:纪乃晋

封面设计:王群力 责任技编:陈红 责任校对:李玲

气象出版社 出版

(北京海淀区白石桥路46号 邮编:100081)

北京市宏远兴旺印刷厂印刷

气象出版社发行 全国各地新华书店经销

开本:787×1092 1/16 印张:11.5 字数:295千

1998年6月第1版 1998年6月第1次印刷

印数:1~700 定价:28.00元

ISBN 7-5029-2499-X/S·0329

《中国生态系统研究网络丛书》编辑委员会

主 任： 孙鸿烈

委 员： (以下按姓氏笔画为序)

王明星 孙鸿烈 孙九林

陈宜瑜 沈善敏 陆亚洲

张新时 赵士洞 赵其国

钱迎青 唐登银

秘 书： 王群力

11-120 / 17

《贡嘎山高山生态环境研究》编写委员会

主 编 陈富斌 罗 辑

编 委 吴 宁 苏 珍 陈富斌

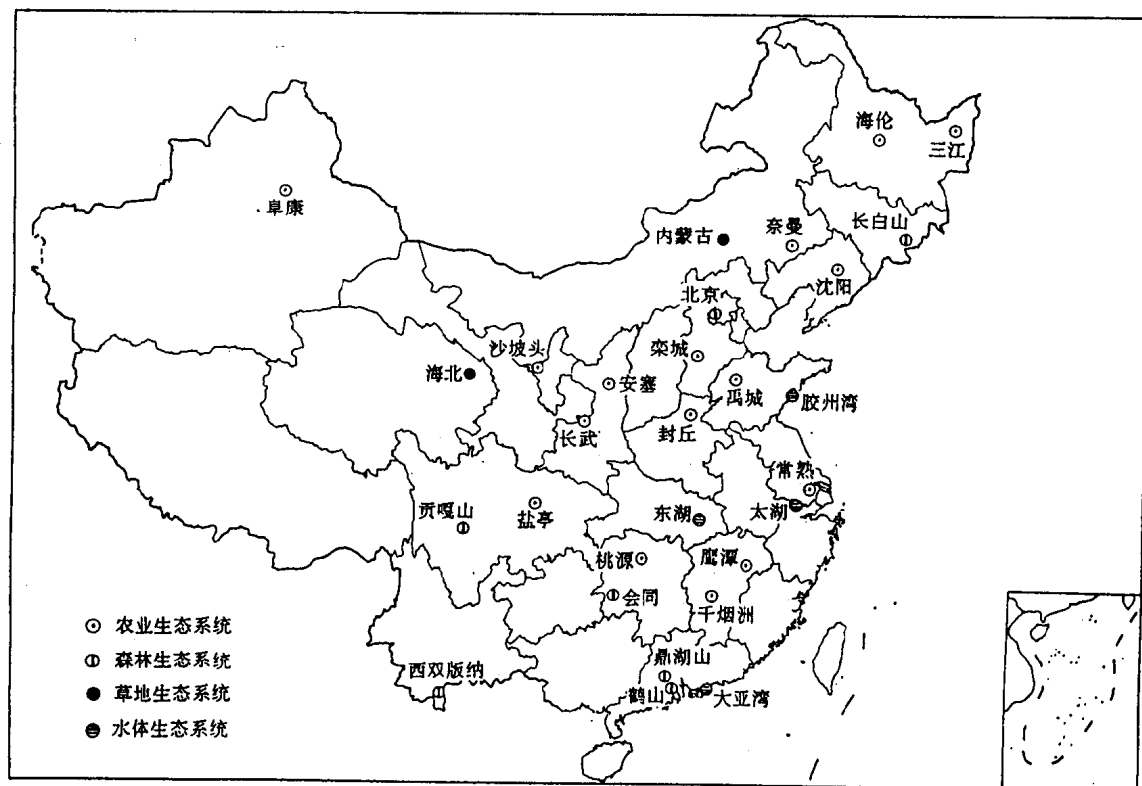
罗 辑 谢应钦 程根伟

潘翥峰

《中国生态系统研究网络丛书》序

中国科学院自 1949 年建院以来,陆续在全国各重要生态区建立了 100 多个以合理利用资源,促进当地农业、林业、牧业和渔业发展,以及观测和研究诸如冰川、冻土、泥石流和滑坡等一些特殊自然现象为目的的定位研究站。在过去几十年中,这些站无论在解决本地区资源、环境和社会经济发展所面临的问题方面,还是在发展生态学方面,都发挥了重大的作用。

自本世纪 80 年代以来,一方面由于地球系统科学的出现与发展,特别是由于国际地圈-生物圈计划(IGBP)的提出与实施;另一方面,由于日益严重的全球性资源、环境问题所造成的压力,使生态学家们提出了以从事长期、大地域尺度生态学监测和研究为目的的国家、区域乃至全球性网络的议题。就是在这种背景下,中国科学院从已有的定位研究站中选出条件较好的农田、森林、草原、湖泊和海洋生态系统定位研究站 29 个(见中国生态系统研究网络生态站分布图),并新建水分、土壤、大气、生物和水域生态系统 5 个学科分中心及 1 个综合研究中心,于 1988 年开始了筹建“中国生态系统研究网络(英文名称为 Chinese Ecosystem Research Network,缩写为 CERN)”的工作。目前,中国科学院所属 21 个研究所的千余名科技人员参与了该网络的建设与研究工作。



中国生态系统研究网络生态站分布图

网络筹建阶段的中心任务,是完成 CERN 的总体设计。1988~1992 年的 5 年间,在中国科学院、国家计委、财政部和国家科委的领导与支持下,来自我院各有关所的科技人员,详细研究了生态学的最新发展动向,特别着重研究了当代生态学对生态系统研究网络所提出的种种新的要求;了解了世界上已有的或正在筹建的各个以长期生态学监测和研究为目标的网络的设计和执行情况;特别是分析了“美国长期生态学研究网络(英文名称为 U. S. Long-Term Ecological Research Network,缩写为 U. S. LTER Network)”的发展过程,注意吸取了它的经验和教训;同时,结合我国的具体情况,经过反复推敲,集思广益,于 1992 年底完成了网络的设计工作,并开始建设。

与其他网络相比较,CERN 的设计有如下特征:在整个网络的目的性方面,强调网络的整体性和总体目标,强调直接服务于解决社会、经济发展与资源、环境方面的问题;在观测方面,强调观测仪器、设备和观测方法和标准化,以便取得可以互比的数据;在数据方面,强调数据格式的統一和数据质量的控制、数据共享和数据的综合与分析;在研究方法上,强调包括社会科学在内的多学科参与的综合研究,强调按统一的目标和方法进行的,有多个站参与的网络研究。

几年来,通过国内、外专家的多次评议,肯定了上述设计的先进性和可行性,这为 CERN 的总体目标和各项任务的实现奠定了可靠的基础。

CERN 的长期目标是以地面网络式观测、试验为主,结合遥感、地理信息系统和数学模型等现代生态学研究手段,实现对我国各主要类型生态系统和环境状况的长期、全面的监测和研究,为改善我国的生存环境,保证自然资源的可持续利用及发展生态学做贡献。它的具体任务是:

1. 按统一的规程对我国主要类型农田、森林、草原、湖泊和海洋生态系统的重要生态学过程和水、土壤、大气、生物等生态系统的组分进行长期监测;
2. 全面、深入地研究我国主要类型生态系统的结构、功能、动态和持续利用的途径和方法;
3. 为各站所在的地区提供自然资源持续利用和改善生存环境的优化经营样板;
4. 为地区和国家关于资源、环境方面的重大决策提供科学依据;
5. 积极参与国际合作研究,为认识并解决全球性重大资源、环境问题做贡献。

为了及时反映该网络所属各生态站、分中心和综合研究中心的研究成果,CERN 科学委员会决定从 1994 年起设立出版基金,资助出版《中国生态系统研究网络丛书》。我们希望该丛书的问世,将对认识我国主要类型生态系统的基本特征和合理经营的途径,对促进我国自然资源的可持续利用和国家、地区社会经济的可持续发展,以及对提高生态学的研究水平发挥积极作用。



1995 年 4 月 16 日

前 言

中国科学院于 1988 年正式批准建立贡嘎山高山生态系统观测试验站(简称贡嘎山站)。1990 年贡嘎山站被中国科学院列入“中国生态系统研究网络”(简称“网络”)。次年“网络”建设被批准为“八五”国家重大工程建设项目。从 1992 年到 1996 年期间,贡嘎山站根据“网络”的要求,开展了工作生活用房和观测试验设施基本建设的规划、设计与施工的全面建设工作。贡嘎山站从 80 年代中期的筹建到 1992 年以后的正式基建规划、设计与动工兴建的整个过程中,始终坚持“边建站、边观测、边研究”的方针,并重视观测资料的积累、整理与科研工作的总结。

1992 年,贡嘎山站编辑并出版了《贡嘎山高山生态环境研究》。该文集作为贡嘎山站研究成果的第一集,着重对 1992 年以前贡嘎山环境本底和资源开发与保护方面的观测与研究工作进行了较系统的总结,同时介绍了这期间贡嘎山站建站预研究与建站规划方面的工作。

自 1992 年以来,以贡嘎山站为依托,开展了来自国家和地方政府部门及有关单位的一系列专项研究,其中主要研究项目有国家攀登计划“青藏高原形成演化、环境变迁与生态系统研究”项目中的“山地森林生态系统结构、功能与动态研究”专题,国家自然科学基金项目“贡嘎山及其邻近地区生态变迁序列”和“贡嘎海螺沟冰川退缩与植被演替关系研究”,中科院重大专项基础研究专项基金项目“贡嘎山海洋性冰川性质及其变化的定位观测研究”,成都山地所所长基金“贡嘎山自然垂直带土壤环境背景值研究”,以及康定县和成都山地所共同资助项目“康定榆林宫热矿泉旅游资源开发利用可行性研究”等。上述研究的主要成果已经和将要以其它形式作出报告。本文集只收集了与这些专项研究有关的部分研究成果,另外还收集了部分通过其它形式研究的成果。本文集作为《贡嘎山高山生态环境研究》的第二集,着重反映 1992 年到 1996 年期间有关贡嘎山生态环境方面的研究成果。全集内容分为四个部分:第一部分为山地森林生态,有 7 篇文章;第二部分为山地冰冻圈,有 3 篇文章;第三部分为山地环境背景,有 5 篇文章;第四部分为山地资源利用与保护,有 3 篇文章。

贡嘎山作为青藏高原东部的一个特殊自然地理综合体,有其自身的特殊自然地理过程,但同时又受周围环境过程的深刻影响。通过贡嘎山以地学和生物学为主要内容的深入研究,其理论价值和实践意义不仅在于对贡嘎山本身地学与生物学过程作出科学的解释,而且对青藏高原形成演化、环境变迁和生态系统分异以及青藏高原东部山地可持续发展模式的建立,提供重要的科学依据。可以说,我们目前对贡嘎山的研究是初步的和零散的。我们认为,今后我们对贡嘎山生态环境的研究应围绕以多层次的山地生态系统的结构、功能与动态为中心,把影响生态系统的现代环境过程、现代冰冻圈动态过程、古地理环境过程以及人类社会经济活动过程作为有机的整体,开展综合研究。通过长期的观测、试验和有序的专项研究,在基本资源的积累、基础理论探索和应用开发等方面取得系统的研究成果。为此,需要把贡嘎山生态过程(含生态建设中的人工生态过程)置于自然生态环境系统和人类社会经济环境系统所组成的大系统之间进行系统研究。在研究内容上,需有计划有步骤地开展如下五个子系统的研究:

(1)山地自然垂直带系统:贡嘎山具有十分典型的完整的自然垂直带谱,是贡嘎山最具特

色的自然地理现象,对这种现象需从宏观和微观的结合上,综合研究植被垂直带与地质、地貌、气候和土壤相互作用与影响的内在机制。

(2)亚热带山地多层次生态系统:贡嘎山具有以亚热带为基带的多层次山地生态系统,具有生物种类多样性和开发潜力大的特点。因此,从有效利用与保护不同生态系统资源角度考虑,需要把组成贡嘎山多层次的生态系统作为一个整体,从宏观上研究各层次生态系统之间的相互影响和演变的关系。亦即从山下农林生态系统、中部森林生态系统和上部灌丛草甸生态系统三者之间的相互作用和相互影响关系上开展综合研究,提出合理开发利用与保护的途径。从微观上,需要对不同层次的生态系统,从群落生态学、种群生态学和个体生态学三个层次上,开展系统研究,在此基础上,从组织和细胞层次上对特殊的种群个体开展深入研究。

(3)古地理环境系统:贡嘎山作为青藏高原特殊的自然地理综合体,有其特殊的地质演变的历史和过程。现代地表生态现象和生态过程与地质环境演变有着密切的关系。因此,需要着重对第四纪以来的新构造活动和气候变化过程对生态系统形成与发展的影响进行研究。通过这种研究,可为青藏高原的形成与贡嘎山环境演变关系的建立提供依据,为现代生态系统的动态变化与全球环境变化趋势的预测提供依据。

(4)冰冻圈环境系统:贡嘎山现代冰川和季节性冻土分布面积大,对全球环境变化的响应敏感,对贡嘎山生态系统有重要的影响。因此,在开展冰川、冻土动态变化观测研究的基础上,探讨影响冰川、冻土消融增长的环境因素以及冰川、冻土消融与增长对山地生态系统的影响有着重要的理论和实践意义。

(5)人类社会经济环境系统:从人口的增长、人类经济活动的方式和强度对山地生态系统的影响进行研究,结合山地生态系统结构、功能特征及山地环境容量的综合研究,探讨实现山地人—地关系协调持续发展的途径和模式。

钟祥浩

1998年1月

目 录

《中国生态系统研究网络丛书》序

前言..... 钟祥浩

山地森林生态

1. 贡嘎山东坡冷杉林区植被原生演替过程的物种多样性分析..... 潘翥峰 钟祥浩 罗辑 (1)
2. 贡嘎山东坡亚高山冷杉林生态系统生物量初步研究 罗辑 钟祥浩 潘翥峰 (10)
3. 贡嘎山冷杉种群的生态学特点 吴宁 (16)
4. 贡嘎山东坡植被原生演替的群落排序 罗辑 (23)
5. 一个新的自然稀疏法则幂方程 潘翥峰 (28)
6. 海螺沟冰川退缩地和泥石流扇形地植被原生演替的研究 罗 辑 (32)
7. 恒生林初探 潘翥峰 (38)

山地冰冻圈

8. 贡嘎山季风海洋性冰川的初步研究 苏珍 刘时银 谢自楚 刘桂英 (44)
9. 海螺沟冰川消融区秋季的热量平衡 谢应钦 (60)
10. 海螺沟冰川水文情势的年内变化 吕儒仁 (72)

山地环境背景

11. 贡嘎山地区植物元素含量的分布 郑远昌 钟祥浩 (81)
12. 贡嘎山东坡全新世泥石流活动与环境演变 吕儒仁 赵惠林 (90)
13. 遥感和DTM在贡嘎山研究中的应用 兰立波 李先华 (102)
14. 贡嘎山东坡海螺沟水环境背景值调查研究 郑远昌 何耀灿 (112)
15. 贡嘎山站现存数据管理系统设计 陈斌如 (120)

山地资源利用与保护

16. 海螺沟冰川公园的资源与生态保护 陈富斌 (127)
17. 海螺沟山地灾害特点及防灾对策 吕儒仁 (136)
18. 贡嘎山地区热矿泉资源及其利用方向 陈富斌 (144)

附录

- 1 贡嘎山研究文献目录 陈富斌 (153)
- 2 贡嘎山高山生态系统观测试验站论著题录(1992~1996) 罗辑 陈富斌 (161)

Contents

《Series of Publications of CERN》Foreword

Preface Zhong Xianghao

1. Analysis of Species Diversity During Primary Succession of *Abies fabri* Forest on the East Slope of Gongga Mountain Pan Zhufeng Zhong Xianghao Luo Ji (1)
2. A Preliminary Study on the Biomass of *Abies fabri* Forest on the East Slope of Gongga Mountain Luo Ji Zhong Xianghao Pan Zhufeng (10)
3. The Ecological Characteristics of *Abies fabri* Population in Gongga Mountain.....
..... Wu Ning (16)
4. Ordination of Primary Succession Serial Communities on the East Slope of Gongga Mountain Luo Ji (23)
5. A New Power Equation of the Self – thinning Rule Pan Zhufeng (28)
6. Vegetation Succession at the Glacial Shrinking Area and the Debris Flow Fan in the Hailuoguo of Gongga Mountain Luo Ji (32)
7. An Approach on Balanced Uneven – aged Stands Pan Zhufeng (38)
8. Preliminary Study on the Monsoonal Maritime Glaciers in Gongga Mountain
..... Su Zhen Liu Shiyin Xie Zichu Liu Guiying (44)
9. Autumn Heat Balance in the Ablation Area of Hailuoguo Glacier Xie Yingqin (60)
10. Intra – annual Change of Hydrologic Circumstances in the Hailuoguo Glacier.....
..... Lü Ruren (72)
11. The Distribution Pattern of Plant Element Content in Gongga Mountain Area.....
..... Zheng Yuanchang Zhong Xianghao (81)
12. Debris Flow Activity and Environment Change on the East Slope of Mt. Gongga in Holocene Epoch Lü Ruren Zhao Huilin (90)
13. Application of DTM and RS in Mt. Gongga Lan Libo Li Xianhua (102)
14. Studies on Hydro – environment – background Value of Hailuoguo on the East Slope of Gongga Mountain Zheng Yuanchang He Yaocan (112)
15. Data Management System Design for Gongga Mountain Station Chen Binru (120)
16. Protection of Resources and Ecology in Hailuoguo Glacial Park Chen Fubin (127)
17. The Characteristics of Mountain Hazards and Countermeasure Against Natural Calami – ties in the Hailuoguo Valley Lü Ruren (136)
18. Evaluation of Thermomineral Spring Resources and Exploitation Direction in the Region of Gongga Mountain Chen Fubin (144)

Appendixes

1. Literature Contents on Gongga Mountain Research Chen Fubin (153)
2. Treatise Abstract of Gongga Mountain Luo Ji Chen Fubin (161)

贡嘎山东坡冷杉林区植被原生演替过程的 物种多样性分析*

潘翥峰 钟祥浩 罗 辑

(中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所 成都 610041)

摘要 在植物群落野外调查基础上,对贡嘎山东坡海螺沟亚高山冷杉林区(海拔 3000m)的植被原生演替系列的物种多样性进行计算和分析,结论如下:(1)物种多样性从原生演替初期到中期不断地增加,到原生演替后期逐渐下降;(2)顶极群落中多数木本种类在原生演替早期就侵入群落,但仅少数草本种类在原生演替早期侵入群落;(3)在原生演替中期侵入群落的物种较多,但进入原生演替后期它们之中大多数又从群落中消失。

关键词 物种多样性 原生演替 变化规律

自 1943 年 Williams 首次采用数学方法研究多样性以来^[1],科学家已提出了许多计算物种多样性指数的公式^{[2][3][4]}。本文在对贡嘎山东坡海拔 3000m 附近(顶极群落为峨眉冷杉林)泥石流扇形地不同阶段的原生演替群落进行详细的物种多样性调查基础上,试图认识在原生演替过程中物种多样性变化规律和过程。

1 研究方法

采用样方法对不同群落进行典型取样,其中木本样方面积为 1000~3200m²(川滇柳、冬瓜杨幼苗群落为 5×5m²),草本样方面积为 50m²(由 50 个 1×1m² 随机小样方组成)。共调查了 7 个群落;川滇柳、冬瓜杨幼苗群落,川滇柳、冬瓜杨幼树群落,冬瓜杨、川滇柳林,冬瓜杨、峨眉冷杉林,峨眉冷杉中龄林,峨眉冷杉成熟林和峨眉冷杉过熟林。

目前使用较多的物种多样性计算模型主要有 Simpson 指数、Shannon - Wiener 指数、均匀度以及种间相遇机率(PIE),为了便于比较,本文也应用这 4 个指数进行计算。

Simpson 指数:
$$D = N(N-1) / \sum_{i=1}^n n_i(n_i-1) \quad (1)$$

式中 N 为样方所有物种的总个体数, n_i 是第 i 个物种的个体数, n 为样方中物种数。

Shannon - Wiener 指数:
$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i \quad (2)$$

式中 $p_i = n_i / N$, 代表第 i 物种的相对多度; n 同(1)式;式(2)实际上是 Shannon - Wiener 的信息函数计算式。

均匀度:
$$J = \frac{H}{\ln S} \quad (3)$$

种间相遇机率(PIE):

* 国家“八五”攀登计划资助项目(项目号:KJ85—07—04)的部分研究成果。

$$PIE = - \sum_{i=1}^n n_i(N - n_i)/N(N - 1) \quad (4)$$

式中 n 、 n_i 、 N 同式(1)。

2 植物原生演替过程中的物种多样性指数

将计算结果列于表 1, 并制成图 1, 从图中可直观地观察到多样性指数随着群落演替而变化。

这 7 个群落组成了一个完整原生演替系列。这一原生演替系列的演替过程相对比较简单。在演替初期, 川滇柳种群占优势, 随后被冬瓜杨种群替代, 形成阔叶林, 最后由峨眉冷杉种群替代, 进入顶极群落阶段。从表 1 可以看出, 自原生演替开始, 群落物种数量不断增

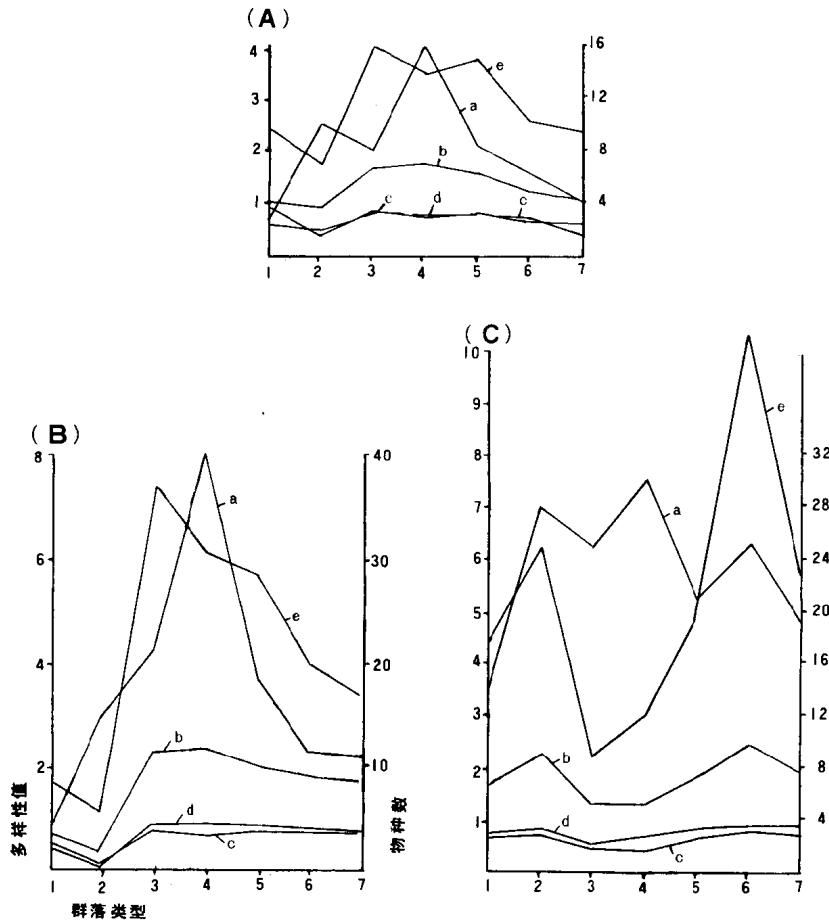


图 1 贡嘎山东坡泥石流扇形地(海拔 3000m)原生演替系列群落的多样性值。

A)乔木 B)灌木 C)草本 a:物种数量 b:H c:J d:PEI e:D

1. 川滇柳、冬瓜杨幼苗群落 2. 川滇柳、冬瓜杨幼树群落

3. 冬瓜杨、川滇柳林 4. 冬瓜杨、峨眉冷杉林

5. 峨眉冷杉中龄林 6. 峨眉冷杉成熟林 7. 峨眉冷杉过熟林。

Fig.1 Diversity values of the primary series in Mt. Gongga (alt. 3000m)

A)Tree; B)Shrub; C)Herb 1. *Salix - Populus* seedling com. 2. *Salix - Populus* sapling com.

3. *Populus - Salix* forest 4. *Populus - Abies* forest 5. *Abies* middle-aged forest

6. *Abies* mature forest. 7. *Abies* over-mature forest.

加,多样性指数也呈现总体增加的趋势,到达冬瓜杨、峨眉冷杉林阶段时物种数量达到最大,Shannon - Wiener 指数也达到极值,Simpson 指数和种间相遇机率达到较高值,但均匀度较低。从冬瓜杨、峨眉冷杉林到峨眉冷杉过熟林,群落物种数量下降较快,多样性指数的变化则不同步。Shannon - Wiener 指数逐渐下降;Simpson 指数在峨眉冷杉成熟林时达到峰值,合计达 16.9191,但其中草本数值高达 10.3084,占合计的 60.9%;种间相遇机率在峨眉冷杉中龄林时达到峰值,为 2.4535,以后逐渐下降;均匀度在整个演替过程都呈现不规则变化。

表 1 不同演替阶段群落多样性指数计算结果

Table 1 Values of the diversity indices of the communities in primary succession

群落类型 Community type		物种数量 Species number (<i>n</i>)	Shannon- Wiener (<i>H</i>)	均匀度 (<i>J</i>)	种间相 遇机率 (<i>PIE</i>)	Simpson (<i>D</i>)
川滇柳、冬瓜杨幼苗 群落 <i>Salix - Populus</i> seedling com.	乔木 Tree	3	0.9568	0.8709	0.5686	2.3179
	灌木 Shrub	4	0.7220	0.5208	0.4274	1.7463
	草本 Herb	14	1.7122	0.6488	0.7716	4.3785
	合计 Total	21	3.3910	2.0405	1.7676	8.4427
川滇柳、冬瓜杨幼树 群落 <i>Salix - Populus</i> sapling com.	乔木 Tree	10	0.8501	0.3692	0.4255	1.7407
	灌木 Shrub	15	0.3764	0.1390	0.1283	1.1477
	草本 Herb	28	2.2916	0.6877	0.8390	6.2107
	合计 Total	53	3.5181	1.1959	1.3928	9.0991
冬瓜杨、川滇柳林 <i>Populus - Salix</i> forest	乔木 Tree	8	1.6260	0.7819	0.7493	3.9891
	灌木 Shrub	23	2.3281	0.7425	0.8655	7.4344
	草本 Herb	25	1.3347	0.4146	0.5554	2.2491
	合计 Total	56	5.2888	1.9390	2.1720	13.6726
冬瓜杨、峨眉冷杉林 <i>Populus - Abies</i> forest	乔木 Tree	16	1.7370	0.6265	0.7073	3.4161
	灌木 Shrub	40	2.3553	0.6385	0.8380	6.1746
	草本 Herb	30	1.3035	0.3832	0.6653	2.9878
	合计 Total	86	5.3957	1.6482	2.2106	12.5785
峨眉冷杉中龄林 <i>Abies</i> middle - aged forest	乔木 Tree	8	1.5085	0.7255	0.7358	3.7857
	灌木 Shrub	17	2.0299	0.7165	0.8237	5.6715
	草本 Herb	21	1.8113	0.5949	0.7940	4.8546
	合计 Total	46	5.3497	2.0369	2.4535	14.3118
峨眉冷杉成熟林 <i>Abies</i> mature forest	乔木 Tree	6	1.1873	0.6627	0.6046	2.5290
	灌木 Shrub	13	1.8102	0.7057	0.7550	4.0817
	草本 Herb	25	2.3851	0.7410	0.8785	10.3084
	合计 Total	44	5.3826	2.1094	2.2381	16.9191
峨眉冷杉过熟林 <i>Abies</i> over - mature forest	乔木 Tree	4	1.0102	0.3431	0.5731	2.3425
	灌木 Shrub	12	1.7126	0.6892	0.7028	3.3650
	草本 Herb	19	1.9211	0.6524	0.8174	5.4752
	合计 Total	35	4.6439	1.6847	2.0933	11.1827

3 植被原生演替过程中物种多样性变化趋势及其成因

3.1 植被原生演替过程中物种多样性变化趋势

物种多样性与群落演替之间存在着十分复杂的关系。由于所研究的群落不同,演替环境和过程不同,物种多样性变化也不同。目前主要有两种观点:一种认为演替到顶极群落时将有最大的物种多样性^[5]。黄建辉等对北京东灵山地区森林植被的研究结果也认为群落的正向演替是向着较高的物种多样性和更稳定的方向发展^[6];另一种观点认为在演替初期和中期阶段物种多样性逐渐增加,在演替后期阶段,即顶极群落阶段,又逐渐降低^[7]。谢晋阳等对暖温带落叶阔叶林的研究结果支持后一种观点^[8]。

贡嘎山东坡峨眉冷杉林带泥石流扇形地演替系列上的调查结果明显支持后一种观点,从演替开始到演替中期阶段(冬瓜杨、峨眉冷杉林),物种多样性一直处于增加趋势,在冬瓜杨、峨眉冷杉林中物种数量高达 86 种。进入顶极群落后,物种多样性逐渐降低,到峨眉冷杉过熟林时物种数量下降仅 35 种。

3.2 植被原生演替过程中植物种间关系

群落演替过程中植物种间的竞争或互利关系是演替理论中两种对立的观点。Whittaker^[9]把种间互利关系描述为:“一个优势种对土壤和气候的改变为另外一个种的侵入提供了可能性。新侵入的种变为优势种后,继续对环境进行改变,使环境压抑第一个种而为第三个种的侵入提供了可能性,而第三个种的侵入又改变环境。”撂荒地演替则反映了植物间的竞

表 2 不同演替落间共有种数目¹⁾

Table 2 The number of common species between succession communities

群落类型 ¹⁾ Community type		1	2	3	4	5	6	7
木本 Tree and shrub	1	7	5	5	5	4	3	2
	2		25	17	23	15	10	9
	3			31	27	18	16	12
	4				56	23	15	13
	5					25	15	14
	6						19	14
	7							16
草本 Herb	1	14	12	7	6	4	2	3
	2		28	11	13	7	5	5
	3			25	14	9	8	8
	4				30	12	9	8
	5					21	11	9
	6						25	14
	7							19

争关系。撂荒地本身包含了所有的繁殖体,它可不需外来种源直接发展成植被,其上的演替阶段变化只是其本身包含的植物不同的生长速度的结果^[10]。

泥石流迹地形成时本身几乎没有繁殖体在内,但物种的侵入速度很快,在迹地出现 30 年后形成冬瓜杨、川滇柳林,其中包含有木本 31 种,草本 25 种。这 31 种木本种类中有 16 种能持续到峨眉冷杉成熟林阶段,占峨眉冷杉成熟林木本种类的 84%(表 2)。这表明峨眉冷杉成熟林阶段的大多数木本种类在演替早期就侵入到群落中。因此,泥石流迹地上的演替明显不支持种间互利关系,而与撂荒地演替有相似之处。

表 3 不同演替群落间相关系数²⁾

Table 3 The coefficient of correlation between succession communities

群落类型 ³⁾ Community type		1	2	3	4	5	6	7
木本 Tree and shrub	1	100	19	15	9	14	9	10
	2		100	44	40	43	29	28
	3			100	45	47	47	34
	4				100	40	25	22
	5					100	52	52
	6						100	67
	7							100
草本 Herb	1	100	40	22	16	13	5	10
	2		100	26	29	17	10	12
	3			100	34	24	19	22
	4				100	31	20	20
	5					100	31	29
	6						100	47
	7							100

1)表 2 群落类型代号:1. 川滇柳、冬瓜杨幼苗群落 *Salix - Populus seedling community* 2. 川滇柳、冬瓜杨幼树群落 *Salix - Populus sapling community* 3. 冬瓜杨、川滇柳林 *Populus - Salix forest* 4. 冬瓜杨、峨眉冷杉林 *Populus - Abies forest* 5. 峨眉冷杉中龄林 *Abies middle-aged forest* 6. 峨眉冷杉成熟林 *Abies mature forest* 7. 峨眉冷杉过熟林 *Abies overmature forest*。

2)群落相关系数 = $\frac{c}{a+b-c} \times 100$ 。式中 a = 样方 A 中种的总数, b = 样方 B 中种的总数, c = 样方 A 和 B 中共有种数。

3)群落类型代号同表 2。

群落优势种群冬瓜杨和峨眉冷杉的生长过程也主要反映出竞争关系。调查中发现,在川滇柳、冬瓜杨幼树群落中就出现了生长较好的峨眉冷杉幼苗。在峨眉冷杉中龄林中冬瓜杨平均年龄比峨眉冷杉主林层树木平均年龄大 12 年左右。这说明除了演替早期,冬瓜杨和峨眉冷杉处于共存状态。根据优势木解析木资料,发现冬瓜杨的胸径生长很快进入快速生长期,树龄 8 年后胸径连年生长量超过 4mm,树龄 28 年左右达到峰值,胸径连年生长量高达 11mm。以后生长速度逐渐下降,到树龄 45 年后,胸径连年生长量低于 2mm。峨眉冷杉中龄林中年龄最大的峨眉冷杉优势木早期胸径生长速度很慢,树龄 35 年后胸径连年生长量超过 4mm,树龄 70 年左右时达到峰值,胸径连年生长量达 7mm 左右。由此可以看出,泥石流迹地上演替阶段的变化主要是优势种群冬瓜杨和峨眉冷杉生长速度不同的结果。

比较表 3 中泥石流迹地演替系列相邻群落间相关系数,草本种类的平均相关系数为 34.8,木本种类的平均相关系数为 44.5,草本种类的平均相关系数比木本种类小得多,说明在演替过程中,木本种类维持着较高的连续性和稳定性,草本种类随着优势木本种群对环境的改造而出现较大的消亡和更新。由于草本种类对优势木本种群的影响很小,它们之间的关系也不能归入到 Whittaker 描述的互利关系。

3.3 植被原生演替过程中限制性因素对物种多样性的影响

确立了泥石流迹地演替中植物间主要为竞争关系后,我们试图从限制性因素方面探讨泥石流迹地演替时物种多样性变化的成因。一般来讲,光照、水分和养分都能限制植物种类的侵入和生长。考虑到贡嘎山东坡亚高山带降水十分丰富,年平均降水量 1900mm 左右,不会限制分布于该地段植物的生长发育。根据我们对该演替系列所作的调查分析,初步认为光照限制从属于养分限制(关于这一观点将有另文讨论)。所以,本文准备从养分限制方面探讨该演替系列中物种多样性的变化规律。

大家都知道,随着正向演替的进行,土壤中的养分不断增加,环境不断改善,植被生产力也不断增强。土壤、环境和植被在这种良性循环下不断发展,最后形成顶极群落,进入相对稳定的状态。在泥石流迹地植被演替过程中土壤养分在不断增加,但物种数量却不能保持增加趋势,到顶极群落后物种数量不断下降。如何解释这一现象呢?土壤养分供给是否与每一物种的养分可获得量成正比呢?

在泥石流迹地演替中,优势种群主要有三个:川滇柳、冬瓜杨和峨眉冷杉。川滇柳和冬瓜杨在演替早期占优势,冬瓜杨在演替中期占优势,峨眉冷杉在演替后期占优势。在演替早期和中期,土壤养分和优势种群的养分需求都在增加。除去优势种群的养分需求,土壤能供给其它物种的养分也在增加。不断增加的养分供给为群落中其它物种的生长和外来物种的侵入提供了良好的环境,所以物种数量能不断增加。进入顶极群落后,尽管土壤养分保持着缓慢增加的趋势,但峨眉冷杉种群的养分需求迅速增加,除去其养分需求,剩余给其它物种的养分逐渐下降。另外,峨眉冷杉种群郁闭后截留了大量的太阳光,土壤的不断酸化也对许多林下草本种类十分不利,所有这些都大大地压缩了其它物种的生存空间,致使种间竞争日趋激烈,物种数量逐渐下降。

3.4 植被原生演替过程中物种多样性变化趋势的理论解释

比较一下高等动物生殖策略和生物习性的变化,可以看到这样一个趋势,从鱼类到哺乳类,繁殖率下降很快,但对环境的选择能力越来越强,成活率越来越高,母代对子代所消耗的能量越来越大,而且所消耗能量的有效性越来越高。相比之下,植物由于不能移动,散布种