

大兴安岭北部植被对高胁迫冻土环境 及干扰的响应¹

张 齐 兵

(中国科学院兰州冰川冻土研究所, 730000)

提 要 本文以 Simpson 指数, 测定了大兴安岭阿木尔林区火灾后植物群落的生态优势度。通过与冻土环境的比较分析得出, 植物群落的生态优势度与多年冻土的发育程度之间呈正相关、与物种多样性之间呈负相关。并进而提出, 多年冻土对该区兴安落叶松林的生长具有直接的高胁迫作用和间接的保护其生物竞争力的双重作用; 森林植被则在此高环境压力下采取耐胁迫对策, 对于干扰也产生双重的响应方式。依此可指导我们在营林实践中有效地利用干扰的正效应而减轻森林的冻土环境压力, 促进森林的生长和持续的利用。

关键词 植物群落 多年冻土 生态优势度 胁迫

大兴安岭北部分布着大片多年冻土和广阔的兴安落叶松(*Larix gmelinii*)森林。由于它们两者的南界变化呈现出较吻合的同步性, 所以长期以来在认识冻土与森林的关系方面较多地倾向于两者之间的正效应, 而把干扰视为破坏群落稳定性和阻碍植被演替进展的因素。笔者认为, 多年冻土是森林植被的高胁迫环境, 对森林的生长具有正负双重作用, 因而干扰也具有双重效应, 应视为一种有意义的生态因素来运用于营林实践中。

阿木尔林区位于大兴安岭北部, 属寒温带大陆性气候, 该区位于我国东北大片连续多年冻土带区。在植被区划上属我国寒温带针叶林区域。1987年5月特大森林火灾后, 冻土环境和植物群落类型发生了明显变化。

1 研究方法简述

1.1 野外取样

在对阿木尔林区火灾后植被进行全面踏察的基础上, 根据群落外貌、过火程度及地貌单元特征而进行典型取样。样方大小按乔木: $10 \times 10 \text{ m}^2$, 高灌木($h > 0.5 \text{ m}$): $4 \times 4 \text{ m}^2$, 小灌木($h < 0.5 \text{ m}$): $2 \times 2 \text{ m}^2$, 草本: $1 \times 1 \text{ m}^2$ 设置。记录样方内所有的植物种类、盖度和高度等群落特征, 并同时记录其生境条件, 测量浅层地温值、土壤含水量及冻土

¹ 本文于1993年3月17日收到, 8月6日改回; 属国家自然科学基金资助课题。

融化深度等值。

1.2 测度方法

(1) 重要值(IV): 植物种群在群落中所占重要性的大小。根据下式计算每一群落类型中各种群的重要值

$$IV_k = 33.33 \left[\frac{C_k}{\sum_{i=1}^s C_i} + \frac{F_k}{\sum_{i=1}^s F_i} + \frac{H_k}{\sum_{i=1}^s H_i} \right] \quad (1)$$

式中: C_k , F_k 和 H_k 分别为第 k 种群在该群落中的盖度、频度和平均高度; s 为该群落中所种群数。

(2) 生态优势度(C): 优势种集中于 1 个、几个或多个种类的程度。根据 Simpson 优势度指标测定各类群落的生态优势度

$$C = \sum_{i=1}^s (n_i / N)^2 \quad (2)$$

式中: n_i 为第 i 个种群的重要值; N 为该群落中 s 个种群的总重要值。

(3) 物种多样性(D): 群落中的种数、个体总数以及各个种群的均匀程度的综合概念。根据 Shannon-Wiener 指数测定

$$D = - \sum_{i=1}^s \left(\frac{n_i}{N} \right) \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right) \quad (3)$$

(4) 群落均匀度(J): 群落中各个种群的多的均匀程度。在 Simpson-Wiener 指数的基础上, 用下式计算各类群落的均匀度

$$J = D / \left[\log_2 N - \frac{\alpha(s - \beta) \log_2 \alpha + \beta(\alpha + 1) \log_2 (\alpha + 1)}{N} \right] \quad (4)$$

式中: $\alpha = (N - \beta) / s$; β 为 N 被 s 整除后的余数。

2 研究结果

由于各地沼泽与山坡地为两种截然不同的地貌单元, 决定这两处植被生长的生态条件差异甚大, 因此, 我们仅选山坡地的植物群落类型与冻土环境进行分析比较。

表 1 是根据式(1)计算得到的植物群落中各种群的重要值。表 2 是根据式(2), (3)和(4)计算得到的各植物群落的生态优势度、物种多样性和群落均匀度。由表 2 可以看出, 从 7 号群落向 1 号群落, 其生态优势度呈递增趋势; 而物种多样性与群落均匀度呈递减趋势(图 1), 这与其多年冻土环境有着紧密关系。

7 号群落和 6 号群落位于重度火烧区。这里乔木树种被烧死, 火烧木已清理, 冻土失去了原来茂密的植被保护层, 冻土条件较原来为退化。6 月中旬测得这里 10 cm 与 20 cm 的浅层平均地温值为 11—14℃; 冻土融化深度为 60—70 cm; 且土壤有机质分解加

表 1 火灾后植物群落中各种群的重要值

Table 1 Important value of population in plant communities after the forest fire

植 物 种 名	群 落 代 号*						
	1	2	3	4	5	6	7
兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	25.91	9.21					
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i>	14.66	24.90					
白 桦 <i>Betula platyphylla</i>	7.19	6.34					
白桦萌生苗 <i>B. platyphylla</i>		2.82	9.72		14.63	9.55	
东北赤杨 <i>Alnus mandshurica</i>	7.46	3.51	11.49	11.64	12.05		
山 杨 <i>Populus davidiana</i>		7.12				8.19	
兴安杜鹃 <i>Rhododendron dauricum</i>	9.99	11.20	15.00		15.42	13.91	8.00
山 刺 玫 <i>Rosa davurica</i>	3.02				4.88	4.07	5.31
珍 珠 梅 <i>Sarbaria sorbifolia</i>	2.18				3.92	3.37	
小 叶 樟 <i>Deveuxia angustifolia</i>	3.75	4.02	6.26	4.71	10.46	5.35	5.46
地 榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	1.86	3.98	3.72	9.25	6.15	4.76	10.45
柳 兰 <i>Chamaenerion angustifolium</i>			3.31	3.64	3.13	2.81	4.50
裂 叶 蒿 <i>Artemisia laciniata</i>	1.51	1.97	1.02	3.68	5.25	14.59	11.81
红花鹿蹄草 <i>Pyrola incarnata</i>	2.93		4.11	1.78	1.67	1.27	3.33
沙 参 <i>Adenophora sp.</i>	1.69	1.61		2.20		3.94	3.45
兴安老鹳草 <i>Geranium maximowiczii</i>	1.53	1.57	1.19	2.30	1.14	3.33	2.42
楼 斗 菜 <i>Aquilegia viridiflora</i>		1.72	2.07	2.93	1.99	3.43	2.96
贝加尔野豌豆 <i>Vicia baicalensis</i>		4.23		3.22			2.97
二叶舞鹤草 <i>Maianthemum bifolium</i>			3.53	1.16	1.76	1.79	3.39
越 桔 <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	7.54	10.80	18.42	11.19	8.31	10.50	9.05
柳叶绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	1.88	3.31	2.54		3.92	5.10	6.03
齿叶凤毛菊 <i>Saussurea amurensis</i>	1.45			3.91	1.04	1.34	5.41
狭叶杜香 <i>Ledum palustre</i>	3.52		10.98	9.79	2.02		
笃 斯 越 桔 <i>Vaccinium uliginosum</i>	1.89		3.35	21.49			4.12
苔 草 <i>Carex sp.</i>		1.67		7.07	2.23	4.10	11.33

* 群落名称见表 2。

快, 因而在此侵入生长的植物种类较多, 形成了地榆+苔草-裂叶蒿-越桔群落和兴安杜鹃-裂叶蒿-越桔群落。它们的物种多样性较大, 7 号和 6 号分别达到 3.910 和 3.923, 生态优势度则较小, 仅为 0.074 和 0.083。而 1 号群落位于未火烧区, 这里冻土条件相对较发育。6 月中旬测得这里 10 cm 和 20 cm 浅层平均地温值为 8—9℃; 冻土融化深度为 40—50 cm; 且土壤腐殖质层分解缓慢, 形成的兴安落叶松林群落, 物种多样性小, 仅为 3.542, 而生态优势度则较大, 达 0.122。其它群落所处的冻土条件及群落的物种多样性和生态优势度则在上述两种极端情况之间呈递变规律。其中 2 号群落的樟子

表 2 火灾后植物群落的生态优势度、物种多样性和群落均匀度一览表

Table 2 Ecological dominance (C), species diversity (D), and homogeneity (J) of the plant communities after the forest fire

群落代号	植物群落类型	生态优势度 (C)	物种多样性 (D)	群落均匀度 (J)
1	兴安落叶松林	0.122	3.542	0.850
2	樟子松林	0.113	3.584	0.877
3	兴安杜鹃+东北赤杨-狭叶杜香-越桔群落	0.110	3.481	0.889
4	东北赤杨-笃斯越桔+狭叶杜香-越桔群落	0.105	3.581	0.896
5	兴安杜鹃+白桦萌生苗-小叶樟群落	0.093	3.727	0.895
6	兴安杜鹃-裂叶蒿-越桔群落	0.083	3.923	0.942
7	地榆+苔草-裂叶蒿-越桔群落	0.074	3.910	0.957

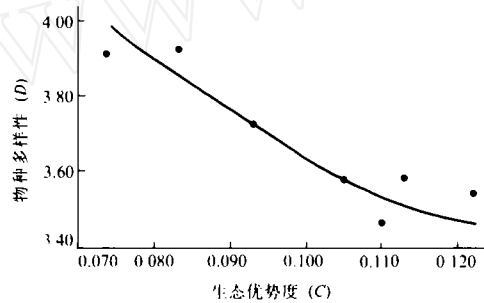


图 1 火灾后植物群落生态优势度与物种多样性相关图

Fig. 1 Correlation between ecological dominance and species diversity of the plant communities after the forest fire

松林, 因为该群落分布于山中上部及山脊上, 冻土条件不是樟子松生长的主导因素。这里土层极其浅薄, 下伏大量砾石, 排水性和通气性较好, 冻土条件相对不发育。

火灾后如果没有大的重复干扰, 植物次生演替将由以越桔、裂叶蒿、地榆、杜香等草本植物为主的类型, 经兴安杜鹃、白桦萌生苗、东北赤杨等灌丛类型, 演替为兴安落叶松林。群落的物种多样性呈下降趋势, 生态优势度则呈增大趋势, 这正是该冻土区的独特特征。

3 讨论

一般地说, 在演替过程中都有物种多样性增大的趋势, 且群落内各种群在占据生态位上越来越协调, 生态优势度呈递减趋势。这在我国已被许多工作所证实(王伯荪等, 1986; 张大勇, 1990)。然而也有例外的情况, 如在美国 Oklahoma 地区弃耕地上, 从先锋杂草阶段演替到顶极普列利群落, 多样性一直稳定地下降。看来, 演替过程中多样

性(以及生态优势度)变化没有一个普遍适用的一般规律, 而只能就事论事地给出某一特定地区和某一特定演替类型的变化趋势(张大勇, 1990)。

本文之所以得出不同常规的结论, 是与多年冻土环境的特殊性有着紧密关系。笔者认为, 多年冻土对于该区的森林植物生长, 具有高的环境压力, 是一种高胁迫的生境。植物在这种高胁迫生境下, 如所受干扰低, 则演替采取耐胁迫对策, 并导致更加胁迫的状态。即少数抗胁迫强的植物树种得以生存, 使物种多样性减少, 生态优势度增大。

由于兴安落叶松林广泛地分布在我国东北大兴安岭的多年冻土区之上, 且随冻土的退化而趋于消失, 因而有一种观点认为, 多年冻土是该区森林植被的有利环境, 是兴安落叶松森林赖以生存的必要条件。这里我们则认为, 在认识多年冻土与该区兴安落叶松的关系中, 应区划开以下两个方面。1) 多年冻土本身对兴安落叶松的生长具有高的环境压力, 是一种高胁迫环境, 而并非有利环境; 2) 该高胁迫环境又更强烈地抑制了其它植物种的生长, 从而减轻了兴安落叶松的生物竞争负担, 表现为保护了森林的生存。上述两个方面相互作用的示意图见图 2。

这里我们有理由认为多年冻土对于该区森林植物来讲是一种高胁迫环境, 即具有高的环境压力。事实上, 由于多年冻土的存在, 使得土壤温度偏低, 成土过程缓慢, 微生物活动微弱, 有机残体不易腐解, 土壤有效肥力降低; 且低温条件对植物的某些生理活动不利, 尤其是在冻土条件下, 植物根系从土壤中吸收氮肥受到阻碍; 冻土的存在又阻碍了植物根系的向下深入。在水分方面, 虽然冻土作为隔水层而保留了水分, 但它也阻

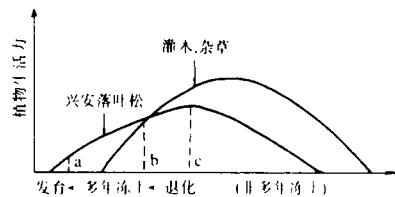


图 2 冻土环境与植物生长关系示意图

Fig. 2 Sketch diagram showing the relationship between permafrost environment and growth of plants

碍了水分下渗, 而使部分水分沿冻结面向谷底流失。至晚冬早春时, 土壤尚未解冻, 而太阳日益照暖枝条促进了蒸腾作用, 由于植物根系吸收水分的困难, 这时对植物也会造成伤害。大兴安岭地区的降水一般都集中在 6, 7 和 8 月份, 正好是植物生长的旺季。所以总的来讲, 我们认为对于兴安落叶松的生长而言, 多年冻土具有高的环境压力, 是一种高胁迫环境。

有资料表明, 多年冻土上生长的兴安落叶松较季节冻土上生长的兴安落叶松在树高、胸径和材积的生长上都偏低(田文涛等, 1993), 如图 3, 4 所示。

在冻土极发育的地段, 落叶松林生产力最低, 形成“小老头树”。而在排除了灌木杂草丛生的采伐迹地和火烧迹地, 冻土条件遭到破坏后, 落叶松林天然更新不仅数量多, 而且幼树生长迅速, 高生长量增大 1.5—9.0 倍。此外, 在非冻土区进行的落叶松人工

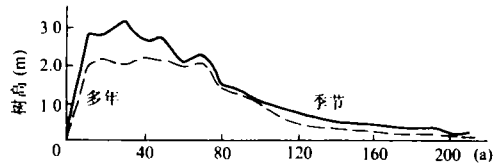


图 3 多年冻土与季节冻土地上兴安落叶松林树高定期生长量比较

Fig. 3 A comparison of height growth of Larch forest in permafrost and seasonally frozen ground area

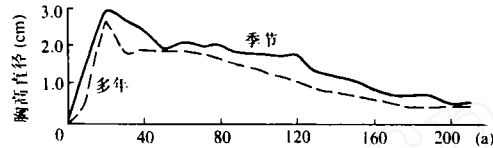


图 4 多年冻土与季节冻土地上兴安落叶松林胸径定期生长量比较

Fig. 4 A comparison of chest diameter of Larch forest in permafrost and seasonally frozen ground area

林栽培方面，许多林业局已获得成功。这些均说明了多年冻土并非兴安落叶松生长的有利条件。相反它对落叶松的生长具有高胁迫效应。

在多年冻土高胁迫环境下，不同的植物种对胁迫的响应不同，对环境压力的耐性范围也不同。大兴安岭北部特大森林火灾后，多年冻土环境受到干扰，胁迫减低，植物次生演替采取杂草对策的响应方式。白桦、东北赤杨、裂叶蒿、地榆、柳兰、小叶樟等植物大量侵入，而排挤了竞争力较弱的兴安落叶松的定居。形成的群落具有较大的物种多样性，较小的生态优势度，但随着植物的生长，又可减弱太阳对地表的辐射作用，加上大气候环境的作用，冻土环境可逐渐得以恢复，多年冻土的高胁迫作用增强，不适应该环境压力的植物种类将减弱其生活力。而兴安落叶松在长期的演替、进化过程中，其有机体形态、生理和行为均对环境胁迫作出了可塑性响应，具有了较强的适应性，它在逃避了其它植物种的竞争负担后，以其耐寒、耐干、耐贫瘠土壤的生态学特性而得以在此极端的多年冻土环境下生存，并最终演替为该区的氣候顶极群落，导致更加胁迫的状态。

综上所述得出：大兴安岭北部的多年冻土具有高的环境压力，它胁迫着植物群落的形成和演替；多年冻土又帮助兴安落叶松减轻了其生物竞争负担，保护了它的生存发展。冻土条件越发育，群落的物种多样性就越小，生态优势度就越大。系统受到干扰后，会使立地的开放性增大，物种间的竞争加剧，使群落随干扰的严重度和时间长短而产生双重的响应方式。从图 2 中分析，在区间[a,b]内的干扰程度下，可维持并促进兴安落叶松的生长；在区间[b,c]内的干扰程度下，非目的植物种的天然生长将占据优势，从而排挤兴安落叶松的生长。

应用上述原理，我们在营林的生产实践中，就应对多年冻土发育的地段进行土壤改良，破坏土表泥炭植被，增加土壤温度，对水湿地进行排水，减轻环境压力，以促进目

的树种的生长。同时还要注意保护森林生态环境, 避免强度干扰, 消除非目的树种的侵入。为此, 可把火看成是一个有意义的生态因子, 适当地运用可控制的地表火来减轻多年冻土的胁迫作用, 同时又可把易燃烧的杂草减少到最小量, 从而减轻兴安落叶松的竞争负担, 使群落的物种多样性减小, 生态优势度增大, 促进目的用材树种的生长。总之, 只要我们加深对该区冻土森林生态特征的研究, 加强科学经营管理的方法, 就能促进森林的生长, 使之造福于人类。

致谢: 周幼吾研究员、王家澄副研究员参加了野外工作, 并对该文的完成给予了热情指导。参加野外工作的还有顾钟炜、孙兴柏、梁凤仙、梁林恒等老师, 特此致谢。

参 考 文 献

- 王伯荪, 彭少麟, 1986. 鼎湖山森林群落分析IV. 生态优势度. 中山大学学报(自然科学版), 25(2): 93—97
田文涛等, 1993. 大兴安岭冻土地区兴安落叶松林生长分析. 自然资源. (3): 71—77
张大勇, 1990. 亚高山草甸弃耕地植物演替的趋势. 西北民族学院自然科学学报, 11(2):23—28

The Responses of Vegetation on Northern Part of Mt. Daxinganling to Strongly Enforced Permafrost Environment and Environmental Disturbances

Zhang Qibing

(Lanzhou Institute of Glaciology and Geocryology, Academia Sinica)

Abstract

An ecological dominance was measured of plant communities after the forest fire on Amur of Mt. Daxinganling, by means of Simpson Index. By comparing them with the permafrost environment, we conclude that the ecological dominance is positively corelated with the degree of permafrost growth, and negatively corelated with the species diversity. Further more, we point out that there are two opposite effects from permafrost on the growth of Larch forest, directly strong enforcement and indirect protection of the biological competition. The forest responses accordingly under such environment, and also there are two opposite responses to the disturbances. Therefore in our practice of forest management, we can take advantage of the positive effect of disturbances to reduce the enforcement on permafrost environment, and promote the forest growth.

Key words: plant community, permafrost, ecological dominance, enforcement