

DOI: 10.5846/stxb201204190564

常丽, 何元庆, 杨太保, 赵勇, 朱国锋, 牛贺文, 张涛, 杜建括, 蒲焘. 玉龙雪山白水 1 号冰川退缩迹地的植被演替. 生态学报 2013, 33(8): 2463–2473.
Chang L, He Y Q, Yang T B, Zhao Y, Zhu G F, Niu H W, Zhang T, Du J K, Pu T. Vegetation succession on Baishui No. 1 glacier foreland, Mt. Yulong. Acta Ecologica Sinica 2013, 33(8): 2463–2473.

玉龙雪山白水 1 号冰川退缩迹地的植被演替

常丽^{1,2,*}, 何元庆^{1,2}, 杨太保³, 赵勇⁴, 朱国锋⁵, 牛贺文²,
张涛¹, 杜建括¹, 蒲焘²

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所/玉龙雪山冰川与环境观测研究站/冰冻圈科学国家重点实验室, 兰州 730000;
2. 兰州大学西部环境与气候变化研究院, 兰州 730000; 3. 兰州大学资源环境学院, 兰州 730000;
4. 西北师范大学社会科学处, 兰州 730070; 5. 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070)

摘要: 运用空间代替时间、野外调查和因子分析的方法, 研究了自小冰期最盛时以来的玉龙雪山白水 1 号冰川裸地的植被演替各个阶段的植物群落组成及其数量特征, 演替过程中植被类型的变化及其解释, 小冰期冰碛垄年龄的估测这 3 个主要内容。累计调查的 55 个样方中共出现 91 种植物, 已鉴定出 63 个种, 分属于 28 个科、46 个属, 双子叶植物居多, 包括乔木、灌木和草本 3 种生活型的植物。通过统计分析各个演替阶段植物群落的数量特征, 揭示出各个阶段植物群落的组成及其替代规律, 即: 在白水 1 号冰川末端近 250a 的退缩迹地上经历了裸地-草本-灌木-乔木的发展阶段。从生态位理论方面来看, 这是由于不同物种的生态位及适应性都是不同的, 所以构成了不同演替阶段的各自迥异的植物群落, 优势种往往是那些生态位比较宽、适应性较强, 能在多个演替阶段出现的物种。演替就是朝着生态位不断分化, 能够最大限度利用资源的方向发展, 其中物种的替代过程实质上就是在生态位不断的分化与接近, 激烈的种内与种间竞争的过程中进行着的。基于此通过综合分析海螺沟与玉龙雪山的地理区位特征, 气候状况, 植被演替过程以及玉龙雪山地区相关的树轮方面的资料, 来尝试着估测白水 1 号冰川小冰期终碛垄的年龄大约在 170—250a 之间。

关键词: 植被演替; 因子分析; 生态位; 冰川裸地; 群落组成

Vegetation succession on Baishui No. 1 glacier foreland, Mt. Yulong

CHANG Li^{1,2,*}, HE Yuanqing^{1,2}, YANG Taibao³, ZHAO Yong⁴, ZHU Guofeng⁵, NIU Hewen², ZHANG Tao¹,
DU Jiankuo¹, PU Tao²

1 State Key Laboratory of Cryospheric Sciences, Yulong Snow Mountain Glacial and Environmental Observation Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou Gansu 730000, China

2 Research School of Arid Environment and Climate Change, Lanzhou University, Lanzhou Gansu 730000, China

3 College of Earth and Environmental Sciences, Lanzhou University, Lanzhou Gansu 730000, China

4 Social Science Research Administration Office, Northwest Normal University, Lanzhou Gansu 730070, China

5 College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou Gansu 730070, China

Abstract: A chronosequence study (substituting space for time) was conducted following the retreat of alpine glaciers since the Little Ice Age. The study area is Baishui No. 1 Glacier, Mt. Yulong in Lijiang City, Yunnan Province of China. It is the biggest glacier on Yulong Snow Mountain. It has an area of 1.32 km², the altitude of the equilibrium line is around 4850 m. After the greater advancement of Baishui No. 1 Glacier in Little Ice Age, the glacier had began to retreat, and form a large newly-exposed area. This area was divided into five successional seres: SUC1 ≈ 0—9 years; SUC2 ≈ 5—14

基金项目: 国家自然科学基金项目(40971019, 41273010, 41201024); 冰冻圈科学国家重点实验室自主项目(SKLCSS-ZZ-2012-01-02); 国家自然科学基金基础人才培养基金冰川学冻土学特殊学科点项目(11J0930003); 丽江市玉龙雪山管委会资助项目

收稿日期: 2012-04-19; 修订日期: 2013-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: changli2012@lzb.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

years; SUC5 \approx 200—400 years. They were bounded by dated moraines deposited in 2002, 1997, and 17th and 19th centuries. but the age of the two seres (SUC3 and SUC4) is unknown, they were located at an elevation of 4000 m and 3900 m. Then a successional sequence is formed by SUC1 to SUC5. Only a single site was chosen to represent each successional sere. At each sere ten 0.25 m² quadrats were chosen, we recorded percent cover, height and abundance of each herbaceous species. In SUC4 and SUC5, three 16 m² and two 100 m² quadrats were chosen to record height and abundance of bushes and trees respectively.

By employing field investigation, factor analysis methods, this study mainly focuses on the communities composition and its number characteristics within different successional times, as well as the variations of vegetation types and the estimation to the age of the terminal moraine in the Little Ice Age. Among the investigated 55 plots, there are 91 types of plants, and about 63 species have been identified from it yet. They belong to 28 families and 46 genera, including arbor, shrub and herb three life forms plants, and most of species are dicotyledon. The number characteristics analysis for different succession stages reveals the communities composition and substitution regulation. Community composition is as follows: In the first successional sere, there are *Cerastium caespitosum*, *Meconopsis horridula* and *Juncus brachystigma* three communities, the dominant species is *Cerastium caespitosum*; In SUC2, two communities are *Polygonum macrophyllum* and *Carex capilliformis*, the former is the dominant; *Cerastium caespitosum*, *Carex capilliformis*, *Carex crebra* and *Pedicularis sp.* are the main communities in SUC3, and the dominant species is *Cerastium caespitosum*; Three communities are formed by *Carex capilliformis*, *Carex crebra* and *Delphinium sp.*, and the first one is the dominant in SUC4; *Carex crebra*, *Ligusticum rechingerana* and *Carex kansuensis* are the primary communities in the last successional sere. *Carex crebra* is the dominant species. At the terminal of Baishui No. 1 Glacier, the vegetation succession experienced the stages of bare land—herbaceous—shrub—macrophanerophytes. From the perspective of ecological niche, the appearance of this succession process is due to the different ecological niches and their different suitability. The dominant species generally with the wide ecological niche and strong suitability, and can appear in many succession stages. Therefore, the succession toward the orientations of continuing differentiation of ecological niches, and each species try to take advantage of various resources. The species substitution processes often occur under the conditions of intense intraspecies and interspecies crossing competitions. In addition, based on the comprehensively analyses to the geographical characteristics, meteorological features of Mt. Gongga and Mt. Yulong, as well as the vegetation succession process, combing tree-ring materials of Mt. Yulong region, we estimated that the age of terminal moraine is about 170—250 years.

Key Words: vegetation succession; factor analysis; ecological niche; glacier foreland; communities composition

近年来,由于人类活动(如开矿、修路等)的强度已大大超过环境的承载能力,使得自然界已不能够通过自我调节来恢复生态系统的原貌,于是便产生了大量人工原生或次生裸地,使生态环境更趋于恶化,那么应该如何“人为”的帮助受损生态系统恢复呢?要回答这个问题,必须要了解自然界中植物群落演替的过程和规律,并深入的分析演替的原因及发生机制,这对裸地的生态恢复具有重要的指导意义。目前,对于演替的原因和发生机制的理论主要有接力植物区系学说,初始植物区系学说,Connell-Slatyer 三重机制学说,生活史对策演替学说,资源比率学说,Odum-Margalef 生态系统发展理论,McMahon 系统概念模型和变化镶嵌体稳态学说共 9 种,从深层次演替研究历史可知,这是 Clements 等有机体论学派和 Gleason 等个体论学派围绕两种哲学观或尺度而展开的探讨^[1]。

极地或高山冰川消退所形成的冰川裸地是研究植被原生演替及其环境解释的理想场所^[2],也是生态学家们共同关注的热点之一,在此类研究中占有重要的位置^[3-5]。主要采用空间代替时间的方法,由于不同地段冰川裸露的时间是不同的,并呈现出有一定规律的变化,所以,生态学家在一个地点就可以观察到一个完整的植被演替系列^[2]。随着人们对原生演替研究的逐步深入,国外学者们的关注点也从“冰川裸地上的植物

群落的构成”, “冰川裸地上植物的早期定居”, “冰碛物年龄与地衣直径的相关性”到“冰川裸地上植物群落的演替及其环境解释”^[6] 发生了很大的变化。其中最著名的研究是 Crocker 和 Major 在 Alaska 所做的工作, 他们发现在 Glacier Bay 冰川消退不到 100a 的时间里, 这里就形成了与周围植被非常相似的混交针叶林, 同时, 土壤条件发生了很大的变化, 土壤容重和氮含量分别由 1.5 g/cm^3 和 100 kg/hm^2 变到 0.7 g/cm^3 和 1200 kg/hm^2 ^[4]。在我国, 此类研究比较少, 最早的是李逊在贡嘎山海螺沟冰川裸地上进行的研究, 他认为植被发展过程、冰川退缩速度与气候变化密切相关, 而且植被相对冰川退缩来说, 对气候变化的响应更为敏感^[7]。之后又有学者从气候变化对原生演替影响的模拟^[8]、植被原生演替的种间协变^[9]和土壤的演替序列^[10]等角度对海螺沟冰川裸地的演替系列进行了研究。在玉龙雪山地区还没有此类研究论文的发表。目前, 国内外研究的热点主要集中在冰川前缘微生物的演替^[11]及其对成土过程和植物定居的影响机制^[12-17]。

本研究以期解决以下几个问题: (1) 植被演替各个阶段植物群落的组成特征; (2) 植被演替的过程及植被类型的变化和解释; (3) 冰碛物的年龄。

1 研究区概况

玉龙雪山($26^{\circ}59' - 27^{\circ}17' \text{N}$, $100^{\circ}04' - 100^{\circ}15' \text{E}$) 位于青藏高原东南缘、横断山的最南端, 南北长 35 km, 东西宽 18 km, 南距丽江市 25 km, 是欧亚大陆距赤道最近的雪山, 最高峰海拔 5596 m。金沙江从玉龙雪山西南到东北环绕而过, 从金沙江水面到玉龙雪山主峰垂直跨度近 4000 m, 具备了从亚热带、温带至冰川寒漠完整的 7 个自然带。玉龙雪山现在分布有 15 条现代冰川, 东坡 14 条, 西坡 1 条, 总面积 7.65 km^2 。最大的是白水 1 号冰川, 长 2.26 km, 面积 1.32 km^2 , 平衡线高度 4850 m, 冰川末端海拔 4365 m。该海洋型冰川区位于季风交错地带, 主要受高原季风、季风环流以及西风环流的交错影响, 夏季风期降水占全年降水总量的 90% 以上^[18]。20 世纪 90 年代后期丽江—玉龙雪山地区以冰雪景观为特色的旅游业进入快速发展期, 于 2007 年成为首批国家 5A 级景区, 带动和促进了玉龙雪山区域社会经济的全方位发展。

青藏高原的现代冰川是小冰期最盛时以后冰川进退变化的近期表现^[19], 玉龙雪山最大的一条冰川——白水 1 号冰川的具体变化过程如表 1 所示^[20]。17—19 世纪最盛时, 白水 1 号冰川末端到达现在的森林上限海拔 3800 m 处, 由于冰川前缘坡度较大, 冰碛物沿冰舌外缘零散分布, 分不出道数^[19], 这是近期白水 1 号冰川冰舌部分所能延伸到的最低的海拔高度。从冰川变化近一百年的历史来看, 除了 1957—1982 年间, 冰川前进了 800 m 之外^[21], 冰川基本上都处于强烈退缩的状态, 据玉龙站的相关资料显示, 2010 年冰川末端处于海拔 4365 m 处的位置^[22]。

表 1 自小冰期以来白水 1 号冰川的进退变化^[20]

Table 1 The changes of Baishui No.1 Glacier since Little Ice Age^[20]

起止时间 Time period	末端海拔变化/m Altitude of Glacier End	进退情况/m Advance and Retreat
17—19 世纪(小冰期) 17—19 th centuries (Little Ice Age)	3800	前进
1900—1957	4353(1957)	后退 1250
1957—1982	4100(1982)	前进 800
1982—1997	4180(1997)	后退 150
1998—1999	4150(1998)	前进
1999—2002	4250(2002)	后退 100
2006	4300	后退
2006—2010	4365(2010)	后退

植被调查的地点位于自小冰期以来白水 1 号冰川进退变化的冰川裸地上(海拔 3800—4300 m), 地跨亚寒带潮湿山地气候带和苔原气候带 2 个区域: 其中海拔 3800—4000 m 的地带属于亚寒带潮湿山地气候带, 位于夏季云雾线以上。年均气温为 $0 - 7^{\circ}\text{C}$, 年降水量 1500—1800 mm, 空气湿度大, 日照时数少, 年均日照百分率 26%, 年均风速小, 但多阵性大风, 可达 18 m/s 以上。土壤有季节性冻土。海拔 4000—4300 m 属于苔原

气候,年均温度为0—5℃,气温日较差极大,雪封时间长,土壤冻结时间长,生长季中最低气温常为负值或接近0℃。雨量较大,风速大,气候多变;从植被带上来看,该区主要有耐寒垫状植物、高山草甸、杜鹃、柳树灌丛和冷杉等^[23]。

2 野外调查和研究方法

2.1 样地设置

出于冰川末端地形险峻的考虑,尽量选取一些便于到达并能真实反映演替现象的地点进行植被调查,主要采用空间代替时间的方法,如图1所示,在冰川主流线的左侧,按照冰川退缩的不同年限,依次从海拔4250 m、4150 m、4000 m、3900 m和3800 m处选择5个宽约100 m,长200 m的样条(编号为Z1—Z5)作为研究地点。各样条距离2011年冰川末端的水平距离分别为:Z1—199 m,Z2—297 m,Z3—733 m,Z4—904 m,Z5—1152 m。每个样条不仅代表冰川曾经对此区域覆盖过的历史时间序列,也代表了土壤物理、化学和植物群落演替的时间序列,其中已知年限的有:Z1—10a,Z2—14a,Z5—约250a。在每个样条内选取具有代表性的10个50 cm×50 cm的样方用于调查草本,并在后两块灌木和乔木大量出现的样条内用10 m×10 m的样方调查乔木,用4 m×4 m的样方调查灌木。

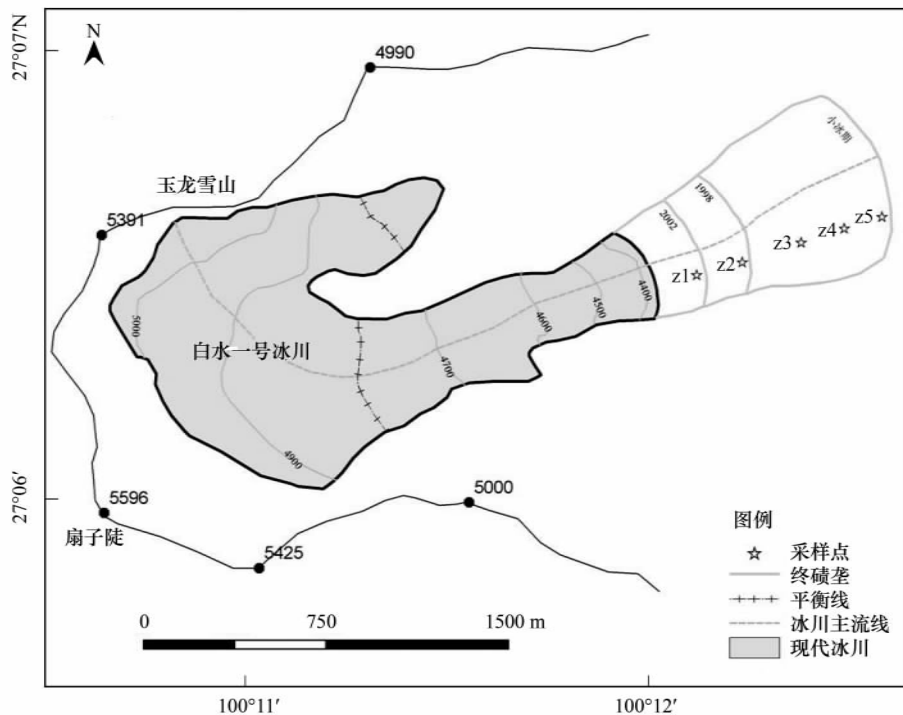


图1 玉龙雪山白水1号冰川前缘采样点分布图

Fig. 1 The scattergram of sampling point on the Foreland Baishui No. 1 Glacier Mt. Yulong

2.2 调查内容

调查内容包括:(1)样方基本信息,包括:经纬度和海拔高度等;(2)对草本层样方,调查记录草本、灌木物种名、高度、多度、盖度和地上生物量等;(3)对乔木层,记录样方内所有活立木的种名、胸围和树高;(4)对灌木层样方,调查记录灌木、幼树的物种名、平均高度、多度和盖度。

盖度:采用估测法,地上生物量:齐地面剪割,并置于农业气象观测干燥箱内,在温度为105℃下杀青半小时,后将温度调到80℃烘干至恒重,称取干重。

3 数量分析

3.1 重要值的计算方法

$$\text{重要值} = (\text{相对频度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度}) / 3$$

<http://www.ecologica.cn>

3.2 因子分析方法

因子分析^[24]的主要目的是用来描述隐藏在—组测量到的变量中的一些更基本的,但又无法直接测量到的隐性变量。最早由英国心理学家 C. E. 斯皮尔曼提出。本文的有关不同演替阶段植物群落的因子分析过程是在 spss18.0 里进行的,其录入数据是各个演替阶段不同物种的重要值,在分析过程中,为了使分析的数据更具代表性,剔除了一个在 50 个样方中只出现过 1 次的少见种毛果菱陵菜。

4 结果

4.1 植物群落调查结果

此次野外调查时间是 2011 年 8 月 6 日到 12 日。累计调查 55 个样地,发现了 91 种植物,已鉴定出 62 个种,分属于 28 个科 46 个属,其中双子叶植物最为丰富,有 23 科 40 属 54 种,占冰川退缩迹地种子植物科、属、种总数的百分比分别为 82.14%、86.96%、87.1%,单子叶植物 3 科 3 属 5 种次之,分别占 10.71%、6.52%、8.06%;裸子植物 1 科 2 属 2 种,分别占 3.57%、4.35%、3.23%;蕨类植物 1 科 1 属 1 种,所占比重最小,分别是 3.57%、2.17%、1.61%。而且,这些植物大多数都是多年生的草本,少有 1 年生草本,如总状绿绒蒿 *Meconopsis racemosa* 和多刺绿绒蒿 *Meconopsis horridula*,包括乔木、灌木和草本 3 种生活型的植物。另外,从特有性上来说,有 14 个中国特有种,1 个珍稀、濒危种(卵羽玉龙蕨 *Sorolepidium ovale*),1 个渐危种(长苞冷杉 *Abies georgei*)。

4.2 玉龙雪山白水 1 号冰川裸地的植被演替

4.2.1 各演替阶段植物群落因子得分模型分析结果

对玉龙雪山白水 1 号冰川裸地不同演替阶段的植物群落进行因子提取,得到累计贡献率大于 65% 的数个公因子,为了保证模型拥有足够信息量,对模型进行了验证,各演替阶段群落的因子分析模型均通过了 KMO 检验,如下表 2(表中已列出单个因子贡献率)。因子得分模型的分析结果是按照因子得分大小对各演替阶段的植物进行作图(图 2—图 6)

表 2 因子得分模型参数表
Table 2 The parameter list of factor analysis

演替阶段 Period of succession	公因子数量 Quantity of factors	累计贡献率 Cumulative	KMO 检验 KMO-Test
第 1 阶段 The first successional stage	3	71.39%	0.612
第 2 阶段 The second successional stage	2	73.87%	0.778
第 3 阶段 The third successional stage	4	78.25%	Pass
第 4 阶段 The fourth successional stage	3	66.03%	0.682
第 5 阶段 The fifth successional stage	3	68.71%	0.747

4.2.2 玉龙雪山白水 1 号冰川裸地的植被演替

2010 年白水 1 号冰川末端位于海拔 4365 m 处,从冰川末端一直到海拔 4300 m(2006 年冰川末端)处,到处都是比较松散的冰碛石的堆积物,没有发现任何植物,大约过了 5—6a 的时间,海拔 4300m 处的冰碛物上开始出现了高等植物(1 年生的总状绿绒蒿),它们是冰川末端最早的定居者,起初它们是间隔 2—3 m 的距离呈线性排列的,不久,便出现了第 1 种多年生的草本植物——簇生卷耳,它与总状绿绒蒿是相间分布的,随后便进入所调查的演替的第 1 阶段。

植被演替第 1 阶段大约经历了 10a 时间,从群落外貌上来看,植物已经由线性或散点状分布发展成小斑块状分布,而且由于这是离冰川末端最近的样带,所以这里的环境异质性很高,植物一般会在背风处或岩石的缝隙等能够储备水分且利于植物扎根的地方生长,这一阶段的植物群落如图 2 所示,以簇生卷耳 *Cerastium caespitosum* 为优势种,多刺绿绒蒿和短柱灯芯草 *Juncus brachystigma* 为亚优势种,山景葶苈 *Draba oreodoxa* 和圆穗蓼 *Polygonum macrophyllum* 为伴生种的群落,其中簇生卷耳是在前一个阶段就在冰川裸地上定居的物

种,这充分说明在演替的早期阶段它具有较强的竞争力,能够适应冰川末端较为贫瘠和严酷的自然环境。这同时也印证了因子分析的结果,簇生卷耳处于第1因子的重要地位。

植被演替第2阶段历时14a,从群落外貌上来看,斑块变大呈丛簇状镶嵌分布,植被盖度明显增大达到20%,而且物种数比上一阶段增加了近1倍,草本层又出现了10种植物,多为莲座状、叶片和茎部密被绒毛或者在岩缝中生长的植物,如维西风毛菊 *Saussurea spathulifolia*、尼泊尔香青 *Anaphalis nepalensis*、细叶蓝钟花 *Cyananthus delavayi* 和石岩报春 *Primula dryadifolia* 等,这些植物都是能够适应流石滩的恶劣环境的典型植物。另外,在这一阶段首次出现了半灌木、灌木和乔木,分别为小垫柳 *Salix brachista*、栎叶杜鹃 *Rhododendron phaeochrysum* 和长苞冷杉,在同海拔参照样地上的植被类型是高山杜鹃灌丛,但是却没有发现乔木的存在。同时这一阶段还第1次出现了蕨类植物和地衣附生在一起,这是流石滩上植被演替的一个主要特征。(图3)该阶段植物群落变为圆穗蓼和丝叶苔草 *Carex capilliformis*

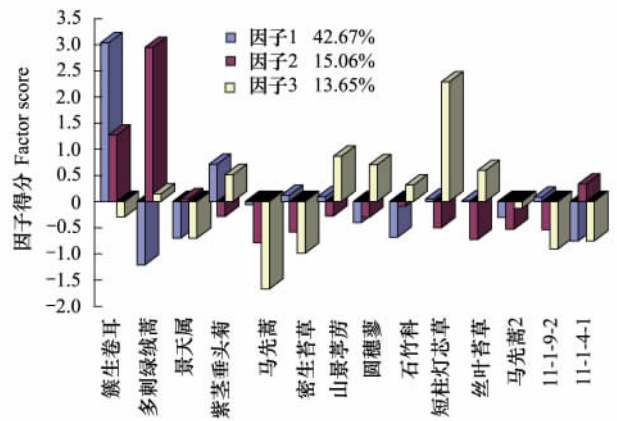


图2 白水1号冰川末端第1演替阶段植物群落结构因子得分图
Fig.2 The factor score of plant community structure during the first stage of succession in Baishui No. 1 glacier end

Cerastium caespitosum, 簇生卷耳; *Meconopsis horridula*, 多刺绿绒蒿; *Sedum* sp., 景天属; *Cremanthodium smithianum*, 紫茎垂头菊; *Pedicularis* sp. 1, 马先蒿1; *Carex crebra*, 密生苔草; *Draba oreodoxa*, 山景葶苈; *Polygonum macrophyllum*, 圆穗蓼; *Silene* sp., 石竹科1; *Juncus brachystigma*, 短柱灯芯草; *Carex capilliformis*, 丝叶苔草; *Pedicularis* sp. 2, 马先蒿2; 11-1-9-2 和 11-1-4-1, 物种编号(未鉴定出的物种)

分别形成的单优群落,其中多刺绿绒蒿和簇生卷耳为圆穗蓼群落的主要伴生种。圆穗蓼在这一阶段植物群落

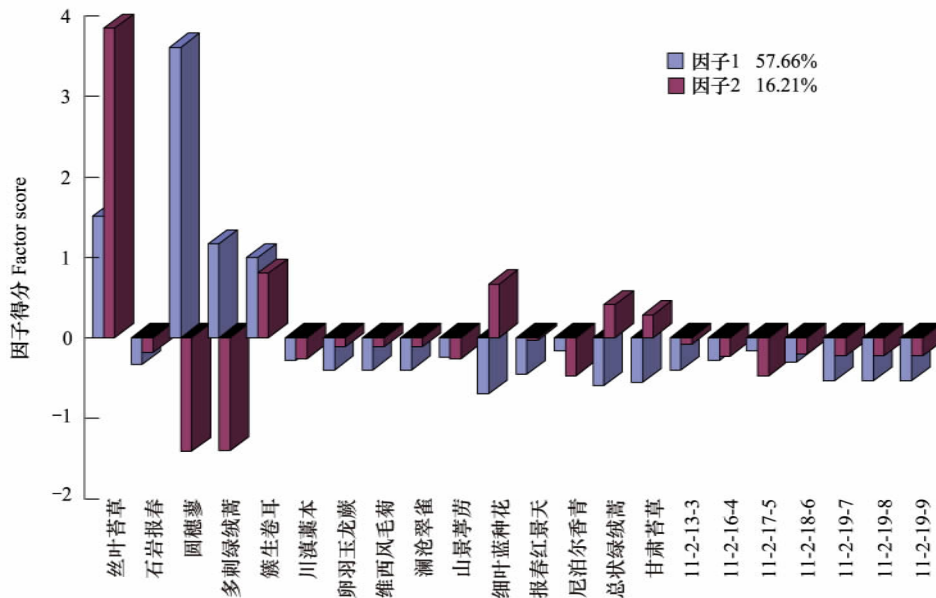


图3 白水1号冰川末端第2演替阶段植物群落结构因子得分图

Fig.3 The factor score of plant community structure during the second stage of succession in Baishui No. 1 glacier end

Carex capilliformis, 丝叶苔草; *Primula dryadifolia*, 石岩报春; *Polygonum macrophyllum*, 圆穗蓼; *Meconopsis horridula*, 多刺绿绒蒿; *Cerastium caespitosum*, 簇生卷耳; *Ligusticum sikiangense*, 川滇藏本; *Sorolepidium ovale*, 卵羽玉龙蕨; *Saussurea spathulifolia*, 维西风毛菊; *Delphinium tibeticum*, 澜沧翠雀; *Draba oreodoxa*, 山景葶苈; *Cyananthus delavayi*, 细叶蓝钟花; *Rhodiola primuloides*, 报春红景天; *Anaphalis nepalensis*, 尼泊尔香青; *Meconopsis racemosa*, 总状绿绒蒿; *Carex kansuensis*, 甘肃苔草; 11-2-13-3, 11-2-16-4, 11-2-17-5, 11-2-18-6, 11-2-19-7, 11-2-19-8 和 11-2-19-9, 物种编号(未鉴定出的物种)

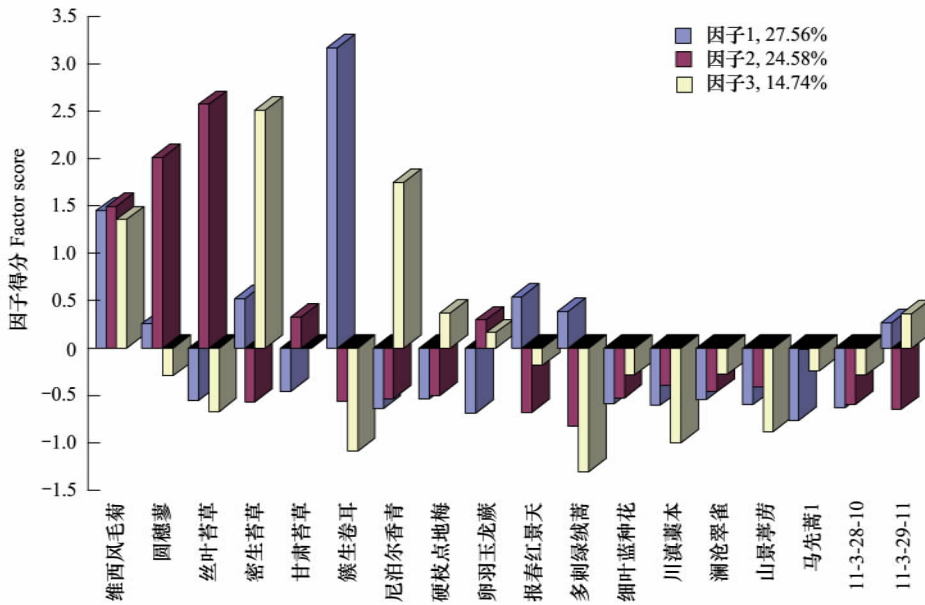


图4 白水1号冰川末端第3演替阶段植物群落结构因子得分图

Fig. 4 The factor score of plant community structure during the third stage of succession in Baishui No. 1 glacier end

Saussurea spathulifolia 维西风毛菊; *Polygonum macrophyllum* 圆穗蓼; *Carex capilliformis* 丝叶苔草; *Carex crebra* 密生苔草; *Carex kansuensis* 甘肃苔草; *Cerastium caespitosum* 簇生卷耳; *Anaphalis nepalensis* 尼泊尔香青; *Androsace rigida* 硬枝点地梅; *Sorolepidium ovale* 卵羽玉龙蕨; *Rhodiola primuloides* 报春红景天; *Meconopsis horridula* 多刺绿绒蒿; *Cyananthus delavayi* 细叶蓝种花; *Ligusticum sikiangense* 川滇藁本; *Delphinium tibeticum* 澜沧翠雀; *Draba oreodoxa* 山景葶苈; *Pedicularis* sp. 1, 马先蒿1; 11-3-28-10 和 11-3-29-11 物种编号 (未鉴定出的物种)

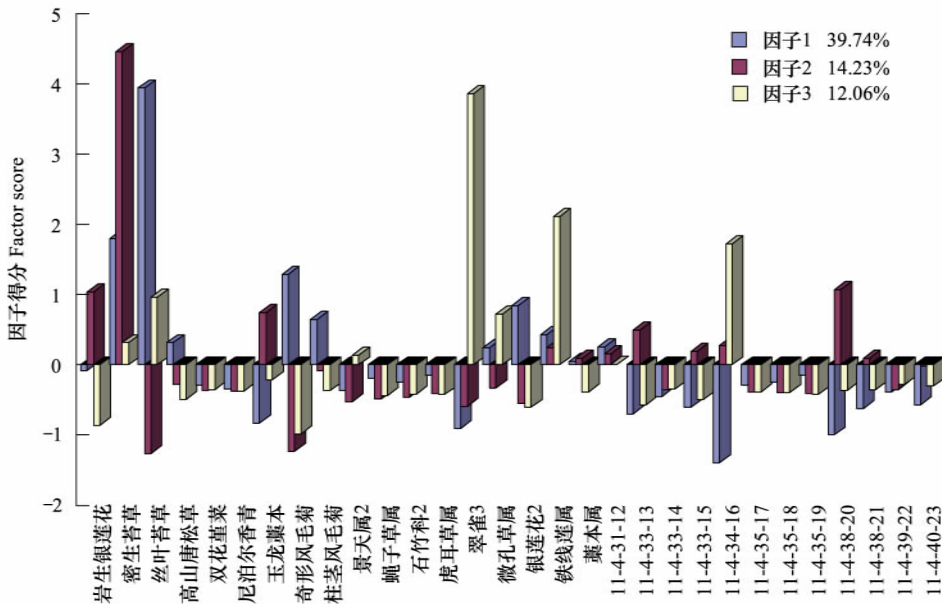


图5 白水1号冰川末端第4演替阶段植物群落结构因子得分图

Fig. 5 The factor score of plant community structure during the fourth stage of succession in Baishui No. 1 glacier end

Anemone rupicola 岩生银莲花; *Carex crebra* 密生苔草; *Carex capilliformis* 丝叶苔草; *Thalictrum alpinum* 高山唐松草; *Vida biflora* 双花堇菜; *Anaphalis nepalensis* 尼泊尔香青; *Ligusticum rechingerana* 玉龙藁本; *Saussurea fastuosa* 奇形风毛菊; *Saussurea columnaris* 柱茎风毛菊; *Sedum* sp. 2 景天属2; *Silene* sp. 蝇子草属; *Caryophyllaceae* sp. 石竹科2; *Saxifraga* sp. 虎耳草属; *Delphinium* sp. 3 翠雀3; *Microula* sp. 微孔草属; *Anemone* sp. 2 银莲花2; *Clematis* sp. 铁线莲属; *Ligusticum* sp. 藁本属; 11-4-31-12, 11-4-33-13, 11-4-33-14, 11-4-33-15, 11-4-34-16, 11-4-35-17, 11-4-35-18, 11-4-35-19, 11-4-38-20, 11-4-38-21, 11-4-39-22 和 11-4-40-23 物种编号 (未鉴定出的物种)

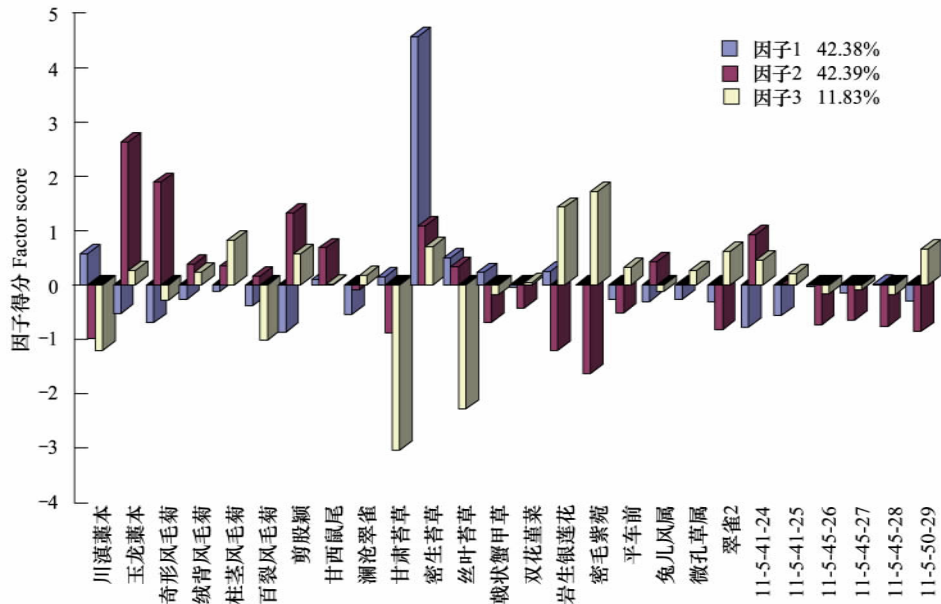


图6 白水1号冰川末端第5演替阶段植物群落结构因子得分图

Fig. 6 The factor score of plant community structure during the fifth stage of succession in Baishui No. 1 glacier end

Ligusticum sikiangense 川滇藁本; Ligusticum rechingerana 玉龙藁本; Saussurea fastuosa 奇形风毛菊; Saussurea japonica 绒背风毛菊; Saussurea columnaris 柱茎风毛菊; Saussurea centiloba 百裂风毛菊; Agrostis matsumurae 剪股颖; Salvia przewalskii 甘西鼠尾; Delphinium thibeticum 澜沧翠雀; Carex kansuensis 甘肃苔草; Carex crebra 密生苔草; Carex capilliformis 丝叶苔草; Parasenecio hastiformis 戟状蟹甲草; Vida biflora 双花堇菜; Anemone rupicola 岩生银莲花; Aster vestitus 密毛紫菀; Plantago depressa 平车前; Ainsliaea sp. 兔儿风属; Microula sp. 微孔草属; Delphinium sp. 2 翠雀2; 11-5-41-24, 11-5-41-25, 11-5-45-26, 11-5-45-27, 11-5-45-28 和 11-5-50-29 物种编号 (未鉴定出的物种)

中占据绝对的优势(累计贡献率达到 57.66%) ,逐渐代替了前一阶段的簇生卷耳和多刺绿绒蒿群落 ,使其处于从属地位。

植被演替第 3 阶段的群落外貌基本上与前一阶段相似 ,所不同的是又出现了一种乔木矮柳 Salix sp. ,这是世界上最矮的树 ,它的适应能力很强 ,能在极端严酷的环境中生长。还出现了岩桦 Betula calcicola 这种灌木 ,草本又出现了喜阳的毛果菱陵菜 Potentilla eriocarpa 和莲座状成簇生长的硬枝点地梅 Androsace rigida。该阶段群落结构发生了很大的变化 ,如图 4 所示 ,簇生卷耳由主要伴生种演变为极具竞争力的单优群落、圆穗蓼的竞争力逐渐减弱 ,趋向于与丝叶苔草形成共优群落、密生苔草 Carex crebra 和尼泊尔香青越来越能够适应周围的环境 ,形成了共优群落 ,并且还出现了马先蒿 Pedicularis sp. 群落 ,一共 4 个主要的群落。其中维西风毛菊是主要的常见种 ,川滇藁本 Ligusticum sikiangense、澜沧翠雀 Delphinium thibeticum 和山景葶苈是偶见种。这一带已经位于林线的边缘 ,植被的盖度能达到 40% ,属于林缘稀疏草地。

植被演替第 4 阶段的植物群落完成了从草本、灌木到乔木等生活型的过渡 ,植被的郁闭度大大增加 ,从前一阶段到这一阶段似乎有些断层 ,因为群落外观一下子发生了飞跃式的变化 ,前几个阶段的植被均是比较零散而呈块状分布的 ,此时一下子进入了长苞冷杉的纯林分布区。造成这种断层的原因很有可能是由温度所致 ,由于林区上部的气温限制了大规模的森林向冰川末端扩散的速度。这一阶段草本的物种更加丰富 ,而且开始向阔叶和高大的方向过渡 ,如柱茎风毛菊 Saussurea columnaris 和奇形风毛菊 Saussurea fastuosa ,同时又出现了 17 个新物种 ,数量剧增 ,有 7 个物种消失 ,如卵羽玉龙蕨、硬枝点地梅、圆穗蓼等。此时灌木大量出现 ,又出现了 6 种 ,如小檗 Berberis sp. 、毛喉杜鹃 Rhododendron cephalanthum、刺红珠 Berberis dictyophylla、绒叶黄花木 Piptanthus tomentosus 等。乔木又出现了大果红杉 Larix potaninii 不过数量比较少。此阶段草本植物群落组成如图 5 所示 ,是丝叶苔草群落 ,密生苔草群落和翠雀 Delphinium sp. 群落的组合。丝叶苔草群落的主要伴生种是奇形风毛菊和银莲花 Anemone sp. ,翠雀群落的主要伴生种是铁线莲 Clematis sp. ,密生苔草的主要伴生种是

岩生银莲花 *Anemone rupicola* 和玉龙藁本 *Ligusticum rechingerana*。在这几个群落中丝叶苔草群落占有绝对优势,其累计贡献率是 39.74%,因此可以认为该阶段是丝叶苔草的最适生长带,其竞争力在经历了前几个阶段后逐步增强;密生苔草比尼泊尔香青更能适应这一阶段的环境,因而由共优群落,变成密生苔草的单优群落。

植被演替第 5 阶段的群落外观与前一阶段基本相似,乔木层的优势种仍然是长苞冷杉,草本层的优势种是密生苔草,而且草本又出现了 10 种新的更加喜湿、高大、阔叶的植物,如密毛紫菀 *Aster vestitus*、兔儿风 *Ainsliaea* sp.、剪股颖 *Agrostis matsumurae*、甘西鼠尾 *Salvia przewalskii* 等。如图 6 所示这一阶段的主要植物群落是密生苔草的单优群落,玉龙藁本+奇形风毛菊的共优群落和甘肃苔草 (*Carex kansuensis*) + 丝叶苔草的共优群落 3 个主要的植物群落。其中,密生苔草单优群落的竞争力最强,其累计贡献率为 42.38%,而其他两个群落均处于劣势。此外,从叶片形态上来看,密生苔草的叶子较丝叶苔草的来说,已不是针形的而是较窄的片状,这说明这一地带的气温比前一阶段有所升高。此阶段出现的新物种数量较前一阶段有明显减少,可能是由于随着林冠层郁闭度的增大,草本层植物能够利用到的阳光越来越少,使得喜阳的草本逐渐减少所致。

总的来说,在经历了从草本—灌木—乔木的 250a 的演进后,维管束植物的演替已趋于完成。演替早期植物的定居速度是比较缓慢的,演替中期植物的侵占速度陡然增加,到演替后期植被覆盖裸地的速度又开始重新缓和,也就是说演替后期已进入生态平衡阶段即演替的顶级阶段。此外,随着演替时间的推进,各个优势种的高度、密度、生物量和盖度都是呈增大的趋势,但频度的变化相对来说是比较平稳的。这说明伴随着植被的演替,土壤、温度、水分、辐射等环境因子均变得更为缓和,更加适合植物的定居及生长。

5 讨论与结论

5.1 植被演替中植被类型的变化及解释

一般来讲,旱生原生演替要经过地衣、苔藓、草本植物和木本植物 4 个阶段^[25]。然而白水 1 号冰川裸地植被演替过程中植被类型的变化不是完全遵循这样的规律,而是按照草本—灌木—乔木的顺序变化的,区别在于:首先从高等有花植物而不是地衣或苔藓开始进行演替,随后一年生草本和多年生草本共生,直到第 3 个阶段(海拔 4166 m 处)出现灌木的同时,才出现了苔藓,这是流石滩植物群落形成的一个特点。因为在石砾及碎石间细碎物质积累较快,有花植物的繁殖体能够借助稳定的土壤条件生根定居^[26]。由此看来,自然演替过程更倾向于个体演替论的观点,即演替并非一定要按照固定的顺序进行,而是取决于早期定居的物种是什么。

那么植物定居下来之后,各物种及种群间是如何替代的呢?从生态位理论和竞争排斥原理相结合的角度来看,其适应性及生态幅的大小如下顺序:乔木>灌木>多年生草本>1 年生草本,因而演替的过程总会朝着适应性强及生态幅大的物种的方向演进,而且在演替的整个过程中各群落及种对之间通常是相互独立并共存着的,符合 R. H. Whittaker 的群落中全部物种间的关联类型呈正态分布的观点^[27],说明它们之间的生态位是分离的,重叠较少,存在直接种间竞争的物种较少,群落内部竞争以种内竞争为主。以草本植物演替为例我们可以作更进一步的解释:第一演替阶段,虽然环境比较恶劣,土壤养分也比较贫瘠,但是相对于物种数目来说,资源还是相对丰富的,因而各个群落间仍是能够共存的,物种间的关系以种内竞争为主,如簇生卷耳,多刺绿绒蒿和短柱灯芯草这 3 个群落,它们能共存是因为其生态位较狭,且重叠较少,那么生境中一定有未被利用的资源,它们将通过激烈的种内竞争来扩展资源利用的范围,同时能够适应该机制的物种必将在进化中获得好处,而且种内竞争的结果又促使两物种间生态位的接近^[27]。而山景葶苈和圆穗蓼是短柱灯芯草的主要伴生种,说明它们之间生态位是比较靠近的,而且对资源利用具有相似的诉求,于是它们之间的种间竞争占优势,将会导致两种结果:一是某一物种的灭亡,二是通过生态位的分离而使两物种得以共存^[27]。虽然这几个种对间是竞争关系,但是该群落在这一阶段却处于次要地位,所以该阶段仍主要表现为种内竞争。进入第 2 阶段后,圆穗蓼和丝叶苔草成为最为主要的两个群落,圆穗蓼在与短柱灯芯草和山景葶苈的竞争中胜出,圆穗蓼与山景葶苈的生态位分化后得以共存,而短柱灯芯草却灭亡了,这时圆穗蓼与簇生卷耳和多刺绿绒蒿的生态位开始接近,它们之间出现了种间竞争。总之,演替过程中每个阶段群落的组成特征都是不尽相同的,印证了生

态位理论的观点,不同物种具有不同的生态位,所以在不同的演替阶段构成了不同的植物群落。那些能够成为优势种的物种通常是生态位较宽,适应性较强,在多个演替阶段能够存活,并能利用多种资源的物种。在演替过程中,随着土壤的养分、水分和气温等外界条件的改善,能够被植物利用的资源越来越多,同时,外界环境条件也更能适应植物的定居,于是在此定居的物种就越来越多,为了避免直接的竞争,使得群落组成更加稳定,植物自身的生态位不断发生分化,从草本—灌木—乔木的转变就是生态位分化的一种表现,物种通过占据不同的生态位,使得各自都能尽可能最大化的利用更多资源,以期在进化过程中获得更大的好处。因此,我们可以认为演替过程中物种替代就是在其生态位不断的分化与接近,激烈的种内与种间竞争过程中持续下去的,直到处于某种动态平衡为止,这时群落的外观基本不变,然而群落内部却一直处于变化之中。

5.2 小冰期终碛垄年龄的估计

表3列出了玉龙雪山白水1号冰川区和贡嘎山海螺沟冰川区自然地理概况的异同点,虽然两个区域的海拔分布范围及受控的天气系统是不同的,而且白水1号冰川前缘从完全裸露到有草本(海拔4300 m处发现总状绿绒蒿)出现经历了约6a的时间,其草本地被占优势的阶段持续了约20—30a的时间,比贡嘎山海螺沟冰川前缘出现草本植物的时间提前了2a,但是海螺沟冰川草本地被占优势的时间较短(8—15a)^[7]。这可能是由于白水1号冰川区分布的海拔高度更高的原因,低温条件使得森林无法快速入侵并占据主导地位。但是从区域角度上来看,二者均位于青藏高原东南缘的温冰川区,从演替方向来看,植被演替都是按照裸地—草本—灌木—乔木的顺序演进的,并最终形成了云、冷杉纯林。基于此笔者认为通过对比二者的演替过程再结合何元庆等用树轮及冰川变化资料重建的小冰期以来的气温变化资料^[20]来大致估计小冰期终碛垄的年龄是可行的。由此可以推断出白水1号冰川前缘小冰期最盛时的冰碛垄(海拔3800—3900 m)的年龄最早在170a左右,甚至比海螺沟冰川的170a更短^[7]。

表3 玉龙雪山白水1号冰川区与贡嘎山海螺沟冰川区的自然地理概况对比

Table 3 The comparison of the geography overview for the areas Baishui No. 1, Glacier Mt. Yulong and Hailuoguo Glacier, Mt Gongga		
	玉龙雪山白水1号冰川区 Baishui No. 1 Glacier Area, Mt Yulong	贡嘎山海螺沟冰川区 Hailuoguo Glacier Area, Mt Gongga
共同点 Common points	(1) 位于青藏高原东南缘的温冰川区; (3) 年均温度4—7℃, 年降水量1500—2000 m	(2) 海洋型冰川; (4) 山地暗针叶林, 主要物种有云、冷杉及多种杜鹃
不同点 Differences	研究区位于海拔3800—4300 m 间受西南季风和高空西风环流影响	研究区位于海拔2800—2950 m 间受东南季风影响

致谢: 玉龙雪山冰川与环境观测研究站, 昆明植物所丽江高山生态站和西北师范大学生命科学学院的工作人员在样品采集、物种鉴定及论文思路等方面给予帮助, 特此致谢。

References:

- [1] Ren H, Cai X A, Rao X Q, Zhang Q M, Liu S Z. The theory on succession of plant community. *Ecologic Science*, 2001, 20(4): 59–67.
- [2] Xu Z Q, Li W H, Bao W K, Xu Q. A review on primary succession of vegetation. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3383–3389.
- [3] Jones G A, Henry G H R. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic. *Journal of Biogeography*, 2003, 30(2): 277–296.
- [4] Crocher R L, Major J. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *Journal of Ecology*, 1955, 43(2): 427–448.
- [5] Hodgkinson I D, Webb N P, Coulson S J. Primary community assembly on land—the missing stages: why are the heterotrophic organisms always there first? *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 569–577.
- [6] Stork A. Plant immigration in front of retreating glaciers, with examples from the Kebnekajse Area, Northern Sweden. *Geografiska Annaler*, 1963, 45(1): 1–22.
- [7] Li X, Xiong S F. Vegetation primary succession on glacier foreland in Hailuoguo, Mt. Gongga. *Mountain Research*, 1995, 13(2): 109–115.
- [8] Huo C F, Cheng G W, Lu X Y, Fan J H, Xiao F P. Dynamic simulation of climate change impacts on forest primary succession in Gongga Mountain, southwestern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2012, 32(1): 1–6.
- [9] Luo J. Interspecific covariation during primary succession on the east slope of Gongga Mountain. *Mountain Research*, 1996, 14(4): 235–238.

- [10] He L, Tang Y. Soil development along primary succession sequences on moraines of Hailuoguo Glacier, Gongga Mountain, Sichuan, China. *Catena*, 2008, 72(2): 259–269.
- [11] Wang X X. Primary succession of microflora along glacier forefield of Urumqi Glacier No. 1. [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2010.
- [12] Sigler W V, Crivii S, Zeyer J. Bacterial succession in glacial forefield soils characterized by community structure, activity and opportunistic growth dynamics. *Microbial Ecology*, 2002, 44(4): 306–316.
- [13] Sigler W V, Zeyer J. Microbial diversity and activity along the forefields of two receding glaciers. *Microbial Ecology*, 2002, 43(4): 397–407.
- [14] Nicol G W, Tschirko D, Embley T M, Prosser J I. Primary Succession of Soil Crenarchaeota across a Receding Glacier Foreland. *Environment Microbiology*, 2005, 7(3): 337–347.
- [15] Shinpei Y, Masaki U, Takayuki N, Hiroshi K, Hiroshi K. Characterization of Soil Microflora on a successional glacier Foreland in the high Arctic on Ellesmere Island, Nunavut, Canada using Phospholipid fatty acid analysis. *Polar Bioscience*, 2006, 19: 73–84.
- [16] Schütte U M E, Abdo Z, Bent S J, Williams C J, Schneider G M, Solheim B, Forney L J. Bacterial succession in a glacier foreland of the High Arctic. *The ISME Journal*, 2009, 3(11): 1258–1268.
- [17] Wang X X, Zhang T, Sun J, Zhang X B, Ling Z Q, Lou K. Ecological characterization of soil microflora in primary succession across glacier forefield: a case study of Glacier No. 1 at the Headwaters of Urumqi River. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(23): 6563–6570.
- [18] Li Z X, He Y Q, He X Z, Jia W X, Wang S J, Chang L, Zhu G F, Xin H J. Environmental records from a shallow profile, Baishui No. 1 Glacier, Mt. Yulong. *Earth and Environment*, 2009, 37(4): 360–365.
- [19] Zheng B X. Quaternary glaciation and glacier evolution in the Yulong mount, Yunnan. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2000, 22(1): 53–61.
- [20] He Y Q, Zhang Z L, Yao T D, Chen T, Pang H X, Zhang D. Modern changes of the climate and glaciers in China's Monsoonal temperate-glacier region. *Acta Geographica Sinica*, 2003, 58(4): 550–558.
- [21] Li J J, Su Z. *Glaciers in the Hengduan Mountains*. Beijing: Science Press, 1996.
- [22] Li Z X, He Y Q, Pu T, Jia W X, He X Z, Pang H X, Zhang N N, Liu Q, Wang S J, Zhu G F, Wang S X, Chang L, Du J K, Xin H J. Changes of climate, glaciers and runoff in China's monsoonal temperate glacier region during the last several decades. *Quaternary International*, 2010, 218(1/2): 13–28.
- [23] Zhao X T, Zheng B X, Xiao Z R, Li T S. Research on investigation, development and programmings of tourism resources at Glacier Park of Mt. Yulong. Beijing: Institute of Geology, Chinese Academy of Sciences, 1998.
- [24] Liu W W. A primary study on vegetation in the Water-Level-Fluctuating Zone of Three Gorges Reservoir [D]. Wuhan: Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, 2011.
- [25] Kimmins J P. *Forest Ecology*. New York: Mcmillan, 1987.
- [26] Jiang H Q, Zhu W M. A studying on vegetation of the flowstone beach in Mt. Yulong. *Journal of Yunnan University*, 1957, (4): 163–178.
- [27] Li B, Yang C, Lin P. *Ecology*. Beijing: Higher Education Press, 1999.

参考文献:

- [1] 任海, 蔡锡安, 饶兴权, 张倩娟, 刘世忠. 植物群落的演替理论. *生态科学*, 2001, 20(4): 59–67.
- [2] 许中旗, 李文华, 鲍维楷, 许晴. 植被原生演替研究进展. *生态学报*, 2005, 25(12): 3383–3389.
- [7] 李逊, 熊尚发. 贡嘎山海螺冰川退却迹地植被原生演替. *山地研究*, 1995, 13(2): 109–115.
- [8] 霍常富, 程根伟, 鲁旭阳, 范继辉, 肖飞鹏. 气候变化对贡嘎山森林原生演替影响的模拟研究. *北京林业大学学报*, 2010, 32(1): 1–6.
- [9] 罗辑. 贡嘎山东坡植被原生演替的种间协变. *山地研究*, 1996, 14(4): 235–238.
- [11] 王晓霞. 乌鲁木齐河源 1 号冰川前缘微生物原生演替 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2010.
- [17] 王晓霞, 张涛, 孙建, 张雪兵, 李忠勤, 娄恺. 冰川前缘土壤微生物原生演替的生态特征——以乌鲁木齐河源 1 号冰川为例. *生态学报*, 2010, 30(23): 6563–6570.
- [18] 李宗省, 何元庆, 和献中, 贾文雄, 王世金, 常丽, 朱国锋, 辛惠娟. 我国典型季风海洋型冰川积累区冰雪剖面的环境记录. *地球与环境*, 2009, 37(4): 360–365.
- [19] 郑本兴. 云南玉龙雪山第四纪冰期与冰川演化模式. *冰川冻土*, 2000, 22(1): 53–61.
- [20] 何元庆, 张忠林, 姚檀栋, 陈拓, 庞洪喜, 章典. 中国季风温冰川区近代气候变化与冰川动态. *地理学报*, 2003, 58(4): 550–558.
- [21] 李吉均, 苏珍. *横断山冰川*. 北京: 科学出版社, 1996.
- [23] 赵希涛, 郑本兴, 肖泽榕, 李铁松. 玉龙雪山冰川公园旅游资源调查, 规划和深层次开发研究报告 [R]. 北京: 中国科学院地质研究所, 1998.
- [24] 刘维伟. 三峡水库消落区植被初步研究 [D]. 武汉: 中国科学院武汉植物园, 2011.
- [26] 姜汉侨, 朱维明. 丽江玉龙山流石滩植被初步观察. *云南大学学报: 玉龙雪山植被调查专号*, 1957, (4): 163–187.
- [27] 李博, 杨持, 林鹏. *生态学*. 北京: 高等教育出版社, 1999.