

陈彭祯霓, 任亮晶, 罗辑, 孙守琴, 刘巧, 张伟, 戴巡. 海螺沟冰川退缩区原生演替序列植被物种多样性与生物量的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28 (5): 1129-1136

Chen PZN, Ren LJ, Luo J, Sun SQ, Liu Q, Zhang W, Dai X. Relationship between biodiversity and biomass along the primary succession chronosequence in the foreland of the Hailuoguo Glacier [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, 28 (5): 1129-1136

海螺沟冰川退缩区原生演替序列植被物种多样性与生物量的关系

陈彭祯霓^{1,7} 任亮晶^{1,4} 罗辑¹ 孙守琴^{2,3} 刘巧¹ 张伟⁵ 戴巡⁶

¹中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所 成都 610041

²四川大学水力学与山区河流开发保护国家重点实验室 成都 610065

³四川大学水利水电学院 成都 610065

⁴四川师范大学生命科学学院 成都 610101

⁵四川省农业农村厅植物保护站 成都 610041

⁶四川省甘孜州海螺沟景区管理局 甘孜 626000

⁷中国科学院大学 北京 100049

摘要 生物量-物种多样性关系是生态研究的热点之一,其具体模式目前还未形成共识,背后机制也存在较大争议。在川西贡嘎山海螺沟冰川退缩区原生演替序列上建立样地,以空间代替时间的方法,对冰川退缩后第6、27、37、47、53、59、87、127、157年期间9个演替阶段(T1-T9)进行生物量和物种多样性调查,分析冰川退缩区植被原生演替过程中物种多样性演化格局及与植被生物量的关系。结果显示:(1)海螺沟冰川退缩区物种丰富,共记录植物27目31科58属68种,但不同演替阶段植物物种组成差异较大;(2)群落尺度上植物物种丰富度、Shannon-Wiener指数和E. Pielou指数呈“单峰”型,峰值分别出现在59年(29.00 ± 2.00)、87年(2.68 ± 0.21)和87年(0.88 ± 0.07);(3)植物群落生物量介于0.95-207.80 t/hm²之间,呈波动上升,在87年达到峰值;(4)群落尺度上生物量与物种多样性具有长期正线性相关关系,而乔、灌、草不同层次生物量-物种多样性关系无显著相关,仅少数呈负相关。本研究为生物量-物种多样性关系假说提供了一个实例,并表明不同演替阶段物种组成差异大,群落生物量-物种多样性关系存在正相关,但各层次内部无统一趋势。(图3表4参35)

关键词 原生演替;生物多样性;生物量;物种组成;冰川退缩区

Relationship between biodiversity and biomass along the primary succession chronosequence in the foreland of the Hailuoguo Glacier

CHEN Pengzhenni^{1,7}, REN Liangjin^{1,4}, LUO Ji¹, SUN Shouqin^{2,3}, LIU Qiao¹, ZHANG Wei⁵ & DAI Xun⁶

¹Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

²State Key Laboratory of Hydraulics and Mountain River Engineering, Sichuan University, Chengdu 610065, China

³College of Water Resource and Hydropower, Sichuan University, Chengdu 610065, China

⁴College of Life Sciences, Sichuan Normal University, Chengdu 610101, China

⁵Plant Protection Station of Sichuan Agricultural and Rural Department, Chengdu 610101, China

⁶Hailuoguo Administration Bureau of Ganzi Prefecture of Sichuan, Ganzi 626000, China

⁷University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract The relationship between biomass and diversity is a hotspot of ecological research. The specific model describing this relationship has not yet reached a consensus, and the underlying mechanism remains controversial. This study investigated the variation in plant biodiversity and the relationships between species diversity and biomass along a primary vegetation successional chronosequence in the foreland of the Hailuoguo Glacier in West Sichuan of China. The results indicated a high abundance of plants at the successional chronosequence, with 68 species, 58 genera, 31 families, and 27 orders recorded across successional stages. At the community level, a humped shape in the variation of plant species richness, Shannon-Wiener index, and E. Pielou index along the successional chronosequence was observed, with peaks at the 59 (29.00 ± 2.00), 87 (2.68 ± 0.21)- and 87 (0.88 ± 0.07)-year time points. Moreover, the vegetation biomass varied at 0.95-207.80

收稿日期 Received: 2021-03-31 接受日期 Accepted: 2021-06-21

国家自然科学基金项目(41877347)和四川省杰出青年科技人才项目(2020JDJQ0004)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (41877347), and the Program of Sichuan Excellent Youth Sci-Tech Foundation (2020JDJQ0004)

通信作者 Corresponding authors (E-mail: shouqinsun@scu.edu.cn)

t/hm² along the chronosequence, with fluctuations along the succession, peaking at 87 years. Across the successional chronosequence, there was a positive linear correlation between plant biomass and diversity at the community level and a negative or no significant correlation at the canopy, mid, or ground layers. This study provides empirical evidence supporting the biomass diversity hypothesis in forest ecosystems, thus contributing to extending the generality of this framework. The results showed significant differences in species composition at different succession stages and a positive correlation between community biomass and species diversity; however, there was no unified trend within each level.

Keywords primary succession; biodiversity; biomass; species composition; lacier retreat area

物种多样性是生态系统最基本的特征之一,生物量是衡量生态系统生产力的重要指标^[1]。在全球变化和人类活动共同影响下,生态系统物种灭绝和物种多样性丧失加剧,物种多样性与生物量等生态系统功能的关系成为生态学研究的核心内容之一^[2-3]。研究植物物种多样性与生物量的关系,对于阐明物种多样性对生态系统功能的作用具有重要意义^[4]。已有研究表明,植物生态系统生物量与物种多样性具有一定关系,常见的模式有“单峰”型^[5-6]、正线性相关型^[7-10]、负线性相关型^[2, 11]等多种类型,另有少数研究发现二者无显著关系^[12-15]。生物量与物种多样性的关系总体上具有时空尺度上的依赖性,但具体的模式目前还未形成共识,这种关系背后的因果机制也存在较大争议^[16],而且相关研究大多在草地群落进行。事实上,随着全球变化、自然灾害及人为干扰的加剧,特别是火灾、泥石流等自然灾害以及冰川退缩等现象的发生,大量的原生和次生裸地不断形成,并随时间发育成具有不同年龄的植被演化序列^[17],为生态系统形态结构和功能演化研究提供了理想的场所。对于这些森林生态系统,目前的研究主要集中在土壤理化特性、物种组成、植物化学计量特征、植物物种间关系以及土壤微生物群落结构演变等方面^[18-21],对生态系统演化过程中植物物种多样性演变及与生物量关系的研究和调查目前还比较缺乏^[22]。

本研究以海螺沟冰川退缩区植被原生演替区为例,采用空间代替时间的方法,分析川西亚高山区域冰川退缩迹地植被原生演替过程中,物种多样性演变规律及与生物量间的关

系,为揭示区域生态系统植被正向演化过程中物种多样性和生态功能演进关系提供基础,同时为川西亚高山生态系统结构和功能维护以及退化生态系统的恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

海螺沟冰川地处青藏高原东缘,位于四川省甘孜藏族自治州贡嘎山东坡(29°20′-30°20′N, 101°30′-102°15′E)。海螺沟冰川自小冰期以来持续退缩,在冰川前缘形成了长约2 km、宽约0.6 km的冰川退缩迹地,平均海拔约2.8 km。该区水热条件好,气候相对暖湿,属于山地寒温带气候类型,年平均降水量1 500-1 900 mm,年平均气温5-8 °C,1月平均气温最低(-4.4 °C),7月平均气温最高(11.9 °C),气温年较差大,日较差小^[23]。土壤成土母质主要是冰碛物,质地普遍疏松、粗糙,砂砾等新生体含量高,黏粒含量低,硅铝和硅铝铁率较高,土壤发育较为年轻^[23]。随着演替进行,土壤中营养元素增加,土壤逐渐向山地暗棕壤发。植被在过去130年的时间中,形成了一个完整的从裸地到先锋群落再到顶级群落的连续植被原生演替序列^[24]。根据植被演化特征,该区域植被演化过程被分为9个阶段(表1):(1) T1阶段,苔藓生物结皮及非常稀疏的先锋植物柳树(*Salix*)、冬瓜杨(*Populus purdomii*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)群落阶段;(2) T2阶段,苔藓结皮、黄芪(*Astragalus membranaceus*)、柳树、冬瓜杨和少

表1 样地基本信息

Table 1 Basic information of the sample plots

退缩时间 Retreat time	演替时间 Succession time (t/a)*	样地编号 Plot No.	海拔 Altitude (h/m)	林分密度 Forest density (n/hm ²)	主要树种 Main trees
2011	6	T1	2974		冬瓜杨、柳树、沙棘幼苗、黄芪、苔藓 <i>Populus purdomii</i> , <i>Salix</i> , <i>Hippophae rhamnoides</i> seedlings, <i>Astragalus membranaceus</i> , and moss
1990	27	T2	2955	4100	冬瓜杨、柳树、沙棘小树、茶藨子 <i>P. purdomii</i> , <i>Salix</i> , <i>H. rhamnoides</i> young trees, and <i>Ribes</i>
1980	37	T3	2949	3300	冬瓜杨、柳树、沙棘小树、桦树、冷杉幼苗、忍冬 <i>P. purdomii</i> , <i>Salix</i> , <i>H. rhamnoides</i> young trees, <i>Betula</i> , <i>Abies fabri</i> seedlings, and <i>Lonicera japonica</i>
1970	47	T4	2902	3400	冬瓜杨、柳树、沙棘中大树、桦树、冷杉幼树 <i>P. purdomii</i> , <i>Salix</i> , <i>H. rhamnoides</i> young and adult trees, <i>Betula</i> , and <i>A. fabri</i> young trees
1966	53	T5	2934	1550	冬瓜杨、柳树、沙棘大树、桦树、冷杉、杜鹃 <i>P. purdomii</i> , <i>Salix</i> , <i>H. rhamnoides</i> adult trees, <i>Betula</i> , <i>A. fabri</i> , and <i>Rhododendron simsii</i>
1958	59	T6	2897	1000	冬瓜杨大树、云冷杉中树、桦树、荚蒾 <i>P. purdomii</i> , <i>Picea brachytyla</i> and <i>A. fabri</i> medium trees, <i>Betula</i> , and <i>Viburnum dilatatum</i>
1930	87	T7	2867	1267	冬瓜杨大树、云冷杉大树、桦树、槭树 <i>P. purdomii</i> , <i>P. brachytyla</i> and <i>A. fabri</i> adult trees, <i>Betula</i> , and <i>Acer</i>
1890	127	T8	2832	1300	云冷杉顶级群落 <i>P. brachytyla</i> - <i>A. fabri</i> climax community
1860	157	T9	2820	1200	云冷杉顶级群落 <i>P. brachytyla</i> - <i>A. fabri</i> climax community

*演替时间为截止至2017年。*The succession time is up to 2017.

量沙棘为主的开敞群落；(3) T3阶段，相对密闭的柳树、沙棘和冬瓜杨幼树群落；(4) T4-T5阶段，柳树、沙棘和冬瓜杨中树群落；(5) T6阶段，冬瓜杨凭借其高生长速度和较高的光合速率，占据更多的空间，柳树和沙棘逐渐演变为衰退种群；(6) T7阶段，随着群落郁闭度增加，峨眉冷杉 (*Abies fabri*) 和麦吊杉 (*Picea brachytyla*) 先后进入林地，群落随后进入以冬瓜杨和峨眉冷杉为优势种的针阔混交林阶段；(7) T8-T9阶段，最终形成以峨眉冷杉和麦吊云杉为优势种的针叶林顶级群落。不同演替阶段的年龄通过对冰川退缩过程的前期观测，结合不同演替阶段树木年龄获得。

1.2 试验设计和样品采集

于2017年8月在上述9个演替阶段分别设置样地。在每个演替阶段随机布设3个10 m × 10 m乔木实验样方，调查DBH (胸径) ≥ 5 cm的所有乔木植物个体，记录种名、编号、胸径等。在每个乔木样方内随机设置3个3 m × 3 m的灌木实验样方和3个1 m × 1 m的草本实验样方，记录样方内所有植物物种数、盖度及高度等，并用GPS仪记录位置和海拔。其中乔木生物量使用生物量模型计算^[6]。灌木和草本植物生物量用收获法测定^[25]。

1.3 植被物种多样性计算

每个样方的物种多样性采用物种丰富度 (*S*)、Shannon-Wiener多样性指数 (*H'*) 以及E. Pielou 均匀度指数 (*E*) 表示，计算公式如下^[22, 25]。

$$IV_{tree} = (RD + RF + RS)/3 \tag{1}$$

式中，*IV_{tree}*为乔木重要值，RD是相对密度，RF是相对频度，RS是相对显著度。

$$IV_{shrub\ and\ herb} = (RC + RH)/2 \tag{2}$$

式中，*IV_{shrub and herb}*为灌木重要值，RC是相对盖度，RH是相对高度。

$$S = N \tag{3}$$

式中，*S*为物种丰富度，*N*为样方内出现的植物物种数。

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \tag{4}$$

式中，*P_i*是一个样方中第*i*个物种的重要值的比例。

$$E = H'/\ln S \tag{5}$$

1.4 数据处理

运用统计软件Excel 2019对各演替阶段采样数据进行均值和标准误处理，同时使用SigmPlot 14.0以及Excel 2019软件进行绘图。运用SPSS 25.0软件进行单因素方差分析

(one way ANOVA) 和最小显著差异法 (least-significant difference, LSD) 对各演替阶段采集的数据进行差异显著性检验，利用皮尔逊相关分析对生物量与物种多样性进行分析拟合。

2 结果与分析

2.1 冰川退缩区植物物种组成

海螺沟冰川退缩区植物共27目31科58属68种，占贡嘎山植物^[22]总科数的20.5%、总属数的8.4%、总种数的2.8% (表2)。这些植物中，中国特有种6种，其中包括四川特有种1种 (峨眉冷杉, *A. fabri*)；另外大叶柳 (*Salix magnifica Hemsl*)、黄芩为渐危种，是国家三级保护植物。从植物区系组成看，各科含属数差异悬殊，含3个属以上的科有4个，占总科数的12.9%；含3个种以上的科有7个，占总科数的22.6%。研究区中寡种属和单种属的科、属较多，只有1种的属有50个，占总属数的86.2%，占总种数的73.5%，反映了本研究区植被物种的多样性和复杂性。依据种子植物科的分布区类型划分，海螺沟冰川退缩区31科种子植物可分为5个分布区类型和3个变型 (表2)^[26]。依据吴征镒先生关于中国种子植物属分布区类型的划分，海螺沟冰川退缩区53属种子植物可以划分为8个类型和3个变型^[27]。

不同演替阶段植物物种组成差异较大 (表3)。T1阶段树木以柳树、沙棘和冬瓜杨幼树为主，重要值分别为0.525、0.275和0.200，无DBH ≥ 5 cm的树种。T2-T3阶段，植被以柳树、沙棘和冬瓜杨为主导；T4-T5阶段乔木层以冬瓜杨、柳树和沙棘为主导，同时含有少量桦树 (*Betula*)；T6阶段冬瓜杨重要值达到最大值 (0.819)，同时桦树重要值达到0.181；T7-T8阶段乔木层主要以峨眉冷杉为主导，重要值为0.924-0.469；T9阶段峨眉冷杉为主导 (重要值0.902)，同时含有少量麦吊云杉 (*P. brachytyla*) (重要值0.098)。总体上，乔木群落经历了冬瓜杨-柳树-沙棘落叶阔叶林、冬瓜杨-桦树-槭树-峨眉冷杉针阔叶混交林、云冷杉顶极群落暗针叶林的演替过程。

灌木层总体上经历了茶藨子-忍冬、忍冬-插田泡、茛菪-茛菪叶的演替过程。T1阶段除银背柳 (*Salix ernesti*)、沙棘和少量冬瓜杨幼树外，无灌木层；T2-T3阶段植被以茶藨子 (*Ribes*) 和忍冬 (*Lonicera japonica*) 为主；T4阶段忍冬重要值达到最大 (0.501)，茛菪 (*Viburnum dilatatum*)

表 2 演替区种子植物科属种组成统计表
Table 2 Statistic table of families, genus, and species composition in the study area

科名 Family	属数 Genus	种数 Species	占比 Percentage (P/%)	科名 Family	属数 Genus	种数 Species	占比 Percentage (P/%)
百合科 Liliaeae	5	6	8.82	猕猴桃科 Actinidiaceae	1	1	1.47
唇形科 Labiatae	1	1	1.47	槭树科 Aceraceae	1	1	1.47
豆科 Leguminosae	1	1	1.47	茜草科 Rubiaceae	2	1	1.47
杜鹃花科 Ericaceae	1	2	2.94	蔷薇科 Rosaceae	7	10	14.71
凤仙花科 Balsaminaceae	1	2	2.94	忍冬科 Caprifoliaceae	2	2	2.94
禾本科 Gramineae	2	2	2.94	伞形科 Umbelliferae	2	2	2.94
胡颓子科 Elaeagnaceae	1	1	1.47	莎草科 Cyperaceae	1	1	1.47
虎耳草科 Saxifragaceae	5	5	7.35	山茱萸科 Cornaceae	1	1	1.47
桦木科 Betulaceae	1	1	1.47	石松科 Lycopodiaceae	1	1	1.47
菊科 Compositae	6	6	8.82	书带蕨科 Vittariaceae	1	1	1.47
兰科 Orchidaceae	2	2	2.94	松科 Pinaceae	2	3	4.41
鳞毛蕨 Dryopteridaceae	2	3	4.41	天南星科 Araceae	1	2	2.94
柳叶菜科 Onagraceae	1	1	1.47	卫矛科 Celastraceae	1	1	1.47
鹿蹄草科 Pyrolaceae	1	1	1.47	杨柳科 Salicaceae	2	4	5.88
马钱科 Loganiaceae	1	1	1.47	酢浆草科 Oxalidaceae	1	1	1.47
毛茛科 Ranunculaceae	2	2	2.94				

表 3 不同演替阶段各植被层主要物种重要值

Table 3 Important values of main species in different vegetation layers at different succession stages

阶段 Stage	物种 Species	草本重要值 IV _{herb}	灌木重要值 IV _{shrub}	乔木重要值 IV _{tree}
T1	黄芩 <i>Astragalus propinquus</i>	0.669	-	-
	雀稗 <i>Paspalum thunbergii</i>	0.318	-	-
	柳叶菜 <i>Epelobium hirsutum</i>	0.013	-	-
	沙棘(幼树) <i>Hippophae rhamnoides</i>	-	0.275	-
	银背柳(幼树) <i>Salix ernesti</i>	-	0.525	-
	冬瓜杨(幼树) <i>Populus purdomii</i>	-	0.200	-
	其他 Others	-	-	-
T2	鹿蹄草 <i>Pyrola calliantha</i>	0.805	-	-
	猪殃殃 <i>Galium spurium</i>	0.105	-	-
	华蟹甲草 <i>Sinacalia tangutica</i>	0.034	-	-
	忍冬 <i>Lonicera japonica</i>	-	0.376	-
	茶藨子 <i>Ribes</i>	-	0.624	-
	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	-	-	0.224
	柳树 <i>Salix</i>	-	-	0.675
T3	冬瓜杨 <i>P. purdomii</i>	-	-	0.101
	其他 Others	0.056	-	-
	鹿蹄草 <i>Pyrola calliantha</i>	0.191	-	-
	凤仙花 <i>Impatiens balsamina</i>	0.398	-	-
	猪殃殃 <i>G. spurium</i>	0.410	-	-
	忍冬 <i>L. japonica</i>	-	0.279	-
	茶藨子 <i>Ribes</i>	-	0.414	-
T4	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	-	0.166	-
	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	-	-	0.445
	柳树 <i>Salix</i>	-	-	0.300
	冬瓜杨 <i>P. purdomii</i>	-	-	0.255
	其他 Others	0.002	0.141	-
	鹿蹄草 <i>Pyrola calliantha</i>	0.774	-	-
	褐鳞鳞毛蕨 <i>Dryopteris squamifera</i>	0.036	-	-
T5	猪殃殃 <i>G. spurium</i>	0.145	-	-
	忍冬 <i>L. japonica</i>	-	0.501	-
	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	-	0.130	-
	茶藨子 <i>Ribes</i>	-	0.124	-
	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	-	-	0.193
	柳树 <i>Salix</i>	-	-	0.334
	冬瓜杨 <i>P. purdomii</i>	-	-	0.408
T6	其他 Others	0.045	0.245	0.065
	鹿蹄草 <i>Pyrola calliantha</i>	0.835	-	-
	茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	0.123	-	-
	猪殃殃 <i>G. spurium</i>	0.015	-	-
	忍冬 <i>L. japonica</i>	-	0.184	-
	插田泡 <i>Rubus coreanus</i>	-	0.562	-
	荚蒾 <i>V. dilatatum</i>	-	0.142	-
T7	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	-	-	0.034
	柳树 <i>Salix</i>	-	-	0.428
	冬瓜杨 <i>P. purdomii</i>	-	-	0.463
	其他 Others	0.027	0.112	0.075
	鹿蹄草 <i>Pyrola calliantha</i>	0.651	-	-
	象鼻南星 <i>Arisaema elephas</i>	0.084	-	-
	紫苑 <i>A. tataricus</i>	0.089	-	-
T8	荚蒾 <i>V. dilatatum</i>	-	0.454	-
	忍冬 <i>L. japonica</i>	-	0.109	-
	茅莓 <i>Rubus parvifolius</i>	-	0.215	-
	冬瓜杨 <i>P. purdomii</i>	-	-	0.819
	桦树 <i>Betula</i>	-	-	0.181
	其他 Others	0.176	0.222	-
	黄精 <i>Polygonatum sibiricum</i>	0.172	-	-
T9	石杉 <i>Huperzia</i>	0.175	-	-
	天名精 <i>Carpesium abrotanoides</i>	0.314	-	-
	荚蒾 <i>V. dilatatum</i>	-	0.621	-
	青莢叶 <i>Helwingia japonica</i>	-	0.095	-
	忍冬 <i>L. japonica</i>	-	0.095	-
	桦树 <i>Betula</i>	-	-	0.034
	槭树 <i>Acer</i>	-	-	0.032
T10	峨眉冷杉 <i>Abies fabri</i>	-	-	0.924
	其他 Others	0.339	0.189	0.010

续表3 Table 3 (continued)

阶段 Stage	物种 Species	草本重要值 IV _{herb}	灌木重要值 IV _{shrub}	乔木重要值 IV _{tree}
T8	草本层 Herb layer			
	山酢浆草 <i>Oxalis acetosella</i>	0.429	-	-
	囊瓣芹 <i>Pternopetalum davidii</i>	0.092	-	-
	东方野草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	0.330	-	-
	灌木层 Shrub layer			
	荚蒾 <i>V. dilatatum</i>	-	0.421	-
	青荚叶 <i>H. japonica</i>	-	0.472	-
	忍冬 <i>L. japonica</i>	-	0.083	-
	乔木层 Tree layer			
	桦树 <i>Betula</i>	-	-	0.319
T9	草本层 Herb layer			
	七筋姑 <i>Clintonia udensis</i>	0.305	-	-
	山酢浆草 <i>Oxalis acetosella</i>	0.374	-	-
	东方野草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	0.151	-	-
	灌木层 Shrub layer			
	青荚叶 <i>H. japonica</i>	-	0.885	-
	荚蒾 <i>V. dilatatum</i>	-	0.029	-
	鞘柄菝葜 <i>Smilax stans</i>	-	0.042	-
	乔木层 Tree layer			
	峨眉冷杉 <i>A. fabri</i>	-	-	0.902
	麦吊云杉 <i>Picea brachytyla</i>	-	-	0.098
	其他 Others	0.170	0.072	-

其他物种为重要值远小于0.1的物种；T1阶段沙棘、柳树、冬瓜杨胸径远小于5 cm，因此归类为灌木。
Other species' importance value is much less than 0.1. The diameter at breast height of *Hippophae rhamnoides*, *Salix*, and *Populus purdomii* is much less than 5 cm at T1 stage, so they are classified as shrubs.

和茶藨子重要值分别为0.130和0.124；T5阶段灌木优势物种为插田泡 (*Rubus coreanus*)、忍冬和荚蒾，重要值分别为0.562、0.184和0.142；T6和T7阶段，荚蒾逐步取代忍冬（重要值0.109）、插田泡等，成为最优势灌木物种，重要值分别为0.454和0.621；T8-T9阶段，灌木层由青荚叶和荚蒾共同主导逐渐演化为青荚叶主导（重要值0.885）（表3）。

随着演替进行，T1阶段草本层以黄芪和雀稗 (*Paspalum thunbergii*) 为主，重要值分别为0.669和0.318，同时含有少量和柳叶菜 (*Epelobium hirsutum*)；T2-T6阶段草本植物基本以鹿蹄草 (*Pyrola calliantha*) 为主，重要值分别为0.805、0.191、0.774、0.835和0.651；T7阶段草本层以天名精 (*Carpesium abrotanoides*)、石杉 (*Huperzia*) 和黄精 (*Polygonatum sibiricum*) 为主，重要值分别为0.314、0.175、0.172；T8-T9阶段草本植物以山酢浆草 (*Oxalis acetosella*)、东方野草莓 (*Fragaria orientalis*) 和七筋姑 (*Clintonia udensis*) 为主。总体上，草本群落优势物种经历了从黄芪—雀稗、鹿蹄草—猪殃殃—凤仙花、天名精—石杉—黄精、山酢浆草—东方野草莓—七筋姑的演替过程（表3）。

2.2 物种多样性随演替的变化特征

随演替的进行，植被Shannon-Wiener指数、物种丰富度指数和E. Pielou均匀度指数均呈“单峰”型分布（图1），峰值出现在T6-T7阶段，分别为2.68 ± 0.21、29.00 ± 2.00和0.88 ± 0.07。然而，植被林冠层（乔木）、中间层（灌木）和地被层

（草本）不同层次群落物种多样性随演替的变化趋势有较大差别（图2）。其中，乔木层Shannon-Wiener指数、物种丰富度指数和E. Pielou均匀度指数峰值主要出现在T4-T5阶段，分别为1.23 ± 0.06、4.00 ± 0.20和0.97 ± 0.05；灌木层Shannon-Wiener指数、物种丰富度指数和E. Pielou均匀度指数峰值主要出现在T1-T3阶段，分别为1.72 ± 0.14、12 ± 1.5和0.99 ± 0.08；草本层Shannon-Wiener指数、物种丰富度指数和E. Pielou均匀度指数峰值主要出现在T6-T7阶段，分别为1.92 ± 0.09、16.00 ± 3.00和0.70 ± 0.04。

2.3 植被演替过程中生物量变化特征

海螺沟冰川退缩区原生演替不同阶段植被总生物量介于0.95-207.80 t/hm²之间（图3），其中乔木层生物量介于0-206.90 t/hm²之间，灌木层生物量介于0.21-7.17 t/hm²之间，草本层生物量介于0.17-0.29 t/hm²之间。随着演替进行，冰川退缩区植被总生物量逐渐增加，最大值出现在T7阶段（图3）；演替时间增加时植被总生物量和乔木生物量略有下降。除T1阶段外，各演替阶段乔木层生物量占总生物量97%以上。是不同演替阶段生物量的主体。

2.4 冰川退缩区物种多样性与生物量的关系

群落总体生物量与Shannon-Wiener指数 ($P < 0.05$)、物种丰富度指数 ($P < 0.05$) 和E. Pielou均匀度指数 ($P < 0.01$) 呈正的线性相关（表4）。乔木层生物量与均匀度呈负相关 ($P < 0.05$)，与Shannon-Wiener指数和物种丰富度指数无显著

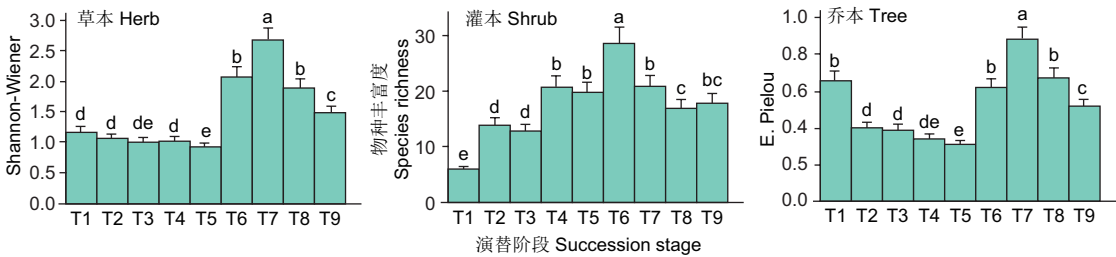


图1 不同演替阶段群落总体物种多样性特征。图中小写字母表示显著性差异 ($P < 0.05$)； $N = 3$ ；平均值 ± 标准误差。
Fig. 1 Community species diversity characteristics at different succession stages. The lowercase letters in the picture represent significant differences ($P < 0.05$); $N = 3$; mean ± SE.

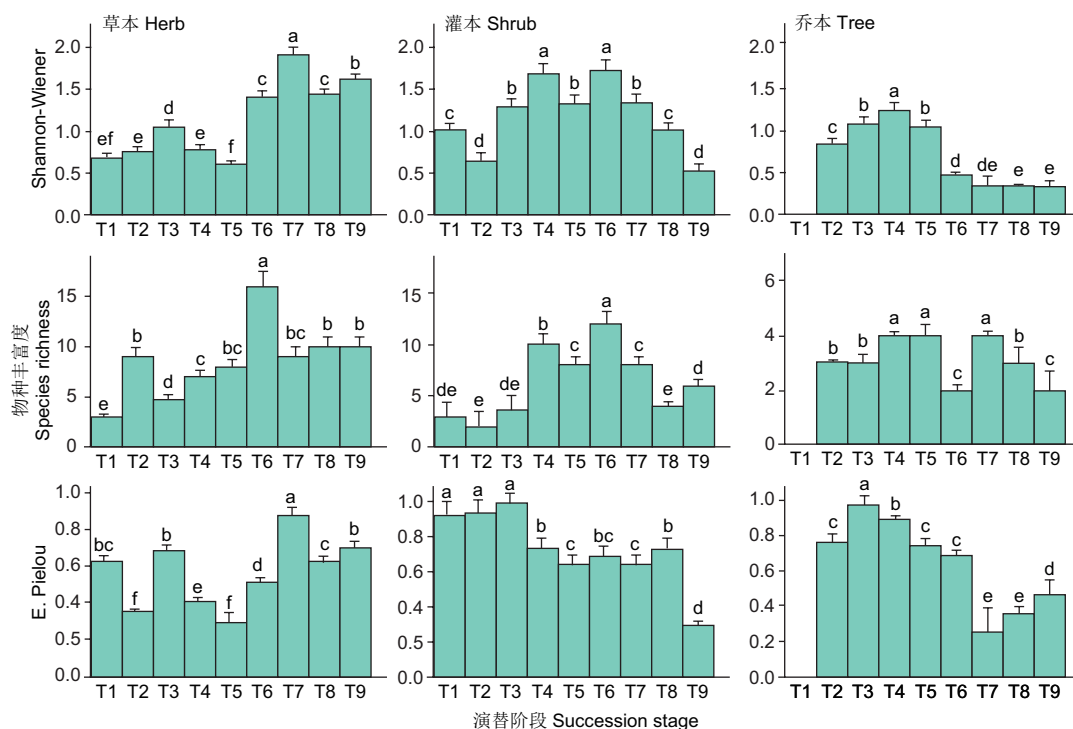


图2 各植被层不同演替阶段的物种多样性特征。图中小写字母表示显著性差异 ($P < 0.05$) ; $N = 3$; 平均值 $\pm$ 标准误。

Fig. 2 Species diversity characteristics of different vegetation layers at different succession stages. The lowercase letters in the picture represent significant differences ($P < 0.05$) ; $N = 3$; mean $\pm$ SE.

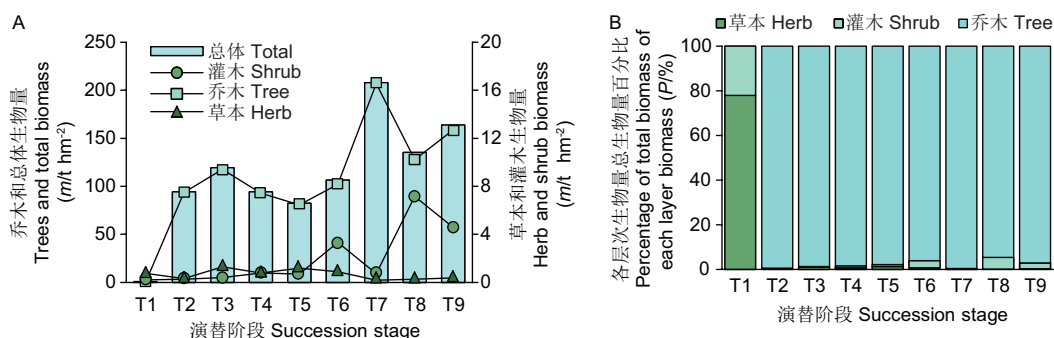


图3 各演替阶段各植被层总生物量变化及分配。

Fig. 3 Total biomass of each vegetation layer and its allocation in each succession stage.

相关性; 灌木层生物量与Shannon-Wiener指数、物种丰富度和均匀度指数均无显著相关关系; 草本层生物量与Shannon-Wiener指数和物种丰富度呈负相关 ($P < 0.05$) , 与均匀度无显著相关关系。物种间可能存在一系列复杂的跨层次相互作用, 从而导致整体群落的生物量-物种多样性呈正线性相关, 而各层次内生物量-多样性关系大多不具相关性, 仅少数呈现负相关。

3 讨论

海螺沟冰川退缩区植被调查结果显示, 随着植被原生演替的进行, 植物物种丰富度逐渐增大, 演替区整个植被生物量和物种多样性随演替时间增加呈“单峰”型分布, 生物量、物种多样性指数峰值出现在T6-T7阶段 (图1, 图3)。这一结果与Zhang等人对中国西南高山针叶林的植物物种多样性分析结果^[19]一致。T1-T2阶段环境处于极端状态, 苔藓和一些固氮植物 (如黄芪、沙棘等) 是主要的地被植物。它们通过增加土壤水分和养分、减少霜冻破坏, 提供比周围环境更好的微生

表4 演替区群落生物量与物种多样性的相关系数

Table 4 Correlation coefficient between biomass and species diversity in succession zone

层次 Layer	生物量 Biomass	Sig.
草本层 Herb layer	H'	-0.725 0.04*
	S	-0.249 0.05*
	E	-0.382 0.31
灌木层 Shrub layer	H'	-0.219 0.57
	S	-0.095 0.82
	E	-0.496 0.18
乔木层 Tree layer	H'	-0.680 0.06
	S	-0.014 0.97
	E	-0.749 0.03*
群落 Community	H'	0.658 0.05*
	S	0.693 0.05*
	E	0.829 0.01**

H': Shannon-Wiener指数; S: 物种丰富度; E: E. Pielou指数; *: 在0.05级别显著; **: 在0.01级别显著。

H': Shannon-Wiener index; S: species richness; E: E. Pielou index; * Significant at the 0.05 level; ** Significant at the 0.01 level.

境, 增强其他植物物种的存活和生长^[28]。T6-T7阶段, 植被演化为区域顶级群落, 以峨眉冷杉和麦吊杉为主的针叶树种占

据优势,一些次生树种和灌木仍持续存在,因此物种多样性仍能维持较高水平^[29]。然而,这种具有高物种多样性和生物量的森林不可能无限期地存在^[22, 30]; T8-T9阶段,受竞争机制的影响,生物量和物种多样性均下降^[29]。同时,不同层次物种多样性峰值在不同演替阶段出现交替互补,即在T1-T2阶段,光照充足但土壤养分不足,固氮类灌木物种多样性较为丰富; T3-T5阶段,乔木开始发育,草本植物发展空间较小,草本物种多样性降低; T6-T7阶段,乔木之间竞争激烈、优胜劣汰,给予了草本植物发展空间,故草本物种多样性增加而灌木和乔木物种多样性下降(图1,图2)。

演替至T6-T7阶段,乔木物种多样性下降,而林下灌木草本的物种多样性上升,其原因可能是,随着演替的进行,物种间对土壤养分、光照等的竞争作用加剧,乔木物种多样性通常会受限制;同时由于林窗增加,林下灌木、草本物种多样性反而很可能增加^[30-31]。通常情况下物种丰富度与Shannon-Wiener指数具有相似的变化趋势,但本研究中乔木层和灌木层存在这两种指数相悖的情况,其可能是由于物种均匀度的差异导致的^[32-33]。例如,灌木层T8阶段物种丰富度低于T9阶段,而T8阶段Shannon-Wiener指数高于T9阶段,是因为T8阶段物种的均匀度要远高于T9阶段($P < 0.05$),而物种多样性指数具有二元性,低丰富度高均匀性的生境和高丰富度低均匀性的生境在物种多样性指数的计算中可能具有同样的多样性,因此无法仅用一元特征进行评估^[8]。同样,乔木层Shannon-Wiener指数在T7-T9阶段数值较低,也是因为这几个阶段物种均匀度显著下降。可见,物种多样性需要多元特征共同评估^[32-33]。

生物量-物种多样性关系在生态学研究颇具争议,物种多样性结合生物量分布格局和数量比例,可以反映出更丰富的群落动态变化情况^[34]。本研究表明,植被原生演替过程中植物总体物种多样性与生物量呈正相关(表4),这一结果与过去国内外对森林群落的部分研究结果^[13, 15, 22, 35]一致。同时,大多数植物多样性与生物量存在积极效应的试验都是短期试验^[3]。然而,本研究在一个较长的时间序列内对整个森林植被原生演替过程研究发现,物种多样性和生物量之间呈正相关关系,这与Ruijven等人分析的8年植物多样性实验数据研究结果^[8]类似。

本研究涉及的乔、灌、草3个层次中,任何一个层次上,生物量与物种多样性间无显著关系,然而在生态系统整体尺度上,生物量与物种多样性间具有显著正相关关系。生态系统不同尺度上生物量-生物多样性关系存在差别的原因可能是:生态系统不同物种间的相互作用强度大,不仅各个层次内的物

种会相互影响,层次间的物种也会相互影响,比如一方面乔木根系可能会分泌有益物质促进其他层次植物生物量积累,另一方面也会拦截大量阳光,从而导致林下层灌、草植物缺乏充足的光照资源,阻碍生物量积累^[14],所以很难确定单一层次内部的生物量-物种多样性关系。该结果也说明物种多样性与生物量之间的关系不是直接的,而可能是由一系列复杂的相互作用将这两个变量联系起来,即一些生态系统中干扰和生境异质性等环境因素可能对生物量-物种多样性关系的影响更加强烈^[8, 10]。此外,部分研究认为,植被生物量-生物量关系还可能存在取样效应和生态位互补效应两种效应:其中前者认为植物物种多样性高的群落更有可能包含高产物种且被其控制,后者认为物种多样性高的群落能更完整地利用该群落的资源以及物种间存在促进等正相互作用^[7-8]。本研究中,当生物量较高时,物种丰富度与均匀度等指数均较高,且根据各层次重要值可以发现不同演替阶段优势物种多样,不存在大量单一优势种(表3)。同时,研究区域处于高海拔严寒地区且环境恶劣,根据压力梯度假说(植物间相互关系会随着环境压力而在互惠和竞争间转化,低海拔非生物胁迫小的生境以竞争为主,而高海拔非生物胁迫大的生境以互惠为主),物种间的互补作用强度大,从而排除取样效应,较为支持是由生态位互补效应造成的群落生物量-物种多样性的正线性相关。此外,各层次内部生物量-物种多样性关系与前人研究^[2, 11-13]类似,即呈负相关或者无显著关系。

4 结论

对海螺沟冰川退缩区植被演替过程的研究表明,整个演替序列植物物种组成差异较大,主要结论如下:(1)从演替初期到末期,乔木群落经历了冬瓜杨-柳树-沙棘落叶阔叶林、冬瓜杨-桦树-槭树-峨眉冷杉针阔叶混交林、云冷杉顶极群落暗针叶林的演替过程;灌木群落优势物种经历了茶藨子-忍冬、忍冬-插田泡、莢蒾-莢蒾叶的演替过程;草本群落优势物种经历了从黄芪-雀稗、鹿蹄草-猪殃殃、天名精-石杉-黄精、山酢浆草-七筋姑的演替过程;(2)随着演替的进行,植被生物量不断累积并呈波动性上升随后下降,整个群落的物种丰富度、Shannon-Wiener指数和E. Pielou均匀度指数随演替呈“单峰”型分布,乔木、灌木、草本植物不同层次植物物种多样性变化并无统一趋势;(3)生态系统尺度上物种多样性与生物量呈长期的正相关,但乔、灌、草不同层次内的生物量-物种多样性关系存在差异。以上结论说明生态位互补效应是植物群落生物量-物种多样性假说的一个重要机制。

参考文献 [References]

- 1 Tilman D. Causes, consequences and ethics of biodiversity [J]. *Nature*, 2000, **405** (7385): 208-211
- 2 Barrufol M, Schmid B, Bruelheide H, Chi X, Hector A, Ma K, Michalski S, Tang Z, Niklaus PA. Biodiversity promotes tree growth during succession in subtropical forest [J]. *PLoS ONE*, 2013, **8** (11): 1-12
- 3 Hooper DU, Adair EC, Cardinale BJ, Byrnes JEK, Hungate BA, Matulich KL, Gonzalez A, Duffy JE, Gamfeldt L, Connor MIO'. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change [J]. *Nature*, 2012, **486** (7401): 105-118
- 4 Grace JB, Anderson TM, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hautier Y, Hillebrand H, Lind EM, Pärtel M, Bakker JD, Buckley YM, Crawley MJ, Damschen EI, Davies KF, Fay PA, Firn J, Gruner DS, Hector A, Knops JMH, MacDougal AS, Melbourne BA, Morgan JW, Orrock JL, Prober SM, Smith MD. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness [J]. *Nature*, 2016, **529** (7586): 390-393
- 5 Guo QF, Wade LB. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships [J]. *Ecology*, 1998, **79** (7): 2555-2559
- 6 Wu X, Wang XP, Tang ZY, Shen Z, Fang J. The relationship

- between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China [J]. *Ecography*, 2015, **38** (6): 602-613
- 7 Hector A, Schmid B. Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. [J]. *Science*, 1999, **286** (5439): 1123-1127
 - 8 Ruijven JV, Berendse F. Long-term persistence of a positive plant diversity-productivity relationship in the absence of legumes [J]. *Oikos*, 2010, **118** (1): 101-106
 - 9 Ruiz-Benito P, Gómez-Aparicio L, Paquette A, Messier C, Kattge J, Zavala MA. Diversity increases carbon storage and tree productivity in Spanish forests [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2014, **23** (3): 311-322
 - 10 Brun P, Zimmermann NE, Graham CH, Lavergne S, Pellissier L, Münkemüller T, Thuiller W. The productivity-biodiversity relationship varies across diversity dimensions [J]. *Nat Commun*, 2019, **10** (1): 156-189
 - 11 Hong MG, Nam BE, Kim JG. Effects of soil fertility on early development of wetland vegetation from soil seed bank: focusing on biomass production and plant species diversity [J]. *J Plant Biol*, 2017, **60** (3): 241-248
 - 12 Cheng YX, Zhang CY, Zhao XH, Gadow KV. Biomass-dominant species shape the productivity-diversity relationship in two temperate forests [J]. *Ann For Sci*, 2018, **75** (4): 97-106
 - 13 Zhang YB, Duan BL, Xian JR, Korpelainen H, Li CY. Links between plant diversity, carbon stocks and environmental factors along a successional gradient in a subalpine coniferous forest in Southwest China [J]. *For Ecol Manag*, 2011, **262** (5): 361-369
 - 14 杨路存, 赵玉红, 徐文华, 周国英. 青海省高寒灌丛物种多样性、生物量及其关系[J]. *生态学报*, 2018, **38** (1): 309-315. [Ang LC, Zhao YH, Xu WH, Zhou GY. Species diversity, biomass, and their relationship in the alpine shrubberies of Qinghai Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38** (1): 309-315]
 - 15 Adler PB, Seabloom E, Borer E, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Harpole WS, Halloran OLR, Grace JB, Anderson TM. Productivity is a poor predictor of plant species richness [J]. *Science*, 2011, **333** (6050): 1750-1753
 - 16 周汉昌, 马安周, 刘国华, 庄国强. 冰川消退带微生物群落演替及生物地球化学循环[J]. *生态学报*, 2018, **38** (24): 9021-9033 [Zhou HC, Ma AZ, Liu GH, Zhuang GQ. Microbial community succession in glacier retreat area and the biogeochemical cycles [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38** (24): 9021-9033]
 - 17 Roberto CG, Anastasia D, Artem L, Velichevskaya AI, Lushchaeva IV, Pivovarova AV, Stefano V, Erica L, Andrea B, Volkov IV. The last 50 years of climate-induced melting of the Maliy Aktru glacier (Altai Mountains, Russia) revealed in a primary ecological succession [J]. *Ecol Evol*, 2018, **8** (15): 7401-7420
 - 18 Cocker RL, Major J. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska [J]. *J Ecol*, 1995, **43** (2): 427-448.
 - 19 Buma B, Bisbing S, Krapek J, Wright G. A foundation of ecology rediscovered: 100 years of succession on the William S. Cooper Plots in Glacier Bay, Alaska [J]. *Ecology*, 2017, **98** (6): 1513-1523
 - 20 Menge DN, Hedin LO. Nitrogen fixation in different biogeochemical niches along a 120000-year chronosequence in New Zealand [J]. *Ecology*, 2009, **90** (11): 2190-2201
 - 21 Yang DL, Luo J, Peng PH, Li W, Shi WB, Jia LY, He YM. Dynamics of nitrogen and phosphorus accumulation and their stoichiometry along a chronosequence of forest primary succession in the Hailuoguo Glacier retreat area, eastern Tibetan Plateau [J]. *PLoS ONE*, 2021, **16** (2): 246-253
 - 22 Wardle DA, Bardgett RD, Walker LR, Peltzer WD, Lagerström A. The response of plant diversity to ecosystem retrogression: evidence from contrasting long-term chronosequences [J]. *Oikos*, 2008, **117** (12): 93-103
 - 23 李霞, 杨太保, 田洪阵, 冀琴. 贡嘎山近40年冰川对气候变化的响应[J]. *水土保持研究*, 2013, **20** (6): 125-129 [Li X, Yang TB, Tian HZ, Ji Q. Response of glacier in Gongga Mountain to climate change during the last 40 years [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2013, **20** (6): 125-129]
 - 24 Jiang YL, Song MY, Zhang S, Cai Z, Lei Y. Unravelling community assemblages through multi-element stoichiometry in plant leaves and roots across primary successional stages in a glacier retreat area [J]. *Plant Soil*, 2018, **428** (1-2), 291-305
 - 25 Zhang JY, Zhao HL, Zhang TH, Zhao XY, Drake S. Community succession along a chronosequence of vegetation restoration on sand dunes in Horqin Sandy Land [J]. *Arid Environ*, 2005, **62** (5): 555-566
 - 26 吴征镒, 周浙昆, 李德铎, 彭华, 孙航. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]. *植物分类与资源学报*, 2003, **25** (3): 245-257 [Wu ZY, Zhou ZK, Li DZ. The areal-types of the world families of seed plants [J]. *Plant Divers*, 2003, **25** (3): 245-257]
 - 27 吴征镒. 论中国植物区系的分区问题[J]. *植物分类与资源学报*, 1979, **1** (1): 1-20 [Wu ZY. On the division of flora in China [J]. *Plant Divers*, 1979, **1** (1): 1-20]
 - 28 Ezcurra C, Gavini SS. Alpine plant diversity in temperate mountains of South America [J]. *Enc World's Biomes*, 2020, **16** (1): 323-334
 - 29 Fraser LH, Pither J, Jentsch A, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness [J]. *Science*, 2015, **349** (6245): 302-305
 - 30 Wardle DA, Walker LR, Bardgett RD. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences [J]. *Science*, 2004, **305** (5683): 509-513
 - 31 Wang ZH, Chiarucci A, Arratia JF. Integrative models explain the relationships between species richness and productivity in plant communities [J]. *Sci Rep*, 2019, **9** (1): 1-17
 - 32 Stirling G, Wilsey B. Empirical relationships between species richness, evenness, and proportional diversity [J]. *Am Nat*, 2001, **158** (12): 286-299
 - 33 Wilsey BJ, Chalcraft DR, Bowles CM, Willig MR. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity [J]. *Ecology*, 2005, **86** (1): 1178-1184
 - 34 Willig MR. Biodiversity and productivity [J]. *Science*, 2011, **333** (1324): 1709-1710
 - 35 Whittaker RJ, Heegaard E. What is the observed relationship between species richness and productivity? [J]. *Ecology*, 2003, **84** (164): 3384-3390