

DOI: 10.5846/stxb201412112469

杨一, 王懿祥, 白尚斌, 刘蕾蕾, 朱婷婷, 朱旭丹, 尤誉杰. 临安次生灌丛植物多样性对林火烈度空间异质性的响应. 生态学报, 2016, 36(14): - .
Yang Y, Wang Y X, Bai S B, Liu L L, Zhu T T, Zhu X D, You Y J. Effects of spatial heterogeneity of forest fire severity on plant diversity in a secondary shrub community in Linan. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(14): - .

临安次生灌丛植物多样性对林火烈度空间异质性的响应

杨 一^{1,2}, 王懿祥^{1,2,*}, 白尚斌², 刘蕾蕾³, 朱婷婷^{1,2}, 朱旭丹^{1,2}, 尤誉杰^{1,2}

1 浙江农林大学环境与资源学院, 临安 311300

2 浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室, 临安 311300

3 浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安 311300

摘要:以同一过火 3a 后临安市太阳镇天然次生灌丛为对象, 采用样地调查法按不同林火烈度设置火干扰样地进行植物群落调查, 以检验林分内部的林火烈度异质性是否与局部的植物多样性变化相关。结果表明: 研究区共有高等植物 83 种, 分属于 38 科 67 属, 群落区系组成以亚热带科属为主, 表现出常绿阔叶林已退化过渡到位于演替早期阶段的落叶次生灌丛群落的性质; 低林火烈度对灌木层的树种组成有影响, 但不明显; 中烈度林火对灌木层的物种组成影响较大; 低、中林火烈度下草本层的物种组成变化都很明显; 灌木层的物种数和多样性指数都表现出低烈度火>未火烧>中烈度火的趋势; 草本层的物种数、多样性指数和均匀度指数表现出中烈度火>低烈度火>未火烧的趋势; 草本层的物种组成和多样性受林火烈度的影响较灌木层更大。研究表明次生灌丛群落过火区内部林火烈度异质性在初期会引起植物多样性的响应差异; 低烈度火干扰可以增加次生灌丛生物多样性、促进群落更新; 中烈度火干扰下木本植物物种多样性丧失较大, 而草本植物多样性显著增加, 不利于群落的正向演替。

关键词:林火烈度; 空间异质性; 物种多样性; 天然次生灌丛

Effects of spatial heterogeneity of forest fire severity on plant diversity in a secondary shrub community in Linan

YANG Yi^{1,2}, WANG Yixiang^{1,2,*}, BAI Shangbin², LIU Leilei³, ZHU Tingting^{1,2}, ZHU Xudan^{1,2}, YOU Yujie^{1,2}

1 School of Environment and Resource, Zhejiang A&F University, Lin'an 311300, China

2 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration, Lin'an 311300, China

3 School of Forestry and Bio-technology, Zhejiang A&F University, Lin'an 311300, China

Abstract: Natural secondary brush communities in degraded evergreen broadleaved forests may regenerate gradually after firewood harvesting stops. However, external interferences are likely to cause disturbance, especially as a result of brushfires caused by people in surrounding urban areas. A theoretical basis for the successional restoration of natural secondary scrub can be obtained by comparing the responses of community biodiversity to different forest fire intensities. To test whether heterogeneity of forest fire severity inside a stand is related to microenvironmental plant diversity, fire plots were established in a burned secondary shrub area according fire severity and were surveyed after 3 years in a suburb of Taiyang, Linan City. The plots contained 83 species of higher plants, which belonged to 67 genera in 38 families (mostly subtropical), including 21 tree species. The plant community height was less than 2 m and was characterized by deciduous secondary shrub degraded from evergreen broadleaved forest. Low fire severity had no obvious effect on species composition

基金项目:“十二五”国家科技支撑计划项目(2012BAD22B0503); 浙江农林大学研究生科研创新基金项目(3122013240239); 浙江农林大学科研启动项目(2013FR015)

收稿日期: 2014-12-11; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: w_yixiang@126.com

of the shrub layer, but medium fire severity had significant effects. The species composition of the herb layer changed significantly under low and medium fire severity. Fire severity influenced shrub richness and diversity in the following order: low fire severity > unburned > medium fire severity. Richness, diversity, and evenness of the herb was influenced as follows: medium fire severity > low fire severity > unburned. The species composition and diversity of the herb layer was more strongly affected by fire than was the shrub layer. Our results showed obvious spatial heterogeneity of fire severity in the stand, with a mosaic of unburned patches and low and medium fire severity even within a small area. This indicated that spatial heterogeneity of forest fire severity within a section of secondary shrub could cause difference initial diversity responses. Low fire severity would lead to increased plant diversity and community regeneration, but medium fire severity would decrease the diversity of woody plants and increase the diversity of the herb layer, which would inhibit succession from secondary shrub to evergreen broadleaved stand. It is important to cut grasses and remove competing stems around target trees. Although the spatial heterogeneity of forest fire severity in a small area caused spatial heterogeneity in vegetation composition and diversity, it is uncertain whether this heterogeneity will continue to lead to different forest types in the medium- to long-term periods.

Key Words: forest fire severity; spatial heterogeneity; species diversity; natural secondary shrub community

干扰是生态系统空间异质性产生的主要来源,是决定生态系统组成和结构的主要外部驱动力,是维持群落生物多样性的关键过程^[1-4],其中火干扰是影响森林生态系统的许多生态过程和功能的重要干扰因子^[5]。火干扰可对植被产生多方面的影响,如启动演替、引起物种组成的改变、群落功能的变化等^[6]。不同植物对一定火干扰的适应性也不同,不同火干扰之后,植物得到不同的竞争优势而占据生长空间。因而,森林火干扰可影响植物群落的组成与外貌,启动和终止群落演替,影响演替途径与方向。

林火烈度(fire severity 或 burn severity)、林火强度(fire intensity)、林火的季节性和周期性是火干扰的主要组成因素,都会或多或少影响植被的自然变化和下层木的生长^[7],其中林火烈度具有重要的生态意义,受到越来越多的广泛关注^[8-10]。林火烈度是指林火对森林生态系统(植被、土壤养分和土壤理化特性)的影响/破坏程度^[11]。由于林火烧毁地上植被,所以常用烧毁的生物量(kg/m^2),林木死亡率、熏黑高度或地表火烧百分比等描述林火烈度^[12-15]。定量评价林火烈度,有助于解释林火干扰下森林生态系统各种生态过程的发展变化和森林景观格局的形成机制^[16]。虽然森林火被看做是灾难性事件,但是在火干扰后树木死亡率增加的同时减少了资源的竞争,提高了下木层植物生长的机会^[17-18]。由于小气候、地形、可燃物和植被等在空间上的差异,在大面积的同一火烧区内往往存在不同烈度的火烧斑块镶嵌分布的格局^[19]。不同林火烈度通过减少不耐火树种和改变生长条件从而影响斑块尺度树种重建和植被更新^[20],导致在同一火烧区火后植物多样性也会有所不同,植被演替也不一致,最终会产生不同类型的小块森林镶嵌斑块格局,从而增加植被的空间异质性。

亚热带常绿阔叶林经人为过度采伐后退化形成的天然次生灌丛在樵采停止后可自行逐渐恢复,但在恢复的初期抵抗外界干扰能力差,特别是在城市周边的次生灌丛容易遭受人为引入的火源(如上坟)而发生火。与乔木林相比,在次生灌丛中发生的火行为由于缺乏乔木层因而有所不同,灌草层的响应也难以预测,可能火干扰多年后灌丛群落发展变化轨迹都不明显。在较小面积上的同一林分过火后由于地形和可燃物等的不同也会使得林火烈度呈现出空间异质性,这种空间异质性对火后群落内植物多样性变化是否也会存在异质性影响尚未关注。为此,本文选择因人为干扰退化形成的天然次生灌丛在自行演替过程中又遭受火干扰的次生灌丛为研究对象,于次生林中设有发生火灾区域设置未火烧样地,以此为对照,研究过火后天然次生灌丛群落内的林火烈度空间异质性对物种组成及物种多样的影响,分析灌木层、草本层植物对不同林火烈度的响应差异,为天然次生灌丛的恢复演替提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于国家森林城市浙江省临安市境内(29°56′—30°23′N, 118°51′—119°52′E), 该地区属亚热带季风气候, 温暖湿润, 四季分明, 具有春多雨、夏湿热、秋气爽、冬干冷的气候特征。全年平均气温 16℃, 极端最高气温 41.7℃, 极端最低气温 -13.3℃, 无霜期 235 d, 年平均有效积温 5774℃, 全年降雨量 1614mm。土壤以红壤土为主。地带性植被为亚热带常绿阔叶林, 优势种主要有木荷(*Schima superba* Gardn.et Champ.)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schott.)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.)等。由于人为的干扰和破坏, 常绿阔叶林常退化为次生灌丛植被, 主要树种有短柄枹(*Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata* Nakai.)、麻栎(*Quercus acutissima* Carruth.)、欆木(*Loropetalum chinensis* (R. Br.) Oliv.)、杜鹃(*Rhododendron Simsii* Planch.)和白栎(*Quercus fabri* Hance)等。大部分次生灌丛在封山育林后正在逐步恢复, 群落高度逐步增加。但是城乡结合部的次生灌丛容易受到上坟、吸烟等引起的林火干扰, 过火面积虽然一般较小, 但往往影响了次生灌丛群落的正向演替, 使得恢复中止甚至引起群落再次退化。

2 研究方法

2.1 样地设置

根据临安森林火灾的历史记录, 森林火灾绝大部分是地表火, 起火原因主要包括上坟、村民烧灰、吸烟等, 很少有雷击引发的森林火灾。这些林火大多是中低烈度的地表火, 过火面积较小, 大多在 0.1—1 ha, 不会大规模的烧毁林木主干, 但对林下灌木草本和凋落物层产生影响。为了研究林火对天然次生灌丛群落物种多样性的影响, 2010 年 3 月典型选择当年因上坟而引起的过火面积较小的天然次生灌丛作为试验地。该地段位于临安市太阳镇城乡结合部的后垅山, 过火面积 2 ha。该天然次生灌丛由常绿阔叶林遭人为反复樵采逆向演替而成, 自从 21 世纪初封山育林以来, 人为樵采大幅度减少, 群落有自行恢复演替的趋势。在火烧后立即全面调查过火区的林火烈度, 根据树冠和树干的破毁程度评价林火烈度^[21-23]。本群落无乔木层, 灌木层高度在 1—2 m。故参照乔木层的烈度标准结合灌木林的实际情况, 对灌木群落进行林火烈度进行划分, 即为未火烧、低烈度(<40%)、中烈度(<70%)和高烈度(≥70%)4 个等级。经调查, 该林分内部过火后林火烈度空间异质性明显, 由未火烧、低烈度和中烈度 3 种类型的火烧斑块镶嵌分布, 未出现高烈度斑块。在各相应斑块随机典型选择设置 12 个面积为 10m×10m 的样地, 未干扰、低烈度和中烈度 3 种类型共 36 个样地(图 1)。该过火区海拔 150m, 坡度 15—35°。在火灾发生后, 对该过火区进行严格保护, 严禁上山。上坟期间加强管理, 防止火灾再次发生。2012 年 10 月对该过火区进行植物群落调查。每个样地内设置 4 个 5×5 m 的灌木样方, 调查其种类、株数、地径和高度, 每个灌木样方内随机设置 4 个 1×1 m 的草本样方、数量、高度和盖度。本研究中未火烧样地即没有发生火灾样地, 以此为对照, 比较 3 a 后不同林火烈度空间异质性对植物群落多样性的影响。

2.2 多样性的测度

2.2.1 重要值(Importance value, IV)

重要值(IV)用来表示某一物种在某一群落或层次中的优势程度。

$$IV(\%) = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度}) / 3 \quad (1)$$

式中, 相对多度(%) = $100 \times \text{某个种的株数} / \text{所有种的总株数}$; 相对频度(%) = $100 \times \text{某个种的频度} / \text{所有种的频度总和}$; 相对盖度(%) = $100 \times \text{某个种的盖度} / \text{所有种的总盖度}$ ^[24]。

2.2.2 物种多样性指数的计算

运用 Shannon-Wiener 指数、Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度指数以及 Margalef 丰富度指数测定物种 α 多样性, 其公式为:

Shannon-wiener 指数

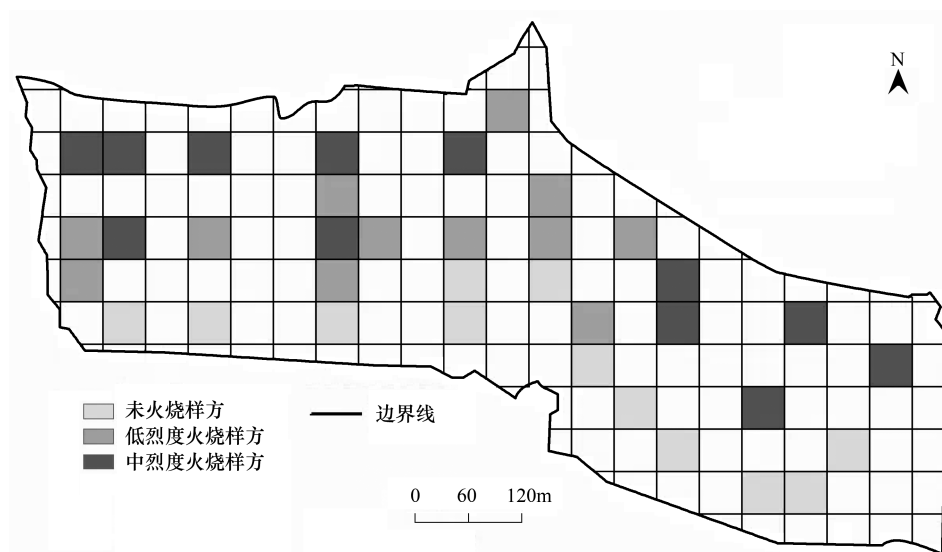


图1 调查样方的分布

Fig.1 Location of sampling plots

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

Simpson 多样性指数

$$(\lambda) = 1 - \sum (P_i)^2 \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数

$$(E) = H' / \ln S \quad (4)$$

Margalef 丰富度指数

$$(R_1) = (S - 1) / \ln N \quad (5)$$

式中, S 为物种数目; P_i 为物种 i 的相对重要值, 即: $P_i = N_i / N$, N_i 为第 i 个物种的重要值, N 为群落样地中所有物种重要值之和^[25]。

2.3 统计分析

采用 SPSS 18.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA)和 LSD 多重比较, 分析灌木层、草本层植物对不同林火烈度的响应差异。

3 结果与分析

3.1 植物区系物种组成分析

在调查的 36 个样地中, 共出现高等植物 83 种, 分属于 38 科 67 属, 占优势的科属分别为杜鹃花科、禾本科、杜鹃花属、苔草属等。其中蕨类植物 6 科 8 属 9 种, 主要包括蕨(*Pteridium*)、鳞毛蕨(*Dryopteris*)、芒萁(*Dicranopteris*)等属的植物; 种子植物 31 科 58 属 73 种, 其中裸子植物较少, 仅有马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.), 被子植物 31 科 58 属 74 种, 是该区的主要区系成分; 在被子植物中有双子叶植物 27 科 44 属 54 种, 主要包括檵木(*Loropetalum*)、杜鹃(*Rhododendron*)、栎(*Quercus*)、荚蒾(*Viburnum*)等属的植物, 单子叶植物 4 科 14 属 19 种, 主要包括刚竹(*Phyllostachys*)、苔草(*Carex*)、淡竹叶(*Lophatherum*)等属的植物; 乔木和灌木共 46 种, 占区系植物总数的 55.4%, 草本植物 32 种约占 38.6%, 藤本植物约占 6%(表 1)。虽然乔木种数有 21 种, 但整个群落高度不到 2m, 表明常绿阔叶林已退化过渡到位于演替早期阶段的次生灌丛群落。

表 1 36 个样地的植物区系组成
Table 1 Floristic composition of 36 sample plots

植物类群 Type of plant	科 Family	属 Genus	种 Species				
			总数 Total	乔木 Tree	灌木 Shrub	藤本 Vine	草本 Herb
蕨类植物 Pteridophyte	6	8	9	0	0	1	8
裸子植物 Gymnosperm	1	1	1	1	0	0	0
双子叶植物 Dicotyledons	27	44	54	20	25	2	7
单子叶植物 Monocotyledons	4	14	19	0	0	2	17
合计 Total	38	67	83	21	25	5	32

3.2 不同火烈度对天然次生灌丛的物种组成及重要值的影响

通过不同林火烈度干扰天然次生灌丛 3a 后灌木层的重要值比较结果(表 2)可以看出,林火烈度对灌木层主要树种的物种组成和重要值有明显影响。未火烧样地中,短柄枹、麻栎、欏木、杜鹃、白栎、乌饭和苦槠的重要值居前 7 位,占重要值总数的 76.2%,是灌木层的优势种。低烈度林火干扰样地中短柄枹、欏木、杜鹃、麻栎、白栎、苦槠、乌饭的重要值居前 7 位;中烈度林火干扰样地中,短柄枹、白栎、杜鹃、欏木、苦槠、黄檀、乌饭的重要值居前 7 位。可见,短柄枹、欏木、杜鹃等优势种受低中林火烈度影响不大,在烧死部分植株的同时由于其萌枝能力而使得重要值变化不大;麻栎对林火干扰响应十分明显,中低烈度林火使得麻栎死亡较多或生长不良,麻栎的萌枝能力也受到林火影响导致萌枝能力降低引起重要值明显下降;中低林火烈度能促进白栎的萌枝能力,在烧毁植株的同时由于从根部萌蘖,其数量增加使得重要值上升;苦槠是防火树种,耐火能力强,相较于其它树种不容易被直接烧死,而且本群落是由常绿阔叶林退化而成,土壤种子库中有苦槠种子,林火刺激了其萌发,因此中低林火烈度下苦槠的重要值逐渐增加。结果表明,低林火烈度对灌木层的树种组成影响不明显,中烈度林火对灌木层的树种组成影响较大,白栎重要值显著增加成为继短柄枹之后的第二优势种。

表 2 不同林火烈度干扰下次生灌丛灌木层优势种重要值
Table 2 The importance value of dominant species on shrub layer under different forest fire severity classes

优势树种 Dominant species	未火烧 Unburned	低烈度 Light	中烈度 Moderate
短柄枹 <i>Quercus serrata</i>	26.5(1)	20.7(1)	30.9(1)
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	12.4(2)	8.5(4)	3.7(8)
欏木 <i>Loropetalum chinense</i>	10.9(3)	10.1(2)	8.6(4)
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	9.8(4)	8.7(3)	10.3(3)
白栎 <i>Quercus fabri</i>	7.0(5)	7.2(5)	13.8(2)
乌饭 <i>Polygonum vacinifolium</i>	5.8(6)	3.6(7)	4.1(7)
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	3.6(7)	5.4(6)	7.4(5)
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	1.3(16)	1.8(16)	5.5(6)

括号中的数字表示该物种在该类型的样地中重要值排第几位

通过不同林火烈度干扰 3a 后天然次生灌丛草本层重要值比较结果(表 3)可以看出,未火烧样地中五节芒、蕨、书带苔草、淡竹叶的重要值居前 4,占重要值总数的 75.7%,是草本层的优势种。低烈度火烧样地中重要值居前 4 的变为蕨、五节芒、书带苔草和苦竹。中烈度火烧样地中重要值居前 4 位的变为五节芒、蕨、芒箕和金毛耳草。火烧后由于灌木层林冠的疏开,喜阴的栗褐苔草在低烈度样地中重要值明显下降,在中烈度样地中消失;镰羽贯众在低、中烈度样地中消失;喜湿的淡竹叶重要值逐渐下降。同时为一些喜光耐旱的草本植物提供了有利条件,蕨和金毛耳草重要值明显增加;芒箕和外来种小蓬草侵入,并在中烈度样地中成为优势种。而低、中烈度火烧后,蕨的重要值上升到首位。火烧后 3a 的恢复结果表明,低、中烈度火烧

表 3 不同林火烈度干扰下次生灌丛草本层优势种重要值

优势树种 Dominant species	未火烧 Unburned	低烈度 Light	中烈度 Moderate
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	33.8(1)	29.2(1)	27.2(2)
蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>	19.7(2)	23.7(2)	30.1(1)
书带苔草 <i>Carex rochebruni</i>	13.7(3)	16.1(3)	3.9(6)
淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	8.5(4)	6.4(6)	2.4(10)
栗褐苔草 <i>Carex brunnea</i>	3.2(7)	1.2(11)	—
苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>	2.9(10)	9.0(4)	1.4(15)
金毛耳草 <i>Hedyotis chrysotricha</i>	1.6(12)	2.3(8)	7.7(4)
镰羽贯众 <i>Cyrtomium balansae</i>	0.7(15)	—	—
芒箕 <i>Dicranopteris dichotoma</i>	—	0.5(15)	12.8(3)
小蓬草 <i>Conyza canadensis</i>	—	1.5(9)	5.2(5)

3.3 不同林火烈度对生物多样性的影响

从表 4 可以看出,灌木层植物的物种数、植株个体数、多样性指数均显著大于草本层,而均匀度指数则略小于草本层。可见,灌木层对次生灌丛总体生物多样性的贡献最大,是主要的影响因子。

表 4 过火 3a 后天然次生灌丛物种多样性概况

层次 Layer	物种数 Species	个体数 Individuals	物种多样性指数			均匀度指数 <i>E</i>
			<i>H'</i>	λ	<i>R</i> ₁	
灌木层 Shrub layer	48a	2680a	1.87a	0.71a	2.83a	0.67a
草本层 Herb layer	34b	1560b	1.42b	0.59b	1.38b	0.73a
总体 Whole	82	4240	3.29	1.3	4.21	1.4

同列不同字母表示各层次间差异显著

3.3.1 不同林火烈度对灌木层生物多样性的影响

低烈度样地灌木层物种数有 39 种,个体总数 1015 株,分别为未火烧样地的 115%和 110%。中烈度样地灌木层物种数有 31 种,个体总数 749 株,分别为未火烧样地的 91%和 82%(图 2)。很明显,低烈度干扰样地内物种数增加,植物个体数量增加;而中烈度样地则相反。

灌木层的多样性和均匀度随不同烈度火干扰而表现出如下一致的趋势:低烈度火>未火烧>中烈度火,其中低烈度火各种物种多样性显著大于未火烧;未火烧和中烈度火之间多样性无显著性差异;中低林火烈度和未火烧之间均匀度无显著性差异(图 2)。表明低烈度火有利于物种多样性的增加,但是随着林火烈度的增加,灌木植株死亡率增多,物种多样性相应减少,略低于未火烧样地。中低林火烈度对灌木均匀度无显著性影响。

3.3.2 不同林火烈度对草本层植物多样性的影响

低烈度样地草本层物种数有 18 种,个体总数 436 株(丛),分别为未火烧样地的 113%和 125%。中烈度样地草本层物种数有 20 种,个体总数 655 株(丛),分别为对对照样地的 125%和 188%(图 2)。很明显,随着林火烈度的增加,草本层植物物种数和个体数逐渐增加。

草本层的多样性和均匀度都随不同烈度火干扰而表现出如下一致的趋势:中烈度火>低烈度火>未火烧(图 2),表明随着林火烈度的增加,草本层植物多样性随之增加。其中未火烧样地各物种多样性指数与低烈度样地无显著性差异,但 Shannon-wiener 指数和 Simpson 多样性指数均显著小于中烈度火烧样地。

4 结论与讨论

火是森林生态系统的重要驱动因素^[26-28]。林火烈度影响森林恢复和外来物种入侵^[29-31]。大面积的火烧

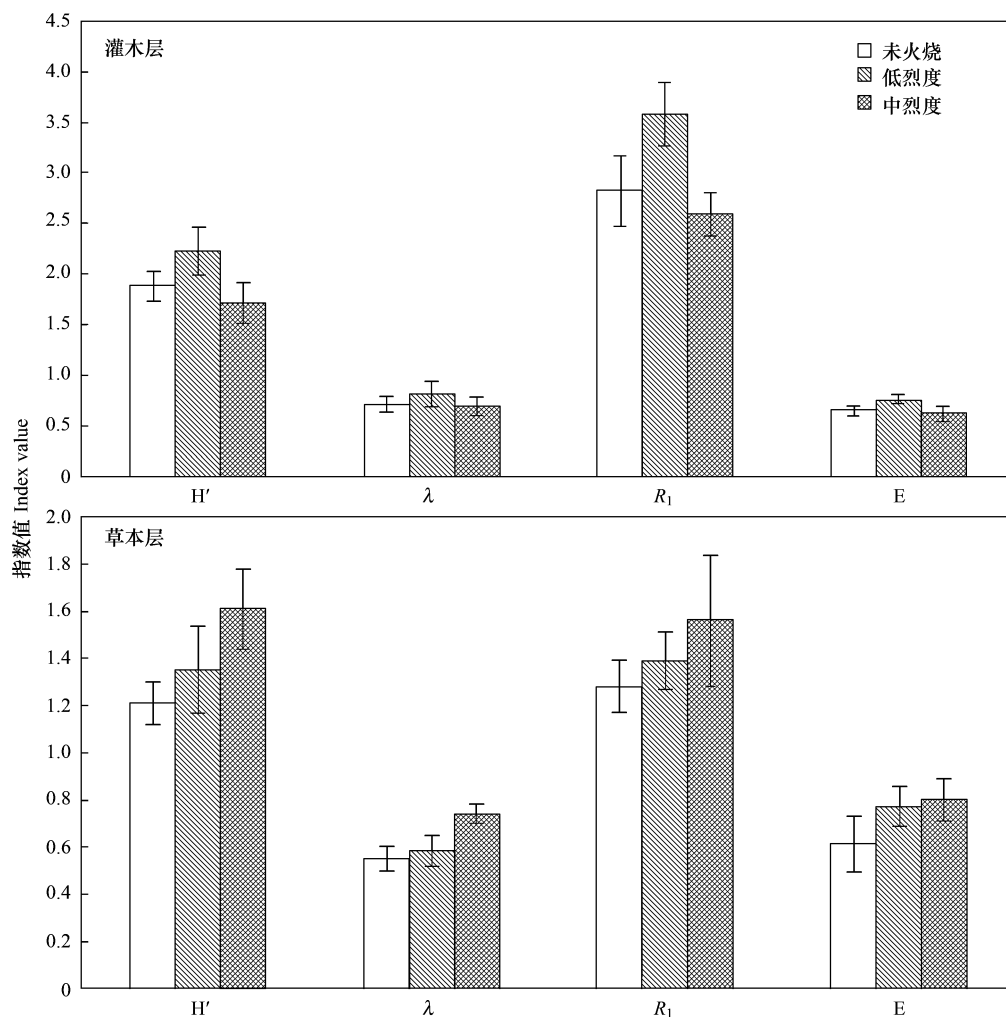


图2 不同林火烈度下次生灌丛灌草层物种多样性(a 灌木层, b 草本层)

Fig.2 Species diversity of shrub and herb layer in secondary shrub under different fire severity (a. Shrub layer, b. Herb layer)

区由于气候、地形、植被和森林可燃物等诸多因素在空间上的差异,导致林火烈度的空间异质性。本研究的火烧区虽然面积较小,但依然呈现出未火烧、低烈度火和中烈度火镶嵌的斑块,同一林分内部林火烈度空间异质性明显。这与先前在东部松树^[12],加拿大短叶松^[32],黑云杉^[33]、加拿大短叶松和黑云杉混交林^[34]火烧林分研究结果一致,即林火烈度在过火同一林分内部呈现出空间异质性。

林火烈度的空间异质性使得林分内部土壤条件和林内环境因子差异变大,例如土壤 pH 值、温度、湿度和地面空气温度和湿度等因素的差异会导致火后种子的发芽和植被的更新差异^[35]。林火烈度通过改变发芽基质的物理、化学和生物条件,从而直接决定了火后土壤种子的萌发情况^[32]。不同林火烈度通过直接燃烧和致命加热灼烧决定了过火区植物存活率、土壤中的种子萌发和地下繁殖体再生的多少^[35-36]。本研究的群落为常绿阔叶林退化后形成的次生灌丛,处于演替早期阶段,由大量的具有萌蘖能力的物种组成,如短柄枹、白栎等。所以研究区在火干扰后,还有部分植物来源于原有物种的根部萌蘖。

在容易发生树冠火的森林和灌木林中,林火烈度越大,灌草的萌生越少^[35,37]。林火干扰 3a 后,中烈度样地灌木、草本个体数明显少于低烈度样地。林火烈度还与物种丰富度、幼苗再生模式等生态系统响应相关^[27,38-41]。随着植物群落恢复演替过程中生物与环境、生物与生物间复杂的相互作用,不同物种间彼此消长。随着林火烈度的增加,麻栎的重要值逐渐下降,白栎和苦槠的重要值逐渐增加。低林火烈度对灌木层的树种组成有影响,但不明显,而中烈度林火对灌木层的树种组成影响较大。低、中林火烈度草本层的物种组成变化都很明显,草本层的物种组成受林火烈度的影响较灌木层更大。

本区植物的物种数、均匀度指数和多样性指数都以灌木层显著大于草本层。因而,灌木层对植物总体生物多样性的贡献最大,也是主要影响因子。研究表明,灌木层的物种丰富度、多样性指数、均匀度指数都表现为低烈度火>未火烧>中烈度火。这是因为,低烈度火对灌木层植物的繁殖体和土壤种子库的影响较小,中烈度火在破坏灌木层植物的繁殖体和土壤种子库的同时使得植株死亡较多,灌木层的主要树种萌蘖能力强,林火在一定程度上可以刺激这种萌生能力使得株数增加。所以与未火烧样地相比,经过 3a 恢复,低烈度样地灌木层物种数和个体数增多,多样性指数显著变大;中烈度样地灌木层物种数和个体数均减少,多样性指数略有下降。因此,中烈度样地植被多样性恢复所需时间更长。相较于灌木层,草本植物根系浅,抗火能力较弱,同样的火干扰下,草本植物死亡率更高,繁殖体和种子更容易被烧死,但是草本植物具有易生长和生长快的特点;同时由于火干扰灌木层林冠被疏开,草本层光照增加,适于残存在土壤中的草本种子萌发,也适合于草本植物通过风力传播等途径侵入。所以经过 3a 恢复,低烈度火下草本层物种数、个体数和多样性均略有提高,中烈度火下草本植物在灌木植物物种数和个体数均显著减少的同时获得生长机会反而多样性显著增加。林火对灌草层植物的分布影响不大,均匀度变化不明显。

与林火干扰的其他植被相比,次生灌丛群落由于没有乔木层的遮阴,灌草光照条件较好;本区的灌木大多具有萌生能力,林火能在一定程度上刺激这种萌生能力;土壤种子库里面还蕴藏有大量的常绿阔叶林中的树种;这些因素都增加了火干扰后次生灌丛演替的复杂性。总体来看,低烈度火干扰下次生灌丛维持物种多样性的能力逐渐增强,有利于群落的正向演替;中烈度火干扰下次生灌丛木本物种多样性丧失较大,而草本植物多样性增加,可能会对木本树种带来竞争,从而不利于群落的正向演替,需要进行人为割草和割除灌木中的非目的树种。虽然小面积的同一林分过火后呈现的林火烈度空间异质性引起了林分内部植被组成和多样性的空间异质性,但是火后恢复时间较短,在中长期这种异质性是否会继续存在从而形成同一林分中不同类型的森林镶嵌分布格局还需继续观察。

参考文献 (References):

- [1] Wein R W, MacLean D A. The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems. Scope 18. New York: John Wiley and Sons, 1983.
- [2] Johnson E A. Fire and Vegetation Dynamics: Studies from the North American Boreal Forest. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [3] Shugart H H, Leemans R, Bonan G B. A Systems Analysis of the Global Boreal Forest. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [4] Goldammer J G, Furaev V. Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. The Netherlands: Springer Netherlands, 1996.
- [5] Agee J K. Fire Ecology of Pacific Northwest Forests. Washington D C: Island Press, 1993.
- [6] 龚固堂, 刘淑琼. 林火干扰与森林群落动态研究综述. 四川林业科技, 2007, 28(4): 21-25.
- [7] Bataineh A L, Oswald B P, Bataineh M M, Williams H M, Coble D W. Changes in understory vegetation of a ponderosa pine forests in northern Arizona 30years after a wildfire. Forest Ecology and Management, 2006, 235(1/3): 283-294.
- [8] 孙家宝, 张海林, 胡海清. 火干扰强度对兴安落叶松林物种组成及多样性的影响. 森林工程, 2009, 25(6): 1-5.
- [9] 邱扬, 李湛东, 张玉钧, 徐化成, 于汝元. 火干扰对大兴安岭北部原始林下层植物多样性的影响. 生态学报, 2006, 26(9): 2863-2869.
- [10] 孙家宝, 胡海清. 大兴安岭兴安落叶松林火烧迹地群落演替状况. 东北林业大学学报, 2010, 38(5): 30-33.
- [11] 常禹, 陈宏伟, 胡远满, 冯玉婷, 李悦. 林火烈度评价及其空间异质性研究进展. 自然灾害学报, 2012, 21(2): 28-34.
- [12] Van Wagner C E. Height of crown scorch in forest fires. Canadian Journal of Forest Research, 1973, 3(3): 373-378.
- [13] Albini F A. Estimating Wildfire Behavior and Effects. UVA: Forest Service, 1976.
- [14] Alexander M E. Calculating and interpreting forest fire intensities. Canadian Journal of Botany, 1982, 60(4): 349-357.
- [15] Keyser T L. Changes in forest structure, community composition, and development in ponderosa pine forests following a mixed-severity wildfire in the Black Hills, SD, USA[D]. Collins: Colorado State University, 2007.
- [16] Hoy E E, French N H F, Turetsky M R, Trigg S N, Kasischke E S. Evaluating the potential of Landsat TM/ETM+ imagery for assessing fire severity in Alaskan black spruce forests. International Journal of Wildland Fire, 2008, 17(4): 500-514.
- [17] Riegel G M, Miller R F, Krueger W C. The effects of aboveground and belowground competition on understory species composition in a Pinus ponderosa forest. Forest Science, 1995, 41(4): 864-889.
- [18] Hale S E. The effect of thinning intensity on the below-canopy light environment in a Sitka spruce plantation. Forest Ecology and Management, 2003, 179(1/3): 341-349.

- [19] Duffy P A, Epting J, Graham J M, Rupp T S, McGuire A D. Analysis of Alaskan burn severity patterns using remotely sensed data. *International Journal of Wildland Fire*, 2007, 16(3): 277-284.
- [20] Allen J L, Sorbel B. Assessing the differenced Normalized Burn Ratio's ability to map burn severity in the boreal forest and tundra ecosystems of Alaska's national parks. *International Journal of Wildland Fire*, 2008, 17(4): 463-475.
- [21] Chappell C B, Agee J K. Fire severity and tree seedling establishment in *Abies magnifica* forests, southern Cascades, Oregon. *Ecological Applications*, 1996, 6(2): 628-640.
- [22] Larson A J, Franklin J F. Patterns of conifer tree regeneration following an autumn wildfire event in the western Oregon Cascade Range, USA. *Forest Ecology and Management*, 2005, 218(1/3): 25-36.
- [23] Keyser T L, Smith K W, Lentile L B, Shepperd W D. Modelling postfire mortality of ponderosa pine following a mixed-severity wildfire in the Black Hills; The role tree morphology and direct fire effects. *Forest Science*, 2006, 52(5): 530-539.
- [24] 王伯荪. 植物群落学. 北京: 高等教育出版社, 1987.
- [25] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [26] Keeley J E, Brennan T, Pfaff A H. Fire severity and ecosystem responses following crown fires in California shrublands. *Ecological Applications*, 2008, 18(6): 1530-1546.
- [27] Bianchini G, Caymes-Scutari P, Méndez-Garabetti M. Evolutionary-statistical system: A parallel method for improving forest fire spread prediction. *Journal of Computational Science*, 2015, 6: 58-66.
- [28] Keeley J E. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 2009, 18: 116-126.
- [29] Brown D J, Nowlin W H, Ozel E, Mali I, Episcopo D, Jones M C, Forstner M R J. Comparison of short term low, moderate, and high severity fire impacts to aquatic and terrestrial ecosystem components of a southern USA mixed pine/hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 2014, 312: 179-192.
- [30] Lydersen J M, North M P, Collins B M. Severity of an uncharacteristically large wildfire, the Rim Fire, in forests with relatively restored frequent fire regimes. *Forest Ecology and Management*, 2014, 328: 326-334.
- [31] Hart S A, Chen H Y H. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*, 2008, 78(1), 123-140.
- [32] Chrosiewicz Z. Foliar moisture content variations in four coniferous tree species of central Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 1986, 16(1): 157-162.
- [33] Dyrness C T, Norum R A. The effects of experimental fires on black spruce forest floors in interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 1983, 13(5): 879-893.
- [34] Johnson E A, Miyanishi K. *Forest Fires: Behavior and Ecological Effects*. San Francisco: Academic Press, 2001.
- [35] Flinn M A, Wein R W. Depth of underground plant organs and theoretical survival during fire. *Canadian Journal of Botany*, 1977, 55(19): 2550-2554.
- [36] Rowe J S. Concepts of fire effects on plant individuals and species // Wein R W, MacLean D, eds. *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*. Chichester: John Wiley & Sons, 1983: 135-154.
- [37] Keeley J E. Fire severity and plant age in post-fire resprouting of woody plants in sage scrub and chaparral. *Madroño*, 2006, 53(4): 373-379.
- [38] Whelan R J. *The Ecology of Fire*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1995.
- [39] Ryan K C. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica*, 2002, 36(1): 13-39.
- [40] Keeley J E, Fotheringham C J, Baer-Keeley M. Determinants of postfire recovery and succession in Mediterranean-climate shrublands of California. *Ecological Applications*, 2005, 15(5): 1515-1534.
- [41] Johnstone J F, Chapin F S III. Effects of soil burn severity on post-fire tree recruitment in boreal forest. *Ecosystems*, 2006, 9(1): 14-31.