

云南松混交林火烧迹地更新早期草本层物种多样性的空间格局

韩 杰¹ 应凌霄¹ 李贵祥² 沈泽昊^{1*}

¹北京大学城市与环境学院生态学系地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; ²云南省林业科学研究院林业生态研究所, 昆明 650204

摘 要 云南松(*Pinus yunnanensis*)林是我国西南地区最为广布的针叶林。火烧是云南松林常见的一种自然(或人为)干扰, 但对云南松林火后更新群落的物种多样性特征很少研究。该研究以云南禄丰县勤丰镇2013年“4.13”火灾后云南松混交林火烧迹地更新早期群落草本层为研究对象, 设置了47条1 000 m²样带进行群落和环境因子调查, 探讨火烧后更新早期群落草本层的物种构成与丰富度的空间格局及其影响因素。结果表明: 火后更新草本层按物种构成可分为4个群落类型; 草本层物种丰富度受地形和火前群落冠层的影响显著, 与立木生物量和地形坡度正相关, 而与坡位和海拔负相关, 但与火烧强度没有显著的相关性。样带内草本群落 β 多样性与火前立木胸面积及火烧强度显著正相关, 而与海拔和坡位负相关。总体上, 生境地形特征、火前冠层和火烧强度构成了火烧后早期群落草本层物种构成与丰富度变化的主要控制因子。此外, 一年生和多年生草本物种的更新格局及其对环境的响应存在显著差异。

关键词 火后更新; 草本多样性; 物种构成; 火前植被; 地形; 火烧强度

引用格式: 韩杰, 应凌霄, 李贵祥, 沈泽昊 (2016). 云南松混交林火烧迹地更新早期草本层物种多样性的空间格局. 植物生态学报, 40, 200–211. doi: 10.17521/cjpe.2015.0161

Spatial patterns of species diversity in the herb layer of early post-fire regeneration in mixed *Pinus yunnanensis* forests

HAN Jie¹, YING Ling-Xiao¹, LI Gui-Xiang², and SHEN Ze-Hao^{1*}

¹Department of Ecology, College of Urban & Environmental Sciences, the Key Laboratory of the Ministry of Education on Earth Surface Processes, Peking University, Beijing 100871, China; and ²Forest Ecology Institute, Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204, China

Abstract

Aims Herb layer plays an important role in maintaining ecosystem functioning of forests. The aims of this study were to determine the pattern of species diversity in early post-fire regeneration of the herb layer in mixed Yunnan pine forests and to identify the effects of topography, fire severity, pre-fire vegetation and herb species life-history feature on post-fire regeneration.

Methods We conducted field investigations of post-fire regeneration by randomly setting 47 transects of 10 m × 100 m in a burned forest stand in Qinfeng Township, Lufeng County, Yunnan Province, from September to October, 2013. The Two-Way Indicator Species Analysis (TWINSPAN) was used to classify the herb community types from the 47 transects, and species richness and two indexes of β -diversity were used to analyze herb species diversity and compositional change within sampling transects. Generalized linear model and hierarchical variation partitioning were applied to estimate factors affecting the pattern of herb species diversity of the post-fire communities.

Important findings Four herb community types were identified for the 47 transects, which are differentiated by topographic features and fire severities. The species richness in the herb layer of early post-fire regeneration was primarily affected by elevation, topography, fire severity and the pre-fire forest canopy. Specifically, the species richness decreased with increasing elevation, and was positively correlated with biomass of the standing trees and steepness of site slope and negatively correlated with slope position. However, the species richness of herbs was not correlated with fire severity significantly. The within community β -diversity of the post-fire herb layer had a positive correlation with both basal area of pre-fire canopy trees and fire severity. Moreover, the β -diversity was

收稿日期Received: 2015-05-07 接受日期Accepted: 2015-12-27

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: shzh@pku.edu.cn)

lower at higher elevations. The results also highlighted the differences between annual and perennial species in their distribution patterns.

Key words post-fire regeneration; herb diversity; species composition; pre-fire vegetation; topography; fire severity

Citation: Han J, Ying LX, Li GX, Shen ZH (2016). Spatial patterns of species diversity in the herb layer of early post-fire regeneration in mixed *Pinus yunnanensis* forests. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 200–211. doi: 10.17521/cjpe.2015.0161

森林植被下层的草本植物是其物种多样性的重要组成部分(Whigham, 2004)。受干扰后, 群落草本层通常恢复最为迅速, 可有效地减轻表层土壤侵蚀, 降低太阳直射辐射产生的地表高温, 并为乔木种更新幼苗提供重要的保护作用(Bormann & Likens, 2012)。因此, 草本层更新进程是反映森林干扰后植被恢复程度的有效指标。

火是陆地生态系统的主要干扰类型, 它不仅改变局部生境的植被结构与动态, 而且能改变景观格局与生态过程(Bond & Keeley, 2005; Kurkowski *et al.*, 2008; Bowman *et al.*, 2009)。在过去几十年里, 由于气候变化和人类活动加剧, 全球范围内森林火灾发生的频率及火烧面积都有了显著增加(Roder *et al.*, 2008; Bowman *et al.*, 2011; Oliveira *et al.*, 2014)。植被对火干扰的响应及火后植被更新动态有助于我们理解火的作用, 及预测火后森林生态系统的结构功能变化(Mayer & Swetnam, 2000; Casady *et al.*, 2010), 因此, 它是火生态研究的核心问题之一(Ackerly, 2004; Forrestel *et al.*, 2014)。

已有研究表明, 火后更新群落的物种多样性主要受到4个因素的影响, 即地形和土壤环境(Lobo, 2001; Abella & Covington, 2006)、火烧强度(Vallejo & Alloza, 2012; Crotteau *et al.*, 2013)、火前植被(Broncano & Retana, 2004; Lee *et al.*, 2014)和物种生活史特征(Hurtt & Pacala, 1995)。但是, 这4个因素之间并非完全独立。如阳坡和阴坡所接受的太阳辐射和水分蒸散量不同会导致不同的土壤环境, 因而火前植被群落也不同(Mouillot *et al.*, 2005; Fox *et al.*, 2008)。目前, 关于各个因素对火后植被更新的影响大小尚未达成共识。如Pausas (1994)发现, 随着海拔增加, 火后更新层中木本植物的多样性在减少; 但Lobo (2001)在伊比利亚半岛的研究结果却相反。此外, 大多数的研究表明火烧强度决定了最初的种子库, 从而影响了火后更新植被的多样性(Maia *et al.*, 2012; Crotteau *et al.*, 2013; Lee *et al.*, 2014)。然而, 最近有研究指出火烧强度对火后更新物种多样性没

有显著影响(Camac *et al.*, 2013)。显然, 关于火后更新物种多样性的格局及其影响机制有待更多的研究积累和深入探讨。

在中国云南滇中高原地区, 由于存在季节性干旱, 山火成为一种重要的自然干扰类型(Su *et al.*, 2015)。而云南松(*Pinus yunnanensis*)林作为中国西南地区分布最为广泛的一种森林类型, 也被认为是林火干扰的主要作用对象(唐荣逸和周汝良, 2007; 戴丛蕊等, 2011)。迄今为止, 针对云南松林的火烧研究多侧重于火的行为以及可燃物的分布(王秋华等, 2011; 王叁等, 2013), 对这种森林类型火后群落更新的研究则非常缺乏(刘春菊等, 2012), 而对灾后森林群落(包括木本和草本植物)更新的物种构成、空间格局与成因仍不清楚。

2013年4月, 在昆明市区以西约100 km的青龙岭(属禄丰县勤丰镇)发生了一场特大森林火灾, 火烧覆盖了整座山大约70%的面积。为了研究火后植物群落更新的早期特征及其影响因素, 我们在当年雨季之后的11月份对该火场进行了植物群落更新调查, 以期回答以下科学问题: 1)火后更新群落的草本层物种构成与物种多样性有怎样的空间格局? 2)生境条件、火前植被以及火烧本身对草本更新层的物种多样性有怎样的影响? 3)不同生态类群(一年生草本和多年生草本)对火后更新环境的响应有何不同?火后更新早期草本植物多样性的研究, 有助于我们更好地理解火后植被更新的动态, 并对火灾后森林管理提供理论和技术指导。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

林火发生地点位于云南省禄丰县勤丰镇的青龙岭(25.13° N, 102.27° E)。青龙岭地貌上属滇中高原区, 是一条大致南北走向、长约9.8 km的山岭(图1), 相对高差约500 m (海拔1 819–2 355 m), 周边沟谷低地为农田和乡村居民点所围绕, 人口较稠密。

此地具有典型的高原亚热带季风气候(唐荣逸

doi: 10.17521/cjpe.2015.0161

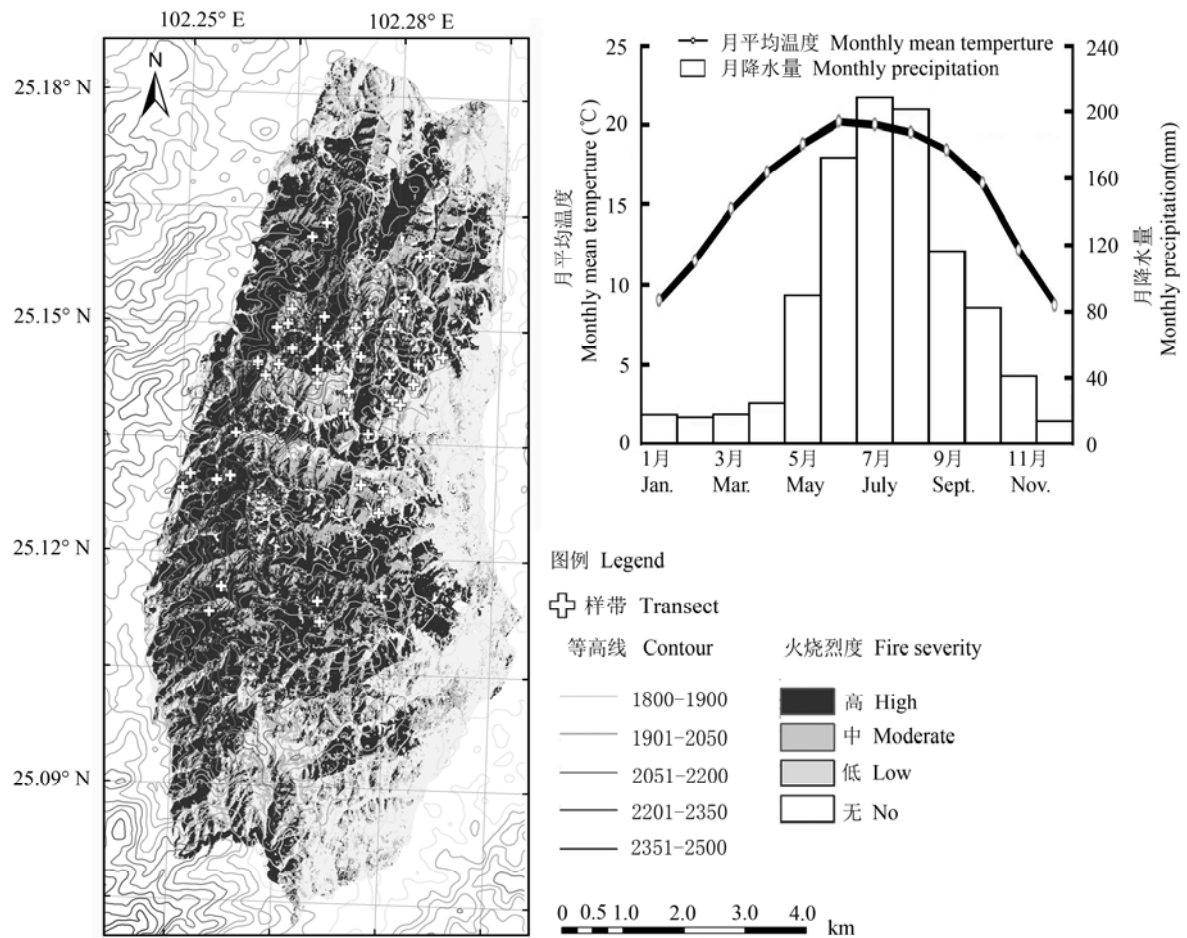


图1 研究区域的地理区位、气候、地貌特征和火烧面积(2013年)及其调查样点分布。
Fig. 1 The geographical location, climate, geomorphic feature of the burnt area (in 2013) and the distribution of sampling sites.

和周汝良, 2007), 年平均气温13.8 °C, 年降水量912 mm。冬、夏季温差不大, 但干、湿季差异明显(图1), 其中6–9月雨量充沛, 约占年降水量的74.9%; 11月至次年5月为明显的干季, 降水量合计229 mm, 仅占年降水量的25.1%, 且多大风天气, 因此森林火灾风险大, 是该区域的重点防火期。

该地植被为滇中高原广布的次生针阔混交林, 优势种包括云南松, 常绿阔叶树种白栎(*Lithocarpus dealbatus*)、滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucooides*)、云南含笑(*Michelia yunnanensis*)、云南杨梅(*Myrica nana*)和落叶阔叶树种毛叶珍珠花(*Lyonia villosa*)、麻栎(*Quercus acutissima*)等(金振洲和彭鉴, 1998)。由于明显的降水季节性和稠密的人为活动影响, 滇中高原是云南省的森林火灾高发区(张映堂等, 1994)。据调查, 青龙岭一带有较为频繁的森林火灾记录。在长期反复干扰作用下, 山地上部的部分生

境植被退化为以地盘松(*Pinus yunnanensis* var. *pygmaea*)、毛脉高山栎(*Quercus rehderiana*)等为优势种的灌丛类型。2013年4月13–15日在青龙岭发生的森林火灾(后称“4.13”火灾)属人为起因, 由于天气干燥且有风, 林火迅速蔓延, 覆盖了青龙岭大部分地区, 后经人工扑灭, 而过火区内的植被焚毁殆尽。

1.2 野外调查方法

我们在火灾当年的雨季, 亦即第一个生长季之后, 对山上火后植被更新情况进行了详细采样调查。在整个过火区内(海拔范围1 928–2 331 m)随机设置了47条10 m × 100 m的调查样带, 沿水平方向延伸100 m。每一条样带被分为10个10 m × 10 m的样方, 每个样方面积为100 m²。对于每个样方, 调查内容分为火前植被乔木层构成、火后草本更新及小地形因子(表1)。

1)草本层更新: 记录所有草本物种和每一个种

表1 火后植被与生境调查的变量
Table 1 Variables of post-fire vegetation and habitat investigations

类型 Type	变量 Variable	定义及范围 Definition & value range
火烧烈度 Fire severity	火烧比例 Burn ratio	0-1
火前植被 Pre-fire vegetation	ln(胸面积和) ln(Sum of basal area)	样方中死树胸面积和的自然对数值 Natural logarithm of sum of basal area of dead trees in sample plot
地形 Topography	海拔 Elevation (m)	1 928-2 331 m
	坡度 Slope gradient (°)	5°-52°
	坡向 Slope aspect (°)	0°(N)-180°(S)
	坡位 Slope position	2-下坡位; 3-中坡位; 4-上坡位; 5-山顶 2-lower slope; 3-midslope; 4-upper slope; 5-top
	坡形 Slope shape	1-凹; 2-平; 3-凸 1-concave; 2-flat; 3-convex

的多度级、盖度百分比。据前期踏查, 火烧发生后(4月份)地被层普遍干枯, 因此调查的草本植物为经历火烧和雨季后更新的群落。

2)火前植被: 主要记录死树种名、高度以及胸径。由于过火区域内乔灌木树干基本保存, 且绝大部分有明显的新苗萌发, 故可结合萌发苗和保存树干树皮鉴别种类。

3)火烧强度: 以冠层火烧高度除以冠层高度代表火烧强度, 取值0-1。每个样方的火烧高度以样方中树干烧焦痕迹上限为准, 如果树干全部被火烧过, 则记为林冠高度。

4)生境因子: 对于每条样带用地形因子代替环境其他的环境因子(Swanson *et al.*, 1988), 记录海拔、坡度、坡向、坡位、坡形数据。用罗盘测量的坡向值变换为与正北方向的夹角, 数值即转为0°(北)-180°(南)范围; 坡位被分为5级, 由1(山谷)到5(山顶); 坡形分为3级, 1为凹坡, 2为平坡, 3为凸坡(沈泽昊等, 2000a)。

1.3 数据分析

1.3.1 指标定义

1) α 多样性: 用样方或样带内物种丰富度(richness)代表样方的 α 多样性。

2) β 多样性: 以样带为统计单位, 依据考虑或不考虑每个物种的种群数量, 分别采用以下两种方法计算同一样带内两两样方间的物种相似性系数:

Jaccard相似性系数(J) (Jaccard, 1912):

$$J = c / (a + b - c)$$

式中 a 表示样方A的物种数, b 表示样方B的物种数, c 表示A、B共有的物种数。

Morista-Horn相似性系数(Wolda, 1981):

$$C_{mn} = 2 \sum (a_{ni} \times b_{ni}) / (da + db) \quad aN \times bN, \quad da = \sum a_{ni}^2 / aN^2, \quad db = \sum b_{ni}^2 / bN^2$$

式中 aN 为样方A的物种数目, bN 为样方B的物种数目, a_{ni} 、 b_{ni} 为A和B样方中第 i 种的盖度。

3)火烧强度用火烧比例(ratio)来表征, $ratio = \text{火烧高度} / \text{林冠高度}$ (Bond & Keeley, 2005)。

1.3.2 更新草本群落数量分类分析

为探究在不同条件下火后更新的草本群落差异, 使用双向指示种分析(TWINSPAN, Hill, 1979)对47条样带的草本层物种构成进行植物群落分类。TWINSPAN仍是目前最常用的植物群落分类方法(沈泽昊等, 2000b)。分析在软件PC-ORD (Roleček *et al.*, 2009)中完成。

1.3.3 不同草本生态类群对火后更新环境响应分析

在本文中利用典范对应分析(CCA)研究不同生态类群(一年生草本和多年生草本)对火后更新环境的响应差异。CCA可以基于环境约束进行植物群落和物种分布的排序, 且结果与TWINSPAN分类相互补充。根据样方群落中物种构成及数量特征, 对样方进行约束排序, 从而得到不同的样方和物种在多维环境梯度中的排序得分, 用以区分物种的生境需求。CCA分析在Canoco 4.5中完成(沈泽昊等, 2000a)。

1.3.4 更新草本群落物种丰富度差异检验

本文通过均值比较 t 检验来看不同的草本群落间的物种丰富度是否存在差异。 t 检验是针对符合 t 分布的资料进行两组间差异比较的统计学方法, 它只适用于符合正态分布或方差齐性的成组设计的定量资料(Boneau, 1960)。

1.3.5 不同环境因子对更新草本层多样性影响分析

为探究不同环境因子在影响火后更新草本层多样性上的不同表现, 使用广义线性回归模型(GLM)与变量解释的等级方差分离法。采用广义线性回归模型来拟合多个自变量和因变量的关系, 用赤池信

息准则评价和筛选最优模型。为了控制模型解释变量之间的共线性,采用等级方差分离法来定量评价诸因子对模型的贡献(Shen *et al.*, 2012)。等级方差分离法将每个变量的独立和协同贡献表达为占解释变化总量的百分比。变量独立贡献的统计显著性用模型的随机化重复来估计,并基于Z检验的0.95置信上限来评价(Walsh & Mac Nally, 2007)。利用统计软件R中的等级方差分离程序包(hier.part)来完成这一步分析。

2 结果

2.1 更新草本植物群落类型及其多样性特征

根据TWINSPAN分类结果,结合群落分布观测,可将47条样带的草本群落分为4个类型(图2),其群落生境、草本物种构成和火烧强度存在显著差异。现根据群落多度前三的优势种组合命名:

蕨(*Pteridium aquilinum* var. *latiusculum*)+紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)+头花龙胆(*Gentiana cephalantha*)群落(A)

有14条样带的草本层属于群落类型A,它所处的地形位置最低,接近山谷底部;群落冠层受到的火烧强度也最小($54.4\% \pm 21.5\%$) (平均值 \pm 标准偏差)。草本层物种密度为每样方 11.6 ± 3.1 种,在记录到的全部植物种类中,一年生、多年生草本分别有

12和36种。群落A在4个类型中物种多样性最高,群落结构较为复杂。

西南野古草(*Arundinella hookeri*)+紫马唐(*Digitaria violascens*)+白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)群落(B)

8条样带的草本层属于类型B,所处位置多在中部,群落冠层受到的火烧强度较小($56.8\% \pm 22.7\%$)。草本层物种密度为每样方 10.2 ± 3.0 种。记录到的全部种植物包含一年生草本15种、多年生草本29种。群落B的草本层物种多样性也较高,群落结构较复杂。

鸡眼草(*Kummerowia striata*)+丝叶球柱草(*Bulbostylis densa*)+白羊草群落(C)

有11条样带的草本层属于类型C,所处的地形位置接近山顶,群落冠层受到的火烧强度也较大($60.4\% \pm 20.8\%$)。草本层物种密度为每样方 11.1 ± 3.1 种。记录到的全部草本植物包括一年生植物13种,多年生植物29种。群落C在4种类型中草本层物种多样性也较高。

荩草(*Arthraxon hispidus*)+鸡眼草+白羊草群落(D)

有14条样带的草本层属于群落类型D,所处地形均位于不同的山顶部位,群落冠层受到的火烧强度最大($75.5\% \pm 24.0\%$)。草本层物种密度为每样方 9.8 ± 2.4 种,共记录到一年生草本13种、多年生草本

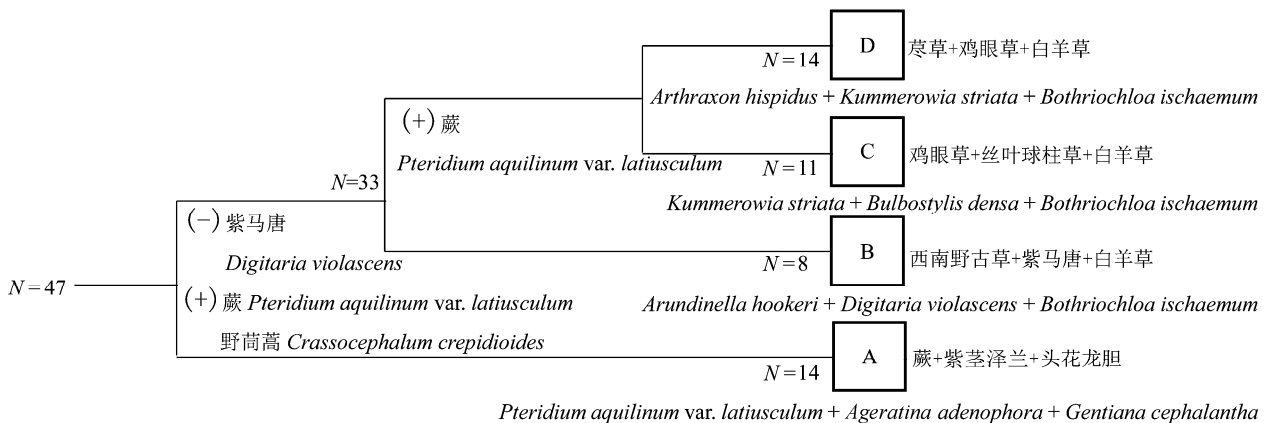


图2 火后更新草本层的TWINSPAN群落分类。N代表样方个数。A、B、C、D代表4种火后草本更新群落类型。A代表蕨+紫茎泽兰+头花龙胆群落; B代表西南野古草+紫马唐+白羊草群落; C代表鸡眼草+丝叶球柱草+白羊草群落; D代表荩草+鸡眼草+白羊草群落。(+)表示与分类聚组正相关; (-)表示与分类聚组负相关。

Fig. 2 The classification diagram of TWINSpan for the herb layer of post-fire regenerated communities. N represents the number of transects. A, B, C, and D designate four types of post-fire regenerated herb communities. A, *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* + *Ageratina adenophora* + *Gentiana cephalantha* community; B, *Arundinella hookeri* + *Digitaria violascens* + *Bothriochloa ischaemum* community; C, *Kummerowia striata* + *Bulbostylis densa* + *Bothriochloa ischaemum* community; D, *Arthraxon hispidus* + *Kummerowia striata* + *Bothriochloa ischaemum* community. (+) means it is positive with classification; (-) means it is negative with classification.

16种。群落D在4种类型中草本层物种多样性最低, 群落结构最简单。

2.2 更新草本不同生态型分布的生境需求

基于典范对应分析方法显示, 不同生态型草本的生境需求不同(图3)。一年生草本在高坡位处分布较多, 而多年生草本在低坡位处分布较多。在坡向上, 一年生草本更倾向于分布在阳坡, 而多年生草本更倾向于分布在北坡。在火烧前, 上层植被盖度(胸面积和)大的地方, 多年生草本相比于一年生草本分布更多。在坡度大的地方, 多年生草本分布也要多于一年生草本。而坡形与火烧强度对一年生草本与多年生草本的分布影响不大。

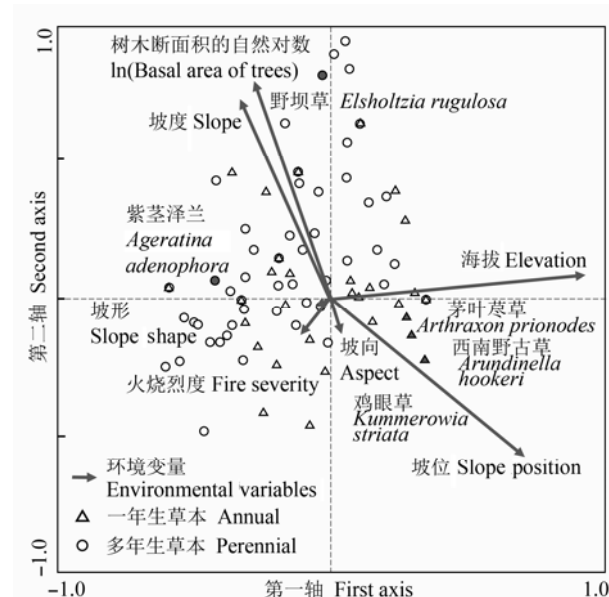


图3 火后更新植物群落中一年生(Δ)和多年生(○)草本物种的典范对应分析排序格局。

Fig. 3 The canonical correspondence analysis ordination pattern for the annual (Δ) and perennial (○) plant species in the early post-fire regenerated communities.

2.3 草本层 α 多样性格局

草本群落物种丰富度与生境条件的单因子格局图(图4)显示, 群落类型D (山顶)的草本物种丰富度最低, 与其他3种群落类型差异显著。火后更新草本的丰富度与火烧前上层植被的覆盖度(胸面积和)显著正相关。随海拔上升, 更新草本物种多样性有降低趋势。此外, 火后草本物种丰富度与群落所处坡位显著负相关, 与坡度显著正相关, 但坡向效应不显著。火烧强度对火后更新草本物种丰富度并无显

著影响。

2.4 草本层 β 多样性格局

β 多样性与Jaccard相似性系数负相关, Jaccard相似性系数越小, β 多样性越大。样带内样方间平均Jaccard系数与环境单因子的关系图(图5)表明, 4种草本群落内的 β 多样性彼此间均有着显著的差异($p < 0.001$), 其中群落B的草本物种构成相似性系数最低, β 多样性最高, 而草本群落D的 β 多样性最低, 物种组成最为相近。样带内的 β 多样性与火烧前上层乔木的胸面积和显著正相关。同时, 火烧强度越剧烈, 更新草本层物种组成相似程度越低, 即 β 多样性越高。与地形因素的关系上, 海拔和坡位越高, 更新草本的 β 多样性越低, 组成越相似; 而坡度越大, β 多样性越高; 无论凸坡还是凹坡, β 多样性都低于平坡; 而更新草本的 β 多样性与坡向则没有显著相关性。

2.5 更新草本物种 α 和 β 多样性的决定因素

基于广义线性回归的等级方差分离方法显示, 样方和样带尺度上环境因子对草本层的 α 多样性的解释能力有很大差异(表2)。在样方(100 m²)尺度上, 火后群落草本物种 α 多样性的变化仅仅能够被解释17.2%, 决定 α 多样性的主要因子是地形坡位、坡形和坡度, 分别占解释量的54.7%、17.9%和8.7%, 其次是火烧强度, 约占解释量的10%。但在样带(1 000 m²)尺度上, 火后草本植物丰富度的变化可以被解释64.5%, 而主要的决定因素是坡位、坡度和火前群落乔木胸面积和, 地形与火前植被的影响占可解释量的51.5%和26.6%。

对于样带内的草本群落 β 多样性, 无论考虑和不考虑物种多度的指标(Morisita-Horn指数和Jaccard指数), 被解释量都比较接近, 都在65%左右。其中, 火前群落乔木胸面积和都是最显著的影响因素, 对于Jaccard指数而言, 地形特征包括坡位(20.7%)、坡度(11.9%)、海拔(16.8%)也影响显著, 火烧强度也有一定影响, 但是对于考虑物种多度的Morisita-Horn指数而言, 只有火前冠层植被(41.6%)和坡度(19.5%)的影响显著。

3 讨论

本研究表明, 对于云南松混交林而言, 在森林火灾后的更新群落, 火前冠层植被、火烧强度以及生境地形条件均对草本层物种多样性及其构成产生

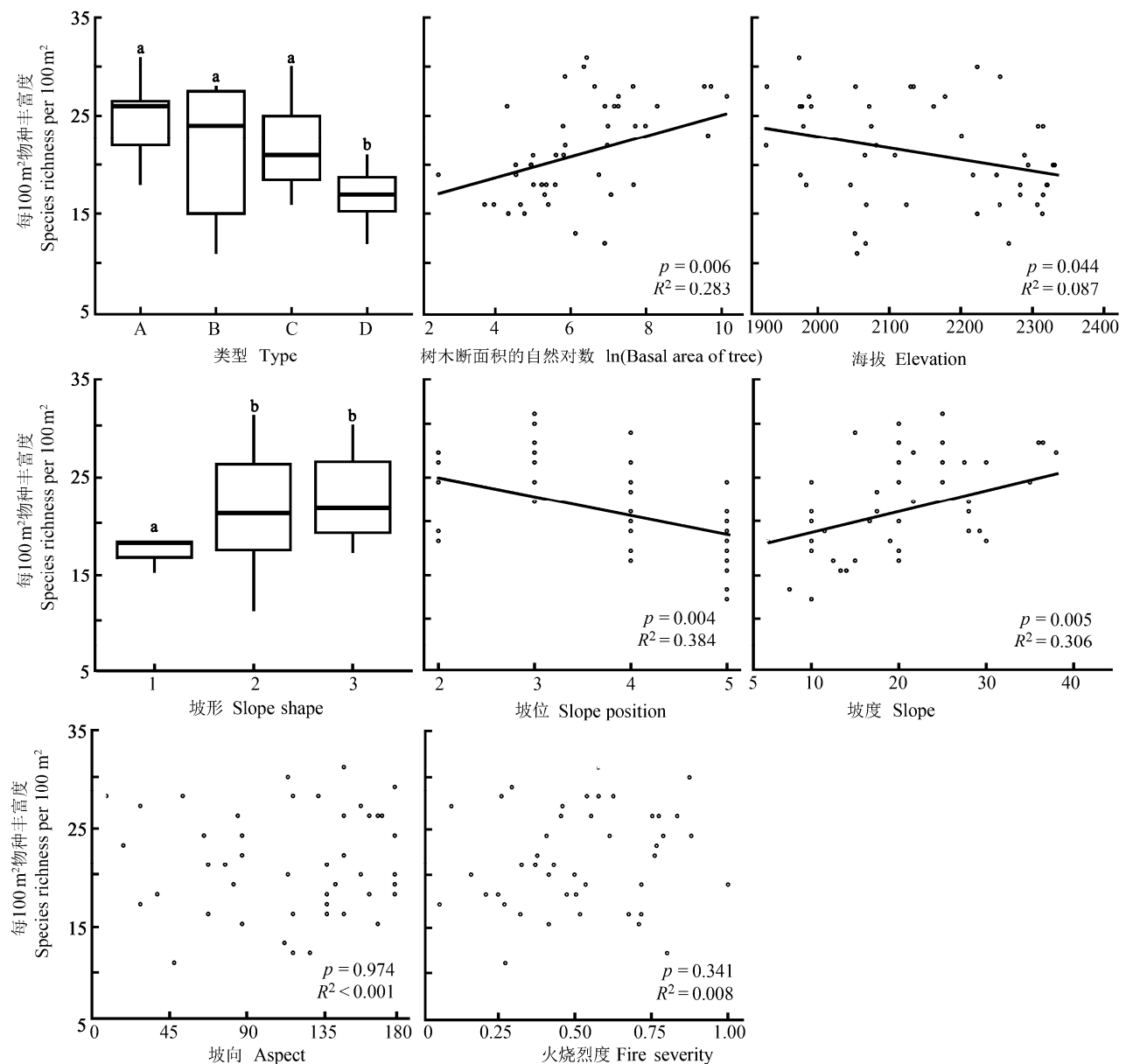


图4 火后植物群落样带(1 000 m²)草本层物种丰富度与生境因子的关系。所有小图中标注的a、b代表类型间*t*检验显著的不同水平。A、B、C、D代表4种火后草本更新群落类型。A代表蕨+紫茎泽兰+头花龙胆群落; B代表西南野古草+紫马唐+白羊草群落; C代表鸡眼草+丝叶球柱草+白羊草群落; D代表苎草+鸡眼草+白羊草群落。

Fig. 4 The relationships between habitat factors and the species richness in herb layer of the transects of post-fire plant communities. The letters a and b above all box-plots refer to significantly different levels in *t*-test. A, B, C, and D designate four types of post-fire regenerated herb communities. A, *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* + *Ageratina adenophora* + *Gentiana cephalantha* community; B, *Arundinella hookeri* + *Digitaria violascens* + *Bothriochloa ischaemum* community; C, *Kummerowia striata* + *Bulbostylis densa* + *Bothriochloa ischaemum* community; D, *Arthraxon hispidus* + *Kummerowia striata* + *Bothriochloa ischaemum* community.

显著影响, 与其他研究火后更新的多样性结果 (Guo, 2001; Keeley *et al.*, 2005; Maia *et al.*, 2014)相比, 具体影响更新结果的因子不尽相同。

3.1 更新草本多样性和地形因子

火后更新的草本物种多样性格局与地形的关系

是密切的(Lobo, 2001; Abella & Covington, 2006)。在本研究中, 草本层物种丰富度与物种构成的变化均受到地形因子的显著影响。其中坡位和坡度在样方和样带尺度上均为效应最突出的因子。大致上较高坡位的草本种类较少, 而坡度较陡地段的物种丰富

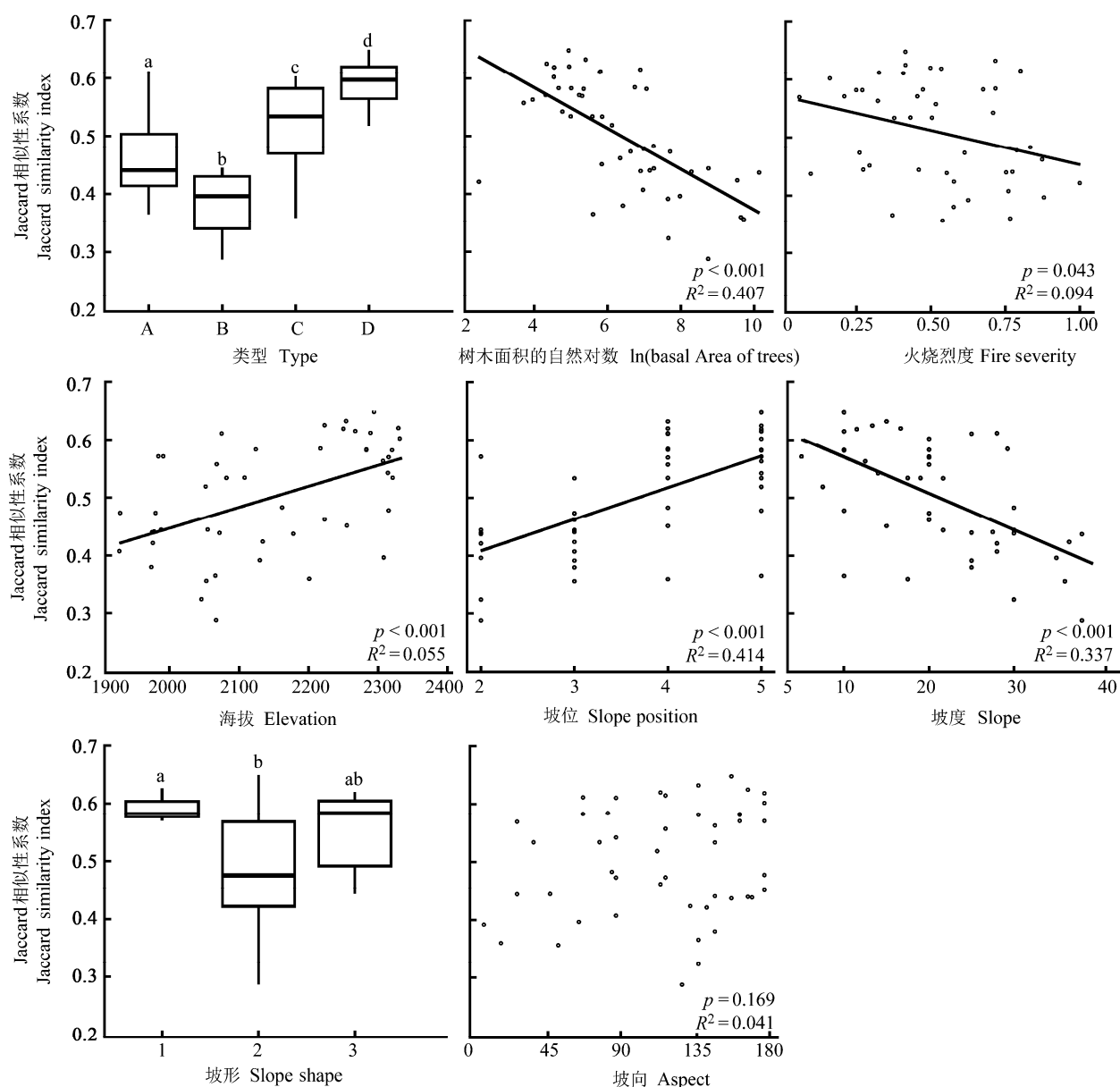


图5 火后植物群落草本层 β 多样性格局。所有小图中标注的a、b表示类型间 t 检验显著的不同水平。A、B、C、D代表4种火后草本更新群落类型。第一幅小图中A代表蕨+紫茎泽兰+头花龙胆群落; B代表西南野古草+紫马唐+白羊草群落; C代表鸡眼草+丝叶球柱草+白羊草群落; D代表荩草+鸡眼草+白羊草群落。

Fig. 5 The patterns of β -diversity in herb layer of post-fire plant communities. The letters a and b above all box-plots refer to significantly different levels in t -test. A, B, C, and D in the first graph panel designate four types of post-fire regenerated herb communities. A, *Pteridium aquilinum* var. *latiusculum* + *Ageratina adenophora* + *Gentiana cephalantha* community; B, *Arundinella hookeri* + *Digitaria violascens* + *Bothriochloa ischaemum* community; C, *Kummerowia striata* + *Bulbostylis densa* + *Bothriochloa ischaemum* community; D, *Arthraxon hispidus* + *Kummerowia striata* + *Bothriochloa ischaemum* community.

度却较高, 主要因为较陡地形一般在中下坡位, 水分条件较好, 草本层恢复较快, 覆盖度较高。一般来说, 海拔与水热条件联系紧密, 但在本研究中, 一方面海拔范围并不太大, 而海拔变化与坡位变化有一致性, 主要体现了土壤水分条件的变化, 这在之前的研究中也得到了验证(Han *et al.*, 2015)。中高纬

度地区火后植被恢复往往受坡向的影响较显著, 这主要与所接受的太阳辐射有关(Mouillot *et al.*, 2005; Fox *et al.*, 2008)。本研究中坡向对恢复草本层 α 多样性的影响并不显著(图2; 表2), 这可能是因为研究区域所处纬度较低(25.13° N), 特别是夏、秋季节南北坡的太阳辐射高度角相差不大。

表2 生境因子对火后植物群落草本层物种多样性的影响
Table 2 Effects of habitat factors on the species diversity in herb layer of post-fire plant communities

生境因子 Habitat factor	α 多样性 α diversity		β 多样性 β diversity	
	样方尺度 Plot scale	样带尺度 Transect scale	Jaccard系数 Jaccard index	Morisita-Horn系数 Morisita-Horn index
海拔 Elevation	3.8	12.0	16.8*	1.9
坡向 Aspect	1.6	1.9	1.6	9.2
坡形 Slope shape	17.9*	6.4	1.5	5.3
坡位 Slope position	54.7*	30.6*	20.7*	13.4
乔木胸面积对数 ln(sum of tree basal area)	3.4	26.6*	38.6*	41.6*
坡度 Slope	8.7*	20.9*	11.9*	19.5*
火烧强度 Fire severity	9.9*	1.5	8.9*	9.0
调整的决定系数 Adjusted coefficient of determination	0.172	0.645	0.678	0.638

*, $p < 0.05$.

对于 β 多样性, 地形影响主要反映在海拔、坡位和坡度方面。随着海拔和坡位上升、坡度变平缓, 生境因受土壤水分限制而逐渐变得单一, 草本的构成更为简单、相似(Mouillot *et al.*, 2005; Fox *et al.*, 2008), β 多样性减小。

3.2 更新草本多样性和火前植被

Keeley等(2005)研究表明, 火后更新的草本植物 α 多样性主要受到火前植被类型的影响, 当木本植物的尺寸、盖度以及生物量增加的时候, 下层草本的物种多样性会持续减少, 直到处于一个成熟的群落结构。本研究的结果显示, 火后更新草本的 α 多样性与火前乔木层胸面积和没有显著关系。而草本群落物种构成的空间变化却与火烧前上层植被覆盖有高度显著的关联, 即乔木层胸面积和越大, 下层草本的 β 多样性越高, 无论是否考虑物种多度信息(表2)。这可能是木本植物胸面积和较大的地方, 火烧后在光照、水分等方面形成较高的生境异质性, 导致草本植物 β 多样性较高。

3.3 更新草本多样性和火烧强度

本研究中火后更新的草本植物 α 多样性和 β 多样性受火烧强度的影响并不十分显著, 与其他研究结果相近(Keeley *et al.*, 2005)。火烧强度加剧导致更新草本 α 多样性降低, 但只反映在样方而非样带尺度上, 对 β 多样性的影响则仅反映在不考虑物种多度的Jaccard指数值中。但是, 火烧强度与其他生境因子之间存在复杂的相互作用, 如: 1)火烧的烈度本身有可能受到地形、环境的影响, 在不同的地形上火烧强度差异会很大(Keeley *et al.*, 2005), 从而造成不同地形部位更新草本的多样性不同; 2)火烧强度的不同会导致木本层的毁坏程度不同, 改变上层

林木冠层结构, 类似砍伐的效果, 从而使地表接受到的光照效果不同(Boucher *et al.*, 2014); 3)不同的火烧强度导致土壤的理化性质发生了不同的变化, 造成了草本微生境的不同, 增加了其 β 多样性。因此, 火烧强度与生境因子之间存在某种协同的变化。

3.4 更新草本不同生活型和影响因素

有研究表明, 随着太阳辐射量增加和土壤水分减少, 火后更新的多年生草本多样性减少, 而一年生草本多样性则增加(Guo, 2001; Keeley *et al.*, 2005)。这与我们样方群落中物种分布的CCA排序格局一致(图3), 在太阳辐射强、土壤水分较差的南坡及上坡位, 主要为鸡眼草、茅叶荩草(*Arthraxon prionodes*)和西南野古草等一年生草本; 而野坝草(*Elsholtzia rugulosa*)、紫茎泽兰等多年生的草本多在太阳辐射较弱的北坡以及下坡位形成优势。森林火灾发生后, 在较高坡位以及阳坡处, 产生大面积空地, 通过扩散及迁入, 一年生草本能够在高坡位及阳坡占据主体。而在低坡位及阴坡等水分条件较好的区域, 多年生草本则是依赖于火前当地种源进行更新, 从而占据主体。此外, 在本研究区域中, 外来入侵植物紫茎泽兰虽然扩散能力强, 火后较高坡位也产生较大空地, 但是紫茎泽兰主要分布于低坡位, 这说明适宜生境条件(水分)比空白生境对外来入侵种的影响更大。

3.5 对火后草本恢复研究与管理的启示

我们的研究弥补了云南松林火后地被层早期群落更新研究的空白, 可以为林下草本群落的长期演替提供早期数据, 以便于今后长期跟踪和研究。同时, 研究结果能够为频繁受到火干扰的云南松林火后草本恢复管理提供参考, 便于针对不同的火烧强

度和地形位置选择适宜的草本物种进行播种, 提高更新速度并减少成本。

4 结论

森林火烧后的更新草本多样性受到地形、火前植被、火烧强度和物种生活史特征的影响。火后更新草本层物种丰富度与地形坡度正相关, 与坡位和海拔负相关。更新草本的 β 多样性随着海拔和坡度的增加而减小。火前冠层群落的立木量越大, 火后更新草本的丰富度越高, β 多样性越高。火烧强度大小不影响火后更新草本的丰富度, 但火烧强度越大更新草本构成越相似。火烧之后更新的一年生草本和多年生草本存在着不同的分布格局, 高坡位及阳坡一年生草本分布更多, 多年生草本则相反。

基金项目 国家自然科学基金(41371190)。

致谢 本研究得到云南省林业局防火办、云南省林业科学院和云南省禄丰县勤丰镇政府的大力支持, 勤丰镇北营村冯长清在野外调查中提供了重要的帮助, 特此致谢!

参考文献

- Abella SR, Covington WW (2006). Vegetation-environment relationships and ecological species groups of an Arizona *Pinus ponderosa* landscape, USA. *Plant Ecology*, 185, 255–268.
- Ackerly D (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74, 25–44.
- Bond W, Keeley J (2005). Fire as a global ‘herbivore’: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 387–394.
- Boneau CA (1960). The effects of violations of assumptions underlying the *t* test. *Psychological Bulletin*, 57, 49–64.
- Bormann FH, Likens GE (2012). *Pattern and Process in a Forested Ecosystem: Disturbance, Development and the Steady State Based on the Hubbard Brook Ecosystem Study*. Springer Science & Business Media, New York.
- Boucher D, Gauthier S, Noël J, Greene DF, Bergeron Y (2014). Salvage logging affects early post-fire tree composition in Canadian boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 325, 118–127.
- Bowman DM, Balch JK, Artaxo P, Bond WJ, Carlson JM, Cochrane MA, D’Antonio CM, DeFries RS, Doyle JC, Harrison SP, Johnston FH, Keeley JE, Krawchuk MA, Kull CA, Marston JB, Moritz MA, Prentice IC, Roos CI, Scott AC, Swetnam TW, van der Werf GR, Pyne SJ (2009). Fire in the Earth system. *Science*, 324, 481–484.
- Bowman DM, Balch JK, Artaxo P, Bond WJ, Cochrane MA, D’Antonio CM, DeFries R, Johnston FH, Keeley JE, Krawchuk MA, Kull CA, Mack M, Moritz MA, Pyne S, Roos CI, Scott AC, Sodhi NS, Swetnam TW (2011). The human dimension of fire regimes on Earth. *Journal of Biogeography*, 38, 2223–2236.
- Broncano MJ, Retana J (2004). Topography and forest composition affecting the variability in fire severity and post-fire regeneration occurring after a large fire in the Mediterranean basin. *International Journal of Wildland Fire*, 13, 209–216.
- Camac JS, Williams RJ, Wahren C, Morris WK, Morgan JW (2013). Post-fire regeneration in alpine heathland: Does fire severity matter? *Austral Ecology*, 38, 199–207.
- Casady GM, van Leeuwen WJD, Marsh SE (2010). Evaluating post-wildfire vegetation regeneration as a response to multiple environmental determinants. *Environmental Modelling & Assessment*, 15, 295–307.
- Crotteau JS, Morgan Varner J, Ritchie MW (2013). Post-fire regeneration across a fire severity gradient in the southern Cascades. *Forest Ecology and Management*, 287, 103–112.
- Dai CR, Gu BW, Li JH (2011). The relationship between the severely affected forest fire season in Yunnan and the abnormal change of the Pacific Ocean surface temperature. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences)*, 33(S1), 188–191. (in Chinese with English abstract) [戴丛蕊, 顾本文, 李金槐 (2011). 云南林火重灾年与太平洋海温异常变化关系的研究. 云南大学学报(自然科学版), 33(S1), 188–191.]
- Forrestel EJ, Donoghue MJ, Smith MD (2014). Convergent phylogenetic and functional responses to altered fire regimes in mesic savanna grasslands of North America and South Africa. *New Phytologist*, 203, 1000–1011.
- Fox DM, Maselli F, Carrega P (2008). Using SPOT images and field sampling to map burn severity and vegetation factors affecting post forest fire erosion risk. *Catena*, 75, 326–335.
- Guo Q (2001). Early post-fire succession in California chaparral: Changes in diversity, density, cover and biomass. *Ecological Research*, 16, 471–485.
- Han J, Shen ZH, Ying LX, Chen A (2015). Early post-fire regeneration of a fire-prone subtropical *Pinus* mixed forest in Yunnan, southwest China: The effects of pre-fire vegetation, fire severity and topographic factors. *Forest Ecology & Management*, 356, 31–40.
- Hill MO (1979). *TWINSPAN—A FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes*. Cornell University Press, New York.
- Hurt GC, Pacala SW (1995). The consequences of recruitment

- limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology*, 176, 1–12.
- Jaccard P (1912). The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jin ZZ, Peng J (1998). *Vegetation of Kunming*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲, 彭鉴 (1988). 昆明植被. 云南科技出版社, 昆明.]
- Keeley JE, Fotheringham CJ, Baer-Keeley M (2005). Factors affecting plant diversity during post-fire recovery and succession of Mediterranean-climate shrublands in California, USA. *Diversity Distributions*, 11, 525–537.
- Kurkowski TA, Mann DH, Rupp TS, Verbyla DL (2008). Relative importance of different secondary successional pathways in an Alaskan boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 1911–1923.
- Lee J, Lee S, Lim J, Won M, Lee H (2014). Effects of heterogeneity of pre-fire forests and vegetation burn severity on short-term post-fire vegetation density and regeneration in Samcheok, Korea. *Landscape and Ecological Engineering*, 10, 215–228.
- Liu CJ, Yang ZZ, Li Q, Lu ZX, Zhang W (2012). Impact of fire disturbance on *Carabid* beetles communities in forest of *Pinus yunnanensis* in Cangshan. *Sichuan Journal of Zoology*, 3, 387–392. (in Chinese with English abstract) [刘春菊, 杨自忠, 李巧, 卢志兴, 张威 (2012). 火干扰对苍山云南松林步甲群落的影响. *四川动物*, 3, 387–392.]
- Lobo J (2001). Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73, 233–253.
- Maia P, Keizer J, Vasques A, Abrantes N, Roxo L, Fernandes P, Ferreira A, Moreira F (2014). Post-fire plant diversity and abundance in pine and eucalypt stands in Portugal: Effects of biogeography, topography, forest type and post-fire management. *Forest Ecology and Management*, 334, 154–162.
- Maia P, Pausas JG, Vasques A, Keizer JJ (2012). Fire severity as a key factor in post-fire regeneration of *Pinus pinaster* (Ait.) in Central Portugal. *Annals of Forest Science*, 69, 489–498.
- Mayer H, Swetnam TW (2000). Century scale climate forcing of fire regimes in the American Southwest. *The Holocene*, 10, 213–220.
- Mouillot F, Ratte J, Joffre R, Mouillot D, Serge Rambal A (2005). Long-term forest dynamic after land abandonment in a fire prone Mediterranean landscape (central Corsica, France). *Landscape Ecology*, 20, 101–112.
- Oliveira S, Pereira JMC, San-Miguel-Ayanz J, Lourenço L (2014). Exploring the spatial patterns of fire density in Southern Europe using Geographically Weighted Regression. *Applied Geography*, 51, 143–157.
- Pausas JG (1994). Species richness patterns in the understory of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science*, 5, 517–524.
- Roder A, Hill J, Duguy B, Alloza J, Vallejo R (2008). Using long time series of Landsat data to monitor fire events and post-fire dynamics and identify driving factors. A case study in the Ayora region (eastern Spain). *Remote Sensing of Environment*, 112, 259–273.
- Roleček J, Tichý L, Zelený D, Chytrý M (2009). Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 20, 596–602.
- Shen ZH, Fei SL, Feng JM, Liu YN, Liu ZL, Tang ZY, Wang XP, Wu XP, Zheng CY, Zhu B, Fang JY (2012). Geographical patterns of community-based tree species richness in Chinese mountain forests: The effects of contemporary climate and regional history. *Ecography*, 35, 1134–1146.
- Shen ZH, Zhang XS, Jin YX (2000a). Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Dalaoling in the region of the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica*, 42, 620–627. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 张新时, 金义兴 (2000a). 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. *植物学报*, 42, 620–627.]
- Shen, ZH, Jin YX, Zhao ZE, Wu JQ, Huang HD (2000b). A study on the quantitative classification of forest communities of Dalaoling region at the Three Gorges. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 18, 99–107. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 金义兴, 赵子恩, 吴金清, 黄汉东 (2000b). 三峡大老岭地区森林群落的数量分类研究. *武汉植物学研究*, 18, 99–107.]
- Su WH, Shi Z, Zhou R, Zhao YJ, Zhang GF (2015). The role of fire in the Central Yunnan Plateau ecosystem, southwestern China. *Forest Ecology and Management*, 356, 22–30.
- Swanson FJ, Kratz TK, Caine N (1988). Landform effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience*, 38, 92–98.
- Tang RR, Zhou RL (2007). Study on the fuel loading forecast models of *Pinus yunnanensis*. *Shandong Forestry Science and Technology*, 1, 1–4. (in Chinese with English abstract) [唐荣逸, 周汝良 (2007). 云南松可燃物载量预测模型研究. *山东林业科技*, 1, 1–4.]
- Vallejo VR, Alloza JA (2012). Post-fire management in the Mediterranean Basin. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 58, 251–264.
- Walsh C, Mac Nally R (2007). The hier.part package. ver. 1.0-2. Hierarchical partitioning. Documentation for R: A language and environment for statistical computing. <http://www.rproject.org>. Cited: 2007-04-12.

- Wang QH, Shu LF, Li SY (2011). Study on spotting of *Pinus yunnanensis* forest during burning. *Journal of Safety Science and Technology*, 7, 49–53. (in Chinese with English abstract) [王秋华, 舒立福, 李世友 (2011). 云南松林燃烧过程中飞火的研究. *中国安全生产科学技术*, 7, 49–53.]
- Wang S, Niu SK, Li D, Wang JH, Chen F, Sun W (2013). Vertical distribution of fuels in *Pinus yunnanensis* forest and related affecting factors. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 331–337. (in Chinese with English abstract) [王叁, 牛树奎, 李德, 王景华, 陈锋, 孙武 (2013). 云南松林可燃物的垂直分布及影响因子. *应用生态学报*, 24, 331–337.]
- Whigham DF (2004). Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 583–621.
- Wolda H (1981). Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, 50, 296–302.
- Zhang YT, Duan X, Li JF (1994). Climatic regionalization of forest fires in the central Yunnan region. *Journal of Southwest Forestry College*, 3, 122–127. (in Chinese with English abstract) [张映堂, 段旭, 李俊峰 (1994). 滇中地区林火气候区划. *西南林学院学报*, 3, 122–127.]
- 责任编辑: 曾 波 责任编辑: 王 葳



植物生态学报官网
唯一投稿网址



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览