

DOI: 10.5846/stxb201911252558

王炎 齐麟 周莉 周旺明 毛诚瑞 朱琪 赵福强. 兴安落叶松(*Larix gmelinii*) 火后种子萌发影响因子. 生态学报, 2021, 41(7): 2835–2844.

Wang Y, Qi L, Zhou L, Zhou W M, Mao C R, Zhu Q, Zhao F Q. A study on the influencing factors of *Larix gmelinii* post-fire seed germination. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(7): 2835–2844.

兴安落叶松(*Larix gmelinii*) 火后种子萌发影响因子

王 炎^{1,2} 齐 麟¹ 周 莉¹ 周旺明¹ 毛诚瑞^{1,2} 朱 琪^{1,2} 赵福强^{1,*}

1 中国科学院森林生态与管理重点实验室(沈阳应用生态研究所), 沈阳 110016

2 中国科学院大学, 北京 101408

摘要: 林火干扰是影响兴安落叶松林结构和功能的主要因子之一。兴安落叶松种群火后更新受多种因子的影响,并决定着该群落演替轨迹。通过在大兴安岭呼中自然保护区的火烧迹地内设置原位控制实验,利用增强回归树分析方法,量化研究了落叶松火后恢复初期不同影响因子(温度、有机质层厚度、覆盖度等)对种子萌发的相对重要性。研究结果表明:落叶松火后种子萌发的最主要影响因子为温度,第二影响因子为种源,第三影响因子为草本覆盖度,分别解释了幼苗数量变异的 28.51%、22.40%、20.66%;各影响因子的相对重要性在不同地形条件下有明显差异:温度在山坡顶部和阳坡底部占有重要影响,种源在阳坡中部和阴坡中部最为重要,土壤含水量在阴坡底部占有重要地位。同时,去除土壤表面有机质可以显著提高种子萌发数量,去除地面杂草则会使种子萌发数量降低。从研究结果可知,落叶松火后种子萌发在不同地形(环境条件)下的限制因子不同,人工辅助需因地制宜采取相应措施,才能更有效地促进种子萌发与森林恢复。

关键词: 火烧迹地; 兴安落叶松; 种子萌发; 影响因子; 增强回归树分析

A study on the influencing factors of *Larix gmelinii* post-fire seed germination

WANG Yan^{1,2}, QI Lin¹, ZHOU Li¹, ZHOU Wangming¹, MAO Chengrui^{1,2}, ZHU Qi^{1,2}, ZHAO Fuqiang^{1,*}

1 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

Abstract: Fire disturbance exerts great influences on the structure and function of *Larix gmelinii* forest ecosystem. Post-fire regeneration of *Larix gmelinii* is affected by multiple factors, and determines the community succession trajectory. By setting in-situ experiment at burned area of the Huzhong natural reserve in Great Xing'an Mountains, we used BRT (Boosted Regression Tree Analysis) to quantify relative influence of driving factors (temperature, depth of organic layer, coverage, et al.) that influenced *Larix gmelinii* seed germination of post-fire tree recruitment. The results showed that three main factors of *Larix gmelinii* post-fire seed germination were temperature, seeds number, and coverage, which explained 28.51%, 22.40% and 20.66% of the seedling quantity variation, respectively. Significant differences in relative influence of these driving factors on seedling quantity were found among different topographic positions: temperature had important influence at the top of slope and the bottom of sunny slope; seeds quantity was the most influential factor of seedling quantity at the mid of slope; and soil water content played the most important role at the bottom of shady slope. Moreover, removing the organic layer and weeding significantly increased quantity of seedlings. In summary, the germination of *Larix gmelinii* seeds were influenced by different factors under different topographic positions (environment conditions).

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31770665); 长白山科学研究所开放基金项目(201806); 国家自然科学基金青年科学基金项目(41301200)

收稿日期: 2019-11-25; 网络出版日期: 2021-01-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaofuqiang@iae.ac.cn

Therefore, local conditions should be an importance concern when artificial regeneration was implemented to promote post-fire *Larix gmelinii* restoration.

Key Words: burned area; *Larix gmelinii*; seed germination; influencing factors; boosted regression tree analysis

大兴安岭地区是中国北方森林(Boreal forest)主要分布地区,也是我国重要生态安全保障区和木材资源战略储备基地,其林区面积占全国天然林总面积的29.9%,森林碳储量约占全国森林碳储量的1/3^[1]。兴安落叶松(*Larix gmelinii*)是该区的地带性植被,覆盖率达70%^[2],其种群结构完整性和可持续性直接关系到该区域生态功能的有效发挥。以兴安落叶松为主的大兴安岭森林生态系统长期受火干扰因子的影响^[3],并且林火也是该地区天然林得以维持和发展的主要驱动力^[4-7]。有研究表明,北方森林群落组成和演替轨迹受到林火情势(烈度、火烧轮回期)的显著影响^[8-11]。然而,由气候变化所导致的高烈度林火频繁发生将改变兴安落叶松林群落演替进程,有可能使其发生逆行演替,最终被阔叶林代替^[12-13]。因此,探明落叶松火后更新规律和驱动机制是大兴安岭地区落叶松林生态系统火后恢复、森林经营和林火管理的重要基础。

落叶松种子萌发和幼苗生长很大程度决定了森林的群落结构和演替轨迹^[9,12]。落叶松火后更新受地形条件、环境气候及林火情势等因素的共同控制^[14]。邱扬等对大兴安岭北部地区的火干扰历史进行调查,发现兴安落叶松种群稳定持续发展需要适宜强度和频率的火干扰^[12]。梁瑞云等对重庆北碚区火干扰后林下乔木幼苗的更新进行了研究,认为:较弱的火干扰对幼苗发生及存活有一定促进作用^[15]。另有学者通过研究大兴安岭北部火烧迹地森林更新影响因子发现:地形因子(如:坡向、坡度、海拔等)是影响火后更新苗密度的主要因子,同时,距上次火烧时间对更新苗的组成(针叶和阔叶的比例)影响最大^[16-17]。然而,无论是林火特征(林火烈度、火烧轮回期)还是地形因子,都是影响森林更新的间接因子,它们最终都是通过影响种源、土壤水热、有机质层厚度等条件对森林更新产生影响^[18-21]。有研究发现,种源减少是落叶松火后更新的一个极为重要的限制因子^[22-24]。枯落物层与有机质层的存在会给幼苗根系、种子与土壤的接触带来障碍,从而影响落叶松种子萌发^[25-26]。随着林火烈度的增加,有机质层的厚度降低,增加了种子与土壤接触的机会^[26]。而且,在森林重度火烧后的更新过程中,演替早期一般是阳性的开放系统,各环境因子如空气的温度湿度以及土壤含水量等变化都较演替后期剧烈^[27]。林火的发生会使土壤表面温度升高,含水量下降,土壤pH和养分含量也会因林火产生的灰分而发生改变^[28-32],更新初期的水热条件及养分变化会更加强烈地影响落叶松的火后更新,并最终决定群落演替的轨迹。

目前,间接因子,如地形、火烧烈度等对落叶松火后更新影响的相关研究已经取得了阶段性进展,不同间接因子的影响力得到了一定程度的量化和解释^[16-17,33]。但是,对落叶松火后更新直接影响因子(水分、温度以及土壤养分等)的相对贡献以及不同因子间耦合作用的研究较少。并且,以往研究范围集中于火后数年乃至数十年,时间尺度和研究区域都相对较大,研究结果通常偏于宏观、笼统的描述,而对火后初期萌发阶段影响因子的原位研究较少,缺乏小尺度下的火烧迹地内对落叶松实地更新规律的研究。火后落叶松种子在直接影响因子作用下的萌发状况是落叶松林火后更新恢复的基础。

为探究火后初期各直接影响因子对兴安落叶松种子萌发的作用,本研究通过在火烧迹地设置原位控制实验,分析不同地形条件下,种子数量、土壤温度、土壤含水量、草本覆盖度以及有机质层厚度对落叶松种子萌发的相对重要性的变化规律,以期为大兴安岭地区落叶松火后恢复提供理论依据和决策支持。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究地点选定在大兴安岭呼中自然保护区内,该保护区位于呼中林业局西南部,面积约19.4万hm²。呼中区地处黑龙江省西北部大兴安岭伊勒呼里山北坡,呼玛河中上游地区。地理坐标为122°39′30″E至

124°21'00"E, 51°14'40"N 至 52°25'00"N。研究区平均海拔 812m (420—1404.2m)。无霜期 83d, 年平均气温为 -4.3℃, 年平均降水量为 497.7mm。研究区春秋两季受蒙古干旱风影响, 天气条件变化剧烈, 常出现高温、低湿和大风天气, 因而春秋两季是该区林火高发期。区内林火类型为地表火, 但冠层乔木死亡率依然极高。

研究区属寒温带针叶林, 森林覆盖率为 96.24%, 以东西伯利亚植被区系成分为主, 混有东北植物区系成分和蒙古植物区系成分。乔木树种以兴安落叶松 (*Larix gmelini*) 为主, 约占 80.6%, 还有樟子松 (*Pinus sylvestris var. mongolica*)、云杉 (*Picea koraiensis*)、白桦 (*Betula platyphylla*)、钻天柳 (*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.Skv)、山杨 (*Populus davidiana*) 等。

1.2 样地设置

为探究直接影响因子在落叶松种子萌发阶段的相对重要性, 在呼中自然保护区 2010 年重度火烧迹地内不同坡位设置样地 (5 块: 坡顶、阳坡中部、阳坡底部、阴坡中部、阴坡底部, 火灾主要发生于选定样地的山脉及部分周边地区) 进行原位控制实验。每个样地内设 5 个样方重复。在每个样方内设置“遮光”(高遮光、低遮光 2 个处理、“除草”、“去有机质层”、以及“对照”5 种处理, “低遮光”与“高遮光”通过不同层数的遮阳网实现, “除草”处理为仅除去地面杂草, “去有机质层”处理为刮去地表覆盖的腐殖质层, 使矿质土壤裸露, “对照”为不做处理的空白对照, 每个处理的面积为 1m² (图 1)。为探究种源对落叶松火后萌发的影响, 使用不同的播种数量来模拟火后不同位置下落叶松种子供给情况的不同, 每种处理下分别采用 0 颗/m²、500 颗/m²、1000 颗/m² 3 种播种密度。

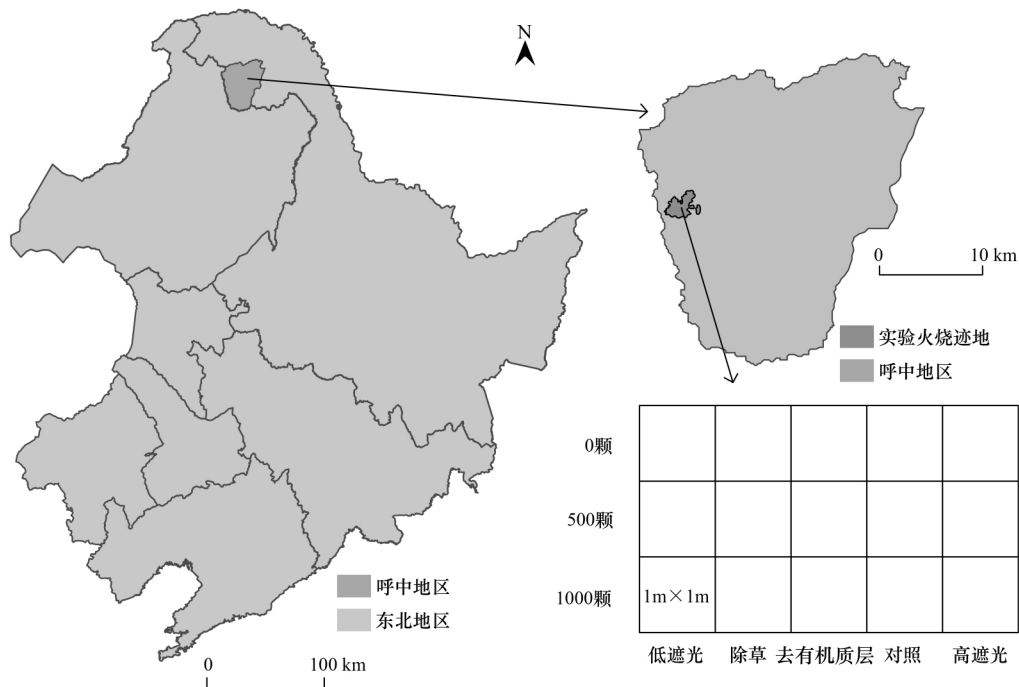


图 1 呼中区 2010 年火烧迹地示意图

Fig.1 2010 burned area in Huzhong

1.3 数据采集

在 5 月初完成样地设置及播种, 在同年 9 月份记录每个样地内相应处理下的落叶松萌发数量、草本覆盖度 (本研究所用“覆盖度”均指草本覆盖度)、土壤有机质层厚度 (指矿质土以上的腐殖质层厚度), 用土壤温度湿度计测定每个处理的土壤温度与湿度 (数据处理中所用温度与湿度为生长季平均值, 湿度为水/干土的百分比)。

由于 9 月份调查样地内萌发状况时, 未播种处理内均无落叶松萌发, 数据处理时, 播种梯度仅保留

“500 颗/m²”与“1000/m²”。

1.4 数据分析

本研究中主要采用方差分析(ANOVA)检验不同处理下种子萌发数量差异;利用增强回归树方法(Boosted Regression Tree Analysis, BRT)分析不同影响因子对种子萌发的相对重要性。增强回归树是基于分类回归树算法(Classification And Regression Tree, CRAT)的一种自学习方法,在运算过程中多次随机抽取一定量的数据分析自变量对因变量的影响程度,剩余数据用来对拟合结果进行检验,对生成的多重回归树取均值并输出,最终得到一个具有较高稳定性和预测精度的分析模型^[17,34-37]。增强回归树可以在其他自变量取均值或者不变的情况下,计算该自变量与因变量的作用关系,并且可同时处理多种数据类型,分析出的自变量对因变量的影响程度比较直观。在本研究中,通过增强回归树分析方法分析得到各个影响因子的相对重要性,即每个因子对因变量作用的相对大小,以及各个因子的边际效应(marginal effect),即排除其他因子干扰后,该因子对因变量的作用规律。研究中数据处理与分析所用软件为 R 3.4.3 中的“agricolae”、“HH”与“gbm”软件包。

2 结果与分析

2.1 地形条件以及不同处理对环境因子的影响

在本研究共选取的 4 种环境因子中(温度、土壤含水量、有机质层厚度、覆盖度,见表 1):坡顶平均温度最高(17.53℃),平均有机质层厚度最高(1.13cm);阳坡中平均土壤含水量最低(96.57%);阳坡底平均温度最低(13.44℃),平均土壤含水量最高(103.28%),平均有机质层厚度最低(0.67cm),平均覆盖度最低(41%);阴坡底平均覆盖度最高(57.84%);低遮光处理下的平均有机质层厚度最高(1.38cm),高遮光处理下的平均温度最低(15.23℃),平均土壤含水量最高(103.09%);除草处理下的平均土壤含水量最低(97.01%),平均有机质层厚度最低(0.98cm,因去有机质层处理直接改变有机质层厚度,故此处排除该处理),平均覆盖度最低(11.1%,因遮光处理直接改变覆盖度,故此处排除该处理);去有机质层处理下的平均温度最高(16.99℃);对照组的平均土壤含水量最高(103.07%),平均覆盖度最高(48.38%,因遮光处理直接改变覆盖度,故此处排除该处理)。

2.2 不同样地与处理下落叶松幼苗数量

不同处理下落叶松萌发的幼苗数量具有差异性,去有机质层处理下的幼苗数量最高(平均:72 个,标准差:30.13),并且显著高于其他四个处理下的幼苗数量($P < 0.05$, $n = 25$),除草处理的幼苗数量最低(平均:18 个,标准差:9.79)。相比低遮光处理(平均:50 个,标准差:17.77)、高遮光处理(平均:44 个,标准差:18.63)、去有机质层处理以及对照组(平均:52 个,标准差:27.72)的落叶松萌发情况,除草处理显著降低了种子萌发的幼苗数量($P < 0.05$, $n = 25$) (图 2)。

不同地形条件下落叶松种子萌发表现也有所不同,阳坡底萌发的幼苗数量最低,为 28 个(标准差:14.18),阴坡底的幼苗数量最高(平均:68 个,标准差:35.07)。其中,坡顶(平均:58 个,标准差:20.57)、阳坡中(平均:51 个,标准差:17.95)、阴坡底的落叶松萌发的幼苗数量均显著高于阳坡底($P < 0.05$, $n = 25$),坡顶、阴坡底的幼苗数量也显著高于阴坡中的幼苗数量(平均:30 个,标准差:18.22) ($P < 0.05$, $n = 25$) (图 2)。

不同地形条件下同一处理的作用大小不同,落叶松种子萌发的幼苗数量在不同处理内或不同坡位间的变化趋势不单单受处理或样地中某单一因素的影响。在不同样地内(图 2)坡顶的去有机质层处理下幼苗数量最高,除草处理的幼苗数量最低;阳坡中的去有机质层处理与对照组的幼苗数量均相对较高,高遮光处理与除草处理的幼苗数量相对较低;阳坡底的去有机质层处理与低遮光处理下的幼苗数量较高,高遮光处理、除草处理以及对照组的幼苗数量相对较低;阴坡中的去有机质层处理下幼苗数量最高,除草处理下幼苗数量最低;阴坡底的去有机质层处理和对照组的幼苗数量较高,除草处理的幼苗数量最低。在不同处理间(图 2),5 个样地均为去有机质层处理下的幼苗数量最高,除草处理下的幼苗数量最低,对于幼苗数量在不同处理间的变化

大小,各个样地也具有一定的差异性。

表 1 各坡位环境因子状况

Table 1 Environment factors in different positions

坡位 Position	因子 Factors	LS	HS	W	OLR	C	平均值 Average
坡顶 The top of slope	温度/°C	17.61	16.97	17.32	18.24	17.51	17.53 ^{A1}
	土壤含水量/%	104.67	99.51	88.92	101.99	103.46	99.71 ^{A2}
	有机质层厚度/cm	1.53	1.72	1.03	0.00	1.37	1.13 ^{A3}
	覆盖度/%	50.00	100.00	6.90	9.80	39.80	41.30 ^{A4}
阳坡中 The mid of sunny slope	温度/°C	16.10	15.99	18.21	17.93	16.66	16.98 ^{A1B1}
	土壤含水量/%	103.39	102.32	87.79	87.03	102.32	96.57 ^{A2}
	有机质层厚度/cm	0.94	1.31	1.12	0.00	0.85	0.84 ^{A3}
	覆盖度/%	50.00	100.00	10.30	18.10	44.70	44.62 ^{A4}
阳坡底 The bottom of sunny slope	温度/°C	13.16	11.98	14.75	14.24	13.04	13.44 ^{B1}
	土壤含水量/%	102.96	103.06	100.95	104.50	104.93	103.28 ^{A2}
	有机质层厚度/cm	1.19	0.75	0.56	0.00	0.84	0.67 ^{A3}
	覆盖度/%	50.00	100.00	5.10	5.40	44.50	41.00 ^{A4}
阴坡中 The mid of shady slope	温度/°C	15.75	15.78	16.92	17.14	15.70	16.25 ^{B1}
	土壤含水量/%	95.47	106.66	103.34	103.68	102.49	102.33 ^{A2}
	有机质层厚度/cm	1.77	1.45	1.03	0.00	1.18	1.09 ^{A3}
	覆盖度/%	50.00	100.00	7.10	15.20	46.90	43.84 ^{A4}
阴坡底 The bottom of shady slope	温度/°C	15.31	15.43	17.38	17.42	15.32	16.17 ^{C1}
	土壤含水量/%	103.39	103.92	104.04	92.22	102.14	101.14 ^{A2}
	有机质层厚度/cm	1.46	1.25	1.16	0.00	1.55	1.08 ^{A3}
	覆盖度/%	50.00	100.00	26.10	47.10	66.00	57.84 ^{A4}
平均 Average	温度/°C	15.59	15.23	16.92	16.99	15.65	16.07
	土壤含水量/%	101.98	103.09	97.01	97.88	103.07	100.61
	有机质层厚度/cm	1.38	1.30	0.98	0.00	1.16	0.96
	覆盖度/%	50.00	100.00	11.10	19.12	48.38	45.72

LS: 低遮光 Low-shading; HS: 高遮光 High-shading; W: 除草 Weeding; OLR: 去有机质层 Organic layer-removing; C: 控制对照 Control, “平均值”列中, A、B、C 表示同一因子在不同坡位间的差异性 $P < 0.05$

2.3 落叶松种子萌发驱动因子的相对重要性

以幼苗数量作为因变量,对播种数量、温度、土壤含水量、覆盖度、有机质层厚度 5 个因子进行增强回归树分析的结果显示(图 3): 温度、播种数量、覆盖度是对幼苗数量重要性最高的 3 个因子,分别解释了幼苗数量变异的 28.51%、22.40%、20.66%。幼苗数量与温度呈现正相关关系,当温度高于 15°C 时,幼苗数量随着温度的上升而增加的趋势相较于 15°C 时更为明显。对应播种数量梯度的上升,萌发的幼苗数量也产生相应的阶段性上升的趋势。随着覆盖度的增加幼苗数量呈现先升高再缓慢下降的趋势: 在覆盖度接近 50% 时,幼苗数量最高。此外,在较低有机质层厚度时(小于 0.5cm 时),幼苗数量随有机质层厚度的增加而急剧减少,在 0.5—1.0cm 范围内,幼苗数量稳定在较低水平,大于 1.0cm 时,随有机质层厚度的增加而上升,然后趋于稳定。在一定范围内,幼苗数量随土壤含水量的升高而升高,而当土壤含水量处于较高水平时,幼苗数量有小幅下降的趋势。

2.4 地形条件对落叶松种子萌发驱动因子的影响

分别针对 5 块不同地形样地中播种数量、温度、土壤含水量、覆盖度、有机质层厚度 5 个因子进行增强回归树分析,发现,各样地内影响因子的作用表现与研究区整体规模下分析的结果不同,不同地形条件落叶松种子萌发的限制因子以及其相对重要性有所差异。结果显示(图 4): 坡顶幼苗数量的主要影响因子依次为温度

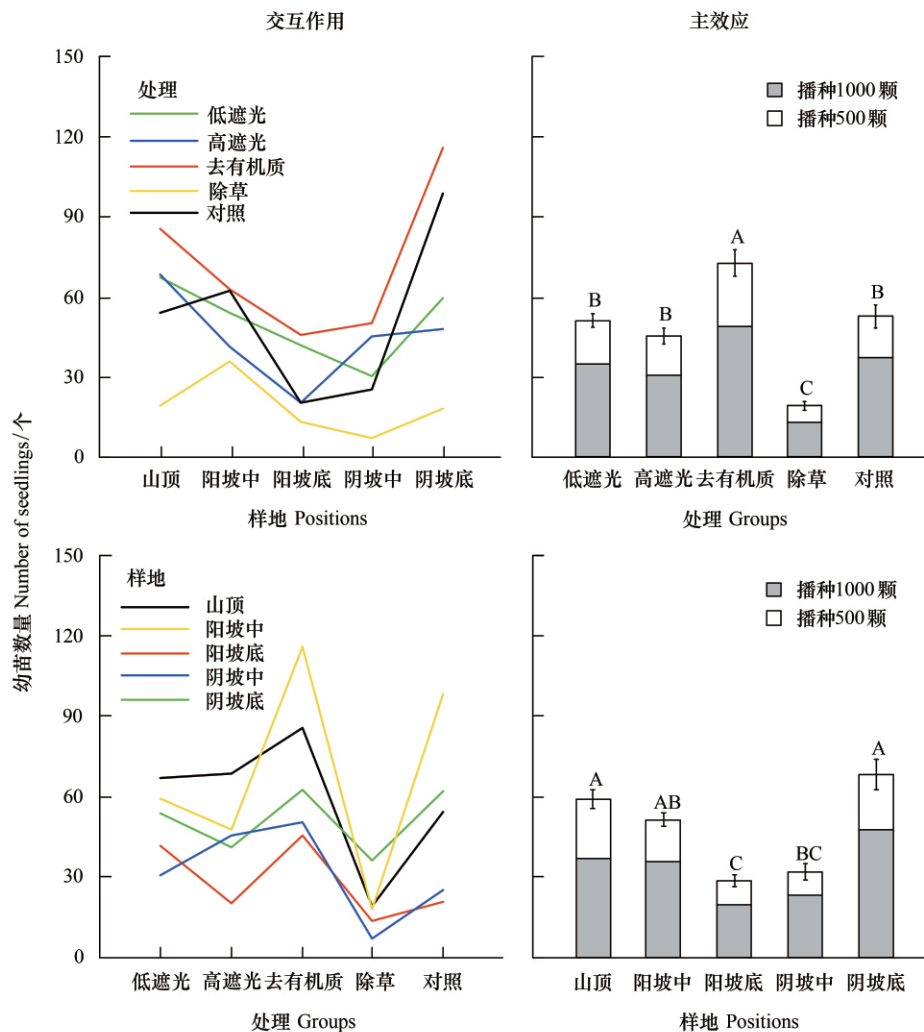


图2 不同样地与处理下的落叶松幼苗数量

Fig.2 Number of seedlings in different positions or groups

(25.46%) > 有机质层厚度 (24.07%) > 播种数量 (22.21%) ; 阳坡中幼苗数量的主要影响因子依次为播种数量 (52.38%) > 覆盖度 (28.71%) > 有机质层厚度 (14.84%) ; 阳坡底幼苗数量的主要影响因子依次为温度 (26.58%) > 播种数量 (24.62%) > 有机质层厚度 (21.36%) ; 阴坡中幼苗数量的主要影响因子依次为播种数量 (35.15%) > 土壤含水量 (31.47%) > 有机质层厚度 (15.88%) ; 阴坡底幼苗数量的主要影响因子依次为土壤含水量 (48.15%) > 播种数量 (27.03%) > 覆盖度 (15.84%) 。不同坡位的主要影响因子存在差异, 但播种数量始终占有较高的贡献。

3 讨论

3.1 落叶松种子萌发阶段影响因子相对重要性

诸多研究表明, 林火造成的生物因子 (如种源、种间竞争等) 和环境因子 (如土壤有机质层厚度等) 将影响落叶松幼苗的萌发与生长^[38]。在落叶松种子萌发阶段, 各因子的作用大小存在一定差异。本研究区的环境因子在不同区域间变化不明显, 难以直接挑选出最重要的影响因子。于是本研究使用增强回归树分析方法, 从而量化了在落叶松种子萌发阶段这些影响因子的相对重要性。在本研究所选取的因子中, 温度是自然条件下研究区内兴安落叶松萌发最主要的影响因子, 温度作为自然环境季节性、周期性变化的一个重要指标, 是刺

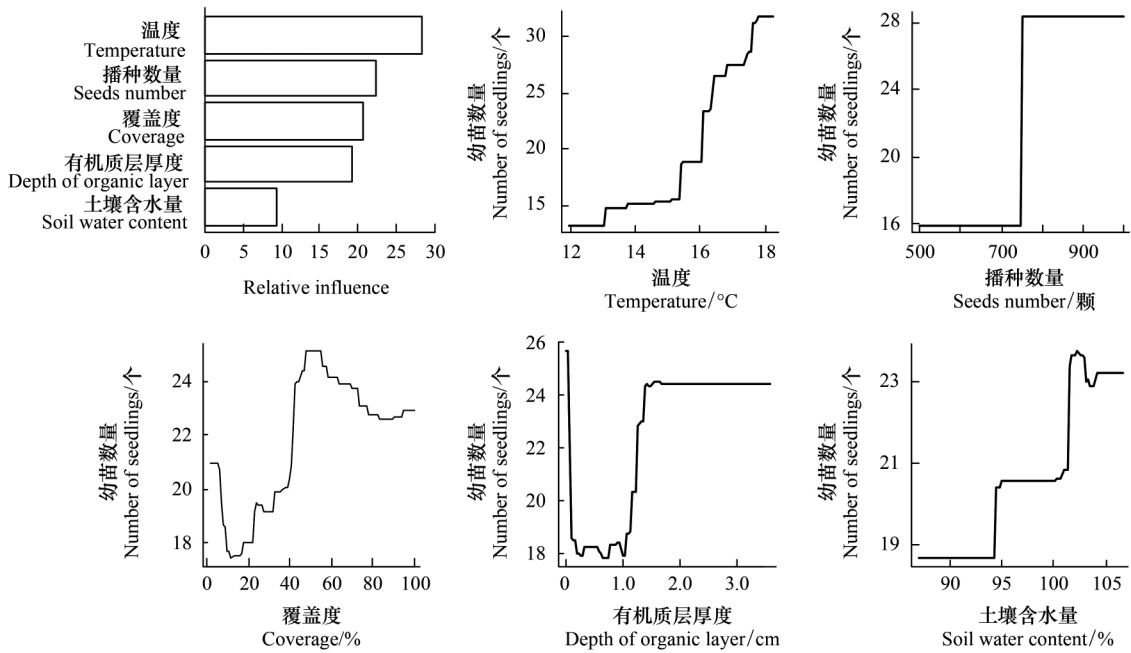


图3 落叶松萌发的主要影响因子影响力及其边际效应

Fig.3 Relative influence of Effecting factors of *Larix gmelinii* seed germination and its marginal effects

激落叶松种子萌发, 保证其正常生长的必不可少的条件之一^[39]。同时, 对于落叶松这样种子传播距离有限的物种, 重度火烧过后, 由于没有足够的母树提供种源, 种源也将成为火后更新的主要影响因子^[22, 40]。本研究所选样地属于重度火烧迹地, 自然恢复情况下只能依靠火烧迹地外的未过火林或人工播撒来提供落叶松种子, 因此, 播种数量成为研究区内落叶松火后幼苗数量的另一主要限制因子。覆盖度对落叶松幼苗数量的作用位居第三, 对落叶松幼苗数量即有直接作用又有间接作用, 直接作用是覆盖度可以影响种子的接种面积, 从物理上对种子与土壤的接触造成一定隔绝, 间接作用是覆盖度影响当前地表的温度与水分, 可以产生一定的降温、持水的功能, 从生理上对种子萌发与幼苗生长产生作用。在本研究中, 去除有机质层处理增加了落叶松幼苗数量。通过对地表有机质层的去除, 使矿质土壤裸露, 促进落叶松种子与矿质土壤直接接触, 这将有效地促进落叶松种子的萌发^[41-42]。实地进行数据调查时发现, 地表有机质层较厚的地区, 落叶松生长数量相对较少, 且实验处理中大部分区域的有机质厚度小于 1.5cm, 分析结果显示幼苗数量随有机质厚度先下降后上升, 这是由于统计样本中少数生长在较厚有机质厚度环境下的幼苗所导致的规律异常。从实际地表覆盖于矿质土之上的有机质层厚度范围来看, 萌发的幼苗数量随有机质厚度的上升而下降更具有实际意义。土壤水分作为种子萌发必不可少的要素, 不同范围下的含水量对种子萌发的影响也不相同, 当低于阈值时, 土壤水分增加对种子萌发具有促进作用, 高于阈值时, 水分增加对种子萌发的促进作用下降甚至产生抑制作用, 过高的含水量可以降低土壤中的空气含量, 从而抑制幼苗根的生长。

3.2 地形条件对落叶松萌发影响因子相对重要性的影响

地形可以影响温度、水分等多种因子, 不同坡位即代表了不同水分、温度等环境条件的组合^[14, 17, 41, 43]。有研究表明, 落叶松火后恢复受地理位置和环境的影响显著, 而这种环境条件和地理特性, 一般由排水、土壤温度和土壤湿度等因子主导^[25, 40, 43]。本研究中各个直接影响因子在不同坡位下的表现并不相同。这证明了同一影响因子, 在不同地形条件下, 对落叶松种子萌发的影响力也会产生变化, 即落叶松种子在不同环境下的萌发需求不同。同时也预示了各影响因子对落叶松种子萌发存在着不可忽视的交互作用。

落叶松种子萌发所受主要影响因子影响力排行随坡位的变化而变化。坡顶的温度较高且土壤含水量较

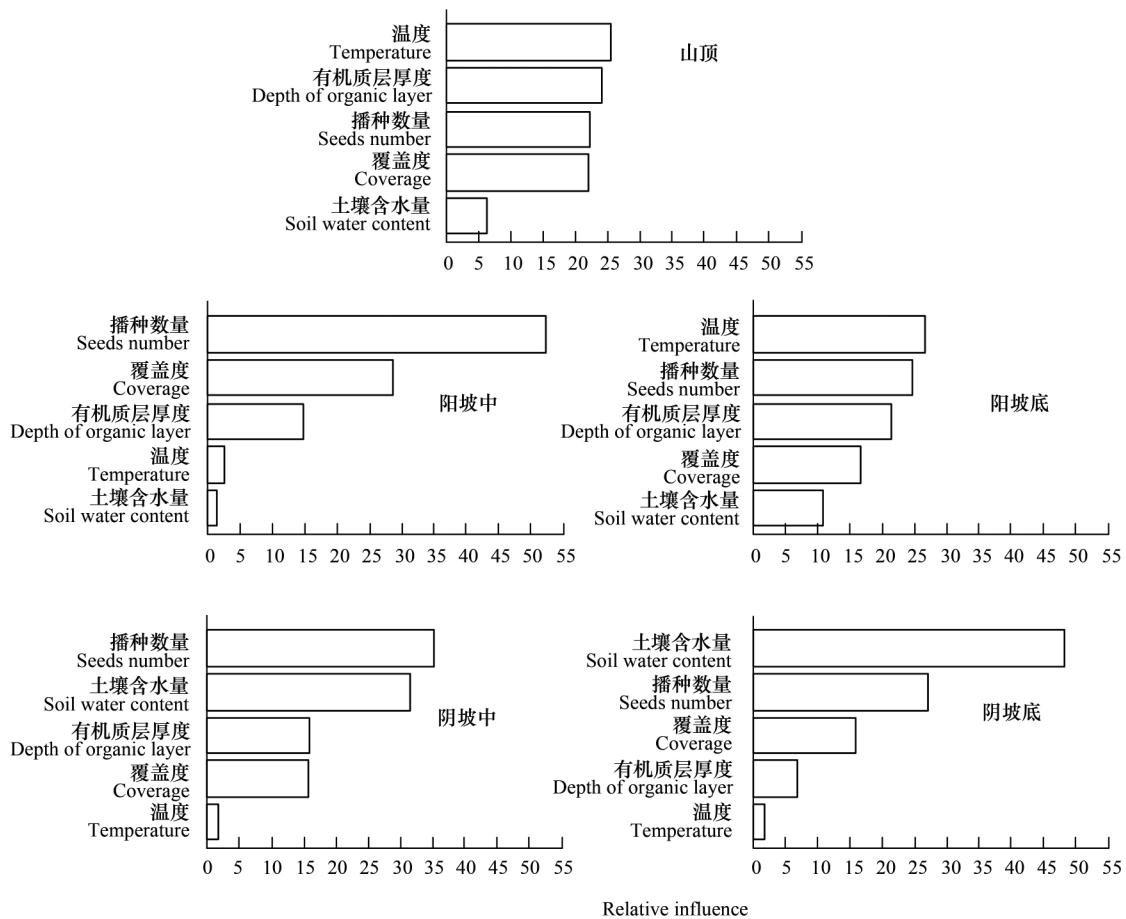


图4 不同坡位下主要影响因子的影响力

Fig.4 Relative influence of effecting factors at different positions

低,由增强回归树分析中温度的边际效应可知,温度较高时(高于 15°C)对幼苗数量影响更为明显,而土壤含水量在较低水平(85%—93%)时对幼苗数量影响不明显。因此,该样地中落叶松种子萌发的限制因子为温度。阳坡中的覆盖度、有机质层厚度、温度均处于所有样地间的中等水平,没有明显优势因子,因此,播种数量的多少对萌发出的幼苗数量影响更大。尽管阳坡底与坡顶的覆盖度与有机质层厚度水平相近,但阳坡底的温度处于较低水平,对幼苗影响较小。在阴坡中与阴坡底,有着相似的规律:土壤含水量处于较高水平,温度、覆盖度与有机质层厚度处于中等水平。除土壤含水量是处于“高影响”范围内,温度、覆盖度、有机质层厚度均处在中等影响范围内。阴坡底与阴坡中影响力排行接近。以上结果都说明水分与温度的交互作用对落叶松种子萌发产生了重要影响,不同环境因子的组合将使得各个影响因子对落叶松种子萌发的作用大小产生差异,各个影响因子的作用并不独立。

3.3 落叶松林火后恢复措施

林火对生态系统的影响不仅仅在于对生态系统造成的直接破坏,林火的发生也会通过对植被、土壤的影响而使生态系统的演替进度与演替轨迹发生变化。如果火烧后短期内再遭灾害或人工处理不当,针叶林生态系统有可能朝阔叶林发生逆向演替,甚至变为裸地或沼泽^[8]。可见,在必要时就需要人为干预落叶松林火后更新,进行适当的辅助恢复。由于落叶松火后恢复时各影响因子影响力在不同坡位下表现不同,需要针对不同的立地条件进行相应的措施,以减少落叶松种子萌发的主要限制因子的阻碍作用。在本研究区的坡顶与阳坡底部,宜通过去除地表腐殖质和枯落物以增加种子与土壤的接触机会,以及使用人工手段增加土壤温度,促进种子萌发。在阴坡中部与阴坡底部,应当适量增加土壤水分含量,为种子萌发提供合适的环境条件。并且

不仅在阳坡中部,包括其他各个样地,种源仍然是落叶松火后更新的重要限制因子,在重度火烧区内进行落叶松的更新恢复,人为播撒种子不失为一项有效的辅助措施。

4 结论

本研究通过增强回归树分析量化研究了落叶松种子萌发的主要影响因子(温度、播种数量、覆盖度等)的相对重要性,发现:温度、播种数量以及覆盖度是火后落叶松种子萌发的主要影响因子。此外,各影响因子的影响力在不同地形条件下存在一定差异。因此,落叶松的火后恢复不仅要考虑整体的更新趋势,更应关注不同地形条件下最重要的影响因子,因地制宜,采取适合的改善措施。

参考文献(References):

- [1] Fang J Y, Chen A P, Peng C H, Zhao S Q, Ci L J. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 2001, 292(5525): 2320-2322.
- [2] 孔健健,张亨宇,荆爽. 大兴安岭火后演替初期森林土壤磷的动态变化特征. *生态学杂志*, 2017, 36(6): 1515-1523.
- [3] 杜一尘,李明泽,范文义,王斌. 基于地理加权回归模型与林火遥感数据估算森林年龄. *林业科学*, 2019, 55(6): 184-194.
- [4] 邱扬,李湛东,张玉钧,徐化成,于汝元. 大兴安岭北部原始林兴安落叶松种群世代结构的研究. *林业科学*, 2003, 39(3): 15-22.
- [5] 董和利,徐鹤忠,刘滨辉. 大兴安岭火烧迹地主要目的树种的天然更新. *东北林业大学学报*, 2006, 34(1): 22-24.
- [6] 李明泽,王斌,范文义,赵丹丹. 东北林区净初级生产力及大兴安岭地区林火干扰影响的模拟研究. *植物生态学报*, 2015, 39(4): 322-332.
- [7] Alexander H D, Natali S M, Lorant M M, Ludwig S M, Spektor V V, Davydov S, Zimov N, Trujillo I, Mack M C. Impacts of increased soil burn severity on larch forest regeneration on permafrost soils of far northeastern Siberia. *Forest Ecology and Management*, 2018, 417: 144-153.
- [8] 王绪高,李秀珍,孔繁花,李月辉,石秉路,高振岭. 大兴安岭北坡火烧迹地自然与人工干预下的植被恢复模式初探. *生态学杂志*, 2003, 22(5): 30-34.
- [9] 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.
- [10] 李顺,吴志伟,梁宇,贺红土. 北方森林火灾发生驱动因子及其变化趋势研究进展. *世界林业研究*, 2017, 30(2): 41-45.
- [11] 罗旭,王聿丽,张金荃. 气候变化和林火干扰对大兴安岭林区地上生物量影响的动态模拟. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 713-724.
- [12] 邱扬,李湛东,徐化成. 兴安落叶松种群的稳定性与火干扰关系的研究. *植物研究*, 1997, 17(4): 441-446.
- [13] 杨扬,张喜亭,肖路,杨艳波,王可,杜红居,张建宇,王文杰. 火灾恢复年限对大兴安岭森林乔灌木多样性及优势种影响. *植物研究*, 2019, 39(4): 514-520.
- [14] 赵凤君,王立中,舒立福,陈鹏宇,陈立光. 寒温带湿地火后植被恢复的影响因子. *应用生态学报*, 2013, 24(3): 853-860.
- [15] 梁瑞云,黄茹,李旭光,金则新,陶建平. 火干扰对北碚茅庵林场天然更新幼苗发生及存活的影响. *西南大学学报: 自然科学版*, 2013, 35(8): 6-12.
- [16] 解伏菊,肖笃宁,刘秀珍,魏建兵,王绪高. 大兴安岭北坡火烧迹地森林景观恢复及其影响因子——以郁闭度指标为例. *应用生态学报*, 2005, 16(9): 1711-1718.
- [17] 蔡文华,杨健,刘志华,胡远满,柳生吉,荆国志,赵增福. 黑龙江省大兴安岭林区火烧迹地森林更新及其影响因子. *生态学报*, 2012, 32(11): 3303-3312.
- [18] Pastor J, Broschart M. The spatial pattern of a northern conifer-hardwood landscape. *Landscape Ecology*, 1990, 4(1): 55-68.
- [19] 徐振邦,陈华,陈涛,邵春海,杨善勋. 促进兴安落叶松天然更新的出苗条件研究. *应用生态学报*, 1994, 5(2): 120-125.
- [20] 王玉涛,侯广维,马钦彦,康峰峰,冯元普. 川西高山松林火烧迹地植被天然恢复过程中物种多样性动态研究. *江西农业大学学报*, 2005, 27(2): 181-186.
- [21] 文东新,张明军,邓湘雯,农定华,文定元. 林火生态系统管理原理探讨. *西北林学院学报*, 2008, 23(1): 138-142.
- [22] 徐化成. 中国大兴安岭森林. 北京: 科学出版社, 1998: 5-7.
- [23] 倪宝龙,刘兆刚. 不同强度火干扰下盘古林场天然落叶松林的空间结构. *生态学报*, 2013, 33(16): 4975-4984.
- [24] 阿日根,刘洋,格日乐高娃,张准霞,高梅荣,阿柔罕,铁牛. 大兴安岭 3 种主要林型兴安落叶松土壤种子库与天然更新. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(10): 66-70.
- [25] 朱教君,刘足根,王贺新. 辽东山区长白落叶松人工林天然更新障碍分析. *应用生态学报*, 2008, 19(4): 695-703.
- [26] 杨健,孔健健,刘波. 林火干扰对北方针叶林林下植被的影响. *植物生态学报*, 2013, 37(5): 474-480.
- [27] 李庆康,马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. *植物生态学报*, 2002, 26(Z1): 9-19.

- [28] 罗菊春. 大兴安岭森林火灾对森林生态系统的影响. 北京林业大学学报, 2002, 24(5) : 101-107.
- [29] 孙明学, 贾炜玮, 吴瑶. 大兴安岭北部地区林火对土壤化学性质的影响. 东北林业大学学报, 2009, 37(5) : 33-35.
- [30] 孙龙, 赵俊, 胡海清. 中度火干扰对白桦落叶松混交林土壤理化性质的影响. 林业科学, 2011, 47(2) : 103-110.
- [31] 张玉红, 覃炳醒, 孙铭隆, 周志强. 林火对大兴安岭典型林型林下植被与土壤的影响. 北京林业大学学报, 2012, 34(2) : 7-13.
- [32] Kong J J, Yang J, Liu B, Qi L. Wildfire alters spatial patterns of available soil nitrogen and understory environments in a valley boreal larch forest. *Forests*, 2019, 10(2) : 95.
- [33] 王鼎, 周梅, 赵鹏武, 王梓璇, 葛鹏, 张波, 石亮, 舒洋. 森林火灾后兴安落叶松林植被群落乔木更新状况研究. 林业资源管理, 2016, (6) : 64-70.
- [34] Prasad A M, Iverson L R, Liaw A. Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 2006, 9(2) : 181-199.
- [35] Cutler D R, Edwards Jr T C, Beard K H, Cutler A, Hess K T, Gibson J, Lawler J J. Random forests for classification in ecology. *Ecology*, 2007, 88(11) : 2783-2792.
- [36] De'ath G. Boosted trees for ecological modeling and prediction. *Ecology*, 2007, 88(1) : 243-251.
- [37] Elith J, Leathwick J R, Hastie T. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(4) : 802-813.
- [38] Cai W H, Yang J, Liu Z H, Hu Y M, Weisberg P J. Post-fire tree recruitment of a boreal larch forest in Northeast China. *Forest Ecology and Management*, 2013, 307: 20-29.
- [39] 谷会岩, 蒋克研, 张芸慧, 王顺忠, 陈祥伟. 热激对大兴安岭三种松科树种种子萌发的影响. 生态学报, 2017, 37(19) : 6581-6587.
- [40] Donato D C, Fontaine J B, Campbell J L, Robinson W D, Kauffman J B, Law B E. Conifer regeneration in stand-replacement portions of a large mixed-severity wildfire in the Klamath-Siskiyou Mountains. *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, 39(4) : 823-838.
- [41] Johnstone J F, Chapin III F S, Foote J, Kemmett S, Price K, Viereck L. Decadal observations of tree regeneration following fire in boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, 34(2) : 267-273.
- [42] Johnstone J F, Hollingsworth T N, Chapin III F S, Mack M C. Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 2010, 16(4) : 1281-1295.
- [43] Han J, Shen Z H, Ying L X, Li G X, Chen A P. Early post-fire regeneration of a fire-prone subtropical mixed Yunnan pine forest in Southwest China: effects of pre-fire vegetation, fire severity and topographic factors. *Forest Ecology and Management*, 2015, 356: 31-40.