

干扰对森林植物物种多样性的影响研究进展

李雄越, 邢亚娟*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2021年10月17日; 录用日期: 2021年11月19日; 发布日期: 2021年11月26日

摘要

生物多样性是自然生态系统健康和重要性的主要表现形式, 干扰是物种多样性发生变化的重要影响因子, 干扰与干扰下物种多样性的变化一起形成了动态的生态系统。干扰后森林植被的有效资源空间发生异质, 进而影响森林植被物种多样性。本文着重就干扰对森林植被物种多样性的研究进行了综述, 分析了植被受干扰后多样性、资源有效利用方面的差异和改变, 进而探讨植被物种多样性对干扰的响应机制。

关键词

干扰, 生态异质性, 资源竞争与有效利用, 植物物种多样性

The Effects of Disturbance on Forest Plant Species Diversity: A Review

Xiongyue Li, Yajuan Xing*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

Received: Oct. 17th, 2021; accepted: Nov. 19th, 2021; published: Nov. 26th, 2021

Abstract

Biodiversity is the main manifestation of the health and importance of natural ecosystems. Disturbance is an important factor affecting the change of species diversity. Disturbance and the change of species diversity under disturbance form a dynamic ecosystem. The spatial heterogeneity of effective resources of forest vegetation after disturbance affects the species diversity of forest vegetation. This paper focuses on the research of disturbance on forest vegetation species diversity, analyzes the differences and changes of vegetation diversity and effective utilization of resources

*通讯作者。

after disturbance, and then discusses the influence mechanism of vegetation species diversity on disturbance.

Keywords

Disturbance, Ecological Heterogeneity, Resource Competition and Effective Utilization, Plant Species Diversity

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

地球上生物最基本的特征之一是物种的多样性,它是人类赖以生存的物质基础,也是保持全球生态平衡的重要条件。又森林资源和自然保护区在自然环境保护和生态系统中具有重要的地位,在调节生态资源的同时维系物种多样性,是影响地球表面的人-资源-环境协同系统的主要因素之一,同时森林中植被的分布格局受各种因素的影响和制约[1][2]。森林生态系统中植物群落数量特征和结构复杂性主要体现在物种多样[3],同时物种多样性是植被生态功能的发挥的前提[4][5][6]。作为群落结构、功能和环境资源的重要数量指标,植物物种多样性的研究已有几十年的历史,人类已经对不同群落的物种多样性及其随地理梯度、海拔高度和群落演替阶段等因素的变化关系有所了解[7]。但是随着生态环境的破坏、外来物种的入侵、人类过度的利用和采收及环境污染等人类和自然的各种干扰正在不同时间和空间尺度上对森林资源和生物多样性产生深刻影响,一系列失衡现象给人类生存和健康带来威胁的同时改变了生态系统的脆弱性及稳定性[8],导致地球上的生物生存及多样性受到威胁、物种多样性受到影响、部分动植物数量减少或接近濒危[9]。

全球多样性的驱动因素一直是生态学家面临的一大挑战。环境、生产力和异质性有关的驱动因素被认为是主要因素,而干扰则较少受到关注[10]。那么干扰是如何影响植物多样性、干扰的作用机理以及被干扰客体被干扰后的反应机制是怎样的呢?生态系统的退化趋势主要取决于生态系统对外界生境变化的抵抗和外界干扰对生态系统的影响,积极的干扰有利于生物组分或群落功能的稳定性构建,消极的干扰会导致群落结构或功能的退化进而反映在物种组分及多样性等的变化[11][12]。物种多样性是植被的重要特性之一,植被的生长过程中在受外界环境的变异时其生理形态为了协调进而做出改变,因此研究干扰对森林植被物种多样性的影响以及植被受干扰后的响应、适应与反馈对于深入的认知森林生态系统、森林生态系统的良性循环和正向演化以及对植被进行合理的开发利用至关重要[13]。这一过程需要解析植物生态习性以及植被对资源利用的有效性和竞争之间的联系、响应和相互制约。也是研究干扰引起的生态系统异质性进而引起植物物种多样性变化的内在机制。

早在 60 年代,人们意识到干扰类型中的自然火干扰在森林群落中时有发生,以及对于森林苗木的更新、物种的更替及多样性的维持方面有着积极的作用[14]。火干扰和生物物理异质性对定居前黄松和混合针叶林的影响一文中将变量拟合到森林结构和成分配置中测试火灾频率、气候、土壤和地形的相对影响,发现地形位置指数和水汽压亏缺比火频指标对立地尺度森林结构和组成的影响更大。有效土壤水分是影响同等面积内森林结构和组成的最重要因素[15]。由此可以看出不同影响因素对植被覆盖、生态恢复和物种多样性的影响存在差异,因此研究植被的内在组成机制和不同干扰以及植被被干扰后物种多样性的变化对于我国在植物物种多样性保护方面具有建设性意义。

2. 干扰引起的生态异质性对森林植被物种多样性的影响

物种多样性维持机制可以从两个角度深入, 一是环境因子即影响植被生长的外部因素, 包括空间异质和能量供应等, 二是生物因子即直接作用于植被对各成分的吸收和利用过程, 即各物种间资源的竞争过程[16]。基于改变生境异质性能够很好的维持生物多样性[16] [17] [18], 因此物种多样性格局受空间异质性影响, 并且这些关系受到尺度的强烈制约[19]。大量研究表明环境异质性的增加创造了其他多样化的环境条件为新物种的出现提供了生境条件。与此同时相似的群落是具有相似习性的物种组成的, 相似的群落中植被对相似的生境竞争相对激烈[20], 因此竞争过程可能激发新的物种出现, 生态位空间的增加进而增加物种多样性。Forman 等认为景观异质性随着干扰的增强而发生明显的差异, 但在极端的干扰情况下, 这种异质性也向着两极化发展, 可能会形成明显的异质性, 也可能异质性消失, 取决于干扰的强度。中高强度的干扰降低系统异质性, 而低强度的干扰下系统异质性呈多元的趋势[21] [22]。与此同时, 形成的生态异质性的变化也左右于干扰的过程[23], 因为群落由不同物种组成, 所以它们之间以复杂的内在方式响应各种自然和人为因素带来的压力[24]。而干扰过程中群落组合由影响生境的各种环境因素决定, 这种生境异质性的存在导致物种多样性发生变化。Nilsson S.G.等在研究岛上木本植物、卡兰比德甲壳虫和陆地蜗牛的物种丰富性时发现物种多样性和环境异质性并不相关[25]; 也有研究表明物种多样性与生态异质性呈负相关关系: Omri Allouche 等在区域异质性权衡与生态群落多样性的研究中结合生态位理论和岛屿生物地理学理论, 用理论中主要元素的随机模型拟合发现环境异质性对于物种丰富度具有普遍的单峰模型, 原因是对于给定的区域, 随着异质性的增加, 单个物种可用的有效面积减少[26]。汪耀平等在研究物种分布模式和异质环境对不同构建机制下群落结构的影响中得出环境异质性与群落相似性呈负相关关系, 与物种数呈正相关关系, 即环境的差异为更多的物种选择适合自身生长所需的各因子提供了机会[27]。所以研究干扰与植被多样性就要从干扰对生态系统的整体发展趋势的扰动(生境异质性)以及干扰后生态系统的恢复机制(植被对生境异质性的响应)两方面相向深入[28]。

2.1. 干扰与植物多样性维持

植物物种生命周期过程中对生境的特殊要求需某一特定形式的干扰才能发生, 这个过程产生物种共存、生态位差异、资源分配进而导致物种多样性的变化。而有研究证明了物种的多样性降低了木本植物对频繁干扰造成的死亡的敏感性[29], 加强了承受来自外界干扰的能力进而更倾向于群落内部组分和结构的相互配合应对外界干扰。由此可以得出干扰后物种更倾向于多样性的变化而非死亡, 群落物种组成和物种多样性受群落结构的影响, 森林群落结构被人类干扰时群落物种组成和多样性也相继发生改变[30]。因此, 长期持续的干扰能影响生态系统物种多样性, 而短期的干扰只对敏感的物种产生影响。同时短期的干扰会引发很多不确定的长期持续性干扰进而影响物种多样性。干扰与物种多样性这一过程不仅仅要考虑干扰本身, 还应该考虑干扰的客体, 即物种对干扰的敏感性。郑忠明等研究湖泊湿地物种时发现干扰客体固定时物种多样性等指数在多个湖泊中呈现一致的变化趋势, 但不同的空间内变化幅度有一定的差异[31]。适度干扰下生态系统始终保持着新物种的加入, 同时持续着的干扰影响着新物种的生长发育过程使得群落无法形成优势种, 保证了一定的物种多样性。而低的干扰下使得系统始终处于稳定的状态从而有利于形成优势种, 物种多样性趋于下降的趋势[32]。由此可见客体在研究干扰主体中存在的意义和价值。

刘润红等研究发现脆弱的生境条件和人为干扰极大的影响了青冈群落的分布[33], 群落内存在的多样性被归因于为了打破生态位限制而产生的激烈竞争[34], 干扰在以一种自然的或人为外力的方式作用于生态系统、改变群落原本结构, 影响生态系统自然的演变方向的同时改变了动态演变的速度, 当植被朝着正向演替时系统内物质、能量进一步积累, 其效果可能促进生态系统转向优化结构、系统优化生态功能

进一步加强;相反,当植被朝逆向演替时,也可能是抑制生态系统的优化进而转置为劣化结构、削弱生态功能同时生物多样性下降。大量的研究表明在干扰初期由于干扰仅带来了略微的差异导致物种多样性继续向着原先的演化方向进行,当群落生境受到重度干扰时将会抑制植被沿着正常的演化方向进行进而偏离进程导致物种多样性演化的速度减缓甚至直接趋于减少的趋势或者毁坏这一过程,引发另一种或者多种影响物种多样性的因子[35] [36] [37]。两种结果决定于干扰的强度和方式[38] [39],这种受干扰后动态的植物群落可以用一系列与物种重要性值和物种数量相关的曲线来表示[39]。J. Finnegan 等对泥炭地森林河岸缓冲带的养分动态及其对建立人工幼树的影响的研究中发现靠近溪流的地带接近自然生态系统,人为干扰产生的影响因子相对少,植物物种多样性比较高,而远离溪流的地方易于发生人类活动的干扰,物种多样性比较低[40]。因为人类越易于介入的系统生境越趋于同质化、自然生态交错带减少,扩展了人为生态交错带,引起原有植被大幅度的变化,改变了原有的植被格局和生态过程,致使该区域内生物多样性和生产力急剧下降[41]。

而在高频干扰下,物种多样性因无法从干扰中恢复致使种群减少或灭绝[42],在很多试验中被证实中等频度的小尺度干扰可以增加植物种的多样性[43] [44] [45],包括林隙分享假说和密度假说,林隙分享假说即沿着林隙梯度呈现一系列生态位分化。干扰形成的林隙提高了群落特属空间和资源,为新的物种定居提供更好的条件[46]。有相关研究得出结论,这二者的作用效果主次主要取决于干扰的属性,当干扰为特有种的出现提供条件和空间时物种多样性形成机制不仅仅是密度假说可以解释的,当干扰仅为普通的物种提供定居条件和空间时密度假说占主要位置[47]。

2.2. 干扰与资源有效性

资源的高效利用可以平衡生物多样性保护与社会经济发展的关系,缓解生物多样性面临的压力。保护自然环境和自然资源、对植物物种多样性的研究不仅仅是对植物现状进行量化分析,更是通过分析物种多样性的一系列特性及现状的改变进而发现这些变化的内在资源分配机理以及内在机理对生态系统的响应、对气候变化的反馈。资源可能会随着时间和空间以及一个物种的生活史阶段而变化[48]。自然干扰的主要影响之一是改变植物生长的资源可用性,资源可用性于植物物种主要体现在资源利用的质量,干扰下资源可用性有两个方面,一方面是对植被生长条件生理生化有效性的影响;一方面干扰可以促进机制中营养物质的循环。例如干扰造成大面积的林地裸露,从而增加了土壤与阳光的接触机率,进而减少水分蒸腾,可能有利用养分解和矿化来提高养分的可利用性。然而,高强度的干扰可能会破坏养分循环的过程,不利于植被对养分的有效利用[49]。干扰影响养分循环的同时还有可能诱发其他因子(小环境的温度、有利于种子传播或者萌芽的诸多条件等)占据原有资源的空间并且影响原来植被的(正常生理生化促进呼吸和营养物种的吸收与贮藏)种子或幼苗的竞争进程以及在恰当的时间充分利用资源,争取更大的优势定居于异质的新生境进而影响原有资源(养分)有效性的发挥。同时这些新出现的物种的资源相对可用性低于受干扰前的资源相对可用性。差异的存在更进一步证明植物物种响应干扰的不同模式。同时这种干扰事件又是一个不间断循环过程,当一个干扰事件发生时生境本能的做出应对策略,同时引发另一种干扰事件,所以生境做出的本能应对是一个不间断输入的过程[50]。比如干扰后形成的林窗使得林下阳光充足导致小幼苗死亡,但是厚重的腐殖质利于其生长,相反却不利于小种子植物后续成为种子,火干扰以及风干扰后暴露的矿物土壤却利于小种子植物的定居,资源的有效性于不同的作用对象而不同。有一些将种子的生产、传播、储存,特别是发芽与干扰联系起来的机制的研究证明了干扰为一个物种的生长和繁殖创造了有利条件。反过来植被对资源的有效利用也可以反应扰动的强度,即通过单位面积生物量的减少来预测扰动的强度。有关植物对自然反应的物理学方面的研究表明不同物种有类似的光和效应模式不代表类似的所有植物的受益水平,此外植物不同部位对资源的利用率在不同物种间也是有很大

的差异[51]。刘艳红等在研究干扰对资源量和植物多样性的影响时发现人为小尺度干扰提高初期植物物种多样性指数, 造成的异质性对次年多样性的作用减弱, 异质环境具有更多的生态位供植物生长进而提高了资源有效性[52]。这也验证了 Pickett 和 White 定义干扰是使生态系统、群落和种群的结构、资源的基质有效性变化的不规律事件; 即事件的发生、过程和导致的结果是不可控又自成体系[53]。

由此, 干扰也是指自然景观单位本底资源的突然变化, 可以用生物种群的明显改变来表示。可以从受干扰后群落内个别种群发生的变化甚至消失或者出现来量化的研究干扰对物种多样性的影响[54]。群落在未被干扰时生境处于平衡状态, 当干扰发生后群落内植被间相对竞争能力的大小以及相互竞争导致的优势种的变化、生态位划分等使得物种多样性与受干扰前之间存在差异。假设有限的资源在同一时间同一环境中被竞争并且竞争达到平衡时, 这种不完全竞争排斥在自然界中必须发生, 即一个物种将不会完全消除另一个物种[55]。当生境受干扰后处于非平衡状态时, 优势种的出现和外界干扰的力量之间建立动态平衡, 这个动态平衡中产生可以容纳其他物种的空间从而允许在竞争性达到再次平衡时灭绝的物种继续共存。因此, 干扰造成资源的不确定性结果以及量化过程的众多因子作用给其与物种多样性关系带来了很大的不确定性, 对竞争系统也造成不确定的影响[56]。

一些研究记录了湿地植物生物多样性因施肥而减少的[57], 环境因子调节物种组成、水分影响物种组成差异, 在适宜的季节土壤的温度条件也是维持物种多样性的因素[58] [59]。正是干扰引起环境异质性和资源的重新分配, 新出现的物种在新的资源和竞争中不断改变和完善自身对生境的需求以及适应新的环境, 并在此基础上开始完成一系列的更新演替繁殖, 最终又形成一个和谐稳定的动态系统, 这样的局面为物种共存和多样性维持提供保障。

2.3. 干扰与资源竞争

传统的生态学理论强调竞争互动在调节物种丰富度中的重要性, 群落内部种群生长过程对资源的竞争是引起植被的动态变化的内在因子, 与气候、外来入侵以及人为活动等外部因子共同作用于群落形成、变化、演替和进化[60]。干扰可以保持低竞争能力种这一机制的提出, 早在 1951 年就有关于新定居的干扰斑块中存活的低竞争能力种的描述, 与此同时赋予干扰可以增加物种多样性的特性[61] [62] [63]。

两个物种针对两种有限的资源时, 各自为了生存需要消耗的资源比例高于竞争对手, 这两个物种之间可能会有一个稳定的平衡, 即两者之间相互竞争资源的力量处于和谐状态。干扰降低了该区域已建立的个体对该区的掌控能力, 群落内部随着资源供应的空间异质性增加, 营造出适宜新个体定居和生长的生境, 即创造了新的资源[64], 限制资源之间的转移可能会激发物种对环境异质性而做出重大变化, 激烈的竞争会导致竞争物种之间的低多样性, 而在竞争较弱的地方可能会出现高多样性[65]。轻度干扰引起的竞争取代率的降低允许竞争物种之间更长时间的共存, 从而保持多样性[66]。植物通过加剧资源利用率来抑制资源的损失率[67]。与此同时再生的物种间对干扰营造出的众多新生境的竞争是激烈的, 它们从快速生长的幼苗起就提高对资源利用水平的能力, 因此在受干扰后不久资源的可用性达到峰值, 这个过程所有物种的整体有效资源趋于下降模式, 也更进一步加速了再生种的出现和定居。物种共存将得到加强, 使得更多物种能够共存, 因此, 也证明了植物所利用的资源在数量上虽然有限, 但资源比率有无限多, 可以说不是资源有限, 而是将有限的资源异质化[68]。资源比率学说可以解释环境异质性和植物群落物种多样性, 其重要观点是一种物种对某一资源的利用有一定的限度, 当达到上限时成为强竞争者, 当不同物种间资源利用比率改变时形成的环境异质将改变植物物种[69]; 也很有可能是植物群落物种多样性维持的重要机制[70]。尽管如此, 有观点指出动物物种与其资源的比例之所以远低于植物的可比数字是因为动物的流动性使它们能够在资源之间“切换”, 而不像植物那样被限制在特定比例的基本资源上。因此, 当干扰发生时, 我们可以看作植物与其资源的比例也拥有了一种“切换”模式, 虽然不同群落对基础资

源的拥有比例降低了, 但其拥有了更多的可能的选择。因此干扰带来的物种多样性的变化是不确定的, 取决于植物资源“切换”前后拥有资源的可利用比例的大小[71]。有相关研究表明干扰会对森林群落中的营养循环产生影响, 比如火烧可以促使有机体内营养成分的释放, 遭受干扰后原本的木本优势种群向草本优势种群转变, 之后逐渐向木本植物进化, 不耐阴的木本植物相对而言更易应对异质性, 这一过程体现种群内物种间的资源的竞争[72]。同时有研究分析了群落被干扰后氮素的循环存在再分配以及分配去向导致的不同的植被斑块[73]。这进一步说明了干扰后物种间的资源竞争能力的大小对植被的分布格局产生了影响。

干扰影响森林生态系统的发展和演替, 造成结构破坏的同时改变植被的生境以及递进的一系列的环境问题, 引发森林各生态因子间协同过程中平衡状态受到破坏, 进而使物质循环能量流通和信息传递受阻导致生态平衡被动破坏[74]。个别树木的选择性移除增加了平均生长空间, 改变了剩余树木的物种比例和竞争状态。森林生态系统的空间结构也在很大程度上决定了整个系统的属性, 包括总生物量生产、生物多样性和生境功能, 以及生态系统服务的质量[75]。

3. 不同干扰类型对植被物种多样性的影响

森林生态系统中干扰类型包括火干扰、放牧、土壤物理干扰、土壤施肥、践踏、外来种入侵、其他干扰(森林采伐、旅游)等, 不同类型干扰对植物多样性的影响不同, 赫晓慧等对郑州黄河湿地自然保护区通过人类活动压力指数评估分析人类干扰对物种多样性的影响的试验中得出: 严重的人类活动导致湿地植物物种总数下降, 生境间物种差异随之增大[76]。因此, 多样性的变化不仅仅取决于干扰类型的差异, 还与干扰的强度以及受干扰客体的差异有关。而郝建锋等对人为干扰下川西金凤山楠木次生林群落结构和物种多样性的影响研究中得出受中度干扰时灌木层物种均高于轻度和重度干扰, 物种多样性呈增加的趋势[77], 周伶等对比了晋、陕、宁、蒙放牧干扰和气象因子作用下的柠条锦鸡儿群落物种多样性时得出相似的结论[78] [79], 与之相反的是林建勇等对闽楠群落结构及物种多样性在人为干扰下的影响的研究中显示, 灌木层各物种多样性指数随着干扰强度的增加均出现显著提高的趋势, 但乔木层和草本层变化不显著[80], 这可能是由于被干扰的客体间存在的差异引起的。而吴甘霖等研究黄山松群落不同强度干扰下物种多样性的变化时发现乔木层在低干扰下物种多样性指数较大, 草本和灌木在中度干扰下物种多样性指数较大, 利用群落优势度衡量了不同干扰下黄山群落的稳定性, 结果发现中度干扰一定程度增加了群落物种多样性但有可能降低群落的稳定性[79] [81]。郭利平等在长白山西坡风灾区森林恢复状况的研究中得出乔木层变化与上述具有相似的结论, 但各林型风灾后恢复和更新各不相同, 森林遭受风灾后生态系统恢复需要一个漫长的过程[82]。赵雨虹等在研究干扰与松山自然保护区蒙古栎群落时发现, 干扰后群落的反应依次为草本层 > 灌木层 > 乔木层, 中度干扰下林内郁闭度降低即乔木多样性降低进而为灌木的生存和发展输出更多的资源[83], 宗秀虹、赵清贺等也得出了一致的观点[83] [84] [85]。可能是草本对干扰响应及时以及林下光照有限和形成的林下较高的空间异质性使物种丰富度增加[86]。而中国东北山地次生林植物多样性对人为干扰水平的响应一文中得出干扰不会改变林下物种的稳定性, 但强度干扰可能导致物种的生境适度改变。罗菊春等研究干扰对天然红松林植物多样性时发现轻度干扰下红松林物种多样性最多, 耐阴树种的出现以及林内光照增多使得受干扰后的红松林向白桦林转变后其多样性增加, 且在轻度干扰后多样性最高[87]。不同强度森林干扰下林窗树种天然更新的组成和多样性的研究中发现干扰后森林间隙尺度更大, 虽然干扰强度与林隙大小不成正比, 但对物种多样性起重要作用, 未受干扰与间歇性干扰比干扰后多样性高[88]。同时, 群落受干扰后植物物种多样性的变化趋势存在差异, 有关研究中发现随着干扰土壤扰动强度的增加, 草本和杂草物种将对群落多样性做出更大的贡献。

上述过程均针对干扰主体表象分析物种多样性的变化, 而没有考虑从主体干扰机理及客体响应机制

这一整体。干扰形成的生境可以吸引鸟类等栖息, 利于植被种子传播和萌发进而增加群落的多样性。生境扰动后物种多样性的变化依赖于空间尺度: 理论和经验证据一文中指出采样的空间尺度会影响栖息地干扰后多样性的变化, 在中度生境干扰之后, 小空间尺度下多样性增加, 但当在大空间尺度下多样性下降, 是由于干扰后栖息地异质性降低所引起的。该研究同时发现在一定空间尺度大小范围内干扰和未干扰物种多样性在数值上是相等的, 当空间尺度大于这个界定受干扰后多样性会降低, 当空间尺度小于这个界定受干扰后多样性会增多, 同时小尺度空间异质性受干扰后变化不大而大尺度空间异质性明显降低。得出这个结论的不完美之处在于实验采样的局限性(采样地的差异性和采样方式以及扰动的频率和强度等)。物种多样性指数变化速率在未扰动情况下明显高于扰动下[89]。干扰下物种数量随着空间尺度的变大而增多, 但相对数量呈减少的趋势。即群落在干扰后多样性与空间有一定的关联, 但变化的速率减缓, 抵抗外力影响的能力加强, 即物种缓慢定居于该生境并开始形成新的生态系统以应对现存在的干扰。

3.1. 采伐干扰对植物多样性的影响

马万里等研究采伐干扰对长白山核桃楸林生物多样性的影响时发现, 在采伐干扰下多样性等变化最大的是群落中的草本层, 干扰影响草本层有效采光, 结合大量文献发现这种现象大部分出现在草本, 进而对群落中其他层次不同物种资源利用产生竞争[90]。任立忠等在抚育采伐对山杨次生林植物多样性的研究中发现抚育采伐前期对物种多样性的增长起到推动作用, 群落经过一系列恢复至后期趋于稳定, 多样性的变化幅度降低[91]。与上述结论相悖的是尹利伟等研究人为干扰与高黎贡山社区森林树种多样性时得出人为干扰影响了群落优势种进而改变了群落结构, 导致物种多样性的急剧下降。同时这种变化趋势与人为干扰的方式相关联, 大多数研究得出乔木层多样性变化是由于砍伐等因素造成的而草本层是由于过度踩踏等因素造成的[92]。

3.2. 火烧干扰对植物多样性的影响

陆地生态系统中容易发生火灾, 经常遭受火灾的区域具有极高的物种丰富度和特有性, 在气候、资源可用性和环境异质性的背景下, 火灾被认为是生态系统中多样性的主要驱动力[93]。火干扰影响森林植被结构与功能, 导致区域小气候发生变化。国内外有关火干扰对森林生态系统的影响主要是从火烧这一影响因子和森林生态系统自身在火干扰后生境资源的变化以及这种变化对森林中植被的影响展开研究, 进而深入到植被如何通过自身的调控反作用于环境资源, 这种双向作用关系推动着火干扰对森林生态系统的研究的发展。对比北方森林中干扰和未干扰时植物多样性以及树木的变化发现火烧迹地相比于未受干扰迹地具有高的植物物种多样性, 而这样的变化趋势可能是生态系统短期做出的反应, 同时如果干扰后占主导地位的物种被持久的杂草物种所取代, 那么物种多样性不一定是群落完整性或发展良好的指标[94]。

火烧干扰中火烧强度是影响森林植物物种多样性的重要因素, 针对这一观点有不同的研究结论。物种多样性在中度火烧干扰下达到最大值, 赵俊等在火烧迹地大兴安岭自然恢复的研究中发现物种多样性变化呈先增加后减小再增加的趋势, 恢复后期变化趋于平稳。均匀度指数在灌木层变化最为明显, 说明火干扰对灌木生长空间的改变相对比较大。随着恢复时间的继续, 草本层物种数下降最快, 物种变化越趋于未火烧前的草本类型, 且耐阴物种增加[95]。以及随着火烧强度的不断增加多样性呈下降的趋势。李威等研究大兴安岭火烧迹地恢复初期植被特征时发现多样性排序从高到低依次为中度火烧后、重度火烧后、轻度火烧后, 随着林火的加重群落稳定性降低[96]。火烧强度的增加改变了土壤 PH, 土壤有机质随着火烧强度的增加而减小[97], 之后逐渐减缓, 后期趋于稳定是由于植被不断恢复, 林地的郁闭度增加。这一系列条件影响了植被的更新进而影响物种的多样性。这个过程中不同层次植被均匀度变化情况为灌

木层均匀度指数先增后降, 草本层先增加后降低再增加的趋势, 即火烧对草本层的影响最为明显, 多样性变化依次为初期乔木层多样性高, 中期灌木层多样性高, 后期草本层高[98]。火干扰引起生态异质性以及资源竞争而影响植被生存环境和立地条件进而影响苗木的存活以及改变了整个森林生态系统的结构和平衡的状态, 使得平衡向着另一种逐渐有利于各种类群生存的方向转移, 对森林植被多样性产生影响。有关不同强度火烧干扰下各层次物种多样性的变化的研究中发现, 多样性各指数在草本层中最大, 依次为灌木层, 这可能与不同层植被恢复速率有关, 灌木层多样性增多的原因是火烧降低了郁闭度移除上层立木同时增加了土壤养分; 同时初期火烧提高了物种更替速率, 轻度火烧使得灌木层多样性达到最大, 中度火烧后环境异质性最大, 原因可能是乔木的破坏导致灌木的入侵[99] [100] [101]。另外由于不同物种对火烧的敏感程度不同, 一定强度的火烧可以使一些耐火性较差的物种受到破坏而使耐火性较强的物种得以存活。有相关研究认为植被多样性与火前林型有关, 不同林分组成对光有效传入林下和对凋落物的分解存在差异。火烧林地稀疏, 火后森林恢复初期物种多样性变化波动较大, 火烧干扰消耗有机质的同时枯落物和地被物化为灰烬进入土壤提高土壤养分、改变了有机物的降解和土壤养分归还的速率; 降低林分郁闭度的同时增加了光照。火烧干扰也受到林下耐阴物种的青睐, 王玉涛等研究川西高山火烧迹地植被天然恢复过程中物种多样性动态时发现在恢复早期灌木物种多样性变化较大, 物种多样性在恢复 27 年达到最大, 此时出现耐阴和不耐阴物种[102]。同时火烧破坏了土壤中种子的萌发, 火烧干扰植物物种多样性与火烧迹地地形有关, 地形的差异为火烧后环境异质性提供了有力的条件, 同时不同地形火烧后的肥力分布存在着差异进而影响多样性。

3.3. 入侵干扰对植物多样性的影响

根据干扰机制入侵属于生物干扰, 入侵物种是人们的活动过程以及自然演化过程中有意或无意间引入, 人为干扰促进入侵植物更有效的定居, 资源机遇假说、生态位机遇假说等一系列假说都认为侵入生境所具有的可利用资源、物理环境等对植物入侵起重要作用, 即资源有效性与资源竞争的结果是否适合入侵植物的利用[103]。修晨等在不同类型干扰对河岸带外来植物群落的研究中指出人为干扰促进了植物的入侵且调查统计结果表明外来种的比例呈上升趋势[104], 验证了资源机遇假说。本地食草动物增强了人为干扰的盐沼对互花米草入侵的抵抗力一文中与上述具有相同的影响机理, 文章得出干扰为外来物种入侵提供途径但同时引发本土的一类生物发挥作用进而提高本土物种对外来入侵物种的抵抗力。即人为干扰降低了本土植物和生境的非生物抗性, 同时从外来入侵种考虑, 人为干扰增大了外来入侵种的繁殖压力迫使他们侵占别的资源用于繁衍和生存。从入侵性的角度来看, 外来植物可能比本地物种更有效地利用本地资源, 因为它们具有更宽的生态振幅和更高的表型可塑性等优越的适应特性[105]。入侵还与火烧干扰之间存在相辅相成的关系, 关于火烧对草地群落影响的研究发现火烧可以促进某些草本植物的生长, 相反长时间不进行火烧的地点禾本科草本减少。由此看出, 较高频率的火烧干扰可以促进植物群落中非本地植物和杂草植物的入侵进而增加物种多样性。与上述结论存在差异的是白尚斌等研究外来入侵种对保护区森林群落植物多样性的响应中发现随着入侵种的到来占据了本地物种的生态位, 且随着入侵程度的进一步加深乔灌层物种多样性显著降低[106]。其中主要因素是入侵较人为干扰从植被生境的内在机理影响物种多样性[107], 随着入侵中的数量不断增加进而影响了林下草本层的光照使得草本层丰富度降低。

3.4. 放牧、践踏、旅游干扰对植物多样性的影响

放牧和人为介入均对植被生长环境造成践踏破坏, 这两种行为只有在适度的情况下才能有利于植物的生长, 保持生态系统内物种较高的丰富度, 且与干扰客体属性有关。当客体长期处于这种干扰下, 本

能的形成一种抵御模式来调控自身应对外界干扰, 形成有利于外来物种定居的小环境, 当客体初次或者短期被干扰时就无法应对外界的压迫进而对本土植物生长造成威胁[108]。陈芙蓉等研究不同干扰下黄土区草原物种多样性和生物量时发现严重干扰导致物种生物量下降而放牧地物种多样性指数最高, 支持中度干扰假说。是因为放牧属于高复杂的干扰方式, 放牧过程中牲畜对植被的选择性进食以及对植被的践踏导致物种多样性降低进而为其他物种的进入创造空间, 新进物种之间竞争提高了群落物种多样性, 相反过度的放牧导致物种的直线降低[109]。关于生产力和干扰对局部和亚群落尺度植物功能多样性的影响一文给出了相似的结论, 即随着放牧强度的增加物种性状趋同性更强, 生长缓慢的物种都被排除在潜在物种库之外, 即降低了物种多样性。Q.B. Lu 等研究旅游扰动对浙江省青山湖景区植物多样性时也发现随着旅游扰动的加剧, 灌木品种减少, 且严重干扰对灌木影响较为严重[110]。

4. 总结

由上述分析可见, 干扰对植物物种多样性的影响是多方面的: 不同的干扰形式以及干扰引起的多方面改变、植被相应的做出的响应。由于干扰类型不同以及植被存在的差异导致干扰引起不同结果的物种多样性变化。整体而言, 干扰引起生境异质性进而引发生态系统内资源竞争和有效利用而作用于植物物种多样性, 干扰与植物物种多样性变化之间是一种作用与反作用的无限循环过程, 干扰影响物种多样的同时植物物种多样性的改变又为干扰再次引起生境的变化起到铺垫的作用。

5. 展望

随着全球生物多样性建设的推进, 物种多样性的研究越来越受关注。然而近些年国内外发生的重大灾难性事件以及一系列生态失衡的现象还未得到系统的相应解释, 因此干扰与植物物种多样的变化之间的关系仅从干扰下物种多样性如何变化是不能一概而论的, 还需要从维系人与自然生态平衡的角度联络各学科、与微生物研究等协同推进。为了进一步得出植物物种多样性科学客观的影响因素以及被影响的趋势, 需要更深入的探讨和细化不同的干扰类型引起的细微差别进而量化对物种多样性的影响; 干扰与植物物种多样的变化之间的关系需从整个生态系统平衡的角度以及外界综合因素考虑。

参考文献

- [1] 姜萍, 于德永, 董百丽, 叶吉, 闫晓旺, 吴钢. 露水河林业局森林资源类型与结构变化[J]. 生态学杂志, 2007, 26(5): 634-638.
- [2] 徐静. 浅谈林业发展对生态环境保护的作用[J]. 资源节约与环保, 2018(11): 16+20.
- [3] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(上) [J]. 生物多样性, 1994, 2(3): 162-168.
- [4] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论[J]. 生物多样性, 2002, 10(1): 49-60.
- [5] 朱教君, 刘足根. 森林干扰生态研究[J]. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1703-1710.
- [6] 董智, 刘霞, 姚孝友, 高鹏, 王延平, 李红丽, 张光灿. 不同生态退化类型的水土保持生态修复对策[J]. 中国水土保持科学, 2008, 6(5): 84-88.
- [7] 安树青, 王峥峰, 朱学雷, 洪必恭, 赵儒林. 土壤因子对次生森林群落物种多样性的影响[J]. 武汉植物学研究, 1997, 15(2): 143-150.
- [8] 牛书丽, 陈卫楠. 全球变化与生态系统研究现状与展望[J]. 植物生态学报, 2020, 44(5): 449-460.
- [9] Lu, Y.L., Yang, Y.F., Sun, B., Yuan, J.J., Yu, M.Z., et al. (2020) Spatial Variation in Biodiversity Loss across China under Multiple Environmental Stressors. *Science Advances*, 6, eabd0952. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd0952>
- [10] Pausas, J.G. and Ribeiro, E. (2017) Fire and Plant Diversity at the Global Scale. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 889-897. <https://doi.org/10.1111/geb.12596>
- [11] 魏斌, 张霞, 吴热风. 生态学中的干扰理论与应用实例[J]. 生态学杂志, 1996(6): 51-55.

- [12] 包维楷, 刘照光. 岷江上游大沟流域驱动植被退化的人为干扰体研究[J]. 应用与环境生物学报, 1999, 5(3): 2-8.
- [13] 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 2001: 20-21.
- [14] Vázquez, A. and Moreno, J.M. (2001) Spatial Distribution of Forest Fires in Sierra de Gredos (Central Spain). *Forest Ecology & Management*, **147**, 55-65. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00436-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00436-9)
- [15] Johnston, J.D., et al. (2016) Influence of Fire Disturbance and Biophysical Heterogeneity on Pre-Settlement Ponderosa Pine and Mixed Conifer Forests. *Ecosphere*, **7**, e01581. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1581>
- [16] 黄建辉. 物种多样性的空间格局及其形成机制初探[J]. 生物多样性, 1994, 2(2): 103-107.
- [17] 齐清, 刘晓伟, 佟守正, 张冬杰, 王雪宏, 薛振山, 安雨. 苔草草丘恢复湿地的景观格局变化——以哈尔滨太阳岛为例[J]. 生态学报, 2019, 39(14): 5261-5267.
- [18] Pereira, J., Oliveira-Filho, A.T. and Lemos-Filho, J.P. (2007) Environmental Heterogeneity and Disturbance by Humans Control Much of the Tree Species Diversity of Atlantic Montane Forest Fragments in SE Brazil. *Biodiversity & Conservation*, **16**, 1761-1784. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9063-4>
- [19] Williams, S.E., Marsh, H. and Winter, J. (2002) Spatial Scale, Species Diversity, and Habitat Structure: Small Mammals in Australian Tropical Rain Forest. *Ecology*, **83**, 1317-1329. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1317:SSSDAH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1317:SSSDAH]2.0.CO;2)
- [20] 许金石, 柴永福, 刘晓, 岳明, 郭垚鑫, 康慕谊, 刘全儒, 郑成洋, 吉成均, 闫明, 张峰, 高贤明, 王仁卿, 石福臣, 张钦弟, 王茂. 华北区域环境梯度上阔叶林构建模式及分布成因[J]. 植物生态学报, 2019, 43(9): 732-741.
- [21] Forman, R. and Godron, M. (1986) Landscape Ecology. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 179.
- [22] Turner, M.G. (1989) Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **20**, 171-197. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001131>
- [23] Karr, J.R. and Freemark, K.E. (1985) Disturbance and Vertebrates: An Integrative Perspective. Elsevier Inc., Amsterdam. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50014-9>
- [24] Kim, D.H., Cho, W.S. and Chon, T.S. (2013) Self-Organizing Map and Species Abundance Distribution of Stream Benthic Macroinvertebrates in Revealing Community Patterns in Different Seasons. *Ecological Informatics*, **17**, 14-29. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.06.006>
- [25] Nilsson, S.G., Bengtsson, J. and As, S. (1988) Habitat Diversity or Area per Se? Species Richness of Woody Plants, Carabid Beetles and Land Snails on Islands. *Journal of Animal Ecology*, **57**, 685-704. <https://doi.org/10.2307/4933>
- [26] Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M. and Kadmon, R. (2012) Area-Heterogeneity Tradeoff and the Diversity of Ecological Communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 17495-17500. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208652109>
- [27] 汪耀平. 大尺度物种多度分布模式和环境异质性和不同构建机制下局域群落结构影响的研究[D]: [硕士学位论文]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [28] 侯向阳, 韩进轩. 长白山西坡风灾干扰区的恢复和保护[J]. 自然资源学报, 1997, 12(1): 29-34.
- [29] Canham, C.D. (1985) The Response of Woody Plants to Disturbance: Patterns of Establishment and Growth. In: Pickett, S.T.A. and White, P.S., Eds., *Ecology of Natural Disturbance & Patch Dynamics*, Academic Press, Orlando, 197-216. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50016-2>
- [30] Wehenkel, C., et al. (2014) Quantifying Differences between Ecosystems with Particular Reference to Selection Forests in Durango/Mexico. *Forest Ecology and Management*, **316**, 117-124. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.056>
- [31] 郑忠明, 宋广莹, 周志翔, 韩筱婕, 滕明君, 李智琦. 基于植物多样性特征的武汉市城市湖泊湿地植被分类保护和恢复[J]. 生态学报, 2010, 30(24): 7045-7054.
- [32] 陈利顶, 傅伯杰. 干扰的类型、特征及其生态学意义[J]. 生态学报, 2000, 1(4): 581-586.
- [33] 刘润红, 涂洪润, 李娇凤, 梁士楚, 姜勇, 荣春艳, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落数量分类与排序[J]. 生态学报, 2019, 39(22): 8595-8605.
- [34] MacArthur, R. and Levins, R. (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- [35] 王玉涛, 侯广维, 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[J]. 四川林业科技, 2005, 26(2): 12-19.
- [36] Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., et al. (2000) Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications*, **10**, 689-710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)

- [37] 高瑞平, Chap., D.M. 澳大利亚森林火灾的管理与火生态的研究[J]. 应用生态学报, 1994(4): 409-414.
- [38] 周晓峰. 中国森林与生态环境[M]. 北京: 中国林业出版社, 1999: 232-233.
- [39] 周瑾婷. 华东黄山山脉、天目山脉植物多样性及群落特征研究[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2019.
- [40] Finnegan, J., *et al.* (2012) Nutrient Dynamics in a Peatland Forest Riparian Buffer Zone and Implications for the Establishment of Planted Saplings. *Ecological Engineering*, **47**, 155. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.06.023>
- [41] 左小安, 赵学勇, 张铜会, 等. 中国北方农牧交错带植被动态研究进展[J]. 水土保持学, 2005, 12(1): 162-166.
- [42] 刘昊奇. 探索隐藏在物种灭绝背后的因素从物种特征、群落物种丰富度和生境丧失视角看[D]: [博士学位论文]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2019.
- [43] 唐政, 单秀娟, 关丽莎, 金显仕, 胡芷君, 韩青鹏. 基于不同空间插值法的黄海和东海北部游泳动物多样性空间分布研究[J]. 渔业科学进展, 2020, 41(6): 1-11.
- [44] Connell, J.H. (1989) Some Processes Affecting the Species Composition in Forest Gaps. *Ecology*, **70**, 560-562. <https://doi.org/10.2307/1940205>
- [45] Denslow, J.S. (1985) Disturbance-Mediated Coexistence of Species. Elsevier, Amsterdam. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-050495-7.50022-3>
- [46] Sipe, T.W., Bazzaz, F.A., *et al.* (1994) Gap Partitioning among Maples (*Acer*) in Central New England: Shoot Architecture and Photosynthesis. *Ecology*, **75**, 2318-2332. <https://doi.org/10.2307/1940887>
- [47] Denslow, J. (1995) Disturbance and Diversity in Tropical Rain Forests: The Density Effect. *Ecological Applications*, **5**, 962-968. <https://doi.org/10.2307/2269347>
- [48] Ayala, F.J. and Campbell, C.A. (1974) Frequency Dependent Selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 115-138. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000555>
- [49] Bormann, F.H. and Likens, G.E. (1979) Catastrophic Disturbance and the Steady State in Northern Hardwood Forests: A New Look at the Role of Disturbance in the Development of Forest Ecosystems Suggests Important Implications for Land-Use Policies. *American Scientist*, **67**, 660-669.
- [50] Canham, C.D. and Marks, P.L. (1985) The Response of Woody Plants to Disturbance: Patterns of Establishment and Growth. Elsevier, Amsterdam. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50016-2>
- [51] Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., *et al.* (1983) Uprooting and Snapping of Trees: Structural Determinants and Ecological Consequences. *Canadian Journal of Forest Research*, **13**, 1011-1020. <https://doi.org/10.1139/x83-133>
- [52] 刘艳红, 赵惠勋. 干扰与物种多样性维持理论研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2000, 22(4): 101-105.
- [53] Pickett, S.T.A. and White, P.S. (1985) Patch Dynamics: A Synthesis. In: Pickett, S.T.A. and White, P.S., Eds., *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, London, 371-384. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50026-5>
- [54] Bazzaz, F.A. (1983) Characteristics of Populations Irrelation to Disturbance in Natural and Man-Modified Ecosystems. In: Mooney, H.A. and Godron, M., Eds., *Disturbance and Ecosystems: Components of Change*, Springer, Berlin, 259-275. https://doi.org/10.1007/978-3-642-69137-9_17
- [55] 张泽浦, 方精云, 菅诚. 邻体竞争对植物个体生长速率和死亡概率的影响: 基于日本落叶松种群试验的研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 340-345.
- [56] Rosenzweig, M.L. (1971) Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science*, **171**, 385-387. <https://doi.org/10.1126/science.171.3969.385>
- [57] Kneitel, J.M. and Lessin, C.L. (2010) Ecosystem-Phase Interactions: Aquatic Eutrophication Decreases Terrestrial Plant Diversity in California Vernal Pools. *Oecologia*, **163**, 461-469. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1529-0>
- [58] Whigham, D. and Verhoeven, J.T. (2009) Wetlands of the World: The Next Installment. *Wetlands Ecology and Management*, **17**, 167-167. <https://doi.org/10.1007/s11273-009-9133-y>
- [59] 王铭, 李兴丽, 董彦民, 王升忠, 刘波, 姜明, 王国栋. 长白山区苔草泥炭沼泽植物物种多样性[J]. 应用生态学报, 2021, 32(6): 2138-2146.
- [60] 李瑞. 植被动态研究进展及展望[J]. 中国水土保持科学, 2012, 10(2): 115-120.
- [61] 毛志宏, 朱教君. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响[J]. 生态学报, 2006(8): 2695-2701.
- [62] Grubb, P.J. (1977) The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: The Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, **52**, 107-145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- [63] Huston, M. (1979) A General Hypothesis of Species Diversity. *The American Naturalist*, **113**, 81-101. <https://doi.org/10.1086/283366>

- [64] Rabinowitz, D. and Rapp, J.K. (1985) Colonization and Establishment of Missouri Prairie Plants on Artificial Soil Disturbances. II. Detecting Small-Scale Plant-to-Plant Interactions and Separating Disturbance from Resource Provision. *American Journal of Botany*, **72**, 1629-1634. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1985.tb08427.x>
- [65] Vandermeer, J.H. (1970) The Community Matrix and the Number of Species in a Community. *The American Naturalist*, **104**, 73-83. <https://doi.org/10.1086/282641>
- [66] 李世茂. 两种入侵火蚁,黑头酸臭蚁间的干扰竞争机制[D]: [硕士学位论文]. 广州: 华南农业大学, 2010.
- [67] 缪世利. 植物生理生态学研究进展[M]//刘建国. 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 1992: 103-119.
- [68] 张大勇. 植物群落的构成与资源竞争理论[M]//中国生态学会. 生态学研究进展. 北京: 中国科学技术出版社, 1991: 231-232.
- [69] 邱建国. 生态演替理论与模型[M]//刘建国. 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 1992: 49-64.
- [70] Tilman, D. (1988) Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton University Press, Princeton.
- [71] Hassell, M.P. and Tilman, D. (1984) Resource Competition and Community Structure. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 697. <https://doi.org/10.2307/4549>
- [72] Hanes, T.L. (1971) Succession after Fire in the Chaparral of Southern California. *Ecological Monographs*, **41**, 27-52. <https://doi.org/10.2307/1942434>
- [73] Grogan, P. and Iii, T. (2000) Fire Effects on Ecosystem Nitrogen Cycling in a Californian Bishop Pine Forest. *Oecologia*, **122**, 537-544. <https://doi.org/10.1007/s004420050977>
- [74] 孔繁花, 李秀珍, 王绪高, 等. 林火迹地森林恢复研究进展[J]. 生态学杂志, 2003, 22(2): 60-64.
- [75] Von Gadow, K. (2012) Setting Goals in Forest Management. *South African Forestry Journal*, **106**, 2-9. <https://doi.org/10.1080/20702620.1978.10433487>
- [76] 赫晓慧, 郑东东, 郭恒亮, 马国军. 郑州黄河湿地自然保护区植物物种多样性对人类活动的响应[J]. 湿地科学, 2014, 12(4): 459-463.
- [77] 郝建锋, 王德艺, 李艳, 姚小兰, 张逸博, 詹美春, 齐锦秋. 人为干扰对川西金凤山楠木次生林群落结构和物种多样性的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(23): 6930-6942.
- [78] Zhou, L., Shangguan, T., Guo, D., et al. (2012) Response of Species Diversity in *Caragana korshinskii* Communities to Climate Factors and Grazing Disturbance in Shanxi, Shaanxi, Ningxia and Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, **32**, 111-122. <https://doi.org/10.5846/stxb201011101616>
- [79] 吴甘霖, 黄敏毅, 段仁燕, 赵凯. 不同强度旅游干扰对黄山松群落物种多样性的影响[J]. 生态学报, 2006, 26(12): 3924-3930.
- [80] 林建勇, 唐复呈, 何应明, 李娟, 梁瑞龙. 人为干扰对闽楠群落结构及物种多样性的影响[J]. 西部林业科学, 2019, 48(4): 72-78.
- [81] 吴安驰, 邓湘雯, 任小丽, 项文化, 张黎, 葛蓉, 牛忠恩, 何洪林, 何立杰. 中国典型森林生态系统乔木层群落物种多样性的空间分布格局及其影响因素[J]. 生态学报, 2018, 38(21): 7727-7738.
- [82] 郭利平, 姬兰柱, 张伟东, 张悦, 薛俊刚. 长白山西坡风灾区森林恢复状况[J]. 应用生态学报, 2010, 21(6): 1381-1388.
- [83] 赵雨虹, 罗菊春, 李俊清. 松山自然保护区蒙古栎群落对不同干扰程度的响应[C]//中国科学技术协会、云南省人民政府. 第十六届中国科协年会——分 11 森林培育技术创新与特色资源产业发展学术研讨会论文集, 2014: 5.
- [84] 宗秀虹, 张华雨, 王鑫, 李宗峰, 吴洪英, 梁盛, 邓洪平. 赤水桫欏国家级自然保护区桫欏群落特征及物种多样性研究[J]. 西北植物学报, 2016, 36(6): 1225-1232.
- [85] 赵清贺, 马丽娇, 刘倩, 丁圣彦, 汤茜, 卢训令. 黄河中下游典型河岸带植物物种多样性及其对环境的响应[J]. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1325-1331.
- [86] 梁文斌, 谢碧霞, 巫涛, 王森, 夏湘林. 南岳栓皮栎群落特征及多样性分析[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(9): 55-59.
- [87] 罗菊春, 王庆锁, 牟长城, 王襄平. 干扰对天然红松林植物多样性的影响[J]. 林业科学, 1997, 33(6): 498-503.
- [88] Hammond, M.E., et al. (2021) The Composition and Diversity of Natural Regeneration of Tree Species in Gaps under Different Intensities of Forest Disturbance. *Journal of Forestry Research*, **32**, 1843-1853. <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01269-6>
- [89] Dumbrell, A.J., Clark, E.J., Frost, G.A., Randell, T.E., Pitchford, J.W. and Hill, J.K. (2008) Changes in Species Diversity Following Habitat Disturbance Are Dependent on Spatial Scale: Theoretical and Empirical Evidence. *Journal of*

- Applied Ecology*, **45**, 1531-1539. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01533.x>
- [90] 马万里, 罗菊春, 荆涛, Joni Kujansuu. 采伐干扰对长白山核桃楸林生物多样性的影响研究[J]. 植物研究, 2007, 27(1): 119-124.
- [91] 任立忠, 罗菊春, 李新彬. 抚育采伐对山杨次生林植物多样性影响的研究[J]. 北京林业大学学报, 2000, 22(4): 14-17.
- [92] 尹利伟, 郭辉军, 盛才余, 刀志灵, 李嵘. 人为干扰对高黎贡山社区森林树种多样性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2005, 13(1): 48-50.
- [93] He, T., Lamont, B.B. and Pausas, J.G. (2019) Fire as a Key Driver of Earth's Biodiversity. *Biological Reviews*, **94**, 1983-2010. <https://doi.org/10.1111/brv.12544>
- [94] Peltzer, D.A., Bast, M.L., Wilson, S.D. and Gerry, A.K. (2000) Plant Diversity and Tree Responses Following Contrasting Disturbances in Boreal Forest. *Forest Ecology and Management*, **127**, 191-203. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00130-9)
- [95] 赵俊. 大兴安岭火烧迹地森林自然恢复过程的研究[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
- [96] 李威, 周梅, 赵鹏武, 田金龙, 王梓璇, 赵威, 高岩. 大兴安岭东麓火烧迹地恢复初期植被特征[J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(1): 51-55.
- [97] 陈维奇. 不同火烧强度对黑松林土壤及植被组成的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [98] 朱学灵, 刘晓静, 崔向慧, 吴明作, 叶永忠. 宝天曼自然保护区栎类林群落不同火烧演替序列物种多样性特征[J]. 林业科学, 2012, 48(8): 31-38.
- [99] 王梓璇, 周梅, 赵鹏武, 王鼎, 杨磊, 丁兆华. 不同火烧木管理方式火烧迹地林下物种多样性及地上生物量研究——以寒温带兴安落叶松林为例[J]. 林业资源管理, 2018(4): 28-33.
- [100] 陈小雪, 李红丽, 董智, 王强, 陈鹏, 李锡杰. 不同火烧强度迹地林下灌草层物种多样性及其与土壤因子的关系[J]. 西北植物学报, 2020, 40(1): 130-140.
- [101] 王鼎, 周梅, 赵鹏武, 王梓璇, 冯倩倩, 葛鹏, 张波, 舒洋. 不同林型兴安落叶松林火烧迹地物种组成及多样性研究[J]. 西北植物学报, 2017, 37(4): 767-772.
- [102] 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[J]. 江西农业大学学报, 2005, 27(2): 181-186.
- [103] 王苏铭, 张楠, 于琳倩, 赵容慧, 郝鹏, 李景文, 姜英淑, 沙海峰, 刘义, 张志翔. 北京地区外来入侵植物分布特征及其影响因素[J]. 生态学报, 2012, 32(15): 4618-4629.
- [104] 修晨, 郑华, 欧阳志云. 不同类型人类活动干扰对河岸带外来植物群落的影响——以北京永定河为例[J]. 生态学报, 2016, 36(15): 4689-4698.
- [105] Ning, Z.H., Xie, T., Liu, Z.Z., Bai, J.H. and Cui, B.S. (2019) Native Herbivores Enhance the Resistance of an Anthropogenically Disturbed Salt Marsh to *Spartina alterniflora* Invasion. *Ecosphere*, **10**, e02565. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2565>
- [106] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊. 天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化[J]. 生物多样性, 2013, 21(3): 288-295.
- [107] Leps, J. (2004) Variability in Population and Community Biomass in a Grassland Community Affected by Environmental Productivity and Diversity. *Oikos*, **107**, 64-71. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13023.x>
- [108] Michaels, J., Batzer, E., Harrison, S., et al. (2021) Grazing Affects Vegetation Diversity and Heterogeneity in California Vernal Pools. *Ecology*, **102**, e03295. <https://doi.org/10.1002/ecy.3295>
- [109] 陈芙蓉, 程积民, 刘伟, 朱仁斌, 杨晓梅, 赵新宇, 苏纪帅. 不同干扰对黄土区典型草原物种多样性和生物量的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2856-2866.
- [110] Lu, Q.B., You, W.Y., Zhao, C.J., et al. (2011) Effects of Tourism Disturbance on Plant Diversity in Qingshan Lake Scenic Area of Zhejiang Province. *The Journal of Applied Ecology*, **22**, 295-302.