

DOI:10.12403/j.1001-1498.20220435

青藏高原东北边缘云杉-巴山冷杉林火烧迹地植物群落演替的数量研究

周晓雷^{1*}, 杨富强², 田青^{1,3}, 周旭姣³, 赵安⁴,
何万鹏¹, 赵艳丽¹, 姜礼红¹

(1. 甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省林业职业技术学院园林工程学院, 甘肃 天水 741020; 3. 甘肃农业大学草业学院, 甘肃 兰州 730070; 4. 贵州黔东南州林业科学研究所, 贵州 凯里 556000)

摘要: [目的] 分析青藏高原东北边缘云杉-巴山冷杉林火烧迹地不同演替阶段植物群落物种组成和多样性变化规律, 为火烧迹地植物群落的科学管理提供依据。[方法] 采用空间代替时间方法, 在迭山北坡, 选取 4 个不同演替阶段的植物群落, 即火后演替 5 年 (5 a)、火后演替 15 年 (15 a)、火后演替 23 年 (23 a) 和森林顶级群落 (Climax) 作为一个演替序列, 采用样方法调查植物群落的物种组成, 计算物种重要值、多样性指数和群落相似系数等指标, 以揭示火烧迹地植物群落演替的数量特征。[结果] 1) 随着火烧迹地植物群落演替时间的推移, 群落物种丰富度下降, 个体数量逐渐减少, 其中 5 a 群落物种丰富度最大, 个体数最多 (4008 ± 298 株·(400 m²)⁻¹), Climax 的物种丰富度最小, 个体数量也最少 (1759 ± 90 株·(400 m²)⁻¹); 草本层 5 a 群落、灌木层和乔木层 Climax 群落的 Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数最大。2) 依据重要值, 5 a、15 a、23 a 和 Climax 4 个不同演替阶段的群落可命名为扁刺蔷薇 + 箭竹 + 密生薹草、唐古特忍冬 + 黑水柳 + 密生薹草、青海云杉-红桦 + 扁刺蔷薇 + 密生薹草群落和云杉-巴山冷杉 + 唐古特忍冬 + 密生薹草群落。3) 不同演替阶段草本植物群落异质性指数 5 a (0.07) < 15 a (0.12) < 23 a (0.19) < Climax (0.22)。4) 5 a、15 a 和 23 a 群落的多度为几何级数分布型, 表明火烧迹地环境条件有利于草本植物生长, 生态位确定性物种在群落构建过程中占据主要地位; 而 Climax 群落的多度呈“S”型分布, “中间类型”物种占据了群落的绝大部分, 属于演替晚期群落。5) 根据 β 多样性的差异, 可将 4 个不同演替阶段群落的灌木层划分为初建灌木层 (5 a) 和稳定灌木层 (15 a, 23 a, Climax), 草本层划分为剧烈变化草本层 (5 a 和 15 a) 和稳定草本层 (23 a 和 Climax)。[结论] 随着植物群落演替时间越长, 青藏高原东北边缘云杉-巴山冷杉林火烧迹地物种丰富度呈递减趋势, 群落间的相似性越加接近, 群落为正向演替, 演替过程为灌木林——落叶阔叶林——针叶林——云杉-巴山冷杉林。

关键词: 云杉-巴山冷杉林; 火烧迹地; 植物群落; 演替; 数量研究; 青藏高原东北边缘

中图分类号: S718.54

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2023)02-0119-14

“演替”一词用于描述不同类型的植物在空间和时间上的不同尺度上的变化^[1], 生态演替是指随着时间的推移, 群落中的一些个体被另外一些个体, 或者一种植被群落类型被另外一种植被群落类型所

代替, 是生态系统一个动态的复杂的变化过程。在演替过程中, 生态系统里的植被的物种多样性、优势种等都会发生显著的变化。森林演替的实质是群落中优势树种发生明显改变, 引起整个森林组成的

收稿日期: 2022-09-06 修回日期: 2022-09-20

基金项目: 甘肃省财政厅、甘肃省 GEF/OP12 项目“青藏高原东北边缘云杉-冷杉火烧迹地森林演替动态及演替机理研究”(03619078) 资助。

* 通讯作者: 周晓雷, 博士, 教授。主要研究方向: 森林生态及生物多样性研究。电话: 18919862656 Email: zhouxl@gsau.edu.cn

变化过程。这种变化过程从总体上讲是物种生态对策的差异,是由于物种特性的不同所致。而任何一个物种在不同的生境条件下,其适应和竞争能力的发挥有很大的差异,物种特性是在一定生境条件下长期进化适应的结果。通常情况下,森林生态系统为螺旋式上升演替,最终形成与当地气候匹配的顶级群落^[2]。在顶级森林生态系统中,树木是决定森林生物多样性全波光谱的最主要成分,树种的分布类型决定着森林群落的结构^[3]。

林火是森林生态系统中重要的干扰因子,大面积森林火烧后森林环境发生急剧变化,导致森林生态平衡的破坏^[4-5]。林火作为一种重要的自然干扰,被认为是森林群落演替的重要驱动力,由火干扰引发的植被演替在塑造植物群落的结构、分布和维持其物种多样性等方面起着重要作用^[6]。植被对火干扰的响应及火后植被更新动态有助于理解火的作用及预测火后植物种群结构和功能变化^[7-8]。甘肃农业大学林火生态团队已对火烧迹地植物的群落结构、群落特征、植物多样性、树种种间关联性、植物生态位特征、土壤有机碳、土壤酶活性变化特征进行了研究^[9-12]。分析火烧迹地上不同演替梯度上植物群落的数量特征,对于研究火烧迹地发生的次生演替机理具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东北边缘迭山北坡甘肃迭部县境内的迭部林区达拉沟林场和益哇沟林场,样地范围为 $34^{\circ}10'40.66'' \sim 34^{\circ}10'47.30''$ N, $103^{\circ}12'48.69'' \sim 102^{\circ}12'57.43''$ E, 海拔 2 981~3 408 m。北亚热带与青藏高原东部边缘高寒气候的过渡性气候,年平均温度为 7.5°C ,年平均降水量 568 mm,年平均蒸发量 1 444.2 mm,年平均日照时数 2 308.0 h,年平均风速为 $1.8\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$,年平均气温 16.3°C ,年相对湿度 52%~76%,年均无霜期 134 d。受区域小地形影响,气候垂直变化明显。云杉-巴山冷杉林火烧迹地的坡向以北坡为主,火烧迹地草本层优势种有高山冷蕨 (*Cystopteris montana* (Lam.) Bernh. ex Desv.)、野草莓 (*Fragaria vesca* L.)、密生薹草 (*Carex crebra* V. Krecz.) 和总状橐吾 (*Ligularia botryodes* (C. Winkl.) Hand.-Mazz.) 等;灌木层优

势种有菰帽悬钩子 (*Rubus pileatus* Focke)、美丽悬钩子 (*R. amabilis* Focke)、唐古特忍冬 (*Lonicera tangutica* Maxim.) 和扁刺蔷薇 (*Rosa sweginzowi* Koehne) 等;乔木层优势种为巴山冷杉 (*Abies fargesii* Franch.)、云杉 (*Picea asperata* Mast.)、岷江冷杉 (*A. fargesii* var. *faxoniana* (Rehder & E. H. Wilson) Tang S. Liu)、青海云杉 (*P. crassifolia* Kom.) 等。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查方法 本文采用空间替代时间的方法来研究云杉-巴山冷杉林火烧迹地植物群落的演替。2019年7月—8月,通过查阅白龙江林业管理局林火记载文献,实地初步调查云杉-巴山冷杉林火烧迹地植被恢复现状,选取环境条件相似又具备演替梯度的4类植物群落(火后演替 5 a、15 a 和 23 a 及作为对照的顶级群落 Climax) 作为一个演替系列。

在 2020 年和 2021 年 7~8 月完成了野外植物群落调查。根据不同演替阶段植物群落物种组成及其结构的复杂程度,基于火烧迹地地形,在 5 a、15 a 和 23 a 各设置 6 个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 乔木样地(下坡位 3 个,中坡位 2,上坡位 1 个);在与 5 a、15 a 和 23 a 毗邻的 Climax 各设置 3 个样地(下坡位、中坡位和上坡位各设置 1 个)。记录样地的海拔、坡度、坡向、地理坐标;按照一定顺序挂牌编号,调查乔木层(胸径 (DBH) $\geq 1\text{ cm}$ 的木本植物),记录植物名称、DBH、树高、冠幅、活枝下高、生长状况、健康状况,同时记录火后残留树桩;采用“五点法”样方调查法,在乔木样地内,在东、南、西、北、中各设置 5 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 灌木样方,确定灌木名称、平均高度、株数、盖度和生活型;同时记录乔木树种幼苗的株数、高度、地茎;沿每个灌木样方对角线,设置 3 个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的草本样方,确定草本植物的种类、数量、盖度、平均高度。

1.2.2 测定指标 群落中物种优势度由重要值确定^[11];根据研究区植物群落分布特征,选取 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数、Pielou 均匀度指数 4 个有代表性的指标来表征群落 α 多样性;群落的异质性选取异质性指数 $H1$ ^[13];不同演替阶段群落间的 β 多样性选取 Whittaker 指数 (0, 1)^[14]。各

指标的计算公式具体如下:

重要值 = (相对高度 + 相对密度 + 相对盖度) / 3

式中: 相对高度 = 某一植物种的高度 / 各植物种高度之和 $\times 100$; 相对密度 = 某一植物种的个体数 / 全部植物种的个体数 $\times 100$; 相对盖度 = 某一植物种的盖度 / 各植物种的分盖度之和 $\times 100$ 。

Margalef 指数 (Ma):

$$Ma = (S - 1) / \ln N$$

Shannon-Wiener 指数 (H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

Simpson 指数 (P):

$$P = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

Pielou 指数 (E):

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

Whittaker 指数 (β_{H1}):

$$\beta_{H1} = \{ [S / \bar{\alpha}] / (N - 1) \} \times 100$$

式中: S 为出现在样方内的物种数; N 是样方数; $P_i = N_i/N$ 为种 i 的相对重要值; $\bar{\alpha}$ 是平均样本的多样性。

1.3 统计分析

采用软件 R 4.2.0 完成计算群落物种重要值、 α 物种多样和 β 物种多样性并作图; 其中 α 物种多样性和 β 物种多样性在 vegan 包中完成。

2 结果与分析

2.1 不同演替阶段植物群落的物种组成

对于不同的云杉-巴山冷杉林火烧迹地, 5 a 群落物种数最大为 106 种, 23 a 群落物种数最小, 为 64 种。从科的分布水平来看, 不同演替阶段的群落植物科的数量表现出先减少后增加的特性。5 a 群落科数最多, 为 45 科; 随着火后群落的演替, 从 15 a、23 a 到顶级群落, 植物科的数量呈增加的趋势, 各群落分别有 32 科、33 科和 43 科 (表 1)。在群落的不同演替阶段, 蕨类都为 1 科 1 属 1 种, 只不过在 5 a 群落中为蹄盖蕨科 Athyriaceae 的中华蹄盖蕨 (*Athyrium sinense*), 而在其它 3 个演替阶段均为冷蕨科 Cystopteridaceae 的高山冷蕨 (*Cystopteris montana*)。在 5 a、15 a、23 a 和 Climax 群落中, 裸子植物占比分别是 0.94%、2.94%、4.69% 和 6.98%, 双子叶植物的占比分别是 92.45%、91.18%、87.50% 和 83.72%, 这表明云杉-巴山冷杉林火烧迹地随着演替的推移, 不同群落中裸子植物种的占比逐渐增加, 而双子叶植物的占比逐渐减少。同时说明, 对于云杉-巴山冷杉林火烧迹地, 群落的植物组成以双子叶植物为主。

从表 2 可以看出, 对于不同演替阶段的植物群落, 植物个体数量随群落演替逐渐减少, 5 a 群落植物个体总数最大为 $4\ 008 \pm 298$ 株 $\cdot (400\ m^2)^{-1}$,

表 1 不同演替阶段植物群落的物种组成

Table 1 The species composition of plant communities at different succession stages

演替阶段 Succession stages	蕨类植物 Pteridophyte	裸子植物 Gymnosperm	被子植物 Angiosperm		合计 Total	
			单子叶植物 Monocotyledon	双子叶植物 Dicotyledon		
5 a	科 Family	1	1	5	38	45
	属 Genus	1	1	6	78	86
	种 Species	1	1	6	98	106
15 a	科 Family	1	1	3	27	32
	属 Genus	1	2	3	49	55
	种 Species	1	2	3	62	68
23 a	科 Family	1	1	3	28	33
	属 Genus	1	2	4	43	50
	种 Species	1	3	4	56	64
Climax	科 Family	1	2	6	34	43
	属 Genus	1	4	6	56	67
	种 Species	1	6	7	72	86

Climax 植物的个体总数最小为 $1\ 759 \pm 90$ 株·(400 m²)⁻¹；草本层植物个体数量随着演替进程逐渐减少，而灌木层植物个体数量随着演替表现出先增加后减少。在 5 a 和 15 a 中，零星分布有乔木幼苗 36 ± 27 株和 98 ± 82 株，平均株高分别是 15.64 cm 和 21.08 cm，这些幼苗由根蘖苗和实生苗组成，根蘖苗以红桦 (*Betula albosinensis* Burk.)、白桦 (*Betula platyphylla* Sukaczew)、山杨 (*Populus davidiana* Dode) 为主，为聚集分布型；实生苗有云杉 (*Picea asperata* Mast.) 和巴山冷杉 (*Abies fargesii* Franch.)，为随机分布型，但没有形成乔木层。在 23 a 和 Climax 中，

乔木的平均高度大于灌木，成为各演替阶段的优势群落 (附表 1、附表 2)。发生重度林火后，云杉-巴山冷杉林火烧迹地表现出几乎一致的土壤和小气候环境，不同生态位的植物能在短时期侵入并定居，植物物种数达到最高。随着光照和土壤环境对植物生长的过滤，植物种间竞争加剧，植物个体数量呈现逐年下降趋势。同时，云杉-巴山冷杉林火烧迹地次生演替初期，植物群落并未形成乔木层，顶层仍以灌木为优势群落，随着群落的正向演替，乔木层优势凸显，云杉和巴山冷杉最终成为建群种和优势种。

表 2 不同演替阶段植物群落的生活型物种组成

Table 2 Life type composition of plant communities at different succession stages

株

演替阶段 Succession stage	生活型 (种) Life form (Species)				个体数量/(株·(400 m ²) ⁻¹) Numbers of individual			
	乔木 Arbor	灌木 Shrub	草本 Herbage	总计 Total	乔木 Arbor	灌木 Shrub	草本 Herbage	总计 Total
5 a	-	24 ± 3	76 ± 11	106 ± 14	-	131 ± 27	3 579 ± 256	4 008 ± 298
15 a	-	17 ± 1	46 ± 13	68 ± 14	-	196 ± 32	2 773 ± 147	3 205 ± 187
23 a	7 ± 0	18 ± 2	39 ± 6	64 ± 8	151 ± 11	204 ± 41	2 077 ± 210	2 432 ± 262
Climax	12 ± 0	35 ± 6	39 ± 4	86 ± 10	112 ± 7	171 ± 18	1 476 ± 65	1 759 ± 90

2.2 不同演替阶段的物种重要值

附表 1、附表 2 列出了 4 个植物群落草本层和灌木层重要值，附表 3 列出了 23 a 和 Climax 植物群落乔木层重要值等信息。

2.2.1 草本层 5 a 草本层物种丰富，多达 76 种，其中密生藁草作为先锋物种占绝对优势，重要值为 12.97。前 10 种植物的重要值为 40.13，表明该群落中除密生藁草外其他植物的分布较为均匀，每种植物的优势度不高，光照和土壤理化性质对植物的过滤较低，草本植物种间竞争不强。15 a、23 a 和 Climax 中，密生藁草和高山冷蕨其重要值之和 ≥ 24.00，为 3 个群落草本层优势种；前 10 种植物的重要值之和分别为 63.47、64.59、59.16，表明随着火烧迹地植被的正向演替，生态位幅宽的植物逐渐成为优势种，少数植物的生长优势增强，种间竞争加剧，个体分布趋向聚集性分布。

2.2.2 灌木层 5 a 灌木层生长时间最短，许多物种刚刚入侵，种间竞争尚不明显，灌木层发育良好，灌木种间重要值的差异不大，前 10 种灌木的

重要值之和仅为 63.50，重要值的平均值 6.35 接近于箭竹重要值 (8.50 为 5 a 群落的最大值)。箭竹、扁刺蔷薇、山梅花、唐古特忍冬、毛花忍冬 (*Lonicera trichosantha* Bureau & Franch.) 和绣线菊 (*Spiraea salicifolia* L.) 是 5 a 灌木群落主要优势种。15 a 和 23 a 前 10 种灌木的重要值之和分别为 82.21 和 80.63，分别有 2 种和 3 种植物的重要值 ≥ 10，前者分别有唐古特忍冬 (12.78) 和黑水柳 (10.57)，后者分别有扁刺蔷薇 (11.35)、黑水柳 (10.95) 和大刺茶藨子 (10.42)。说明随着植被的演替，个别灌木的生存策略能更好的利用或适应光照和土壤等因子，优先得以生长发育，具体表现出有较大的冠幅和较庞大的根系。Climax 群落的植物生长时间最长，乔木层通过种间自疏效应，呈现出均匀分布的态势。对于灌木层，穿过乔木层林窗的光照成为灌木赖以生存的最重要条件。因此，Climax 灌木群落的重要值之间的差异不大，最大重要值的唐古特忍冬的重要值为 $8.81 < 10.00$ ，灌木层的生长状况和分布表现出均质化特征。

2.2.3 乔木层 23 a 和 Climax 的建群种分别为青海云杉和巴山冷杉。从 23 a 到 Climax, 针叶树种的重要值逐渐增加, 分别是 23 a 的 23.29 和 Climax 的 64.01。这表明, 巴山冷杉林火烧迹地随着植被的正向演替, 乔木层由落叶阔叶林逐渐演变成针叶林, 并以巴山冷杉为建群种和优势种。

2.2.4 植物群落 依据植物的重要值 (附表 1, 附表 2, 附表 3), 判别乔木层、灌木层和草本层的优势种, 命名 5 a、15 a、23 a 和 Climax 群落分别为: 扁刺蔷薇 + 箭竹 + 密生薹草、唐古特忍冬 + 黑水柳 + 密生薹草、青海云杉-红桦 + 扁刺蔷薇 + 密生薹草群落和云杉-巴山冷杉 + 唐古特忍冬 + 密生薹草群落。

2.3 不同演替阶段物种多样性

2.3.1 α 物种多样性 如图 1 所示, 就草本层而言, 5 a 群落的 Margalef 指数和 Shannon-Wiener

指数最大, 而 23 a 群落最小, 这与不同演替阶段不同群落的草本物种数变化一致 (表 2), 表明云杉-巴山冷杉林火烧迹地植物群落的次生演替系列中, 演替初期草本物种的多样性最大; 相反, 草本层生物多样性越低的 23 a 群落, 却有着最高的 Simpson 指数; Climax 群落的 Pielou 指数最大, 说明顶级群落草本层物种的分布最均匀。对于灌木层, Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数: Climax > 5 a > 23 a > 15 a; 就 Simpson 指数而言, 15 a 和 23 a 高于 5 a 和 Climax; Pielou 指数之间没有显著差异, 说明在各演替阶段, 灌木层在不同的植物群落中都为均匀分布型。乔木层中, Climax 的 Margalef 指数、Shannon-Wiener 和 Pielou 指数都大于 23 a 群落, 而 Simpson 指数 23 a 大于 Climax 群落。这说明, 乔木层物种的丰富度和多样性决定于物种的个体总数, 优势度和均匀度决定于植物的生长状况和分布方式, 5 a 群落和 Climax 群落的 Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数较大, 相反二者的 Pielou 指数相对较小。

2.3.2 不同演替阶段的植物群落先锋物种-多度分布模式变化 种数-面积曲线表明, 随着取样个数的增加, 同等样方数的条件下, 5 a 的物种丰富度始终最大, Climax 的物种丰富度最小, 15 a 和 23 a 的种面积曲线相差不大。种-面积曲线表明, 随着个体数增加, 5 a 物种丰富度累计速率最大, 相应地 Climax 物种丰富度随个体数增加的累计速率最小 (图 2)。

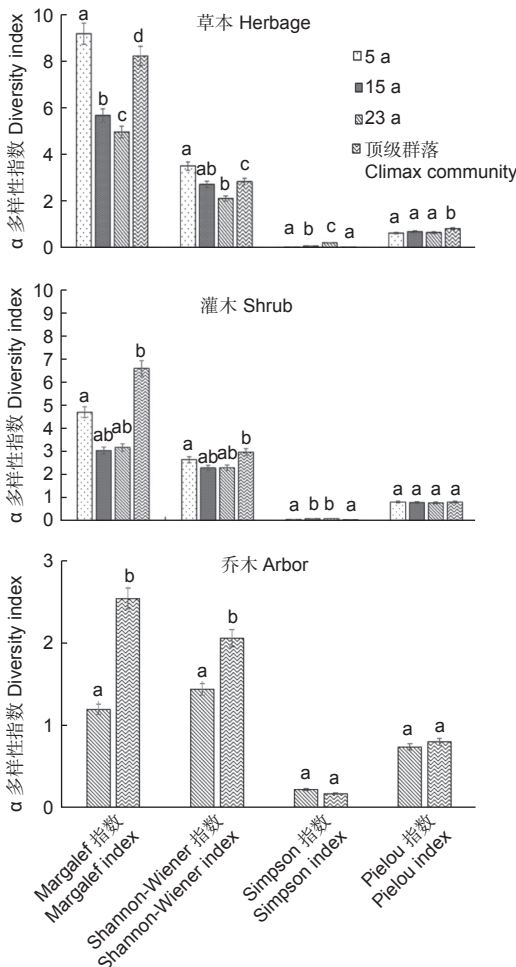


图 1 不同演替阶段各层次的物种 α 多样性指数
Fig. 1 α diversity indexes of species at different layers in different succession stages

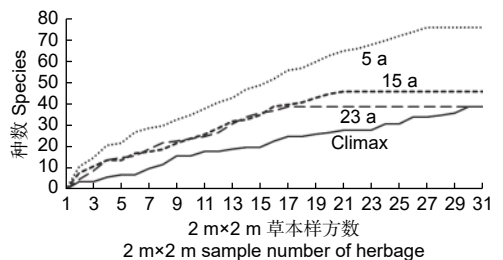


图 2 不同演替阶段草本的种数-面积曲线
Fig. 2 Species - area curve of herbage at different succession stages

同时, 从图 2 反映出不同演替阶段的先锋群落物种的丰富度是有差异的, 5 a 和 15 a 的种数-面积曲线点与点之间的直线斜率变化较为平缓。相反, 23 a 和 Climax 的种数-面积曲线点与点之间的直线斜率变化较为剧烈。经计算, 5 a 群落异质性指数 (HI) 最小为 0.07, 15 a 群落异质指数为

0.12, 23 a 群落异质指数为 0.19, Climax 群落异质指数最大, 为 0.22。

从图 3 我们可以看出, 5 a、15 a 和 23 a 3 个

群落的多度分布均为几何级数分布型, 相对盖度分布拟合曲线为幂指数分布; 而 Climax 群落的多度分布呈“S”型分布, 多度分布拟合方程为多项式。

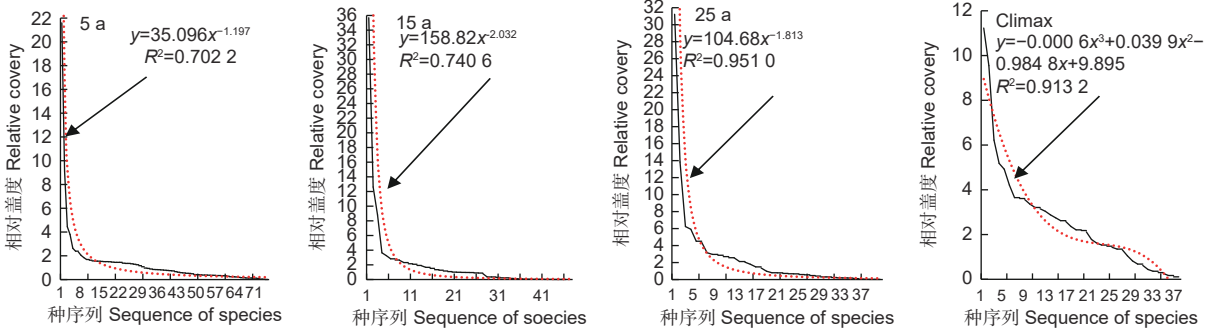


图 3 物种多度-排列顺序图

Fig. 3 Species abundance – sequence diagram

2.4 群落的 β 多样性

从图 4 云杉-巴山冷杉林火烧迹地不同演替阶段植物群落间的 Wittaker 指数形成的树状图可以看出, 在火烧迹地发生的演替系列中, 对于灌木层, 15 a 和 23 a 群落的 β 多样性最相似; 根据 β 多样性的差异, 可把 4 个演替阶段植物群落直接划分为 2 类, 即可把 4 个群落的灌木层划分为初建灌木层 (5 a) 和稳定灌木层 (15 a, 24 a,

Climax)。对于草本层, 随着演替时间越长, 不同演替阶段间 β 多样性值就越高。根据 β 多样性的差异, 可把 5 a 和 15 a 划分为剧烈变化草本层, 意即构建草本群落的种随着小生境的变化而产生较大改变; 23 a 和 Climax 群落可划分为稳定草本层, 即草本经过生境过滤和对环境的选择性适应, 草本群落构建组分处于相对稳定阶段。

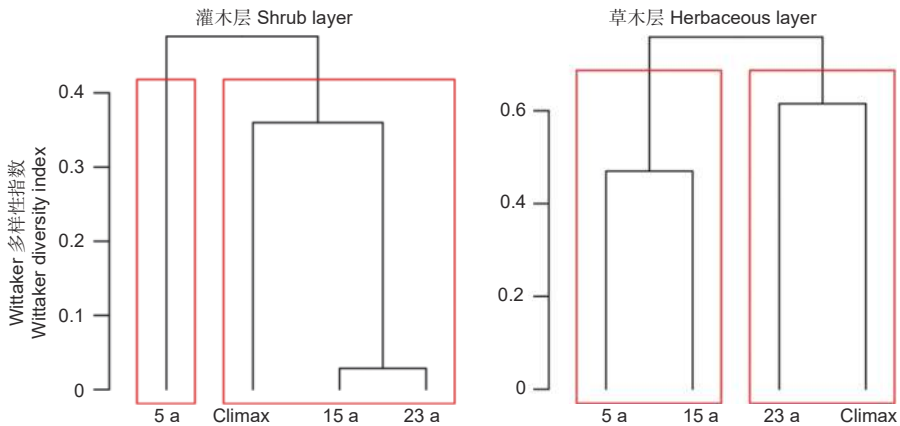


图 4 云杉属-冷杉属林火烧迹地不同演替阶段不同生长型植物的 Wittaker 指数

Fig. 4 Wittaker index of different plant growth form of *Picea - Abies* forest burned area at the different succession stage

3 讨论

生态学理论研究的主要问题之一就是植物群落的演替^[15], 植物群落的演替是指植物群落随着时间的推移的过程中, 群落不断被另一种群落所代替的有规律的变化。森林重度火后初始, 植物尤其是草本物种迅速增多, 火烧迹地的植被主要为草本物

种, 但随着时间的推移, 草本物种不仅在数量上明显减少, 在物种组成上有很大的变化, 盖度也逐渐减少。灌木及乔木物种由于种类较少, 在种类及组成上演替初期变化不如草本明显, 但是盖度却逐渐增多^[16]。本研究中, 4 个不同演替阶段的植物群落物种丰富度呈递减趋势, Palmquist 等的研究表明

火干扰可以增加热带稀疏草原物种丰富度, 植被恢复初期物种的丰富度增加较快, 随后下降并趋于稳定^[17]。对于云杉-巴山冷杉林火烧迹地先锋群落草本层物种丰富度随着火后演替时间增加表现出先增加后趋于减少。由于重度林火干扰后, 植被恢复时间短, 地表裸露, 生境恶劣, 在光照充足的湿润环境下, 具有世代时间短、种子体积小、风传播、光照要求高的 *r*-策略草本物种按照几何指数占用火烧迹地, 优先形成草本层, **5 a** 草本层物种及其个体数达到最大, 土壤稳定性提高, 为根系更为发达的灌木植物创造生长环境, 因而灌木后来居上, 起到植被恢复的主导作用; 随草本层和灌木层的发展, 生境得以改善, 为乔木生长提供有利的环境, **23 a** 地上植被层次结构逐渐完善, 形成明显的乔木层, 乔木为群落的主导者, **Climax** 群落乔木物种数最多, 巴山冷杉、岷江冷杉、云杉成为群落的优势种和建群种。随着乔木层的形成, 林冠郁闭度逐渐增大, 光照限制不利于草本、灌木植物的生长, 草本植物的个体数出现急剧下降, 这一结果再次验证了余作岳等、王智慧等的研究结果^[18-19], 即火烧迹地植物群落演替过程中, 草本在演替初期阶段, 植物的个体数最大, 然后随着演替时间增加而逐渐减小; 灌木个体数随着演替先增加, 伴随着随着乔木层林冠郁闭度增加又减少。草本和灌木在演替过程中都有一个先发展后消退的过程。

对于草地生态系统中植物群落在演替过程中有关物种多样性变化的解释有以下两种理论。第一种理论是, 物种多样性随着演替进程的发展而不断增加, 也就是物种种类会随演替时间的延长而增加, 到演替后期达到最大值^[20]。第二种理论是演替的中度干扰理论, 指草地生态系统中短命植物和长寿植物共存, 物种多样性在演替的中期便会达到最大值^[21]。本研究的结果, 火烧迹地不同演替阶段草本层和灌木层植物的 *Margalef* 丰富度指数、*Shannon-Wiener* 多样性指数的变化规律呈“V型”分布。草本 **5 a** 最大, 而灌木 **Climax** 最大; *Simpson* 优势度指数在 **15 a** 和 **23 a** 达到最大值, 遵循中度干扰理论; *Pielou* 均匀度指数在 **Climax** 为最大, 草本植物在 **Climax** 中分布最为均匀, 符合演替后期 *Pielou* 达到最大值, 灌木的 *Pielou* 均匀度指数没有差异。在中等或高等强度的林火干扰后, 乔木层郁闭度大幅度降低, 草本和灌木将得到更多的光资源^[22], 可用生存空间及资源的大幅度增加, 导致许

多外来种迁入与定居, 同时火烧也促进了土壤养分循环, 为植被提供了良好的生长条件, 表现出物种多样性的上升^[23]。综合分析火烧迹地草本层和灌木层植物多样性的变化特征, 说明云杉-巴山冷杉林火烧迹地植物群落演替特征更加接近于森林生态系统, 为正向演替。伴随正向演替植物生境进一步改善, 环境异质性增加, 较耐阴的乔木物种侵入, 到 **23 a**, 由于优势种具有更强的竞争优势, 乔木树高和冠幅增大, 郁闭度也随之增大, 草本、灌木进一步减少, 草本层多样性、均匀度指数下降, 丰富度、优势度指数上升, 灌木层物种数减少, 优势度指数达到最大, 其余指数下降; 乔木层各项指数最大, 表明群落总丰富度主要受乔木层影响, 群落已过渡到了以乔木为主导的阶段且恢复良好, 这与王智慧的研究结果一致^[19]。

种-面积关系描述的是植物群落中物种数随样地面积的增加而变化的规律^[24-26], 这甚至已经成为“植物群落生态学中的定律之一”^[27]。逻辑斯蒂种-面积关系认为随取样面积的增加, 物种数量具有极限值。物种数先迅速增加, 随后缓慢增加并最终稳定不变, 物种数与面积之间符合逻辑斯蒂曲线^[28]。对于云杉属-冷杉属火烧迹地先锋草本层而言, 无论 **5 a**、**15 a** 和 **23 a**, 还是 **Climax**, 种-面积曲线具有共同的特征, 即随着样地数的增加, 物种数同时增加, 当样地数增加到一定值时, 草本植物物种数不再增加。种-面积关系隐含着复杂的生态过程, 与物种的形成、灭绝和迁移扩散等生态过程密切相关^[29-31], 生物群落的种-面积关系主要与种-多度分布和物种的空间分布有关^[32]。在均质生境中, 样方所包含的个体数与取样面积成正比^[33], 物种数随取样面积的增加而增加^[34], 而取样面积所包含的物种数主要取决于所有个体在不同物种之间的分配, 物种在空间分布上聚集程度越高, 小面积中可观察的物种会越少, 物种数随面积增加的速率会下降^[35]。本研究结果与 *He* 和 *Legendre* 一致, 即物种在空间分布上聚集程度越高, 小面积中可观察的物种会越少, 物种数随面积增加的速率会下降, 即具有较小的斜率。样地物种数分布相对均匀时, 所需最小样方数量较小^[36]。从 **5 a** 到 **Climax**, 草本群落异质化程度逐渐增加是合乎情理的, 因为云杉-巴山冷杉林火烧迹地演替初期的草本群落主要是通过种子扩散决定的, 草本种子由于多年的散布较均匀地分

布在火烧迹地内各个地点。再者,优势种的生态位预占特性也将使种子种类组成的差异进一步缩小。随着以后的群落演替发展,异质化程度将随着灌木和乔木的侵入及定殖趋于增加。

物种多度分布格局分析对于理解植物群落物种多样性的形成和维持机制具有重要意义^[37]。多度可以反映出—个物种在植物群落中占用资源的能力,不同的植物群落具有不同的多度分布格局。物种多度分布格局是多个物种不断地相互作用、相互影响的结果,通过研究多度分布格局可揭示植物群落的组成,进而了解群落中不同物种间的关系和作用机制^[38]。由于自然群落结构的复杂性,不同物种多度分布模型表示的生态学意义更能够真实有效地反映群落的内在特征^[39]。青藏高原东北边缘云杉-巴山冷杉林火烧迹地先锋植物群落全部物种多度分布随演替阶段发生了明显的变化,导致与其符合的多度-种序列图也随之改变,同时也改变了其群落构建的生态学过程(图3)。5 a、15 a和23 a群落多度分布趋势线拟合呈幂指数分布($R^2 > 0.95$),拟合效果特佳,这可能是火烧迹地环境条件有利于草本植物生长,减弱了物种间竞争作用,生态位确定性物种在群落构建过程中占据主要地位;但同一群落各物种相似的生态适应性会导致产生较高的生态位重叠,尤其对于物种数量多且差异较小、物种分布比较均匀的群落来说更为显著^[40-41]。对于Climax,多度分布趋势线拟合为“S”型,这意味着随着演替的进行,Climax群落变得越来越复杂,“中间类型”物种占据了群落的绝大部分,属于演替晚期群落^[42]。

β 多样性作为植物多样性的重要测度指标,通过反映群落物种组成沿某一环境梯度的周转速率^[43],不仅能够揭示不同环境梯度下生境的多样性,而且能够反映不同时空尺度之间的物种组成差异性^[44],从而一定程度上可以揭示植物群落沿这个环境梯度的生态过程^[45]。研究植物群落 β -多样性的分布格局,才能更好地认识物种与环境的关系,还能够了解不同生态过程在植物群落形成和维持中的相对作用,对群落构建过程进行深入理解^[46]。生态位理论认为植物群落 β -多样性的差异是环境差异造成的^[47],随着环境差异的增加,群落之间物种组成相似性会降低, β -多样性则升高^[48-49]。就青藏高原东北边缘的云杉属-冷杉属林火烧迹地灌木层而

言,火烧后演替5 a与演替15 a、25 a和Climax之间的 β -多样性指数差异最大,植物的相似性最小;对于草本层,5 a和15 a之间、23 a和Climax之间的 β -多样性指数值相对接近,植物群落构成物种相似性高。研究表明随着火后演替时间的增加,生境光照、土壤的理化性质和植物群落自身的特性都会在不同程度上对植物群落 β -多样性及其组分产生影响。因此在今后的研究中,应当在已有研究的基础之上结合生物与非生物因素,更加全面地对青藏高原东北边缘的云杉属-冷杉属林火烧迹地植物群落 β -多样性及影响因素进行探究。

4 结论

在云杉-巴山冷杉林火烧迹地,不同演替阶段的植物群落物种丰富度呈递减趋势,群落中草本层和灌木层物种的Margalef指数、Shannon-Wiener指数的变化规律呈先减少后增加分布,Simpson指数在中前期达到最大值,遵循中度干扰理论;Pielou指数在Climax达到最大值,灌木的Pielou均匀度指数没有差异。从演替开始到顶级群落,植物群落随着灌木和乔木的侵入及定殖,群落异质化程度逐渐增加。演替前期和中期,生态位确定性物种在群落构建过程中占据主要地位;对于顶级群落,“中间类型”的物种占据了群落的绝大部分。随着火后演替时间越长,不同群落间 β -多样性指数越加接近,青藏高原东北边缘云杉-巴山冷杉林火烧迹地植物群落演替为正向演替,群落的演替方向为灌木林——落叶阔叶林——针叶林——云杉-巴山冷杉林。

参考文献:

- [1] BRYAN F. Forest succession[J]. Nature, 1984, 312(8): 109-114.
- [2] 张德全,牛继宗,陈志敏,等.生态演替螺旋式上升理论探析[J].农业与技术,2005,25(1):99-101.
- [3] SHIEKH M H, EDUARDO S C, IRFAN R, et al. Tree diversity, distribution and regeneration in major forest types along an extensive elevational gradient in Indian Himalaya: Implications for sustainable forest management [J]. Forest Ecology and Management, 2022. 10.1016/j. foreco. 2021.119968, 119968 - 119968.
- [4] GIORDANI P, RIZZI G, CASELLI A, et al. Fire affects the functional diversity of epilithic lichen communities[J]. Fungal Ecology, 2016, 20: 49-55.

- [5] 王 鼎, 王梓璇, 冯倩倩, 等. 重度火烧对兴安落叶松林群落物种组成及多样性的影响[J]. 水土保持通报, 2017, 37 (6): 56-61.
- [6] 舒立福, 田晓瑞, 寇晓军. 林火研究综述(I)——研究热点与进展[J]. 世界林业研究, 2003 (3): 37-40.
- [7] GRISSINO-MAYER H D, SWETNAM T W. Century scale climate forcing of fire regimes in the American Southwest[J]. Holocene, 2000, 10(2): 213-220.
- [8] CASADY G M, LEEUWEN W, MARSH S E. Evaluating post-wildfire vegetation regeneration as a response to multiple environmental determinants[J]. Environmental Modeling & Assessment, 2010, 15(5): 295-307.
- [9] 赵 安, 周晓雷, 田 青, 等. 迭山北坡云冷杉林火烧迹地灌木群落特征和物种多样性分析[J]. 西部林业科学, 2021, 50 (5): 90-100.
- [10] 赵 安, 田 青, 周晓雷, 等. 迭山北坡云冷杉林火烧迹地灌木群落种间关联性[J]. 林业科学研究, 2022, 35 (2): 163-170.
- [11] 周晓雷, 闫月娥, 张 婧, 等. 青藏高原东北边缘云杉-冷杉林火烧迹地不同坡向植物群落结构与多样性研究[J]. 草业学报, 2022, 31 (5): 144-155.
- [12] 陆 刚, 黄海霞, 周晓雷, 等. 迭部林区云冷杉林火烧迹地土壤有机碳及酶活性变化特征[J]. 草地学报, 2022, 30 (4): 943-949.
- [13] 张大勇, 王 刚, 赵松岭. 甘南亚高山草甸弃耕地植物群落演替的数量研究 I 演替先锋群落的特征分析[J]. 中国草地, 1988 (6): 14-19.
- [14] MAGRRRAN A E. Measuring biological diversity [M]. New Jersey. Wiley. Blackwell Publishing Company.
- [15] RAEVEL V, VIOLLE C, MUNOZ F. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies[J]. Oikos, 2012, 121(11): 1761-1770.
- [16] 王绪高, 李秀珍, 贺红土, 等. 大兴安岭北坡落叶松林火后植被演替过程研究[J]. 生态学杂志, 2004, 23 (5): 35-41.
- [17] PALMQUIST K A, PEET R K, WEAKLEY A S. Changes in plant species richness following reduced fire frequency and drought in one of the most species-rich savannas in North America[J]. Journal of Vegetation Science, 2014, 25(6): 1426-1437.
- [18] 余作岳, 彭少麟. 热带亚热带退化生态系统的植被恢复及其效应[J]. 生态学报(增刊A辑), 1995, 1 - 17.
- [19] 王智慧, 陈金磊, 方 晰. 湘中丘陵地区4种植物群落的物种组成和数量特征[J]. 中南林业科技大学学报, 2021, 41 (6): 112-121.
- [20] ODUM E P. The strategy of ecosystem development[J]. Science, 1969, 164(3877): 262-270.
- [21] CONNELL J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs-high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state[J]. Science, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [22] 李 威, 周 梅, 赵鹏武, 等. 大兴安岭东麓火迹地恢复初期植被特征[J]. 东北林业大学学报, 2020, 48 (1): 51-55.
- [23] 杨 健, 孔健健, 刘 波. 林火干扰对北方针叶林下植被的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37 (5): 474-480.
- [24] LOMOLINO MARK V. Ecology's most general, yet protean pattern: The species-area relationship[J]. Journal of Biogeography, 2000, 27(1): 17-26.
- [25] BARKMAN J J. A critical evaluation of minimum area concepts[J]. Vegetatio, 1989, 85(1-2): 89-104.
- [26] BUNGE J, FITZPATRICK M. Estimating the number of species: A review[J]. Journal of the American Statistical Association, 1993, 88(421): 364-373.
- [27] WADE B W. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology[J]. Oikos, 1996, 76(3): 417-426.
- [28] ARCHIBALD E E A. The specific character of plant communities. II. A quantitative approach[J]. Journal of Ecology, 1949, 37: 260-274.
- [29] CHAVE J, MULLER-LANDAU H C, LEVIN S A. Comparing classical community models, theoretical consequences for patterns of diversity[J]. The American Naturalist, 2002, 159: 1-23.
- [30] ZURLINI G, GROSSI L, ROSSI O. Spatial-accumulation pattern and extinction rates of Mediterranean flora as related to species confinement to habitats in preserves and larger areas[J]. Conservation Biology, 2002, 16(4): 948-963.
- [31] RICKLEFS R E, BERMINGHAM E. History and the species-area relationship in Lesser Antillean birds[J]. The American Naturalist, 2004, 163(2): 227-239.
- [32] 唐志尧, 乔秀娟, 方精云. 生物群落的种-面积关系[J]. 生物多样性, 2009, 17 (6): 549-559.
- [33] HE F L, LEGENDRE P. On species-area relations[J]. The American Naturalist, 1996, 148(4): 719-737.
- [34] SAMUEL M S. Six types of species-area curves[J]. Global Ecology and Biogeography, 2003, 12(6): 441-447.
- [35] HE F L, LEGENDRE P. Species diversity patterns derived from species-area models[J]. Ecology, 2002, 83(5): 1185-1198.
- [36] 王睿智, 国庆喜. 小兴安岭阔叶红松林木本植物种-面积关系[J]. 生态学报, 2016, 36 (13): 4091-4098.
- [37] 刘昱霞, 张娅娅, 李全弟, 等. 甘南高寒草甸植物群落物种多度分布特征[J]. 中国环境科学, 2021, 41 (3): 1405-1414.
- [38] 张金屯. 群落中物种多度格局的研究综述[J]. 农村生态环境, 1997, 13 (4): 48-54.
- [39] 彭少麟, 殷祚云, 任 海, 等. 多物种集合的种-多度关系模型研究进展[J]. 生态学报, 2003, 23 (8): 1590-1605.
- [40] 冯 云, 马克明, 张育新, 等. 坡位对北京东灵山辽东栎林物种多度分布的影响[J]. 生态学杂志, 2011, 30 (10): 2137-2144.
- [41] 张 姗, 蔺 菲, 原作强, 等. 长白山阔叶红松林草本层物种多度分布格局及其季节动态[J]. 生物多样性, 2015, 23 (5): 598-604.

- [42] 陶 毅, 王百桦. 理论生态学—原理及应用[M]. 北京: 高等教育出版社, 2016, 145 -146.
- [43] WHITTAKER R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California[J]. Ecological Monographs, 1960, 30(3): 279-338.
- [44] WANG J, WANG Y, LI M, *et al.* Divergent roles of environmental and spatial factors in shaping plant β -diversity of different growth forms in drylands[J]. Global Ecology and Conservation, 2021, 26: e01487.
- [45] ANDERSON M J, CRIST T O, CHASE J M, *et al.* Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist[J]. Ecology Letters, 2011, 14(1): 19-28.
- [46] 杨 欢, 王 寅, 王健铭, 等. 环境过滤和扩散限制对库姆塔格沙漠南缘植物群落 β -多样性的影响[J]. 中国沙漠, 2021, 41 (3): 147-154.
- [47] TUOMISTO H. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian Forests[J]. Science, 2003, 299(5604): 241-244.
- [48] XING D, HE F. Environmental filtering explains a U-shape latitudinal pattern in regional β -deviation for eastern North American trees[J]. Ecology Letters, 2019, 22(2): 284-291.
- [49] LEIBOLD M A, MCPEEK M A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology[J]. Ecology, 2006, 87(6): 1399-1410.

Plant Community Succession in the Burned Area of *Picea asperata*-*Abies fargesii* Forest on the Northeastern Edge of the Qinghai-Tibetan Plateau

ZHOU Xiao-lei¹, YANG Fu-qiang², TIAN Qing^{1,3}, ZHOU Xu-jiao³, ZHAO An⁴,
HE Wan-peng¹, ZHAO Yan-li¹, JIANG Li-hong¹

(1. College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China; 2. Landscape engineering, Gansu Province Forestry Vocational and Technical College, Tian shui 741020, Gansu, China; 3. Pratacultural College, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China; 4. Qiandongnan Institute of Forestry, Kaili 556000, Guizhou, China)

Abstract: [Objective] To analyze the dynamic changes of species composition and plant biodiversity at different succession stages in the burned area of *Picea asperata*-*Abies fargesii* forest on the northeastern edge of the Qinghai-Tibetan Plateau for providing a scientific reference for scientific management of plant communities in burned areas.. [Method] Using the method of space-for-time substitution, plant communities in four different succession stages were selected on the northern slope of Mount Dieshan, including 5-year post-fire succession (5 a), 15-year post-fire succession (15 a), 23-year post-fire succession (23 a) and the climax forest community (Climax). The species composition of plant communities, and species important value, α diversity index and β diversity index were calculated. [Result] 1) The species richness of the community and the number of plant decreased during the succession of plant community in the burned area. Among them, species richness and the number of plant ($4\ 008 \pm 298$ individual $\cdot 400\ m^{-2}$) in the community 5 a were the largest, but those in the Climax community were the least ($1\ 759 \pm 90$ individual $\cdot 400\ m^{-2}$). The Margalef index and the Shannon-Wiener index of the 5 a community in the herb layer, the Climax community in the shrub layer and the tree layer were the largest. 2) Based on the important value, the communities of 5 a, 15 a, 23 a and Climax in four different stages can be named as *Rosa sweginzowii* + *Fargesia spathacea* + *Carex crebra*, *Lonicera tangutica* + *Salix heishuiensis* + *Carex crebra*, *Picea crassifolia*-*Betula albosinensis* + *Rosa sweginzowii* + *Carex crebra*, *Abies fargesii*-*Picea asperata* + *Lonicera tangutica* + *Carex crebra* community, respectively. 3) The heterogeneity of herbaceous community at different succession stages were 5 a (0.07) < 15 a (0.12) < 23 a (0.19) < Climax (0.22). 4) The plant abundance in stages 5 a, 15 a and 23 a presented the geometric progression distribution, indicating that the environmental conditions were conducive to herb growth and species with deterministic niche occupied a dominant role in community construction. The plant abundance in Climax stage showed an "S" distribution which belongs to late successional community because the "intermediate-type" species occupied the vast majority of the community. 5) According to the β diversity index, the shrub layer of 4 succession stages could be divided into initial shrub (5 a) and stable shrub (15 a, 23 a and Climax), and the herb layer could be divided into drastically changing layer (5 a and 15 a) and stable layer (23 a and Climax). [Conclusion] With the succession of plant communities, the species richness decreases in the burned area of *Picea asperata*-*Abies fargesii* forest on the northeastern edge of the Qinghai-Tibetan Plateau, and the similarity between communities become closer. The succession of plant communities in the burned area is a positive succession, and the succession process is shrub- deciduous broad-leaved forest - coniferous forest - *Picea asperata*-*Abies fargesii* forest.

Keywords: *Picea asperata*-*Abies fargesii* forest; burned areas; plant community; succession; quantitative approach; northeastern edge of the Qinghai-Tibetan Plateau

附表 1 草本层物种重要值

Attached list 1: Important value of herbaceous stratum

演替阶段 Succession stages	物种 Species	株数 Individual	高 Height/cm	盖度/% Coverage	重要值 Important value
5 a	前10种 Top 10 plant species				
	密生薹草 <i>Carex crebra</i>	1 028±51	42.48±10.32	47.52±3.09	12.97±2.51
	总状橐吾 <i>Ligularia botryodes</i>	284±74	21.76±4.55	32.00±11.18	4.85±0.36
	婆婆纳 <i>Veronica polita</i>	427±33	5.59±3.96	4.19±2.50	4.30±0.08
	草地风毛菊 <i>Saussurea amara</i>	119±87	34.50±8.71	35.60±9.48	3.69±0.25
	白叶蒿 <i>Artemisia leucophylla</i>	255±64	40.00±3.08	5.80±5.06	3.23±0.73
	车前 <i>Plantago asiatica</i>	26±7	13.00±0.14	46.00±7.08	3.18±0.24
	平车前 <i>Plantago depressa</i>	151±12	10.82±0.47	14.55±4.42	2.42±0.55
	中华蹄盖蕨 <i>Athyrium sinense</i>	75±35	34.33±7.78	12.89±0.97	1.91±0.06
	糙苏 <i>Phlomis umbrosa</i>	17±10	120.00±19.33	2.13±0.85	1.79±0.12
	椭圆叶花锚 <i>Halenia elliptica</i>	121±3	18.50±2.06	7.12±1.26	1.79±0.30
15 a	前10种 Top 10 plant species				
	密生薹草 <i>Carex crebra</i>	574±88	23.35±5.06	55.20±5.01	17.18±14.08
	高山冷蕨 <i>Cystopteris montana</i>	301±117	16.11±4.53	19.72±2.38	7.58±0.36
	唐古拉婆婆纳 <i>Veronica vandellioides</i>	219±42	8.88±1.23	20.51±0.54	6.46±1.22
	野草莓 <i>Fragaria vesca</i>	289±131	7.00±0.65	15.41±3.29	6.36±0.05
	平车前 <i>Plantago depressa</i>	103±26	6.29±2.30	22.39±55.54	5.29±4.45
	猪殃殃 <i>Galium spurium</i>	337±125	17.25±5.85	2.00±0.06	5.03±0.01
	艾 <i>Artemisia argyi</i>	158±74	24.18±6.33	10.71±5.85	4.62±0.17
	总状橐吾 <i>Ligularia botryodes</i>	163±15	15.76±2.32	11.39±9.28	4.48±2.38
	腺点柔毛蓼 <i>Polygonum sparsipilosum</i>	124±102	8.50±1.08	9.00±0.85	3.34±0.08
	宽叶羌活 <i>Notopterygium franchetii</i>	2±2	84.00±12.31	0.04±0.04	3.13±3.13
23 a	前10种 Top 10 plant species				
	密生薹草 <i>Carex crebra</i>	881±206	47.00±21.33	49.35±13.62	26.05±5.92
	高山冷蕨 <i>Cystopteris montana</i>	472±162	15.42±4.86	21.85±1.28	12.68±2.35
	藜 <i>Chenopodium album</i>	87±54	42.00±6.39	9.36±3.47	4.71±0.26
	猪殃殃 <i>Galium spurium</i>	108±30	19.85±12.34	9.86±2.06	4.45±0.84
	甘青剪股颖 <i>Agrostis hugoniana</i>	41±17	28.50±11.38	6.94±2.89	3.03±0.06
	荩子蕨 <i>Triosteum pinnatifidum</i>	8±6	58.00±23.41	4.53±0.88	2.94±0.36
	箭叶橐吾 <i>Ligularia sagitta</i>	9±4	77.86±10.65	1.25±0.06	2.89±0.15
	林地早熟禾 <i>Poa nemoralis</i>	16±3	52.00±6.35	4.05±1.25	2.77±0.12
	总状橐吾 <i>Ligularia botryodes</i>	42±18	12.35±0.52	7.12±1.37	2.57±0.06
	白叶蒿 <i>Artemisia leucophylla</i>	42±37	38.50±4.36	2.85±0.51	2.50±0.27
顶级群落 Climax community	前10种 Top 10 plant species				
	密生薹草 <i>Carex crebra</i>	248±112	19.59±4.48	18.67±3.98	14.58±3.06
	高山冷蕨 <i>Cystopteris montana</i>	136±57	19.92±3.52	12.13±1.65	9.42±1.77
	高山露珠草 <i>Circaea alpina</i>	180±28	6.32±1.38	7.94±0.96	7.74±1.03
	长梗金腰 <i>Chrysosplenium axillare</i>	132±53	3.33±0.07	5.50±1.35	5.45±0.41
	总状橐吾 <i>Ligularia botryodes</i>	32±8	11.65±5.23	6.99±0.76	4.39±0.33
	五福花 <i>Adoxa moschatellina</i>	16±6	34.50±4.40	3.17±0.06	4.14±0.01
	东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	88±15	4.82±0.12	4.10±0.17	3.99±0.21
	疏穗野荞麦 <i>Fagopyrum caudatum</i>	8±1	42.38±16.14	0.24±0.01	3.34±0.06
	玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i>	8±5	34.55±1.18	1.26±1.02	3.19±2.74
	苍葱 <i>Allium victorialis</i>	60±8	11.5±0.98	1.80±0.04	2.92±0.05

附表 2 灌木层物种重要值

Attached list 2: Important value of shrub stratum

演替阶段 Succession stages	物种 Species	株数 Individual	高 Height/cm	盖度/% Coverage	重要值 Important value
5 a	前10种 Top 10 plant species				
	箭竹 <i>Fargesia spathacea</i>	22±13	83.32±26.56	14.70±4.84	8.50±3.51
	扁刺蔷薇 <i>Rosa sweginzowii</i>	12±6	112.38±47.86	30.10±12.63	8.08±2.37
	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	7±2	89.4±21.05	38.91±10.14	7.10±2.62
	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	1±1	93.00±10.85	46.80±3.85	6.50±1.32
	毛花忍冬 <i>Lonicera trichosantha</i>	1±1	122.25±21.74	36.30±4.78	6.31±0.78
	绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	18±7	11.45±4.85	16.40±0.66	6.30±0.69
	托柄菝葜 <i>Smilax discotis</i>	17±11	46.29±32.63	7.90±0.12	5.81±0.45
	黑水柳 <i>Salix heishuiensis</i>	9±5	75.29±46.39	20.50±3.21	5.67±0.38
	椴木 <i>Aralia elata</i>	7±5	85.88±22.45	17.60±5.35	5.25±0.22
美丽悬钩子 <i>Rubus amabilis</i>	5±3	73.92±8.15	13.30±2.08	3.98±0.08	
15 a	前10种 Top 10 plant species				
	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	28±11	112.58±10.88	78.05±5.85	12.78±2.86
	黑水柳 <i>Salix heishuiensis</i>	27±5	79.72±41.35	59.26±13.32	10.57±3.25
	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	1±1	540.00±117.25	12.17±0.82	9.95±1.78
	箭竹 <i>Fargesia spathacea</i> Franch	38±21	68.31±5.38	18.23±1.85	9.01±1.32
	大刺茶藨子 <i>Ribes alpestre</i> var. <i>giganteum</i>	25±6	46.42±13.50	16.32±2.74	7.89±1.82
	山梅花 <i>hiladelphus incanus</i>	26±11	40.94±25.74	15.43±0.91	7.63±1.06
	峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i>	15±3	86.08±32.98	14.26±1.76	7.36±0.98
	扁刺蔷薇 <i>Rosa sweginzowii</i>	9±5	124.07±30.00	13.39±2.05	6.65±0.93
	毛花忍冬 <i>Lonicera trichosantha</i>	8±8	143.00±55.06	10.23±1.51	5.53±1.03
小叶蔷薇 <i>Rosa willmottiae</i>	3±1	139.15±27.35	5.26±0.16	4.84±0.35	
23 a	前10种 Top 10 plant species				
	扁刺蔷薇 <i>Rosa sweginzowii</i>	51±13	108.56±27.56	47.12±8.85	11.35±2.36
	黑水柳 <i>Salix heishuiensis</i>	27±5	335.00±89.35	12.20±7.98	10.95±4.41
	大刺茶藨子 <i>Ribes alpestre</i> var. <i>giganteum</i>	23±19	126.66±88.33	19.46±3.55	10.42±2.03
	山梅花 <i>hiladelphus incanus</i>	19±8	178.95±43.52	16.61±4.17	9.44±1.92
	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	2±1	214.00±70.00	25.16±5.82	9.40±1.53
	陕甘花楸 <i>Sorbus koehneana</i>	1±1	468.00±58.65	16.88±14.33	9.25±2.35
	峨眉蔷薇 <i>Rosa omeiensis</i>	21±14	126.75±14.71	5.77±2.36	6.23±1.84
	毛花忍冬 <i>Lonicera trichosantha</i>	11±3	348.06±110.55	1.8±0.09	5.52±0.03
	箭竹 <i>Fargesia spathacea</i>	21±7	56.38±4.85	3.34±0.12	4.89±0.06
小叶蔷薇 <i>Rosa willmottiae</i>	5±5	188.05±100.08	2.26±0.52	3.19±3.19	
顶级群落 Climax	前10种 Top 10 plant species				
	唐古特忍冬 <i>Lonicera tangutica</i>	31±9	62.6±38.58	13.87±2.85	8.81±2.81
	大刺茶藨子 <i>Ribes alpestre</i> var. <i>giganteum</i>	6±2	106.97±27.41	6.32±1.32	5.74±1.06
	山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	4±1	130.86±59.65	5.48±2.63	5.11±1.35
	金银忍冬 <i>Lonicera maackii</i>	2±1	218.55±110.33	4.62±4.08	5.1±2.38
	六道木 <i>Zabelia biflora</i>	1±1	170.25±89.36	5.72±2.98	5.05±5.05
	毛花忍冬 <i>Lonicera trichosantha</i>	11±5	77.38±12.35	2.82±1.02	4.47±0.87
	箭竹 <i>Fargesia spathacea</i> Franch	17±7	63.12±41.76	0.44±0.32	4.18±1.63
	葱皮忍冬 <i>Lonicera ferdinandi</i>	3±1	173.87±62.31	2.7±0.03	3.79±1.32
	椴木 <i>Aralia elata</i>	1±1	151.83±74.35	3.59±0.25	3.68±3.68
美丽悬钩子 <i>Rubus amabilis</i>	14±6	55.85±12.36	0.45±0.04	3.53±0.98	

附表 3 乔木层物种重要值

Attached list 3: Important value of arborescent stratum

演替阶段 Succession stages	物种 Species	株数 Individual	高 Height/cm	盖度/% Coverage	重要值 Important value
23 a	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	64±11	179.00±132.50	28.26±12.65	32.86±5.63
	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	18±12	205.55±47.86	8.08±4.55	13.08±5.32
	巴山冷杉 <i>Abies fargesii</i>	17±14	215.00±55.00	6.66±1.08	12.36±1.85
	山杨 <i>Populus davidiana</i>	16±10	214.00±156.38	6.52±6.32	12.05±2.46
	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	13±3	197.80±58.85	7.45±1.23	11.47±0.08
	云杉 <i>Picea asperata</i>	16±11	188.00±40.85	5.56±1.24	10.93±2.31
	腺柳 <i>Salix chaenomeloides</i>	7±5	175.25±40.65	2.89±0.98	7.26±0.85
顶级群落 Climax	巴山冷杉 <i>Abies fargesii</i>	39±21	1 928.50±780.50	17.48±5.38	23.32±3.85
	云杉 <i>Picea asperata</i>	15±8	1 608.50±500.00	12.98±4.23	13.61±4.08
	岷江冷杉 <i>Abies faxoniana</i>	13±6	1 667.80±450.00	13.17±2.85	13.23±1.78
	紫果云杉 <i>Picea purpurea</i>	4±1	2 135.60±566.50	15.36±3.78	12.59±2.89
	山杨 <i>Populus davidiana</i>	9±8	1 100.00±480.00	9.35±2.58	9.12±4.56
	白桦 <i>Betula platyphylla</i>	12±10	809.25±250.55	1.13±0.08	6.06±0.17
	锐齿槲栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	4±1	896.00±50.80	4.71±0.95	5.3±0.12
	旱榆 <i>Ulmus glaucescens</i>	3±1	1 200.00±175.65	3.25±0.03	5.2±0.30
	蒙古栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	3±1	758.25±38.50	3.18±0.06	4.05±0.03
	红桦 <i>Betula albosinensis</i>	7±2	249.88±40.50	1.26±0.03	3.21±0.01
	大果圆柏 <i>Juniperus tibetica</i>	1±1	452.50±58.36	1.56±0.01	2.05±2.05
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	1±1	270.40±82.85	0.72±0.09	1.26±1.26
	黄花柳 <i>Salix caprea</i>	1±1	123.87±25.65	1.02±0.04	1.01±1.01

(责任编辑: 崔 贝)