

林火干扰对北方针叶林林下植被的影响

杨 健^{1*} 孔健健^{1,2,3} 刘 波^{1,2}

¹中国科学院沈阳应用生态研究所森林与土壤生态国家重点实验室, 沈阳 110016; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³沈阳师范大学化学与生命科学学院, 沈阳 110034

摘 要 林下植被在北方针叶林植被群落中的物种多样性最高, 且具有较高的生物量周转率和地上部分净初级生产力, 对北方针叶林生态系统功能起着重要作用。火干扰是决定北方针叶林林下植被结构与功能的一个重要景观过程。该文综述了火干扰是如何通过与地形、火前林冠组成的交互作用而影响环境资源和林下植被的。最近的研究表明: 林下植被能够影响火后树木更新苗的定植、重建速率及森林演替轨迹; 林下植被还会通过影响元素的生物地球化学过程(凋落物降解和养分循环)影响林下环境资源的数量与异质性。因此, 研究火后初期北方针叶林林下植被的动态变化, 对于物种多样性保护和森林管理具有重要意义。

关键词 北方针叶林, 环境资源, 火干扰, 物种多样性, 林下植被

A review of effects of fire disturbance on understory vegetation in boreal coniferous forest

YANG Jian^{1*}, KONG Jian-Jian^{1,2,3}, and LIU Bo^{1,2}

¹State Key Laboratory of Forest and Soil Ecology, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³College of Chemistry and Life Science, Shenyang Normal University, Shenyang 110034, China

Abstract

Understory vegetation in boreal forests is the most diverse and least understood component of boreal plant communities. In addition, the aboveground net primary productivity of understory vegetation is almost comparable to that of the trees, and the biomass turns over more rapidly than does that of the trees. Fire disturbance is an important landscape process, driving understory structure and function in boreal forests. We review recent research about how fire, interacting with topography and overstory canopy, affects environmental resources (e.g., light and soil nutrients) and understory vegetation. Recent studies have demonstrated that understory vegetation in boreal forests can also influence post-fire tree seedling regeneration, rate of recovery and successional pathways. It can also affect the quantity and heterogeneity of environmental resources by influencing biogeochemical processes such as decomposition and nutrient flow. Understanding understory vegetation dynamics after fire, especially during early succession, is very important for biodiversity conservation and management of boreal forest.

Key words boreal coniferous forest, environmental resources, fire disturbance, species diversity, understory vegetation

北方针叶林分布于45°–70° N, 面积约占地球陆地总面积的15%, 碳储量约为300 Pg, 相当于整个陆地森林生态系统碳总量的35%, 大气圈中碳的50%, 在全球碳收支和气候调节中起着至关重要的作用(Gower *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2001; Pan *et al.*, 2011)。北方针叶林具有独特的植被结构, 主要由林冠层、林下矮灌木层及地表苔藓地衣层组成(Nilsson & Wardle, 2005)。以往对北方针叶林植被的研究主要是集中在林冠层(Bergeron, 2000; Brassard *et al.*, 2008), 而对林下植被的关注较少。实际上, 林下植

被的物种数占了北方针叶林植被总数的90%以上(Qian *et al.*, 2003; Hart & Chen, 2006), 是该生态系统植被物种多样性的主要组成部分。虽然林下植被生物量较小, 但由于周转率高, 其地上部分净初级生产力(ANPP)超过了林冠层ANPP的一半, 在调节营养元素(如碳、氮、磷、钾等)的生物地球化学循环方面起着关键作用。因此, 林下植被在维持北方针叶林生态系统结构和功能方面起着重要作用(Nilsson & Wardle, 2005)。

在北方针叶林中, 影响林下植被组成、动态及

其生态功能的一个重要驱动力是林火干扰。火干扰不仅会影响林下植被的盖度、高度及其对资源的竞争,也会增加乔木种子接触土壤并萌发的概率,进而会影响树木幼苗的增补速率及森林次生演替的方向。而火后初期的幼苗特征,既可评价林火干扰的生态学效果,又可比较精确地预测生态系统未来的动态。林火是北方针叶林(包括中国大兴安岭在内)最主要的自然干扰,每年的过火面积约占该系统的1%。大量的研究表明,在全球气候变暖的背景下,北方针叶林未来林火干扰的频率和强度都会增加(Running, 2006; Liu *et al.*, 2012),所以更加迫切需要加强林火干扰对林下植被结构与功能调控的研究。

1 研究林火干扰影响北方针叶林林下植被的3种范式

国内外学者研究林火干扰如何影响北方针叶林林下植被主要有3种范式(research paradigms):

第一种研究范式是直接研究景观控制因素(林火强度、地形、火前林冠组成)对林下植被的影响。此类工作主要研究的是火后林下植被多样性或生产力在不同林火强度及环境梯度下的变化格局(pattern)。通过研究发现,林火强度(fire severity)是影响林下植被多样性的最重要因素,林下植被在中等强度林火干扰下具有最高的多样性(Bergeron & Dubuc, 1989; Grandpré *et al.*, 1993; Roberts, 2004)。但是,孙家宝等(2009)在研究林火强度对兴安落叶松(*Larix gmelinii*)林下植被群落的物种组成与多样性影响时发现:随着林火强度的增加,林下植被的物种多样性指数呈线性下降趋势。但是这类研究都没有考虑其他重要景观控制因子的影响。还有一些研究(Hart & Chen, 2008)综合考虑了这3类景观控制因子,认为火前林冠层的组成对林下植被多样性有较大的影响,并通过研究发现林下植被的多样性在混交林中低于纯林,但其相对重要性要低于林火强度和地形条件。对于林下植被生产力的研究,则主要关注生产力与物种多样性的相互作用关系。在火后初期,林下植被的生产力和多样性在短期内迅速增加,并在15–25年内达到顶点(Alaback, 1982; Hart & Chen, 2006);其后随着林冠层的进一步郁闭,到达地表的光照减少,造成林下植被的生产力与多样性降低。林下植被生物量在火后10–20年内达到最

大,随后生物量逐渐下降并趋于稳定(Maclean & Wein, 1977)。之前的一些研究指出,物种多样性与ANPP之间的相互作用有3种类型:无固定模式、呈单峰模式以及正相关关系,但一些研究也提出了U型模式与负相关关系(Waide *et al.*, 1999; Gross *et al.*, 2000; Gillman & Wright, 2006)。最新的研究结果表明,林下植被多样性受生产力的控制(Reich *et al.*, 2012)。这类直接研究景观控制因素对林下植被多样性和生产力影响的工作多是经验性的研究,并没有探讨火后林下植被动态变化的机理。

近来一些研究通过林火干扰、地形、火前林冠组成所引起的环境资源(光照、土壤)的变化,来揭示景观控制因素对林下植被影响的机理,也就是第二种研究范式。这种研究范式又分为3类:第一类只研究了林火强度、地形、火前林冠组成对环境资源的影响。土壤养分库主要受地上和地下有机物的输入影响,但在北方针叶林中,有机物降解速度缓慢,养分归还受阻(Nearby *et al.*, 1999);而火可以消耗有机质,改变土壤的物理化学性质,改善土壤结构和养分水平(张玉红等, 2012),提高养分归还速率,同时,火也降低了森林的郁闭度,提高了光照水平。随着海拔的升高,土壤水势、凋落物厚度、有机碳、林冠盖度及火干扰发生概率增加,而下层光照水平、土壤温度、pH值及土壤裸露程度则降低(Barton, 1994)。国内在林火如何影响北方针叶林(大兴安岭)林下环境资源(如土壤理化性质)方面开展了大量的研究工作(舒立福等, 2004; 胡海清等, 2008; 玉宝等, 2009; 谷会岩等, 2010)。第二类侧重研究环境资源的数量水平(resource quantity)和异质性(resource heterogeneity)对林下植被影响的相对重要性。Bartels和Chen (2010)认为,在干扰林地与未干扰林地,对于物种多样性来说,环境资源的数量水平仍然是其重要的影响因素,而环境资源的异质性仅在干扰林地起着重要作用。地面附近光照和土壤湿度的空间异质性影响木本植物和草本植物的生物过程,如植物的生长和幼苗的建立(Breshears *et al.*, 1997)。以往的研究显示,环境资源的数量水平和异质性都会影响物种多样性,尽管传统生态学理论认为资源的异质性是最重要的因素(Huston, 1979; Kassen *et al.*, 2000),但Stevens等(2002)的研究结果显示资源的数量水平更为重要。第三类是先研究林火强度、地形、火前林冠组成对环境资源产生的影

响,进而研究环境资源对林下植被的影响。Keeley等(2003)在研究中发现,高强度林火干扰能够产生林窗,降低林冠层盖度,提高光照与营养物质水平,促进演替初期林下植被生长。Driscoll等(1999)在研究加拿大白云杉(*Picea glauca*)林火后初期(<13年)土壤氮与植被组成的关系时,发现土壤中有有效氮的含量与林下草灌层盖度呈显著正相关关系,而与苔藓层盖度呈显著负相关关系。Cavard等(2011)也认为资源的有效性是维持林下植被生产力的主要驱动力,且这种驱动作用受林冠层组成的影响。这类研究虽然考虑了林下植被动态变化的机理,但未考虑林下植被对环境资源的反馈作用(如养分归还)。

因此,总结国内外对火后林下植被恢复的研究发现,大多数工作集中在直接研究主要的景观控制因素对林下植被动态变化的影响,缺少对林下植被与环境资源间相互作用的系统性分析,这样则不能深刻阐释火后林下植被恢复的内在机理。所以,只有按照第三种研究范式,即先研究林火、地形、火前林冠组成对环境资源的影响,进而研究环境资源对林下植被的影响,同时考虑到林下植被通过养分归还等作用对环境资源的影响,系统地分析火后环境资源和林下植被间的相互作用关系,才能准确地解释林火对林下植被结构与功能调节作用的机理。

2 景观控制因素对林下植被的影响

2.1 林火干扰对林下植被的影响

林火由于燃烧时释放的能量不同,对周围环境的破坏程度也不同,最终形成异质性的林床微地貌(微型地点的腐木、倾斜的土墩和暴露的矿物质土壤)。异质性对于大量的苔藓层、耐阴树及草本物种是很重要的,这些物种需要以腐木作为基质,裸露的矿物质土有助于其成功定植(Brassard & Chen, 2006)。火后,林床发生了很大的变化,苔藓层的破坏减少了很多物种的定植地点,但促进了具备营养繁殖能力的物种的生存。

火后存在的物种大多是来自土中埋藏的种子及腐殖层中的繁殖体。而林火在消耗林床的同时,也对地表及土中的种子造成了破坏。Grandpré等(1993)发现加拿大的北方针叶林火后70%的物种是火前的物种,但是物种优势发生了变化。火后存在的物种类型也和林火强度有关(Purdon *et al.*, 2004)。高强度火导致草本向灌木物种的转移,由于许多草

本的繁殖组织都存在于腐殖质层,易于受到火的影响;然而灌木的根较深,因此不易受到影响。孙家宝等(2009)研究火干扰对兴安落叶松林下植物物种多样性影响时,发现林火强度对落叶松林下植物的多样性具有显著影响,且随着林火强度的增加,多样性指数和均匀度指数都呈下降趋势,而优势度则为上升趋势。

火干扰频率对林下植被的组成、多样性和生产力也具有重要影响。火干扰频率变小,将导致草本和灌木的生产力下降,而乔木的生产力则会增加;短的火烧轮回期有助于维持森林生态系统具有丰富的林下草本植物。

2.2 地形对林下植被的影响

虽然光照被认为是影响林下植被的最重要的因素,但地形的作用不能忽视。在林火蔓延时,地形(坡向和海拔)对林火的阻碍作用,不仅造成了植被结构和林火强度的空间异质性,还可影响土壤的化学性质和土壤肥力,进而影响林下植被的丰度、组成及多样性。Bohlen等(2001)发现氮的矿化速率沿海拔升高显著增加,这表明在高海拔地区森林土壤氮的有效性大,因为凋落物中碳氮比变小,且植被对氮的吸收量也减少。蔡文华等(2012)在分析火后大兴安岭植被更新的影响因素时发现,地形是影响针、阔叶树更新苗密度的主要因素,其中,海拔对针叶树更新苗密度的影响最大,而坡度对阔叶树更新苗密度的影响最大。

2.3 火前林冠组成对林下植被的影响

在北方针叶林,林冠物种组成较为简单,但其对林下环境的影响差异明显,主要表现在对光的传输和凋落物降解等方面。

光的传输在决定北方针叶林林下植被组成方面具有重要作用(Hart & Chen, 2006)。林分类型与组成对光传输的影响较大。相比于阔叶树,针叶树的郁闭层具有较低的光传输能力,这是由于针叶树的层次较多,存在多次遮光现象;耐阴树种比喜阳树种的光传输能力要低,因为耐阴树种增加了郁闭层的深度,从而导致光的连续减少(Messier *et al.*, 1998)。此外,林冠树种叶片的大小、形状和感光性都与叶面积指数(LAI)密切相关。

阔叶树下能创造出有利于维管植物生长的有利条件,不仅可以截获较多的净降水量(Barbier *et al.*, 2008),由于其叶片中含有的盐基多,pH值高,

还能促进凋落物分解和养分循环, 有利于增加土壤肥力(Cote *et al.*, 2000)。Flanagan和Cleve (1983)发现 *Betula papyrifera* 的凋落物中微生物的呼吸速率要比黑云杉(*Picea mariana*)高11.5倍。这些条件有利于草本和灌木物种的迅速生长。灌木层对林下植被的组成也具有显著影响, 进而影响郁闭层演替。在促进养分循环、抑制藓类生长方面, 灌木的凋落物与阔叶树的凋落物具有同样的作用(Timoney, 2001)。

3 火后初期北方针叶林林下植被与环境资源间的相互作用

火后林下植被的动态变化是北方针叶林生态系统林冠层演替的重要驱动力。火后初期, 土壤养分丰富, 光照充足, 林下植被中的早期演替物种迅速定植并快速生长, 占领绝大部分火烧迹地, 形成了持久具有单一优势的灌木丛。因此, 火后初期(<25年)是研究林下植被对火干扰响应的关键时期。随着林下植被的扩展, 新定植的林下郁闭层遮挡到达地面的光, 造成林下植被的生产力与多样性降低(图1)。由于火后初期火烧迹地以林下植被为主, 而林下植被又具有较高的生物量周转速率, 故林下植被在土壤养分循环和再利用上起着重要作用(Nilsson & Wardle, 2005)。因此林下植被不仅会影响土壤养分, 还会对北方针叶林生态系统林冠层的演替产生深远影响。

3.1 火后初期林下环境资源的变化对林下植被的促进作用

林火的发生消耗了森林林冠层、林下植被层及

林床, 极大地改变了林下环境资源。首先使得林下部分能够获得充足的光照, 导致林下土壤温度上升; 燃烧时释放的大量含有无机氮的灰分落至土壤表层, 为土壤补充了大量养分; 而燃烧过程中产生的大量盐基 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 K^{+} 等则减弱了土壤的酸性, 有利于氮的矿化, 此趋势可延至火后20年(Brais *et al.*, 2000; Smithwick *et al.*, 2005)。此外, 由于林下温湿环境的改变, 森林凋落物的降解加快, 促进了养分的循环。因此火干扰对林下环境资源的重塑, 为林下植被的定植与生长创造了有利条件。

林下植被包括耐阴物种与喜阳物种。喜阳物种宜在养分丰富、光照充足的环境中生长, 且生长速率快, 多为群落演替初期的典型物种; 而耐阴物种对光和养分的需求较低, 因此其生长较为缓慢。演替初期的喜阳物种通过种子或地下根部组织再生来定植, 在养分充足的环境中迅速生长。火后, 由于资源和生长空间充足, 一些快速生长的维管束植物迅速占领火烧迹地(Greene *et al.*, 1999)。在暴露的矿物质土壤及黑炭上覆盖了连续的植被层, 5-7年内植被生物量快速增加, 几乎占据了所有的微型地点。由于光源充足, 维管束植物能快速生长, 从而使得植被覆盖在火后第一个20年内达到最高。王绪高等(2004)在研究大兴安岭火后植被恢复时也发现, 喜阳固氮的草本植物首先占领火烧迹地并进行大量繁殖, 然而随着乔木及灌木逐渐占据火烧迹地, 林分不断郁闭, 林下光照减少, 凋落物降解变慢, 喜阳的草本植物开始逐渐减少, 相应的耐阴草本植物逐渐增多, 如舞鹤草(*Maianthemum bifolium*)等。

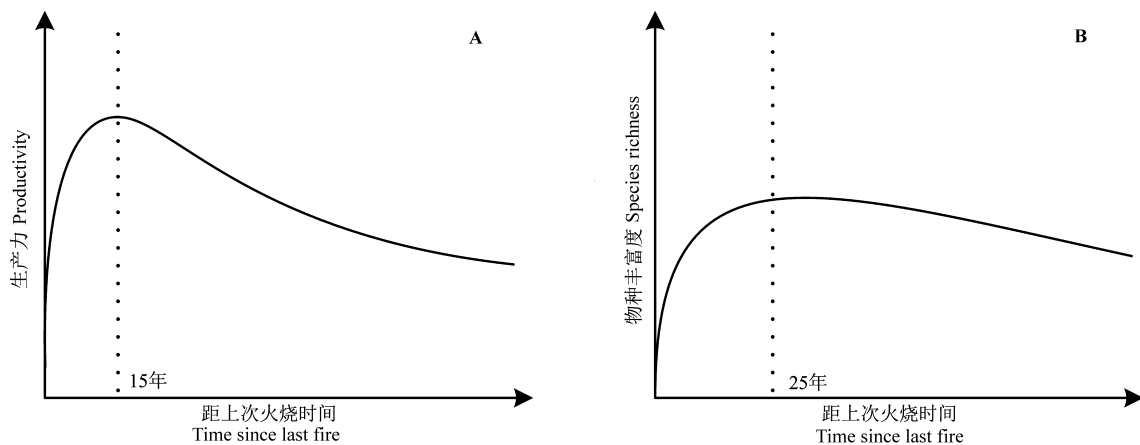


图1 火后林下植被的生产力(A)及物种丰富度(B)的动态变化, 显示火后演替初期(<25年)是研究林下植被对火干扰响应的关键时期。(改引自Hart & Chen, 2006)

Fig. 1 Dynamics of productivity (A) and species richness (B) of post-fire understory vegetation, suggesting post-fire early successional period (< 25 years) is a key stage to study responses of understory vegetation to fire disturbance (modified after Hart & Chen, 2006).

3.2 林下植被对环境资源的反馈作用

目前的研究多关注林下植被在养分循环中的作用。在北方针叶林, 植被生长主要受营养元素氮的限制, 这是由于: 针叶凋落物中碳氮比值和酸性高, 导致凋落物降解速度变慢, 养分归还速率下降。林下植被作为森林生态系统养分的调节者, 火后初期迅速定植的喜阳物种能吸收利用大量的土壤养分, 将其固定在体内, 减少由于降雨侵蚀造成的养分损失; 同时, 林下植被由于生产力高, 周转速率快, 养分归还速率也快; 此外, 林下植被还可促进针叶凋落物的分解, 提高养分归还速率。研究表明, 在植物体的各部分器官中, 叶片的氮含量是最高的, 而草本植物的叶片所积累的氮含量要比灌木和乔木的高。Nilsson和Wardle (2005)在研究瑞典北部的北方针叶林时发现, 在演替初期林下植被对于凋落物降解和土壤微生物活动具有促进作用。

4 研究林下植被变化对森林管理的意义

林下植被具有改良土质和促进土壤养分循环的作用, 对于维持森林生态系统的生产力具有重要作用。在演替初期, 林下植被多为喜阳物种, 其固氮速率快, 养分归还也快, 能有效地促进森林凋落物的降解, 同时也能使生态系统的生产力急剧增加; 然而, 随着演替时间的推移, 喜阳物种被耐阴物种所代替, 林下植被的物种多样性开始减少, 此时, 藓类与地衣开始覆盖地表, 而这些物种对凋落物的降解较慢, 大量养分被固定在有机物中, 使得演替后期生态系统营养贫乏, 整个生态系统生产力低下。由此可见, 林下植被的多样性对于维持生态系统的生产力具有重要作用, 因此在管理森林方面, 应该尽量保持林下植被较高的多样性。

目前我国学者对于东北针叶林森林生态系统的研究多关注于森林木材产量及其固碳作用, 而干扰对森林生态系统结构和功能影响的研究较少, 特别是关于林下植被对森林生态系统演替的驱动作用的研究较少。在未来的研究工作中, 应该进一步了解景观控制因素对林下植被调控作用的机理, 加强干扰后林下植被结构与功能变化的研究, 一方面认识林下植被的生态学效应, 另一方面认识火干扰后针叶林演替初期物种变化的演替规律, 进而为科学地管理我国北方针叶林提供合理的建议, 以保证针叶林生态系统具有较高的生物多样性和生产力。

基金项目 国家自然科学基金面上项目(31270511和41071121)、国家自然科学基金优秀青年科学基金项目(41222004)和中国科学院“百人计划”项目(Y1-YBR121Y3)。

参考文献

- Alaback PB (1982). Dynamics of understory biomass in Sitka spruce-western hemlock forests of southeast Alaska. *Ecology*, 63, 1932–1948.
- Barbier S, Gosselin F, Balandier P (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254, 1–15.
- Bartels SF, Chen HYH (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology*, 91, 1931–1938.
- Barton AM (1994). Gradient analysis of relationships among fire, environment, and vegetation in a southwestern USA mountain range. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121, 251–265.
- Bergeron Y (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81, 1500–1516.
- Bergeron Y, Dubuc M (1989). Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetation*, 79, 51–63.
- Bohlen PJ, Groffman PM, Driscoll CT, Fahey TJ, Siccama TG (2001). Plant-soil-microbial interactions in a northern hardwood forest. *Ecology*, 82, 965–978.
- Brais S, David P, Ouimet R (2000). Impacts of wild fire severity and salvage harvesting on the nutrient balance of jack pine and black spruce boreal stands. *Forest Ecology and Management*, 137, 231–243.
- Brassard BW, Chen HYH (2006). Stand structural dynamics of the North American boreal forests. *Critical Review in Plant Sciences*, 24, 115–137.
- Brassard BW, Chen HYH, Wang JR, Duinker PN (2008). Effects of time since stand-replacing fire and overstory composition on live-tree structural diversity in the boreal forest of central Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 52–62.
- Breshears DD, Rich PM, Barnes FJ, Campbell K (1997). Overstory-imposed heterogeneity in solar radiation and soil moisture in a semiarid woodland. *Ecological Applications*, 7, 1201–1215.
- Cai WH, Yang J, Liu ZH, Hu YM, Liu SJ, Jing GZ, Zhao ZF (2012). Controls of post-fire tree recruitment in Great Xing'an Mountains in Heilongjiang Province. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3303–3312. (in Chinese with English abstract) [蔡文华, 杨健, 刘志华, 胡远满, 柳生吉, 荆国志, 赵增福 (2012). 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*, 32, 3303–3312.]

- Cavard X, Bergeron Y, Chen HYH, Pare D (2011). Effect of forest canopy composition on soil nutrients and dynamics of the understory: mixed canopies serve neither vascular nor bryophyte strata. *Journal of Vegetation Science*, 22, 1105–1119.
- Cote L, Brown S, David P, Fyles JW, Bauhus J (2000). Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixedwood. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 1079–1090.
- Driscoll KG, Arocena JM, Massicotte HB (1999). Post-fire soil nitrogen content and vegetation composition in sub-boreal spruce forests of British Columbia's central interior, Canada. *Forest Ecology and Management*, 121, 227–237.
- Flanagan LB, Cleve KV (1983). Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 13, 795–817.
- Gillman LN, Wright SD (2006). The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology*, 87, 1234–1243.
- Gower S, Krankina O, Olson R, Apps M, Linder S, Wang C (2001). Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecological Applications*, 11, 1395–1411.
- Grandpré LD, Gagnon D, Bergeron Y (1993). Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science*, 4, 803–810.
- Greene DF, Zasada JC, Sirois L, Kneeshaw D, Morin H, Charon I, Simard MJ (1999). A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29, 824–839.
- Gross KL, Willig MR, Gough L, Inouye R, Cox SB (2000). Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89, 417–427.
- Gu HY, Jin JB, Chen XW (2010). The long term impacts on chemical properties of *Larix gmelini* forest on the northern slope of Greater Hinggan Mountains from a forest fire of varying fire intensity. *Journal of Natural Resources*, 25, 1114–1121. (in Chinese with English abstract) [谷会岩, 金靖博, 陈祥伟 (2010). 不同火烧强度林火对大兴安岭北坡兴安落叶松林土壤化学性质的长期影响. *自然资源学报*, 25, 1114–1121.]
- Hart SA, Chen HYH (2006). Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25, 381–397.
- Hart SA, Chen HYH (2008). Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs*, 78, 123–140.
- Hu HQ, Liu Y, Sun L (2008). Effect of fire on soil hydrophysical properties under different types of forest land. *Journal of Soil and Water Conservation*, 22, 162–165. (in Chinese with English abstract) [胡海清, 刘洋, 孙龙 (2008). 火烧对不同林型下森林土壤水分物理性质的影响. *水土保持学报*, 22, 162–165.]
- Huston M (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81–101.
- Kassen R, Buckley A, Bell G, Rainey PB (2000). Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, 406, 508–512.
- Keeley JE, Lubin D, Fotheringham CJ (2003). Fire and grazing impacts on plant diversity and alien plant invasions in the southern Sierra Nevada. *Ecological Applications*, 13, 1355–1374.
- Liu ZH, Yang J, Chang Y, Weisberg PJ, He HS (2012). Spatial patterns and drivers of fire occurrence and its future trend under climate change in a boreal forest of Northeast China. *Global Change Biology*, 18, 2041–2056.
- Maclean DA, Wein RW (1977). Changes in understory vegetation with increasing stand age in new brunswick forests: species composition, cover, biomass, and nutrients. *Canadian Journal of Botany*, 55, 2818–2831.
- Messier C, Parent S, Bergeron Y (1998). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science*, 9, 511–520.
- Neary DG, Klopatek CC, DeBano LF, Ffolliott PF (1999). Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management*, 122, 51–71.
- Nilsson MC, Wardle DA (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3, 421–428.
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Phillips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333, 988–993.
- Purdon M, Brais S, Bergeron Y (2004). Initial response of understory vegetation to fire severity and salvage-logging in the southern boreal forest of Quebec. *Applied Vegetation Science*, 7, 49–60.
- Qian H, Klinka K, Økland RH, Krestov P, Kayahara GJ (2003). Understory vegetation in boreal *Picea mariana* and *Populus tremuloides* stands in British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, 14, 173–184.
- Reich PB, Frelich LE, Voldseth RA, Bakken P, Adair EC (2012). Understory diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of Ecology*, 100, 539–545.
- Roberts MR (2004). Response of the herbaceous layer to natural disturbance in North American forests. *Canadian Journal of Botany*, 82, 1273–1283.

- Running SW (2006). Is global warming causing more, larger wildfires? *Science*, 313, 927–928.
- Shu LF, Wang MY, Li ZQ (2004). Dwarf Siberian pine forest fire environment in Daxing'an Mountains. *Journal of Mountain Science*, 22, 36–39. (in Chinese with English abstract) [舒立福, 王明玉, 李忠琦 (2004). 大兴安岭山地偃松林火环境研究. *山地学报*, 22, 36–39.]
- Smithwick EAH, Turner MG, Mack MC, Chapin FSI (2005). Postfire soil N cycling in northern conifer forests affected by severe, stand-replacing wildfires. *Ecosystems*, 8, 163–181.
- Stevens MHH, Carson WP (2002). Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. *Ecology Letters*, 5, 420–426.
- Sun JB, Zhang HL, Hu HQ (2009). Effect of fire disturbance intensity on species composition and species diversity of *Larix gmelinii* forest in Daxing'anling Mountains. *Forest Engineering*, 25, 1–5. (in Chinese with English abstract) [孙家宝, 张海林, 胡海清 (2009). 火干扰强度对兴安落叶松林物种组成及多样性的影响. *森林工程*, 25, 1–5.]
- Timoney KP (2001). Types and attributes of old-growth forests in Alberta, Canada. *Natural Areas Journal*, 21, 282–300.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach GG, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecological and Systems*, 30, 257–300.
- Wang CK, Gower ST, Wang YH, Zhao HX, Yan P, Lamberty BB (2001). The influence of fire on carbon distribution and net primary production of boreal *Larix gmelinii* forests in northeastern China. *Global Change Biology*, 7, 719–730.
- Wang XG, Li XZ, He HS (2004). Postfire succession of larch forest on the northern slope of Daxinganling. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 35–41. (in Chinese with English abstract) [王绪高, 李秀珍, 贺红士 (2004). 大兴安岭北坡落叶松林火后植被演替过程研究. *生态学杂志*, 23, 35–41.]
- Yu B, Wu JSGL, Wang BT (2009). Research on characteristics of vegetation change in gaps of *Larix gmelinii* natural forest in Daxinganling. *Forest Research*, 22, 213–218. (in Chinese with English abstract) [玉宝, 乌吉斯古楞, 王百田 (2009). 大兴安岭兴安落叶松天然林林隙地被物变化特征研究. *林业科学研究*, 22, 213–218.]
- Zhang YH, Qin BX, Sun ML, Zhou ZQ (2012). Impact of forest fire on understory vegetation and soil in typical forest types of Daxing'an Mountains, northeastern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 34(2), 7–13. (in Chinese with English abstract) [张玉红, 覃炳醒, 孙铭隆, 周志强 (2012). 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*, 34(2), 7–13.]

责任编辑: 曹 敏 责任编辑: 王 葳