•研究报告•

五大连池火山熔岩台地草本层 物种多样性及环境解释

黄庆阳¹ 曹宏杰^{1,2} 谢立红¹ 罗春雨¹ 杨帆¹ 王立民¹ 倪红伟^{2,3*}

1 (黑龙江省科学院自然与生态研究所, 哈尔滨 150040)

2 (湿地与生态保育国家地方联合工程实验室, 哈尔滨 150040)

3 (黑龙江省林业科学院, 哈尔滨 150081)

摘要: 五大连池火山熔岩台地是一种火山地貌, 研究熔岩台地草本物种分布及其环境解释, 对认识火山原生演替过程中植物群落空间格局形成及适应机制具有重要意义。本文以五大连池熔岩台地的草本物种为研究对象, 调查了苔藓、草本、灌木、阔叶林和针阔混交林等不同植被类型中的草本层样方, 并测定样方中的土壤养分和水分等状况, 采用多样性指数、优势度指数、均匀度指数、物种丰富度评价草本层物种多样性, 通过典范对应分析方法研究了群落组成与土壤因子的关系。结果表明: (1) 熔岩台地草本层物种丰富, 共56种, 占本研究调查区总物种数的82.35%, 草本样地的草本层物种多样性、优势度和均匀性高于其他植被类型。(2) 熔岩台地土壤pH值对群落草本层物种丰富度和物种个体的空间分布均有较大影响。(3) 土壤因子解释了群落分布的79.39%, 其中土壤pH值、速效磷、硝态氮、铵态氮所占的解释量比较大。(4) 岩败酱(*Patrinia rupestris*)、万年蒿(*Artemisia sacrorum*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)和中华苦苣菜(*Ixeris chinensis*)对环境要求较低, 能够适应熔岩台地土壤贫瘠恶劣的环境。熔岩台地不同植被类型表现出对环境资源的特定需求, 熔岩地貌导致了土壤pH值、养分、水分的差异, 并影响植物群落的分布。

关键词: 五大连池; 熔岩台地; 草本层; 物种; 土壤因子; 环境解释

Species diversity and environmental interpretation of herb layer in lava platform of Wudalianchi, China

Qingyang Huang¹, Hongjie Cao^{1,2}, Lihong Xie¹, Chunyu Luo¹, Fan Yang¹, Limin Wang¹, Hongwei Ni^{2,3*}

1 Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040

2 National and Provincial Joint Engineering Laboratory of Wetlands and Ecological Conservation, Harbin 150040

3 Heilongjiang Academy of Forestry, Harbin 150081

Abstract: The Wudalianchi volcanic lava platform, a volcanic landscape, is important to understand plant community mechanisms to volcanic primary succession. In this paper, the herbaceous species of the Wudalianchi volcanic lava platform were studied, which belonged to bryophyte, herb, shrub, mixed-forest, and mixed coniferous and broad-leaved forest plots. Soil nutrients and soil moisture were also studied with the canonical correspondence analysis (CCA) method along with species diversity indices such as the Simpson, Shannon-Wiener, Pielou, and species richness indices. Our results show that: (1) There were 56 plant species in the herb layer, accounting for 82.35% of the total species in the volcanic platform while diversity, dominance, and evenness indices of the herb layer was higher than other vegetation types. (2) Soil pH had a considerable influence on species richness and spatial distribution of herbaceous species in the herb layer. (3) Soil factors accounted for 79.39% of the community's distribution, among which soil pH, available phosphorus, nitrate nitrogen, and ammonium nitrogen accounted for a large proportion. (4) *Patrinia rupestris*, *Artemisia sacrorum*, *Poa sphondylodes*, and *Ixeris chinensis* had low environmental requirements

收稿日期: 2019-11-24; 接受日期: 2020-05-27

基金项目: 国家自然科学基金(31770497)、黑龙江省财政基本科研专项(ZNJZ2019ZR01; ZNBZ2019ZR01)、黑龙江省科学院预研项目(YY2019ZR01)和黑龙江省科学院青年创新基金(CXJQ2018ZR03)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: nihongwei2000@163.com

and adapted uniquely to the poor environment of the lava platform. Vegetation within the platform showed specific resource demands, which are due to differences in lava type that alter soil water, pH, and soil nutrients, thereby impacting plant community distributions.

Key words: Wudalianchi; volcanic lava platform; herb layer; species; soil factor; environmental interpretation

五大连池火山群位于黑龙江省黑河市西南部,地处大、小兴安岭与松嫩平原的过渡地带,由不同时期喷发的14座火山组成,是反映陆地生态系统和动植物群落进化和发展进程中正在进行的生态和生物演化过程的典型范例。五大连池新期火山老黑山和火烧山于1719–1721年喷发,期间经历了多次大量的熔岩喷溢活动,灼热的喷发物破坏了土壤,冷却后形成了面积达65 km²的熔岩台地(秦海鹏和刘永顺, 2009; 毛翔等, 2010)。这种火山熔岩抗风化能力强,水分易蒸发,降水渗流大,缺少植物生长所需的养分和水分条件,造成植被演替缓慢(Moral & Wood, 2009; Deligne et al, 2013)。

草本层植物是森林生态系统的重要组成部分,对维持温带落叶林植被的物种多样性尤为重要(Liu et al, 2005; 赵鸣飞等, 2017),在调控乔木物种更新、促进养分循环、增加生境异质性等诸多生态过程中也发挥着重要作用(Márialigeti et al, 2016)。由于五大连池火山熔岩台地缺少水分、土壤层稀薄(潘林等, 1998; Tsuyuzaki, 2009),而草本植物通常具有浅的肉质根系,不能够深入到深层岩石裂隙中吸取水分和养分,只能利用地表有土壤覆盖的斑块生长(郭柯等, 2011; 李周等, 2018),因此,草本植物的生长更容易反映熔岩台地不同植被类型对环境的指示作用。

国内外学者对五大连池火山喷发、岩石形态构造、熔岩微量元素(Hsu & Chen, 1998; Zhao et al, 2014; 福英等, 2015),以及火山喷发后的植物定居和植被演替进行了大量的研究工作(Clarkson, 1990; Cutler et al, 2008; Kitayama et al, 2010; Marler & Moral, 2011),然而关于火山熔岩特殊生境中植物生长、植物适应能力的内容极少(Yuan et al, 2016)。基于此,本研究选取熔岩台地的苔藓、草本、灌丛、阔叶林和针阔混交林等不同植被类型中的草本层植物为研究对象,通过方差分析、典范对应分析等方法,探讨新期火山熔岩台地草本层植物种类和物种多样性及其与土壤因子的关系,揭示熔岩台地特

殊环境对不同植被类型中草本层物种多样性的影响,以期在五大连池火山森林生态系统的生态适应性和火山植被演替研究提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

实验样地位于五大连池国家地质公园内,地理坐标126°05′–126°15′ E, 48°40′–48°47′ N,该公园内设有黑河(五大连池)国家森林公园生态系统定位观测研究站,属温带大陆性季风气候,冬季严寒漫长,夏季凉爽短促,多年平均气温–0.5℃,年平均降水量476.33 mm,多年平均相对湿度69.2%,无霜期121 d。新期火山熔岩台地没有明显的土壤层次,地表以大面积块状火山熔岩、火山砾、火山渣和火山灰为主(曹宏杰等, 2019)。在熔岩台地上生长的优势植物,乔木有落叶松(*Larix gmelinii*)、白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、香杨(*P. koreana*);灌木有珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)、欧亚绣线菊(*Spiraea media*);草本植物有万年蒿(*Artemisia sacrorum*)、岩败酱(*Patrinia rupestris*)、香鳞毛蕨(*Dryopteris fragrans*)、委陵菜(*Potentilla chinensis*);苔藓有毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera*)、砂藓(*Racomitrium canescens*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与样品采集

于2017年7月中旬(植被生长旺盛期)对新期火山熔岩台地进行植被调查,包括2个苔藓样地、4个草本样地、3个灌丛样地、4个阔叶林样地和2个针阔混交林样地,每个样地设置3个重复(图1, 表1)。乔木样地面积为20 m × 20 m,灌丛样地为5 m × 5 m,在每个乔木和灌丛样地的四角和中间共设置5个1 m × 1 m样方;苔藓和草本样地随机设置5个1 m × 1 m样方。调查样方内植物种类以及密度(株/m²)、盖度(%)、高度(m)等指标,盖度由同一人目测估算完成,并记录熔岩台地样地和调查过程中出现的所有物种。

图1 五大连池火山熔岩台地地理位置及分布

Fig. 1 Geographical location and distribution in Wudalianchi volcanic lava platform

同时每个草本样方内按梅花状采样选5个采样点,采集0–10 cm表层土壤,混合为1个土样。样品剔除植物根系和凋落物后过2 mm的尼龙网筛,一部分装入塑封袋,放入置有冰袋的保温箱内,实验室内4℃保存用于土壤无机含量的测定;另一部分样品进行自然风干,过筛后进行土壤全量成分等指标的测定。

1.2.2 土壤因子测定

土壤因子测定参照《土壤农业化学分析方法》(鲁如坤, 2010)和《中华人民共和国林业行业标准 LY/T1210-1275-1999》(中华人民共和国林业行业标准 LY/T1210-1275-1999, 1999)。土壤含水量采用烘干法;土壤pH值的测定采用电极电位法(水土比2.5 : 1);土壤有机质(soil organic matter, SOM)和全氮(total nitrogen, TN)采用元素分析仪测定(Euro Vector, EA3000);铵态氮(ammonium nitrogen, AN)和硝态氮(nitrate nitrogen, NN)采用氯化钾提取流动分析仪测定(SKALAR SAN++);全磷(total phosphorus, TP)采用氢氧化钠熔融钼锑抗比色法测定;速效磷(available potassium, AP)采用碳酸钠浸提钼锑抗比色法测定。

1.2.3 植物群落物种多样性测度

计算草本层各物种的重要值(importance value,

IV), 采用Shannon-Wiener指数(H)、Simpson指数(D)、Pielou均匀度指数(J_{sw})、物种丰富度(S)等进行多样性测度分析(马克平, 1994), 计算公式如下:

$$IV = (\text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对高度}) / 3 \quad (1)$$

$$H = - \sum P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$D = 1 / \sum P_i^2 \quad (3)$$

$$J_{sw} = H / \ln S \quad (4)$$

$$S = \text{群落中总的物种个数} \quad (5)$$

其中, $P_i = N_i / N$, N_i 为样方中第*i*物种的重要值, N 为样方所有植物重要值之和。

1.2.4 数据处理与分析

实验数据运用Excel和SPSS 19.0处理, 采用单因素方差分析和多重比较检验各指标在不同植被类型生境中的差异情况。采用R软件程序包Vegan进行去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)和典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA), 以探讨群落组成与土壤因子的关系, 用ggplot作图。

2 结果

2.1 不同植被类型草本植物种类组成

在所调查的15个群落中, 共记录68个物种, 其

表1 五大连池火山熔岩台地样地基本信息
Table 1 The basic information of sample plots in Wudalianchi volcanic lava platform

植被类型 Vegetation type	序号 No.	群落类型 Community type	优势物种 Dominant species	盖度 Coverage (%)	海拔 Altitude (m)
苔藓 Moss	A	砂藓群落 For. <i>Racomitrium canescens</i>	砂藓、万年蒿、岩败酱 <i>Racomitrium canescens</i> , <i>Artemisia sacrorum</i> , and <i>Patrinia rupestris</i>	45–75	332–334
	B	毛尖紫萼藓群落 For. <i>Grimmia pilifera</i>	毛尖紫萼藓、万年蒿、岩败酱 <i>Grimmia pilifera</i> , <i>Artemisia sacrorum</i> , and <i>Patrinia rupestris</i>	75–80	327–330
草本 Herb	C	委陵菜群落 For. <i>Potentilla chinensis</i>	委陵菜、万年蒿 <i>Potentilla chinensis</i> and <i>Artemisia sacrorum</i>	20–25	327–340
	D	岩败酱群落 For. <i>Patrinia rupestris</i>	岩败酱、万年蒿 <i>Patrinia rupestris</i> and <i>Artemisia sacrorum</i>	35–60	344–347
	E	香鳞毛蕨群落 For. <i>Dryopteris fragrans</i>	香鳞毛蕨、万年蒿 <i>Dryopteris fragrans</i> and <i>Artemisia sacrorum</i>	20–30	341–345
	F	万年蒿群落 For. <i>Artemisia sacrorum</i>	万年蒿、岩败酱 <i>Artemisia sacrorum</i> and <i>Patrinia rupestris</i>	15–35	284–348
灌丛 Shrub	G	珍珠梅群落 For. <i>Sorbaria sorbifolia</i>	珍珠梅、万年蒿、费菜 <i>Sorbaria sorbifolia</i> , <i>Artemisia sacrorum</i> , and <i>Phedimus aizoon</i>	20–50	328–354
	H	库页悬钩子群落 For. <i>Rubus sachalinensis</i>	库页悬钩子、万年蒿 <i>Rubus sachalinensis</i> and <i>Artemisia sacrorum</i>	20–35	277–354
	I	欧亚绣线菊群落 For. <i>Spiraea media</i>	欧亚绣线菊、岩败酱 <i>Spiraea media</i> and <i>Patrinia rupestris</i>	20–65	278–349
阔叶林 Broad-leaved forest	J	山杨–白桦群落 For. <i>Populus davidiana</i> – <i>Betula platyphylla</i>	山杨、白桦、万年蒿、费菜 <i>Populus davidiana</i> , <i>Betula platyphylla</i> , <i>Artemisia sacrorum</i> , and <i>Phedimus aizoon</i>	55–80	281–349
	K	香杨–山杨群落 For. <i>Populus koreana</i> – <i>P. davidiana</i>	香杨、山杨、岩败酱 <i>Populus koreana</i> , <i>P. davidiana</i> , and <i>Patrinia rupestris</i>	55–75	284–329
	L	香杨群落 For. <i>Populus koreana</i>	香杨、万年蒿、岩败酱 <i>Populus koreana</i> , <i>Artemisia sacrorum</i> , and <i>Patrinia rupestris</i>	50–60	298–329
	M	山杨–白桦–香杨群落 For. <i>Populus davidiana</i> – <i>Betula platyphylla</i> – <i>P. koreana</i>	山杨、白桦、香杨、岩败酱 <i>Populus davidiana</i> , <i>Betula platyphylla</i> , <i>P. koreana</i> , and <i>Patrinia rupestris</i>	80–85	329–340
针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest	N	山杨–白桦–香杨–落叶松群落 For. <i>Populus davidiana</i> – <i>Betula platyphylla</i> – <i>P. koreana</i> – <i>Larix gmelinii</i>	山杨、白桦、香杨、落叶松 <i>Populus davidiana</i> , <i>Betula platyphylla</i> , <i>P. koreana</i> , and <i>Larix gmelinii</i>	80–85	328–349
	O	白桦–落叶松群落 For. <i>Betula platyphylla</i> – <i>Larix gmelinii</i>	白桦、落叶松、万年蒿、岩败酱 <i>Betula platyphylla</i> , <i>Larix gmelinii</i> , <i>Artemisia sacrorum</i> , and <i>Patrinia rupestris</i>	65–80	311–343

中草药植物56种, 隶属于25科44属, 只有菊科含10个以上物种, 草本植物占调查区植物种数的82.35%。表2列出了熔岩台地各植被类型草本层植物重要值排名前5位的物种, 可以看出熔岩台地草本层的植物以中生和旱生植物为主, 优势种主要为万年蒿、岩败酱、香鳞毛蕨、费菜(*Phedimus aizoon*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)、委陵菜和刚毛委陵菜(*Potentilla asperrima*)等。

2.2 群落物种多样性

草本层Shannon-Wiener指数大小依次为草本样

地 > 灌丛样地 > 阔叶林 > 针阔混交林 > 苔藓样地, 草本样地最大(0.46 ± 0.02), 苔藓样地最小(0.13 ± 0.02), 且苔藓样地与草本、灌丛和阔叶林样地差异显著($P < 0.05$) (图2)。Simpson指数大小和Pielou均匀度指数趋势一致, 均为草本样地 > 阔叶林 > 灌丛样地 > 针阔混交林 > 苔藓样地, 苔藓样地草本层Simpson指数与草本、灌丛和阔叶林样地差异显著($P < 0.05$); 草本和灌丛样地草本层Pielou均匀度指数较大, 与苔藓样地差异显著($P < 0.05$)。物种丰富度大小依次为灌丛样地 > 草本样地 > 阔叶

表2 五大连池火山熔岩台地不同植被类型草本层优势物种重要值

Table 2 Importance values of dominant species in herb layer of different vegetation types in Wudalianchi volcanic lava platform

缩写 Abbreviation	物种 Species	苔藓样地 Moss plots	草本样地 Herb plots	灌丛样地 Shrub plots	阔叶林 Broad-leaved forest	针阔混交林 Mixed coniferous and broad-leaved forest
As	万年蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	0.4172	0.1631	0.1591	0.2402	0.0774
Pr	岩败酱 <i>Patrinia rupestris</i>	0.1376	0.1662	—	0.2613	0.4281
Df	香鳞毛蕨 <i>Dryopteris fragrans</i>	0.1953	0.1869	0.3623	0.1150	—
Pha	费菜 <i>Phedimus aizoon</i>	—	—	—	0.0857	0.2329
Ps	硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	—	0.1673	—	—	—
Poc	委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	—	0.1262	—	—	0.0987
Wi	岩蕨 <i>Woodsia ilvensis</i>	—	—	0.1373	—	—
Pc	白头翁 <i>Pulsatilla chinensis</i>	—	—	—	0.0680	—
Pa	刚毛委陵菜 <i>Potentilla asperrima</i>	—	—	0.1312	—	—
Pd	翻白委陵菜 <i>Potentilla discolor</i>	—	—	—	—	0.1012
Cm	白屈菜 <i>Chelidonium majus</i>	—	—	0.0722	—	—
Da	刺藜 <i>Dysphania aristata</i>	0.1324	—	—	—	—
Om	钝叶瓦松 <i>Orostachys malacophylla</i>	0.0625	—	—	—	—

图2 五大连池火山熔岩台地不同植被类型草本层物种多样性指数(平均值 ± 标准差)。同组不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Fig. 2 Species diversity indices of herb layer of different vegetation types in Wudalianchi volcanic lava platform (mean $\pm$ SD). Different lowercase letters in the same group indicate significant difference ($P < 0.05$).

林 > 针阔混交林 > 苔藓样地, 灌丛样地具有最大值(4.32 ± 0.25) (图2), 苔藓样地最小(1.92 ± 0.33), 苔藓样地与灌丛样地之间差异显著($P < 0.05$)。

2.3 物种多样性与土壤因子的相关性

草本层物种多样性与土壤因子表现出不同程度的相关性(图3), Simpson指数与土壤有机质($P < 0.01$)、全氮($P < 0.01$)和硝态氮($P < 0.05$), Pielou均匀度指数与土壤有机质($P < 0.05$)和全氮($P < 0.05$), 物种丰富度与土壤有机质($P < 0.01$)的关系趋势一致,

均呈二次多项式函数变化, 表现为中间高两边低的单峰变化格局; 物种丰富度与土壤含水量($P < 0.01$)和pH值($P < 0.05$)也呈二次多项式函数变化, 但表现为中间低两边高的变化模式; 物种丰富度与土壤全氮呈对数函数变化($P < 0.01$)。Shannon-Wiener指数与土壤因子没有显著关系($P > 0.05$)。

2.4 群落组成与土壤因子的关系

结合表3和图4可以看出, 去趋势对应分析第一排序轴的梯度长度大于4, 所以采用典范对应分析

的方法来解释群落组成与土壤因子的关系。结果显示: 四轴累计方差解释率为79.39%, 能较为完整地反映排序信息, 前两轴累计方差解释率50.97%, 前两轴所包含信息占已有排序信息的绝大部分。

土壤因子与第一排序轴相关性(绝对值)大小依次为土壤pH值、速效磷、硝态氮、铵态氮、全氮、土壤有机质、土壤含水量和全磷。其中土壤pH值和速效磷均与第一排序轴呈极显著正相关($P < 0.01$)。土壤因子与第二排序轴相关性大小的顺序为土壤pH

值 > 铵态氮 > 土壤含水量 > 有机质 > 速效磷 > 全氮 > 硝态氮 > 全磷。

典范对应分析排序图显示15个群落可划分为两部分(图4A), 分别占据着不同的生态位。排序图左侧区域分布着毛尖紫萼藓群落、香鳞毛蕨群落、欧亚绣线菊群落、库页悬钩子群落、珍珠梅群落、山杨-白桦群落。排序图右侧分布着砂藓群落、万年蒿群落、岩败酱群落、委陵菜群落、香杨群落、香杨-白桦群落、山杨-白桦-香杨群落、山杨-白桦-

图3 五大连池火山熔岩台地草本层物种多样性与土壤因子的关系

Table 3 Relationship between species diversity of herb layer and soil factors in Wudalianchi volcanic lava platform

表3 土壤因子与物种排序轴的相关系数、特征值和解释方差

Table 3 Correlation coefficient, eigenvalue and explanatory variance of soil factors and species ordination axis

因子 Factor	第一轴 Axis 1	第二轴 Axis 2	第三轴 Axis 3	第四轴 Axis 4
土壤含水量 Soil water content (WC) (%)	-0.219	-0.255	0.012	-0.743**
土壤pH值 Soil pH (pH)	0.748**	-0.315	-0.223	0.295
土壤有机质 Soil organic matter (SOM) (g/kg)	-0.329	-0.240	0.352	-0.603*
全氮 Total nitrogen (TN) (g/kg)	-0.438	-0.153	0.182	-0.524*
铵态氮 Ammonia nitrogen (AN) (mg/kg)	0.443*	-0.301	0.231	-0.434
硝态氮 Nitrate nitrogen (NN) (mg/kg)	-0.452*	0.106	-0.053	-0.121
全磷 Total phosphorus (TP) (g/kg)	0.094	-0.075	0.122	0.132
速效磷 Available phosphorus (AP) (mg/kg)	0.745**	0.196	0.375	-0.428
去趋势对应分析 Detrended correspondence analysis (DCA)	4.238	2.411	2.411	1.506
典范对应分析 Canonical correspondence analysis (CCA)	0.699	0.350	0.326	0.259
累计方差贡献率 Cumulative percentage variance (%)	33.97	50.97	66.81	79.39

图4 群落组成与土壤因子的典范对应分析(CCA)排序图。A: 群落; B: 物种。Dm: 小花花旗杆; Ic: 中华苦苣菜; Lm: 鹤虱; Pv: 东北多足蕨; Sv: 狗尾草; Tl: 野火球; Ua: 狭叶荨麻。群落序号和其他物种缩写分别见表1和表2, 土壤因子缩写见表4。
Fig. 4 Canonical correspondence analysis (CCA) ordination diagram of community composition and environmental factors. A, community; B, Species. Dm, *Dontostemon micranthus*; Ic, *Ixeris chinensis*; Lm, *Lappula myosotis*; Pv, *Polypodium virginianum*; Sv, *Setaria viridis*; Tl, *Trifolium lupinaster*; Ua, *Urtica angustifolia*. The number of community and other abbreviation of species are the same as in Table 1 and Table 2, respectively. Abbreviation of soil factors are the same as in Table 4.

香杨-落叶松群落、白桦-落叶松群落。图4B显示: 沿着物种排序轴的变化, 狭叶荨麻(*Urtica angustifolia*)和刚毛委陵菜与其他物种距离较远。岩败酱、万年蒿、硬质早熟禾和中华苦苣菜间距离较小, 且集中在原点。

3 讨论

森林生态系统中草本层具有最高的物种丰富度, 极大地影响着森林的能量流动(Gilliam, 2007; 余敏等, 2013)。五大连池典型熔岩台地地区的优势乔木树种仅有落叶松、香杨、山杨和白桦等4种, 优势灌木树种仅有欧亚绣线菊、珍珠梅、东北山梅花、山刺玫(*Rosa davurica*)、库页悬钩子(*Rubus sachalinensis*)、接骨木(*Sambucus williamsii*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和兴安胡枝子(*L. davurica*)等8种, 而草本植物有56种, 占新时期火山熔岩台地研究区物种总数的82.35%, 可见熔岩台地的草本植物在维持森林生态系统的物种多样性方面起着重要的作用。

3.1 土壤因子是影响熔岩台地植被分布的主要因子

研究尺度不同, 影响物种多样性的环境因子不

同。在较大空间尺度上, 降水和温度等地带性气候条件被认为是制约植物种多样性差异的主导因素(尤业明等, 2016; 张树斌等, 2018), 而海拔和坡向等环境因子是影响中等空间尺度植物多样性垂直格局变异的关键因素(许传阳等, 2014)。五大连池火山典型熔岩台地地形平缓, 海拔在280–350 m之间, 地形高差70 m, 海拔影响作用不明显。由于研究区域范围小、海拔差异小, 作者认为在景观及群落等小尺度上, 土壤养分条件是主导植被格局的主要因子, 与Siefert等(2012)的结论一致。

土壤养分对草本植物的分布有重要作用, 新时期火山熔岩台地土壤贫瘠、水分缺乏, 极大程度上限制了植物的生长(谢立红等, 2017)。本研究中熔岩台地植物群落草本层Shannon-Wiener指数为0.1371–0.4590, 低于当地土壤养分丰富的中后期火山(黄庆阳等, 2019)。土壤性质的差异会导致群落结构和物种多样性的变化(张树斌等, 2018), 熔岩台地土壤有机碳和全氮含量对草本层物种多样性指数、均匀度指数和物种丰富度具有极显著的影响, 这与黄庆阳等(2019)对五大连池不同时期火山的研究结果一致。在土壤水分梯度上, 熔岩台地土壤含水量与草

本层物种丰富度呈正相关关系,与Bello等(2006)研究结果一致。熔岩台地土壤pH值对群落草本层物种丰富度和物种个体的空间分布均有较大影响,这与任学敏等(2012)、贺强等(2009)的研究结果一致。

典范对应分析排序图中位置邻近的植物群落,其实际生境也存在一定的相似性(杨振奇等, 2018),五大连池熔岩台地15个群落可划分为两部分,这可能与火山特殊的熔岩和土壤性质有关。熔岩的裂缝、褶皱和岩坑这类微环境有利于土壤、水分和凋落物的聚集(文丽等, 2015; 龙婷等, 2017),凋落物分解后产生较多的CO₂和有机酸,可减低土壤pH值(崔宁洁等, 2014),相反较平坦疏松的火山渣基质和结壳状熔岩表面的凋落物稀少,土壤pH值较高。本研究中划分的两个植被类群在典范对应分析排序图的左右两侧,土壤pH值在第一轴从左到右逐渐升高,能够较好地解释这种自然现象,即砂藓群落、万年蒿群落、岩败酱群落等生存的平坦熔岩环境具有较低的土壤pH值,毛尖紫萼藓群落、香鳞毛蕨群落等生长的熔岩缝隙或深坑中具有较高的土壤pH值。

随着生境的梯度变化,物种分布也随之改变(杨振奇等, 2018),狭叶荨麻和刚毛委陵菜与其他物种距离较远,在排序轴的边缘,表明其对环境要求较为严苛,狭叶荨麻更趋向于生长在较潮湿的熔岩坑穴,而刚毛委陵菜更倾向生长在较为干旱、阳光直射的熔岩缝隙。岩败酱、万年蒿、硬质早熟禾和中华苦荬菜集中在原点,表明其对环境要求较低,能够广泛地适应熔岩台地土壤贫瘠恶劣的环境。

3.2 五大连池火山熔岩台地植被演替模式

火山喷发后的植被演替是一个复杂的动态过程(周胜男等, 2016)。五大连池火山陆生演替除存在普通演替模式之外,还具有斑块动态演替模式,即火山熔岩石块间隙存在土壤,更容易获得最初的植被斑块,以随机、快速、高效的演替方式形成相对稳定的森林群落(周志强等, 2011)。本研究典范对应分析的环境解释结果认为植被演替模式并不是随机的,植物生长需要满足物种对生境的要求,最终形成适应该环境的稳定群落。也有研究认为火山渣(火山灰)裸地上的植被演替可以不经地衣→草本→灌丛阶段,如具有较强种子传播能力的白桦和落叶松等阳性先锋树种,可以在火山灰裸地直接成林(徐文铎等, 2004; 周胜男等, 2016),五大连池熔岩

台上的白桦-落叶松林可能符合这种演替模式。火山喷发后的植被演替受多因子控制,我们认为五大连池火山植被演替可能受一种或者多种演替模式控制,火山喷发物是控制植被演替的主导因素(Tsuyuzaki, 2009; Prach et al, 2014),这也与本文中五大连池熔岩地貌影响群落和物种分布的研究结果相一致。

本文通过对熔岩台地不同植被类型的草本层植物物种多样性与土壤因子的关系进行研究,揭示了由于火山地貌的生境差异,土壤pH值、土壤水分和土壤养分成为限制植被类型、物种分布的主要因子。五大连池火山作为研究原生演替和生物多样性的理想场所,我们应该进一步研究其微生境、生物因子、空间结构等因素,更加全面地探究五大连池火山熔岩台地对群落组成和物种分布的潜在影响机制,以及五大连池火山植被演替模式。

参考文献

- Bello FD, Lepš J, Sebastià MT (2006) Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29, 801–810.
- Cao HJ, Wang LM, Xu MY, Huang QY, Xie LH, Luo CY, Ni HW (2019) Effect of vegetation type on the diversity of soil microbial communities at the new stage volcanic lava platform, Wudalianchi area, Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 7927–7937. (in Chinese with English abstract) [曹宏杰, 王立民, 徐明怡, 黄庆阳, 谢立红, 罗春雨, 倪红伟 (2019) 五大连池新期火山熔岩台地不同植被类型土壤微生物群落的功能多样性. *生态学报*, 39, 7927–7937.]
- Clarkson BD (1990) A review of vegetation development following recent (< 450 years) volcanic disturbance in North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 14, 59–71.
- Cui NJ, Zhang DJ, Liu Y, Zhang J, Ou J, Zhang J, Deng C, Ji TW (2014) Plant diversity and soil physicochemical properties under different aged *Pinus massoniana* plantations. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 2610–2617. (in Chinese with English abstract) [崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 张健, 欧江, 张捷, 邓超, 纪托未 (2014) 不同林龄马尾松人工林林下植物多样性与土壤理化性质. *生态学杂志*, 33, 2610–2617.]
- Cutler NA, Belyea LR, Dugmore AJ (2008) Spatial patterns of microsite colonisation on two young lava flows on Mount Hekla, Iceland. *Journal of Vegetation Science*, 19, 277–286.
- Deligne NI, Cashman KV, Roering JJ (2013) After the lava flow: The importance of external soil sources for plant colonization of recent lava flows in the central Oregon Cascades, USA. *Geomorphology*, 202, 15–32.
- Fu Y, Bai XL, Zhang L, Bi GC, Feng C, Kou J, Sarula (2015)

The effect of bryophytes on nutrient accumulation in surface soil in the Wudalianchi volcanic area. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3288–3297. (in Chinese with English abstract) [福英, 白学良, 张乐, 毕庚辰, 冯超, 寇瑾, 萨如拉 (2015) 五大连池火山熔岩地貌苔藓植物对土壤养分积累的作用. *生态学报*, 35, 3288–3297.]

Gilliam FS (2007) The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57, 845–858.

Guo K, Liu CC, Dong M (2011) Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 991–999. (in Chinese with English abstract) [郭柯, 刘长成, 董鸣 (2011) 我国西南喀斯特植物生态适应性及石漠化治理. *植物生态学报*, 35, 991–999.]

He Q, Cui BS, Zhao XS, Fu HL, Liao XL (2009) Relationships between salt marsh vegetation distribution/diversity and soil chemical factors in the Yellow River Estuary, China. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 676–687. (in Chinese with English abstract) [贺强, 崔保山, 赵欣胜, 付华龄, 廖晓琳 (2009) 黄河河口盐沼植被分布、多样性与土壤化学因子的关系. *生态学报*, 29, 676–687.]

Hsu CN, Chen JC (1998) Geochemistry of late Cenozoic basalts from Wudalianchi and Jingpohu areas, Heilongjiang Province, Northeast China. *Journal of Asian Earth Sciences*, 16, 385–405.

Huang QY, Cao HJ, Wang LM, Xie LH, Ni HW (2019) Species diversity and soil nutrients in lava platforms of Wudalianchi. *Journal of Zhejiang Agricultural and Forestry University*, 36(1), 80–87. (in Chinese with English abstract) [黄庆阳, 曹宏杰, 王立民, 谢立红, 倪红伟 (2019) 五大连池火山熔岩台地植物多样性与土壤养分的关系. *浙江农林大学学报*, 36(1), 80–87.]

Kitayama K, Mueller-Dombois D, Vitousek PM (2010) Primary succession of Hawaiian montane rain forest on a chronosequence of eight lava flows. *Journal of Vegetation Science*, 6, 211–222.

Li Z, Zhao YJ, Song HY, Zhang J, Tao JP, Liu JC (2017) The effects of soil thickness heterogeneity on grassland plant community structure and growth of dominant species in karst area. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 721–732. (in Chinese with English abstract) [李周, 赵雅洁, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春 (2018) 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响. *生态学报*, 38, 721–732.]

Liu QF, Kang MY, Wang H, Liu QR (2005) Effects of environmental factors on species richness patterns of herb layer in eastern Zhongtiao Mountain. *Journal of Forestry Research*, 16, 175–180.

Long T, Wang JM, Li JW, Feng YM, Wu B, Lu Q (2017) Plant diversity and its environmental explanation in gobi district of northern Qinghai-Tibet Plateau, northwestern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(12), 17–24. (in

Chinese with English abstract) [龙婷, 王健铭, 李景文, 冯益民, 吴波, 卢琦 (2017) 青藏高原北部戈壁区植物多样性及其环境解释. *北京林业大学学报*, 39(12), 17–24.]

Lu RK (2010) *Soil and Agricultural Chemistry Analysis Method*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲁如坤 (2010) 土壤农业化学分析方法. 中国农业出版社, 北京.]

Ma KP (1994) Measurement of biotic community diversity. I. Measurement of α diversity. *Biodiversity Science*, 2, 162–168. (in Chinese) [马克平 (1994) 生物群落多样性的测度方法I. α 多样性的测度方法(上). *生物多样性*, 2, 162–168.]

Mao X, Li JH, Gao WY, Zhang TR (2010) Vent distribution of Wudalianchi volcanoes Heilongjiang Province, China, and its relation to faults. *Geological Journal of China Universities*, 16, 226–235. (in Chinese with English abstract) [毛翔, 李江海, 高危言, 张天然 (2010) 黑龙江五大连池火山群火山分布与断裂关系新认识. *高校地质学报*, 16, 226–235.]

Márialigeti S, Tinya F, Bidló A, Ódor P (2016) Environmental drivers of the composition and diversity of the herb layer in mixed temperate forests in Hungary. *Plant Ecology*, 217, 549–563.

Marler TE, Moral RD (2011) Primary succession along an elevation gradient 15 years after the eruption of Mount Pinatubo, Luzon, Philippines. *Communicative & Integrative Biology*, 65, 157–173.

Moral RD, Wood DM (2009) Early primary succession of the volcano Mount St. Helen. *Journal of Vegetation Science*, 4, 223–234.

Pan L, Liu SS, Lü HY (1998) The study of the vegetation series and its ecological charalter on the last period volcano in Wudalianchi. *Journal of Biology*, 15(1), 24–26. (in Chinese with English abstract) [潘林, 刘士山, 吕洪彦 (1998) 五大连池新期火山的植被类型及群落特征的研究. *生物学报*, 15(1), 24–26.]

Prach K, Pyšek P, Rehouková K (2014) Role of substrate and landscape context in early succession: An experimental approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(4), 174–179.

Qin HP, Liu YS (2009) The natural landscape classification of the new period of Wudalianchi volcano area. *Journal of Capital Normal University (Natural Sciences Edition)*, 30(5), 58–62. (in Chinese with English abstract) [秦海鹏, 刘永顺 (2009) 五大连池新期火山区自然景观分类. *首都师范大学学报(自然科学版)*, 30(5), 58–62.]

Ren XM, Yang GH, Wang DX, Qin XW, Liu ZX, Zhao SX, Bai Y (2012) Effects of environmental factors on species distribution and diversity in an *Abies fargesii*-*Betula utilis* mixed forest. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 605–613. (in Chinese with English abstract) [任学敏, 杨改河, 王得祥, 秦晓威, 刘振学, 赵双喜, 白宇 (2012) 环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响. *生态学*

- 报, 32, 605–613.]
- Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, Alvarez-Yépiz JC, Carter BE, Glennon KL, Heberling JM, Jo IS, Pontes A, Sauer A, Willis, Fridley JD (2012) Scale dependence of vegetation–environment relationships: A meta-analysis of multivariate data. *Journal of Vegetation Science*, 23, 942–951.
- Standard for Forestry Industry in the People's Republic of China LY/T1210-1275-1999 (1999) Analysis Method in Forest Soil. Standard Press in China, Beijing. (in Chinese) [中华人民共和国林业行业标准LY/T1210-1275-1999 (1999) 森林土壤分析方法. 中国标准出版社, 北京.]
- Tsuyuzaki S (2009) Causes of plant community divergence in the early stages of volcanic succession. *Journal of Vegetation Science*, 20, 959–969.
- Wen L, Song TQ, Du H, Wang KL, Peng WX, Zeng FP, Zeng ZX, He TG (2015) The succession characteristics and its driving mechanism of plant community in karst region, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 5822–5833. (in Chinese with English abstract) [文丽, 宋同清, 杜虎, 王克林, 彭晚霞, 曾馥平, 曾昭霞, 何铁光 (2015) 中国西南喀斯特植物群落演替特征及驱动机制. *生态学报*, 35, 5822–5833.]
- Xie LH, Huang QY, Cao HJ, Ni HW (2017) Species diversity of vascular plants in new stage volcanic lava plateau in Wudalianchi. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 37, 790–796. (in Chinese with English abstract) [谢立红, 黄庆阳, 曹宏杰, 倪红伟 (2017) 五大连池新时期火山熔岩台地维管束植物物种多样性. *西北植物学报*, 37, 790–796.]
- Xu CY, Chen ZC, Hao CY, Ding XD (2014) Research on the correlation between plant species diversity and its main environmental factors of Mt. Baiyunshan in the transitional region from warm temperate zone to subtropical zone. *Ecology & Environmental Sciences*, 23, 371–376. (in Chinese with English abstract) [许传阳, 陈志超, 郝成元, 丁效东 (2014) 暖温带和北亚热带过渡区白云山植物物种多样性与环境因子相关性. *生态环境学报*, 23, 371–376.]
- Xu WD, He XY, Chen W, Liu CF (2004) Characteristics and succession rules of vegetation types in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 162–174. (in Chinese with English abstract) [徐文铎, 何兴元, 陈玮, 刘常富 (2004) 长白山植被类型特征与演替规律的研究. *生态学杂志*, 23, 162–174.]
- Yang ZQ, Qin FC, Zhang XN, Li XQ, Niu XL, Liu LC (2018) Environmental interpretation of herb species diversity under different site types of *Hippophae rhamnoides* forest in feldspathic sandstone region. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 213–221. (in Chinese with English abstract) [杨振奇, 秦富仓, 张晓娜, 李晓琴, 牛晓乐, 刘力川 (2018) 砭砂岩区不同立地类型人工沙棘林下草本物种多样性环境解释. *生态学报*, 38, 213–221.]
- You YM, Xu JY, Cai DX, Liu SR, Zhu HG, Wen YG (2016) Environmental factors affecting plant species diversity of understory plant communities in a *Castanopsis hystrix* plantation chronosequence in Pingxiang, Guangxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 164–172. (in Chinese with English abstract) [尤业明, 徐佳玉, 蔡道雄, 刘世荣, 朱宏光, 温远光 (2016) 广西凭祥不同年龄红椎林林下植物物种多样性及其环境解释. *生态学报*, 36, 164–172.]
- Yu M, Zhou ZY, Kang FF, Ouyang S, Mi XC, Sun JX (2013) Gradient analysis and environmental interpretation of understory herb-layer communities in Xiaoshagou of Lingkong Mountain, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 373–383. (in Chinese with English abstract) [余敏, 周志勇, 康峰峰, 欧阳帅, 米湘成, 孙建新 (2013) 山西灵空山小蛇沟林下草本层植物群落梯度分析及环境解释. *植物生态学报*, 37, 373–383.]
- Yuan B, Ju Y, Li B, Sun Y (2016) Migration of trace elements from basalt substrate to co-located vegetation (lichens and mosses) at the Wudalianchi volcanos, Northeast China. *Journal of Asian Earth Sciences*, 118, 95–100.
- Zhang SB, Wang XP, Wu P, Sun H, Li QY, Wu YL, Han W, Wu X (2018) Relationship between shrub species diversity and climate and local environmental factors across Jilin. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 7990–8000. (in Chinese with English abstract) [张树斌, 王襄平, 吴鹏, 孙晗, 李巧燕, 吴玉莲, 韩威, 武娴 (2018) 吉林灌木群落物种多样性与气候和局域环境因子的关系. *生态学报*, 38, 7990–8000.]
- Zhao MF, Xue F, Wang YH, Wang GY, Xing KX, Kang MY, Wang JL (2017) Phylogenetic structure and diversity of herbaceous communities in the conifer forests along an elevational gradient in Luya Mountain, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 707–715. (in Chinese with English abstract) [赵鸣飞, 薛峰, 王宇航, 王国义, 邢开雄, 康慕谊, 王菁兰 (2017) 山西芦芽山针叶林草本层群落谱系结构与多样性的海拔格局. *植物生态学报*, 41, 707–715.]
- Zhao YW, Li N, Fan QC, Zou H, Xu YG (2014) Two episodes of volcanism in the Wudalianchi volcanic belt, NE China: Evidence for tectonic controls on volcanic activities. *Journal of Volcanology & Geothermal Research*, 285, 170–179.
- Zhou SN, Liang Y, He HS, Wu ZW (2016) Factors affecting vegetation succession after volcano eruptions. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 234–242. (in Chinese with English abstract) [周胜男, 梁宇, 贺红士, 吴志伟 (2016) 火山喷发后植被演替的影响因子. *生态学杂志*, 35, 234–242.]
- Zhou ZQ, Xu LJ, Zhang YH, Xia CM, Li HG, Liu T, Ma KP (2011) An analysis of the ecological value of Wudalianchi, Heilongjiang Province, China. *Biodiversity Science*, 19, 63–70. (in Chinese with English abstract) [周志强, 徐丽娇, 张玉红, 夏春梅, 李洪光, 刘彤, 马克平 (2011) 黑龙江五大连池的生态价值分析. *生物多样性*, 19, 63–70.]

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)