

火山喷发后植被演替的影响因子

周胜男^{1,2} 梁宇^{1*} 贺红士^{3,4} 吴志伟¹

(¹森林与土壤生态国家重点实验室, 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³东北师范大学地理科学学院, 长春 130024; ⁴密苏里大学自然资源学院, 美国哥伦比亚 MO 65201)

摘要 火山喷发后的植被演替是一个复杂的动态过程, 受到多种因子的共同制约。揭示这一过程及其影响因子对研究火山干扰下的植被演替规律、预测未来植被演替动态具有重要的指导意义。本文综述了该领域的主要研究工作, 分析了影响火山喷发后植被演替的主要因子, 并对其研究方法进行总结和展望。影响火山喷发后植被演替的因子主要包括生物因子和非生物因子。生物因子包括残遗种和种子传播, 它们为火山喷发后的植被演替提供繁殖体和种源。非生物因子包括火山喷发事件、火山基质、土壤因子和气候因子, 它们重要的外部因子。火山喷发事件分别从火山干扰尺度、严重度和频度 3 个方面制约植被演替; 火山基质类型及其异质性程度决定了植被演替的轨迹, 对植被演替动态起主导作用; 火山喷发导致土壤和气候环境恶劣, 在火山喷发后的早期演替阶段, 植被演替速率低, 随着土壤和气候环境得到改善, 植被演替速率逐渐加快。此外, 将模型与“3S”技术相结合在大尺度上研究火山喷发后的植被演替是一个新的研究视角。

关键词 火山干扰; 植被演替; 生物因子; 非生物因子

Factors affecting vegetation succession after volcano eruptions. ZHOU Sheng-nan^{1,2}, LIANG Yu^{1*}, HE Hong-shi^{3,4}, WU Zhi-wei¹ (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; ³School of Geographical Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; ⁴School of Natural Resource, University of Missouri, Columbia, MO 65201, USA).

Abstract: The vegetation succession after volcano eruptions is a dynamic process, which is affected by several factors. It is significant to understand this process and its affecting factors for studying succession rules after volcanic disturbances and predicting the future succession dynamics. In this paper, we reviewed the research advances in this field and the factors affecting the vegetation succession after volcano eruptions. These factors include biotic and abiotic factors. Biotic factors, such as residual species and seed dispersal, provide propagules and seed sources for succession after volcano eruptions. Abiotic factors are the significant exogenous factors, including volcano eruption events, substrates, soil and climate. The volcano eruption events control the later succession from three aspects (disturbance scale, severity and frequency). Substrates dominate the succession dynamics, whose properties and the degree of heterogeneity control succession trajectories. The succession at the early stage is very slow due to the infertile soil and climate environment; it is accelerated as the soil and climate environment are ameliorated. Moreover, studying the succession after volcano eruptions at large scales by combining landscape models and “3S” technologies is a new point of view.

Key words: volcanic disturbance; vegetation succession; biotic factor; abiotic factor.

国家自然科学基金项目(31300404)、“十二五”科技支撑项目(2012BAD22B04)、国家重点实验室重大项目(CFSE2013-12)和国家自然科学基金项目(41371199)资助。

收稿日期: 2015-05-21 接受日期: 2015-10-19

* 通讯作者 E-mail: liangyu@iae.ac.cn

近 600 年来,全球火山活动数量呈现指数增加趋势(李靖等,2005)。截至 20 世纪 90 年代,全球大约有 550 座活火山(Dale *et al.*, 2005),每年有近 60 座火山喷发。作为地球内部热能在地表的最强烈显示,火山喷发能够直接毁坏地表的绿色植被。喷出的高温岩浆及其引发的森林火灾烧毁植被,火山灰、火山泥流、火山碎屑流及火山柱垮塌造成的山体滑坡掩埋植被,在火山灰下发现的炭化木就是最有力的见证物。炭化木是原来的森林被火山喷发喷出的大量灼热的火山灰和浮石等碎屑物所燃烧和掩埋,在高温缺氧的条件下经过炭化形成的,它为研究火山活动的期次、年代、范围和规模提供了科学依据。伴随火山喷发的还有火山灰云灾害和火山气体导致的毒害等,这些灾害带来的低温、暴雨、有毒气体等也可以直接毁坏植被。另一方面,火山喷发通过改变成土母质、地形、水文等自然条件,影响火山活动破坏后的植被演替。火山喷发改变地形,导致岩性和水文发生变化;灼热的喷发物破坏土壤,影响土壤发育和水土流失状态;同时,火山灰、浮石良好的透水性导致地表径流减少,土壤水分不足,发育相对较慢,从而限制了植被演替的进程,导致火山喷发后的植被形成历时非常漫长。

火山喷发对植物群落及其演替的影响具体表现在以下 3 方面: (1) 植被丰度和盖度在植被恢复期较低。研究表明,美国的圣海伦斯火山(St. Helens Volcano) 喷发 15 年后植被盖度仅为 38%(Dale *et al.*, 2003); 墨西哥的帕里库廷火山(Paricutin Volcano) 喷发 50 年后植被平均盖度仍低于 10%(Lindig-Cisneros *et al.*, 2006)。 (2) 林线高度降低(Fosberg, 1959; Juvik *et al.*, 2011; Efford *et al.*, 2014)。研究表明,中国的天池火山(Tianchi Volcano) 最近的一次爆炸式大喷发(800 多年前) 破坏了 5000 km² 的森林,迫使植被重新演替,当前的林线比火山喷发前的林线仍下降了约 200 m(刘琪璟等,1993); 智利的普耶韦火山(Puyehue Volcano) 喷发使林线高度下降了 100~300 m(Veblen *et al.*, 1977); 日本的富士山火山(Fuji Volcano) 1707 年最后一次大规模喷发使林线从 2600 m 下降到 2500 m(Ohsawa, 1984; Masuzawa, 1985)。 (3) 部分植物种类灭绝(Dale *et al.*, 2005b)。天池火山近期(1500 多年以来) 的多次喷发使偃松(*Pinus pumila*) 遭到毁灭,火山喷发前偃松在天池火山上分布到海拔 2200 m 上下,目前偃松在此海拔带已不见踪迹(刘琪璟,1993)。

火山喷发毁灭植被,形成大面积裸地,迫使植被重新演替,这为研究植被演替尤其是原生演替的早期阶段提供了独特的条件(Jones *et al.*, 2003)。最早关注火山喷发后的植被演替研究是在 1883 年印度尼西亚的喀拉喀托火山(Krakata Volcano) 喷发后开展的研究(Self *et al.*, 1981)。之后,随着火山活动数量的增加和样地观测技术的发展,越来越多的生态学家、植物学家相继开展火山喷发后的植被演替研究,比如, Tsuyuzaki 等(1987, 1995, 2009) 和 del Moral 等(1993, 1999, 2010) 在 1977 年有珠火山(Usu Volcano) 和 1980 年圣海伦斯火山喷发后掀起了火山干扰环境下植被演替研究的热潮。

植被演替是一定地段上的植物群落由一个类型向另一个类型发生实质且有顺序演变的过程,是生态系统结构和功能从简单到复杂、从低级到高级演变的过程(龚直文等,2009)。火山喷发后的植被演替除了具备普通植被演替的共性外,还具有自身的特殊性,即火山喷发后的植被演替是从火山喷发物形成的裸地上开始的。根据火山喷发物类型的不同,主要分为熔岩裸地和火山灰裸地两大类。熔岩裸地需要长期的岩石风化、有机质积累和土壤形成,植物才能建群,因此包括地衣→苔藓植物→草本植物→灌木植物→乔木植物发展阶段。火山灰裸地上的植被演替可以不经地衣→草本→灌木阶段,直接从乔木阶段开始演替,如白桦(*Betula platyphylla*) 和落叶松(*Larix gmelinii*) 等阳性先锋树种在有种源的情况下,在火山灰裸地上可以成林(徐文铎等, 2004)。

火山喷发后的植被分布格局、演替动态、演替速率和演替轨迹由生物因子和非生物因子共同决定(Tsuyuzaki *et al.*, 1995)。首先,残遗种(火山喷发后残留的物种) 为演替提供了生命的来源,植被恢复需要以未受火山喷发影响的区域或残遗种所在的区域作为种源,开始种子传播过程。因此,这些生物因子是植被能够在裸地上开始演替的首要条件。另外,一些非生物因子对火山喷发后植被演替的制约作用也不可忽视。其中,作为一种大尺度、高强度的自然干扰,火山喷发事件本身的特性对后期的植被演替会产生深远影响;作为植物生长所必需的环境因子,火山基质、土壤、气候等从多方面影响着火山喷发后的植被演替。本文将分别讨论生物因子和非生物因子对火山喷发后植被演替的制约机制。

1 生物因子

1.1 残遗种

火山喷发形成的熔岩裸地和火山灰裸地上可能会残留具有生命迹象的孤岛斑块。火山喷发时,大部分植被被毁灭,但有的植物因为有岩石屏障、峡谷或冰雪的保护而躲过了火山灰、熔岩流、碎屑流或横向冲击波的破坏(del Moral *et al.*, 1999)。这些植物斑块离散地分布在熔岩裸地和火山灰裸地上,就像茫茫大海上的小岛,被称为“安全岛”。“安全岛”是一些物种的“避难所”,这些幸存下来的物种称为残遗种(residual species),它们在植被演替的过程中发挥了不可替代的作用。熔岩孤丘(Kipukas)就是一种典型的“安全岛”,是原来的火山岩或非火山岩完全被后来的熔岩流所环绕,但并未被覆盖,上面常有残遗种生长(del Moral *et al.*, 1999)。

残遗种在原生演替的早期阶段发挥了显著作用。首先,它们是火山灰、火山碎屑等喷发物上的本土植物,对火山环境的适应能力更强,生长速度更快。研究表明,由残遗种演化而来的植物一般比从种子萌发而来的植物长得更快,长势更好(Turner *et al.*, 1998)。其次,植被演替速率与残遗种的丰度存在正相关性。因为丰富的残遗种能够改善“安全岛”毗邻地区的微气候和土壤环境,为种子萌发和外来物种定植创造有利条件(del Moral *et al.*, 1993)。

1.2 种子传播

种子传播是指传播体从母体脱落后传播到其他点位的过程,传播体可以是孢子、种子、果实、复合果、部分植株或者整个植株(der Pijl, 1982; Howe *et al.*, 1982; Nathan, 2013; Trakhtenbrot *et al.*, 2014; Vazačová *et al.*, 2014)。火山喷发后植被的自然恢复很大程度上依赖于种子传播(Nakashizuka *et al.*, 1993; Bakker *et al.*, 1996; Corlett *et al.*, 2000),尤其是被火山熔岩覆盖导致繁殖体或种源缺乏的地区,种子传播更是成为其植被恢复不可或缺的途径。种子传播的媒介主要有风、水、动物、人类等(McKey, 1975; Bakker *et al.*, 1996; Benítez-Malvido *et al.*, 2014)。海洋火山上种子传播的主要媒介是水和风,而大陆火山上种子传播的主要媒介是风和动物(Nakashizuka *et al.*, 1993; del Moral *et al.*, 1999)。

种子传播对植被演替的影响与种子传播能力、地形和海拔等因子有关。

种子的形态决定了种子传播能力,而种子传播能力直接影响火山喷发后的物种建群范围。有的种子小而轻,表面生有絮毛、冠毛或羽翅,能够通过风媒传播到很远的地方(苏志尧等, 1993),传播能力较强。在火山喷发后植被演替的过程中,这类物种一般成为先锋物种,它们建群后植被演替速率明显加快,因为先锋物种能够改善火山喷发带来的恶劣的微气候和土壤环境,为次生物种建群提供有利条件。白桦和落叶松的种子具备这些特点,传播距离超过 200 m。公元 1215 年,天池火山喷发后,它们作为阳性先锋树种在大范围内迅速建群。

不同地形对种子传播具有不同的制约作用,进而影响植被演替速率。del Moral(1993, 1999) 研究发现,平地或缓坡是种子传播和物种建群的良好场所,植被演替速率快;而山脊、峡谷、水域则会阻碍种子的传播,它们两侧的植被演替速率和植被分布格局存在很大差异。同时,微地形也会影响种子传播,如冲沟边缘、岩石缝隙等,这些地方背风,种子不易到达,植被演替慢。

火山喷发后植被演替速率随海拔升高而降低(Nakashizuka *et al.*, 1993),种子传播是重要原因之一。种子传播的路径是从低海拔的种源区向高海拔地带传播。海拔越高,路程越远,种子传播所需要的时间越长;同时,海拔越高,坡度越陡,种子越难到达,从而导致植被演替速率越慢。同时,随着海拔升高,气温降低,降水减少,即使种子能够到达也很难萌发。Marler(2011)、del Moral(2010) 分别对菲律宾的皮纳图博火山(Pinatubo Volcano) 和圣海伦斯火山上的植被演替展开研究,均得出植被演替速率随海拔升高而降低的结论。皮纳图博火山喷发 15 年后,山谷的植被丰度是山顶的两倍(Marler *et al.*, 2011);圣海伦斯火山海拔每升高 250 m,植被丰度降低 50%(del Moral *et al.*, 2010)。

2 非生物因子

2.1 火山喷发事件

火山喷发后的植被演替与火山喷发事件本身的性质息息相关(Maarel, 1993),干扰尺度(灾害区面积)、严重度和频度是衡量火山喷发对植被干扰程度的基本三要素(表 1),它们之间存在复杂的交互作用,从而使火山喷发后的植被演替过程变得更加复杂(图 1)。

修改自 Turner 等(1998)。状态 A: 当火山干扰

表 1 基于干扰机理下的尺度、频度、严重度的定义
Table 1 Definitions for components of a disturbance regime: Scale, frequency and severity

名称	定义
干扰尺度	每一个干扰事件干扰的平均面积
干扰频度	单位时间内干扰事件发生的平均次数
干扰严重度	干扰事件对有机体、群落、生态系统等的影响程度

修改自 Turner *et al.* (1998)。

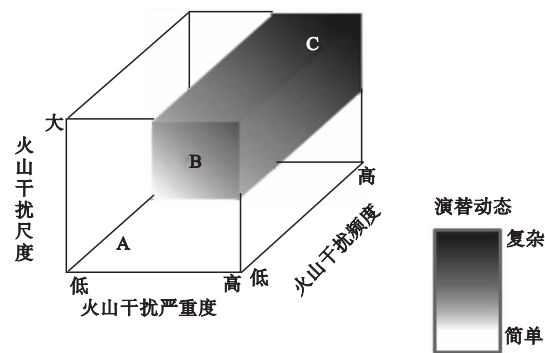


图 1 随火山干扰尺度、严重度、频度而变化的植被演替
Fig.1 Vegetation succession following volcanic disturbances varying in scale, severity and frequency

尺度小、严重度低(残遗种丰富)时,植被演替动态简单,演替轨迹可预测。状态 B: 当火山干扰尺度大、严重度高(残遗种稀少)时,植被演替动态较复杂,演替轨迹不可预测,且由干扰斑块的尺度、形状和轮廓决定。状态 C: 大尺度、高严重度的火山干扰频繁发生时,植被演替动态复杂,演替轨迹可能发生质变。

2.1.1 火山干扰尺度 本文中的火山干扰尺度是指火山喷发事件对地表植被破坏面积的大小,它由火山爆发指数(volcanic explosivity index,简称 VEI)和地质条件共同决定。火山爆发指数(VEI)越高,地质条件越不稳定,对植被的破坏面积越大。不同的火山喷发物对植被的干扰范围存在较大差异。高温岩浆喷出地表后立即凝固,流动距离不超过 10 km,对植被的破坏面积小,局限在火山口附近;火山泥石流沿河流沟谷等低洼地带流动数千米远,毁坏沿河谷分布的植被;火山碎屑流覆盖范围往往超过数百平方千米;火山灰能飘到很远的地方,对植被的干扰范围最广,往往超过数千平方千米(del Moral *et al.*, 1999)。距今约 800 年前,天池火山发生 7 级普林尼式大爆发,火山灰最远飘到 1000 km 以外的日本北海道北部(Machida *et al.*, 1983, 1987, 1990); 74000 年前,位于印尼苏门达腊岛北部的多巴火山(Toba Volcano)发生 8 级超大规模爆发,约 4000×

10⁴ km²的南亚和东南亚地区被火山灰覆盖(Blinkhorn *et al.*, 2012)。

这种干扰尺度的差异间接影响建群种的类型和植被演替速率(del Moral, 1999),进而影响整个区域的植被分布格局和演替动态(McClanahan, 1986; Bergeron *et al.*, 1993)。其原因在于,火山干扰尺度不仅影响边缘效应的发挥,而且制约物理环境的变化范围。火山干扰尺度越小,边缘效应越能发挥积极作用,即使火山裸地上的残遗种很少,周边未受损的群落依然能够为裸地斑块上的植被演替提供繁殖体,植被演替速率越高(Adie *et al.*, 1994; da Silva *et al.*, 1996)。火山干扰尺度越大,火山裸地的核心区不能有效地从周边未受损的植物群落获得繁殖体,而是依靠风媒传入种子,植被演替速率越低。研究表明,1980 年圣海伦斯火山喷发,3 分钟内推倒或烧毁了 625 km²的森林,木材损失量高达 940×10⁴ m³(del Moral *et al.*, 1993),这种大尺度的火山干扰导致风媒物种是其植被恢复后的优势物种(Dale *et al.*, 2003)。同时,火山干扰尺度越大,物理环境的变动范围越大,生物因子与非生物因子之间的交互作用越复杂,植被的空间动态就越复杂。

2.1.2 火山干扰严重度 火山喷发对不同地区的破坏程度决定了植物的存活概率和空间分布格局,存活下来的植物往往成为后期植被恢复的种源与繁殖体,其丰度和盖度对植被演替动态尤其是原生演替的早期阶段具有重要作用(Franklin, 1985; Dale *et al.*, 2005)。天池火山分别于公元 1668 年和 1702 年有两次小规模喷发,这两次喷发强度低,只有火山口附近的植被遭到较小程度的破坏并很快恢复,整个区域的植被分布格局和演替动态几乎未受火山喷发的影响。然而,天池火山在公元 1215 年发生 7 级普林尼式大爆发,喷出 76~116 km³的火山灰、熔岩,引发泥石流和森林火灾,方圆 100 km 范围内的原始森林植被遭到破坏(徐文铎等, 2004)。这次严重的火山干扰使长白山 4 个坡向的植被分布格局和演替动态变得更加复杂,除北坡以外,其他 3 个坡向的植被演替不再服从垂直地带性规律(赵大昌, 1984; 戴璐, 2008)。更有甚者,约 74000 年前,超级火山多巴火山喷出约 2500~3000 km³(Aldiss *et al.*, 1984; Oppenheimer, 2002)火山灰,夷平了 20000 km²地表植被(Michale *et al.*, 2012)。这次超级火山喷发对当地的植被造成了毁灭性灾难,使植被需要数个世纪才能演替到顶级状态。因此,火山干扰严重度是决

定植被演替的又一个重要因素。

2.1.3 火山喷发频度 火山喷发频度对植被演替的影响主要表现在时间尺度上。一般而言,当火山喷发频度较低时,某些耐火的种子,如球果,具有充足的时间萌发并建群。当火山喷发频度增加时,大多数乔木在其种子没有成熟之前便被毁灭;即使有大量的种子在火山喷发过程中幸存下来,它们可能在幼苗阶段就被二次火山喷发毁灭。因此,在高频度火山喷发条件下,植被很难完成演替或需要更长时间才能恢复到火山喷发前的状态。Ogden(1998)研究新西兰系列火山表明,新西兰的火山每100~200年喷发一次,伴随每次火山喷发的是大范围的森林火灾和泥石流,大面积的森林植被被烧毁或被掩埋,它们需要几个世纪才能恢复到火山喷发前的状态。

另外,火山喷发频度对植被的演替轨迹也会产生影响。一种观点认为,频繁的火山喷发会打破生态系统的稳定性进而改变植被的演替轨迹。Turner(1998)也认为,高频度的火山喷发会对幸存下来的物种进行二次破坏,降低其丰度和多样性,导致植物群落不能恢复到火山喷发前的森林群落,而演替成灌丛或草本群落。对于喷发时间间隔较长的火山,如休眠火山,植物群落通过提高自身的耐火性,如树皮变厚,来适应火山喷发带来的火干扰,植被的演替轨迹比较稳定,一般不会出现大的波动。另一种观点是以Linder为代表,其认为在生态系统比较稳定的休眠火山上,植被的演替轨迹也会随时间发生改变(Linder *et al.*, 1997)。

2.2 火山基质

在景观生态学中,基质通常是指斑块镶嵌内的背景生态系统或土地利用形式,是面积最大、连通性最好、对景观动态控制程度最强的景观要素。在火山景观中,植被生长和演替是在火山喷发物上进行的,火山喷发物是控制植被演替的主导因素(del Moral, 2007; Tsuyuzaki, 2009; Prach *et al.*, 2014)。因此,对于火山景观,基质是指火山喷发物,主要包括:火山灰、火山熔岩、火成碎屑物、火山泥流物等不同类型(del Moral, 1999)。火山喷发后的植被演替是原生演替还是次生演替与火山喷发物的类型有关。火山熔岩、火山碎屑物和大部分火山泥流物一般是纯裸地,在这些基质上开始的演替多为原生演替;由于火山灰和少部分火山泥流上会残留一些植被,因此它们上面进行的演替是次生演替(del Moral, 1999)。

植被演替轨迹是指植被演替系列(植被组成、群落结构等)随时间变化的趋势。最开始一致认为这种趋势是不可能呈线性或收敛的,甚至是不可预测的。后来,生态学家们发现植被演替轨迹是可以预测的,一般呈现单元和多元两种趋势。最早关于植被演替轨迹的单元演替顶级学说是由Clements于1916年提出的:在统一气候区内,不管演替初期的条件多么不同,植被总是倾向于减轻极端情况而演替成顶级群落。但是这个假设无法验证。Hanson于1962年提出了一个可以验证的单元演替顶级理论:植被从演替的早期阶段到晚期阶段,不同演替系列的相似性会增加。这个理论强调植物群落随时间循序渐进的变化,可以用实验进行验证。植被的多元演替理论则是指植被演替系列随时间变化差异性增加,最终出现多种演替顶级。

火山喷发后的植被演替是呈现单元演替轨迹还是多元演替轨迹很大程度上取决于火山基质的异质性程度。del Moral(2010)研究圣海伦斯火山上的植被演替得出,在植被演替的早期阶段多元演替是主要趋势,只有在少数种子传播缺乏、种间竞争激烈且气候因子起主导作用的立地上才会出现不显著的单元演替趋势。Tsuyuzaki(1991, 2009)研究有珠火山上的植被演替时也得出了相似的结论。Prach(2014)进一步指出,当火山基质相同或相似而立地条件差异明显时,植被演替的趋同性逐渐增强;当火山基质差异较大时,即使立地条件相同或相似,植被演替的分异性也会越来越显著;而当火山基质和立地条件同时相似或同时差异明显时,植被演替的趋同性和分异性将都不显著(表2)。

2.3 土壤因子

火山喷发使原来的土壤层被火山灰、火山熔岩、火山碎屑等喷发物覆盖,形成了恶劣的非生命环境。比如,火山熔岩、浮石的主要特征为密度低、黏性差、营养物质缺乏,尤其是氮缺乏。研究表明,1980年圣海伦斯火山喷发后土壤中磷的含量为400

表2 不同立地条件和火山基质上植被演替趋势的单元性和多元性

Table 2 Vegetation succession trends in divergence vs. convergence on different habitats and in different volcano substrates

立地条件	火山基质	
	差异大	相似或相同
差异大	演替轨迹不显著	单元演替轨迹
相似或相同	多元演替轨迹	演替轨迹不显著

引自 Prach *et al.*(2014)。

$\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 钾的含量为 $1100 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 而氮的含量仅为 $25 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ (del Moral *et al.*, 1993), 这种贫瘠的火山基质不能满足植物生长所必需的营养, 植被演替慢。随着岩石风化, 有机质积累, 具有肥力的表土层逐渐形成, 植被演替速率加快。

土壤的形成主要是通过化学风化、植物固氮和物理风化来实现。化学风化促使岩石中的钾、磷等元素在土壤中积累, 增加土壤的湿度和黏性。同时, 一些草本植物或灌木, 如羽扇豆 (*Lupinus polyphyllos*), 具有很强的固氮能力并且呈高密度斑块状聚集, 它们死后将氮素释放到土壤中, 提高土壤的有机质含量和蓄水能力, 为其他物种定植创造了良好的土壤环境 (del Moral *et al.*, 1993; Walker *et al.*, 2003, 2013)。研究表明, 圣海伦斯火山喷发后, 80% 的植物倾向于在羽扇豆死后的残丘上建群 (del Moral *et al.*, 1993)。物理风化通过岩石崩解和火山灰侵蚀改善植被生长的环境, 植被演替速率加快。昼夜温差使岩石崩解产生缝隙, 这些缝隙往往成为植物生长的“避风港” (del Moral *et al.*, 1999)。火山灰下埋藏了大量的种子库和残遗种, 火山灰一旦被风、雨水或冰雪融水侵蚀, 这些种子和残遗种露出地表, 在光照、温度、水分适宜的条件下重新建群, 植被演替速率加快 (Wang *et al.*, 2007)。Tsuyuzaki (1987, 1995) 研究有珠火山表明, 火山灰被侵蚀后的冲沟上的植被比周围未被侵蚀区域的植被恢复得快。同时, 靳英华等 (2013) 也提出, 长白山北坡植被演替速率快于东坡的原因主要是北坡较早的完成了火山灰侵蚀过程。然而, 过于频繁的火山灰侵蚀导致表土层不稳定, 破坏植物根系, 反而不利于植被恢复 (Lindig-Cisneros *et al.*, 2006)。

2.4 气候因子

火山活动是影响气候变化的重要外部因子 (郭正府等, 2002)。强火山喷发 (火山爆发指数 $\text{VEI} \geq 4$) 甚至会导致全球气候异常, 这种异常一般持续 4~5 年 (李平原等, 2012)。对气候变化产生主要影响的是火山喷发喷出的气溶胶、悬浮颗粒、 SO_2 、HF 及 HCL 气体 (李晓东等, 1993), 它们通过使气温降低、降水异常和破坏生态环境间接影响地表的植被演替。

强火山喷发形成的平流层气溶胶能强烈反射和散射太阳辐射, 减少入射的太阳短波辐射, 使地表温度降低, 这种异常低温不仅冻死地表植被, 而且不利于种子萌发和幼苗定植 (李靖等, 2005)。1815 年,

印度尼西亚的坦博拉火山 (Tambora Volcano) 喷发引起气候变冷, 产生的夏季暴风雪使英国林业损失惨重。李晓东 (1994) 研究表明, 1991 年皮纳图博火山喷发使局地最大温度下降 1.4°C , 全球平均温度下降达 0.5°C , 严重干扰了植被的正常演替。

强火山喷发还会引起局部地区降水异常, 频繁的旱涝灾害扰乱植被演替动态。火山喷发产生的火山灰和 SO_2 气体增加大气中的吸湿性凝结核, 催化降水的发生; 另外, 火山产生的大量水汽也有利于局部地区水汽达到过饱和状态 (李靖, 2005)。张先恭 (1985)、刘永强 (1993) 等研究 500 年强火山喷发与中国旱涝灾害得出: 火山喷发会加剧我国降水在时空分布上的不均匀性。旱涝灾害不仅直接破坏大面积的森林植被, 而且妨碍植被的正常演替。

再次, 火山喷发喷出的卤化物破坏地表植被和生态环境。一是 HF 气体吸附在火山灰表面, 形成迅速扩散的 HF 气体云, 沉降后污染植被。二是 HCL 气体破坏大气圈臭氧层甚至形成“臭氧空洞”, 使地表植被因接受过量紫外线辐射而损坏死亡。HCL 气体还会形成酸雨, 造成地表植被大规模死亡 (郭正府等, 2007)。

因此, 在火山喷发后的早期, 植被演替速率低 (Hansen *et al.*, 1947; del Moral *et al.*, 1993)。随着气溶胶、悬浮颗粒、 SO_2 、HF 及 HCL 气体扩散或沉降, 气温和降水恢复正常, 生态环境得到改善, 植物生长所需的光照、温度和水分条件适宜, 植被演替速率迅速增加。

3 展 望

火山喷发后的植被演替已经在地球上的主要火山上得到一定研究, 只有全面了解火山喷发后植被演替的影响因子, 才能深入探讨在火山干扰环境下的植被演替机理, 并解释火山喷发后植被分布格局与植被演替动态的特殊性。目前已开展火山喷发后植被演替研究的著名火山有: 美国的圣海伦斯火山 (St. Helens Volcano)、日本的有珠火山 (Usu Volcano)、中国的天池火山 (Tianchi Volcano)、菲律宾的皮纳图博火山 (Pinatubo Volcano)、新西兰的塔拉纳基火山 (Taranaki Volcano) 和陶波火山 (Taupo Volcano)、印度尼西亚的喀拉喀托火山 (Krakatau Volcano) 和多巴火山 (Toba Volcano) 等。对于近 150 年来喷发的火山, 如圣海伦斯火山、有珠火山、皮纳图博火山等, 主要通过建立固定样地进行长期跟踪研

究,如定期收集样地内的植被类型、种类、株数等信息,然后采用去趋势对应分析(DCA)、主成分分析(PCA)等方法研究植被的演替情况。这类研究在跟踪火山灰、熔岩裸地上完整的植被演替过程时具有显著优势,尤其是为探讨原生演替的早期阶段(地衣、苔藓)的植被动态提供了宝贵的资料。对于喷发年代达千年甚至万年以上的火山,如天池火山、陶波火山、多巴火山等,由于早期演替阶段的样地数据无法获取,因此关于这类火山上植被演替的研究主要集中在中晚期演替阶段(草本、灌木和乔木)。同时,样品检测是研究这类火山上植被演替的常用方法,主要表现为通过鉴定泥炭层中的炭化木(赵大昌,1984)或分析火山灰中的花粉孢子(戴璐等,2008)分析植被演替规律。但是,通过建立固定样地对年轻火山上的植被动态进行逐年跟踪调查仍是火山喷发后植被演替研究的主流。

随着数学、“3S”、计算机数值仿真和实验室模拟等技术的发展,将模型与“3S”技术相结合在大尺度上研究并预测火山喷发后的植被演替动态已崭露头角,尤其是在研究喷发年代久远的火山上的植被演替时,这种方法更显示出独特的优势。这方面的研究主要有:Thrippleton(2014)应用景观模型Land-Clim成功模拟了陶波火山喷发后长达1700年的植被演替过程,Bey(2003)应用Evapoclimatology模型模拟了喀拉喀托火山自1883年喷发后植被演替的4个阶段。同时,地理信息系统(GIS)在多元数据的整合、数据的统计分析、模型建立等方面功能强大,利用遥感(RS)进行当前植被动态监测和卫星定位技术(GPS)进行野外数据采集都显示了无限的前景,它们为模型验证提供了有效的技术支撑和数据支持,从而提高了模型模拟的准确性。因此,应用模型与“3S”技术相结合在大尺度上研究火山喷发后的植被演替是一种值得推广的新的研究视角。

参考文献

- 戴璐. 2008. 火山喷发对长白山东坡历史植被演替的影响(硕士学位论文). 吉林: 东北林业大学.
- 戴璐, 武耀祥, 韩士杰, 等. 2008. 火山大爆发对长白山东坡历史植被演替的影响. 生态学杂志, 27(10): 1771-1778.
- 龚直文, 亢新刚, 顾丽. 2009. 森林植被恢复阶段群落研究动态综述. 江西农业大学学报, 31(2): 283-291.
- 郭正府, 刘嘉麒. 2002. 火山活动与气候变化研究进展. 地球科学进展, 17(4): 595-604.
- 郭正府, 陈晓雨, 刘嘉麒. 2007. 中国大陆火山活动对气候与环境影响的研究进展. 矿物岩石地球化学通报, 26(4): 319-322.
- 靳英华, 许嘉巍, 梁宇, 等. 2013. 火山干扰下的长白山植被分布规律. 地理科学, 33(2): 203-208.
- 李靖. 2005. 近一千年世界火山活动与我国旱涝分布的关系(硕士学位论文). 北京: 中国气象科学研究院.
- 李靖, 张德二. 2005. 火山活动对气候的影响. 气象科技, 33(3): 193-198.
- 李平原, 刘秀铭, 刘植, 等. 2012. 火山活动对全球气候变化的影响. 亚热带资源与环境学报, 7(1): 83-88.
- 李晓东, 王绍武, 黄建平. 1993. 火山喷发对气候影响信号的检测. 应用气象学报, 4(4): 458-467.
- 李晓东, 王绍武, 黄建平. 1994. 火山活动对气候影响的数值模拟研究. 应用气象学报, 5(1): 90-97.
- 刘琪璟, 王战, 王少先. 1993. 长白山近期火山爆发对高山亚高山植被的影响. 地理科学, 13(1): 57-61.
- 苏志尧, 仲铭锦. 1993. 种子传播的生态学特点. 仲恺农业技术学院学报, 6(1): 48-53.
- 刘永强, 李月洪, 贾朋群. 1993. 低纬和中高纬度火山爆发与我国洪涝的关系. 气象学报, 19(11): 3-7.
- 徐文铎, 何兴元, 陈玮, 等. 2004. 长白山植被类型特征与演替规律的研究. 生态学杂志, 23(5): 162-174.
- 赵大昌. 1984. 长白山火山爆发和植被发展演替关系的初步探讨. 自然资源, 4(3): 72-78.
- 张先恭, 张国富. 1985. 火山活动与我国旱涝、冷暖的关系. 气象学报, 3(2): 196-207.
- Adie AB, Dale VH, Smith EP, et al. 1994. Barriers to tropical lowland forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Columbia. *Restoration Ecology*, 2: 219-229.
- Aldiss DT, Ghazali SA. 1984. The regional geology and evolution of the Toba volcano-tectonic depression, Indonesia. *Journal of the Geological Society*, 141: 487-500.
- Bakker JP, Grootajans AP, Hermans M, et al. 1996. Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 461-490.
- Benítez-Malvido J, González-Dí P, Lomera R, et al. 2014. Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates. *American Journal of Botany*, 101: 970-978.
- Bergeron Y, Dansereau PR. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science*, 4: 827-832.
- Bey A. 2003. Evapoclimatology modelling of four restoration stages following Krakatau's 1883 destruction. *Ecological Modelling*, 169: 327-337.
- Blinkhorn J, Parker AG, Ditchfield P, et al. 2012. Uncovering a landscape buried by the super-eruption of Toba, 740000 years ago: A multi-proxy environmental reconstruction of landscape heterogeneity in the Jurreru Vally, south India. *Quaternary International*, 258: 135-147.
- Corlett RT, Hau BCH. 2000. Seed dispersal and forest restoration// Elliott SJ, Kerby DB, Hardwick K, eds. *Forest Restoration for Wildlife Conservation*. International Tropical Timber Organization and The Forest Restoration Research,

- Chiang Mai University ,Thailand: 317-325.
- da Silva JM , Uhl C , Murray G. 1996. Plant succession , landscape management , and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* , **10**: 491-503.
- Dale VH , Adams WM. 2003. Plant reestablishment 15 years after the debris avalanche at Mount St. Helens , Washington. *Science of the Total Environment* , **313**: 101-113.
- Dale VH , Delgado-Acevedo J , MacMahon J. 2005a. Effects of modern volcanic eruptions on vegetation// Marti J , Ernst GGJ , eds. *Volcanoes and the Environment*. Cambridge: Cambridge University Press: 227-249.
- Dale VH , Swanson FJ , Crisafulli CM. 2005b. Disturbance , survival , and succession: Understanding ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens// Dale VH , Swanson FJ , Crisafulli CM , eds. *Ecological Response to the 1980 Eruption of Mount St. Helens*. New York: Springer: 3-11.
- del Moral R , Bliss LC. 1993. Mechanisms of Primary Succession: Insights Resulting from the Eruption of Mount St Helens// Begon M , Fitter AH , eds. *Advances in Ecological Research*. Waltham: Academic Press: 1-66.
- del Moral R , Wood DM. 1993. Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *Journal of Vegetation Science* , **4**: 223-234.
- del Moral R , Grishin SY. 1999. Volcanic Disturbances and Ecosystem Recovery// Wakker LR , eds. *Ecosystems of Disturbed Ground*. Amsterdam: Elsevier Science: 137-160.
- del Moral R. 2007. Limits to convergence of vegetation during early primary succession. *Journal of Vegetation Science* , **18**: 479-488.
- del Moral R , Saura JM , Emenegger JN. 2010. Primary succession trajectories on a barren plain , Mount St. Helens , Washington. *Journal of Vegetation Science* , **21**: 857-867.
- der Pijl LV. 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. New York: Springer.
- Efford JT , Clarkson BD , Bylsma RJ. 2014. Persistent effects of a tephra eruption (AD 1655) on treeline composition and structure , Mt Taranaki , New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* , **52**: 245-261.
- Fosberg FR. 1959. Upper limits of vegetation on Mauna Loa , Hawaii. *Ecology* , **92**: 144-146.
- Franklin JF. 1985. Ecosystem responses to the eruption of Mount St. Helens. *National Geographic Research* , **1**: 198-216.
- Hansen HP. 1947. Postglacial forest succession , climate , and chronology in the Pacific Northwest. *Transactions of the American Philosophical Society* , **49**: 1-130.
- Howe HF , Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* , **13**: 201-228.
- Jones GA , Henry GH. 2003. Primary plant succession on recently deglaciated terrain in the Canadian High Arctic. *Journal of Biogeography* , **30**: 277-296.
- Juvik JO , Rodomsky BT , Price JP , et al. 2011. "The upper limits of vegetation on Mauna Loa , Hawaii": A 50th-anniversary reassessment. *Ecology* , **92**: 518-525.
- Linder P , Elfving B , Zackrisson O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* , **98**: 17-33.
- Lindig-Cisneros R , Galindo-Vallejo S , Lara-Cabrera S , et al. 2006. Vegetation of tephra deposits 50 years after the end of the eruption of the Paricutin Volcano , Mexico. *The Southwestern Naturalist* , **51**: 455-461.
- Maarel E. 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *Journal of Vegetation Science* , **4**: 733-736.
- Machida H , Arai F. 1983. Extensive ash falls in and around the Sea of Japan from large late quaternary eruptions. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* , **18**: 151-164.
- Machida H , Moriaki H , Arai F. 1987. Historical eruptions of the Changbai volcano resulting in large-scale forest devastation (deduced from widespread tephra) . *The Temperate Forest Ecosystem* , **20**: 23-26.
- Machida H , Moriaki H , Zhao DC. 1990. The recent major eruption of Changbai Volcano and its environmental effects. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University* , **25**: 1-20.
- Marler TE , del Moral R. 2011. Primary succession along an elevation gradient 15 years after the eruption of Mount Pinatubo , Luzon , Philippines. *Pacific Science* , **65**: 157-173.
- Masuzawa T , Sakio H. 1985. Ecological studies on the timberline of Mt. Fuji. *The Botanical Magazine* , **98**: 15-28.
- McClanahan TR. 1986. The effect of a seed source on primary succession in a forest ecosystem. *Vegetatio* , **65**: 175-178.
- McKey D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. *Coevolution of Animals and Plants* , **246**: 158-191.
- Michale DP , Peter D , Jones S , et al. 2012. The Toba volcanic super-eruption , environmental change , and hominin occupation history in India over the last 140000 years. *Quaternary International* , **258**: 119-134.
- Nakashizuka T , Iida S , Tanimoto T , et al. 1993. Seed dispersal and vegetation development on a debris avalanche on the Ontake volcano , Central Japan. *Journal of Vegetation Science* , **4**: 537-542.
- Nathan R. 2013. Dispersal Biogeography// Levin SA , ed. *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)* . Waltham: Academic Press: 539-561.
- Ohsawa M. 1984. Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio* , **57**: 15-52.
- Ogden J , Basher L , Mcglone M. 1998. Botanical briefing fire , forest regeneration and links with early human habitation: Evidence from New Zealand. *Annals of Botany* , **81**: 687-696.
- Oppenheimer C. 2001. Limited global change due to the largest known quaternary eruption , Toba $\approx$ 74 kyr BP? *Quaternary Science Reviews* , **21**: 1593-1609.
- Prach K , Pyšek P , Rehoukova K. 2014. Role of substrate and landscape context in early succession: An experimental ap-

- proach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **16**: 174–179.
- Self S, Rampino MR. 1981. The 1883 eruption of Krakatau. *Nature*, **294**: 699–704.
- Thrippleton T, Dolos K, Perry GLW *et al.* 2014. Simulating long-term vegetation dynamics using a forest landscape model: The post-Taupo succession on Mt Hauhungatahi, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, **38**: 26–38.
- Trakhtenbrot A, Katul GG, Nathan R. 2014. Mechanistic modeling of seed dispersal by wind over hilly terrain. *Ecological Modelling*, **274**: 29–40.
- Tsuyuzaki S. 1987. Origin of plants recovering on the volcano Usu, northern Japan, since the eruptions of 1977 and 1978. *Vegetatio*, **73**: 53–58.
- Tsuyuzaki S. 1991. Species turnover and diversity during early stages of vegetation recovery on the volcano Usu, northern Japan. *Journal of Vegetation Science*, **2**: 301–306.
- Tsuyuzaki S. 2009. Causes of plant community divergence in the early stages of volcanic succession. *Journal of Vegetation Science*, **20**: 959–969.
- Tsuyuzaki S, del Moral R. 1995. Species attributes in early primary succession on volcanoes. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 517–522.
- Turner MG, Baker WL, Peterson CJ, *et al.* 1998. Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, **1**: 511–523.
- Vazacová K, Münzbergová Z. 2014. Dispersal ability of island endemic plants: What can we learn using multiple dispersal traits. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **209**: 530–539.
- Veblen, TT, Ashton DH, Schlegel FM, *et al.* 1977. Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile. *Journal of Biogeography*, **4**: 275–294.
- Walker LR, del Moral R. 2003. Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. Cambridge: Cambridge University Press.
- Walker LR, Sikes DS, Degange SC, *et al.* 2013. Biological legacies: Direct early ecosystem recovery and food web reorganization after a volcanic eruption in Alaska. *Ecoscience*, **20**: 240–251.
- Wang FX, Wang ZY, Lee JHW. 2007. Acceleration of vegetation succession on eroded land by reforestation in a subtropical zone. *Ecological Engineering*, **31**: 232–241.
-
- 作者简介 周胜男,女,1989年生,硕士研究生,主要从事景观生态学和生态学模型研究。E-mail: zhoushengnan13@mailsucas.ac.cn
- 责任编辑 张敏
-