

植物自然更新研究进展*

李小双^{1,2*} 彭明春³ 党承林³

(¹中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; ²中国科学院研究生院, 北京 100049; ³云南大学生态学与地植物学所, 昆明 650091)

摘要 植物自然更新是一个复杂的生态学过程,它对种群的增殖、扩散、延续和群落稳定及演替具有重要的作用,是植被动态研究的热点。目前国内外在这方面的多数研究主要从更新过程中的某一或几个阶段入手,分析各生态因子对更新的影响,或从林窗、火烧、动物等干扰对自然更新影响的角度揭示植被自然更新的机制。本文从植物自然更新方式、干扰对更新的影响及群落的更新等方面进行了总结,并提出了今后该领域的研究建议。

关键词 自然更新; 干扰; 群落更新

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2007)12-2081-08

Research progress on natural regeneration of plants LIXiao-shuang^{1,2}, PENG Ming-chun³, DANG Cheng-lin³ (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(12): 2081-2088

Abstract Natural regeneration of vegetation is a complicated ecological process, which plays important roles in the multiplication, spread and continuation of plant population and the stabilization and succession of plant community, being a hotspot in the research of vegetation dynamics. At present, many researches at home and abroad are starting with certain or several stages in the process of vegetation regeneration to approach the effects of ecological factors on the regeneration, or trying to reveal the mechanisms of the regeneration from the aspect of the disturbances caused by forest gap, fire and animal activities. This paper summarized the researches on the modes of the natural regeneration of vegetation, effects of disturbances on the regeneration, and the regeneration of plant communities. Some suggestions for the further study in this field were put forward.

Key words natural regeneration; disturbance; community regeneration

1 引言

狭义上,自然更新是指植物体的部分有机体丢失或损伤的再生长(regrowth);广义还包括由于自然或人类活动造成植物种群破坏后的再生(rebirth)。广义的自然更新包含了多方面的生态过程,包括植物的开花和结实、种子扩散和萌发、幼苗建成和生长、植物种繁殖过程及其伴生种的种群变化等过程(Harper 1977)。植物的自然更新影响着群落的物种组成、结构和动态变化,是种群得以增殖、扩散、延

续和维持群落稳定的一个重要生态过程。种群是群落的种类组成和结构的基础,在群落中的种群一直处于不断变化的过程,从种子产生、扩散、萌发、幼苗定居和建成、到衰老枯倒,每个阶段都面临着与外界环境的适应挑战,因而影响每个阶段的任何因子均会影响植物更新过程的完成。另外,人为活动和自然因素的干扰,对植物种群数量和分布格局及群落结构与功能等都有不同程度的影响。为了适应各种外界环境压力,不同的物种采取不同的更新策略。自然更新受更新物种的生物生态学特性、所处的生境条件、与相邻物种的关系及干扰的类型、尺度、强度、频率等方面的影响。有些物种因受多种因素的制约,不能及时更新而被其它物种替代,有些物种因

* 国家重点基础研究发展规划资助项目(2003CB415103)。

** 通讯作者 E-mail: lixiaoshuanglj@tom.com

收稿日期: 2006-10-20 接受日期: 2007-10-06

能通过一种或多种更新策略, 延续且保持其在群落中的地位和维持了群落的稳定。

19 世纪末, 有学者发现许多树种在其林下“只见幼苗不见幼树”, 特别是地带性植被中的一些建群种表现为自然更新不良 (Herrera 1995)。在英国, 栎林下更新不良引起了关注 (Evans 1988)。20 世纪 50 年代, 一些学者也发现云杉 (*Picea asperata*) 更替冷杉 (*Abies concolor*), 冷杉更替云杉, 以及山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 与其它树种相互更替, 而这些树种常不在其林冠下更新, 而是在别的树木林冠下更新等现象 (斯波尔和巴恩斯, 1982)。许多学者对更新不良的种群和群落产生极大的兴趣, 因而植物自然更新的研究也由萌芽、发展阶段而逐步走向成熟。从 20 世纪 70 年代以来, 对植物自然更新开展了大量的研究, 形成了许多更新理论和实验模型, 积累了大量的资料成果, 为植被的恢复、保护和经营管理提供了理论依据。本文从植物自然更新方式、干扰对更新的影响及群落的更新等方面对该领域的研究进行总结和展望。

2 自然更新方式

植物的自然更新保证了种群的持续生存、繁衍及维持群落的组成与结构稳定。种子植物的自然更新可通过有性繁殖和无性繁殖 2 种方式来实现。

采取何种更新对策主要是由物种的遗传特性和适应外界环境压力 (生境和干扰机制) 决定的。不同物种甚至同一物种在不同的生境和干扰机制影响下, 有时以种子更新为主, 有时又以萌生更新为主, 有时 2 种更新方式共同存在 (高贤明等, 2001; 费世民等, 2004)。2 种更新方式各有优劣, 种子更新对不同环境的适应能力方面存在优越性, 能提高或维持种群的遗传多样性, 对种群进化十分重要; 而萌生更新在选择上有优势, 因有庞大的母株根系支持, 更能有效地利用土壤中水分和养分资源, 形成的枝条健壮且生长较快, 对环境具有更强的适应能力, 对群落的维持及稳定性有着极其重要的意义 (Sokal, 1984)。

2.1 种子更新

在种子更新过程中, 植物要经过种子生产、种子扩散、种子萌发、幼苗定居和幼树建成等阶段。植物在其生活史过程中, 对每个阶段环境压力的影响, 只有选择适宜的生态对策才能完成其生活史。若不能有效地应对外界环境压力, 任何一个阶段都有可能

成为更新过程中的一个瓶颈, 以至不能实现更新。

2.1.1 种子生产过程各阶段对更新的影响

种子生产过程包括植物开花、传粉、受精、种子发育、种子成熟、种子雨和种子库的时空动态变化。

植物的开花、传粉、受精、种子的发育和成熟等过程是了解自然更新过程的起点, 也是了解植物种生殖对策的基础。这方面的研究主要包括花的形态结构、开花结实动态 (陈章和等, 1999; 刘林德等, 2002)、开花物候 (陈波等, 2003; 肖宜安等, 2004)、繁育系统 (Baker & Hurd 1968)、昆虫对开花和结果的危害及传粉机制等 (Stebbins 1970)。

种子雨和种子库是现代生态学研究的一个热点, 因为种子雨和种子库是植物自然更新的物质基础, 其组成、数量和分布的时空格局影响自然更新的能力和方向。种子雨及种子库的研究始于 20 世纪 30 年代 (刘济明和钟章成, 2000), 目前国内外已作了大量工作, 对这方面的研究主要在以下几个方面:

(1) 种子性状对更新影响的研究。种子性状主要包括种子大小、质量、形状和品质等, 它是植物生殖策略的重要方面之一 (Harper 1977)。如种子大小是物种更新生态位的重要特征, 在荫蔽环境、枯枝落叶层下或对演替后期的物种, 大种子有利于种子萌发和幼苗建成 (Foster 1986), 但土壤种子库中的种子生理死亡和萌发后死亡趋向于较大粒径种子, 霉变则趋向于较小粒径种子 (陈智平等, 2005)。Hume (1993) 研究表明, 动物大多取食大种子, 因为大种子比小种子有更丰富的能量资源或更易被发现。因而种子性状差异可能影响种子扩散、休眠格局、萌发、幼苗生长状况、成年植物个体的大小、寿命以及植株个体的竞争能力 (Mand & Pyšek 2005), 从而影响植物自然更新的完成。目前, 大多研究主要集中于种子的个体大小、重量、品质对种子的扩散、萌发、幼苗存活与生长、种群更新和群落种类组成与结构的影响 (Xiao *et al.*, 2004)。

(2) 种子雨和种子库时空动态对更新影响的研究。种子雨 (seed rain) 和种子库 (seed bank) 是植被更新和恢复的物质基础, 也是植物群落动态的重要组成部分 (Harper 1977), 它们在植被演替和扩散过程及对物种的遗传多样性等起着重要的作用 (Milberg & Persson 1994)。目前国内外对种子雨的动态研究已不少, 但对它的定义还比较模糊, 一般都认为它指的是母株上的有性繁殖体 (种子或果实) 从下落开始到下落结束的这一动态过程 (Willson

1985)。种子雨的组成、大小、时间动态和空间分布等受植物物候、年龄、树冠大小、植物构件的配置、果实或种子性状(如大小、形态和开裂方式)等自身生物学特性和外界环境因素(如风、昆虫、鸟类和啮齿动物等)的影响(Bakker *et al.*, 1996)。

土壤种子库是指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部存活种子的总称,它包括当地种子生产的一部分,同时还有从外地种子的输入(Simpson & Parker 1989)。根据种子在土壤中存留时间的长短,可分为瞬时土壤种子库(transient soil seed bank)和持久土壤种子库(permanent soil seed bank),前者指种子在土壤中生活力不超过1年,在1年内即萌发、失去活力或其它因素而损失;后者是指种子能在土壤中保持生活力超过1年以上,因物种的特性和外界环境而异,有些甚至可达数百年之久(Thompson & Grime 1979)。植物群落中的种子库不仅能够反映目前的植被现状而且能够反映过去附近区域植物的发生情况。它在原生或次生演替中决定现存植物种类组成、结构、动态和时空分布等方面起了很大的作用(Lavorel *et al.*, 1991)。

种子雨是种子库的直接来源,因而种子雨的组成、大小和格局将影响到种子库的组成、大小和格局,进而影响植物的自然更新。认识不同区域种群种子雨和不同区域土壤种子库,对于深入分析种群的更新对策、物种扩散和植被恢复具有重要的意义。对种子雨和种子库的研究,目前主要是通过统计和调查其组成、数量和分布的时空格局及动态等来研究植物自然更新的(Hendry *et al.*, 1995),但对种子库的潜在更新能力研究较少(Middleton, 2003)。

在我国,对种子雨和种子库的研究报道较多,但对草本植物研究甚少,多为木本树种。如栲树(*Castanopsis fargesii*) (刘济明和章钟成, 2000)、云杉(*Picea asperata*) (尹华军和刘庆, 2005)、滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoiles*) (苏文华和张光飞, 2002)、臭柏(*Sabina vulgaris*) (王哲等, 2005)、白背桐(*Mallothus paniculatus*) (唐勇等, 1998)、锥连栎(*Quercus franchetii*) (费世民等, 2004)和高山栲(*Castanopsis delavayi*) (费世民等, 2005),等。

2.1.2 种子扩散对更新的影响 种子扩散是种子雨再分配及影响种子雨、种子库时空格局的一个重要生态过程,直接影响种子和幼苗的命运,进而影响种群的更新动态和分布格局(Rey & Alcantara 2000),它是理解植物群落动态的一个重要过程

(Harper 1977)。种子扩散是植物进化的重要因素,它可分为2个扩散阶段(Murray 1986),第一阶段,即因重力、风力或自身的扩散结构等因素,种子雨从植株(母树)到靠近母树地面的运动过程;第二阶段,即主要是动物(如啮齿动物、鸟类、猴类、蚂蚁和甲虫等)对种子搬运、掩埋的再次迁移过程,改变了种子和幼苗的分布格局(Levey & Byme 1993)。

种子扩散直接影响着群落更新过程和群落的物种组成(Janzen 1988)。种子扩散的方式与生境、种源特征和传播者有密切的关系,因植物生活型和所处生境的不同而存在明显的差别。绝大多数的风播植物是藤本植物或林冠树木,灌木种类较少;风或蚁类传播种子的植物趋向于干旱的生境,而脊椎动物传播种子的植物大多分布在潮湿的生境(Howe & Smallwood 1982)。对种子扩散的研究,目前国内外主要集中在动物对种子传播的地理生态学意义及动物和风传播的生态后果等方面(Wunderle 1997)。总的来说,对第二扩散阶段研究比较多,由于这是一个涉及到动物行为的复杂过程(Stiles 1989),因而是研究的重点也是难点。

2.1.3 种子萌发和幼苗 种子萌发和幼苗的生长、发育、定居是植物生活史中对外界环境压力反应最为敏感时期,决定种群自然更新的重要阶段(Harper 1977)。在这过程中主要取决于物种生物学特性和对外界环境条件的适应能力,不同的物种采取不同的生态对策,从而导致不同的命运。

(1) 光和温度对种子萌发和幼苗的影响。在种子萌发和幼苗阶段易受光和温度的影响,适宜的光照和温度条件是种子萌发和幼苗定居的关键。特别是在林下,光因子变化又影响生境中的温度和湿度,任何影响光因子的因素都会影响种子植物自然更新。光对种子萌发和幼苗的影响主要由光照强度、光周期、光谱成分的对比关系构成。温度过高或过低可能引起种子休眠或抑制种子的萌发和幼苗的生长,影响成活,增加死亡。而交替变化的温度有利于很多植物种子的萌发(Baskin & Baskin 1998)。

目前,国内外主要通过人工控制光和温度来研究种子萌发、幼苗生长和生理学特性(黄振英等, 2001),而且这些工作大多只集中1年生植物,在野外的研究也局限性于林窗和林内植物种子萌发和幼苗生长状况的调查对比,进行描述性地解释(吴泽民等, 2000)。但光对植物种子的萌发和幼苗生长的影响,多关注在光照强度上,光的其它特征对种子

萌发和幼苗生长影响的研究国内涉及较少。

(2) 土壤理化性质对种子萌发和幼苗的影响。土壤中的水分、营养物质以及上述的光因子是植物生活史中的首要生长要素,影响着植物幼苗的生存、生长和发育及生产物质的分配 (Palle & Jigen, 1997)。

目前,国外研究土壤中的水分和营养物质对植物种子萌发和幼苗生长状况的影响,同时也研究光因子 (Shibu *et al.*, 2003) 对其的影响,因为光、水和营养物质等对植物更新的影响常常是相互作用的 (Sipe & Bazzaz 1995)。但在我国,将上述 3 个因子或更多因子同时进行研究的较少,主要是单独研究分析土壤水分、pH 值、N、P、K 等因子对种子萌发和更新幼苗生理生态特性的影响 (曾小平等, 2004; 张丽珍等, 2005)。

(3) 凋落物对更新的影响。凋落物的类型和厚度对植物自然更新具有双重影响 (Lopez-barrera & Gonzalez-espinosa 2001),特别是植物在种子萌发和幼苗阶段,凋落物可降低土壤水分的蒸发率,减小温度的大幅度变化,改变了动物的取食环境和提供丰富的养分资源等为种子萌发和幼苗生长发育建造了好的微环境;同时由于厚而致密的凋落物,萌发前种子不能接触土壤 (Facelli & Pickett 1991a)、阻止或延迟幼苗到达土壤表面,分解凋落物基质可能产生的化学影响 (Bosy & Reader 1995) 和凋落物极显著地影响了光的强度和改变了光谱组成,特别是导致了枯枝落叶层下的红光成分下降 (Facelli & Pickett 1991b),影响光敏色素系统等 (Baskin & Baskin, 1998),而影响种子萌发和幼苗的出现和建立。凋落物对种子萌发和幼苗阶段影响研究,主要通过研究凋落物的物理障碍、毒性效应和改变微生境条件等对种子萌发和幼苗生长、发育和建成的影响 (Simard *et al.*, 2003)。

2.2 萌生更新

萌生更新方式也是植物重要的一种繁殖对策,对种群的延续、群落的物种组成与结构稳定的维持、自然更新、植被恢复和保护生物学等均有重要作用。在不利的环境条件和干扰胁迫下,植物采取萌生更新是一个普遍存在的现象 (Bell 2001)。当植物的地上部分被火和其它干扰破坏或去除后,萌枝主要从以下途径发生: 1) 因干扰刺激地下休眠芽而引起萌枝发生 (James 1984); 2) 从具有分生组织的树桩 (stumps)、木质的块茎 (lignotubers) 或树结 (burls)

长出 (Zammitt 1988)。植物的萌生力主要取决于本身的生物生态学特性与干扰类型、频率和强度,尤其是植物的大小和年龄 (Bradstock & Myerscough 1988)。

以往对森林群落更新研究多从种子雨、种子库和种苗库等方面考虑,但对同等作用的萌枝更新研究就相对较少 (Bond & Midgley 2001)。近年来,由于萌生更新在植物自然更新过程中的生态学意义越来越引起人们的重视,目前在外国主要从萌枝的生物生态学特性、萌枝发生的机理、个体生活史策略及影响因素、萌生更新对种群和群落的组成结构与动态的影响等方面进行了研究 (Kumbiegel 1999),尤其是萌生更新作为植物种群和群落火后更新的重要机制等方面研究比较多 (Konstantinidis & Tsiourlis 2006)。

在我国对这方面的研究主要工作还处于探索阶段,对萌生更新的机理研究不多,主要对天然林萌枝生态学的研究及探讨一些经济林木被砍伐后的更新状况 (王希华等, 2004)。

3 干扰与更新

干扰是自然界的普遍现象。在森林动态中,干扰是指破坏林分结构,使物理环境因子或资源有效性发生改变的相对独立的事件 (梁僵萍等, 2002)。从干扰的性质上分析,可分为自然干扰和人为干扰。植物自然更新是一个极为重要的生态学过程,在这个过程中,种子的生产、扩散、土壤种子库中种子的活力、幼苗转化、更新萌发体的形成及生长等,每个阶段都受不同程度的干扰。干扰对植物自然更新的影响有正反两个方面,不同的干扰类型、强度、频度和历史等对更新过程中的不同阶段有不同的影响。目前,国内外对干扰与更新的研究主要通过林窗、火烧或动物等对更新的影响。

3.1 林窗更新

林窗这一概念是伴随森林循环的研究而提出来的 (Whimore 1989),它主要是由于生物因素,如茎干的大小、林分环境、树种的生物学特性和植物病原体等或非生物因素,如风的强度、时间、降雨量、地形特征、土壤状况和干扰历史等而引起倒木或枯立木产生的现象 (Evenham & Brokaw, 1996)。如何定义林窗是非常重要的,在研究林窗的历史过程中,提出了不少林窗定义。Runkle (1981) 在研究美国东北部的湿润阔叶原生林时,定义了 2 种类型的林窗,即林

冠林窗 (canopy gap) 和扩展林窗 (expanded gap), 前者指在开阔林冠下的森林死地被物 (forest floor) 的表面积, 后者还包括延伸到林冠林窗周围的林冠树木树干基部的邻近面积。在研究热带森林生态系统时, Brokaw (1982) 将林窗定义为平均高于森林死地被物 2 m 以上的林冠中一个垂直投影的开口 (hole)。林窗形成以后, 其中的生境将发生改变, 由于不同树种具有不同的生物生态学特性, 因而对林窗生境的响应也是不一样的 (Battaglia *et al.*, 1999)。林窗是物种自然更新和群落演替变化的驱动因素, 它的形成与消亡过程也是物种不断自然更新与群落演替变化的生态学过程。

从 20 世纪 70 年代至今, 林窗已日益成为生态研究的热点, 通过几十年的研究, 各国生态学者在这方面取得了丰硕的成果。目前主要是通过研究林窗内异质微生境特征, 林窗的形状和面积大小, 林窗形成的时间与林窗的动态变化, 林内物种更新动态的对比及提出一些林窗动态模型等方面来研究林窗对植物自然更新过程的影响 (Denslow, 1987; 包维楷等, 2001; 王周平等, 2001; 何永涛等, 2003; 陶建平和臧润国, 2004)。且形成了一些具有建设性的林窗更新理论, 对森林的自然变化规律、生物多样性维持机理与经营管理等方面有重要的理论和实践意义。

3.2 火烧与更新

对地中海植被类型 (Mediterranean-type vegetation) 来说, 火是比较普遍和主要的干扰因子, 这种植被类型大多是耐火植物, 是对火胁迫适应的一种进化策略 (Naveh, 1975)。Keeley (1991) 提出, 植物的火后更新策略有 3 种类型: 1) 在地中海流域的绝大多数阔叶树种和灌木主要是通过植物的地下部分进行萌生更新; 2) 通过种子萌发和萌生更新, 这类主要是灌木和多年生的草本植物, 它们不仅能利用火后的特殊环境占据火前的位置而且能够通过建成新的幼苗而扩散; 3) 通过种子库中的种子萌发来进行更新, 这类主要是在火发生期间被烧死的植物。

火烧对植物群落的影响包括 2 方面: 1) 它烧死了大量的植物, 破坏了群落的结构和功能, 改变了群落的更新和演替格局及土壤的理化性质与养分循环, 给自然生态系统带来严重的损害 (Daskalou, 1996); 2) 火烧作为影响植物群落更新的决定性生态因子之一, 能改变植物开花物候、果实的开裂、种子的散落和萌发 (Heranz *et al.*, 1998), 改变种子种皮对水的渗透性 (Thanos *et al.*, 1992), 破坏或驱除

在种皮、胚乳和胚芽上的化学抑制剂或寄生昆虫, 改变胚芽的代谢格局 (Stone & Juhren, 1951), 还能够改善群落结构, 促进物质循环和新的物种生长发育, 有利于促进自然生态系统的良性循环, 在维持生物多样性等方面起着重要作用 (Cain & Shelton, 2003)。

近 30 年来, 国内外对火后植物种群动态变化的描述、植物的火后更新机制、林火因子 (包括火的强度、发生季节、频率和持续时间等) 对群落演替的影响、火后演替方向和过程等已有大量研究 (Glitzenstein *et al.*, 1995; 王绪高等, 2004)。

3.3 动物与更新

植物在其生活史的每个阶段都面临着动物 (如, 昆虫、脊椎动物和真菌等) 攻击的风险, 消耗或损害植物的繁殖器官, 降低了植物适合度, 改变了种群结构和动态、群落结构和物种多样性的维持, 从而影响植物自然更新。但有些动物又是植物自然更新的重要参与者, 通过搬运、分散和贮藏等过程使繁殖体到达适宜的生境, 提高物种的存活, 促进植物自然更新、种群的扩散和影响植物的多样性等 (Xiao *et al.*, 2006)。

国内外有关动物与植物之间相互关系的研究比较多, 主要通过动物对植物繁殖体的寄生、取食、搬运和贮藏等行为和过程来研究动物对植物自然更新的影响。如, 寄生昆虫对森林中的栎树和松树等的更新研究 (Magnus, 2000), 鸟类、小型啮齿动物和猴类等对果实扩散及危害的研究 (王巍和马克平, 1999; 马杰等, 2004) 以及蚂蚁对种子传播的影响或蚂蚁与植物之间互利共生的研究 (Andersen, 2001); 还有通过食果动物消化道后, 种子仍具有萌发能力 (Wilson, 1992), 对一些植物的种群动态和植物-食果动物的协同进化具有重要的作用 (Traveset, 1998) 的研究。

4 群落的更新

在不同植被类型中, 生境特点、种群的结构、群落的种类组成和结构及动态变化是不同的, 因而植物自然更新的机制和规律因植被类型不同而有所差别。如栎林在以栎树树种为优势的原生群落下更新不良和幼苗生长发育不好, 然而在以松类针叶树种为优势的群落林冠下或林缘环境下, 则有利于栎树的自然更新 (Lorimer *et al.*, 1994)。在国外, 对热带森林 (Denslow, 1987)、温带落叶林 (Lorimer, 1989)

和温带针叶林 (Lertzman, 1992) 等森林类型的自然更新有大量的研究, 但主要集中于林窗对更新动态影响的研究。

目前我国对常绿落叶阔叶混交林 (熊小刚等, 2002)、针阔混交林 (王周平等, 2001) 和寒温性针叶林 (张丽珍等, 2005) 等植被类型的自然更新进行了分析。对常绿阔叶林 (包维楷等, 2001; 何永涛等, 2003; 达良俊等, 2004) 和热带雨林 (陶建平和臧润国, 2004) 也进行了较为深入的探讨, 但主要也是集中于林窗对更新动态影响的研究。

5 展望

植物自然更新过程是一个复杂的生态学过程, 它对种群的增殖、扩散、延续和群落稳定及演替具有重要的作用。因而植物自然更新一直是群落动态学中的热点之一。近几十年来, 国内外的生态学者对植物自然更新有大量的研究报道, 形成了不少更新理论和建立了一些更新动态模型。但大多数是从种子更新方式和林窗更新理论来进行研究的, 对植物萌生更新方式探讨较少。研究的方法也主要从种子更新方式过程中的某一或几个阶段来研究, 试图找出一个因子来说明对自然更新的影响。在复杂的环境中, 影响植物自然更新并不仅仅是单个因子的影响, 而是多个因子的综合作用。种群在自然更新过程中任一阶段只要不适应某一因子, 该因子就会是一个限制因子, 因而使这一阶段可能成为自然更新过程中的瓶颈。目前研究生态因子对植物种群自然更新的影响, 大多从野外调查或实验收集的数据资料 and 现象对自然更新过程进行一般描述分析, 而未从更深层次地揭示植物种群自然更新的机制。研究的对象主要是各种森林类型, 局限于林窗的更新动态及森林群落中的建群种或一些具有经济价值的物种, 对草本植被类型的研究相对较少。对自然更新研究应从种群水平、群落水平上研究植物自然更新的过程和机制较少。今后对物种自然更新研究应加强以下几个方面:

(1) 应全面地、深入地研究各生态因子或多个生态因子对种群自然更新的影响。如, 更新物种光合生理生态特性研究、不同光谱成分和日照长度在自然更新过程中不同阶段中的作用或多个生态因子对自然更新过程中不同阶段的综合影响的研究等;

(2) 在对各种森林类型自然更新研究的同时, 对草本植被类型的更新研究是非常必要的, 特别对造成

严重生态环境和经济损失的有害杂草的更新过程和机制的研究具有现实意义;

(3) 自然界中的植物不是孤立存在的, 而是由其自身的遗传特性和外界环境的共同结果。把研究对象作为一个孤立事件来解释物种更新过程, 不能全面地、科学地揭示物种自然更新的机制和规律。因而应加强从群落水平来探讨植物的更新过程和机制;

(4) 加强对萌生更新方式机理的研究;

(5) 不同物种甚至同一物种不同生长阶段耐火能力、火后恢复能力和更新机制是不一样的, 因而关注火后植物群落更新的过程和格局, 对植被恢复、建设及火的管理具有重要的意义;

(6) 大多植物的自然更新是一个较长时间且复杂的生态过程, 在同一环境中不同的物种可能采取不同更新对策, 同一物种在不同环境压力表现的更新状况也可能不一, 因而应加强物种自然更新研究的时空尺度, 即对同一物种分布在不同地域的自然更新研究或长期观测分析物种的更新动态。

致谢 唐勤教授对本文提出了宝贵的意见, 在此深表谢意!

参考文献

- 包维楷, 刘照光, 袁亚夫, 等. 2001 瓦屋山中亚热带湿性常绿阔叶林的林窗形成特征. 应用生态学报, 12(4): 485-490
- 陈波, 达良俊, 宋永昌. 2003 常绿阔叶树种栲树开花物候动态及花的空间配置. 植物生态学报, 27(2): 249-255
- 陈章和, 罗洁源, 周云龙. 1999 几个气候区木本植物的开花结果物候. 热带亚热带植物学报, 7(2): 102-108
- 陈智平, 王辉, 袁宏波. 2005 子午岭辽东栎林土壤种子库及种子命运研究. 甘肃农业大学学报, 40(1): 7-12
- 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 2004 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. 植物生态学报, 28(3): 376-384
- 费世民, 何亚平, 杨灌英, 等. 2005 攀枝花山地高山栲种群种子雨动态研究. 四川林业科技, 26(4): 1-8
- 费世民, 何亚平, 王鹏, 等. 2004 二滩库区锥连栎林土壤种子库和幼苗格局初步研究. 四川林业科技, 25(2): 15-20
- 高贤明, 王巍, 杜晓军, 等. 2001 北京山区辽东栎林的径级结构、种群起源及生态学意义. 植物生态学报, 25(6): 673-678
- 何永涛, 李贵才, 曹敏, 等. 2003 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗更新研究. 应用生态学报, 14(9): 1399-1404
- 黄振英, 张新时, Gutteman Y, 等. 2001 光照、温度和盐分对梭梭种子萌发的影响. 植物生理学报, 27(3): 275-280
- 梁建萍, 王爱民, 梁胜发. 2002 干扰与森林更新. 林业科学研究, 15(4): 490-498
- 刘济明, 钟章成. 2000 梵净山栲树群落的种子雨、种子库

- 及更新. 植物生态学报, 24(4): 402-407
- 刘林德, 祝宁, 申家恒, 等. 2002 刺五加、短梗五加的开花动态及繁育系统的比较研究. 生态学报, 22(7): 1041-1048
- 马杰, 李庆芬, 孙儒泳, 等. 2004 啮齿动物和鸟类对东灵山地区辽东栎种子丢失的影响. 生态学杂志, 23(1): 107-110
- 苏文华, 张光飞. 2002 昆明西山滇青冈林内滇青冈种子库动态的研究. 云南植物研究, 24(3): 289-294
- 唐勇, 曹敏, 张建侯, 等. 1998 西双版纳白背桐次生林土壤种子库、种子雨研究. 植物生态学报, 22(6): 505-512
- 陶建平, 臧润国. 2004 海南霸王岭热带山地雨林林隙幼苗库动态规律研究. 林业科学, 40(3): 33-38
- 王巍, 马克平. 1999 岩松鼠和松鸦对辽东栎坚果的捕食和传播. 植物学报, 41(10): 1142-1144
- 王希华, 严晓, 闫恩荣, 等. 2004 天童几种常绿阔叶林优势种在砍伐后萌枝更新的初步研究. 武汉植物学研究, 22(1): 52-57
- 王绪高, 李秀珍, 贺红土, 等. 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(5): 35-41
- 王哲, 张国盛, 王林和, 等. 2005 毛乌素沙地天然臭柏群落种子产量、种子库及幼苗更新. 干旱区资源与环境, 19(3): 195-200
- 王周平, 李旭光, 石胜友, 等. 2001 重庆缙云山针阔混交林林隙树木更替规律研究. 植物生态学报, 25(4): 399-404
- 吴泽民, 黄成林, 韦朝领. 2000 黄山松群落林隙光能效应与黄山松的更新. 应用生态学报, 11(1): 13-18
- 肖宜安, 何平, 李晓红. 2004 濒危植物长柄双花木开花时间与生殖特性. 生态学报, 24(1): 14-21
- 熊小刚, 熊高明, 谢宗强. 2002 神农架地区常绿落叶阔叶混交林树种更新研究. 生态学报, 22(11): 2001-2005
- 尹华军, 刘庆. 2005 川西米亚罗亚高山云杉林种子雨和土壤种子库研究. 植物生态学, 29(1): 108-115
- 曾小平, 赵平, 蔡锡安, 等. 2004 不同土壤水分条件下焕铺木幼苗的生理生态特性. 生态学杂志, 23(2): 26-31
- 张丽珍, 牛伟, 郭晋平, 等. 2005 关帝山寒温带性针叶林土壤营养状况与林下更新关系研究. 西北植物学报, 25(7): 1329-1334
- 斯波尔 SH, 巴恩斯 BV(赵克绳等译). 1982 森林生态学. 北京: 中国林业出版社.
- Andresen E. 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 61-78
- Baker HG, Hurd PD. 1968. Intrafructal ecology. *Annual Review of Entomology*, 13: 385-414
- Bakker JP, Poschold P, Strykstra RJ *et al.* 1996. Seed banks and seed dispersal. Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45: 461-490
- Baskin CC, Baskin M. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. New York: Academic Press
- Battaglia LL, Sharitz RR, Michin PR. 1999. Patterns of seedling and overstory composition along a gradient of hurricane disturbance in an old-growth bottomland hardwood community. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(1): 144-156
- Bell DT. 2001. Ecological response syndromes in the flora of southwestern Western Australia: Fire resprouters versus reseeders. *Botanical Review*, 67: 417-440
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(1): 45-51
- Bosy JL, Reader RJ. 1995. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (Poaceae) litter. *Functional Ecology*, 9(4): 635-639
- Bradstock RA, Myerscough PJ. 1988. The survival and population response to frequent fires of two woody resprouters *Banksia serrata* and *Isopogon anemonifolius*. *Australian Journal of Botany*, 36: 415-431
- Brokaw NVL. 1982. The definition of tree-fall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14: 158-160
- Cain MD, Shelton MG. 2003. Fire effects on germination of seeds from *Rhus* and *Rubus*: Competitors to pine during natural regeneration. *New Forests*, 26: 51-64
- Daskalaku EN. 1996. Ecophysiology of the postfire regeneration in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) forests (in Greek). PhD Thesis, University of Athens, Athens, Greece
- Denslow JS. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 431-451
- Evans J. 1988. Natural regeneration of broadleaves. Forestry Commission Bulletin 78. London: Her Majesty's Stationery Office
- Everham III EM, Brokaw NVL. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Review*, 62: 113-185
- Facelli M, Pickett STA. 1991a. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, 57: 22-25
- Facelli M, Pickett STA. 1991b. Plant litter: Light interception and effects on old-field plant community. *Ecology*, 73: 1024-1031
- Foster SA. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: A review and synthesis. *Botanical Review*, 52: 260-299
- Glitzenstein JS, Platt WJ, Streg DR. 1995. Effects of fire regime and habitat on tree dynamics in north Florida longleaf pine savannas. *Ecological Monographs*, 65(4): 441-476
- Harper JL. 1977. The Population Biology of Plants. New York: Academic Press
- Hendry GAF, Thompson K, Band SR. 1995. Seed survival and persistence on a calcareous land surface after a 32-year burial. *Journal of Vegetation Science*, 6: 153-156
- Heranz M, Fernandez P, Martinez-Sanchez JJ. 1998. Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species. *Plant Ecology*, 136: 95-103
- Herrera J. 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, 76: 197-201
- Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228
- Hulme E. 1993. Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symposia of the Zoological Society of London*, 65: 269-287
- James S. 1984. Lignotubers and burls: Their structure, function

- and ecological significance in Mediterranean ecosystems *Botanical Review*, **50**: 225–266
- Janzen DH. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest. *Growth. Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**: 105–116
- Keeley JE. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral *Botanical Review*, **57**: 81–116
- Konstantinidis P, Tsiourlis G, Xofis P. 2006. Effect of fire season, aspect and pre-fire plant size on the growth of *Arbutus unedo* L. (strawberry tree) resprouts *Forest Ecology and Management*, **225**: 359–367.
- Kunmbiegel A. 1999. Growth forms of biennial and phrenial vascular plants in central Europe *Nordic Journal of Botany*, **19**(2): 217–226
- Lavorel S, Lebrun JD, Debussche M, et al. 1991. Nested spatial patterns in seed bank and vegetation of Mediterranean old-fields *Journal of Vegetation Science*, **2**: 367–376
- Lertzman KP. 1992. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine old-growth forest *Ecology*, **73**(2): 657–669
- Levey DJ, Byrne MM. 1993. Complex ant-plant interactions: Rainforest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators *Ecology*, **74**: 1802–1812
- Lilje FM. 2000. Influence of patch scarification and insect herbivory on growth and survival in *Fagus sylvatica* L., *Picea abies* L. Karst and *Quercus robur* L. seedlings following a Norway spruce forest *Forest Ecology and Management*, **134**: 111–123
- Lpez-barra F, González-espinoza M. 2001. Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*. A laboratory study *New Forests*, **21**: 59–70
- Lorimer CG. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure *Ecology*, **70**(3): 565–567.
- Lorimer CG, Chapman JW, Lambert WD. 1994. Tall understory vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands *Journal of Ecology*, **82**: 227–237.
- Madsen P, Larsen JB. 1997. Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content *Forest Ecology and Management*, **97**: 95–105.
- Mand B, Pyšek P. 2005. How does seed heteromorphism influence the life history stages of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae)? *Flora*, **200**: 516–526
- Middleton BA. 2003. Soil seed banks and the potential restoration of forested wetlands after farming *Journal of Applied Ecology*, **40**: 1025–1034.
- Miiberg P, Petsson TS. 1994. Soil seed bank and species recruitment in road verge grassland vegetation *Annales Botanici Fennici*, **31**: 155–162
- Murray DR. 1986. Seed Dispersal. Sydney: Academic Press
- Naveh Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region *Vegetatio*, **29**: 199–208
- Rey PJ, Alcantara JM. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): Connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment *Journal of Ecology*, **88**: 622–633
- Runkle JR. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States *Ecology*, **62**: 1041–1051.
- Shibu J, Sara M, Craig LR. 2003. Growth, nutrition, photosynthesis and transpiration responses of longleaf pine seedlings to light, water and nitrogen *Forest Ecology and Management*, **180**: 335–344
- Sinard M, Bergeron Y, Siros L. 2003. Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada *Canadian Journal of Forest Research*, **33**(4): 672–681.
- Simpson RL, Parker VT. 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues // Leck MA, Parker VT, eds. *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego: Academic Press. 3–8
- Sipe TW, Bazzaz FA. 1995. Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: Survival and growth *Ecology*, **76**(5): 1587–1602
- Sork VL. 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak *Quercus rubra* (Fagaceae), using meta-tagged acorns *Ecology*, **65**: 1020–1022
- Stebbins GL. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**: 307–326
- Stiles EW. 1989. Fruits, seeds, and dispersal agents // Abrahamson WG, ed. *Plant Animal Interactions*. New York: McGraw Hill. 87–122
- Stone EC, Juhren G. 1951. The effect of fire on the germination of the seed of *Rhus ovata* Wats *American Journal of Botany*, **38**: 368–372
- Thanos CA, Georghiou K, Kadis CE, et al. 1992. Cistaceae: A plant family with hard seeds *Israel Journal of Botany*, **41**: 251–263
- Thompson K, Grime JP. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats *Journal of Ecology*, **62**: 893–921.
- Traveset A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: A review *Perspectives in Plant Ecology, Systematics and Evolution*, **1**: 151–190
- Whimore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees *Ecology*, **70**(3): 536–538
- Willson MF. 1992. The ecology of seed dispersal // Fenner M, ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford: CAB International. 61–85
- Wunderle M Jr. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands *Forest Ecology and Management*, **99**: 223–235.
- Xiao ZS, Wang YS, Harris M, et al. 2006. Spatial and temporal variation of seed predation and removal of sympatric large-seeded species in relation to innate seed traits in a subtropical forest, Southwest China *Forest Ecology and Management*, **222**: 46–54
- Xiao ZS, Zhang ZB, Wang YS. 2004. Dispersal and germination of big and small nuts of *Quercus serrata* in a subtropical broad-leaved evergreen forest *Forest Ecology and Management*, **195**: 141–150
- Zammit CA. 1988. Dynamics of resprouting in the lignotuberous shrub *Banksia oblongifolia* (Proteaceae). *Australian Journal of Ecology*, **13**: 311–320

作者简介 李小双,男,1976年10月生,博士研究生。研究方向为植物生态学。E-mail: lxiaoshuangdj@tom.com
责任编辑 王伟