

哀牢山湿性常绿阔叶林及不同类型次生植被的幼苗更新特征^{*}

李小双^{1,2} 刘文耀^{1,3*} 陈军文^{1,4} 袁春明^{1,5}

(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; ³Curtin University of Technology Perth WA 6845, Australia; ⁴云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201; ⁵云南省林业科学院, 昆明 650204)

摘要 采用“空间代替时间”的方法,对云南哀牢山徐家坝地区湿性常绿阔叶林及不同类型次生植被中木本植物幼苗的种类组成、数量及更新方式等进行了调查。结果表明:在所有调查样地中,共记录到木本植物幼苗 46 种,其中乔木 31 种、灌木 15 种。荒草地、滇山杨林、栎类萌生林、原生林 4 种不同植被类型的幼苗密度分别是 (421.9 ± 59.5)、(34.4 ± 8.1)、(31.6 ± 7.2)、(18.5 ± 6.6) 株 $\cdot 25 \text{ m}^{-2}$ 。随着演替的进行,灌木的比例逐渐减小,乔木的比例则逐渐增加。在森林恢复演替过程中,处于演替初期的荒草地灌木萌生更新占优势,到了演替后期则以乔木萌生幼苗更新为主。随着群落演替进程的增加,幼苗密度逐渐减少,幼苗生活型和木本植物的幼苗更新方式均发生变化。

关键词 幼苗更新; 生活型; 山地湿性常绿阔叶林; 演替; 哀牢山

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)10-1921-07

Seedling regeneration in primary moist evergreen broad-leaved forest and different type secondary vegetations in Ailao Mountains. LIXiao-shuang^{1,2}, LIU Wen-yao^{1,3}, CHEN Jun-wen^{1,4}, YUAN Chun-ming^{1,5} (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³School of Environmental Biology, Curtin University of Technology, Perth, WA 6845, Australia; ⁴College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; ⁵Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(10): 1921–1927.

Abstract By using space-time substitution method, an investigation was made on the species composition, density, and regeneration mode of woody plant seedlings in the primary moist evergreen broad-leaved forests and different type secondary vegetations in Xujiaba region of Ailao Mountains, Yunnan. The woody plant seedlings were of 46 species, including 31 tree species and 15 shrub species. Their density in virgin grassland, secondary *Populus bonatii* forest, *Lithocarpus* re-growth forest, and primary forest was 421.9 ± 59.5 , 34.4 ± 8.1 , 31.6 ± 7.2 , and 18.5 ± 6.6 stems $\cdot 25 \text{ m}^{-2}$, respectively. With the progress of succession, the proportion of shrubs decreased, while that of trees increased gradually. In the process of succession, the sprouting of shrub species was the dominant regeneration pattern at the early stage (grassland), whereas that of tree species was the major regeneration strategy at the late stage (primary forest), the density of woody plant seedlings decreased gradually, and the life-form and regeneration modes of the seedlings changed.

Key words seedling regeneration; life form; montane moist evergreen broad-leaf forest; succession; Ailao Mountains

* 中国科学院知识创新重要方向性项目 (KSCX2-YW-N-066-03)、国家自然科学基金项目 (30771705) 和中国科学院“百人计划”资助项目 (BRJH2002098)。

** 通讯作者 E-mail: liwy@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2009-02-22 接受日期: 2009-05-31

自然更新是森林生态系统自我繁衍恢复的重要手段之一。木本植物更新有 2 种方式, 即实生更新 (seedling regeneration) 和萌生更新 (sprouting regeneration) (Nanami *et al.*, 2004)。其中, 实生更新能提高或维持种群的遗传多样性, 对种群进化十分重要 (Kanno & Seiya, 2004); 而萌生更新因有庞大的母株根系支持, 能有效地利用土壤中水分和养分资源 (Miller & Kauffman, 1998)。在森林群落演替和恢复过程中, 通常实生和萌生 2 种更新方式共同发生作用, 但它们所起的作用有所不同。

木本植物的幼苗更新是森林群落演替、植被生态恢复等过程中非常关键的一步, 它不仅影响植物种群的数量动态和种群分布格局, 甚至可影响到森林群落演替过程 (Aguilera & Lauenroth, 1993)。迄今为止, 国内外有关实生幼苗及萌枝在种群更新、森林演替和恢复过程中的作用及动态变化已有很多报道 (何永涛等, 2000; 唐勇等, 2001; Nanami *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2007)。相对于实生更新而言, 萌生更新的作用往往被忽视 (Bond & Midgley, 2001)。而有研究表明, 萌生更新在森林恢复过程中起着重要的作用 (Kammesheidt, 1998; Miller & Kauffman, 1998; Simões & Marques, 2007)。另一方面, 国外探讨幼苗两种更新机制在森林演替和恢复过程中的作用也有一些报道 (Simões & Marques, 2007), 但是对于幼苗两种更新机制在森林次生演替不同阶段中的作用国内却报道不多。

哀牢山纵贯云南中南部, 是我国云贵高原、横断山地和青藏高原三大自然地理的结合部, 是云南亚热带北部与亚热带南部的过渡区, 也是生物多样性较丰富及植物区系地理成分荟萃之地, 因而具有十分重要的保护价值和科学意义 (邱学忠和谢寿昌, 1998)。然而, 随着人口的增长, 当地居民大量地开垦林地, 特别是烧荒耕作, 刀耕火种及对木材资源需求的增长等原因使原始森林受到严重破坏。取而代之的是大面积处于不同退化程度的次生林、退化灌丛、灌草丛和人工林等。虽然近几十年来国家大力提倡退耕还林、还草, 促进植被的自我修复, 大部分退化群落基本处于自然恢复状态, 但普遍存在着演替更新困难的问题 (中国科学院昆明分院生态研究室, 1983)。鉴于此, 本文以哀牢山中山湿性常绿阔叶林及其遭受破坏后处于不同演替阶段的次生植被类型为对象, 对各类植被中幼苗的种类组成、数量、多样性与更新方式进行了调查, 本文的研究目的是:

1) 了解实生和萌生幼苗个体数及其比例在各类植被中的变化情况; 2) 明确乔、灌木幼苗在各类植被中所占比例如何变化。本研究的结果将为该区域森林更新、生物多样性形成格局及其维持机制研究以及本区域森林资源的保护与管理 and 植被恢复实践提供科学依据。

1 研究地区和研究方法

1.1 自然概况

研究区域选择在哀牢山国家级自然保护区核心区的徐家坝地区, 地理位置为 $23^{\circ}35'N-24^{\circ}44'N$, $100^{\circ}54'E-100^{\circ}30'E$, 海拔 2000~2650 m, 属中山湿润性气候。年平均降雨量 1931 mm, 85% 以上的降雨集中分布在雨季 (5—10 月), 年蒸发量 1485.9 mm, 年平均相对湿度 86%; 年平均气温 $11.3^{\circ}C$, 最冷月平均气温 (1 月) $5.4^{\circ}C$, 最热月平均气温 (7 月) $15.6^{\circ}C$, 绝对最高气温 $23.5^{\circ}C$, 绝对最低气温 $-6.3^{\circ}C$, $\geq 10^{\circ}C$ 的活动积温 $3420^{\circ}C$ 左右。全年无霜期约 180 d 气候终年温凉潮湿, 林地土壤为山地黄棕壤 (邱学忠和谢寿昌, 1998)。

原生常绿阔叶林和次生群落是徐家坝地区的主要两大植被类型, 以木果石栎 (*Lithocarpus xylocarpus*)、腾冲栲 (*Castanopsis wattii*) 和景东石栎 (*L. jingdongensis*) 等为优势的原生中山湿性常绿阔叶林, 约占本区域总土地面积的 80%, 该群落一般分为乔木层、灌木层和草本层, 乔木层高 20~25 m, 胸径 30~50 cm, 盖度达 90% 以上, 乔木层除木果石栎、腾冲栲、景东石栎外, 还有南亚木荷 (*Schinanolonrahae*)、大花八角 (*Illicium macranthum*)、滇润楠 (*Machilus yunnanensis*)、红花木莲 (*Manglietia insignis*)、舟柄茶 (*Hartia sinensis*) 和黄心树 (*Machilus bombycina*) 等物种。灌木层以箭竹 (*Sinarundinaria nitida*) 占优势, 盖度达 80% 左右。草本层主要有细梗苔草 (*Carex teinogyna*)、粗齿冷水花 (*Pilea sinofasciata*)、金凤仙 (*Impatiens cyathiflora*)、滇西瘤足蕨 (*Plagiogyria communis*) 和紫花沿阶草 (*Ophiopogon wallichianus*) 等物种, 盖度 30% 左右。

本区域部分地段的原生森林植被过去曾遭受不同方式及强度的人为干扰和破坏, 在保护区边缘和徐家坝水库周围分布着不同类型的次生植被, 主要包括栎类萌生林、滇山杨林、旱冬瓜林及荒草地 (游承侠, 1983)。栎类萌生林是原生常绿阔叶林遭受人为砍伐或轻微的火烧, 由伐桩根系和萌生枝条恢

复形成栎类萌生林, 由伐桩根系和萌生枝条恢复形成栎类萌生林, 主要由云南越桔、景东石栎、珊瑚冬青 (*Ilex corallina*) 等树种组成, 树龄 100 年左右 (Young *et al.*, 1992), 树高约 15 m, 萌生现象突出, 在植物种类组成上近似于原生常绿阔叶林, 与原生林相比, 具有较高的林木密度和基面积, 树木年龄结构较均匀, 林下灌木、草本植物较少。滇山杨 (*Populus bonatii*) 林为 20 世纪 70—80 年代扩建徐家坝水库过程中, 部分原生林遭受严重破坏后形成的次生植被, 在徐家坝水库周围呈零星小片状分布, 乔木层以滇山杨为主, 树高 10 m 左右, 在一些地段有景东石栎、地檀香、厚皮香 (*Ternstroemia gymnanthera*) 和云南越桔, 林下植物以箭竹、细梗苔草等种类。荒草地是常绿阔叶林彻底遭受破坏后又反复火烧、放牧而形成的, 主要分布于徐家坝小盆地附近, 面积较小、且呈小块状分布, 以密集生长的毛蕨菜 (*Pteridium revolutum*) 层为主, 也生长有一定数量的其他植物如芒种花 (*Hypericum uralum*)、淡红荚蒾 (*Viburnum erubescens*)、地檀香 (*Gaultheria forrestii*) 和朝天罐 (*Osbeckia oipara*) 等, 群落高度 1 m 左右。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查 选择以上原生林及栎类萌生林、滇山杨林及荒草地 3 类次生群落作为调查样地进行幼苗更新的比较研究。于 2008 年 4—5 月, 采用“空间代替时间”的方法, 在徐家坝地区原生林及栎类萌生林、滇山杨林中分别布设 16 条 40 m × 5 m 的调查样带, 相邻 2 条样带间隔至少 5 m, 每条样带上设置 4 个 5 m × 5 m 样方, 样方间隔 5 m, 每一植被类型共 64 个样方。而徐家坝地区荒草地因面积小, 且多呈小块状分布, 故选择 4 片面积较大的荒草地分别布设了 4 条 40 m × 5 m 的样带, 共 16 个样方。本研究将高度 < 1.3 m 的木本植物视为幼苗。

在野外调查时, 参照高贤明等 (2001) 的野外调查方法, 将 1 个根系上只有 1 个茎干归为实生株 (单干基株), 有 1 个以上茎干归为萌生株 (多干基株, 即生于同一个根系的植株, 无论茎干数量多少均为 1 个基株)。记录样方内所有乔、灌木植物幼苗的种类、基株数、通过萌生发生的茎干数和高度。

1.2.2 数据处理 在本研究中, 将 1 个高度 < 1.3 m 的茎干视为 1 株幼苗来计算。计算每个植物群落中木本植物幼苗的密度、物种丰富度 (S)、Shannon-Wiener 多样性指数 (H') (Magurran 1988) 和不同演

替阶段之间幼苗物种组成的相似性系数 (C_s) (Sørensen 系数, Schoener 1970) 及萌生比例。其测度公式如下:

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

式中, P_i 为 i 物种的个体数占所有物种个体数的比例。

$$C_s = 2a / (A + B)$$

式中, A 和 B 为样地 1 和样地 2 的物种数, a 为 2 个样地共有的物种数。

萌生比例 = 萌生苗个体数 / 总幼苗个体数 × 100%

用 SPSS 13.0 软件做 one-way ANOVA 方差分析和多重比较及非参数相关性检验。

2 结果与分析

2.1 木本植物幼苗种类组成和数量特征

在本研究所调查的 52 条样带共计 5200 m² 的样方中, 共记录木本植物幼苗种类有 23 科 40 属 46 种, 其中乔木 14 科 26 属 31 种, 灌木 9 科 14 属 15 种 (表 1)。在原生山地湿性常绿阔叶林中主要以黄心树、丛花山矾和多花山矾等乔木幼苗居多; 在栎类萌生林中主要以黄心树、珊瑚冬青、多花山矾、卡瑞香和景东石栎幼苗较多; 在滇山杨林中主要以地檀香、淡红荚蒾、无量山小檗和珊瑚冬青幼苗较多; 在荒草地则主要以地檀香、淡红荚蒾、芒种花和朝天罐等灌木幼苗较多。从总体上看, 幼苗的组成及数量表现出随着群落演替进程的增加, 灌木幼苗数量逐渐减少, 乔木幼苗逐渐增多的趋势。

2.2 木本植物幼苗的密度和多样性

不同植被类型的幼苗密度、幼苗物种数和多样性指数存在较大的差异 (表 2)。从次生植被到原生林, 随着演替的进展, 幼苗密度逐渐减少, 荒草地的幼苗密度显著高于其他植被类型 ($P < 0.05$), 高达 $(421.9 \pm 59.5) \text{ 株} \cdot 25 \text{ m}^{-2}$; 其次是滇山杨林 $(34.4 \pm 8.1) \text{ 株} \cdot 25 \text{ m}^{-2}$, 栎类萌生林 $(31.6 \pm 7.2) \text{ 株} \cdot 25 \text{ m}^{-2}$, 最小是原生林 $(18.5 \pm 6.6) \text{ 株} \cdot 25 \text{ m}^{-2}$ 。各演替阶段幼苗的总物种数存在较大差异 ($\chi^2 = 21.170$ $df = 3$ $P = 0.000$), 其中最多是滇山杨林有 41 种, 其次是栎类萌生林和原生林分别有 29 和 28 种, 最少的是荒草地只有 8 种。栎类萌生林和滇山杨林中木本植物幼苗的 H' 显著高于原生林和荒草

地 ($P < 0.05$)。

2.3 木本植物幼苗物种组成的相似性

从本区原生常绿阔叶林及不同类型次生群落之间幼苗物种组成的共有种和相似性系数可见 (表 3), 相邻演替阶段群落之间共有的幼苗物种较多, 物种组成的相似性较高。以每 2 种不同类型的群落进行比较, 其共有种的数量为 3~ 26 种。其中原生林和栎类萌生林、原生林和滇山杨林、栎类萌生林和滇山杨林之间, 幼苗物种组成的共有种较多, 分别有 21、25 和 26 种, 相似性系数也较大为 0.74、0.72 和 0.74。而荒草地与原生林、栎类萌生林及滇山杨林之间的幼苗物种组成出现的共有种较少, 相似性系数也较低, 共有种分别仅有 3、4 和 7 种, 相似性系数也仅为 0.17、0.22 和 0.29。

表 1 哀牢山原生常绿阔叶林及不同类型次生群落木本植物幼苗种类组成、更新方式及生活型
Tab 1 Species composition, regeneration modes and life forms of woody plant seedlings in primary forest and different secondary communities in Ailao Mountains

科名	物种名	原生林		栎类萌生林		滇山杨林		荒草地		生活型*
		SE	SP	SE	SP	SE	SP	SE	SP	
安息香科 Symplocaceae	毛柱野茉莉 <i>Styrax perkinsiae</i>	—	—	9	—	—	—	—	—	T
八角科 Illiciaceae	大花八角 <i>Illicium macranthum</i>	43	29	—	—	8	3	—	—	T
冬青科 Aquifoliaceae	珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i>	2	14	139	83	53	168	—	212	T
杜鹃花科 Ericaceae	四川冬青 <i>I. szechuanensis</i>	—	6	13	—	19	4	—	—	T
	薄叶马银花 <i>Rhododendron leptanthum</i>	—	5	—	—	—	4	—	—	T
	地檀香 <i>Gaultheria forrestii</i>	—	—	—	—	—	408	528	1897	S
金丝桃科 Hypericaceae	南烛 <i>Lyonia ovalifolia</i>	—	—	—	16	5	9	—	—	T
	芒种花 <i>Hypericum uratum</i>	—	—	—	—	38	127	571	338	S
壳斗科 Fagaceae	景东石栎 <i>Lithocarpus jingdongensis</i>	—	2	65	126	47	27	—	—	T
	木果石栎 <i>L. xylocarpus</i>	1	2	3	7	3	—	—	—	T
	膝冲栲 <i>Castanopsis wattii</i>	—	2	6	14	—	—	—	—	T
木兰科 Magnoliaceae	多花含笑 <i>Michelia floribunda</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	T
	红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	10	19	3	—	—	1	—	—	T
木犀科 Oleaceae	紫药女贞 <i>Ligustrum delavayanum</i>	23	9	109	63	6	5	—	—	S
蔷薇科 Rosaceae	南亚枇杷 <i>Eriobotrya bengalensis</i>	—	—	—	—	27	—	—	—	T
	粉花绣线菊 <i>Spiraea japonica</i>	—	—	5	—	6	3	—	—	S
忍冬科 Caprifoliaceae	淡红荚蒾 <i>Viburnum erubescens</i>	2	—	55	63	108	202	601	1349	S
	水红木 <i>V. oreaceum</i>	6	—	5	—	3	—	—	—	T
瑞香科 Thymelaeaceae	卡瑞香 <i>Daphne papyracea</i>	28	—	175	—	112	—	—	—	S
山茶科 Theaceae	厚皮香 <i>Temstroemia gymnanthera</i>	—	—	62	97	33	14	—	—	T
	南洋木荷 <i>Schima noronhai</i>	—	—	6	14	15	2	—	—	T
	小花山茶 <i>Camellia forrestii</i>	—	—	4	—	1	—	—	—	S
	云南栎 <i>Eurya yunnanensis</i>	1	14	—	—	—	—	—	—	S
	舟柄茶 <i>Hartia sinensis</i>	—	32	2	—	—	—	—	—	T
	薄叶山矾 <i>Symplocos ananaka</i>	—	—	—	—	11	—	—	—	T
山矾科 Symplocaceae	丛花山矾 <i>S. poilanei</i>	22	117	—	—	—	3	—	—	S
	多花山矾 <i>S. ramosissima</i>	33	104	125	84	99	24	—	—	T
	山矾 <i>S. sumuntia</i>	1	14	—	—	16	12	—	—	T
	疏林山矾 <i>S. dryophila</i>	—	54	—	—	4	2	—	—	T
鼠李科 Rhamnaceae	西藏鼠李 <i>Rhamnus xizangensis</i>	—	—	17	21	4	—	—	—	S
五加科 Araliaceae	瑞丽鹅掌柴 <i>Schefflera shweliensis</i>	11	—	98	—	70	—	—	—	T
小檗科 Berberidaceae	大黄连 <i>Mahonia mairei</i>	9	—	4	—	5	—	—	—	S
	无量山小檗 <i>Berberis wuliangshanensis</i>	—	7	41	4	89	87	—	3	S
杨柳科 Salicaceae	滇山杨 <i>Populus bonatii</i>	—	—	—	—	2	—	137	—	T
	山柳 <i>Salix pseudotangii</i>	—	—	—	—	—	3	—	197	T
野牡丹科 Melastmataceae	朝天罐 <i>Oreocoma ppara</i>	—	—	—	—	—	—	—	938	S
远志科 Polygalaceae	荷包山桂花 <i>Polygala arillata</i>	—	—	7	—	9	—	—	—	T
越桔科 Vacciniaceae	云南越桔 <i>Vaccinium dulcoides</i>	—	—	15	135	38	104	—	—	T
樟科 Lauraceae	滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	—	6	—	—	—	2	—	—	T
	多果新木姜子 <i>Neolitsea polyarpa</i>	22	10	39	5	51	4	—	—	T
	黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	1	58	3	5	18	9	—	—	T
	黄心树 <i>Machilus banyana</i>	346	35	219	14	27	—	—	—	T
	三股筋香 <i>Lindera thomsonii</i>	2	—	24	10	1	—	—	—	T
	鸭公树 <i>Neolitsea duii</i>	7	70	—	—	2	—	—	—	T
紫金牛科 Myrsinaceae	针齿铁子 <i>Myrsine serrata</i>	—	2	4	2	7	—	—	—	S
	朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	—	—	—	—	34	—	—	—	S

* 植物生活型的确定参考游承侠 (1983): SE, 实生苗; SP, 萌生株; T, 乔木; S, 灌木。

表 2 哀牢山原生常绿阔叶林及不同类型次生群落的幼苗数量和多样性指标

Tab 2 Amount of the woody plants seedlings and diversity indices in primary forest and different secondary communities in Ailao Mountains

	每个样方幼苗 茎干数 (株·25m ⁻²)	幼苗总物 种数(种)	Shannon-W 指数(H')
原生林	18.5±6.6 a	28	1.6±0.1 a
栎类萌生林	31.6±7.2 b	29	1.9±0.0 b
滇山杨林	34.4±8.1 b	41	2.1±0.1 b
荒草地	421.9±59.5 c	8	1.2±0.0 c

数据为平均值±标准误, 同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

表 3 哀牢山原生常绿阔叶林及不同类型次生群落之间幼苗物种组成的共有种和 Siensen相似性系数

Tab 3 Number of co-occurring species and Siensen's index of similarity among the seedling species compositions in primary forest and different secondary communities in Ailao Mountains

	原生林	栎类萌生林	滇山杨林	荒草地
原生林	-	0.74	0.72	0.17
栎类萌生林	21	-	0.74	0.22
滇山杨林	25	26	-	0.29
荒草地	3	4	7	-

对角线上部为 Siensen相似性系数, 下部为群落共有种数。

2.4 木本植物幼苗单干和多干基株的数量变化

由图 1 可见, 以实生幼苗为主的单干幼苗在各演替阶段所占的比例明显高于萌生的多干幼苗 (Mann-Whitney U-test $U = 0.016$)。随着演替的进行, 单干幼苗植株所占的百分比先升后降, 在栎类萌生林阶段最高 (76.2% ±11.7%), 多干幼苗在各演替阶段的变化趋势则相反。

2.5 木本植物幼苗萌生的比例

萌生苗在各演替阶段所占的比例出现先降后升的总体趋势 (图 2)。在演替前期阶段和演替后期阶

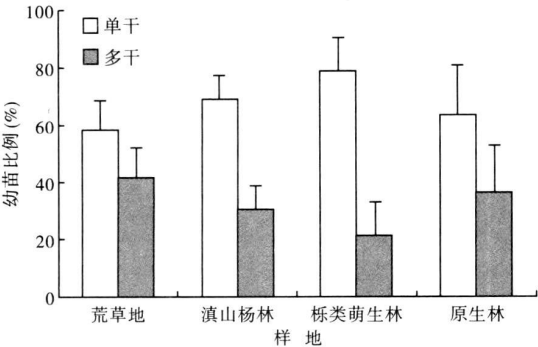


图 1 哀牢山原生山地湿性常绿阔叶林及不同类型次生群落中单干和多干幼苗基株占总基株的百分比

Fig 1 Percentage of single-stemmed and multiple-stemmed seedlings in primary forest and different secondary communities in Ailao Mountains

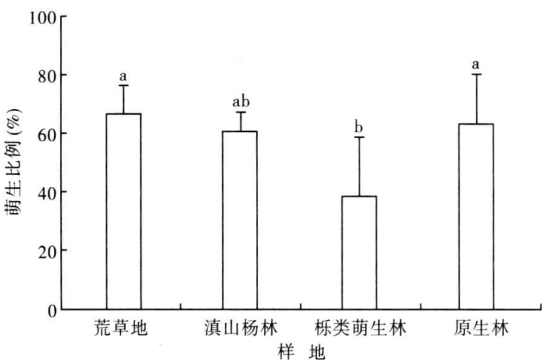


图 2 哀牢山原生常绿阔叶林及不同类型次生群落幼苗萌生比例

Fig 2 Percentage of sprouting stems in primary forest and different secondary communities in Ailao Mountains

不同字母表示不同植物群落之间差异显著 ($P < 0.05$)。

段萌生苗所占的比例较高, 而在演替中期阶段所占比例则较小, 其中在栎类萌生林阶段明显比其他演替阶段低。

2.6 木本植物幼苗更新方式

幼苗更新方式随着群落演替的进行有所不同, 从图 3 可见, 在荒草地 ($\chi^2 = 106.16$ $df = 3$ $P = 0.000$)、栎类萌生林 ($\chi^2 = 25.12$ $df = 3$ $P = 0.000$) 和原生林 ($\chi^2 = 43.20$ $df = 3$ $P = 0.000$) 等不同群落演替阶段幼苗的更新方式存在明显差异, 呈现乔木实生幼苗的比例随着群落演替进程的增加呈现先升后降, 而乔木萌生幼苗沿着演替方向则逐渐递增; 灌木实生苗的比例随着演替进展而逐渐递减的基本特征。不同类型群落之间幼苗组成也有所不同, 在荒草地上以灌木萌生苗为主 (66.8%), 乔木实生苗占很小的比例 (2.0%); 在栎类萌生林中, 乔木幼苗占优势, 其中乔木实生苗和萌生苗分别占 41.7% 和 33.2%, 灌木实生苗也较多; 在原生林中, 乔木幼苗

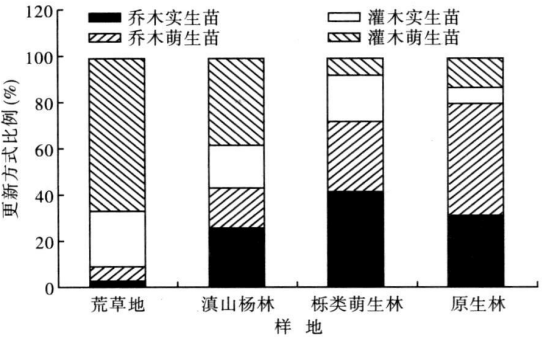


图 3 哀牢山原生常绿阔叶林及不同类型次生群落幼苗更新方式

Fig 3 Regeneration modes of seedlings in primary forest and different secondary communities in Ailao Mountains

的更新方式与栎类萌生林相似,但其林内灌木萌生苗较多。在滇山杨林中各更新方式百分比则相当 ($\chi^2 = 10.09$, $df = 3$, $P = 0.057$)。

3 讨论

研究表明,在哀牢山徐家坝地区,从荒草地-滇山杨林-栎类萌生林-原生林的不同演替阶段的发展过程中,幼苗更新的个体数量和生活型发生了较大变化。荒草地的幼苗较多,以地檀香、朝天罐、淡红荚蒾和芒种花等灌木种类占优势;随着演替的进展,幼苗逐渐减少,生活型也发生了变化,灌木的比例逐渐减小。发展到顶极演替阶段的原生林,其森林幼苗更新主要以乔木为主。有关研究也表明,在群落的幼年阶段灌木幼苗较多,而乔木密度较低,随着时间的推移,灌木幼苗逐渐减少 (Franklin *et al.*, 2006),幼苗更新个体数量随着演替的进展也逐渐减少 (Simões & Marques, 2007),这可能与微环境不断变化及土壤中含有大量的灌木植物种子有关 (Aide *et al.*, 1996; 周先叶等, 2000)。一旦森林受到干扰破坏后,光照增强有利于土壤种子库中种子的萌芽和幼苗生长 (Raffaele & Veblen, 1998); 而种子扩散的限制和退化生境的非生物因子则不利于乔木幼苗的生长 (Zahawi & Augspurger, 1999)。虽然一些先锋乔木树种的种子在强光照水平下能迅速萌发 (Foster & Janson, 1985),但灌木、草本植物与乔木幼苗之间地上或地下的竞争也抑制了乔木幼苗的生长 (Guariguata, 1999)。在群落演替初期阶段以灌木植物占优势,随着演替进程的发展,灌木不断改善植物群落的微生境,如增加了土壤水分和养分、减弱了太阳辐射强度、缓和了土壤和空气温度变化幅度等 (Nepstad *et al.*, 1991; Li & Wilson, 1998),同时较为发达的灌木群落也为动物提供了较好的栖息地,这促进了乔木种子的扩散 (Vieira *et al.*, 1994),从而为乔木种子传播、定居、萌发及幼苗生长提供有利的条件,乔木幼苗也就逐渐增多。到了演替的后期,林上层的郁闭度逐渐增大,林下喜光的灌木逐渐被淘汰,而耐荫的乔木幼苗数量占优势 (Coomes & Grubb, 2000; McCaw *et al.*, 2002; Lindh *et al.*, 2003)。因此,不同演替阶段幼苗生活型的变化与群落微环境的变化,以及乔木与非乔木植物之间的相互作用等有关。

退化生境的植被更新主要是通过地下或地上残存繁殖体的萌生、土壤种子库或外来扩散种子的萌

发 (Keeley, 1992)。本研究表明,在森林恢复演替过程中,木本植物的幼苗更新方式发生着变化。在荒草地以灌木的萌生更新为主,实生幼苗也较多,随着演替的进行,灌木在森林恢复进程中的作用逐渐减小,乔木则逐渐增加,到达演替后期乔木萌生幼苗更新占优势。Kammesheitl (1998) 在南美巴拉圭热带雨林恢复研究表明,在演替前期阶段的植物组分主要为灌木,且灌木的萌生活力较强,认为这可能由于萌生株有发达的根系,补偿了地上的损失部分。这些为植物在竞争光、土壤中水分和养分资源及拓展地上和地下空间等提供了有利条件 (Holl, 1998; 李双等, 2007)。因此,萌生更新方式使植物在种间竞争中处于有利的地位 (Nepstad *et al.*, 1996)。

有研究表明,在不同演替阶段的乔木幼苗以实生更新方式为主,萌生幼苗在演替过程中的作用较小,原因可能是由于连续或过度地刀耕火种、贫瘠土壤等限制了幼苗发生萌生现象 (Simões & Marques, 2007)。本研究的栎类萌生林样地位于在哀牢山自然保护区,是原生植被砍伐破坏后经保护和自然恢复形成的次生群落,该次生林群落结构相对简单,林下缺乏箭竹层,对幼苗实生更新较有利。而本区域原始森林,林冠郁闭,林下箭竹层发达,枯枝落叶层较厚,在很大程度抑制了种子扩散、萌发以及幼苗的存活和生长,在这样的环境下,幼苗通过发生萌生维持其存活和促进其生长可能比实生更新更为有利,使得原生林中乔木幼苗发生萌生的比例明显高于栎类萌生林。

本研究表明,随着植被恢复的进展,木本植物幼苗个体数目逐渐减少,灌木幼苗逐渐被乔木幼苗替代,更新方式也发生了较大变化,灌木幼苗萌生更新方式在植被恢复过程中的作用逐渐减弱,而乔木幼苗萌生更新则逐渐增强。在退化植被恢复过程中,幼苗更新方式的变化可能与干扰历史、群落组成与结构、种子散布、微生境条件等因素有密切的关系。因此,为了促进植被恢复进程,一方面要加强森林植被的保护,如果条件允许,在植物恢复中期阶段适当剔除一些灌木植物,补充一些乔木植物繁殖体,促进乔木更新个体的生长。同时,也要注意保护残留树桩萌生更新的植株。

致谢 本研究得到了中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站的大力支持,野外调查工作得到了李达文、杨文争、杨国平和纪金华等的大力协助,在此深表感谢!

参考文献

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, 曹 敏, 唐 勇, 等. 2000. 云南省哀牢山中山湿性常绿阔叶林萌生现象的初步研究. *武汉植物研究*, **18**(6): 523–527

李小双, 彭明春, 党承林. 2007. 植物自然更新研究进展. *生态学杂志*, **26**(12): 2081–2088

邱学忠, 谢寿昌. 1998. 哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社.

唐 勇, 冯志立, 曹 敏. 2001. 西双版纳刀耕火种轮歇地的萌生植物. *东北林业大学学报*, **29**(3): 64–66

游承侠. 1983. 哀牢山徐家坝地区的植被分类 // 中国科学院昆明分院生态研究室. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社.

中国科学院昆明分院生态研究室. 1983. 云南哀牢山森林生态系统研究. 昆明: 云南科技出版社.

周先叶, 李鸣光, 王伯荪. 2000. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替不同阶段土壤种子库的研究. *植物生态学报*, **24**(2): 222–230

Aguiar MO, Lauenroth WK. 1993. Seedling establishment in adult neighborhoods: Intraspecific constraints in the regeneration of the bunchgrass *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology*, **81**: 253–261.

Aide TM, Zimmerman JK, Rosario M, et al. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pasture along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica*, **28**: 537–548

Bond WJ, Midgley JJ. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 45–51.

Coomes DA, Grubb PJ. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, **70**: 171–207.

Foster SA, Janson CH. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, **66**: 773–780.

Franklin J, Spears-Lebrun LA, Deutschman DH, et al. 2006. Impact of a high-intensity fire on mixed evergreen and mixed conifer forests in the Peninsular Ranges of southern California, USA. *Forest Ecology and Management*, **235**: 18–29

Guariguata MR. 1999. Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in northeastern Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, **124**: 255–261.

Holl KD. 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camel.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management*, **109**: 187–195.

Kammesheidt L. 1998. The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*, **139**: 155–165.

Kanno H, Seiwak K. 2004. Sexual vs. vegetative reproduction in relation to forest dynamics in the understorey shrub, *Hydrangea paniculata* (Saxifragaceae). *Plant Ecology*, **170**: 43–53.

Keeley JE. 1992. Demographic structure of California chaparral in the long-term absence of fire. *Journal of Vegetation Science*, **3**: 79–90.

Li XD, Wilson SD. 1998. Facilitation among woody plants establishing in an old field. *Ecology*, **79**: 2694–2705.

Lindh BC, Gray AN, Spies TA. 2003. Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: A trenching experiment in old-growth Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **33**: 2052–2057.

Magurran AE. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press.

McCaw WL, Neal JE, Smith RH. 2002. Stand characteristics and fuel accumulation in a sequence of even-aged Karri (*Eucalyptus diversicolor*) stands in south-west Western Australia. *Forest Ecology and Management*, **158**: 263–271.

Miller PM, Kaufman JB. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica*, **30**: 538–546.

Nanani S, Kavaguchi H, Tateno R, et al. 2004. Sprouting traits and population structure of co-occurring *Castanopsis* species in an evergreen broad-leaved forest in southern China. *Ecological Research*, **19**: 341–348.

Nepstad DC, Uhl C, Pereira CA, et al. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos*, **76**: 25–39.

Nepstad DC, Uhl C, Serrao EAS. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: Forest recovery and agricultural restoration. *Ambio*, **20**: 248–255.

Raffaele E, Veblen TT. 1998. Facilitation by nurse shrubs on resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 693–698.

Schoener TW. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, **51**: 408–418.

Sinues CG, Marques MCM. 2007. The role of sprouts in the restoration of Atlantic rainforest in Southern Brazil. *Restoration Ecology*, **15**: 53–59.

Vieira JCG, Uhl C, Nepstad D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio*, **115**: 91–99.

Wang XH, Kent M, Fang XF. 2007. Evergreen broad-leaved forest in Eastern China: Its ecology and conservation and the importance of resprouting in forest restoration. *Forest Ecology and Management*, **245**: 76–87.

Young SS, Carpenter C, Wang ZJ. 1992. Study of the structure and composition of an old growth and secondary evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains in Yunnan, China. *Mountain Research and Development*, **12**: 269–284.

Zahawi RA, Augspurger CK. 1999. Early plant succession in abandoned pastures in Ecuador. *Biotropica*, **31**: 540–552.

作者简介 李小双, 男, 1976年 10月生, 博士研究生。主要从事植物生态学和恢复生态学。E-mail: lxiaoshuangdj@tom.com

责任编辑 王 伟