

天然林重建过程中单优箬叶竹灌丛 对树木更新的影响

李媛良^{1,3}, 汪思龙^{1,*}, 宿秀江², 张伟东^{1,3}, 颜绍堯¹

(1. 中国科学院会同森林生态实验站, 沈阳 110016; 2. 湖南省白云山自然保护区, 保靖 416500; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 利用 1996 年在湖南省会同林区布置的 20 个 1 hm² 的实验样地, 以剔除或林下不含箬叶竹样地作为对照 (C), 保留箬叶竹作为处理 (I), 评估了天然林重建过程中林下单优箬叶竹灌丛形成对树种更新过程的影响。处理 10a 以后结果显示, 箬叶竹灌丛盖度上升到 95%。进一步通过 2007 年两种样地乔木多度、多样性、生物量以及物种组成等指标的测量表明, 单优箬叶竹灌丛显著抑制了树种的存活与生长, 18 ~ 390 cm 高度级别的树种多度和多样性显著降低, 尽管高度 18 cm 以下级别的幼苗以及成年树的多度和多样性没有显著下降, 但是生物量从幼苗到成年树, 处理样地普遍下降。幼苗、幼树、成年树地上部分生物量分别下降 47.45%、39.87%、59.64%, 地下部分生物量分别下降 55.70%、46.08%、63.62%。NMS (非计量多元尺度法) 排序进一步表明两种样地具有显著不同的树种组成, 揭示两种样地处于不同的演替更新阶段。结果表明单优箬叶竹灌丛的形成能延缓树种更新的进程, 因此天然林重建过程中应注意避免该类林下植被的出现。

关键词: 单优; 林下植被; 天然林重建; 竹子; 亚热带

文章编号: 1000-0933 (2009) 12-6615-07 中图分类号: S718.43 文献标识码: A

Effect of monodominant long-auricled indocalamus (*Indocalamus longiauritus*) thickets on tree regeneration during reestablishment of natural forest

LI Yuan-Liang^{1,3}, WANG Si-Long^{1,*}, SU Xiu-Jiang², ZHANG Wei-Dong^{1,3}, YAN Shao-Kui¹

1 Huitong Experimental Station of Forest Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

2 Baiyunshan Natural Reserve of Hunan, Baojing 416500, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29 (12): 6615 ~ 6621.

Abstract: We evaluated the influence of long-auricled indocalamus (*Indocalamus longiauritus* Hand.-Mazz.) monodominant thickets in understory layers of tree regenerations during the reestablishment process of natural forests. A manipulative field experiment was performed in pure Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) plantations in Huitong, Hunan Province, located in the subtropical part of China. Ten 1hm² permanent plots with long-auricled indocalamus in understory (I) were selected as treatment and another ten 1hm² permanent plots (C) were used as control plots in which there is no any bamboo. In 1996, all canopy Chinese fir individuals were removed to improve understory light condition and to promote the establishment of monodominant thickets in these plots. After 10 years, dense bamboo layers with about 95% cover were successfully established. In 2007, we measured the abundance, diversity and biomass of tree seedling, sapling and adult tree by height class in all treatment and control plots. The formation of long-auricled indocalamus monodominant thickets significantly impeded the tree survival and growth. The abundance and diversity of saplings in the 18 — 390 cm height classes were lower in the treatment plots. Although the dense bamboo layers did not significantly reduce the abundance and diversity of tree seedlings of less than 18 cm height and canopy trees, the biomass of

基金项目: 中国科学院重要方向创新资助项目 (KZCX2-YW-405)

收稿日期: 2008-09-01; 修订日期: 2009-04-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: slwang@iae.ac.cn

seedlings, saplings and canopy trees decreased by 47.45%, 39.87% and 59.64% for the aboveground portion and by 55.70%, 46.08% and 63.62% for the belowground portion, respectively. Non-metric multidimensional scaling (NMS) ordination showed different patterns in species compositions between treatment and control plots, which further indicated that tree regeneration in these two types of plots was not in the same succession phase. Our results support the hypothesis that the formation of dense bamboo thickets would slow the tree regeneration process. Our study suggests that the formation of monodominant understory layers during reestablishment of natural forest should be avoided.

Key Words: monodominance; understory; reestablishment of natural forest; bamboo; subtropical region

乔木是森林恢复和重建过程中一个重要的生物因子,通常认为上层乔木的干扰与林下幼苗和幼树的耐荫耦合决定了其演替的方向^[1]。但最近的研究表明林下植被也是森林生态系统一项重要的驱动^[2];例如灌木相对于乔木有很少的生物量,但却有很高的周转速度,地上部分净生产力甚至超过了乔木的一半^[3~5]。因此林下植被在森林恢复和重建过程中的作用不能被忽视。然而林下植被易受环境因子的影响,使森林管理变得复杂异常,例如干扰^[6~8]、光的有效性^[9]、历史的土地利用^[10]、管理措施与立地条件^[11]等的不同均可导致林下植被的变化,特别是干扰,在演替过程中还伴随有激发效应^[12]。如果生态位的变化只对林下层少数种的生长、繁殖有利时,容易引起某些物种爆发式生长,形成单优种的林下植被。根据目前的文献报道,这些物种主要是一些爆发性的蕨类、悬钩子类、竹类、藤蔓等植物,例如北美的沼泽蕨(*Thelypteris novaborensis*)^[13];加拿大南部、美国东部的穗花槭(*Acer spicatum*)^[14];在我国 Taylor 最早报道的卧龙自然保护区的箭竹(*Sinarundinaria gangiana*)^[15]等。在森林恢复和重建过程中由于野火、伐木、放牧、病虫害、人为活动等干扰很难避免,单优林下植被常自发形成,然而由于研究的局限,这类植被在森林恢复和重建过程中扮演的作用和机制目前并不清楚^[16]。天然林重建过程中,人工林如何向天然林转化是一种重要的实践^[17],颜绍榘曾提出用人工林酶促乡土树种,然后通过撂荒重建天然林^[18]。在这样的研究背景下,设计了 25 hm² 的固定样地,选择了生理特点类似于箭竹的箬叶竹作为材料,通过伐木提供光照以加速箬叶竹灌丛的形成。箬叶竹在我国主要分布于河南、湖南、江西、安徽、四川、贵州、广东、福建等省。野外的经验表明,在郁闭度 0.95 以上的森林环境中箬叶竹仍能正常生长,当光源充足时则迅速蔓延成茂密的灌丛,并且箬叶竹适口性差,对草食动物的抵抗性强,有利于种群保存。研究试图阐明:(1)单优箬叶竹植被的形成过程怎样影响乡土树种个体的成功迁移与定居(主要测量树种的多度和多样性变化);(2)其形成过程是否对树种的分布起筛选作用(主要测量树种组成的变化);(3)其形成过程怎样影响树木的生长(主要测量生物量的积累)。

1 研究地概况

研究地点设在中国科学院会同森林生态实验站实验林场东经 110°08',北纬 27°09',海拔介于 300 ~ 500 m 之间,属于亚热带湿润气候,年平均温度约 15.8 °C,年均降雨量约 1200 mm;土壤为红黄壤, pH 介于 4 ~ 6 之间;地带性植被为常绿阔叶林,分布最广的人工林树种为杉木和马尾松,参看^[18]。

2 研究方法

2.1 实验设计与调查方法

试验地的布置于 1996 年完成,选择林下植被受人为干扰较小的 19 年生杉木人工林约 25 hm²,林下主要优势物种为边缘鳞盖蕨(*Microlepia marginata*)、淡竹叶(*Lophatherum gracile*)、求米草(*Oplismenus undulatifolius*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)、空心泡(*Rubus rosaefolius*)、杜茎山(*Maesa japonica*)、箬叶竹,根据是否包含箬叶竹种群划分 2 组:第 1 组包含箬叶竹,记为 I 型样地,设置 1 hm² 的固定样方 10 个,分布在 5 个不同的山坡上;第 2 组不包含箬叶竹,记为 C 型样地,也设置 1 hm² 的固定样方 10 个,分布在 6 个不同的山坡上。2 组样地坡度均介于 25 ~ 35°之间,每公顷的样地划分 25 个 20 m × 20 m 二级样方。1996 年秋季,两组样地均剔除进入乔木层的杉木树种,保留偶然散生的阔叶树,让其自然撂荒演替。在撂荒过程中,如果 C 型样地出现了

零星的箬叶竹,则用手工的方法予以剔除。在 10a 的撂荒过程中,第 1 组样地林下植被演变成单优箬叶竹灌丛,乔木层以杉木萌生、刨花楠 (*Machilus pauhoi*)、千年桐 (*Aleurites montana*)、灯台树 (*Bothrocaryum controversum*) 为主;第 2 组样地林下植被演变成以杜茎山、鲫鱼胆 (*Maesa perlarius*)、长柄山蚂蝗属 (*Desmodium* ssp.) 为主的次生常绿阔叶林。2007 年调查时在所选二级样方内靠近中央部位再设置 25 个 2 m × 2 m 的树木更新样地,记录乔木的种类、数量、基径、高度、胸径以及每个个体的生物量。

2.2 数据分析

乔木层的多度用一定面积的乔木株数表示,多样性用物种丰富度和 Shannon 多样性指数表示。生物量的测量根据乔、灌木模型予以计算,不符合模型条件取值范围约束的个体,采用收割法测定。乔灌木模型采用多项式回归,根据 $W = f(D^2H)$ 的原理生成, W 为生物量, D 为胸径或者基径, H 为植株高度,具体的模型参数参看中国生态系统研究网络发布的生物监测数据库适用于会同林区的 FA02 表 (<http://www.cerndata.ac.cn/>)。乔木种按照树高划分 3 级即幼苗、幼树、成年树,划分标准如下:幼苗为 0 ~ 30 cm 高度的个体;幼树为高于 30 cm,胸径 < 10 cm 的个体;如果胸径 ≥ 10 cm 则不论树高均计入成年个体内,相似的划分方法参看^[9]。多度、多样性、生物量的显著性检验采用方差分析或者非参数方差分析,多重比较选择 Holm-sidak 法或者 Tukey 法。物种的组成使用排序方法提取,主要调用 Pc-ord 4.0 的 NMS 模块完成,排序轴的显著性用 Monte carlo 检验,方差分析过程用 Sigmatat3.5 完成。

3 结果与分析

3.1 I 型样地箬叶竹种群基本情况

I 型样地的箬叶竹种群,单株基径平均为 0.82 cm,种群平均高度 2.32 m。与 1996 年的本底资料比较,种群出现了显著扩张,数量由 1996 年的 3.8 株·m⁻²,扩展到目前的 62.7 株·m⁻²,盖度由 1996 年以前的 30% 以下,扩展到目前的 95%。根据收割法估算,目前箬叶竹平均生物量为 37309.18 kg·hm⁻²,其中地上部分生物量(29688.66 ± 11169.50) kg·hm⁻²,地下部分生物量(7620.51 ± 2161.15) kg·hm⁻²。

3.2 天然林更新过程中各高度级树种的多样性、多度以及组成

2007 年调查全部样方共发现乔木 2581 株,C 型样地 1906 株,I 型样地 675 株;树种共 90 种,其中 C 型样地 75 种,I 型样地 57 种。青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)、杉木、刨花楠依次是 C 型样地的优势树种,杉木、油茶 (*Camellia oleifera*)、刨花楠则是 I 型样地的优势树种。两种类型样地幼苗、幼树、成年树的多度、丰富度以及 Shannon 多样性指数结果参看表 1。方差分析表明单优箬叶竹灌丛对成年树的株数以及 18 cm 以下的幼苗和 390 cm 以上的幼树(多度)没有明显影响,但是显著降低了树高介于 18 ~ 390 cm 的个体数,各树高级别 18 ~ < 24 cm、24 ~ < 30 cm、30 ~ < 90 cm、90 ~ < 150 cm、150 ~ < 210 cm、210 ~ < 270 cm、270 ~ < 330 cm、330 ~ < 390 cm 分别减少 47.50% ($P = 0.038$)、84.13% ($P = 0.004$)、74.94% ($P < 0.001$)、94.72% ($P < 0.001$)、84.19% ($P < 0.001$)、77.45% ($P < 0.001$)、58.95% ($P = 0.001$)、64.44% ($P = 0.028$);对于物种多样性来说,无论用丰富度还是 Shannon 值指标其结果是相同的,箬叶竹灌丛明显降低了 18 ~ 390 cm 层的树种多样性;390 cm 以上层次尽管两种样地类型个体数没有明显差别,但是多样性规律不尽一致;450 cm 以上层次的树种丰富度减少了 32.11%,Shannon 值减少了 24.87%。单优箬叶竹群落对成年树多样性的影响不显著(表 1)。

物种组成矩阵用 PC-ord 替代运算 200 次,发现存在明显的梯度。NMS 能提取 3 条排序轴,最小应力 Stress = 19.01, Monte Carlo 检验 $P = 0.0323$,排序结果如图 1 所示。幼苗、幼树、成年树,I 型和 C 型样地在 3 维排序空间上存在明显的分割,表明单优箬叶竹灌丛对树种组成有明显的影响,用 Holm-sidak 法检验第 1 轴 $t = 2.226$, $P = 0.030$; Tukey 法检验第 2 轴 $q = 3.429$, $P = 0.015$; Tukey 法检验第 3 轴 $q = 3.345$, $P = 0.018$ 。

3.3 各高度级树种的生物量分配

单优箬叶竹群落对成年树的生物量有显著影响(表 2),成年树的各组成成分树干、树枝、树叶、树皮、地上

部分、地下部分生物量分别下降 58.24%、64.19%、58.41%、57.60%、59.64%、63.62%。箬叶竹灌丛对幼苗、幼树的生物量也有显著影响(表 3),除叶外,枝干、地上部分、地下部分总生物量幼苗分别下降 46.37%、47.45%、55.70%,幼树分别下降 40.60%、39.87%、46.08%,具体到不同树高级别上,幼苗、幼树各组分生物量的平均值下降情况参看表 4,其中影响最明显的是 24 ~ <30cm 高度的幼苗,30 ~ <210cm 高度的幼树。

表 1 每 100 m²取样面积幼苗、幼树、成年树的多度和多样性*

Table 1 Mean abundance and diversity of seedling, sapling and adult tree per 100 m² in C and I plots

树高级 Height class/cm	多度 Abundance		丰富度 Richness		香农值 Shannon value	
	C	I	C	I	C	I
< 12	5.6 ^a (6.2)	2.0 ^a (2.3)	2.7 ^a (1.5)	1.3 ^a (1.4)	0.77 ^a (0.60)	0.36 ^a (0.50)
12 ~ <18	4.1 ^a (4.0)	3.5 ^a (3.3)	2.8 ^a (2.0)	1.8 ^a (1.3)	0.78 ^a (0.54)	0.46 ^a (0.45)
18 ~ <24	8.0 ^a (4.5)	4.2 ^b (2.8)	4.8 ^a (2.5)	3.0 ^a (1.8)	1.25 ^a (0.63)	0.82 ^a (0.66)
24 ~ <30	6.3 ^a (4.9)	1.0 ^b (1.6)	4.1 ^a (2.7)	0.7 ^b (0.9)	1.16 ^a (0.68)	0.19 ^b (0.31)
30 ~ <90	43.9 ^a (26.3)	11.0 ^b (9.0)	13.1 ^a (5.4)	4.9 ^b (2.6)	2.10 ^a (0.42)	1.23 ^b (0.66)
90 ~ <150	24.6 ^a (9.8)	1.3 ^b (1.0)	8.8 ^a (1.9)	1.2 ^b (1.0)	1.76 ^a (0.39)	0.32 ^b (0.43)
150 ~ <210	27.2 ^a (17.2)	4.3 ^b (5.9)	7.7 ^a (2.2)	2.2 ^b (1.9)	1.54 ^a (0.47)	0.45 ^b (0.66)
210 ~ <270	10.2 ^a (5.3)	2.3 ^b (2.5)	6.0 ^a (2.5)	1.7 ^b (1.6)	1.55 ^a (0.44)	0.49 ^b (0.58)
270 ~ <330	9.5 ^a (3.8)	3.9 ^b (2.5)	5.5 ^a (1.8)	2.7 ^b (1.5)	1.50 ^a (0.37)	0.79 ^b (0.58)
330 ~ <390	9.0 ^a (6.9)	3.2 ^b (3.2)	6.0 ^a (3.0)	1.8 ^b (1.6)	1.58 ^a (0.51)	0.50 ^b (0.57)
390 ~ <450	7.9 ^a (6.0)	4.5 ^a (3.2)	4.7 ^a (3.3)	2.9 ^a (1.5)	1.23 ^a (0.71)	0.89 ^a (0.54)
≥ 450	25.0 ^a (9.2)	19.3 ^a (8.7)	10.9 ^a (1.7)	7.4 ^b (3.6)	2.10 ^a (0.15)	1.58 ^b (0.68)
DBH > 10 cm	9.3 ^a (3.5)	7.0 ^a (2.9)	4.6 ^a (1.5)	3.7 ^a (1.8)	1.30 ^a (0.31)	0.97 ^a (0.63)

* 括号内为标准差(以下表同),同一树高级,同一指标所在两列,字母相同表示差异不显著($\alpha = 0.05$) Values in parentheses is standard deviations (the same in the other table), Values with the same lowercase letter in the same row and the same parameter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

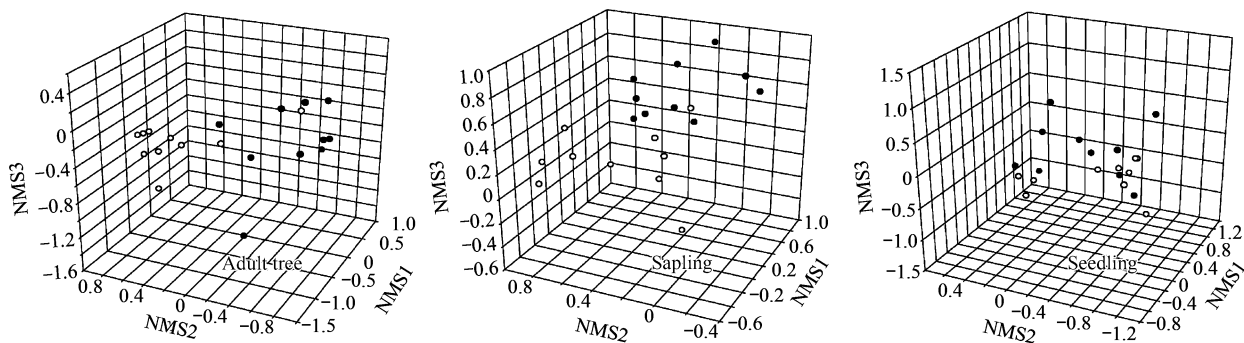


图 1 C 型(实心环)和 I 型(空白环)样地树种组成的 NMS 排序

Fig. 1 NMS ordination for tree composition of I-plots (blank circle) and C-plots (solid circle)

表 2 不同类型样地成年树各组分的生物量

Table 2 The biomass of different part of adult tree in different plot types(kg·100 m⁻²)

样地类型 Plot type	树干 Stem	树枝 Branch	树叶 Leaf	树皮 Bark	地上部分 Aboveground	地下部分 Belowground
C	455.59(251.14)	197.82(114.29)	61.14(32.94)	68.77(47.28)	783.37(441.83)	210.38(108.72)
I	190.25(142.34)	70.84(67.48)	25.43(18.46)	29.16(19.98)	316.19(247.2)	76.53(73.46)
P	0.007	0.004	0.080	0.008	0.007	0.004

4 结论与讨论

树种更新包括区域种子库波动、种子扩散、种子萌发、幼苗定居、幼树存活、种群壮大与延续等过程。本研

研究对象是中龄杉木林的林下植被,C 型样地和 I 型样地共享了同一个区域种子库,周围常绿阔叶林进入两种样地的种子扩散速度也可以认为是相似的。因此树种的更新取决于种子萌发、幼苗定居、幼树存活、种群发育等过程。

表 3 不同样地类型幼苗、幼树各组分的生物量(kg·hm⁻²)
Table 3 The biomass (kg·hm⁻²) of seedling and sapling of different parts in two plot types

项目 Item	幼苗 Seedling		P	幼树 Sapling		P
	C	I		C	I	
枝干 Limb	8.54(4.35)	4.58(2.87)	0.027	33871.76(13994.27)	20119.71(12072.88)	0.030
叶 Leaf	5.21(2.6)	2.64(1.49)	0.023	4794.8(1945.91)	3196.1(1764.27)	0.070
地上部分 Aboveground	13.74(6.84)	7.22(4.36)	0.021	42807.99(17475.65)	25739.9(15245.65)	0.032
地下部分 Belowground	7.45(3.76)	3.3(1.68)	0.005	13726.11(5629.77)	7400.85(5020.78)	0.016

表 4 不同高度级别幼苗、幼树的生物量(g·100 m⁻²) *
Table 4 The biomass (g·100 m⁻²) of seedling and sapling by height class

树高级 (cm) Height class	样地类型 Plot type	枝 Limb	叶 Leaf	地上部分 Aboveground	地下部分 Belowground
< 12	C	16.04 ^a (17.44)	10.67 ^a (11.11)	26.70 ^a (28.51)	15.19 ^a (17.33)
	I	7.48 ^a (11.57)	4.52 ^a (6.73)	11.99 ^a (18.29)	5.90 ^a (7.39)
12 ~ <18	C	12.43 ^a (11.78)	8.73 ^a (6.90)	20.98 ^a (18.12)	10.75 ^a (10.74)
	I	12.87 ^a (11.34)	7.52 ^a (6.68)	20.39 ^a (17.98)	10.44 ^a (9.62)
18 ~ <24	C	33.56 ^a (19.38)	18.76 ^a (10.03)	52.32 ^a (29.01)	29.81 ^a (15.59)
	I	18.73 ^a (19.83)	10.81 ^a (9.62)	29.54 ^a (29.39)	13.06 ^a (10.45)
24 ~ <30	C	23.4 ^a (16.81)	13.98 ^a (9.23)	37.38 ^a (25.68)	18.73 ^a (13.1)
	I	6.7 ^b (16.07)	3.58 ^b (8.28)	10.28 ^b (24.34)	3.62 ^b (6.91)
30 ~ <90	C	265.48 ^a (142.88)	138.92 ^a (71.1)	391.94 ^a (208.57)	154.39 ^a (76.07)
	I	83.48 ^b (89.05)	40.01 ^b (38.4)	122.18 ^b (126.43)	46.51 ^b (43.4)
90 ~ <150	C	563.97 ^a (296.77)	286.28 ^a (117.55)	859.51 ^a (431.58)	287.16 ^a (142.83)
	I	21.85 ^b (29.43)	10.59 ^b (13.59)	31.67 ^b (40.38)	9.96 ^b (12.12)
150 ~ <210	C	1521.76 ^a (984.38)	607.53 ^a (391.87)	2054.09 ^a (1181.78)	664.62 ^a (409.97)
	I	616.97 ^b (869.98)	226.11 ^b (382.08)	875.84 ^b (1304.92)	292.98 ^b (461.8)
210 ~ <270	C	1424.3 ^a (843.91)	297.26 ^a (179.88)	1720.54 ^a (1082.61)	471.09 ^a (331.71)
	I	815.74 ^a (956.86)	321.56 ^a (512.99)	1231.55 ^a (1537.26)	487.35 ^a (707.14)
270 ~ <330	C	3651.5 ^a (1861.37)	680.36 ^a (429.15)	4484.09 ^a (2478.7)	1257.89 ^a (842.63)
	I	2879.07 ^a (2205.3)	950.64 ^a (906.29)	4070.26 ^a (3236.1)	1386.31 ^a (1128.79)
330 ~ <390	C	12413.63 ^a (13889.4)	3416.72 ^a (3762.56)	17614.89 ^a (19796.96)	6488.14 ^a (7483.7)
	I	6324.23 ^a (8201.58)	1608.96 ^a (1742.04)	8692.01 ^a (10750.57)	3032.23 ^a (3719.85)
390 ~ <450	C	19589.37 ^a (16025.56)	4533.2 ^a (3943.62)	26817.86 ^a (22240.99)	9310.51 ^a (7846.53)
	I	9606.9 ^a (6931.13)	2638.05 ^a (1953.71)	13332.03 ^a (9715.56)	4402.97 ^a (3467.23)
≥ 450	C	299287.61 ^a (128047.14)	37987.68 ^a (15184)	374136.94 ^a (157218.48)	118627.33 ^a (49863.11)
	I	180848.9 ^b (114812.37)	26165.06 ^a (14698.83)	229043.45 ^b (142933.68)	64350.13 ^b (46604.12)

* 同一树高级,同一指标所在两行,字母相同表示差异不显著(α = 0.05) Values with the same lowercase letter in the same column and the same height class are not significantly different (α = 0.05)

4.1 对种子萌发与幼苗定居的影响

箬叶竹灌丛对幼苗的多度、多样性、生物量影响较少,特别是树高级别 18 cm 以下的个体。一般情况下竹类植物的凋落物有较慢的分解速率,当凋落层厚度 > 2 cm 时能抑制种子的萌发和幼苗层的建立^[19]。本文的调查结果没有发现这种抑制作用,尽管实际的野外观察,I 型样地的凋落物层平均厚度在 3 cm 以上,但没有明显影响种子的萌发与幼苗的定居,可能的原因是选择的样地坡度较大(25 ~ 35°),凋落层无法均匀分布,另外

坡度也间接增加了幼苗定居的机会。

4.2 对幼树存活与种群发育的影响

单优箬叶竹灌丛的形成对中等高度级别的树种影响最大,多度、多样性、生物量明显下降。这种抑制过程在卧龙自然保护区^[15],一些温带森林^[20],哥斯达黎加^[21]有类似的报道,但相反的过程(例如,竹子的凋亡与人工剔除)结果不尽一致。Holz 报道竹子开花后的凋亡促进了树种的更新^[22],通过牛牧食单优味美的竹(*Yushania microphylla*)种群发现了持续的树种补充^[23],与此相反,在 2002~2004 年伊瓜苏国家公园竹子开花以后并没有发现树种更新的加速,在半落叶的大西洋森林人工剔除竹子也没有促进先锋和喜光树种进入乔木层^[9]。由于这些研究的时间尺度一般在 3、4a 左右,而陆地生态系统的恢复一般需要上十年甚至几十年的时间尺度,例如了解退化稀树草原的物种侵入过程需要 30a 的研究^[24]。研究的时间尺度不同以及演替本身是一个动态过程,可能产生多个不同的结果。另外竹子的剔除以及凋亡过程产生了大量凋落物和死组织能影响种子的萌发以及增加幼树的死亡率^[23],这种随机性有可能掩盖单优竹子群落实际效应,或者说使树种更新产生时滞性的表现,更长时间的处理是必要的。研究处理了 11a,基本符合森林恢复的时间尺度,因此有充分的理由肯定单优植被的形成过程在群落水平上阻碍了树种的成功迁移与定居。

4.3 树种更新过程中的生态位竞争

研究发现 C 型样地跟 I 型样地的树种组成明显不同,不但证明了两种样地处于不同的演替阶段,还表明了单优箬叶竹灌丛对乔木树种有筛选作用,这种筛选作用也可能是 I 型样地多样性下降的一个原因。在出现的 90 个树种中 75 个进入 C 型样地,而仅 57 个进入 I 型样地。尽管本文的结果表明单优植被的形成过程对成年树的多度和多样性影响很少,但是因为中等高度级别的树种数量和多样性明显下降,这实际上是成年树种更新机会的减少,从更长的时间尺度考虑,单优林下植被也将阻碍成年树种群的延续。Griscom、Schnitzer 等人认为,林下植被特别是竹子和藤蔓植物跟树种的竞争能减缓林隙演替的过程,影响树种的更新,因为这些功能群能缩减乔木所需资源的有效性,例如光和土壤养分^[25, 26]。研究结果支持了这些观点,单优箬叶竹灌丛的形成过程明显减缓了幼苗、幼树以及成年树的生物量积累,特别是跟箬叶竹种群高度相似的树种,竞争消耗异常明显,生长明显放缓,例如树高级 24~210 cm 的个体生物量明显下降。相似的结果,李媛报道了岷江冷杉幼苗总生物量随华西箭竹密度的增加而减小,华西箭竹的大量存在抑制了岷江冷杉幼苗对地下生物量的分配^[27]。在一般的竹林中,到达地面的光随竹群的高度、叶面积指数和地上生物量呈指数变暗^[28, 29]。选择的箬叶竹在 10a 左右的时间种群盖度已经扩大到 95%,对光资源有效性的影响是毫无疑问的。

综上所述,单优箬叶竹灌丛的形成对树种更新过程起阻碍作用,特别是限制了幼树的存活、乔木种群的壮大与延续。因此在天然林重建过程中应尽量避免该类植被的形成,对已经形成的单优群落应采取放牧、剔除等措施,消除树种更新的负效应。

References:

- [1] Royo A A, Carson W P. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(6): 1345—1362.
- [2] Nilsson M C, Wardle D A. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3(8): 421—428.
- [3] Wardle D A, Zackrisson O, Hörnberg G, Gallet C. The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, 1997, 277(5330): 1296—99.
- [4] Wardle D A, Hörnberg G, Zackrisson O, Kalela-Brundin M, Coomes D A. Long-term effects of wildfire on ecosystem properties across an island area gradient. *Science*, 2003, 300(5621): 972—975.
- [5] Wardle D A, Zackrisson O. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. *Nature*, 2005, 435(7043): 806—810.
- [6] Mallik A U. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2003, 22(3-4): 341—366.
- [7] Mao Z H, ZHU J J. Effects of disturbances on species composition and diversity of plant communities. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2695—2701.

- [8] Aikens M L, Ellum D, McKenna J J, Kelty M J, Ashton M S. The effects of disturbance intensity on temporal and spatial patterns of herb colonization in a southern New England mixed-oak forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252(1): 144 — 158.
- [9] Campanello P I, Genoveva G M, Ares A, Montti L, Goldsten G. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252(1): 108 — 117.
- [10] Sophie G, Alain L, Yves B, Thuy N X, Francine T. Understory vegetation of boreal tree plantations: Differences in relation to previous land use and natural forests. *Forest Ecology and Management*, 2007, 242(1): 49 — 57.
- [11] Stéphane B, Frédéric G, Philippe B. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254(1): 1 — 15.
- [12] Pascale W, Harald B, Patrick F, Andreas R. Using a retrospective dynamic competition index to reconstruct forest succession. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254(1): 96 — 106.
- [13] James D H, John A S. Distribution and dynamics of two ferns: *Dennstaedtia punctilobula* (Dennstaedtiaceae) and *Thelypteris noveboracensis* (Thelypteridaceae) in a Northeast mixed hardwoods-hemlock forest. *American Journal of Botany*, 2001, 88(5): 894 — 902.
- [14] Aubin I, Beaudet M, Messier C. Light extinction coefficients specific to the understory vegetation of the southern boreal forest, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, 30(1): 168 — 177.
- [15] Taylor A H, Qin Z. Regeneration patterns in oldgrowth *Abies* and *Betula* forests in the Woolong Natural Preserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 1204 — 1218.
- [16] Cretaz D, Avril L Kelty. Development of tree regeneration in Fern-dominated forest understories after reduction of deer browsing. *Restoration Ecology*, 2002, 10(2): 416 — 426.
- [17] Ren H, Wang J. Recruitment limitations of native tree species under plantations: A preliminary review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(8): 1855 — 1960.
- [18] Yan S K, Wang S L, Fan B, Li Y L, Zhang D G. Reestablishment of indigenous vascular diversity under fallow blanks of clear cutting Chinese fir plantations in the subtropical region of China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(6): 79 — 85.
- [19] George L O, Bazzaz F A. The fern understory as an ecological filter: emergence and establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology*, 1999, 80(3): 833 — 845.
- [20] Veblen T T. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology*, 1989, 70(3): 541 — 543.
- [21] Widmer Y. Pattern and performance of understory bamboos (*Chusquea* spp.) under different canopy closures in old-growth oak forests in Costa Rica. *Biotropica*, 1998, 30(3): 400 — 415.
- [22] Holz C A, Veblen T T. Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo die-off in a subalpine *Nothofagus* forest in the southern Andes. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(1): 19 — 28.
- [23] Darabant A, Rai P B, Tenzin K. Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory. *Forest Ecology and Management*, 2007, 252(1): 73 — 83.
- [24] Karnitz H M, Asbjornsen H. Composition and age structure of a degraded tallgrass oak savanna in central Iowa. USA, *Natural Areas Journal*, 2006, 26(2): 179 — 186.
- [25] Griscom B W, Ashton P M. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in southeastern Peru. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175(1-3): 445 — 454.
- [26] Schnitzer S A, Kuzee M E, Bongers F. Disentangling above- and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 2005, 93(6): 1115 — 1125.
- [27] Li Y, Tao J P, Wang Y J, Yu X H, Xi Y. Effects of *Fargesia nitida* on regeneration on *Abies faxoniana* seedlings near the edge of subalpine dark coniferous forest. *Acta Phytocologica Sinica* 2007, 31(2): 283 — 290.
- [28] Gratzner G, Rai P B, Glatzel G. The influence of the bamboo *Yushania microphylla* on regeneration of *Abies densa* in central Bhutan. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, 29(10): 1518 — 1527.
- [29] Hiroki Itô, Teruaki H. Effects of deer, mice and dwarf bamboo on the emergence, survival and growth of *Abies homolepis* (Pinaceae) seedlings. *Ecological Research*, 2004, 19(2): 217 — 223.

参考文献:

- [7] 毛志宏,朱教君. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响. *生态学报*, 2006, 26(8): 2695 ~ 2701.
- [17] 任海, 王俊. 试论人工林下乡土树种定居限制问题. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1855 ~ 1960.
- [18] 颜绍榘, 汪思龙, 范冰, 李媛良, 张代贵. 通过杉木采伐迹地撂荒重建乡土维管植物多样性. *北京林业大学学报*, 2007, 29(6): 79 ~ 85.
- [27] 李媛, 陶建平, 王永健, 余小红, 席一. 亚高山暗针叶林林缘华西箭竹对岷江冷杉幼苗更新的影响. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 283 ~ 290.