

基于“驻留生态位”杉木天然更新研究进展

李江飞^{2,2}, 江宇^{1,2}, 马祥庆^{1,2*}

1. 福建农林大学林学院 2. 国家林业和草原局杉木工程技术研究中心

摘要: 森林天然更新是利用大自然进行森林恢复重建的生态学过程,是杉木人工林实现自我繁衍的重要途径。目前,我国森林更新仍以人工更新为主,受生境异质性、种源、凋落物、人为干扰以及群落的差异性等多因素影响。随着人工林成熟期的到来,杉木人工林的衰退与天然更新困难的问题逐渐显现,更新问题也逐步成为杉木人工林发挥其生态作用的主要因素,如何保证杉木天然更新尤为关键。本文就森林天然更新方式及杉木人工林更新障碍的研究进展进行综述,着重总结了杉木天然更新的影响因素,如光照、水分、温度、土壤、枯落物、干扰等。在此基础上提出了现有研究中存在的主要问题及不足之处,并指出未来的研究方向,应加强对杉木更新早期过程以及杉木种子更新和萌蘖更新的生理基础研究,开展杉木种子更新与萌蘖更新互相转化的干扰阈值、协调机制与杉木天然更新影响因子及干扰机制的耦合机制研究,且在研究过程中可综合考虑生物因子与非生物因子二者对天然更新的综合作用。以期对杉木管理实践提供一定指导,促进杉木林分健康稳定生长;以期为促进森林天然更新、实现森林可持续发展提供科学支持。

关键词: 杉木;天然更新;群落结构;驻留生态位;杉木人工林

中图分类号: S791.27

文献标识码: A

文章编号:

Research progress on natural regeneration mechanism of Chinese fir

Li Jiangfei^{1,2}, Jiang Yu^{1,2}, Ma Xiangqing^{1,2}

(1. Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou Fujian, 350002, China;

2. Chinese fir Engineering Technology Research Center of National Forestry and Grassland Bureau, Fuzhou, Fujian, 350002, China)

Abstract: Forest natural regeneration is an ecological process of forest restoration and reconstruction using nature, and it is an important way for Chinese fir plantation to realize self-reproduction. At present, forest regeneration in China is still dominated by artificial regeneration, which is affected by many factors such as habitat heterogeneity, provenance, litter, human disturbance and community diversity. With the arrival of the mature period of Chinese fir plantation, the problems of decline and natural regeneration of Chinese fir plantation are gradually emerging, and the regeneration problem has gradually become the main factor for Chinese fir plantation to play its ecological role. In this paper, the research progress of natural regeneration methods and regeneration barriers of Chinese fir plantation were reviewed, and the factors affecting natural regeneration of Chinese fir, such as light, moisture, temperature, soil, litter and disturbance, were emphasized. On this basis, the main problems and shortcomings of the existing research were put forward, and the future research direction was pointed out that the physiological basic research should be strengthened on the early process of Chinese fir regeneration and the renewal of Chinese fir seed and budding tiller. The interference threshold and coordination mechanism of the mutual transformation between seed renewal and tiller renewal of Chinese fir were studied, and the coupling mechanism of the influence factors and interference mechanism of Chinese fir natural renewal was studied, and the comprehensive effects of biological and abiotic factors on natural renewal could be comprehensively considered in the research process. In order to provide some guidance for Chinese fir management practice and promote the healthy and stable growth of Chinese fir stand; The aim is to provide scientific support for promoting forest natural regeneration and realizing forest sustainable development.

Key words: Chinese fir; Natural regeneration; Community structure; Resident niche; Chinese fir plantation

天然更新是我国许多树种的更新方式,即通过林木自身的繁殖能力来形成新一代幼林,是森林群落动

² *马祥庆为通讯作者

态中重要的生态学过程^[1]。天然更新也是一种低投入高产出的更新方式，能够节省造林费用，在森林生态系统中能够增强幼苗的抗性，是最快速、最经济的更新方法^[2]。森林天然更新过程复杂，包括植物种子萌发、幼苗生长发育、成长为健壮个体、植物种繁育等过程，其中苗期是最为敏感的时期，种子萌发和幼苗生长发育都极易被外界环境影响^[3]。植物种子萌发形成幼苗并成功长成幼树，才能安全度过个体生活史中最危险的阶段。在自然环境下，植物在更新发育过程中均会受到几个或者多个因子的共同影响，并不是单个因子的影响，因此在这些过程中，植物会形成自己的应对策略并表现出一系列特征^[4]。由于历史原因，再加上天然更新为森林的时间较长(天然下种)或质量不高(萌芽更新)，使得天然更新不被重视。因此，研究天然更新将有助于理解植物对环境的适应机制、预测种群和群落发展趋势，也能够充分利用天然更新加快森林资源恢复，实现森林资源的健康可持续经营。

杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook) 是起源于晚侏罗纪的古老孑遗树种，自然分布区域较广，具有生长快，易繁殖、材质好、适应性强、蓄积量大等特点，亦有较高的研究和利用价值^[5]。在亚热带森林系统中占有重要地位，也是我国南方最重要的针叶速生造林树种之一^[6,7]。杉木人工林面积超 1200 万公顷，约占世界人工林的 6.5%，但其可持续性发展易受到生物多样性减少、生产损失、土壤退化和缺乏自我更新的威胁，导致杉木自然更新能力较差，危及森林的长期生产力^[8]。天然更新被认为是可持续林业的支柱，将人工林转变为自然再生的、多样化的生态系统是有必要的。随着人工林成熟期的逐步到来，杉木人工林的衰退与天然更新困难的问题逐渐显现，更新问题也逐步成为杉木人工林发挥其生态作用的主要因素，如何保证杉木天然更新尤为关键。本文就森林天然更新方式及杉木人工林更新障碍的研究进展进行综述，旨在为杉木管理实践提供一定指导，以此为促进森林天然更新、实现森林可持续发展提供科学参考。

1 天然更新的方式

植物的繁殖体库根据繁殖方式分为有性繁殖体库（种子更新）和无性（营养）繁殖体库（萌蘖、克隆）两种，这两种繁殖再生方式对森林树木种群的发展和延续至关重要，且两者之间存在权衡关系^[9]。有性繁殖主要是指植物产生种子并通过种子进行更新发育，也称实生更新；无性繁殖即通过植物的根、茎、叶等营养器官进行萌蘖，产生新的个体。植物的种子更新和萌蘖更新是 2 种不同的生活史策略，采取何种更新对策主要是由物种遗传特性和适应外界环境压力(生境和干扰机制)共同决定^[10]。在不同的生活环境和干扰机制影响下，不同物种甚至同一物种会表现出不同的更新策略，有的以种子更新为主，如大部分松属植物；有的以无性繁殖（萌蘖更新）为主，如苦槠、刺竹子的萌蘖；有的则两种更新方式并存，通过有性和无性进行繁殖更新，有珙桐、栓皮栎等植物^[11]。

1.1 种子更新

大部分植物通过种子进行更新发育。种子更新需要充足的种源、有效的传播和适宜的环境，以促进发芽和建立幼苗和树苗，具有“定居效应”^[12,13]；种子更新能够得到两个亲本的性状，变异程度增大，在适应不同环境下存在一定优越性，其遗传多样性能得到有效提高或维稳，对于种群进化尤为重要。且种子易随风力、水、动物活动，能够扩大传播范围。种子更新会经过种子生产、扩散、萌发、幼苗定居和幼树建成等阶段。在上述过程中种子萌发生长需要适宜的生存条件，幼苗易受到动物捕食，抵抗外界环境压力的能力相对较弱。因生物和非生物因素的显著影响，天然更新的早期过程被视为是树木建植的瓶颈期^[14]。目前，对于种子更新的研究主要集中于植物生殖策略（开花、传粉、受精、结实），种子的大小、传播途径、种子萌发、幼苗死亡及外部环境的干扰等方面^[15]。森林在有种子的情况下才能进行更新，种子作为植物的主体，其扩散对森林的更新至关重要^[16]，种子的生产是物种得以繁衍的首要条件，能决定植物群体的时空动

态分配格局,一直以来是森林种群和群落生态学研究的重点^[17,18]。种源生产是植物种群得以繁殖延续下去的重要保障^[19],植物开花、传粉、受精和种子的发育等环节,是植物种子生产过程的重要环节,也是植物繁殖的基础。种子雨和种子库时空的动态也是种子生产的重要环节,其组成、大小和分布的时空格局,既对种子萌发及幼苗定居有着决定性的影响,也影响植物群落的组成、物种多样性和植被动态的变化等^[20],目前该领域研究主要有:种子雨的种子收集、鉴定、传播过程和命运的研究方法^[21,22];种子雨的散布方式^[20];种子雨在不同种群、群落、生境类型的组成与异质性^[23,24];种子雨在不同季节与年份的动态变化^[25]。种源改良是许多再生策略的重要组成部分^[26],它对维护森林生物多样性以及森林生态系统的恢复和发展具有重要意义^[27]。

1.2 萌蘖更新

林木萌蘖更新是指树木基部萌蘖和根系萌蘖产生新的萌条,一般在采伐或干扰后,利用残留体上的休眠芽或不定芽形成新的植株的过程^[28]。作为一种不同的常见繁殖策略,许多物种的种群通过萌芽进行更新,具有萌蘖更新能力的种群具有“驻留效应”,因无性繁殖有庞大的母株根系支持,根储备大量的营养物质淀粉,也能有效的利用土壤资源,形成健壮枝条并较快生长,且萌蘖植物在受到干扰及地上生物量损失后会迅速占领空间及资源,坚守其固有的生态位,使该种群能够在此区域保持竞争优势,减少干扰造成的损失。萌蘖枝条的生存可能性提升将比实生幼苗发育更具竞争力^[29,30]。木本植物萌蘖根据其生活史特征及干扰受损程度,将萌蘖更新分为腋萌蘖、侧枝萌蘖、茎干萌蘖、干基萌蘖以及地下茎萌蘖等类型^[31]。

植物需要有萌生能力才能保证自身能够进行萌蘖更新,不仅仅受到自身营养水平和激素的控制,还受到生存环境及干扰等外部条件的影响^[32]。萌蘖更新在植物界中普遍存在,是在木本植物中维持树木更新的重要方式之一,也是植物应对干扰的一种方式^[33]。由于原始林过度采伐后形成了次生林,而萌蘖更新在次生林恢复演替过程中也扮演着重要角色。树木在受到干扰或受到逆境胁迫时,依靠种子更新则难以维持群落稳定,此时需要萌蘖更新作为重要补充,来减少环境胁迫及减轻干扰对生态系统造成的影响^[34]。对于木本植物来说,萌芽随着干扰频率的增加而增加^[35]。萌蘖更新在植被恢复初期和中期的物种组成结构中具有重要作用,随着物种演替,其作用在后期逐渐被弱化,可能是因为萌蘖植物自身多干的特点,与单茎的种子更新个体竞争时,资源分配到多个萌生个体上导致其株高生长较低,竞争不占优势,在演替过程中慢慢被有性繁殖的植株所取代^[36]。

概述前人研究,萌蘖更新发生的前提是植物受到干扰,干扰过后植物产生的树木根系、伐桩能够为萌蘖更新的发生提供养分;不同的干扰类型和植物的生长特性能够影响到萌蘖的发生;植物在不同时间、不同季节受到的干扰也会影响植物萌蘖更新发生的数量以及质量;萌蘖更新发生的概率也受到树木年龄或大小的影响。然而,对于萌蘖发生受何种因素的影响,以及其萌蘖更新能力的维持时间依然值得进一步进行深究。一般而言,森林中木本植物的种子和萌蘖更新(即两种自然更新补充模式的相对贡献)之间存在权衡。因此,研究这两种更新模式的相对贡献对促进优势树种天然更新及预测次生林的发展方向具有重要作用。

2 杉木天然更新影响因素

森林天然更新主要受到生物因子(动物、微生物与病原真菌、林下冠草)、非生物因子(光照、水分、温度、土壤养分、凋落物、地形因子)及干扰(人为干扰、火干扰、林窗)的影响^[37];也跟森林结构、物种组成和生物生态学特性(树种组成、种子雨、种子库)相关。植物的更新受各个因子的综合作用,每个因子在不同的阶段超过或者低于临界值都可能会成为更新的瓶颈^[11]。根据前期的调查发现,在近自然经营杉木林中,杉木天然落种更新能力差。针对杉木天然更新障碍的研究进展进行概述,将从以下方面进行归纳分析。

2.1 光照

植物在生长周期中,时常会遇到林窗遮荫、林下弱光和裸地的强光环境。因此,光照是影响林下幼苗或幼树生长发育或生存以及更新进化的重要的限制因子之一^[38]。前人研究中提出杉木人工林在种子萌发和幼树定居过程中出现更新障碍可能是因为林分郁闭度高,且林地内类植被较多导致林下光照不足。并且在野外调查过程中也发现杉木林下天然更新幼苗非常稀少,但在林分边缘及道路边却有不少天然更新的杉木幼苗,证实了影响杉木天然更新的主要因子可能是光环境^[39]。刘青青等^[40]设置不同的光强梯度,以揭示光对杉木种子萌发和幼苗早期生长的影响,其研究结果发现光强对杉木种子的萌发率、存活率、建植率具有显著影响。在前人研究中还发现光照有利于提高种子的萌发率,但会抑制杉木幼苗的生长^[40,41]。

若树种需更好地进行自然更新,则要适应普遍的光环境,种子的萌发会受到光质、光强、光周期不同程度的影响,其中最复杂的是光质^[42];通过开展杉木和木荷种子萌发、幼苗存活及生长对森林不同光环境响应研究,发现光变化对杉木种子萌发和幼苗生长的影响要高于木荷^[43]。李清源的试验表明红光对杉木种子萌发具有促进作用,而蓝光则会产生抑制作用^[44]。而在刘青青等的试验中,则发现红光处理抑制种子萌发但促进幼苗的生长,远红光间断处理相对促进杉木种子萌发,杉木种子为光不敏感种子,萌发率最高是在黑暗处理下,表明杉木种子可以较好地适应异质光环境^[45]。上述均揭示杉木种子萌发和幼苗生长对光强和光质的需求具有差异性,故杉木在林下顺利完成天然更新仍存在困难。5%光照强度导致碳收支失衡而不利于杉木幼苗生长和存活,林下光照不足易阻碍杉木的天然更新;故在幼苗生长早期,通过适度的林窗干扰能够增强光照,有利于幼苗的存活与生长,能够保证幼树建植及杉木林的天然更新^[40]。同时,随着植株的快速生长,植物各部位生长和发育对光的需求增大,叶片之间也会互相遮挡,所获得的资源也随之减少^[43];因此,应采取不同的光照处理措施来应对植物的不同生长发育阶段,才有可能保证植物的成功建植。

2.2 温度

温度是影响森林生长与更新的重要环境因子,也是种子萌发和幼苗生长的重要条件之一,只有在适当的温度条件下森林才能顺利完成更新。过高或过低的温度均可能影响种子休眠或抑制种子的萌发和幼苗的生长,亦有可能造成其死亡。交替变化的温度则有利于大多数植物种子的萌发^[46]。土壤温度也可以通过影响养分的有效性和吸收而影响幼苗的生理过程,也是刺激萌蘖苗产生的关键因素^[47]。前人在研究不同温度对杉木种子萌发的影响中发现,低温不利于杉木种子萌发、会降低其发芽率,高温则可能会破坏种子内部结构,对其生长产生抑制作用^[48]。叶旺敏在模拟增温对杉木光合特性及产物分配的影响研究过程中发现,增温跟对照相比,杉木地径、树高净生长量呈现出降低趋势,研究表明增温会抑制生长盛期的杉木生长^[49]。不同遮荫处理产生不同的土壤温度,对杉木休眠芽萌发的影响也有所差异。前人研究中指出在适宜温度条件下(20℃以上)伐桩休眠芽的始萌发期与土壤温度关系不大,然而其萌发速度有差异;但在不同遮荫下,其萌发量无显著变化,说明温度不是最终决定杉木萌发的影响因子^[50]。

2.3 水分

水分条件是驱动植物分布类型的主要因素之一,影响树种的种子更新过程。水分胁迫不仅降低土壤中营养元素的可用性而且影响幼苗的光合作用,从而影响种子的萌发,幼苗的建成,以及幼苗的生物量、高度、生长与生存。吕青云等对不同干旱条件下的种子萌发进行研究,发现杉木种子萌发初期耐旱性不强,对水分较为敏感,水分越少,其种子发芽率显著降低且起始萌发时间后延^[51]。降水量的减少会降低森林土壤有机物质的累积以及土壤向树木的营养供给,进而影响树木生长^[52]。前人研究表明当生长季降水量增加或减少时,会致使杉木的种群稳定性减弱,进而向下一个种群演变^[53]。

2.4 土壤养分

土壤养分是自然因子、人为因子两者共同作用的结果,不同更新方式与土壤养分关系密切^[54]。森林更新幼苗的生长和代谢受土壤养分的影响,土壤肥力过高或者比较贫瘠的土地都不利于幼苗的生长。大部分研究表明,由于杉木的长期生长及连栽导致林地土壤理化性质变差,土壤肥力下降^[55,56]。土壤营养元素的

供应能够作用于幼苗生长和定居,如喷施氮肥能够时杉木人工林达到速生、丰产,尤其是在杉木速生期施用,能为土壤提供有效氮素养分^[57]。朱万泽提出的营养假说指出树木萌生能力和萌条的生长发育与母树根系和土壤中储存的营养相关^[58]。氮素代谢和氮素的供应对林木萌蘖更新的影响萌芽生长的后期,施肥能有效促进杉木的萌芽更新,使优势萌条增多^[59]。石丽娜等^[60]通过对老龄林、萌芽林与杉木人工林、天然林的土壤微生物量碳氮含量的差异进行研究,发现近自然杉木林经营模式(老龄林、萌芽林)更有利于土壤微生物的繁殖与生长,具有较高的土壤肥力。

2.5 凋落物

凋落物主要分布于土壤表层,土壤表面凋落物层能够改变土壤的结构,林下凋落物层的机械阻隔对更新树种起到筛选作用,可通过使种子物理和生化效应阻碍种子胚芽和胚根的生长,使其与土壤难以接触,从而降低种子的发芽率和幼苗的定居成功率,并延长和减缓根蘖苗的萌出时间^[61]。凋落物能够通过产生化感物质影响种子萌发及幼苗生长,进而影响林下植被的更新。天然新过程中最脆弱、最敏感的阶段是种子萌发、幼苗存活和早期生长阶段,均容易受到凋落物的影响^[62]。李梦琪等^[63]通过盆栽试验对不同凋落物类型对杉木种子萌发及幼苗早期生长的影响进行研究,研究发现,杉木种子、幼苗的萌发率和存活率、生物量的累积均随着浓度的提升呈现“低促高抑”的现象,低浓度凋落物浸提液能够促进杉木幼苗萌发和成长,反之则会破坏幼苗细胞的生物膜,对杉木幼苗叶片的正常代谢及生长产生抑制作用;因此,在杉木种植过程中,需充分考虑凋落物分解所产生的化学物质对林木种子与幼苗的影响,并及时合理地对林内凋落物进行清理。目前许多学者在不同凋落物类型和覆盖厚度、凋落物的化感作用以及种子所处凋落物的不同位置、凋落物产生的机械作用等方面对种子萌发和幼苗生长的影响进行了研究,均表明了凋落物能显著影响杉木种子的萌发、存活与幼苗早期生长^[64-66]。

2.6 干扰

干扰通过改变生境条件或森林生态系统的群落特征,能有效促进林内植被的生长、发育和繁殖,直接或间接影响森林的更新和演替^[67]。干扰取决于树种组成、年龄结构、空间结构等生态系统特征,作用程度取决于干扰的频率、强度、面积等,对天然更新影响具有两面性,有促进作用,有抑制作用^[61]。目前,国内外对干扰与更新的研究主要通过林窗、火烧、抚育间伐、动物等对更新的影响。干扰从性质上可分为自然干扰和人为干扰。人为干扰对森林天然更新的影响研究主要集中于采伐方式的不同和人工促进天然更新。吴建强等在研究干扰树间伐对林分生长和林分结构的影响时发现,干扰树间伐能够促进杉木人工林的林分生长,并对林分结构具有很好的优化作用^[68]。火烧干扰后对杉木人工林产生影响,一方面增加了林地内大量的速效性养分,另一方面则是去除了林下灌草,减少其他物种对杉木幼树的养分竞争,能够促进杉木早期生长^[69]。经调查研究发现,杉木林林内植物物种丰富,多样性高,但在未经过干扰时林内的植物种类较少,实施干扰措施降低林内密度,会让林内植物种类增多,但如果增加达到阈值,则会不增反降。因此,合理的干扰能让杉木林达到有效更新^[70]。

3 研究展望

植物天然更新过程是一个复杂的生态学过程,在种群增殖、延续和群落稳定及群落演替方面具有重要作用。植物天然更新是群落动态学的研究热点之一。近年来,国内外学者对森林的天然更新进行大量的研究报道,形成一系列的更新理论并建立了更新动态模型。但研究大多偏向于天然更新树种的种子雨和种子动态、更新幼苗的种群动态及空间分布^[71]、树种更新影响因子^[72]、干扰后森林迹地更新动态^[73];对萌生更新和人工林的研究相对较少,对天然林萌生更新及其生长机制研究不够深入。作为一种重要的更新方式,森林的恢复和可持续发展很大一部分与萌蘖更新相关,萌蘖更新能够在不良的生存环境下扩大生态位,在种子更新能力弱或者受到萌发生长障碍时刻替代种子更新来维持森林生态系统的稳定。但目前,以往研究

偏向于种子更新而忽略萌蘖更新, 缺乏对同一树种在不同干扰强度、不同环境条件下的种子更新和萌蘖更新机制研究。应加强森林种子更新与萌蘖更新在森林恢复中的动态变化, 开展种子更新与萌蘖更新互相转化的干扰阈值和协调机制研究。

我国对于杉木更新的研究较为成熟, 主要集中于更新机制, 影响因子, 不同更新方式的更新效果等, 但对杉木幼苗更新的空间分布格局以及杉木更新受枯立木, 乔木大树影响的研究较少。朱晨曦等^[25]对杉木人工林种子雨组成和季节动态进行研究, 发现种源不是制约杉木林天然更新的主要因素。对杉木萌芽更新研究尚处于探索阶段, 主要涉及杉木休眠芽的生物学、生态学特性, 影响休眠芽萌发的因素, 以及探讨了伐桩萌生更新能力与立地条件, 砍伐季节, 伐桩直径与年龄之间的关系^[50,74]。杉木在不同生境和干扰下其种子更新和萌蘖更新响应机制研究尚不明晰, 两种更新方式之间如何进行权衡且通过何种更新方式延续后代等尚需要深入研究, 其萌蘖更新发生的生理机制还有待明确。天然更新受多种因素的影响, 众多生物因子和非生物因子并不独立, 存在协同或者拮抗作用, 但目前, 对各个因子的研究还很局限, 人们在研究更新障碍时只是试图找到某一个阶段的1个或多个相互独立的因子, 没有综合考虑不同因子之间的相互作用, 因此不能够充分认识木本植物天然更新的影响机制。尚未发现杉木更新影响因子的综合研究, 应加强杉木种子更新和萌蘖更新的生理基础研究, 并在研究过程中充分考虑多种生物因子和非生物因子对杉木天然更新的耦合作用。

在理论方面, 确定种子更新和萌蘖更新的生态学意义对于提出有建设性的森林经营方案很有必要。然而, 当前研究提出的“驻留生态位”效应理论, 对群落有何意义仍需进一步研究。加强“驻留生态位”理论对杉木更新偏好机制进行研究, 是否可以依据杉木残留体特征与萌蘖更新能力的关系, 探寻合适的抚育措施。