

昆明西山半湿润常绿阔叶林及其 次生演替群落的更新特征

李小双¹, 宋亮^{2,3}, 陈军文⁴, 袁春明^{5,6}, 张良^{1*}

(1. 国家林业局昆明勘察设计院, 昆明 650216; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049; 4. 云南农业大学农学与生物技术学院, 昆明 650201; 5. 国家林业局云南珍稀濒危森林植物保护和繁育重点实验室, 昆明 650204; 6. 云南省林业科学院, 昆明 650204)

摘要: 对昆明西山国家森林公园处于不同演替阶段的云南油杉林、云南油杉—滇青冈混交林和滇青冈林内木本植物幼苗的种类组成、数量及更新方式等进行了调查分析。结果表明: 在所调查的共 144 个 25 m² 的样方中, 共记录到木本植物幼苗 32 科 45 属共 49 种。随着演替的进行, 幼苗总密度表现出先增加后降低的趋势, 处于演替中期的云南油杉—滇青冈混交林内幼苗最丰富, 平均密度达 80 株·25 m²。在不同演替阶段各植被类型中, 实生和萌生两种更新方式同时存在, 单一的更新方式可能使群落的更新面临较大的风险。幼苗发生了顶死或梢枯后, 从其根颈处生出多个萌枝形成多干基株的更新方式结合了实生和萌生更新各自的优点, 是幼苗在与环境长期作用过程中进化出的一种有效对策。

关键词: 滇青冈林; 更新方式; 空间分布; 幼苗; 云南油杉林; 云南油杉—滇青冈混交林

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2012)04-0475-08

Seedling regeneration of the primary semi-humid evergreen broadleaved forest and its secondary succession communities in Xishan, Kunming

LI Xiao-Shuang¹, SONG Liang^{2,3}, CHEN Jun-Wen⁴,
YUAN Chun-Ming^{5,6}, ZHANG Liang^{1*}

(1. China Forest Exploration and Design Institute of Kunming, Kunming 650216, China; 2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China; 5. Yunnan Key Laboratory for Conservation of the Rare, Endangered and Endemic Forest Plants of State Forestry Administration, Kunming 650204, China; 6. Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204, China)

Abstract: Woody plant seedlings in *Keteleeria evelyniana* community, *Keteleeria evelyniana*-*Cyclobalanopsis glaucooides* community, and *C. glaucooides* community in Xishan National Forest Park, Kunming, were surveyed and analyzed to determine their regeneration characteristics including species composition, density, regeneration mode, and etc. In all the 144 plots (5 m × 5 m each), 49 woody plants seedling belonging to 45 genera, 32 families are recorded. The total density of seedling showed a unimodal change in response to the forest succession progress, with the highest density in the *K. evelyniana*-*C. glaucooides* community (80 stems · 25 m²). Seedling regeneration and sprouting regeneration coexisted in communities at different succession stages; single regeneration mode may increase the risk of

* 收稿日期: 2011-12-25 修回日期: 2012-04-01

基金项目: 国家自然科学基金(31160136/C031202)[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31160136/C031202)]

作者简介: 李小双(1976-),男(瑶族),广西柳州人,博士,工程师,从事植被恢复生态学 and 自然保护区规划等研究。(E-mail)lixiaoshuang@foxmail.com。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: zhanglianglky@163.com)

unsuccessful regeneration of communities. However, seedling re-sprouting regeneration, which had been formed during the long-term interaction between seedlings and their environment, seems to be an effective strategy as it combined the advantages of both modes.

Key words: *Cyclobalanopsis glaucooides* community; regeneration mode; spatial distribution; seedling; *Keteleeria evelyniana* community; *K. evelyniana*—*C. glaucooides* community

种子植物的自然更新可通过两种方式来实现：有性繁殖和无性繁殖。种子更新具有潜在的长距离扩散、利用永久性种子库延迟萌发和遗传可塑性等优势，使物种能适应新的生态环境，但其幼苗对环境压力敏感，需要适宜的生境才能萌发或生长，且易受动物的破坏(Krebs, 1994)。萌生更新能获得庞大的母株根系支持，能有效地利用土壤中的水分和养分资源，对环境具有更强的适应能力，但它们的扩散受到根系和母株分枝的限制，且相似的遗传特性从长远来说对种群很不利，可能导致植物不能适应新的环境胁迫(Sork, 1984; 李小双, 2007)。植物采取何种更新对策主要由物种的遗传特性和外界环境压力(生境和干扰机制)共同决定。在森林演替和植被遭破坏后的恢复过程中，有些物种因不能及时更新而被其它物种替代，而有些物种因能通过一种甚至多种更新策略，延续且保持其在群落中的地位，并维持群落的稳定。

半湿润常绿阔叶林是滇中高原代表性的植被类型，同时也是我国常绿阔叶林西部中亚热带类型的代表，主要分布在海拔 1 700~2 500 m 的低山丘陵地区(吴征镒等, 1987)。由于自然灾害，特别是人为活动如：森林砍伐、放牧等原因，原始状态的半湿润常绿阔叶林遭到严重破坏，导致次生演替过程的发生(施济普等, 2011)。唐勤等(2010)总结了滇中半湿润常绿阔叶林的典型次级演替路径：弃耕地或被皆伐林地——针叶林——针阔混交林——常绿阔叶林。迄今为止，原始状态的半湿润常绿阔叶林在滇中地区已很少见，主要呈岛屿状星散分布。在此类常绿阔叶林附近，普遍分布着原生植被遭破坏后发展起来的处于不同次生演替阶段的针叶林、针阔混交林和栎类萌生灌木林等(吴征镒等, 1987)。目前，国内外学者对半湿润常绿阔叶林及其次生演替群落的外貌特征、物种组成、区系成分、群落演替等已有较为深入的研究(吴征镒等, 1987; 金振洲等, 1998; Tang 等, 2010)，但很少有关其自然更新特征。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，不仅影响植物种群的数量动态和分布格局，甚至会影响到整个森林的群落

演替过程(Aguilera & Lauenroth, 1993)。因此，本研究探讨半湿润常绿阔叶林及各次生演替阶段中幼苗的更新机制具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

样地选在昆明西山森林公园内。西山地处昆明近郊，位于 102°37'~102°38' E, 24°57'~24°59' N，属喜马拉雅造山运动中形成的断裂带区域，最高海拔 2 359 m，最低海拔 1 890 m。研究区位于西南季风的影响范围内，山体中下部年均温 14.7 °C，最热月均温 19.8 °C，最冷月均温 7.7 °C，年均气温在 10~22 °C 之间，年较差 12.1 °C。全年干湿季节分明，年均降水量 1 094.1 mm，每年 5~10 月为雨季，11 月至次年 4 月为干季，年均相对湿度 74%；平均日照强度 164.0 w/m²，日照时数 2 448.7 h/a(金振洲等, 1998)。土壤类型主要是红壤，又称“山地红壤”，母质风化程度较轻，酸度较小(pH 值约 5.5)，土层也较薄(吴征镒等, 1987)。

本区常绿阔叶林是整个昆明地区以至滇中高原地区典型的半湿润常绿阔叶林，受到当地政府较好地保护，这些植被接近自然状态，是研究该地区生物多样性和植物群落结构、功能、动态的理想场所(梅象信等, 2006; 李小双, 2007; Tang 等, 2010)。根据 Tang 等(2010)建立的模型，我们选择该森林公园中处于不同演替阶段的代表性森林群落类型：滇青冈林(半湿润常绿阔叶林)、滇青冈—云南油杉混交林(针阔混交林)和成熟的云南油杉林(针叶林)内的幼苗作为研究对象。滇青冈林群落结构层次明显，多数可分 4 层：乔木上层以滇青冈为优势；乔木亚层常见种有掌叶梁王茶、厚皮香、香叶树等；灌木层常见种有云南含笑、铁仔、爆杖花等；草本层盖度变化大，种类多样。云南油杉群落结构简单，分层明显：乔木层以云南油杉为优势种；灌木层明显，种类较多；草本层植物种类较少，分布不均匀。滇青冈云南油杉混交林则介于上述两类群落之间，结构较复杂，乔木层以滇青冈和云南油杉为共同的优势树种(吴征镒

等,1987;金振洲等,1998)。

1.2 样地设置和幼苗调查

采用“空间代替时间”法,选择云南油杉林、滇青冈、云南油杉混交林和滇青冈林这 3 类处于不同演替阶段的植物群落作为调查样地进行幼苗更新的比较研究。于 2010 年 11 月至 2011 年 1 月,在三类植物群落内分别布设 12 条 40 m×5 m 的调查样带,相邻样带间隔至少 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 48 个样方。将不高于 1.3 m 的木本植物视为幼苗。在野外调查时,将 1 个根系上只有 1 个茎干归为实生苗(种子更新),而将 1 个根系上有 1 个茎干以上归为萌生苗(萌生更新)。记录样方内所有乔、灌木植物幼苗的种类、数量、更新方式和高度。

1.3 数据处理

将 1 个不高于 1.3 m 的木本植物茎干视为 1 株幼苗进行计算。统计各种木本植物幼苗的生活型、计算不同演替阶段植物群落中各种木本植物幼苗重要值、不同演替阶段之间幼苗物种组成的 Sørensen 相似性系数、不同演替阶段植物群落中木本植物幼苗的密度及萌生比和单干/多干基株比。计算偏离指数 c 并对其进行 t -检验判断常见幼苗的空间分布型,同时计算 Lloyd 平均拥挤度 m^* 和聚块性指数 m^*/m 进行辅助判断。其测度公式:

(1)重要值 $IV=(RD+RF+RH)/3$,式中 RD 指相对密度; RF 为相对频度; RH 为相对高度。

(2)Sørensen 相似性指数 $IS_s=2c/(a+b)$,式中 a 为甲群落固有物种数量; b 为乙群落固有物种数量; c 为甲乙两个群落共有物种数量。

(3)萌生比=萌生幼苗茎干数/总幼苗茎干数×100%。

(4)单干基株比=单干基株数/总基株数;多干基株比=幼苗枯死后萌生形成的多干基株数/总基株数;其它萌生方式多干基株比=其它方式萌生形成的多干基株数/总基株数。

计算时,将一个根系上仅有 1 个茎干的植株称为单干基株,把同一根系上有 1 个以上茎干的植株归为多干基株(即生于同一个根系的植株,无论茎干数量多少均算作 1 个基株)。将多干基株区分成幼苗顶死或梢枯后萌生形成和其它方式萌生形成两种。

(5)幼苗的空间分布格局分析:

$C=s^2/\bar{x}$; $t=(s^2/\bar{x}-1)/\sqrt{2/(n-1)}$; $m^*=\bar{x}+(s^2-\bar{x})/\bar{x}$; $m^*/m=1+(s^2-\bar{x})/\bar{x}^2$ 。

式中 \bar{x} 为样本中观测值的平均值, s^2 为样本方差。偏离指数 C 的统计学基础是 Poisson 分布。方差与均值相等($C=1$)判定为随机分布; $C>1$ 为集群分布; $C<1$ 为均匀分布。该值的显著性可通过计算 t 值,并将其与 $t_{0.05}(n-1)$ 比较确定。平均拥挤度表示每个个体在同一单位中其它个体的平均数,其值依赖于现有的总个体数。聚块性指数考虑空间格局本身的性质,不涉及密度,其值越大,集聚性越强。

用 SPSS16.0 作统计分析, Sigmaplot11.0 作图。

2 研究结果

2.1 幼苗种类组成

所调查的共 144 个 25 m² (5 m×5 m) 的样方中,共记录到木本植物幼苗 32 科 45 属 49 种,乔木幼苗 12 科 16 属 19 种,灌木幼苗 14 科 16 属 16 种,兼具乔/灌木生活型幼苗 13 科 13 属 14 种。幼苗以壳斗科、蔷薇科和松科物种较为丰富。在演替前期的云南油杉林内,共记录到木本植物幼苗 21 种,以云南含笑、铁仔、滇青冈和厚皮香幼苗占优势;在演替中期的云南油杉、滇青冈混交林中,共记录到木本植物幼苗 28 种,滇青冈幼苗占绝对优势,其次高山栲、云南含笑、云南油杉幼苗也较多;在演替后期的滇青冈林中,共记录到木本植物幼苗 27 种,以滇青冈、掌叶梁王茶、铁仔和杜茎山幼苗占优势(表 1)。

2.2 不同演替阶段植物群落建群种幼苗的总密度

在演替前期的云南油杉林内所调查的 48 个 25 m² 样方中,共记录有幼苗数 791 株,其中建群种云南油杉仅 5 株,其相对密度不到 1%;滇青冈幼苗 26 株,相对密度 3.3%。在演替中期的云南油杉、滇青冈混交林内,幼苗数量很丰富,达 3 847 株,其中尤以建群种滇青冈幼苗数量最多,为 3 179 株,其相对密度超过 80%,而云南油杉的相对密度仅 1.5%。在演替后期的滇青冈林内,幼苗稀少,仅记录到幼苗 326 株,滇青冈幼苗占 46%,未发现云南油杉幼苗(表 2)。

2.3 不同植物群落间物种组成的相似性

表 3 数据表明,相邻演替阶段群落间的幼苗共有种相对较多,物种组成的相似性较高。处于演替中期的云南油杉滇青冈混交林与演替后期的滇青冈林和演替早期的云南油杉林之间的共有种均较多,分别达 14 和 12 种,相似性系数分别为 0.51 和 0.49。而云南油杉林和滇青冈林之间的共有种相对

表 1 西山不同演替阶段植物群落木本植物幼苗的种类组成、重要值及生活型
Table 1 Species composition, important value, and life forms of woody seedlings
in communities at different succession stages in Xishan

科名 Family name	物种名 Species	云南油杉林 <i>Keteleeria evelyniana</i> community	云南油杉、滇 青冈混交林 <i>K. evelyniana- C. glaucoides</i> community	滇青冈林 <i>Cyclobalanopsis glaucoides</i> community	生活型 Life form	
八角枫科 Alangiaceae	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	0.86	1.43	2.75	T/S	
大戟科 Euphorbiaceae	雀儿舌头 <i>Leptopus chinensis</i>	—	—	0.55	S	
豆科 Leguminosae	象鼻藤 <i>Dalbergia mimosoides</i>	3.37	0.95	1.34	S	
	小雀花 <i>Campylotropis polyantha</i>	—	—	0.68	S	
	毛叶合欢 <i>Albizia mollis</i>	2.60	0.28	0.66	T	
	杜鹃花科 Ericaceae	爆杖花 <i>Rhododendron spinuliferum</i>	—	—	0.67	S
	珍珠花 <i>Lyonia ovalifolia</i>	0.50	—	—	T/S	
	乌饭树 <i>Vaccinium bracteatum</i>	0.43	—	—	T/S	
海桐花科 Pittosporaceae	海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	—	0.26	—	T/S	
壳斗科 Fagaceae	滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucoides</i>	8.16	65.57	34.59	T	
	高山栲 <i>Castanopsis delavayi</i>	1.18	5.50	—	T	
	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	—	0.35	—	T	
	槲栎 <i>Q. aliena</i>	2.03	2.29	—	T	
	白柯 <i>Lithocarpus dealbatus</i>	—	0.61	—	T	
	栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	1.00	—	—	T	
	马鞭草科 Verbenaceae	滇常山 <i>Clerodendron bungei</i> var. <i>yunnanense</i>	—	—	0.62	S
木兰科 Magnoliaceae	云南含笑 <i>Michelia yunnanensis</i>	38.92	4.74	—	S	
木犀科 Oleaceae	云南桂花 <i>Osmanthus yunnanensis</i>	—	0.31	—	T/S	
漆树科 Anacardiaceae	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	—	—	0.73	T/S	
	黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	—	—	0.61	T	
	野漆 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	1.13	—	0.71	T	
	茜草科 Rubiaceae	薄皮木 <i>Leptodermis oblonga</i>	2.58	0.27	—	S
蔷薇科 Rosaceae	牛筋条 <i>Dichotomanthus tristaniaecarpa</i>	—	0.30	0.73	T/S	
	山楂 <i>Crataegus pinnatifida</i>	—	—	0.69	T	
	毡毛栒子 <i>Cotoneaster pamosus</i>	—	—	0.68	S	
	櫻桃 <i>Cerasus pseudocerasus</i>	—	0.28	—	T	
	石楠 <i>Photinia serrulata</i>	—	0.29	1.84	T/S	
	川梨 <i>Pyrus pashia</i>	—	—	0.75	T	
	忍冬科 Caprifoliaceae	水红木 <i>Viburnum cylindricum</i>	—	0.26	—	T/S
	瑞香科 Thymelaeaceae	云南瑞香 <i>Daphne yunnanensis</i>	—	—	0.57	S
山茶科 Theaceae	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	6.22	0.45	—	T/S	
山矾科 Symplocaceae	华山矾 <i>Symplocos chinensis</i>	3.02	—	—	S	
鼠李科 Rhamnaceae	薄叶鼠李 <i>Rhamnus leptophylla</i>	—	0.95	0.75	T/S	
	帚枝鼠李 <i>R. virgata</i>	0.50	—	—	T/S	
	松科 Pinaceae	云南油杉 <i>Keteleeria evelyniana</i>	1.16	4.62	—	T
	云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	1.03	—	—	T	
	华山松 <i>P. armandi</i>	0.94	—	—	T	
藤黄科 Guttiferae	金丝桃 <i>Hypericum chinense</i>	—	0.26	0.67	S	
五加科 Araliaceae	掌叶梁王茶 <i>Nothopanax delavayi</i>	—	0.26	24.61	S	
小檗科 Berberidaceae	昆明小檗 <i>Berberis kunmingensis</i>	—	0.27	—	S	
杨梅科 Myricaceae	矮杨梅 <i>Myrica nana</i>	3.93	—	—	S	
榆科 Ulmaceae	四蕊朴 <i>Celtis tetrandra</i>	—	0.95	1.37	T	
芸香科 Rutaceae	野花椒 <i>Zanthoxylum simulans</i>	—	—	0.64	T/S	
樟科 Lauraceae	香叶树 <i>Lindera communis</i>	3.66	4.11	2.27	T/S	
	滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	—	—	1.74	T	
紫草科 Boraginaceae	西南粗糠树 <i>Ehretia coryliifolia</i>	—	0.26	—	T	
紫金牛科 Myrsinaceae	铁仔 <i>Myrsine africana</i>	16.77	3.62	12.98	S	
	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	—	0.27	5.07	S	
棕榈科 Palmae	棕榈 <i>Trachycarpus fortunei</i>	—	0.27	0.73	T	

注：表中数据为各物种在相应群落内的重要值，“—”代表该物种未出现在某群落中。科信息和生活型资料参考中国植物物种信息数据库。

Note: Numbers in the table are important values of species, “—” represents the species do not occur in the community. Family names and life forms are based on Scientific Database of China Plant Species.

表 2 西山不同演替阶段植物群落建群种幼苗的密度

Table 2 Seedling density of constructive species in communities at different succession stages in Xishan

群落类型 Community types	总密度 (株·1 200 m ⁻²) Total density	滇青冈 <i>C. glaucooides</i>		云南油杉 <i>K. evelyniana</i>	
		密度 (株·1 200 m ⁻²) Density	相对密度 Relative density (%)	密度 (株·1200 m ⁻²) Density	相对密度 Relative density (%)
云南油杉林 <i>K. evelyniana</i> community	791	26	3.3	5	0.6
云南油杉、滇青冈混交林 <i>K. evelyniana</i> - <i>C. glaucooides</i> community	3 847	3 179	82.6	57	1.5
滇青冈林 <i>C. glaucooides</i> community	326	150	46.0	0	0.0

表 3 西山不同演替阶段植物群落木本植物幼苗的共有种和相似性系数

Table 3 Number of co-occurring species and Sørensen's similarity index of woody seedlings between communities at different succession stages in Xishan

群落类型 Community types	云南油杉林 <i>K. evelyniana</i> community	云南油杉、滇青冈混交林 <i>K. evelyniana</i> - <i>C.</i> <i>glaucooides</i> community	滇青冈林 <i>C. glaucooides</i> community
云南油杉林 <i>K. evelyniana</i> community	—	12/0.49	7/0.29
云南油杉、滇青冈混交林 <i>K. evelyniana</i> - <i>C. glaucooides</i> community	12/0.49	—	14/0.51
滇青冈林 <i>C. glaucooides</i> community	7/0.29	14/0.51	—

注：表中数据代表群落共有种数/Sørensen 相似性系数。

Note: Data in the table represent co-occurring species/Sørensen's similarity index between communities.

表 4 西山不同演替阶段植物群落木本植物幼苗的平均密度及萌生比例

Table 4 Average density and percentage of sprouting stems of woody seedlings in communities at different succession stages in Xishan

群落类型 Community types	总幼苗平均密度 (株·25 m ⁻²) Average density of total stems	实生幼苗平均密度 (株·25 m ⁻²) Average density of seedling stems	萌生幼苗平均密度 (株·25 m ⁻²) Average density of sprouting stems	萌生比例 Percentages of sprouting stems (%)
云南油杉林 <i>K. evelyniana</i> community	16.48±4.64	1.56±0.30	14.92±4.59	90.53
云南油杉、滇青冈混交林 <i>K. evelyniana</i> - <i>C. glaucooides</i> community	80.15±8.92	18.83±2.96	61.31±7.49	76.49
滇青冈林 <i>C. glaucooides</i> community	6.79±1.35	1.58±0.33	5.21±1.25	76.73

较少,仅 7 种,相似性系数为 0.29。

2.4 不同演替阶段幼苗的密度及更新方式

处于不同演替阶段群落类型内总幼苗密度 (Kruskal-Wallis, $P < 0.001$)、实生幼苗密度 ($P < 0.001$) 和萌生幼苗密度 ($P < 0.001$) 均存在显著差异。随着演替进行,总幼苗密度表现出先增加后降低的趋势,处于演替中期的云南油杉、滇青冈混交林内幼苗数量最丰富,平均密度约 80 株·25 m⁻²;其次为处于演替初期阶段的云南油杉林,幼苗密度均值约 16 株·25 m⁻²;而处于演替顶级阶段的滇青冈林内幼苗密度最低,仅为 7 株·25 m⁻²(表 4)。在不同的演替阶段,实生幼苗密度和萌生幼苗密度表现出与总幼苗密度相似的趋势。

在不同演替阶段各植被类型中,萌生比例在各演替阶段植物群落内都较高(76%以上,表 4),萌生

幼苗茎干总数(灌木萌生+乔木/灌木萌生+乔木萌生)也都明显高于实生茎干数(灌木实生+乔木/灌木实生+乔木实生,图 1)。在演替初期的云南油杉林中,以灌木萌生幼苗占比最高,达 80.5%;乔木萌生苗仅为 5.9%。在演替中期的云南油杉滇青冈混交林中,以乔木萌生苗最多,为 65.6%;灌木萌生苗骤减,仅 8.5%。在演替顶级阶段的滇青冈林中,乔木萌生苗和灌木萌生苗都较高,分别达 40.5%和 34.1%。

2.5 单干和多干基株幼苗的数量变化

在不同演替阶段,多干基株占比存在显著差异 ($P = 0.002$)。随着演替进行,多干基株占比表现出先升后降趋势,在演替中期的混交林阶段最高(达 47%),单干幼苗在各演替阶段的变化趋势则正好相反(图 2)。单干基株数在演替前期的云南油杉林和

演替后期的滇青冈林内所占比例都明显高于多干基株 ($P < 0.001$); 在演替中期的云南油杉、滇青冈混交林内, 虽单干实生株数量占优, 但两者差异不显著 ($P = 0.393$)。特别指出的是, 在所调查的不同群落类型中, 多干基株中由幼苗发生顶死或梢枯后, 从其根颈处生出多个萌枝的方式占比相当高, 而以其它萌生方式产生的多干基株占比较低(图 2)。

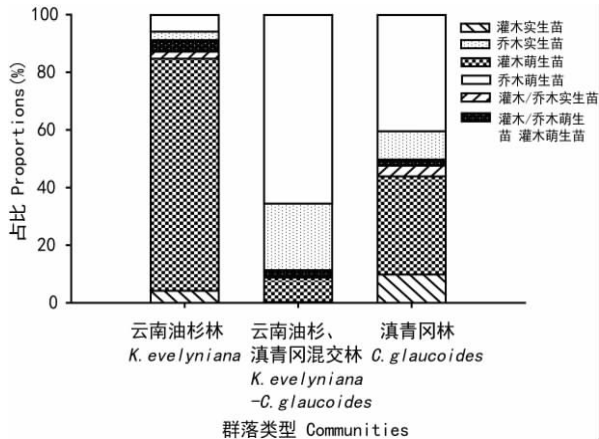


图 1 西山不同演替阶段植物群落木本植物幼苗的更新方式组成

Fig. 1 Regeneration mode composition of woody seedlings in communities at different succession stages in Xishan

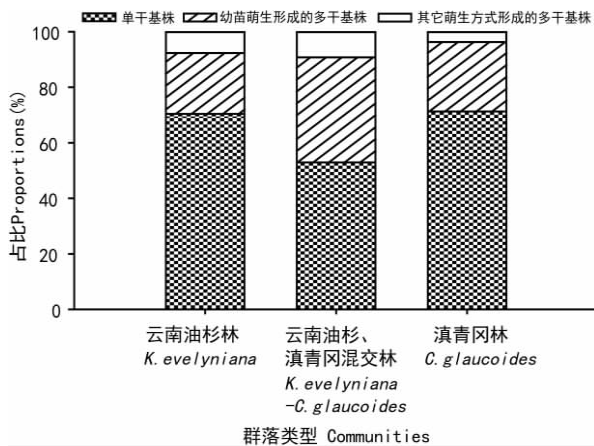


图 2 西山不同演替阶段植物群落木本植物幼苗的单干、多干占比

Fig. 2 Percentage of single-stemmed and multiple-stemmed woody seedlings in communities at different succession stages in Xishan

2.6 优势物种的空间分布型

各群落类型优势种幼苗总体上呈现聚集型分布, 部分物种的幼苗在不同演替阶段的分布型表现出一定差异。云南油杉林内重要值排前 4 位的幼

苗, 云南含笑、铁仔和厚皮香呈聚集分布, 滇青冈呈随机分布。云南油杉、滇青冈混交林内重要值排前 4 位的幼苗, 滇青冈、高山栲、云南含笑和云南油杉都呈现聚集分布。滇青冈林内重要值排前 2 位的幼苗, 滇青冈和掌叶梁王茶呈聚集分布, 重要值排第 3 位的铁仔和第 4 位的杜茎山则呈随机分布(图 5)。

3 结论与讨论

萌生更新方式使植物在种间竞争中处于有利的地位(Nepstad 等, 1991)。Sonoyama 等(1997)认为在严重干扰或环境胁迫下, 通过无性繁殖的幼苗更新和出芽是保持群落稳定很重要的驱动力。野外调查观察到: 大多常绿阔叶树种都具有萌蘖特性, 当它们的幼苗、幼树甚至大树的主干遭受损伤或折断后, 主干基部附近的休眠芽或不定芽便迅速萌生成枝条以替代受损的主干, 如实生幼苗反复萌生的、从大树的树干基部萌生的、从枯倒木的根部或树干萌生的或从枯桩的基部萌生的等。本研究统计结果证实, 西山地区不同演替阶段各群落类型中, 以萌生方式进行更新的幼苗茎干数占比很高, 萌生更新是至关重要的一种更新方式。另外, 实生更新对种群的延续和发展以及群落结构稳定性的维持方面同样起重要作用。在研究区不同演替阶段的植物群落中, 单干基株(实生株)比明显高于多干基株(萌生株)比, 说明了实生更新方式在群落更新过程中的重要性。

单一更新方式可能使群落的更新面临较大风险。一方面, 若只存在种子更新方式, 群落的自然更新是否能顺利完成受到诸多因素的限制。首先, 种子产量大都存在年际变化, 在脱离母株前, 种子发育和虫蛀现象往往较为严重, 而在种子落地后, 易受真菌感染, 且随时有被啮齿类动物取食的风险; 其次, 种子是否能顺利萌发受多个环境因子限制; 再次, 在激烈的种内和种间竞争及恶劣的自然环境下, 脆弱的幼苗是否能生长成幼树甚至大树是不可预见的。以上任何一个或多个因子都可能成为群落自然更新过程中的瓶颈(李小双, 2007)。另一方面, 若只存在萌生更新, 群落的更新同样可能面临巨大风险。因为萌生所形成的种群基因型是一致的, 普遍存在材质差、易感染病虫害、缺乏应变能力等, 最终必将导致群落遗传多样性降低和生产力下降, 这对群落的维持和增长极其不利(Sork, 1984; 李小双, 2007)。

上述看似矛盾的实生/萌生比例和单干/多干基

表 5 西山不同演替阶段植物群落优势木本植物幼苗种群的空间分布格局判定
Table 5 The distribution pattern identification of dominant woody seedling species in communities at different succession stages in Xishan

群落类型 Community types	物种名 Species	m	s^2	C	t	m^*	m^*/m	分布型 Distribution pattern
云南油杉林 <i>K. evelyniana</i> community	云南含笑 <i>Michelia yunnanensis</i>	9.75	677.13	69.45	14.12**	78.20	8.02	C
	铁仔 <i>Myrsine africana</i>	2.83	67.55	23.87	4.72**	25.70	9.08	C
	滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucooides</i>	0.56	1.44	2.57	0.32	2.13	3.81	R
云南油杉、滇青冈混交林 <i>K. evelyniana</i> — <i>C. glaucooides</i> community	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	0.79	8.25	10.44	1.95*	10.23	12.95	C
	滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucooides</i>	66.23	4243	64.06	13.01**	129.29	1.95	C
	高山栲 <i>Castanopsis delavayi</i>	2.67	24.82	9.30	1.71*	10.97	4.11	C
	云南含笑 <i>Michelia yunnanensis</i>	3.33	163.8	49.19	9.94**	51.52	15.47	C
滇青冈林 <i>C. glaucooides</i> community	云南油杉 <i>Keteleeria evelyniana</i>	1.19	12.45	10.46	1.95*	10.65	8.95	C
	滇青冈 <i>Cyclobalanopsis glaucooides</i>	3.13	38.67	12.35	2.34*	14.48	4.63	C
	掌叶梁王茶 <i>Nothopanax delavayi</i>	1.88	28.54	15.18	2.96**	16.06	8.54	C
	铁仔 <i>Myrsine africana</i>	0.71	4.81	6.77	1.19	6.48	9.13	R
	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>	0.21	0.47	2.24	0.26	1.45	6.90	R

注：*和**表示 t 检验分别达到显著水平 ($P < 0.05$) 和极显著水平 ($P < 0.01$)。C: 聚集分布; R: 随机分布。

Note: * and ** represent significant difference of t test at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively. C refers to clump distribution, while R refers to random distribution.

株比例却正好反映了实生和萌生两种更新方式在维持群落稳定过程中的矛盾和统一。有趣的是, 本研究中发现大量通过种子萌发的幼苗顶死或梢枯后, 再从其根颈处发生多个萌枝的现象。这种更新方式产生的幼苗兼具实生和萌生的特性, 从遗传特性角度讲, 这种萌枝其实也是“实生植株”, 它对自然环境变化的适应能力强, 同时具有较快的生长速度。在半湿润常绿阔叶林的建群种中, 植物通过种子更新方式即从种子萌发出幼苗开始, 发育为幼树, 并最终长成大树, 来实现自我更新的现象较少发生。种子萌发成幼苗并最终转化为具有实生遗传特性的萌生植株的更新方式(在外界干扰或逆境中, 这种现象尤为常见), 很好地结合了实生和萌生两种更新方式各自的优点, 对复杂多变环境具有更强的适应能力, 是植物在与环境长期作用过程中进化出的一种有效的更新策略。

在群落不同演替阶段, 物种的更新策略有所不同。在处于演替初期的云南油杉纯林中, 木本植物幼苗丰富度最低, 幼苗密度也较低, 且以灌木萌生苗为主, 优势种云南油杉的数量却很少(相对密度仅 0.6%), 这表明其更新状况并不好。这与赵安娜(2007)的研究结果一致。可能原因: 第一, 云南油杉成熟纯林林下较荫蔽, 微弱的光照远远不能满足云南油杉幼苗的生长。第二, 云南油杉不规律结实及结实率很低的特性导致其种源不足。第三, 云南油杉成熟纯林林下腐殖质及枯枝落叶层较厚, 不利于

云南油杉种子的萌发和存活。随着云南油杉种群的发展, 种间竞争加剧或者群落中的云南油杉大树达到生理寿命而枯倒、风倒或被砍伐出现林窗时, 群落生境特别是光照等条件发生改变。因为光照条件改善有利于种子的萌发和幼苗的生长, 林窗等的出现正好为云南油杉群落中以随机分布方式潜伏着的半湿润常绿阔叶树种的建群种滇青冈幼苗的侵入和定居创造了有利的条件(Raffaele & Veblen, 1998)。在之后的演替过程中, 滇青冈等常绿阔叶林树种由于种源和幼苗优势, 且具较强的适应能力, 更新个体在林下层增多, 其种群在群落中的地位也逐渐提升; 而云南油杉的种子、幼苗相对缺乏, 竞争能力较弱, 使云南油杉逐渐丧失在群落中的绝对优势地位, 发展成为以云南油杉和滇青冈共优的植物群落类型, 即云南油杉、滇青冈混交林(赵安娜, 2007)。处于演替中期的云南油杉、滇青冈混交林, 其幼苗物种丰富度最高, 且幼苗密度显著高于滇青冈林或云南油杉林, 同时, 乔木萌生苗逐渐取代灌木幼苗的主导地位, 这和 Franklin 等(2006)的研究结果一致。另外, 在该类群落中, 常绿阔叶建群种滇青冈幼苗更新能力强、更新方式多样、数量丰富(相对密度达 82.6%), 同时, 其空间分布格局从随机零星分布逐渐过度到聚集分布, 反映了滇青冈幼苗在群落更新中的地位进一步提升, 是幼苗更新策略对变化环境的积极响应。相反, 野外观察数据显示, 云南油杉幼苗数量很少(相对密度仅 1.5%), 种源不足和萌生

能力较弱是造成这一结果的可能原因。随着时间推移,云南油杉逐渐被淘汰,而滇青冈的优势地位越来越明显,最终演变为以滇青冈为优势种的顶级群落——滇青冈林。在成熟的滇青冈林下,林下幼苗密度很低,更新个体严重匮乏,更新极为不良,且已完全找不到云南油杉幼苗的踪迹。铁仔幼苗的空间分布型则由前期演替阶段时的聚集分布转变为此时的随机零星分布,这也反映了其更新能力的弱化。在云南的哀牢山以及欧美的一些地区,同样发生了地带性植被中更新不良的情况(Evans, 1988; Herrera, 1995)。可能原因是,滇青冈林已发展到演替的顶级阶段,森林群落结构复杂,林冠上层的郁闭度很高,而地表枯枝落叶层较厚,使得林下幼苗得不到足够的光照和养分的供给,最终导致种子难以萌发或发育不好。

参考文献:

- 吴征镒,朱彦丞. 1987. 云南植被[M]. 北京:科学出版社
- 金振洲,彭鉴. 1998. 昆明植被[M]. 昆明:云南科学技术出版社
- 赵安娜. 2007. 云南油杉林的更新与自疏研究[D]. 硕士学位论文. 昆明:云南大学
- Aguilera MO, Lauenroth WK. 1993. Seedling establishment in adult neighbourhoods—intraspecific constraints in the regeneration of the bunchgrass *Bouteloua gracilis*[J]. *J Ecol*, **81**(2):253–261
- Evans J. 1988. Natural regeneration of broadleaves[R]. Forestry Commission Bulletin (Vol. 78). London: Her Majesty's Stationery Office
- 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[J]. *Fore Ecol Manag*, **235**(1–3):18–29
- Herrera J. 1995. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber*) [J]. *Fore Ecol Manag*, **76**(1–3):197–201
- Krebs CJ. 1994. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance[M]. Fourth ed. New York: Harper Collins
- Li XS(李小双). 2007. A study on the natural regeneration of constructive species in central Yunnan Plateau semi-humid broad-leaved forest(滇中高原半湿润常绿阔叶林建群种自然更新研究)[D]. MD Thesis(硕士学位论文). Kunming(昆明): Yunnan University(云南大学)
- Mei XY(梅象信), Xu ZH(徐正会), Zhang JL(张继玲), et al. 2006. Ant species diversity on east slope of Xishan Forest Park in Kunming(昆明西山森林公园东坡蚂蚁物种多样性研究)[J]. *Fore Res(林业科学研究)*, **19**(2):170–176
- Nepstad DC, Uhl C, Serrao EAS. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration[J]. *Ambio*, **20**(6):248–255
- Raffaele E, Veblen TT. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina [J]. *J Veg Sci*, **9**(5):693–698
- Shi JP(施济普), Chang YF(常艳芬), Xu CD(徐成东), et al. 2011. Synecological studies on the semi-humid evergreen broad-leaved forest in Huajiaoyuan Nature Reserve, Chuxiong, Yunnan(楚雄花椒园半湿润常绿阔叶林的群落生态学特征)[J]. *Guihaia(广西植物)*, **31**(2):204–207
- Sonoyama N, Watanabe N, Watanabe O, et al. 1997. Ecological significance of sprouting traits of cool-temperate tree species in a northern mixed forest: Population dynamics of sprout species[J]. *Jpn J Ecol*, **47**(1):21–29
- Sork VL. 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns[J]. *Ecology*, **65**(3):1 020–1 022
- Tang CQ, Zhao MH, Li XS, et al. 2010. Secondary succession of plant communities in a subtropical mountainous region of SW China[J]. *Ecol Res*, **25**(1):149–161



(上接第 467 页 Continue from page 467)

- Zhang L(张林), Luo TX(罗天祥), Deng KM(邓坤枚), et al. 2004. Biomass and net primary productivity of secondary evergreen broad-leaved forest in Huangmian Forest Farm, Guangxi(广西黄冕林场次生常绿阔叶林生物量及净第一性生产力)[J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, **15**(11):2 029–2 033
- Zhang ZF(张中峰), Huang YQ(黄玉清), Li XK(李先琨), et al. 2008a. Features of *Quercus glauca* sap flow and its relationship to environmental factors in Karst terrain(岩溶区青冈栎树干液流特征及其与环境因子关系)[J]. *Carsol Sin(中国岩溶)*, **27**(3):228–234
- Zhang ZF(张中峰), Huang YQ(黄玉清), Mo L(莫凌), et al. 2008b. Preliminary study on the relation between photosynthetic rate and environment factors of *Quercus glauca* in Guilin Karst area(桂林岩溶区青冈栎光合速率与环境因子关系初步研究)[J]. *Guihaia(广西植物)*, **28**(4):478–482
- Zhu SQ(朱守谦), Wei LM(魏鲁明), Chen ZR(陈正仁), et al. 1995. A preliminary study on biomass components of Karst forest in Maolan of Guizhou Province, China(茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究)[J]. *Chin J Plant Ecol(植物生态学报)*, **19**(4):358–367