

木本植物萌生更新研究进展

范清平, 李 桥*

浙江师范大学, 化学与生命科学学院, 浙江 金华
Email: *1436785623@qq.com

收稿日期: 2021年4月19日; 录用日期: 2021年5月20日; 发布日期: 2021年5月27日

摘 要

萌生更新是森林更新中的重要方式之一, 对生物多样性维持有着不可替代的作用。本文广泛查阅了国内外有关萌生更新的文献, 综述了萌生更新的基本概况、萌生更新的影响因素及萌生更新的生态功能。基于此, 本文提出了现有研究的不足与未来展望, 以期对萌生更新未来研究及森林更新与恢复提供一定的参考价值。

关键词

森林, 萌生更新, 影响因素, 生态功能

Research Progress on Sprouting Regeneration of Woody Plants

Qingping Fan, Qiao Li*

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang
Email: *1436785623@qq.com

Received: Apr. 19th, 2021; accepted: May 20th, 2021; published: May 27th, 2021

Abstract

Sprouting regeneration is one of the important ways in forest regeneration, plays an irreplaceable role in the maintenance of biodiversity. In this study, we first reviewed research progresses on resprouting regeneration, including the basic characteristics of resprouting regeneration, influencing factors and ecological functions. Based on this, this paper proposed the shortcomings of the existing research and the prospect of the future, in order to provide some reference value for the future research of sprouting regeneration and forest regeneration and restoration.

*通讯作者。

Keywords

Forest, Sprouting Regeneration, Influencing Factors, Ecological Functions

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

生物多样性是生物进化的结果,也是人类赖以生存和发展的基础[1]。森林作为地球生物多样性重要载体之一,对全球生物多样性有着重大贡献,对人类生存发展有着普遍认识的直接价值和不可估量潜在价值[2] [3];由于人地矛盾的冲突持续,导致森林退化的加剧和生物多样性能力不断下降,因此认识了解生物多样性的形成、维持机制以及加强生物多样性的保育尤为重要[4] [5]。而萌生更新(Sprout Regeneration)作为森林更新(Forest Regeneration)中的重要方式之一,对生物多样性维持有着不可替代的作用。

森林群落中的萌生更新主要是指通过干基萌生、地下茎萌生、根出条等方式进行营养生长而形成多茎干丛生植株的过程[6] [7] [8]。在森林更新过程中,大多数木本被子植物在树冠受到损伤或地上主干部分死亡后,植物的原有根系系统依然持久存在,往往会利用根系和地面树桩上的休眠芽或不定芽等物质基础,产生多茎干的丛生植株的萌生现象[9],我们把这种具有萌生现象的物种称萌生物种[10]。森林中几乎所有被子植物中的木本阔叶树种都为萌生物种,具有萌生更新能力,而裸子植物中的针叶树种发生萌生现象则相对较少[11],研究者认为多数树种由于环境因素会介于非萌生种和萌生种之间,绝对的非萌生种很少[12]。萌生植株的重要外观特性是形态上并不是一个单茎干个体,而是由同一个种子萌发或后期产生的全部个体并且根基相连组成的树丛,除主茎干外的其他个体称为萌生茎干[13]。本文系统地总结了萌生更新的分类以及生态功能,以期为萌生更新在森林恢复过程中的应用提供一定理论依据。

2. 萌生更新基本概况

2.1. 萌生更新的分类

近年来,许多学者对萌生现象重新做出了学术上的分类和规范,萌生更新的分类方法较多,也较为细致,以往研究中对木本植物萌生更新的分类方法主要有以下四大类。第一类,根据萌生更新特征与相应的干扰等级构建萌生型谱和干扰型谱,揭示植物萌生能力对不同干扰强度的响应,将干扰强度构建一个干扰型谱:叶片丧失、枝条丧失、树冠丧失和树干丧失4个等级,与此相对应的萌生型谱:叶腋萌生、侧枝萌生、树干萌生和树基萌生4种[14]。第二类,根据木本植物对火灾干扰的响应,及萌生产生的位置划分,将萌生更新分为顶端萌生、侧枝萌生、干基萌生、块茎萌生、侧根萌生和地下茎萌生6种类型[15]。第三类,根据目前森林生态系统中最主要的人为干扰方式(主要指采伐),木材收获后剩余树木残体发生萌生更新的位置,将萌生更新划分为伐桩萌生和根系萌生[16] [17]。前三类萌生更新分类均为物种应对不同强度或不同种类干扰的响应特征进行划分,而第四类主要将萌生类型系统性地概括为四大类:根颈萌生、地下茎萌生、根系萌生和机会萌生[11]。

森林群落中的萌生更新方式主要以干基萌生和地下茎萌生为主(根萌),实现对植株个体直接而快速的延续,而在活立本树干或树冠上的叶腋萌生和顶端萌生由于不能独立存活形成新的地上个体,对森林更新演替影响有限[9] [11],因此以往有关萌生更新的研究大多基于干基萌生和地下茎萌生。在森林群落更

新过程中, 萌生物种可通过实生更新(种子繁殖)和萌生更新(克隆生长)两种方式进行更新, 也可通过新生萌生茎干来增加地上生物量积累进而扩大种子繁殖, 最终达到物种延续的目的[18] [19]。而在树冠经受到干扰后, 相比与种子繁殖, 具有萌生能力的树种更具有占据原有生态位的优势[20], 表现出通过其母株残存器官的养分储备和强大根系, 迅速地利用土壤中的养分资源; 且萌生茎干通常占据较高位置, 一定程度上能够更加容易的获取光资源以及生存空间[21] [22], 萌生枝条的生存可能性大大提高, 通常比实生幼苗生长发育更具有竞争力。从种群层面上讲, 植株的萌生发生几率越大, 这样越有利于延长植株个体的存活时间, 扩大自身种群竞争力, 进而影响到所在群落的恢复和稳定。由于树种的萌生能力对森林群落演替和种群延续有着重大的意义, 萌生更新的发生机制成为了森林更新中的研究热点。

2.2. 萌生更新的发生机制

萌生更新发生机制的探讨一直以来都很激烈, 朱万泽[9] [23]等将萌生更新发生原因总结归纳为干扰假说(Disturbance Hypothesis)、生境假说(Habitat Hypothesis)、生物地理假说(Biogeographic Hypothesis)、营养假说(Nutrition Hypothesis)、资源分配假说(Resource Allocation Hypothesis)、激素调控假说(Hormonal Regulation Hypothesis) 6 大类。基于干扰假说探讨森林萌生更新意义的研究占较大比例, 这类研究表明物种的萌生现象是对所受干扰的响应, 主要包括火灾、雪灾、涝灾等自然干扰和人为干扰(砍伐), 植物萌生能力随着干扰类型、强度、频率的不同而发生改变, 干扰是推动森林萌生更新的主要驱动力[24] [25]; 生境假说认为植物萌生能力主要受环境影响, 恶劣环境下的植株更倾向于选择萌生更新[26]; 生物地理假说主张不同地带群落萌生能力具有差异性, 这与它们所处生物地理群落的物种组成不同有关[27] [28]; 营养假说则认为树种萌生能力与自身和外界营养来源储备水平有关[29] [30]; 资源分配假说认为不同物种的地下器官(地表以下的根系、块茎等)和地上器官(地表以上的主干、树冠等)的资源储备不同, 所表现出来的萌生更新能力存在差异, 树基部资源储量丰富的物种, 为延续个体存在, 对萌生更新更具选择优势[31] [32]; 激素调控假说则认为萌生能力受到植物本身激素(吲哚乙酸和细胞分裂素)水平的调控[33]。

这 6 大假说从各自的侧重点均能一定程度地解释物种萌生更新发生机理, 但从单个角度探讨其发生机制又存在一定的局限性。森林萌生更新有着极其复杂的生理生态学过程, 既受干扰、生境、地理、资源水平等外在因素的影响, 又受物种自身特性和激素水平等控制, 是其中两者或多者共同作用的结果[9]。

3. 萌生更新影响因素

近年来对植物萌生的影响因子研究较多的主要有干扰、生境和母树等方面。支持干扰假说的研究者们认为树种的萌生能力与干扰类型、强度、频率有关。适度干扰对植物萌生更新有促进效应, 不同干扰程度对新生萌枝的影响不同, 表现为减退、稳定和增长三种趋势, 其中中度干扰有助于构树萌枝生长发育[34]; 例如间伐之后形成的块状刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林有较高的生产力, 优势种刺槐通过萌生更新可快速促进次生森林的恢复[35]。以上森林萌生现象与人为砍伐活动有关, 砍伐去除了树木茎干和树冠而保留了母桩和植株根系, 由此有利于新的萌生茎干产生[16] [36]。而过度干扰不仅是对森林群落极大的破坏, 还将减弱树种的萌生能力, 如西双版纳刀耕火种土地的轮歇时间变短, 导致森林生产力和土壤肥力下降, 生态环境恶化, 这是由于干扰频繁导致产生萌生枝条的休眠芽或不定芽遭到破坏, 萌生树种的萌生能力则大大降低[37]; 在天童几种常绿阔叶林优势种的伐后萌枝更新研究中, 常绿阔叶树种栲树(*Castanopsis fargesii*)和米槠(*Castanopsis carlesii*)在 2 次砍伐后, 萌生能力大大下降, 在 3 次砍伐后则不萌发[38]。此外, 其它类型的干扰包括火灾[39] [40] [41]、冰雪灾害[42] [43]、风倒[44]等也对森林群落的萌生更新产生不同的影响。总的来说, 物种的萌生现象是对干扰的一种适应机制, 不同干扰的强度会导致物种更新对策的选择转换, 受干扰而生存压力大的物种发生萌生现象的机率相对较高[11] [14] [20]。

生境异质性假说[45]认为母树所处生长环境影响其萌生情况。对神农架地区的米心水青冈(*Fagus engleriana*) [46]种群特征的研究中发现, 生境地点不同其萌生植株数量差异较大; 田磊[47]采用 Tours 检验对古田山样方萌生能力和对应生境的分析发现, 不同物种萌生策略的选择对于不同的生境有着不同的偏好性, 而同一物种在不同的环境中, 萌生茎干的生长情况也大不相同; 在比较开阔的生境下, 例如森林林窗地带, 萌生茎干的生长状况更好[48]。闫恩荣等[8]认为环境异质性对萌生更新的主要影响因素为坡度、凹凸度、坡向、土质、水流等因素。对蒙塞尼山脉森林群落的萌生更新研究发现, 坡位较陡地区栎属植物的平均萌枝数比坡位平缓地势的个体数更多, 但是萌生茎干整体较矮小[26]; 唐战胜[49]通过对不同科和不同物种的物种萌生能力与地形因子(海拔, 坡度, 坡向以及凹凸度)的相关性分析发现: 不同科及物种在不同的地形条件下都发生了不同强度的萌生更新, 且地形因子对少数科及物种的萌生能力有显著的相关性; 王中清[50]等发现海南尖峰岭萌生现象与海拔极显著相关。周长宁和沈有信[13]对半湿润常绿阔叶林萌生特征的研究发现: 距离丘顶越远的萌生茎干数、平均萌枝数呈现降低的趋势。多地区研究表明在生存条件相对恶劣的情况下, 例如在水流冲刷作用较强的低海拔沟谷、水热受限的高海拔山脊、坡度较陡或土层贫瘠的区域等, 更容易发生萌生更新且树种的萌生能力相对较强[51] [52]。

母树(器官)的存在是产生萌生现象的基础, 许多对根萌特征研究分析发现, 在样地中的空间分布, 优势萌生物种与样地内相关母树的分布情况基本吻合[53] [54]。树种在地上树冠部分损伤后, 母树的干基或根系部可为萌生茎干初期生长提供养料来源, 拥有了庞大根系的物种则有大量碳储存用于萌生更新。接受光照的不同会影响到植物的萌生情况, Cruz 等[55]研究表明: 光照的强弱影响植物体内碳水化合物合成, 对植物萌生能力有较大的影响, 接受光照少的植株, 其萌生能力相对较弱, 由于弱光下碳水化合物合成减弱则无法供应萌生茎干的生长发育。对长白山林区珍贵材用树种紫椴(*Tilia amurensis*)的研究表明: 在春季发叶前或秋季落叶以后的采伐, 伐桩萌生能力远大于春天发叶以后和秋季落叶之前伐桩的萌生能力, 是由于发叶前或秋季落叶后植物体营养储备丰富, 而发叶以后和秋天落叶前, 植物体营养水平低[56]。

4. 萌生更新生态功能

与实生更新相比, 萌生更新占据原有生态位更具优势, 这是由于萌生物种的驻留生态位(The persistence niche)效应, 驻留生态位效应是指萌生植物地上树冠部分在遭受损害后, 能通过萌生更新来快速补充损失的地面生物量, 坚守其固有的生态位[20] [57]。萌生植物的驻留生态位效应对种群的延续有着积极的影响[21] [58]。深圳湾福田红树林研究[59]表明萌枝更新对砍伐后早期红树林群落的恢复有重要意义, 且人工种植植株不如红树植物萌生植株存活率高。

萌生更新的优势在于植物体可以利用残留的营养器官进行繁殖, 在短时间内快速抢占有限的空间资源、重回植株本身的固有生态位, 维持该植物所在种群的繁衍和群落的多样性稳定。萌生种使其它物种难以迁入定居, 能够使该种群在本群落中保持持续的竞争优势, 增强抵御外界干扰的能力。而非萌生植物遭受干扰破坏地上部分消失后, 依靠种子进行繁殖, 须经历迁入定居、种子萌发、生长发育等漫长的过程, 还需避免种子形成、扩散及萌发不成功和幼年个体竞争失败等风险, 才能实现更新[60]。在相同时间内, 经历频繁强烈的干扰之后, 非萌生物种和萌生能力弱的物种将退出群落, 群落内只保留萌生能力强的植物种类, 这是由于萌生物种在资源、空间的竞争上和更新策略的选择上明显优于非萌生物种, 而部分非萌生植物可能因无法维持种子更新, 直接面临消失的危险[61], 进而物种多样性和物种周转速度降低, 改变群落内的物种组成[62] [63]。

4.1. 森林群落的萌生更新

萌生更新常常被认为是植物应对干扰与环境胁迫从而快速恢复自身与群落生物多样性所采取的策略

略。Kammesheidt [45]对巴拉圭热带湿润森林恢复的研究发现, 萌生更新会增加群落生物多样性。在云南西双版纳刀耕火种弃耕地的群落演替研究中同样发现, 演替早期萌生树种的增多会增加群落生物多样性 [64]。这可能主要是由于时间尺度的影响: 在群落演替早期, 具有较强恢复能力的萌生植物可以成功恢复与拓展, 改善干扰后的群落生境, 促进其他物种的定居, 从而增加群落生物多样性 [15] [65] [66] [67]。在浙江古田山中亚热带常绿阔叶林的研究表明: 群落物种多样性随着其萌生物种的种类增多并没有产生显著变化, 但是随着萌生物种萌生个体数量的增加, 群落的物种多样性指数逐渐下降 [68]。对南非南开普省森林萌生树种的研究也发现, 随着萌生物种多度的增加, 冠层树种的丰富度逐渐降低 [69]。造成这一现象的原因可能有多, 比如萌生树种自身遗传的缺陷、萌生树种在群里中强大的竞争力等。从物种维持角度来看, 萌生树种的萌生繁殖始终维持着所谓当代基因型, 缺乏种子繁殖的遗传多样性变化, 从而在一定程度上降低了群落内的物种周转率 [15] [70], 最终导致群落物种多样性的降低。另外, 植物群落在受到外界干扰作用后, 萌生树种能够以萌生更新的方式尽快占领其母树原有的生态位, 使群落外其他物种难以有机会迁入并定居, 也可能在一定程度上降低了群落内的物种多样性。萌生植株数量影响着群落内物种的均匀度格局, 这可能也是导致群落物种多样性降低的原因之一。萌生树种通常具有高度密集的分株和种群, 并且寿命较长等特征, 容易形成长时间固定的空间格局, 从而演替进程减缓, 阻碍群落物种多样性的发展 [69] [71]。

在萌生物种组成丰富群落中, 由于驻留生态位效应的作用, 干扰后其演替的方向相对稳定, 综合前人研究发现萌生更新在演替早期对群落结构和多样性的维持具有重要作用, 而随演替阶段的发展萌生更新的作用逐渐减弱, 呈显著下降的趋势, 且不同演替阶段的物种组成与结构变化可能是导致萌生作用变化的原因 [58] [72]。另外, 群落生物多样性的变化还会受到其他生境条件的影响, 其与萌生现象之间也可能缺乏必然的联系 [68]。总而言之, 在萌生物种较多的演替群落里, 萌生植物由于干扰后的快速更新恢复能力, 将作为顶级种加快演替的速度, 而先锋种, 将极大的降低演替的速度。从演替进程上分析, 推测萌生更新在早期的森林次生演替过程中对群落植被的恢复起到一定程度的促进, 而随演替阶段的发展, 萌生更新的促进作用呈逐渐下降的趋势。

4.2. 种群的萌生更新

萌生更新对种群延续具有重要的意义, Warner 等 [73] 研究表明, 具有萌生能力的种群可以通过存储效应 (Storage effect) 来实现更新和补充, 从而达到该种群的稳定性和延续性。从种间关系来看, 萌生种通过其强大的地上与地下部分, 比实生植株能更有效地利用地上、地下的环境资源, 在种间竞争上明显处于优势, 压制非萌生种的发展 [11] [74]。存储效应表现为萌生物种能够“存储”该种群某植株个体因萌生更新成功后的状态, 当该种群再次遭到干扰破坏后, 可以通过萌生迅速的补充更新其种群, 逐渐恢复到原有成功时可“存储”的状态 [75]。非萌生植物因没有存储效应, 在遭受破坏后可能因得不到有效补充而在原生长地消失, 种群结构将发生改变, 甚至消失。

不同种群的萌生特征和萌生能力存在显著差异 [76] [77], 有些种群可能只有极少数个体存在萌生现象, 而某些种群的萌生能力极强, 像米心水青冈种群 [78] 以萌生更新为主要方式, 几乎所有新生个体都是通过形成的。近年来对单个种群萌生特征的研究探讨也越来越多, 主要包括具经济效应类树种萌生更新和珍稀濒危种群萌生特性的探究。许多材用树种或经济树种可通过萌生更新来提高生产效应, 例如我国特有用材树种杉木 (*Cunninghamia lanceolata*), 其萌生更新繁殖结构特征 [79] 和萌生能力及影响因素 [80] [81] [82]、萌生更新应用技术 [83] 等方面有大量研究进行了深入探讨, 其他研究较多的萌生树种有水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) [84] [85] [86]、杨树 (*Populus spp.*) [87] [88] [89]、车桑子 (*Dodonaea viscosa*) [90]、巨尾桉 (*Eucalyptus grandis*) [91] [92] 等。目前濒危珍稀种群大多由于种子萌发能力极低、实生苗存活能

力弱等导致实生更新差, 而萌生更新作为一种更新策略, 使逆境下有性繁殖困难的种群得以延续, 因此萌生更新对这些濒危植物种群更新意义重大。对浙江七子花(*Heptacodium miconioides*) [93]种群径级结构研究表明, 考虑萌枝对种群结构的影响, 该种群处于稳定阶段; 而不考虑萌枝, 则种群处于衰退阶段。其他研究表明香果树(*Emmenopterys henryi*) [94] [95]、攀枝花苏铁(*Cycas panzhihuaensis*) [96]和珙桐(*Davidia involucrata*) [97]等珍稀濒危树种的萌生能力均较强, 萌生更新方式来维持种群延续的意义重大。综上。目前种群或物种萌生能力的探讨较多, 但对整个群落萌生能力的探讨相对较少。对群落整体萌生能力探讨的意义在于群落内物种之间相互竞争有限的资源, 萌生更新除了延长个体寿命的作用以外, 还对种间资源竞争有重要的意义, 树种的萌生生活史策略权衡也会对物种共存起到重要的调节作用, 这也说明了萌生树种在群落构建中的重要作用。

5. 展望

萌生更新作为木本植物重要的更新策略, 对群落多样性的维持、更新动态和种群的延续都具有不可替代的影响和意义。近年来有关萌生更新的研究探讨逐渐深入, 萌生现象在森林群落中普遍存在, 在不同的生态系统和不同的分类群中, 萌生的相对多度有所不同, 其差异原因有待系统探讨。萌更新生为主的群落更替缓慢是否会直接导致物种丰富度降低目前还存在争议, 需更多的森林群落类型研究数据进行证实。另外森林萌生更新和实生萌生所拥有的更新生态位如何权衡, 萌生物种和非萌生物种的扩张补充是否存在差异, 也需更多的研究进行深层次的探讨。

参考文献

- [1] Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., *et al.* (2012) Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity. *Nature*, **486**, 59-67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- [2] Watson, J.E.M., Evans, T., Venter, O., *et al.* (2018) The Exceptional Value of Intact Forest Ecosystems. *Nature Ecology & Evolution*, **2**, 599-610. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x>
- [3] 黄麟. 森林管理的生态效应研究进展[J]. 生态学报, 2021, 41(10): 1-14.
- [4] Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., *et al.* (2013) Higher Levels of Multiple Ecosystem Services Are Found in Forests with More Tree Species. *Nature Communications*, **4**, Article No. 1340. <https://doi.org/10.1038/ncomms2328>
- [5] 汉瑞英, 赵志平, 肖能文. 生物多样性保护优先区生态网络构建与优化——以太行山片区为例[J]. 西北林学院学报, 2021, 36(2): 1-7.
- [6] 陈沐, 曹敏, 林露湘. 木本植物萌生更新研究进展[J]. 生态学杂志, 2007, 26(7): 1114-1118.
- [7] Johnston, R.D. and Lacey, C.J. (1983) Multi-Stemmed Trees in Rainforest. *Australian Journal of Botany*, **31**, 189-195. <https://doi.org/10.1071/BT9830189>
- [8] 闫恩荣, 王希华, 施家月, 等. 木本植物萌枝生态学研究进展[J]. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2459-2464.
- [9] 朱万泽, 王金锡, 罗成荣, 等. 森林萌生更新研究进展[J]. 林业科学, 2007, 43(9): 74-82.
- [10] 贺金生, 陈伟烈, 李凌浩. 中国中亚热带东部常绿阔叶林主要类型的群落多样性特征[J]. 植物生态学报, 1998, 22(4): 16-24.
- [11] Tredici, P.D. (2001) Sprouting in Temperate Trees: A Morphological and Ecological Review. *The Botanical Review*, **67**, 121-140. <https://doi.org/10.1007/BF02858075>
- [12] Vesk, P.A. and Westoby, M. (2004) Sprouting Ability across Diverse Disturbances and Vegetation Types Worldwide. *The Journal of Ecology*, **92**, 310-320. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00871.x>
- [13] 周长宁, 沈有信. 半湿润常绿阔叶林植物萌生特征在喀斯特丘陵坡面上的变化[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2012, 34(S1): 135-140.
- [14] Bellingham, P.J. and Sparrow, A.D. (2000) Resprouting as a Life History Strategy in Woody Plant Communities. *Oikos*, **89**, 409-416. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890224.x>
- [15] Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., *et al.* (2013) Resprouting as a Key Functional Trait: How Buds, Protection and Resources Drive Persistence after Fire. *New Phytologist*, **197**, 19-35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>

- [16] Mostacedo, B., Putz, F.E., Fredericksen, T.S., *et al.* (2009) Contributions of Root and Stump Sprouts to Natural Regeneration of a Logged Tropical Dry Forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management*, **258**, 978-985. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.059>
- [17] Berrill, J., Schneider, K., Dagley, C.M., *et al.* (2018) Understory Light Predicts Stump Sprout Growth in Mixed Multi-stemmed Stands in North Coastal California. *New Forests*, **49**, 815-828. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-9636-6>
- [18] Chamberlin, E.A. and Aarssen, L.W. (1996) The Cost of Apical Dominance in White Pine (*Pinus strobus* L.): Growth in Multi-Stemmed Versus Single-Stemmed Trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **123**, 268-272. <https://doi.org/10.2307/2996774>
- [19] Fujiki, D. and Kikuzawa, K. (2006) Stem Turnover Strategy of Multiple-Stemmed Woody Plants. *Ecological Research*, **21**, 380-386. <https://doi.org/10.1007/s11284-006-0169-7>
- [20] Bond, W.J. and Midgley, J.J. (2001) Ecology of Sprouting in Woody Plants: The Persistence Niche. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 45-51. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)
- [21] 冯辉, 王海洋, 张楠, 等. 森林木本植物萌蘖更新的研究进展[J]. 贵州农业科学, 2011, 39(9): 177-180.
- [22] Bellingham, P.J., Tanner, E.V.J. and Healey, J.R. (1994) Sprouting of Trees in Jamaican Montane Forests, after a Hurricane. *Journal of Ecology*, **82**, 747-758. <https://doi.org/10.2307/2261440>
- [23] 卢德亮, 朱教君, 王高峰. 树木萌蘖更新研究进展与展望[J]. 生态学杂志, 2020, 39(12): 4178-4184.
- [24] Roundy, B.A. and Jordan, G.L. (1988) Vegetation Changes in Relation to Livestock Exclusion and Rootplowing in Southeastern Arizona. *The Southwestern Naturalist*, **33**, 425-436. <https://doi.org/10.2307/3672210>
- [25] Zimmerman, J.K., Everhamiii, E.M., Waide, R.B., *et al.* (1994) Responses of Tree Species to Hurricane Winds in Sub-tropical Wet Forest in Puerto Rico: Implications for Tropical Tree Life Histories. *Journal of Ecology*, **82**, 911-922. <https://doi.org/10.2307/2261454>
- [26] Gracia, M. and Retana, J. (2004) Effect of Site Quality and Shading on Sprouting Patterns of Holm Oak Coppices. *Forest Ecology and Management*, **188**, 39-49. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.023>
- [27] Paciorek, C.J., Condit, R., Hubbell, S.P., *et al.* (2000) The Demographics of Resprouting in Tree and Shrub Species of a Moist Tropical Forest. *Journal of Ecology*, **88**, 765-777. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00494.x>
- [28] Everham, E.M. and Brokaw, N.V.L. (1996) Forest Damage and Recovery from Catastrophic Wind. *The Botanical Review*, **62**, 113-185. <https://doi.org/10.1007/BF02857920>
- [29] Teixeira, P.C., Novais, R.F., Barros, N.F., *et al.* (2002) Eucalyptus Urophylla Root Growth, Stem Sprouting and Nutrient Supply from the Roots and Soil. *Forest Ecology and Management*, **160**, 263-271. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00469-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00469-8)
- [30] Verwijst, T. (1988) Environmental Correlates of Multiple-Stem Formation in *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. *Vegetatio*, **76**, 29-36.
- [31] Bowen, B.J. and Pate, J.S. (1993) The Significance of Root Starch in Post-fire Shoot Recovery of the Resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae). *Annals of Botany*, **72**, 7-16. <https://doi.org/10.1006/anbo.1993.1075>
- [32] 刘杰, 孙宇涵, 袁存权, 等. 林木根萌复幼方式的研究进展[J]. 分子植物育种, 2021: 1-15.
- [33] Barbier, F.F., Dun, E.A. and Beveridge, C.A. (2017) Apical Dominance. *Current Biology*, **27**, R864-R865. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.024>
- [34] 魏媛, 喻理飞. 不同干扰条件下构树萌枝种群结构和分布格局[J]. 福建林学院学报, 2009, 29(4): 362-367.
- [35] 张柏林. 刺槐萌生林的初步研究[J]. 西北林学院学报, 1991, 6(1): 16-21.
- [36] Mwavu, E.N. and Witkowski, E.T.F. (2008) Sprouting of Woody Species Following Cutting and Tree-Fall in a Lowland Semi-Deciduous Tropical Rainforest, North-Western Uganda. *Forest Ecology and Management*, **255**, 982-992. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.018>
- [37] 唐勇, 冯志立, 曹敏. 西双版纳刀耕火种轮歇地的萌生植物[J]. 东北林业大学学报, 2001, 29(4): 64-66.
- [38] 王希华, 严晓, 闫恩荣, 等. 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[J]. 武汉植物学研究, 2004, 22(1): 52-57.
- [39] Bond, W.J. and Midgley, J.J. (2003) The Evolutionary Ecology of Sprouting in Woody Plants. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S103-S114. <https://doi.org/10.1086/374191>
- [40] 王绪高, 李秀珍, 贺红士. 大兴安岭森林景观在不同火干扰及人工更新下的演替动态[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(1): 14-22.
- [41] 张辉红, 黄博强, 余婷, 等. 地盘松火后自然更新能力比较[J]. 西部林业科学, 2018, 47(1): 47-51.
- [42] 李洪军, 刘鹏, 张志祥, 等. 杉木人工林冰雪灾害受灾和萌生情况调查及影响因子分析[J]. 云南植物研究, 2010,

- 32(2): 158-166.
- [43] 王旭. 冰雪灾害对南岭常绿阔叶林结构的影响研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.
- [44] 闫淑君, 洪伟, 吴承祯. 海风干扰形成朴树残桩萌枝更新的初步研究[J]. 热带作物学报, 2010, 31(11): 1912-1917.
- [45] 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. <https://doi.org/10.1023/A:1009763402998>
- [46] 贺金生, 陈伟烈, 刘峰. 神农架地区米心水青冈萌枝过程的研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(5): 2-8.
- [47] 田磊. 古田山 5ha 样地木本根萌植物影响因子数值分析[D]: [硕士学位论文]. 金华: 浙江师范大学, 2015.
- [48] Luoga, E.J., Witkowski, E.T.F. and Balkwill, K. (2004) Regeneration by Coppicing (Resprouting) of Miombo (African Savanna) Trees in Relation to Land Use. *Forest Ecology and Management*, **189**, 23-35. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.02.001>
- [49] 唐战胜. 古田山常绿阔叶林不同分类群萌生能力与地形及群落物种多样性的关系[D]: [硕士学位论文]. 金华: 浙江师范大学, 2019.
- [50] 王中清, 许涵, 林明献, 等. 海南尖峰岭 60 hm² 大样地萌生植物数量特征[J]. 林业科学研究, 2019, 32(2): 17-24.
- [51] 刘海波, 王庆刚, 路俊盟, 等. 八大公山常绿落叶阔叶混交林根萌能力[J]. 科学通报, 2014, 59(35): 3491-3498.
- [52] Ye, J., Hao, Z., Wang, X., et al. (2014) Local-Scale Drivers of Multi-Stemmed Tree Formation in *Acer*, in a Temperate Forest of Northeast China. *Chinese Science Bulletin*, **59**, 320-325. <https://doi.org/10.1007/s11434-013-0013-8>
- [53] 刘常幸, 金毅, 余建平, 等. 古田山茶湾样地甜槠-木荷林根萌特征分析[J]. 浙江大学学报(理学版), 2014, 41(5): 573-582, 592.
- [54] 徐浩成, 郑路, 王宏翔, 等. 南亚热带红锥大径材培育林幼苗更新及其与母树的空间关联性[J]. 应用生态学报, 2020, 31(4): 1055-1062.
- [55] Cruz, A., Pérez, B. and Moreno, J.M. (2003) Resprouting of the Mediterranean-Type Shrub *Erica australis* with Modified Lignotuber Carbohydrate Content. *The Journal of Ecology*, **91**, 348-356. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00770.x>
- [56] Kujansuu Joni, 荆涛, 马万里, 等. 阔叶红松原生次生林和杂木次生林中紫椴的生态学特征[J]. 北京林业大学学报, 2003, 2(1): 113-115.
- [57] 李蓉, 张婷, 谢锦, 等. 种子更新和萌蘖更新的权衡及更新早期过程的影响因素研究进展[J]. 生态学杂志, 2021: 1-9.
- [58] 池秀莲, 王庆刚, 郭强, 等. 古田山常绿阔叶林不同演替群落的萌生特征[J]. 生物多样性, 2019, 27(1): 24-32.
- [59] 卢群, 石俊慧, 曾小康, 等. 深圳湾福田红树林砍伐后萌生更新的初步研究[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2013, 31(2): 107-112.
- [60] 戚裕锋, 杨徐烽, 张奇平, 等. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究(V): 不同干扰下植被恢复初期主要树种五年的恢复和更新[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), 2010, 16(3): 10-25.
- [61] 杨玲. 天童常绿阔叶林萌枝更新的生态学研究[D]: [硕士学位论文]. 上海: 华东师范大学, 2007.
- [62] Grant, C.D. and Loneragan, W.A. (1999) The Effects of Burning on the Under Storey Composition of 11 - 13 Year-Old Rehabilitated Bauxite Mines in Western Australia. *Plant Ecology*, **145**, 291-520. <https://doi.org/10.1023/A:1009821128075>
- [63] Grant, C.D. and Loneragan, W.A. (2001) The Effects of Burning on the Understorey Composition of Rehabilitated Bauxite Mines in Western Australia: Community Changes and Vegetation Succession. *Forest Ecology and Management*, **145**, 255-279. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00441-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00441-2)
- [64] 林露湘, 曹敏, 唐勇, 等. 西双版纳刀耕火种弃耕地树种多样性比较研究[J]. 植物生态学报, 2002, 26(2): 216-222.
- [65] Caplat, P. and Anand, M. (2009) Effects of Disturbance Frequency, Species Traits and Resprouting on Directional Succession in an Individual-Based Model of Forest Dynamics. *The Journal of Ecology*, **97**, 1028-1036. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01541.x>
- [66] Torres, R.C., Giorgis, M.A., Trillo, C., et al. (2014) Post-Fire Recovery Occurs Overwhelmingly by Resprouting in the Chaco Serrano Forest of Central Argentina. *Austral Ecology*, **39**, 346-354. <https://doi.org/10.1111/aec.12084>
- [67] Lawes, M.J. and Clarke, P.J. (2011) Ecology of Plant Resprouting: Populations to Community Responses in Fire-Prone Ecosystems. *Plant Ecology*, **212**, 1937-1943. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9994-z>
- [68] 叶铎, 董瑞瑞, 米湘成, 等. 古田山常绿阔叶林萌生特征及其与群落物种多样性的关系[J]. 生物多样性, 2017,

- 25(4): 393-400.
- [69] Kruger, L.M. and Midgley, J.J. (2001) The Influence of Resprouting Forest Canopy Species on Richness in Southern Cape Forests, South Africa. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 567-572. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00264.x>
- [70] Phillips, O.L., Hall, P., Gentry, A.H., *et al.* (1994) Dynamics and Species Richness of Tropical Rain Forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **91**, 2805-2809. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.7.2805>
- [71] Pausas, J.G., Pratt, R.B., Keeley, J.E., *et al.* (2016) Towards Understanding Resprouting at the Global Scale. *The New Phytologist*, **209**, 945-954. <https://doi.org/10.1111/nph.13644>
- [72] 苏建荣, 刘万德, 张志钧, 等. 云南中南部季风常绿阔叶林恢复生态系统萌生特征[J]. 生态学报, 2012, 32(3): 805-814.
- [73] Warner, R.R. and Chesson, P.L. (1985) Coexistence Mediated by Recruitment Fluctuations: A Field Guide to the Storage Effect. *The American Naturalist*, **125**, 769-787. <https://doi.org/10.1086/284379>
- [74] Clarke, P.J., Lawes, M.J. and Midgley, J.J. (2010) Resprouting as a Key Functional Trait in Woody Plants—Challenges to Developing New Organizing Principles. *New Phytologist*, **188**, 651-654. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03508.x>
- [75] Higgins, S.I., Pickett, S.T.A. and Bond, W.J. (2000) Predicting Extinction Risks for Plants: Environmental Stochasticity Can Save Declining Populations. *Trends in Ecology & Evolution (Amsterdam)*, **15**, 516-520. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01993-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01993-5)
- [76] 叶铎, 钱海源, 王璐瑶, 等. 钱江源国家公园古田山常绿阔叶林木本植物的萌生更新特征[J]. 生态学报, 2018, 38(10): 3562-3568.
- [77] 王帅朋, 姚成亮, 周紫羽, 等. 河南白云山温带落叶阔叶林萌生特征及萌生个体空间分布格局[J]. 植物科学学报, 2021, 39(1): 32-41.
- [78] 赵睿, 周学峰, 徐娜娜, 等. 米心水青冈种群萌条更新与高度生长[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3665-3669.
- [79] 叶镜中. 杉木萌芽更新[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2007, 31(2): 1-4.
- [80] 田晓萍. 杉木萌芽更新的研究[D]: [硕士学位论文]. 福州: 福建农林大学, 2008.
- [81] 樊顺江, 何茜, 李吉跃, 等. 冰雪灾后粤北山区受损杉木萌条生长规律研究[J]. 广东林业科技, 2015, 31(2): 36-40.
- [82] 陈梦侠, 田晓萍, 曹光球, 等. 伐桩基径及高度对杉木萌芽更新的影响[J]. 亚热带农业研究, 2015, 11(1): 11-14.
- [83] 宋希娜, 邓海斌. 杉木萌芽更新关键技术[J]. 现代园艺, 2017(23): 189-190.
- [84] 李景文, 刘世英, 王清海, 等. 三江平原低山丘陵区水曲柳无性更新研究[J]. 植物研究, 2000, 20(2): 215-220.
- [85] 荆涛, 马万里, Kujansuu Joni, 等. 水曲柳萌芽更新的研究[J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(4): 12-15.
- [86] 李景文, 聂绍荃, 安滨河. 东北东部林区次生林主要阔叶树种的萌芽更新规律[J]. 林业科学, 2005, 41(6): 75-80.
- [87] 方升佐, 徐锡增, 吕士行, 等. 杨树萌芽更新及持续生产力[J]. 南京林业大学学报, 2000, 24(4): 43-48.
- [88] 张晓婷, 胡飞, 张玲丽. 2025 杨树伐根萌芽更新与植苗造林的效果研究[J]. 现代农业科技, 2011, 5(2): 237-239.
- [89] 王冉, 王川, 许中旗, 等. 张北坝上地区杨树萌芽更新规律研究[J]. 林业与生态科学, 2018, 33(3): 295-299.
- [90] 张琴, 刘利文, 李俊清, 等. 云南干热河谷区裸地植被恢复过程中车桑子的种群特征[J]. 西南农业学报, 2016, 29(9): 2234-2238.
- [91] 李宝福, 蒋家淡, 洪长福, 等. 巨尾桉二代萌芽更新林地清理方式的研究[J]. 林业科学, 2003, 39(S1): 117-121.
- [92] 叶绍明, 郑小贤, 谢伟东, 等. 尾巨桉萌芽更新不同密度处理对林分初期生长的影响[J]. 林业资源管理, 2007(3): 94-97.
- [93] 陈子林, 潘德月, 俞叶飞, 等. 浙江大盘山七子花萌枝特性及其对种群更新的影响[J]. 林业科技开发, 2015, 29(2): 102-105.
- [94] 康华靖. 大盘山自然保护区濒危植物香果树群落生态学的研究[D]: [硕士学位论文]. 金华: 浙江师范大学, 2008.
- [95] 郭连金, 薛苹苹, 邵兴华, 等. 香果树根萌苗生长特性及影响因子分析[J]. 植物科学学报, 2015, 33(2): 165-175.
- [96] 余志祥, 杨永琼, 刘军, 等. 攀枝花苏铁繁殖初探[J]. 西南林学院学报, 2007, 27(4): 36-41.
- [97] 罗柏青, 杜凡, 王娟, 等. 滇东北珙桐群落结构特征研究[J]. 林业调查规划, 2009, 34(1): 15-20.