

# 森林天然更新研究进展

赵溪月<sup>1</sup>, 姚心如<sup>1</sup>, 卞金莉<sup>1,2</sup>, 刘 堃<sup>3</sup>, 倪瑞强<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>山东农业大学林学院, 山东 泰安

<sup>2</sup>德州市自然资源局, 山东 德州

<sup>3</sup>中国国际工程咨询有限公司, 北京

Email: \*wind0309@163.com

收稿日期: 2021年1月4日; 录用日期: 2021年1月19日; 发布日期: 2021年1月26日

---

## 摘 要

森林天然更新是森林资源再生产中一个较为复杂的生态学过程, 对维持森林生态系统的生产力、稳定群落结构以及保护生物多样性等方面都具有重要意义, 是实施森林可持续经营过程中非常重要的环节, 也是近年来森林生态学研究中的一大热点。本文以天然更新的方式、优缺点等方面作为切入点, 探究了影响森林天然更新的生物和非生物因子, 并对国内外在该领域的研究成果及目前存在的问题进行了归纳总结, 对未来天然更新的进一步研究做出了展望。

## 关键词

天然更新, 更新方式, 影响因子, 干扰

---

# Research Progress on Natural Forest Regeneration

Xiyue Zhao<sup>1</sup>, Xinru Yao<sup>1</sup>, Jinli Bian<sup>1,2</sup>, Kun Liu<sup>3</sup>, Ruiqiang Ni<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>College of Forestry, Shandong Agricultural University, Taian Shandong

<sup>2</sup>Administration of Natural Resources, Dezhou Shandong

<sup>3</sup>China International Engineering Consulting Cooperation, Beijing

Email: \*wind0309@163.com

Received: Jan. 4<sup>th</sup>, 2021; accepted: Jan. 19<sup>th</sup>, 2021; published: Jan. 26<sup>th</sup>, 2021

---

## Abstract

Forest natural regeneration is a complex ecological process of forest resource reproduction, which is of great significance to maintain the productivity of forest ecosystem, stabilize community structure

---

\*通讯作者。

and protect biodiversity. It is a very important link in the process of implementing forest sustainable management, and also a hot spot in the research of forest ecology in recent years. Based on the pathways, advantages and disadvantages of natural regeneration, this review explores the biological and abiotic factors that affect forest natural regeneration, summarizes the research results and existing problems in this field, and makes a prospect for further research on natural regeneration in the future.

## Keywords

Natural Regeneration, Regeneration Type, Influencing Factors, Disturbance

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

森林更新是指以自然力或人为力重新形成森林的过程[1], 天然更新是森林更新的主要方式之一, 在许多森林类型中都是—种可行的林业选择, 它具有很多人工更新不具备的优越性, 虽然没有人工更新的速度快, 但生长和生产能力都很强, 也能较好地弥补人工更新在生物多样性保护上的不足。我国对天然更新的研究起步较晚, 近几十年以来, 绝大部分专家和学者主要集中研究某一特定生态因子对天然更新某一过程或某几个过程的影响, 或是某一特定的树种在特定条件下的天然更新的影响因子, 系统性的探讨还比较稀缺。且我国国土辽阔, 林业资源种类繁多且分布范围广, 在林业管理中投入较低成本的同时保护好生物多样性, 单纯采用人工更新肯定是不行的, 天然更新的研究还需要进一步的深化和整合, 因此本文旨在总结目前该领域的研究进展, 并展望未来的研究方向, 为以后的森林经营和管理工作提供参考。

## 2. 天然更新的优缺点

与人工更新相比, 天然更新所表现出的优越性主要有以下几点: ① 节省造林所需费用, 所需重型设备较少, 不需要大量人力和财力的投入; ② 轮伐期短, 能够缩短造林的时间, 主伐后大约七至八年更新幼树便可郁闭成林; ③ 更新林木高低错落, 对空间和地力能够利用充分; ④ 能保持稳定的森林环境, 保护野生动植物资源, 维护生态平衡; ⑤ 单位面积个体数量多, 保存率高, 种子能够持续供应, 更新的幼树根深, 抗性强, 在遭受病虫害后苗木损失的风险小, 有利于树木后期生长; ⑥ 能保护林地植被, 使枯枝落叶层增加, 有效防止水土流失。另外, 天然更新也存在着一定的缺点, 比如: ① 幼苗幼树生长较慢, 更新过程较长; ② 会滋生较多的次生非目树种, 若林分为商品林则会降低目的树种的产量; ③ 生产出的林分不规则, 不适合机械的林分收割或其他对林分的处理, 不利于林分的收获, 也不便于树种的更换。

## 3. 天然更新的方式

森林的天然更新是通过有性繁殖和无性繁殖两种途径实现的。有性繁殖是产生种子更新, 又称实生更新, 由母树通过天然下种来实现。无性繁殖是通过根、茎、叶等营养器官进行萌发和更新, 并发育成新的个体, 称为萌生更新。具体的更新策略主要取决于物种的遗传特性、外部环境和干扰机制。(不同物种或同一物种, 在不同的遗传特性、外部环境和干扰机制的影响下主要的更新方式是不同的。)有时种子更新是主要策略, 有时萌生更新是主要策略, 也有时两种方式并重, 两种更新方式各有利弊。

### 3.1. 种子更新

种子更新对外界环境的适应能力较强,能够维持种群的遗传多样性,有利于种群的进化,但依然存在着问题。大部分植物都可以通过种子来实现更新,普遍都要经过种子生产、种子扩散、种子萌发、幼苗定居和幼树建成这五个阶段。其中由于幼苗对环境的耐受力较弱,同时极有可能被动物取食等因素导致种子更新困难,所以种子萌发和幼苗定居便成了种子更新过程中最重要也是最需关注的两个阶段。虽然天然下种更新的方式在自然界中普遍存在,但种子能够顺利萌发并最终建成幼树的概率却是非常低的,这也成为制约森林天然更新的一大障碍。

### 3.2. 萌生更新

木本植物萌生根据干扰受损的程度和枝条萌生的部位可以分为腋萌生、枝萌生、干萌生、干基萌生以及地下茎萌生等类型[2]。森林萌生更新主要是指树木干基萌生和地下茎萌生,是利用残留体上的休眠芽或不定芽形成新的植株的过程[3]。萌生更新后的植株拥有庞大母株根系的支持,可以有效利用土壤中的水分和养分,形成较为健壮的枝条。这种更新方式比起种子更新对环境的适应能力更强,更有利于维持群落的稳定。它既受植物内部营养和激素等的控制,又受外界环境和干扰等因子的影响。通过萌生更新生长的植株往往比种子更新生长的植株生长快,能快速地占据林窗,在干扰频发时帮助植被较快恢复。相较于国外研究,目前国内对萌生更新的研究还处于起步阶段,对其生态学作用、更新机制等许多方面研究范围和深度尚存在不足。

## 4. 影响森林天然更新的因子

影响森林天然更新的因子有很多,如树种特性、林分结构、气候、光照、土壤、地被物、地形条件、还有人为和自然的干扰等。这些因子综合作用于森林的更新,在森林生长的不同阶段超过或低于某一临界值,就可能成为更新的障碍。目前学术界对这些影响因子的研究还比较局限,多是单拿出一个或几个因子研究其对某一林分各自的作用,如在王斐等学者的研究中通过实验验证了降水和遮荫对侧柏林地种子萌发的影响显著[4]。少有学者将不同因子之间的相互作用进行综合判定,因此这些因子间的综合作用还有待于做进一步探索。

### 4.1. 树种特性

不同树种具有不同的种子大小和质量,导致了种子萌发率和幼苗定居场所的不同,进而形成了不同的森林天然更新。体积较大的种子由于不易受风力等自然因素影响而扩散的缘故,容易被森林中的动物取食,不利于天然更新。但同时,较大的种子储存了较多的养分,使定居后的幼苗养分充足,成活率要远高于小粒种子。而小粒种子的优势在于不易被动物发现和取食,扩散能力也较强,有利于天然更新。栎属植物的种子中淀粉等营养物质含量较高,成熟前更易遭受虫害,导致种子发育不良,成熟后又容易被林间动物取食,最终进入土壤并发芽的幼苗数量很少,因此栎类天然更新是十分困难的[5]。有些种子会利用自身与自然环境相近的保护色来迷惑动物,降低被吃掉的可能性。但也存在一些颜色较醒目的种子,对动物的吸引力很强,在被取食搬运的过程中传播到更适宜生长的环境条件,也能达到促进天然更新的目的[4]。某些休眠期较长的种子能够留在土壤中,并长期保持生活力,成为了天然更新的种源,也就是种子库。此外休眠还是一种生存策略,它可以调节种子的萌发时间,促使种子在最理想的环境条件下萌发,从而有效地避开了某些不良因子的干扰。对于不同的森林类型而言,其土壤种子库的种子类型和密度是有很大差别的,因此天然更新能力的差别也很大[6]。除此之外,树种的生理生态特性也会对天然更新产生影响。例如耐荫性,不仅会影响天然更新的方式,当有林窗形成时,还会影响更新幼苗在林窗内的生长速度。

## 4.2. 林分结构

林分结构包括一个林分的树种组成、个体数目、年龄分布、树高分布、直径分布和空间配置[7]，它们相互影响又相互制约，组合在一起对森林的功能起着决定性作用。林分结构的不同影响着树种的更新状况，其中林分密度也就是郁闭度，它的改变会引起森林中光照、温度和水分条件的改变，因此是影响森林天然更新的一个重要因子。具体影响是促进还是抑制，在不同林分类型的研究中得到的结论是不同的。长白山天然阔叶红松的混交林中，红松等一些耐荫树种在郁闭度高的林分下更新较好，这是由于林下植被缺乏，对幼苗的定居和生长发育有利，但在幼树超过草本层后，高郁闭则会抑制幼树的生长[8]。而云冷杉林的林下更新数量与质量随郁闭度的增大却会降低，这是高郁闭使其林内光照条件变差的缘故[9]。泰山侧柏林在郁闭度小时更有利于林下幼树的生存生长[10]。林分郁闭度与林下灌木草本的盖度是相互影响的，灌草植被与目的树种对于光照、水分等资源存在着竞争关系，会阻碍目的树种更新幼苗的成活和定居。例如壳斗科植物红椎的天然更新密度与林分郁闭度呈正相关，与灌草盖度则呈负相关[11]。

## 4.3. 环境因子

### 4.3.1. 气候因子

温度和降水是影响森林天然更新的主要气候因子，它们强烈地影响着幼苗密度和连续更新发育阶段。温度过高或过低都可能会抑制种子萌发及幼苗生长，或导致种子进入休眠，使成活率降低，死亡率增加。寒潮会破坏幼苗幼树的顶芽，从而影响植物开花授粉，干旱地区的夏季高温也会威胁幼苗的成活。因此适宜的温度是森林顺利完成更新的必要条件。水分因子对于易发生干旱和洪涝灾害地区的植物尤为重要，水分的缺失很有可能直接导致植物的死亡。在中国西北、华北、和东北地区，只有降水量大于 500 mm 的地方乔木才能实现天然更新；在沙漠中，胡杨等植物只有在能发生季节性洪水的地区才能顺利进行天然更新[12]；樟子松的天然更新主要发生在降水量较大的年份[13]；海南岛木麻黄林在湿润区的幼树更新密度要显著高于半干旱区和干旱区[14]。

### 4.3.2. 光照

许多情况下，森林天然更新效果与光照间有着较强的关联性，光能起到重要的信号诱导作用，能诱导更新种子或幼苗体内植物激素的变化。在光对植物的生态作用中，光照强度与日照长度的影响尤为重要，光照过强或过弱都会限制天然更新，适宜的光照条件是种子萌发与幼苗定居的关键。由于树种组成、垂直结构、水平结构和枝叶分布的明显差异，通过冠层的太阳辐射变化较大，使得林分不同空间位置的有效光照接收差异明显。这种差异会影响再生苗的空间分布，进而制约更新格局[15]。除此之外，光照条件的改变还会对林下植物的光合作用和养分的吸收有直接影响，从而进一步影响天然更新。少数需光种子只有在有光照的条件下才能较好萌发，大多数种子要在光暗交替的条件下才能萌发[16]。红桦种子在无光照的条件下就几乎不萌发，但在有光照时，它的萌发过程对光照强度的变化不太敏感，只有极强的光照才会对萌发有所抑制[17]。米心水青冈的更新幼苗在达到郁闭的林冠下，生长会受到严重的抑制，随着光照强度的增加，幼苗生长速率也会明显增加，直至光强增加到空旷地的全光照时，生长速率不再增加[18]。更新苗在光照差的条件下，即使是处于适宜的温度和肥沃的土壤当中也无法改善它的定居，因此光照是决定森林正常生长发育和更新的关键。

### 4.3.3. 土壤异质性

土壤的母质、种类、质地等属性都会随着时间空间的变化而变化，这也形成了土壤水分和养分的异质性，从而影响种子的休眠和萌发，以及幼苗更新的发生规律[19]。土壤水分含量是影响幼苗成活和生长的重要因子，它能与降水的水分有效性相结合，特别是在干旱地区或干旱年份，共同限制植物的天然更新。

在一定范围内,土壤水分的增加有利于种子萌发,并能提高幼苗的成活率[20]。但这个规律不是一成不变的,在种子完成萌发后,适度的水分胁迫能够在一定程度上促进主根的延长[4]。此外,养分含量高的土壤更适宜种子和幼苗生长,更新效果更好,高度退化的土壤则不利于天然更新。不同的树种适宜生长和更新的土壤密度和 pH 值也是不同的。从种子萌发到转化为幼苗的这个阶段,未成熟幼苗还没有形成大的根系,其呼吸和养分吸收在以土壤为主导的微生境中仍受到限制。因此,以土壤异质性为代表的小尺度空间异质性在幼苗更新的空间格局中发挥着更为重要的作用[19]。

#### 4.3.4. 地形因子

地形因子包括海拔高度、坡度、坡向和坡位。它们对于森林来说是一个间接生态因子,通过改变气候、土壤等直接因子来影响森林的天然更新。海拔越高的地区,光照越充足,由于空气渐渐变得稀薄,温度也会降低,会影响林分植被的地带性分布,使得生物学特性不同的树种具有不同的更新状况。如天然油松在 951~1550 m 的海拔区间内生长最快,更新效果最好[21],井冈山常绿阔叶林在 1000 m 以下的海拔高度更有利于更新苗的萌发生长[22],而长白山红松阔叶混交林所处的海拔越高,更新能力越强[8]。坡度大的地区光照较强,地表温度与蒸腾量较高,加快了有机质的分解速度,在对大兴安岭林区火烧迹地森林更新的研究中发现,阔叶树种更适宜在坡度大的地区生长,其幼苗的更新密度在一定范围内随坡度的增加而增加;而针叶树种则相反,其更新密度在无坡或缓坡的条件下相对较大[23]。不同坡向接收到的太阳辐射强度和长短不同,因此水热状况和土壤理化性质也有较大差异。坡向对更新幼树的总株数和生长具有明显的影响,阴坡和半阴坡、山坡中下部的林分更新状况较好,是因为这些部位的光照适中,水肥条件良好,适于种子发芽和幼苗生长,汤雨宁和胡玉珠的研究都表明,阴坡上油松的天然更新要整体优于阳坡[24][25]。上、中、下不同的坡位对更新的影响与海拔、坡向、坡度相近且联系紧密,都是地形变化导致了生境中热量和水分的再分配,从而形成了不同的更新效果。

#### 4.3.5. 地被物

地被物是森林土壤有机质的重要来源,其输入和分解都对土壤的理化性质有一定影响。一般将地被物按生命活性分为活地被物和死地被物。林下活地被物是指接近地面的矮小草本、苔藓、地衣等覆盖地表的植物,它们的覆盖会影响土壤表面的微环境,进而影响天然更新过程。活地被物可以给更新种子或幼苗提供较为安全的微环境,如苔藓植物的存在改变了一些更新种子的命运,减少了动物的捕食、雨水的侵蚀和风的输送[26]。但有时也会对森林天然更新存在抑制作用。作为一种重要的生态过滤网,苗木要想在冠层下生根发芽,正常生存和生长,就必须突破活地被物的障碍。林下活地被物越多,会导致光照强度越弱,温度越低,土壤湿度越高,越不利于幼苗的存活和幼树的生长。通过对辽东山区长白落叶松自然更新障碍因子的调查,发现当活地被物盖度达到总盖度的 91%时,落叶松幼苗难以成活[27],长白山暗针叶林中,当林下苔藓植物覆盖率大于 40%或厚度大于 4 cm 时,对再生苗数量的负面影响较为明显[28]。此外活地被物释放的化学物质也可能会影响更新种子萌发[29]。死地被物又称凋落物,即林下的枯枝落叶层,具有遮荫、保温、保湿、机械屏障等功能,对种子萌发、幼苗定居和生长发育具有双重作用[30]。一方面凋落物能促进林分天然更新,减少动物对种子的取食。此外凋落物的分解能增加土壤中的有效养分,对幼苗生长有利,它还能缓解幼苗冬季的冻害和旱季的干旱,起到保温保湿的作用。另一方面凋落物也会抑制天然更新,原因是凋落物能削减到达地面的光辐射,不利于种子萌发和喜光树种的幼苗生长;凋落物分解产生的植物毒素对种子萌发和幼苗生长有显著抑制作用;同时它的存在增加了机械阻隔,使种子无法顺利到达土壤表面,减少了成功定居的机会[31]。研究表明,东北核桃楸、蒙古栎等天然次生林林下凋落物数量越多,幼苗更新数量越少[32]。红椎天然更新密度也随着凋落物层厚度的增加而减小[11]。林业经营管理中,在种子雨高峰时期来临之前,适当的清除一些地被物对更新效果是有利的。

#### 4.4. 干扰

干扰通常指破坏森林群落结构,使其环境因子或资源的有效性发生变化的相对独立的事件,包括人为干扰和自然干扰。没有一种森林类型是完全不受干扰的,适度的干扰能促进森林天然更新,但当干扰超出森林生态系统的更新与恢复能力时,就会抑制更新甚至使其退化。影响天然更新的干扰有很多种,涉及的各学科内容十分复杂,这里仅从采伐、林火、林窗、动物微生物以及风干扰五个方面详细总结其对更新的影响。

##### 4.4.1. 采伐

不同的采伐方式对天然更新的影响程度是不一样的,合理的采伐是更新的开始。择伐只伐掉部分上层林木,保留了母树种源,能够改善林内光照条件。既促进了种子发芽和幼苗生长,又使幼苗得到了林冠的庇护,减轻了霜冻、风暴等自然灾害带来的危害,有利于耐荫树种的天然林更新[33]。渐伐分批次伐掉成熟林木,在改善种子萌发条件的同时不会使林地环境变化太过剧烈,利于早期耐荫树种的更新。皆伐则是一次性伐掉全部的成熟林木,会造成环境条件的剧烈变化,致使种源不足,不利于天然更新。研究表明,择伐和渐伐都可以使云冷杉林获得较为良好的天然更新,但皆伐后的天然更新则会变得困难许多[9]。择伐、二次渐伐、等带或不等带间隔皆伐和小面积皆伐是适合大兴安岭林区的几种采伐方式,大面积皆伐同样也会使其难以完成天然更新[34]。而无计划的乱砍乱伐,将严重制约森林天然更新,甚至造成森林生态系统的退化。

##### 4.4.2. 林火

林火是森林生态系统中不可缺少的生态因子,火干扰是群落发展的动力,在促进森林天然更新、生长发育、维持生物多样性等方面作用重大。林火具有双重作用,它对天然更新的影响随着林火强度、频率和面积等因子的变化而变化。根据林火强度可将其分为轻度火烧、中度火烧和重度火烧。轻度火烧仅仅烧毁了一部分凋落物,短期间内提高了地表温度,对整个林内生境的破坏很小。经过森林的自我调节不久就能恢复到原来的水平,因此树种组成和林分结构等方面没有较大变化。同时凋落物减少后,会增加种子到达地面土壤的机会,使更多种子成功定居萌发,有利于天然更新[35]。中度火烧使地被物和灌木被烧尽,胸径小于一定数值及抗火性差的乔木也被烧死,减少了林下残存的活种子和活繁殖体数,使更多耐火树种和喜光树种占据了生态位,引起林分结构的改变,由于成熟乔木受影响较小,下种能力正常,且地表裸露后种子和土壤接触的机会增加,所以总体来说对天然更新也有着促进作用[36]。重度火烧后林内的乔木、灌木和草本全被烧毁,地表几乎整个裸露,土壤结构及化学成分破坏严重,使处在土壤种子库表层的种子失活,种源大大减少[37]。给自然生态系统带来了严重的损害,很长一段时间内会抑制森林天然更新,因此要尽量避免重度火烧的发生。林火频率在小于群落天然更新频率时对更新起促进作用,反之则会抑制天然更新[38]。林火面积的大小与其对更新的抑制作用呈正相关性,适当强度、频率和面积的火干扰是种群稳定发展的必要条件。

##### 4.4.3. 林窗

林窗介于郁闭林冠和全光照环境之间,是指森林群落中老龄树死亡或偶然性因素导致成熟龄优势树种死亡后,在林冠层造成空隙的现象。干扰尺度适中或较小,在整个森林生态系统中普遍存在。它是由于择伐、除杂、火灾等人为成因,以及自然老化、死亡、倒伏、灾害、病虫害等自然成因而形成的[39]。是森林生态系统中更新和演替的驱动力,在维持生物多样性等方面也有着重要作用[40]。林窗对森林天然更新的主要作用是影响物种的入侵和定居,并影响群落结构和景观格局。林窗比林冠下的空间更加开阔,底层的病原体 and 地被物也较少,使种子更容易入侵和定居,并且林窗给食果动物提供的资源较少,同时

也不适宜鸟类等动物栖息,降低了种子的被捕食率,因此使幼苗的发生量增加[41]。林窗让光照条件得到了显著的改善,间接影响了温度、水分和营养等条件,能促进喜光树种的种子萌发和幼苗定居[42]。林窗中心的光照比林窗边缘要强。在长白山红松阔叶混交林中,无论是以红松为代表的针叶树种还是耐荫的阔叶树种,在林冠下出现的更新幼苗都要比在林窗下多三至四倍,只有喜光的杨桦树种在林窗下出现的更新幼苗才比林冠下多。说明林窗的存在对喜光树种的天然更新更有利,林冠对耐荫树种更有利[8]。长苞冷杉虽然也属于耐荫植物,但在中小林窗内幼苗的更新状况要明显优于非林窗,是由于冷杉苗木最适合在20%左右的光照条件下生长,中小林窗更容易受到弱阳光的照射[43]。由此可看出林窗的大小不同对物种多样性和天然更新的影响是不同的。过大的林窗光照太强、地表空气湿度过低,对种子的发芽和出苗不利;过小的林窗光照太弱,对喜光树种的生存和发展不利,但适合部分耐荫树种的苗木生长。一定范围内林窗下的物种数量随着林窗的增大和有效光照的增加而增加。此外,天然更新效果还会受到林窗年龄的影响,形成时间较短的林窗既能提供较好的光照条件,还能起到部分遮荫作用,为幼苗期需要一定遮荫条件的树种创造适宜的生长环境,促进幼苗更新[44];当林窗的形成时间延长到一定值时,树种之间对光照条件的竞争加剧,处于林窗下层的植株会因为光照不足而死亡,此时便不利于树种的天然更新。在鼎湖山自然保护区中,研究幼树密度与林窗形成时间的相关性时,可以得出结论:随着林窗形成时间的增加,林窗内再生幼树的密度也会增加,但当林窗达到一定年龄时,它将趋于稳定甚至下降[45]。

#### 4.4.4. 动物和微生物

动物既可以是种子和幼苗的捕食者,也可以是扩散者,会对林下种子库的格局和幼苗的更新动态产生重要影响。一方面,作为捕食者,动物尤其爱取食像五针松这样没有种翅,并且籽粒饱满的种子,在取食种子后,使有活力且能萌发的种子比例减少,从而降低了种子的萌发机会和幼苗发生量。在红松的天然更新过程中,特别是种子发芽后的幼苗期,若不加防护措施,鼠类的取食与践踏对天然更新的危害会十分严重[46]。另一方面,作为传播者,它们能通过搬运、分散和贮藏等过程将种子带到更加适宜其生长的环境,提高物种的存活率,促进森林的天然更新。大别山五针松种子被动物搬运和贮藏的比例非常高,被岩松鼠及小林姬鼠等林下动物搬运和贮藏的种子所占比例高达90%左右,对五针松种群的天然更新有着重要的正面影响[47]。在热带森林中,有90%的树种都要依靠动物传播种子来完成天然更新[48]。栎类种子在被动物搬运埋藏后的条件能使其更容易萌根,提高了栎类幼苗的补充有效性,进而促进了天然更新[49]。由微生物导致的病害也是影响森林天然更新的一个重要因素,种子在潮湿的环境中更容易被真菌微生物感染而发霉腐烂,导致萌芽力的丧失[50]。米心水青冈幼苗的死亡也很有可能和土壤中的病原物有关[18]。此外,昆虫带来的虫害也是动物干扰的一种,由于天敌较少的缘故,昆虫与微生物都喜欢寄居在生物多样性较低,特别是树种单一的人工林中,因此一旦发生病虫害,人工林的天然更新比天然林受到的不利影响将会更大。

#### 4.4.5. 风干扰

风是影响温带森林动态的常见干扰因子之一,现阶段我国对风干扰这个影响因子的研究较少,但在近些年的外文期刊中已经可以看到一些这方面的研究成果。正常情况下的风可以起到帮助更新种子扩散等作用,但对森林更新的整体影响不明显,形成风暴灾害后则会转变成一个与更新效果关系更加密切的重要因素。由于风暴往往会带走最大的个体,同时留下完整的林下种群来代替失去的树冠覆盖物,因此在受风暴干扰严重的地区,其冠层郁闭度会大大降低,林下会有大量的更新幼苗出现,天然更新的丰富度也会增加。更新幼树的密度与风暴后存活树的基底面积呈负相关,与冠层树的死亡率呈正相关。风暴很少杀死受风干扰林分中的所有成熟树木,因此,在风暴干扰下存活下来的冠层树木可以在延迟更新过程中发挥重要作用[51]。中、大规模风干扰后的森林恢复可能是一个长期和动态的过程,在干扰发生30~50年后,森林冠层仍存在未完全关闭的地方,更新过程仍在继续,且这个过程会伴随森林物种组成和比例

的重建,优势种也可能会发生改变[52]。随着全球气候变化,风干扰的频率和严重程度预计会增加,这可能会对天然更新过程产生更大的影响。

#### 4.4.6. 其他干扰

自然界中还有许多其他影响天然更新的间接干扰因子,其中目前对人为干扰的研究较多,如通过对林下表层土的适当松土清除可以促进树木的再生,可以作为一项林分遭受其他大型有害干扰后的恢复技术[53]。还有短时间内对林下幼苗进行部分移栽,在移栽比例小于一定数值时不会对森林下层种群动态产生有害影响,并且可能产生繁殖困难的物种的幼苗,是一个有用的干扰策略[54]。此外还有农药的使用和空气污染等对更新无益的人为干扰。自然干扰中还包括一些发生频率不高但一旦发生就会给更新带来严重影响的自然灾害,如地震、海啸、火山爆发、山体滑坡等。目前对这些干扰的研究还不够成熟,为了更全面的了解它们对植物群落多样性及天然更新的影响,还需要更多的研究和更长的评价周期。

### 5. 研究展望

森林天然更新是一个复杂的生态学过程,它有着异质性、开放性、自组织性和不确定性等本质特征,对维持森林生态系统能量流动和物质循环起着关键作用,同时也是维持生态系统稳定性的基础,因此一直以来都是群落动态学中的研究热点。以上总结的这些影响天然更新的生态因子都具有综合作用和阶段作用,植物种群在任何一个生长发育阶段,由于各因子间相互影响,关系十分密切,例如郁闭度的降低会使林下光照强度增加,而光照强度增加又会使土壤的温度升高,水分蒸发量增大,土壤微环境的改变又会影响种子萌发和幼苗定居,所以只要不适应其中的某一因子就会发生各个因子的连锁反应,使天然更新进入瓶颈期。现阶段对森林天然更新的研究大多是根据从野外调查得到的数据和现象,对其更新过程进行描述性分析,从生理生态层面对更新机制的进一步揭示还较少,对萌生更新重视还不够,整体的研究深度和范围还需加大。今后对森林天然更新的研究应加强以下几个方面:① 深入研究各因子间的影响与制约关系,以及它们对天然更新的综合作用,以幼苗幼树的生理生态特性作为切入点,探究限制因子产生的原因,以便于打破更新的瓶颈。② 进一步重视萌生更新,将它的生理机制和生态作用作为研究重点,例如通过萌生长出的植株对各种干扰是如何响应的,它们对不同的光照、气候、土壤和立地条件的适应性和通过种子更新的植株是否相似等。萌生更新对生物多样性的影响也需要进一步评估完善。自然界中存在不少种子和萌生两种更新方式兼具的树种,要以它们为目的树种,深入研究这两种更新方式的转换机制和平衡关系的调节。争取未来能将萌生更新的理论与生态重建或生产实践结合起来。③ 扩大天然更新的研究尺度,从种群扩展到群落甚至生态系统。④ 加大濒危树种和更新困难树种的天然更新研究力度,制定出促进其更新的新策略。⑤ 发掘出更多的天然更新干扰因子并对干扰机制进一步研究,尝试使用更多适度人工干扰的方式促进天然更新和受重大干扰后的森林恢复。⑥ 全球气候条件是在不断变化的,现阶段得到的天然更新规律在未来的林业发展中有可能不再适用,为及时预防全球变暖等变化趋势对森林带来的危害,可以开展在二氧化碳浓度升高影响下种子和幼苗的更新实验,以及对气候变化反映敏感的树种和地区加以更多的关注,并给出相应的应对策略。

### 基金项目

本论文得到山东省自然科学基金项目(ZR2018PC006),山东省高等学校科技计划项目(J16LF09)和山东农业大学青年科技创新基金项目支持。

### 参考文献

- [1] 陈祥伟,胡海波. 林学概论[M]. 北京:中国林业出版社,2005.



- [2] 马士友. 北京地区侧柏人工林径向生长对采伐、气候因子的响应研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [3] 杨玲, 康永祥, 李小军, 等. 黄帝陵古柏群林下天然更新研究[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(1): 82-86.
- [4] 王斐, 翟国锋, 刘幸红, 等. 降水和遮荫对侧柏林地种子萌发的影响[J]. 种子, 2019, 38(9): 30-35.
- [5] 曹怡立, 刘淑玲, 张日升. 章古台沙地樟子松天然更新影响因子研究[J]. 安徽农业科学, 2019, 47(23): 121-123, 126.
- [6] Peter, J.B. and Ashley, D.S. (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>
- [7] 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(9): 74-82.
- [8] 高贤明, 杜晓军, 王中磊. 北京东灵山两种生境条件下辽东栎幼苗补充与建立的比较[J]. 植物生态学报, 2003(3): 404-411.
- [9] 彭闪江, 黄忠良, 彭少麟, 等. 植物天然更新过程中种子和幼苗死亡的影响因素[J]. 广西植物, 2004(2): 113-121, 124.
- [10] 杨跃军, 孙向阳, 王保平. 森林土壤种子库与天然更新[J]. 应用生态学报, 2001(2): 304-308.
- [11] 姚爱静, 朱清科, 张宇清, 等. 林分结构研究现状与展望[J]. 林业调查规划, 2005(2): 70-76.
- [12] 徐振邦, 代力民, 陈吉泉, 等. 长白山红松阔叶混交林森林天然更新条件的研究[J]. 生态学报, 2001(9): 1413-1420.
- [13] 韩景军, 肖文发, 罗菊春. 不同采伐方式对云冷杉林更新与生境的影响[J]. 林业科学, 2000(S1): 90-96.
- [14] 鲁法典, 韩峻, 李超. 泰山侧柏林下幼树分布规律及天然更新研究[J]. 河北林果研究, 2006(1): 29-32.
- [15] 赵总, 贾宏炎, 蔡道雄, 等. 红椎天然更新及其影响因子研究[J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(11): 76-83.
- [16] 张玉波, 李景文, 张昊, 等. 额济纳胡杨有性繁殖失败因素分析[J]. 科学技术与工程, 2005(8): 467-472.
- [17] 王思琪, 武曙红, 朱晓梅, 等. 我国樟子松人工林天然更新研究进展[J]. 世界林业研究, 2018, 31(3): 58-62.
- [18] 杨彬, 王玉, 郝清玉. 海南岛木麻黄林林下植物天然更新影响因素的研究[J]. 广西植物, 2020, 40(3): 422-432.
- [19] 陈圣宾, 宋爱琴, 李振基. 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展[J]. 应用生态学报, 2005(2): 365-370.
- [20] 高欢欢, 刘崑, 邵红雨, 等. 种子植物幼苗定居的生态学过程研究进展[J]. 山西农业科学, 2018, 46(5): 851-855.
- [21] 任坚毅, 林玥, 岳明. 太白山红桦种子的萌发特性[J]. 植物生态学报, 2008(4): 883-890.
- [22] 郭柯. 山地落叶阔叶林优势树种米心水青冈幼苗的定居[J]. 应用生态学报, 2003(2): 161-164.
- [23] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性[J]. 应用生态学报, 2002(5): 615-619.
- [24] 黄忠良, 彭少麟, 易俗. 影响季风常绿阔叶林幼苗定居的主要因素[J]. 热带亚热带植物学报, 2001(2): 123-128.
- [25] 王辉, 张汝杰, 崔立奇, 等. 海拔对油松天然更新和胸径生长的影响[J]. 河北林果研究, 2015, 30(1): 45-50.
- [26] 谢帆, 王素珍. 井冈山地区常绿阔叶林更新动态的研究[J]. 应用生态学报, 1991(1): 1-7.
- [27] 蔡文华, 杨健, 刘志华, 等. 黑龙江省大兴安岭林区火烧迹地森林更新及其影响因子[J]. 生态学报, 2012, 32(11): 3303-3312.
- [28] 汤雨宁, 刘明国, 殷有, 等. 朝阳地区油松天然更新规律初探[J]. 辽宁林业科技, 2007(4): 41-43.
- [29] 胡玉珠. 坡向及林窗大小对油松人工林天然更新幼苗数量及生长的影响[J]. 防护林科技, 2019(12): 11-13.
- [30] 藺菲, 郝占庆, 叶吉. 苔藓植物对植物天然更新的影响[J]. 生态学杂志, 2006(4): 456-460.
- [31] 朱教君, 刘足根, 王贺新. 辽东山区长白落叶松人工林天然更新障碍分析[J]. 应用生态学报, 2008(4): 695-703.
- [32] 藺菲, 郝占庆, 李步杭, 等. 长白山暗针叶林苔藓植物群落特征与林木更新的关系[J]. 生态学报, 2007(4): 1308-1314.
- [33] 杜桂森, 魏连昊, 刘静, 等. 苔藓植物提取液对作物种子萌发的影响[J]. 西北植物学报, 2004(8): 1497-1501.
- [34] 潘开文, 何静, 吴宁. 森林凋落物对林地微生境的影响[J]. 应用生态学报, 2004(1): 153-158.
- [35] 吴承祯, 洪伟, 姜志林, 等. 我国森林凋落物研究进展[J]. 江西农业大学学报, 2000(3): 405-410.
- [36] 李根柱, 王贺新, 刘足根, 等. 清原县四种主要林型的枯落物与天然更新的关系[J]. 林业科技, 2007(5): 13-16.
- [37] 张悦, 易雪梅, 王远遐, 等. 采伐对红松种群结构与动态的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(1): 38-45.

- [38] 任宝平. 采伐方式与天然更新[J]. 内蒙古电大学刊, 2008(1): 54-56.
- [39] 阮德振, 陈龙, 章文杰, 等. 森林中的火干扰研究综述[J]. 林业调查规划, 2011, 36(5): 63-66.
- [40] 李慧仁, 王立中, 韦昌雷, 等. 中强度火烧对兴安落叶松林自然更新的影响[J]. 防护林科技, 2016(9): 47-48.
- [41] 乌拉, 唐翠平, 高辉, 等. 森林自然更新影响因子的探讨[J]. 防护林科技, 2014(8): 102-105.
- [42] 李秀珍, 王绪高, 胡远满, 等. 林火因子对大兴安岭森林植被演替的影响[J]. 福建林学院学报, 2004(2): 182-187.
- [43] 唐风华, 全文选, 李朝婵, 等. 天然林林窗与自然更新研究进展[J]. 西部林业科学, 2018, 47(4): 95-101.
- [44] 何中声, 刘金福, 郑世群, 等. 林窗对格氏栲天然林更新层物种多样性和稳定性的影响[J]. 植物科学学报, 2012, 30(2): 133-140.
- [45] Schupp, E.W. (1989) Arrival and Survival in Tropical Treefall Gaps. *Ecology*, **70**, 562-564. <https://doi.org/10.2307/1940206>
- [46] 咎启杰, 李鸣光, 王伯荪, 等. 黑石顶针阔叶混交林演替过程中群落结构动态[J]. 应用生态报, 2000(1): 2-5.
- [47] 刘庆. 林窗对长苞冷杉自然更新幼苗存活和生长的影响(英文) [J]. 植物生态学报, 2004(2): 204-209.
- [48] 宋新章, 肖文发. 林窗微生境及更新研究进展[J]. 林业科学, 2006(5): 114-119.
- [49] 彭闪江, 黄忠良, 周国逸, 等. 鼎湖山林窗形成特征及其对幼树组成和多样性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2003(3): 229-235.
- [50] 鲁长虎. 动物与红松天然更新关系的研究综述[J]. 生态学杂志, 2003(1): 49-53.
- [51] 苏昌祥, 钟稚昉, 鲁长虎. 动物在大别山五针松种群天然更新中的作用[J]. 生态报, 2018, 38(17): 6194-6203.
- [52] Jörg, U.G., Joanna, F., Edmond, R., *et al.* (1999) Lemurs and the Regeneration of Dry Deciduous Forest in Madagascar. *Conservation Biology*, **13**, 794-804. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98245.x>
- [53] 樊后保, 臧润国, 李德志. 蒙古栎种群天然更新的研究[J]. 生态学杂志, 1996(3): 15-20.
- [54] 吴大荣, 王伯荪. 濒危树种闽楠种子和幼苗生态学研究(英文) [J]. 生态学报, 2001(11): 1751-1760.