

千岛湖岛屿苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*) 种群的 维持和天然更新

张 欣¹, 徐高福², 沈栋伟¹, 顾泳洁^{1, 3}, 高 辉¹, 罗小华², 陈小勇^{1, 3, *}

(1. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062; 2. 千岛湖国家森林公园, 浙江淳安 311700;
3. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘要: 千岛湖是 1959 年新安江水电站建设时形成的, 这里有 1078 个面积大于 2500m² 的岛屿和许多更小的小岛。水电站建设清库时, 植被基本上被砍伐殆尽, 后来受到较好保护, 现在植被主要以先锋树种——马尾松为优势种, 然而该群落生态效益较低, 同时易感病虫害 (如松毛虫、松材线虫), 因此亟需开展恢复为常绿阔叶林的工作。前期调查表明在一些岛屿上存在常绿阔叶树种, 主要以苦槠为主。对岛屿上分布的苦槠进行调查, 以揭示其种群结构和主要更新方式, 为生态恢复提供建议。结果表明, 苦槠可以分布在海拔 105.4m 以上的岛屿上, 而最高水位为 108.2m, 说明苦槠能耐一定的水淹。岛屿上苦槠个体数与岛屿面积和高度呈极显著的正相关。从基株来看, 大岛 (>100hm²) 和多数中岛 (10~100hm²) 上苦槠种群为稳定型或发展型, 能够自我维持, 而小岛和部分中岛上的苦槠为衰退型, 难以维持下去; 然而若从分株种群来看, 几乎所有的种群都为稳定型或发展型。从苦槠的起源来看, 大多数苦槠为无性繁殖 (主要是萌条) 的后代, 有性繁殖的贡献小于 20%。以上结果表明, 无性繁殖在岛屿苦槠种群的形成和维持中起着十分重要的作用, 使得种群在没有较大环境变化情况下, 能够在一定时期内维持下去; 但在中小岛上, 基株种群也不容易扩大, 表明存在一定的制约因素。结果也表明, 尽管一些岛屿很小, 但也满足苦槠生存和生长的条件, 一些岛屿上不存在苦槠的主要原因可能是缺乏种源, 因此, 在中大岛上开展生态恢复时, 只要提供合适的种子种苗, 这些岛屿上是能够恢复为常绿阔叶林的。但在小岛和一些中岛上, 存在制约种群扩大的因素, 生态恢复可能存在一定的困难。

关键词: 苦槠; 岛屿; 种群结构; 更新; 生态恢复; 千岛湖

文章编号: 1000-0933(2007)02-0424-08 **中图分类号:** Q145, Q948 **文献标识码:** A

Maintenance and natural regeneration of *Castanopsis sclerophylla* populations on islands of Qiandao Lake Region

ZHANG Xin¹, XU Gao-Fu², SHEN Dong-Wei¹, GU Yong-Jie^{1, 3}, GAO Hui¹, LUO Xiao-Hua², CHEN Xiao-Yong^{1, 3, *}

1 Department of Environmental Sciences East China Normal University, Shanghai 200062, China

2 Qiandao Lake National Forest Park Chun'an 311700, China

3 Shanghai Key Laboratory for Ecological Processes and Restoration in Urban Area, Shanghai 200062, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(2): 0424~0431.

Abstract Qiandao Lake was formed in 1959 when the Xin'anjiang Hydroelectric Plant was built. There are 1078 islands with the area larger than 2500 m² and many smaller islands. Potential vegetation of this area was dominated by evergreen

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470287, 3013060); 新世纪优秀人才支持计划资助项目 (NCET-05-0431)

收稿日期: 2005-11-26; **修订日期:** 2006-05-21

作者简介: 张欣 (1978~), 男, 浙江余姚人, 博士生, 主要从事恢复生态学、分子生态学研究。现在单位: 华中农业大学园艺林学学院

* 通讯作者 Corresponding author E-mail: xychen@des.ecnu.edu.cn

致谢: 野外工作得到千岛湖开发总公司姥山林场、姜山林场的支持, 本系宋永昌教授、达良俊教授、王希华副教授给予帮助, 谨此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30470287, 3013060)

Received date: 2005-11-26; **Accepted date:** 2006-05-21

Biography: ZHANG Xin Ph.D. candidate, mainly engaged in ecological restoration and molecular ecology

broadleaved species. When the Plant was built, the vegetation was clear-cut and now vegetation on islands was dominated by *Pinus massoniana*, a pioneer species. However, pure pine vegetation is low in ecosystem service and apt to disease, such as *Dendrolimus punctatus* and pine wood nematodes. Therefore, there is a need to restore potential vegetation, i.e., evergreen broadleaved forest. Previous surveys indicated that on some islands, there are some evergreen broadleaved species remaining, and *Castanopsis sclerophylla* is the most common one. We investigated the population structure of *C. sclerophylla* to reveal whether it can sustain on islands and to provide suggestions on ecological restoration. *C. sclerophylla* can be found on islands higher than 105.4 m, while the highest water level of Qiandao Lake was 108.2 m. Number of individuals on islands with a range from 4 to more than 4000, were significantly related with the areas or altitudes of the islands. Population structure indicated that, at genet level, *C. sclerophylla* on large and most medium-size islands could be self-sustainable, while on small and some medium-size islands *C. sclerophylla* could not be self-sustainable and will be decline. However, at the ramet level, almost all the *C. sclerophylla* populations, no matter on large, medium or small islands, seem to be self-sustainable. Further analysis indicated that resprouting contributed more than 81.6% of the genets and 94.8% of the shoots reproduced after the creation of the Lake. Above results indicated that, although small population size on some islands, these populations might be sustain via vegetative reproduction, especially resprouting, for a long period under the present situation without human's disturbance and dramatic environmental changes. Conditions of most islands meet the surviving and growth of *C. sclerophylla*. Therefore, lack of seed or seedling is the main limit of the ecological restoration of evergreen broadleaved forests on islands of Qiandao Lake. However, no individual reproduced from sexual reproduction on some medium and small islands indicated that environmental condition might be another limiting factor of restoration.

Key Words: *Castanopsis sclerophylla*; islands; population structure; regeneration; eco-restoration; Qiandao Lake

片断化是大面积连续分布的生境变成相对隔离小生境的现象,是生态系统受损的主要类型之一^[1],被认为是导致生物多样性丧失的最主要的因子^[2],美国联邦濒危物种名单中三分之一的种类是由于生境片断化相关的因素引起的^[3]。因此,对于物种在片断生境上的行为及其变化成为生态学研究者的焦点,已开展了不少工作,然而,这些研究得出了多样的(甚至矛盾的)结论,这主要是由于研究的物种生物学特点、研究体系的典型性等因素带来的^[4]。例如,一般是对已有的片断生境进行调查,由于不同生境经历片断化的时间不一致,从而受影响的程度不同。

千岛湖是1959年新安江水电站建设蓄水形成的人工湖,这里是研究片断化生态效应的理想场所。首先,岛屿众多,湖面宽阔,分布着面积大于2500 m²岛屿1078个,提供了足够多的、面积范围跨度大的岛屿生境;其次,岛屿之间是不适合陆生植物生存的水域,中间没有零星分布个体的干扰,边界十分清楚;第三,千岛湖地区岛屿生境经历的片断化时间一致,弥补了大陆片断生境形成时间差异大的不足;第四,千岛湖蓄水后,库区岛屿生境得到了较好的保护,为揭示片断化生态系统的自然变化提供了极好的条件。

常绿阔叶林是我国中亚热带东部地带性植被,千岛湖地区属于浙皖山丘,青冈、苦槠林、栽培植被区^[5],然而在新安江水电站兴建清库时,库区的植被基本上被砍光,目前岛上植被以演替前期的马尾松为主。由于马尾松易招病虫害,库区松毛虫危害较重,同时松材线虫离此已不远,另外,马尾松分泌油脂多,易招致火灾;而常绿阔叶林生态效益高,景观效果好^[6],因此,利用常绿阔叶林替代马尾松林成为该区域生态恢复的主要工作^[7]。苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)是库区岛屿生境上最常见的常绿阔叶树种,种群数多。同时,以苦槠为优势种的常绿阔叶林是我国东部中亚热带常绿阔叶林破坏后,次生演替过程中最先出现的常绿阔叶林类型之一,千岛湖区不少岛屿上苦槠开始恢复,成为群落优势种,因此,本文以苦槠为对象,调查其种群结构和天然更新状况,可以揭示典型生境上常绿阔叶林的自然恢复过程,为人工辅助加快常绿阔叶林自然恢复,建立相对稳定的常绿阔叶林提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地点

在对千岛湖湖区进行了全面踏查后,选择苦槠分布较多的东南部作为研究地点。该区域位于浙江省淳安县城以南(N29°30'00"~N29°35'00",E119°00'00"~E119°07'30"),包括面积范围大的岛屿以及附近的半岛。共实查大小岛屿 31个、半岛 2个,其中存在森林的岛屿中,有 69.57%有苦槠分布。特别在姥山岛出水坞区域,苦槠种群在群落中的重要值超过 60%,构成了苦槠为主体的阔叶林^[8]。

1.2 调查方法

姥山岛和阿慈岛面积较大,苦槠数量多,分布较广,在这两个岛屿采用样方法调查种群结构。根据苦槠分布情况,姥山岛设置了 3个样方,大小分别,40×30、40×40m²和 40×50 m²,共计 5600 m²;阿慈岛上 3个样方大小为,25×25、25×35m²和 30×80 m²,共 3900 m²;关庙岛设置了 40×45 m²的样方;合洋岛样方面积为 20×35m²;黄山岛设置了 2个样方,大小为 30×15 m²、50×40 m²;,共计 2450 m²;太平 B、D岛的样方面积为 20×20 m²;对于附近半岛同样进行了样方调查,其中,石林镇半岛设置了 3个样方,大小分别为 60×50、80×35、40×25 m²,共计 6800 m²;羡山半岛样方大小为 45×40、90×25 m²,共 4050 m²;其它岛屿面积相对较小,苦槠个体数量不太多,对于这些岛屿,调查所有的个体,测量胸径。

1.3 数据分析

岛屿基本参数是根据千岛湖 1:10000地形图数字化,利用 Arcview GIS 3.2及 FRAGSTATS等程序得到岛屿的基本特征(表 1)。

表 1 本文研究岛屿基本概况及苦槠个体数

Table 1 Baseline data of islands surveyed in the present study

岛屿名称(简称)	面积(hm ²)	周长(km)	缀块形状指数 S	岛屿海拔高度(m)	苦槠个体数	群落类型
Island(Abbre)	Area	Perimeter	Shape index	Highest altitude	No. individuals	Community type
姥山岛(LS)	874.9115	33.45	3.19	408.5	4000	常绿阔叶林、针阔混交林 EBLF and MF
阿慈岛(AC)	50.5839	3.75	1.49	225.8	400	针阔混交林 MF
黄山岛(Hs)	39.8005	3.78	1.69	266	500	针阔混交林 MF
关庙岛(GM)	15.6034	2.47	1.76	146.0	31	针阔混交林 MF
合洋岛(HY)	13.0042	1.58	1.23	143.0	200	针阔混交林 MF
太平 C岛(TC)	7.0633	2.40	2.55	145.5	30	针叶林 coniferous forest
龙袍岛(LP)	6.9202	1.45	1.55	127.0	4	针阔混交林 MF
太平 B岛(TB)	5.7190	1.86	2.19	139.0	50	针叶林 coniferous forest
太平 N岛(TN)	4.5879	2.06	2.71	125.5	0	桔林 orange plantation
太平 I岛(TI)	4.1242	1.66	2.30	122.5	0	针叶林 coniferous forest
太平 D岛(TD)	3.8965	1.38	1.97	132.0	40	针叶林 coniferous forest
无名岛(W)	3.1774	0.73	1.15	121.5	17	针叶林 coniferous forest
翠竹岛(CZ)	3.1121	0.76	1.21	130.5	0	针叶林 coniferous forest
太平 M岛(TM)	2.4377	1.53	2.76	118.3	0	针叶林 coniferous forest
石虎岛(SH)	1.5016	0.53	1.21	105.4	5	竹林 bamboo forest
东南岛(DN)	1.1187	0.51	1.36	111.5	32	针叶林 coniferous forest
石虎 3岛(S3)	0.7240	0.34	1.13	105.8	0	灌草丛 bush
太平 L岛(TL)	0.7002	0.37	1.24	116.5	0	针叶林 coniferous forest
石虎 2岛(S2)	0.6348	0.40	1.42	105.0	0	灌草丛 bush
东北岛(DB)	0.6305	0.39	1.40	110.0	14	针叶林 coniferous forest
石虎 4岛(S4)	0.6132	0.31	1.12	106.0	0	灌草丛 bush
太平 E岛(TE)	0.4432	0.38	1.60	111.4	0	针叶林 coniferous forest
翠竹 3岛(C3)	0.4048	0.25	1.10	110.8	0	灌草丛 bush
太平 J岛(TJ)	0.3546	0.27	1.26	111.7	0	针叶林 coniferous forest
太平 F岛(TF)	0.2652	0.2	1.14	109.5	0	针叶林 coniferous forest
翠竹 4岛(C4)	0.2342	0.23	1.33	105.0	0	灌草丛 bush
太平 P岛(TP)	0.1762	0.20	1.37	103.0	0	灌草丛 bush
太平 K岛(TK)	0.1447	0.16	1.18	105.0	0	灌草丛 bush
翠竹 4岛(C2)	0.1187	0.15	1.23	101.0	0	草丛 grassland
太平 H岛(TH)	0.0663	0.12	1.25	101.6	0	草丛 grassland
太平 G岛(TG)	0.0519	0.09	1.11	102.8	0	草丛 grassland

EBLF: evergreen broad-leaved forest; MF: mixed forest with coniferous and broad-leaved species

种群年龄结构采用胸径级反映。胸径级划分标准如下:Ⅰ级,株高<0.33m的幼苗,Ⅱ级,高于0.33m但胸径<2.5cm的幼树,以上胸径每增加5cm,等级增加一级^[9]。由于苦槠具有很强的根萌条和桩萌条能力,并且在更新中起着重要作用,因此采用2种方式衡量种群径级结构:基于基株和基于分株的种群结构。种群胸径结构的类型根据峰形进行划分^[10]。

本研究中涉及的统计分析采用 Excel 进行。

2 结果与分析

2.1 苦槠分布特征

研究的岛屿中,苦槠分布的最小岛为东北岛(0.63 hm²),而面积大于东北岛的其他岛中,有36.84%没有苦槠分布。苦槠分布的海拔最低的是石虎岛,其海拔(105.4m)低于千岛湖的警戒水位(106m),更低于历史最高水位(108.2m)。

对有苦槠分布岛屿的面积和海拔与岛屿上苦槠的数量的相关性分析表明,岛屿上苦槠的数量与岛屿面积和海拔存在极显著的相关性($p<0.01$),随着岛屿面积(高度)的增加,苦槠种群数量也相应增长(图1)。岛屿面积与其最高海拔也存在极显著的正相关($p<0.01$)。

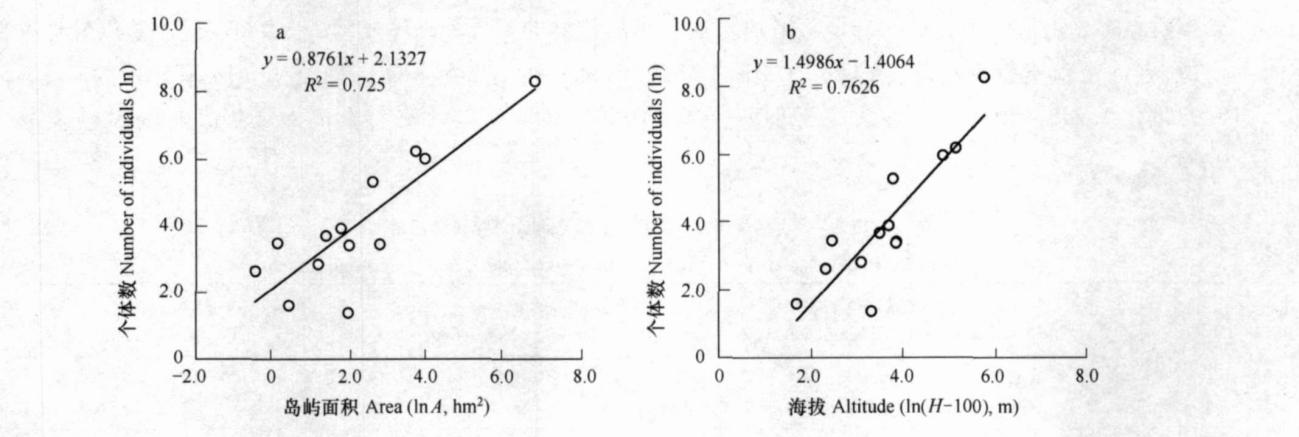


图 1 苦槠数量与岛屿面积和海拔的相关关系

Fig 1 Relationship between number of *Castanopsis sclerophylla* individuals and area (a) or altitude (b) of islands

2.2 种群径级结构

2.2.1 基于基株的种群径级结构

(1)单峰型 是指在径级结构图中,只出现一个明显峰值的类型,如姥山岛、石林镇半岛的种群。这些岛屿面积较大,或者是半岛,苦槠个体数量较多,基本处于阔叶林或针阔混交林中,其单峰主要集中于3、4胸径级,表现出稳定的种群结构。苦槠在林中也正在或已经显示了重要性,逐渐成为优势种类,代表了演替阶段中向阔叶树稳定过渡或已经达到阔叶林的阶段。

(2)倒J型 是指小径级个体数非常集中,中径级其次,而大径级最少的一种分布类型,如羡山半岛。种群的苦槠个体数量同样较多,常处于针阔混交林内,是典型的生长型。

(3)多峰型(不稳定型) 此类型年龄分布出现了2个甚至多个峰值,但各峰值均不明显,表现出不稳定性,如关庙岛、合洋岛等,尤其是关庙岛,出现类似波浪型的结构。这些种群常处于中型岛屿中,一般为针叶或针阔混交林内,可能经受了人为的二次干扰,但依然保存了一定数量的个体。这种类型的演变趋向可能会向两个方向进行。一种是这些种群的较高峰出现在年龄级的中部,如果人为干扰减小,原有个体可以表现出有效的生长潜力,则会向单峰型或倒J型转化,即表现出趋向稳定的趋势。另一种是,人为干扰持续增强,或个体有效繁殖等受到限制,导致个体数量进一步减小,则可能向第4类型转变。

(4)残缺型 这种类型常常出现于小岛或者严重人为干扰的岛屿中,种群残存个体数少,表现出多个胸径级缺失现象。例如石虎岛,其基株种群个体只出现于4和5两个胸径级,6个胸径级缺失。这种类型是最

脆弱,最不利于种群结构维持的,容易进一步衰退,甚至消亡。

2.2.2 基于分株的种群径级结构

对于单峰型种群,分株径级结构与基株径级结构几乎一致,并且使原有的单峰向小径级偏移,进一步增强了种群稳定性。对于类倒 J型,保持了倒 J型的趋势。对于基株处于多峰型的岛屿种群,在分株结构中,向单峰靠拢,出现了稳定的单峰型,并且单峰集中于 2、3 胸径级。也有些出现了倒 J型,即向增长型转变。对于残缺型,分株适量地补充了所缺径级,并出现了微弱的单峰,单峰多集中于 2、3 龄级,有些也出现了倒 J型。分株在具体各类型中的转化可见表 2。

2.2.3 有性繁殖与无性繁殖的相对贡献

千岛湖岛屿形成时间为 45a 通过对数十株标准木的年轮分析,得出胸径为 32.5cm 的个体其年龄为 45a 因此,在这里将胸径小于 32.5cm 的个体作为成岛后天然更新的个体。对这些个体的更新方式进行分析,在分析中也分别针对基株种群和分株种群两个部分来考虑,结果见表 2。

苦槠基株种群中通过种子的有性繁殖贡献率为 0~36.36% 之间,平均为 18.40%, 3 个种群的为 0;半岛、中大型岛屿和小岛上苦槠种群的有性繁殖贡献率平均为 23.62、27.89 和 10.13%;小岛上苦槠基株种群有性繁殖贡献率显著低于中大岛的 ($p=0.0113$),而与半岛种群的差异为临界显著 ($p=0.0774$)。若以分株种群考虑,有性繁殖贡献率均降低,只有 5.16%;半岛、中大岛和小岛上苦槠有性繁殖贡献率分别为 7.50%、8.33% 和 2.24%,中大岛的显著高于小岛 ($p=0.0129$),而半岛与小岛种群的差异仍处于临界显著 ($p=0.0555$)。

表 2 各苦槠种群结构类型以及有性和无性繁殖的相对贡献

种群 Population	无性繁殖贡献		有性繁殖贡献		结构	
	Contribution of clonal reproduction		Contribution of sexual reproduction		Population size structure	
	基于基株 Genet-based	基于分株 Ramet-based	基于基株 Genet-based	基于分株 Ramet-based	基于基株 Genet-based	基于分株 Ramet-based
石林半岛	0.7113	0.8967	0.2887	0.1033	单峰型 unimodal	单峰型 unimodal
淡山半岛	0.8163	0.9534	0.1837	0.0466	倒 J型 inverse J	倒 J型 inverse J
姥山岛	0.6364	0.8497	0.3636	0.1503	单峰型 unimodal	单峰型 unimodal
阿慈岛	0.7414	0.9355	0.2586	0.0645	单峰型 unimodal	单峰型 unimodal
黄山岛	0.7813	0.9478	0.2188	0.0522	多峰型 multimodal	单峰型 unimodal
关庙岛	0.8065	0.9552	0.1935	0.0448	多峰型 multimodal	倒 J型 inverse J
合洋岛	0.6400	0.8953	0.3600	0.1047	多峰型 multimodal	倒 J型 inverse J
龙袍岛	0.7500	0.9333	0.2500	0.0667	单峰型 unimodal	单峰型 unimodal
太平 TB	0.8000	0.9663	0.2000	0.0337	单峰型 unimodal	单峰型 unimodal
太平 TD	1.0000	1.0000	0.0000	0.0000	单峰型 unimodal	倒 J型 inverse J
无名岛	1.0000	1.0000	0.0000	0.0000	残缺型 discrete	单峰型 unimodal
石虎岛	1.0000	1.0000	0.0000	0.0000	残缺型 discrete	单峰型 unimodal
东南岛	0.8125	0.9568	0.1875	0.0432	多峰型 multimodal	单峰型 unimodal
东北岛	0.9286	0.9870	0.0714	0.0130	单峰型 unimodal	倒 J型 inverse J
平均 Mean	0.8160	0.9484	0.1840	0.0516		

3 讨论

岛屿是天然的生态学实验室,岛屿上的研究为一些理论和假说的提出或检验提供了独特的证据^[11-12],同样岛屿也是研究片断化生态后果的理想场所^[13]。

苦槠在千岛湖岛屿上分布的海拔下限取决于水位高度及频度和持续的时间。千岛湖多数季节的水位低于 100m,其历史最高水位达 108.2 m,由于周期性高水位的干扰,海拔于 105m 的岛屿上无法发育森林,只有

灌丛和草本植物。姥山岛附近海拔高于 105m 的岛屿上可分布苦槠,表明苦槠能够耐短期水淹;也说明在蓄水前这里的植被是以苦槠为优势种,因为苦槠种子为重力散布,尽管啮齿动物可以二次传播,因水对苦槠种子散布来说,几乎是不可逾越的障碍,因此岛屿上的苦槠大多上是蓄水前残留伐桩上萌出来的。海拔高于 105m 但没有苦槠分布的岛屿则有 3 种可能:(1)在蓄水前该部分就不存在苦槠,蓄水后,由于没有种子迁入,也就不存在苦槠;(2)分布的苦槠被破坏,在少数岛屿上存在严重的人为破坏,岛屿上自然植被被人工植被所取代,如本项研究中的太平 N 岛(TN),该岛全为人工种植的桔林;(3)由于生境条件改变,原来分布的苦槠逐渐消失。

分布有苦槠的岛屿上,其种群大小与岛屿面积成极显著的正相关,由于岛屿海拔高度与面积正相关,因此种群大小也与海拔显著相关。这种显著的相关性比较容易理解,面积越大,合适的生境面积也越大,与其他研究中得到的结论是一致的^[14]。这种关系与岛屿生物地理学中的种-面积关系有些类似,当然对于岛屿上种-面积关系的解释是十分多样的,特别是强调迁入、绝灭的平衡,而这种平衡目前来看在岛屿上苦槠种群大小的维持上所起的作用有限。

半岛和大中岛上苦槠种群基本上为单峰型或倒 J 型,即处于稳定或存在增加趋势,这些种群内个体数量往往较多,苦槠种群处于稳定发展之中,从目前来看,能够维持种群的自我更新。而小岛则多为不稳定的多峰型和残缺型,主要是由于个体数少,或者种群经历了多次较大的破坏,导致一些胸径级个体数很少,甚至没有。从胸径级和种群大小来看,这些岛屿种群处于不太稳定之中。有些不能通过自我更新进行维持。值得注意的是,如果从分株种群结构来看,所有的种群处于稳定或种群扩大的类型。

萌条作为干扰后快速恢复的一种方式越来越被人们所认识^[15],它包括根萌条和桩萌条两种类型^[16]。这种方式比幼苗生长快得多,当地上部分被清除后,萌条能够很快重新占领这些空间^[17]。萌条能力对植物种群有着重要影响:降低种群的周转、减少干扰的影响、降低种群维持对种子的依赖程度^[17]。大多数植物都具有萌条能力,最近的调查表明萌条能力在不同植物类群中有所不同,裸子植物中较低,约为 11%,而在蔷薇科植物中,80%的植物具有萌条能力,壳斗植物也具有很强的萌条能力,约 78%具这种能力^[18]。

影响植物萌条与结实之间的权衡(trade-off)最主要的因素是干扰,在干扰强的时候,具萌条能力的植物多以萌条方式进行更新,而结实很少,反之,干扰较轻的时候,则以结实形成种子为主。许多有关萌条的研究往往是结合不同形式的干扰进行的,特别是火灾^[19,20]、砍伐以及其他自然和人为因素导致的损伤^[21]。安徽黄山洪水干扰较严重的沟谷,青冈种群以萌条繁殖为主,结的种子质量较差;而在干扰较轻的地段,则以种子更新为主^[22]。从成岛后苦槠个体的来源来看,大多数个体和无性系分株是通过无性繁殖方式形成的,无论是基株水平还是分株水平,无性繁殖的贡献率都超过 80%,许多个体是从蓄水前砍伐的残桩上萌出来的,有的小种群甚至全部都是由萌条来维持的,反映了岛屿曾经遭受的严重干扰。

另一方面,结实低也与所处地点的生产能力(即湿度或肥力)有关^[23,24]。例如,南水青冈(*Nothofagus cunninghamii*)在较潮湿、肥力较高的地段常常以种子更新为主,而在较干、较瘠薄地段则以萌条为主^[15]。同样,在南非降水量少的地方,*Sideroxylon ineme*和 *Pterocelastrus tricuspidatus*常呈多干,以萌条为主;而在降水量丰富的地方则往往只有单一主干,以种子更新为主^[25]。在苦槠中可能也有类似情况,总体来看,小岛的环境条件比较恶劣,土层薄、保水能力差、肥力低;而大岛明显土层要厚、保水能力强、肥力高,因此小岛萌条情况更明显。但 Walters 等人^[16]在 3 种桉树中没有发现水分和营养的可利用性对萌条能力带来明显的影响。

萌条能力也与残桩大小有关,例如,Randall 等人发现在落羽杉(*Taxodium distichum* var. *nutans*)树桩大小影响萌条数,胸径 10~14 cm 树桩对萌条总数的贡献率达 68%,而 20~24 cm 的为 28%。他们认为萌条尽管对更新很重要,但这是一种不合适的更新方式^[27]。林沼植物中萌条现象比较罕见,但在龙脑香科植物沼泽冰片香木(*Dryobalanops rappa*)倒伏的幼体中却很常见;而成体由于板状根的存在,一般不会倒伏,一旦倒伏,其结果是死亡,而不会有萌条,Yamada 和 Suzuki^[28]认为幼体中萌条是应对松软沼泽生境上易倒伏的一种对策。

我国亚热带东部地区常绿阔叶林优势种中通过萌条这种无性繁殖方式维持种群的更新和存续是很常见

的^[29]。这些种类能够在皆伐残桩、受损根茎上快速萌出新的主茎、枝条。很强的萌条能力也使这些种类能够耐受高强度人类干扰,特别是砍伐、火烧等,据观察,我国东部常绿阔叶林优势种几乎都具有很强的萌条能力,甚至群落就是皆伐后,通过萌条形成的次生林。这种群落类型反映了该地区人类活动干扰强烈、森林植被的次生性特征。以萌条形式进行更新在我国其他类型森林中也较常见,如:薪材树种^[30,31]、米心水青冈林^[31]、哀牢山中山常绿阔叶林^[33]等等。

从岛屿上苦槠的分布以及更新和维持来看,虽然不少岛上苦槠基株的数量较少,大多数低于从种群遗传学角度提出的 50/500 法则中的数量,但很强的萌条能力可以在一定时期内使得种群得以维持,这一结果与七子花研究中得出的结论相似^[34],然而,尽管萌条能力在一定时期内可以弥补有性繁殖的不足,维持种群的存在,但长期进化潜力仍有很大的不足。另外,虽然一个残桩上可以有許多萌条,但死亡率也较高^[35],最终,一个桩上往往只有 1、2 个萌条能够发育到有性繁殖阶段。

不同大小岛屿上苦槠的存在表明岛屿环境基本上适合其生长,也进一步说明一些岛屿上不存在苦槠最主要的原因是缺少种源。因此,在岛屿上开展常绿阔叶林的生态恢复,在大岛和中岛上关键是种源问题,一旦有合适的种源,这些岛屿上常绿阔叶林相对容易恢复。对于小岛和一些中岛来说,除了种源问题外,生境条件可能也是制约因素,因为在这些岛屿上没有通过有性繁殖更新的个体,天然更新靠无性繁殖维持,说明可能存在不利于种子萌发、幼苗生长的因素,因此,在这类岛屿上进行生态恢复时,还需要对生境进行适当改造。

Reference :

- [1] Chen X Y, Song Y C. Types of damaged ecosystems and the critical factors leading to degradation. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*. 2004, 13: 78—83.
- [2] Lira C F, Cardoso S R S, Ferreira P C G, et al. Long-term population isolation in the endangered tropical tree species *Caesalpinia echinata* Lam. revealed by chloroplast microsatellites. *Mol Ecol*. 2003, 12: 3219—3225.
- [3] Czech B, Krausman P R. Distribution and cause of species endangerment in the United States. *Science*. 1997, 277: 1116—1117.
- [4] Zhao A L, Chen X Y. Plant species diversity of fragmented forests: Ecological factors and implications for conservation and restoration. *Chinese Journal of Ecology*. 2005, 24: 691—695.
- [5] Wu Z Y. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press. 1980.
- [6] Xu G F. Study on main tree species and their landscape effectiveness of evergreen broad-leaved forest in Qiandaohu region. *Central South Forest Inventory and Planning*. 2003, 22: 61—62.
- [7] Xu G F. Discussion on forest constitution transformation in Thousand-isle Lake State Forest Park. *Central South Forest Inventory and Planning*. 2005, 24: 19—21, 38.
- [8] Qin G F. Study on hydro-ecological benefits of evergreen broadleaved forest at the Qiandao Lake Region. *Forest Research*. 2001, 14: 595—602.
- [9] Chen X Y, Zhang Q F, Wu H Q, et al. A study on the structure and spatial patterns of *Cyclobalanopsis glauca* populations in western Huangshan. *Acta Ecologica Sinica*. 1996, 16: 325—327.
- [10] Da L J, Yang Y C, Song Y C. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China. *Acta Phytocologica Sinica*. 2004, 28: 376—384.
- [11] Terborgh J, Lopez L, Nunez P, et al. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*. 2001, 294: 1923—1926.
- [12] MacArthur R H, Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press. 1967.
- [13] Wu J, Huang J, Han X, et al. Three Gorges Dam — experiment in habitat fragmentation? *Science*. 2003, 300: 1239—1240.
- [14] Bums K C. Relationships between the demography and distribution of two bird-dispersed plants in an island archipelago. *Journal of Biogeography*. 2004, 31: 1935—1943.
- [15] Bellingham P J, Sparrow A D. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos*. 2000, 89: 409—416.
- [16] Klimesova J, Martinkova J. Intermediate growth forms as a model for the study of plant clonality functioning: an example with root sprouters. *Evolutionary Ecology*. 2004, 18: 669—681.
- [17] Bond W J, Midgley J J. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*. 2001, 16: 45—51.
- [18] Veski P A, Westoby M. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology*. 2004, 92: 310—320.
- [19] Marrinan M J, Edwards W, Landsberg J. Resprouting of saplings following a tropical rainforest fire in north-east Queensland, Australia. *Austral Ecology*. 2005, 30: 817—826.

- [20] Ladd P G, Crosti R, Pignatti S. Vegetative and seedling regeneration after fire in planted Sardinian pinewood compared with that in other areas of Mediterranean-type climate. *Journal of Biogeography*, 2005, 32: 85—98.
- [21] Calvo L, Tarrega R, Luis E. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): Effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecologica*, 2002, 23: 81—90.
- [22] Chen X Y, Song Y C. Influence of flood disturbance on the regeneration of *Cyclobalanopsis glauca* populations. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1997, 5: 53—58.
- [23] Iwasa Y, Kubo T. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evolutionary Ecology*, 1997, 11: 41—65.
- [24] Cruz A, Perez B, Quintana J R, et al. Resprouting in the Mediterranean-type shrub *Erica australis* affected by soil resource availability. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 641—650.
- [25] Kruger L M, Midgley J J, Cowling R M. Resprouters vs. reseeders in South Africa forest trees: a model based on forest canopy height. *Functional Ecology*, 1997, 11: 101—105.
- [26] Walters J R, House A P N, Doley D. Water and nutrient availabilities do not affect lignotuber growth and sprouting ability of three eucalypt species of south-eastern Queensland. *Australian Journal of Botany*, 2005, 53: 251—257.
- [27] Randall C K, Duryea M L, Vince S W, et al. Factors influencing stump sprouting by pondcypress (*Taxodium distichum* var. *nutans* (Ait.) Sweet). *New Forests*, 2005, 29: 245—260.
- [28] Yamada T, Suzuki E. Ecological role of vegetative sprouting in the regeneration of *Dryobalanops rappa*: an emergent species in a Bornean tropical wetland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2004, 20: 377—384.
- [29] Wang X H, Yan X, Yan E R, et al. Preliminary study on sprout regeneration of several dominant species of evergreen broad-leaved forest after logging in Tiantong. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, 22: 52—57.
- [30] Huang S N, Zheng H S, Weng Q J. Effects of rotation length and repeated harvesting on the sprouting reproduction of *Acacia auriculiformis*. *Forest Research*, 1995, 8: 528—534.
- [31] Ding S Y. The primary use of biomass in setting up the optimal community structure. *Journal of Henan University (Natural Science)*, 1997, 27: 81—88.
- [32] He J S, Chen W L, Liu F. Study on the sprouting processes of *Fagus engleriana* in Shennongjia Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22: 385—391.
- [33] He Y T, Cao M, Tang Y, et al. A preliminary study on sprouting of canopy trees in middle mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountain, Yunnan. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2000, 18: 523—527.
- [34] Li M, Gu Y J, Zhang X, et al. Population structure of *Heptacodium miconioides*, an endangered species, in Dapan Mountain of Zhejiang Province. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2004, (4): 117—121.
- [35] Paciorek C J, Condit R, Hubbell S P, et al. The demographics of resprouting in tree and shrub species of a moist tropical forest. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 765—777.

参考文献:

- [1] 陈小勇,宋永昌.受损生态系统类型及影响其退化的关键因素.长江流域资源与环境, 2004, 13(1): 78~83.
- [4] 赵爱莲,陈小勇.片断森林植物多样性、生态效应与保护和恢复价值.生态学报, 2005, 24(6): 691~695.
- [5] 吴征镒,主编.中国植被.北京:科学出版社, 1980.
- [6] 徐高福.千岛湖常绿阔叶林主要树种及其景观效果的研究.中南林业调查规划, 2003, 22(2): 61~62.
- [7] 徐高福.千岛湖国家森林公园针叶林阔叶化改造技术探讨.中南林业调查规划, 2005, 24(1): 19~21, 38.
- [8] 秦国峰.千岛湖常绿阔叶林水文生态效益的研究.林业科学研究, 2001, 14(6): 595~602.
- [9] 陈小勇,张庆费,吴化前,宋永昌.黄山西坡青冈种群结构与分布格局研究.生态学报, 1996, 16: 325~327.
- [10] 达良俊,杨永川,宋永昌.浙江天目国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型.植物生态学报, 2004, 28(3): 376~384.
- [22] 陈小勇,宋永昌.洪水干扰对青冈种群更新的影响.热带亚热带植物学报, 1997, 5: 53~58.
- [29] 王希华,严晓,阎恩荣,金毅.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.武汉植物学研究, 2004, 22(1): 52~57.
- [30] 黄世能,郑海水,翁启杰.不同轮伐期和重复采收对大叶相思萌芽更新和林分产量的影响.林业科学研究, 1995, 8: 528~534.
- [31] 丁圣彦.生物量在建立优化群落结构中的应用.河南大学学报(自然科学版), 1997, 27: 81~88.
- [32] 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.植物生态学报, 1998, 22(5): 385~391.
- [33] 何永涛,曹敏,唐勇,李贵才.云南省哀牢山中山湿性常绿阔叶林萌生现象的初步研究.武汉植物学研究, 2000, 18: 523~527.
- [34] 李鸣,顾泳洁,张欣,陈小勇.浙江大盘山濒危植物七子花的种群结构.华东师范大学学报(自然科学版), 2004, (4): 117~121.