

文章编号: 1001-1498(2002)04-0490-09

# 干扰与森林更新

梁建萍<sup>1</sup>, 王爱民<sup>2</sup>, 梁胜发<sup>3</sup>

(1. 山西农业大学林学院, 山西 太谷 030801; 中国林业科学研究院国际合作处, 北京 100091;

3. 山西省林业厅林木种苗站, 山西 太原 030012)

**摘要:** 干扰是森林生态系统动态中的主要影响因素。它可破坏或改变原有的环境,对森林群落的发展产生深远的影响。森林对于各种干扰的反应十分复杂,但总的反应可分为两类:一种格局表现为植被结构的重组,另一种格局是通过更新,形成新的植被。因此,森林更新是与各种干扰不能分隔的一个极为重要的生态学过程。本文主要对近年来有关干扰和森林更新的研究进行了综述,分析了干扰的强度、频率和空间范围等方面的变化,以及这些变化对森林产生的作用及其森林的反应。重点讨论了不同的干扰与森林更新机制的关系、干扰对更新的空间格局的影响,干扰与更新周期性的关系、干扰对种子扩散和更新幼苗的影响等方面的问题。

**关键词:** 干扰; 更新; 森林动态

**中图分类号:** S754

**文献标识码:** A

在森林动态中,干扰是指破坏林分结构,使物理环境因子或资源有效性发生改变的相对独立的事件<sup>[1,2]</sup>。这些事件或源于自然,或来自人为活动。前者称自然干扰,后者可称为人为干扰。一般认为,干扰并非由林分内部的变化产生,因而是一种异生现象。实际上林分本身对于特定类型的干扰具有诱发性,如林分内枯枝落叶等易燃物的积累可诱发火干扰。因此可认为一些干扰是异生现象,另一些干扰是自源现象<sup>[3]</sup>。各种干扰因子或单独作用于森林,或多个因子相互组合形成复合干扰,对森林群落的更新和持续发展产生重要影响。

森林更新是一个极为重要的生态学过程。在这个过程中,种子的生产、扩散、土壤种子库中种子的活力、幼苗转化、更新萌发体的形成及生长等,每个环节都受干扰影响。干扰发生后,使森林中光照、温度、养分和水分等环境条件发生变化。它引起有效资源的空间异质性,对各更新树种和更新过程产生重要作用。一种干扰发生时,不同树种的表现有差异。同一个树种对于各不相同的干扰,又能表现出多种更新反应机制,或进行有性更新或采取无性更新途径。干扰消灭原有的植被后,能形成新的生长空间,为更新个体的侵入和占据提供机会。不少树种在干扰后迅速占据干扰区快速更新,有的树种能在干扰之前形成幼苗幼树库。在林分形成的初期,干扰因子的细微差别,对哪些树种能首先占据干扰区有决定性的作用。在干扰区内先发生的树种,具有竞争优势。因此可见,干扰对森林更新的机制、更新格局和生态学过程有非常重要的影响。它决定森林的结构和树种组成,对于整个森林群落的发展方向有深远的影响。

收稿日期: 2002-04-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目“空间异质性与林分生态学”(30070132)和国家林业科技攻关计划项目子课题“现有林经营抚育”(2002BA515B0503)的基础研究内容

作者简介: 梁建萍(1966-),女,山西太原人,硕士,讲师,主要从事林学基础和森林生态学的教学与科研工作。

# 1 干扰与森林生态系统的反应

## 1.1 干扰类型与特征

在生态学研究,对于干扰的概念和内涵界定并不统一,通常认为干扰是显著地改变系统正常格局的事件<sup>[4,5]</sup>。在景观生态学中,认为干扰可改变景观格局,是形成景观异质性的主要原因,同时认为干扰又受制于景观格局。在森林更新动态中,影响森林更新的干扰事件既有自然干扰又有干扰,自然干扰中有非生物因素,也有生物的因素。

对于干扰特征的描述随干扰类型而异<sup>[6]</sup>,一般用干扰频率、恢复速率、干扰事件影响的空间范围和形状以及景观范围等说明干扰特征。如有研究运用这些特征因子构建时间参数(干扰频率/恢复频率)和空间参数(干扰影响范围/景观范围),然后建立理论模型并依此来描述干扰的强度和恢复速度等特征<sup>[7]</sup>。应该指出的是认识干扰特征必须以一定的尺度为前提。在自然条件下存在的普遍现象是,生态系统内中小尺度的干扰可以被大尺度的系统消化,如一个林分中发生病害不可能导致整个森林的毁灭。大尺度的干扰往往掩盖小尺度的干扰事件。

## 1.2 森林更新动态中的干扰因素

影响森林生态系统的自然干扰因素很多,如火、风、侵蚀、淤积、滑坡、雪崩、暴风雨、火山爆发、冰川活动、动物、微生物、病虫害等等。其中有的干扰因素频繁发生,持续期短,间隔期有一定的规律性。如火、灾害性风暴等,数十年或几个世纪发生一次。而另一些干扰的间隔期长,持续期也很长,如冰川的进退。有些干扰因素与特定地理区域的气候和地形有关,如季节性冷风和暖风循环、山区地形的霜穴和暖带现象等。崩塌、滑坡等只发生于特殊的坡地地形,风、火、动物、病虫害等干扰具有普遍性。

干扰对于森林生态系统的作用程度,决定于干扰的频率、强度、空间范围和形状。过度频繁的干扰,可限制许多树种发生和生长。因为在很短的干扰间隔期内,这些树种来不及完成生命周期。如对新英格兰的森林研究发现,频繁的林地火干扰,是限制加拿大铁杉(*Tsuga canadensis* Carr.)更新的主要原因。有的干扰虽然罕见,但对森林的形成和结构有决定性的作用。只是由于树木寿命很长(可达70~1500 a),而人的寿命相对较短,结果对一些长间隔期的干扰了解的不多。平均每个世纪发生1次的横跨新英格兰内陆的飓风,决定该区许多林分的形成,但这种干扰的影响作用很少被人们发现<sup>[33]</sup>。

干扰的范围大小和空间形状,是森林空间格局的主要影响因子。它们决定边缘效应区所占的比例,即决定森林内的斑块镶嵌度。如干扰的空间形状为圆形时,边缘效应区所占的比例最小。不同的干扰,其范围和形状常有较大差别。火发生时,常始于一个起点,然后顺风向坡上部扇形扩展。因此,山谷受火干扰的程度较低。龙卷风多形成长而窄的干扰区。在山区顶风方向树木生长较高的林分中,飓风常导致林木发生风倒,而背风方向的林分,风倒较少。同时,干扰的空间形状还影响种子的扩散格局。干扰范围较大时,树木种子扩散到干扰区中心的机会较低。

人为干扰因素包括土地利用历史、森林采伐、林地清理、农药使用、空气污染等。与自然干扰相比较,人为干扰发生更频繁,它可掩盖、减小或增强自然干扰的作用。林分受到人为火的干扰后,会减少雷电火干扰的可能性。人为的防火措施一方面可延长自然火的发生周期,而另一方面又因长期对森林的封禁,致使林内易燃物大量积累,可诱发强度火干扰的发生。

研究发现,不同干扰因子的时空组合,对森林生态系统的格局和过程有重要作用。在欧洲半干旱稀树草原,降雨、火和放牧等干扰因子的组合,对长期而稳定的树草共存格局有决定性的作用<sup>[8,9]</sup>。1919年在美国落矶山地区中南部,不寻常的降雨量格局与同时发生的过度放牧干扰的组合,是促使该地区美国黄松(*Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws.)成林的关键性干扰因素<sup>[3]</sup>。

### 1.3 森林生态系统的反应

森林对于干扰的反应表现在许多方面,这些方面的内在联系十分复杂。因此,很难用森林中某个现象或某几个现象,说明森林生态系统对干扰的反应。但是,从森林中各树种及其林木个体的空间格局和生态学过程看,总的反应可区分为两种。一种反应格局可称为植被结构的重组。具体表现为:干扰引起了森林中有效营养、光照和水分的时空变化,使林分中原有的树种或林木个体的生长格局改变。如林隙边缘的树冠和根系积极向林隙中心扩展,不定根和大量新生枝条的形成,前更新幼苗和幼树获得解放而加速生长等等。另一种反应格局,是干扰后形成新的植被。如新树种的侵入占据,土壤种子库中休眠种子的萌发更新等<sup>[10]</sup>。

森林对非规律性的、较强的干扰,只能通过各种途径进行更新。森林或者通过基因重组产生具有遗传特性的基因个体的方式进行有性更新,或者通过萌芽、根蘖、天然压条等方式不进行基因重组而直接产生无性分株的方式进行无性更新,使得森林群落在时间上和空间上得以延续、发展或发生演替。强烈的或特定的干扰后,常导致整个干扰区森林群落发生演替。而弱的干扰条件下,则表现为非演替种的树木个体或小的树种组的更替动态过程。自然条件下,绝大多数的森林更新介于上述两个过程之间。

干扰发生后,森林内不同树种的反应有较大的差别。如飓风干扰后,可导致一些树种的大树发生大量死亡现象,但这些树种的幼苗和幼树可存活下来,且能迅速生长。几年后,尽管林分的平均胸高断面面积达不到原有的水平,但种群密度能得到很快的恢复。同时,种群在空间上有进一步的扩展。树种对干扰的这种反应,可称之为复原反应格局(resilience pattern)。另一些树种,在干扰发生后仍能存活下来,但随后的几年里会发生持续的死亡。林分中这些树种的更新幼苗和幼树很少,而主要依靠原先大树的生长进行群体恢复,表现出了抵抗反应格局(resistance pattern)<sup>[11,12]</sup>。

组成森林的各树种在长期的自然进化过程中,已形成了一些特有的解剖构造和生理机制。如落叶、休眠和生长周期性等,可适应较规律的、季节性的自然干扰,并能忍受一定程度的非规律性干扰。较厚的树皮,能保护形成层忍耐火烧和低温伤害等。但是,大多数树种并不能适应诸如冰川进退、强烈的风暴和大火等灾害性的干扰,只能通过种子萌发、萌生、前更新以及其他机制进行森林更新。许多干扰事件是维持森林生态系统动态的重要机制,如风倒干扰形成的林隙环境为更新个体提供了机会<sup>[13]</sup>,在大兴安岭地区兴安落叶松(*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.)原始林的林火干扰是该区森林更新的重要动力<sup>[14]</sup>。

## 2 干扰与更新

### 2.1 干扰程度与不同的森林更新机制

在森林更新的研究中,依据林分冠层植被和林地土壤受干扰的程度,可将干扰分为两个极端类型,即大干扰和小干扰。大干扰发生后,破坏或消灭所有的冠层树木个体,使土壤表层结

构、土壤营养及其他理化性质发生强烈的变化。小干扰发生后,林分中仍有大树存活下来,土壤剖面结构不发生改变,地下根系不受影响。介于这两个极端之间的不同程度的干扰,形成了一个干扰梯度。如冰川活动、滑坡、严重侵蚀、强度火、弱度火、雪崩、风倒、疏伐、突发性病虫害等。随干扰梯度的变化,森林中各树种常表现出一系列相应的更新机制。如风媒扩散种子更新、土壤种子库中休眠种子的萌发更新、萌芽和根蘖更新、天然埋条更新以及前更新等等。

一种干扰发生后,可促进多个树种、多种机制的更新。一个树种能在干扰梯度中表现出多种更新机制。如火干扰通常对地上植被和林地枯落物有较大的破坏作用,但一般不会涉及地下的根组织。因此,山毛榉属(*Fagus* spp.)和枫香属(*Liquidambar* spp.)的树种可在火干扰后进行根蘖更新,而樱属(*Prunus* spp.)的一些树种通过土壤中埋藏种子的萌发完成更新。北美山杨(*Populus tremuloides* Michx.)在滑坡和严重侵蚀的干扰区,借助风媒扩散种子更新,较强的火干扰后由根蘖更新,小范围的崩塌发生后可通过天然埋条更新。大多数栎属(*Quercus* spp.)的树种,在弱度的火干扰后主要进行萌芽更新,在风倒和采伐干扰后,其前更新的幼苗和幼树快速生长,加速更新过程<sup>[3]</sup>。

## 2.2 干扰的空间范围及形状与更新的空间格局

干扰是森林环境和资源异质的主要原因。它可破坏原有的森林冠层结构和组成,使林分内有效光照表现出不同尺度的时空变化。林下植被、林地枯落物、土壤养分和水分、以及其他土壤理化性质等,受范围不等和形状各异的干扰后,会表现出明显的斑块性。这些生境条件的空间异质性特征,使森林更新具有很强的格局性。

老龄林分中,有效光照的斑块性强,呈特别明显的亮斑块和暗斑块镶嵌格局。在亮斑块上发生的更新幼苗较多,暗斑块上更新幼苗较少。斑块体积大,斑块间更新幼苗的多度和丰富度有明显的差别。人为择伐干扰后,增加了中等光照的斑块数,亮暗不同的斑块趋于均匀分布。更新幼苗也随之发生相应的空间格局变化,表现出小而均匀的更新斑块<sup>[15]</sup>。风干扰后,风倒木对其根部附近的土壤和树倒范围的植被产生明显的影响,进而引起小尺度的生境异质性,对更新格局产生重要影响。在森林更新中,更新幼苗常常集聚分布于倒木坑和倒木丘等微生境中<sup>[16,17]</sup>。一般情况,林分中矿质土裸露、较薄的有机种子床利于种子的萌发和幼苗的生长。火干扰使林分中有机种子床和矿质土种子床镶嵌分布,结果更新幼苗也表现出镶嵌的空间格局<sup>[18]</sup>。

## 2.3 干扰频率与更新的时间动态

在森林更新动态中,一些树种的更新周期与一定的干扰相联系。太平洋西北部的苦樱(*Prunus emarginata* (Dougl.) Valp.)和美国东部的针樱(*Prunus pensylvanica* L.)在火干扰后迅速生长,但寿命不长。它们衰老死亡后,其种子在土壤中一直休眠,直到另一干扰发生,才能促使他们萌发更新。美国黑松(*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.)和班克松(*Pinus banksiana* Lamb.)的球果,遇火或其他高温干扰才能开裂,扩散出种子<sup>[3]</sup>。在瑞典北部,依据 300 a 的气温变化和欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)更新脉冲(regeneration pulses)研究发现,18 世纪 70 年代到 80 年代、20 世纪 50 年代到 70 年代,出现两次明显的更新脉冲。在较北的地区,更新周期为 200 a。靠南部的区域,更新周期为 100 a。更新高峰期滞后于温暖气候期 20—30 a,在较冷的气候期没有欧洲赤松更新<sup>[19]</sup>。

## 2.4 不同干扰类型与种子扩散和更新幼苗的形成

组成森林的绝大多数树种,其成熟的种子能扩散到干扰区,萌发生长,形成更新个体。这个过程既与树种及其种子特性有关,又受各种干扰因子的影响。树木本身遗传基因的差异,是决定结实特性的内在因素。但是,各种干扰对种子的生产有重要影响。如成花期低温阴雨及近熟期病虫害干扰,可引起许多树种的种子产量和质量下降。从种子特征看,林木种子质量和种翅形状结构相差很大,飞散特性不同。成熟的种子主要落在母树附近,距离母树越远,扩散的种子越少。但不同树种,减少的比率差别很大<sup>[20]</sup>。同时,各种干扰对这个过程有重要影响。在种子成熟扩散期,主风方向明显且稳定时,顶风方向的干扰边缘区扩散的种子很多,背风边缘区落种少,减少了形成更新个体的机会。

在森林更新的研究中发现,更新幼苗的存活率与临近同种树的胸高断面积有负的相关性。越靠近母树,更新幼苗的死亡率越高<sup>[21-24]</sup>。种子的扩散能提高子代的逃脱能力,增加各树种在干扰区的更新机会。风、动物、流水等干扰因素与种子扩散密切关联。杨树(*Populus spp.*)、柳树(*Salix spp.*)等树种的种子,具有絮状结构,扩大了表面积。他们漂浮能力强,风可把这些种子吹到几公里以远的地方。栎树的种子较重,借助风扩散的距离一般低于100 m。

在森林中,动物既是种子扩散的传播者,又是重要的种子消耗者。他们不停地搬运、储藏和取食种子,引起种子雨的再次分配,对种子库的格局与动态及幼苗的形成产生重要影响<sup>[25]</sup>。在红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zacc.)的更新过程中,鸟类和小动物是红松种子的重要传播者,有的脊椎类小动物1次可携带60多粒红松种子,行程4 km,然后将这些种子埋藏在2.5-3.0 cm深的土壤中<sup>[26]</sup>。山毛榉和栎树等树种,它们的种子淀粉含量高,常遭各种动物取食,影响更新<sup>[27,28]</sup>。在澳大利亚西部的橙皮桉(*Eucalyptus salmonophloia* F. Muell.)疏林中,尽管冠层种子雨不断地向林地扩散桉树种子,但林分中并未形成该树种的土壤种子库。研究证实,大量桉树种子被蚂蚁取食破坏,是不能在土壤中形成种子储备的主要原因<sup>[29]</sup>。

种子扩散后,有的很快萌发,而有的被埋藏于枯落层或土壤中,形成土壤种子库,成为潜在的植物种群。土壤种子库中休眠状态的种子,可抵抗极端的热、冷、干旱和物理摩擦等干扰。他们在适宜的温度和湿度条件或遇特定的干扰后萌发,形成更新幼苗。如火干扰,是触动火樱(*Prunus sp.*)种子萌发的主要因素。飓风袭击后,折断林木顶枝或疏开林冠,改变林内光照,使林分内土壤温度昼夜变幅加大。这些环境条件的突然改变,可触发土壤种子库中休眠的种子萌发,这对一些次林冠层树种的更新极为重要<sup>[12,30]</sup>。对北美西部紫杉(*Taxus cuspidate* Sieb. et. Zucc.)更新研究表明,其种子可在土壤种子库存留3 a以上而仍处于休眠状态。尽管火烧和皆伐等干扰并非必需因素,但皆伐和火烧迹地可形成丰富的紫杉更新幼苗<sup>[11]</sup>。

在美国北卡罗林纳(North Carolina)的落羽杉(*Taxodium distichum* (L.) Rich.)和紫树(*Nyssa sp.*)森林中的研究发现:飓风干扰程度小的林分中,很少发生更新幼苗。干扰危害严重的林分中,能形成大量的更新幼苗,且生长迅速<sup>[31]</sup>。人为活动干扰史、樵采、林地枯落物的移出、及其他林分作业,动物啃食危害和放牧等干扰,常影响更新幼苗的发生和生长<sup>[32-36]</sup>。各种动物对幼苗幼树种类的选择性啃食,对更新同生群的多样性,以及对未来林分的树种组成和比例有很大的影响<sup>[27,37-40]</sup>。

## 2.5 干扰与无性分株

当受到风、火、动物和病虫害等各种干扰后,树木的根、根桩、匍匐茎、干扰造成的天然压

条、或其它组织的休眠芽和潜伏芽等能发育成无性分株,参与更新竞争。干扰后的初期,许多树木的种子还未来得及侵入或萌发,有的需要几年后才能形成更新幼苗。而无性更新个体由于有较强的根系支持和来自母株的营养储备,能很快在干扰后形成的生长空间里迅速生长,因而比同树种的种子更新有更强的生长竞争优势。一些树种如美国枫香(*Liquidambar styraciflua* L.)和欧洲山杨(*Populus tremula* L.)的根蘖更新个体随着生长将逐渐与母株割断联系,还可能引起母株的不稳定性<sup>[3]</sup>。由根桩上形成的无性萌芽个体的活力与树种、根桩大小和根桩母树的活力有关。大的根桩上萌芽个体的活力往往较低,如果原先的树木个体受压或遭受病原体干扰,那么其根桩上不会产生高活力的无性萌芽个体。

## 2.6 干扰与前更新

许多树种可在林下发生、生存,但生长极其缓慢,这种林下树木生长滞后现象被称做为前更新。如100年生的太平洋银枞(*Abies alba* Mill.)高度低于1 m。受各种胁迫时前更新树具有不成熟的形态特征,如主干很矮。消除胁迫后,前更新幼树可迅速生长。值得注意的是,这些前更新树的迅速生长主要“体现在体积上而不是在年龄上”<sup>[3]</sup>。

前更新树在林下的忍耐性随树种而异,有些松树树种,仅能在林下生存1—2个生长季。而日本山毛榉(*Fagus crenata*)能在浓密的林下生存数十年。依据忍耐表现行为,前更新树可分为3类:(1)硬阔叶类前更新树,其中耐荫的树种如糖槭(*Acer saccharum* Marsh.)和山毛榉等,可在浓密的林冠下形成前更新树。不耐荫的树种如黑桦(*Betula dahurica* Pall.)和美国白腊(*Fraxinus americana* L.)等,在遮荫程度不高的林下可形成前更新树,而在密林下仅能生存较短的时间。纸皮桦(*Betula papyrifera* Marsh.)等树种,则不能形成前更新。(2)耐性的前更新针叶树,如云杉(*Picea* spp.)和冷杉(*Abies* spp.)等,可在遮荫的林下形成前更新幼树(sapling advance regeneration)或在特别密的林下以前更新幼苗(seedling advance regeneration)的形式存在。如在密林中15年生的银枞,高度低于5 cm,针叶不到20枚。100年生的银枞前更新树,在胁迫消除后仍能迅速生长。但大多数前更新树,只在30年生之前具有高速生长的潜力。(3)具有似草丛阶段的前更新松树,如长叶松(*Pinus palustris* Mill.),2—25年生的幼树苗没有侧枝生长,高度低于5 cm,当根径达到2.5 cm后才加速高生长,前更新幼树苗的格局似草坪,这类前更新树不能忍耐遮荫,而可在频发火干扰的干旱土壤条件下生存<sup>[41]</sup>。

## 3 讨论与展望

森林更新是一个重要的生态学过程,这个过程与各种自然干扰和人为干扰不可分隔。干扰可破坏原有的森林景观,改变森林的环境条件,对森林更新产生重要影响。

干扰是森林时空异质性的主要来源,是更新格局和生态学过程的主要影响因素。干扰导致的生境和资源的空间异质性,使森林更新表现出明显的空间格局特征。但是,应该从多大的尺度上认识干扰在森林更新中的作用仍值得进一步研究。不同尺度的干扰、空间异质性及更新格局之间的相互关系是一个重要的问题,它们之间的定量关系值得深入研究。

干扰频率对森林更新的周期性有重要影响。有的树种能长期生存在某些干扰环境中,他们的更新发生时期,与这些特定干扰的频率具有密切联系。长期的较大尺度的干扰变化,使森林更新具有一定的周期性。森林的时间动态,受各种干扰史及各种干扰因子的组合影响,还面临各种莫测的干扰。因此如何依据过去干扰史与更新动态的关系,预测未来更新动态非常重

要。

干扰在森林更新动态中具有双重性作用。森林中大多数树种通过种子进行更新。在这个更新途径中,风、动物和流水等干扰因素可促进种子扩散,增加各树种的更新机会。火、飓风等一些特定的干扰,可使林分内光照和土壤温度等因子发生突然变化,触动土壤种子库中休眠的种子萌发。动物活动及采伐等人为活动,增加了种子和土壤的接触机会,也会促进种子萌发。破坏冠层结构的干扰,通常增加林分内的光照,利于更新幼苗的生长。但是,这些干扰因素的作用也可表现在另一方面。如强烈的火干扰,可消灭前更新的幼苗幼树。严重的动物取食啃害和放牧干扰,可使许多树种不能完成天然更新。由此可见,深入研究干扰后果的双重性,将有助于深入了解干扰在森林更新动态中的作用。

在森林更新中,无论是生物因素还是非生物因素,常常相互影响、相互组合。这些不同干扰因素的组合,是怎样影响森林更新格局和过程的,是值得研究的重要问题。如何同时评价这些干扰效应的内在联系,也需进一步研究。

#### 参考文献:

- [1] 伍业钢,李哈滨. 景观生态学的理论发展[A]. 见:刘建国. 当代生态学博论[M]. 北京:中国科学技术出版社,1992. 30-39
- [2] Pickett S T A, White P S. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics[M]. Academic, New York, 1985. 472
- [3] Oliver C D, Larson B C. Forest Stand Dynamics[M]. New York: McGraw-Hill, Inc., 1990. 1-140
- [4] Forman R T T. Land Mosaic ——the Ecology of Landscape and Regions[M]. New York: Cambridge University Press, 1995
- [5] Forman R T T. Some general principles of landscape and regional ecology [J]. Landscape Ecology, 1995, 10(3): 133-142
- [6] 徐化成. 景观生态学[M]. 北京:中国林业出版社,1996
- [7] Turner M G, Gardner R H. A revised concept of landscape equilibrium: disturbance and stability on scaled landscapes [J]. Landscape Ecology, 1993, 8(3): 213-217
- [8] Jeltsch F, Milton S J, Dean W R J, et al. Modeling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass coexistence in semi-arid savannas [J]. Journal of Ecology, 1998, 86: 780-793
- [9] Jeltsch F, Milton S J, Dean W R J, et al. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas [J]. Journal of Ecology, 1996, 84(4): 583-595
- [10] Marks P L. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems [J]. Ecological Monographs, 1974, 44: 73-78
- [11] Minore D, Weatherly H G, Cartmill M. Seeds, seedlings, and growth of Pacific yew (*Taxus brevifolia*) [J]. Northwest Science, 1996, 70(3): 223-229
- [12] Pascarella J B. Hurricane disturbance and the regeneration of *Lysiloma latifolium* (Fabaceae): a tropical tree in south Florida [J]. Forest Ecology and Management, 1997, 92(1-3): 97-106
- [13] 臧润国,刘静艳,董大方. 林隙动态与森林生物多样性[M]. 北京:中国林业出版社,1999
- [14] 徐化成. 大兴安岭森林[M]. 北京:科学出版社,1998
- [15] Nicotra A B, Chazdon R L, Iriarte S V B. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests [J]. Ecology, 1999, 80(6): 1908-1926
- [16] Carlton G C, Bazzaz F A. Resource congruence and forest regeneration follows an experimental hurricane blowdown [J]. Ecology, 1998, 79(4): 1350-1319
- [17] Kuuluvainen T, Juntunen P. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest [J]. Journal of Vegetation Science, 1998, 9(4): 551-562
- [18] Cater T C, Chapin F S. III. Differential effects of competition or microenvironment on boreal tree seedling establishment after fire [J].

- Ecology, 2000, 81(4): 1086-1099
- [19] Zackrisson O, Nilsson M C, Steijlen L. Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands [J]. *Journal of Ecology*, 1995, 83(3): 469-483
- [20] Dalling J W, Swaine M D, Garwood N C. Dispersal pattern and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest [J]. *Ecology*, 1998, 79(2): 654-678
- [21] Augspurger C K. Seedling survival of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens [J]. *Ecology*, 1984, 65(5): 1705-1712
- [22] Itoh A, Yamakura T, Ogino K, et al. Spatial distribution patterns of two predominant emergent trees in a tropical rainforest in Sarawak, Malaysia [J]. *Plant Ecology*, 1997, 132(2): 121-136
- [23] Jones R H, Allen B P, Sharitz R R. Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages? A test using *Acer rubrum* (Aceraceae) [J]. *American Journal of Botany*, 1997, 84(12): 1714-1718
- [24] Jones R H, Sharitz R R, Dixon P M, et al. Woods plant regeneration in four floodplain forests [J]. *Ecological Monographs*, 1994, 64(3): 345-367
- [25] Russell S K, Schupp K W. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae) [J]. *Oikos*, 1998, 81(3): 434-443
- [26] Hutchins F E, Hutchins S A, Liu B-wen. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koraiensis*) regeneration dynamics [J]. *Oecologia*, 1996, 107(1): 120-130
- [27] Harmer R. Natural regeneration of broadleaved trees in Britain: Seed production and predation [J]. *Forest (Oxford)*, 1994, 67(4): 275-286
- [28] Madsen P. Effects of seedbed type on wintering of beech nuts (*Fagus sylvatica*) and deer impact on sprouting seedlings in natural regeneration [J]. *Forest Ecology and Management*, 1995, 73(1-3): 37-43
- [29] Rautiainen O, Suoheimo J. Natural regeneration potential and early development of *Shorea robusta* Gaertn. f. forest after regeneration felling in the Bhabar-Terai zone in Nepal [J]. *Forest Ecology and Management*, 1997, 92(1-3): 243-251
- [30] Vandermeer J, Mallona M A, Boucher D, et al. Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean coast of Nicaragua: Evidence in support of the direct regeneration hypothesis [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1995, 11(3): 465-471
- [31] Conner W H. Woody plant regeneration in three South Carolina *Taxodium/Nyssa* stands following Hurricane Hugo [J]. *Ecology Engineering*, 1995, 4(4): 277-287
- [32] Borelli S, Elliott P F, Gotterfried G J. Natural regeneration in encinal woodlands of southeastern Arizona [J]. *Southwestern Naturalist*, 1994, 39(2): 179-183
- [33] Lof M, Gemmel P, Nilsson U, et al. The influence of site preparation on growth in *Quercus robur* L. seedlings in a southern Sweden clear-cut and shelterwood [J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, 109(1-3): 241-249
- [34] Lusk C H, Smith B. Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rain forest [J]. *Ecology*, 1998, 79(3): 795-806
- [35] Osumi K, Sakurai S. Seedling emergence of *Betula maximowicziana* following human disturbance and the role of buried viable seeds [J]. *Forest Ecology and Management*, 1997, 93(3): 235-243
- [36] Thadani R, Ashton P M S. Regeneration of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) [J]. *Forest Ecology and Management*, 1995, 78(1-3): 217-224
- [37] Buckley D S, Sharik T L, Isebrands J G. Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal [J]. *Ecology*, 1998, 79(1): 65-78
- [38] Boucher D H, Vandermeer J H, Mallona M A, et al. Resistance and resilience in a directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after Hurricane Joan [J]. *Forest Ecology and Management*, 1994, 68(2-3): 127-136
- [39] Harmer R. Natural regeneration of broadleaved trees in Britain: III Germination and establishment [J]. *Forest (Oxford)* 1995, 68(1): 1-9
- [40] Millberg P. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest [J]. *Oikos*, 1995, 72(1): 3-13



- [41] Oliver C D , Adams A B , Zasoski R J . Disturbance pattern and forest development in a recently deglaciated valley in the northwestern Cascade Range of Washington , U. S. A [J] . Canadian Journal of Forest Research , 1985 , 15 : 221 - 232

## Disturbance and Forest Regeneration

*LIANG Jiar-ping*<sup>1</sup> , *WANG Ai-min*<sup>2</sup> , *LIANG Sheng-fa*<sup>3</sup>

(1. Forest College , Shanxi Agricultural University , Taigu 030801 , Shanxi , China ;

2. Division of International Cooperation , CAF , Beijing 100091 , China ;

3. Seed and Seedling Station of Forestry Bureau , Shanxi Province , Taiyuan 130012 , Shanxi , China)

**Abstract :** Disturbances play a major role in forest ecosystem dynamics since they can kill vegetation and release growing space , making it available for other species to occupy . They have a profound effect on forest development due to their great influences on physical environment , which , in return , can cause temporal and spatial variation of stand component and stand structure . After disturbances , forests may performance different responses . In spite of complex , general patterns of these responses can be divided into two broad groups : reorganization of vegetation and establishment of vegetation through regeneration , by different sexual and asexual mechanisms , before or after disturbances , along a gradient of disturbances . So regeneration , as an important ecological process , can not be separated from different kinds of disturbances which include both natural disturbance and human disturbance . This paper introduced the researches about disturbance and regeneration published in recent years . The responses of forest to disturbance , differently in frequency , magnitude and spatial extent were discussed . More attentions were paid on the following aspects : disturbance and regeneration mechanisms , relationship between disturbance and spatial pattern of regeneration , the influence of disturbance on regeneration cycles , on seed disperse and seedling establishment .

**Key words :** disturbance ; regeneration ; forest dynamics