

# 金佛山方竹对亮叶水青冈幼树种群数量结构的影响

谢佩耘<sup>1</sup>, 何跃军<sup>1\*</sup>, 高明浪<sup>2</sup>, 蒋长洪<sup>1</sup>, 杨应<sup>1</sup>, 司建朋<sup>1</sup>, 吴春玉<sup>1</sup>

(1. 贵州大学林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州省宽阔水国家级自然保护区管理局, 贵州 绥阳 563300)

**摘要:** 为探索贵州省宽阔水保护区亮叶水青冈(*Fagus lucida*)种群的更新维持机制, 采用样方法研究金佛山方竹(*Chimonobambusa utilis*)对亮叶水青冈种群数量结构的影响。结果表明, 较高的金佛山方竹密度降低了亮叶水青冈种群数量, 亮叶水青冈株数随径级和高度级增加都呈现递减趋势; 金佛山方竹密度增加有利于亮叶水青冈小径级向中径级个体的转化, 而方竹密度减少则有利于中径级向大径级个体的转化; 金佛山方竹密度增大降低了亮叶水青冈种群平均胸径, 但增加了平均高度。这表明金佛山方竹能够影响亮叶水青冈个体数量和形态建成, 亮叶水青冈通过降低胸径和增加高度来适应方竹丛环境。

**关键词:** 亮叶水青冈; 金佛山方竹; 种群; 数量结构; 贵州省宽阔水国家级自然保护区

doi: 10.11926/jtsb.3672

## Effect of *Chimonobambusa utilis* on the Number of Saplings of *Fagus lucida* Population

XIE Pei-yun<sup>1</sup>, HE Yue-jun<sup>1\*</sup>, GAO Ming-lang<sup>2</sup>, JIANG Chang-hong<sup>1</sup>, YANG Ying<sup>1</sup>, SI Jian-peng<sup>1</sup>, WU Chun-yu<sup>1</sup>

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Kuankuoshui National Nature Reserve Administration in Guizhou Province, Suiyang 563300, Guizhou, China)

**Abstract:** In order to understand the regeneration mechanism of *Fagus lucida* forest in Kuankuoshui Nature Reserve, Guizhou, the effect of *Chimonobambusa utilis* on population structure of *F. lucida* was studied by quadrat method. The results showed that the high density of *C. utilis* reduced the number of *F. lucida* population, the number of *F. lucida* showed decline trend along increment of diameter and height classes. The density increase of was in favor of *F. lucida* saplings from small diameter class to middle diameter class, which decline was good for saplings from middle diameter class to big diameter class. The high density of *C. utilis* reduced mean DBH (diameter at breast height) of *F. lucida* saplings, and increased mean height. Therefore, *C. utilis* could affect the quantitative structure and morphogenesis of *F. lucida* saplings, while *F. lucida* adapted to *C. utilis* clump environment by reducing DBH and increasing height.

**Key words:** *Fagus lucida*; *Chimonobambusa utilis*; Population; Quantitative structure; Kuankuoshui Nature Reserve in Guizhou

森林生态系统的更新受到生物因素和非生物因素两方面的共同影响<sup>[1]</sup>。林下植被可直接与林下幼

苗竞争资源并改变林下微环境影响森林更新<sup>[2-3]</sup>。贵州宽阔水国家级自然保护区分布了大量亮叶水

收稿日期: 2016-08-11 接受日期: 2016-12-14

**基金项目:** 国家环保部生物多样性保护专项(kksbdyj02); 国家自然科学基金项目(31360106、31660156); 贵州省农业攻关项目(NY[2014]3029号); 贵州省优秀青年科技人才专项基金[2013(10)]; 贵州省科技计划项目([2016]2805); 贵州省生态学重点学科建设项目(ZDXK[2016]7)。

This work was supported by the Special Project for Biodiversity Conservation of State Environmental Protection Department (Grant No. kksbdyj02), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31360106, 31660156), the Agricultural Attack Project in Guizhou (Grant No. 3029), Guizhou Provincial Key Science Foundation for Outstanding Young Talent (Grant No. 2013(10)), the Planning Project for Science and Technology in Guizhou (Grant No. 2805), and the Project for Key Subject Construction of ecology in Guizhou (Grant No. ZDXK[2016]7).

作者简介: 谢佩耘, 女, 研究方向为菌根生态学。E-mail: xiepeiyun19910320@126.com;

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: hj1358@163.com

青冈(*Fagus lucida*)原生林,对维持保护区的森林生态系统稳定性有重要作用。然而,近年的研究表明亮叶水青冈林因年龄结构衰退导致种群出现更新障碍<sup>[4]</sup>。水青冈属种群更新主要以林窗内种子繁殖更新和萌枝更新为主<sup>[5-6]</sup>,因此林下植被物种组成和资源利用方式对于水青冈幼苗的更新产生重要影响。宽阔水自然保护区分布了大量的亮叶水青冈原生性古树,但林下亮叶水青冈幼苗甚至幼树缺失,在开阔的林缘地带过渡性地分布了一些亮叶水青冈幼树,并且亮叶水青冈林下镶嵌分布有大量的金佛山方竹(*Chimonobambusa utilis*)和箭竹(*Sinarundinaria hasihursuta*)种群等,这些竹类种群可通过盘根错节的根系和密集丛生的秆枝与林内树种争夺光照、养分和水分资源,并通过影响群落微环境对乔木树种的更新产生负效应<sup>[7-9]</sup>,同时也极大地降低群落的多样性<sup>[10-12]</sup>。近年来对水青冈的研究多集中于地理分布<sup>[13-15]</sup>、群落结构和种群格局<sup>[16-17]</sup>、群落物种多样性<sup>[18-19]</sup>、种群更新<sup>[20-24]</sup>等方面,对亮叶水青冈的研究多集中在群落分类<sup>[22]</sup>、物种组成与结构更新<sup>[25]</sup>、群落结构和动态<sup>[26]</sup>等方面,然而,在大量金佛山方竹和箭竹种群分布形成的林下植被,竹类种群的存在是如何影响亮叶水青冈幼体结构性更新的还鲜有研究报道。本研究以贵州宽阔水自然保护区亮叶水青冈-金佛山方竹林为研究对象,探讨金佛山方竹种群对亮叶水青冈幼树的个体结构、数量分布和种群结构更新的影响,为揭示亮叶水青冈林更新与维持机制提供理论支持。

## 1 方法

### 1.1 样地设置与样方调查

样地位于贵州省宽阔水国家级自然保护区试验区内(107°09'43" E, 28°14'32" N, 海拔 1596 m),年均温 11.7℃~15.2℃,年降水量 1300~1400 mm,相对湿度 82%。岩石为上奥陶统五峰页岩,土壤类型为黄壤和黄棕壤,土层厚度>2 m,平均枯枝落叶厚度>5 cm,植被覆盖率>95%,该区植被类型主要是以亮叶水青冈为优势种形成的原生性植被,群落垂直结构明显。参照李媛等<sup>[27]</sup>的方法于 2015 年 8 月在调查样区内寻找亮叶水青冈、金佛山方竹两个种群交错带,交错带位于保护区太阳山山体中下部林缘地带,坡向为阴坡,该地段是干扰恢复后形成的亮叶水青冈次生林,林下金佛山方竹密集,无亮

叶水青冈幼苗个体,但分布了较多中小径级个体,较少有原生性大树。样地乔木层高 15~40 m,主要有亮叶水青冈、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)、川桂(*Cinnamomum wilsonii*)等,亮叶水青冈为优势种;灌木层高 1~5 m,主要有亮叶水青冈、金佛山方竹(*Sinarundinaria hasihursuta*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、山茶(*Camellia japonica*)、木莲(*Manglietia fordiana*)、悬钩子(*Rubus corchorifolius*)等;草本层植物主要有鳞毛蕨(*Dryopteris chinensis*)、荩草(*Arthraxon hispidus*)等;层间植物有菝葜(*Smilax china*)、五叶地锦(*Parthenocissus quinquefolia*)、忍冬(*Lonicera japonica*)等。

在交错带上设置 3 条(代表 3 个样地) 20 m 长的样线作为基准线,每条样线距离>20 m,沿基准线两侧并平行于基准线向竹丛内和竹丛外各设置 3 条 4 m×40 m(宽×长)的样带,从竹丛内到竹丛外依次记为带 1、带 2、带 3、带 4、带 5、带 6。在每条样带上用相邻格子法设置 10 个 4 m×4 m 的小样方,6 条样带共 60 个小样方,3 个样地共计 180 个小样方。采用群落学方法调查样方内的所有乔木、灌木、草本植物和层间植物的物种名、高度、胸径、冠幅、盖度等。根据亮叶水青冈胸径的分布状况,将其划分为 3 个径级:小径级 I (BHD<7 cm)、中径级 II (7 cm≤BHD<13 cm)和大径级 III (BHD≥13 cm)<sup>[28]</sup>;根据亮叶水青冈个体高度特征,将其划分为 3 个高度级:小高度级 I (H<6 m)、中高度级 II (6 m≤H<11 m)和大高度级 III (H≥11 m)。

### 1.2 数据统计分析

统计每个样地内 6 条样带所有样方的物种数量、株数、种群密度、高度、冠幅等群落性状指标,计算个体转化率(ET)=每一径级亮叶水青冈个体数量/前一径级亮叶水青冈个体数量<sup>[27]</sup>。采用 SPSS 21.0 软件中的 One-Way ANOVA 分析样带间种群密度、数量、高度、胸径、冠幅的差异。

## 2 结果

### 2.1 金佛山方竹对亮叶水青冈幼树数量的影响

从表 1 可看出,各样带的亮叶水青冈个体数量不均,其中 I 径级在带 3 和带 5、III 径级在带 1 个体缺失,总体上竹丛内(带 1、带 2 和带 3)个体数量小

于竹丛外(带 4、带 5 和带 6)。而金佛山方竹在带 1、带 2 和带 3 的个体数量和密度均高于带 4、带 5 和带 6, 表明金佛山方竹密度增加降低了亮叶水青冈的个体数量。带 1 和带 2 的亮叶水青冈在阶段 A (即小径级向中径级转化阶段)的转化率大于带 4、带 5 和带 6,

说明阶段 A 的幼树转化率在密度较大的金佛山方竹林内较高, 而阶段 B (即中径级向大径级转化阶段)的幼树转化率则低(除了带 3 外), 表明方竹密度增加有利于小径级向中径级幼树的转化, 而方竹密度减少则有利于中径级向大径级幼树的转化。

表 1 亮叶水青冈和金佛山方竹个体数量和幼树径级转化率

Table 1 Number of saplings of *Fagus lucida* and *Chimonobambusa utilis* and conversion rate of *F. lucida* saplings

		径级 Diameter class	样带 Belt transect					
			1	2	3	4	5	6
亮叶水青冈 <i>F. lucida</i>	株数 Number	I	4	4	0	11	0	4
		II	2	2	3	4	8	5
		III	0	4	2	6	4	2
	转化率 Conversion rate	A (II/I)	0.5	0.5	0	0.36	0	-
		B (III/II)	0	-	0.67	-	0.5	0.4
金佛山方竹 <i>S. hasihursuta</i>	株数 Number		102	140	131	88	66	18
	密度 Density		10.20 ± 1.65ab	14.00 ± 1.22a	13.10 ± 1.99ab	8.80 ± 2.12ab	6.60 ± 3.30bc	1.80 ± 1.04c

同行数据后不同字母表示差异显著, 下表同。

Data followed different letters within line indicate significant difference. The same is following Tables.

### 2.2 金佛山方竹与亮叶水青冈种群数量变化特征

由图 1 可知, 在密度较大的金佛山方竹林内(带 1、带 2 和带 3)各样方亮叶水青冈种群数量较低, 平均为 0.70 株, 在相对密度较小的金佛山方竹林(带 4、带 5 和带 6)中各样方亮叶水青冈种群数量增加,

平均为 1.47 株, 从样地交错带基准线(带 3 与带 4 过渡线)开始, 从带 4 到带 6 亮叶水青冈个体数量逐渐增加, 而金佛山方竹个体数量逐渐减少, 表明金佛山方竹个体数量的增加显著抑制了亮叶水青冈幼树种群数量的维持。

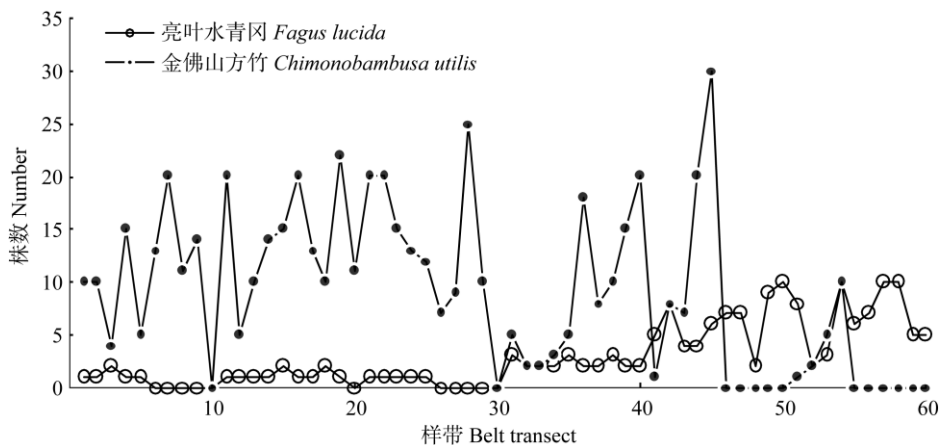


图 1 亮叶水青冈和金佛山方竹在样方中的数量

Fig. 1 Number of *Fagus lucida* and *Chimonobambusa utilis* in plots

### 2.3 亮叶水青冈幼树的平均胸径和平均高度

由图 2: A 可见, 亮叶水青冈幼树在带 1、带 2 和带 3 中的平均胸径为 5.17 cm, 带 4、带 5 和带 6 中的平均胸径为 7.90 cm, 表明较大密度的金佛山方竹降低了亮叶水青冈幼树种群的平均胸径, 而较小密度的金佛山方竹则可促进亮叶水青冈平均胸

径的增加。由图 2: B 可见, 带 1 中的亮叶水青冈幼树种群具有较小的平均高度, 为 2.85 m, 但带 2 和带 3 则具有较高的平均高度, 分别为 11.50 m 和 10.20 m, 在金佛山方竹密度较小的样带(带 4、带 5 和带 6)中, 亮叶水青冈幼树的平均高度分别为 8.00、8.81 和 8.70 m, 总体上高密度金佛山方竹林(带 2 和

带 3)具有增加亮叶水青冈幼树平均高度的趋势,而相对低密度金佛山方竹林则具有减小亮叶水青冈幼树平均高度的趋势。

2.4 不同径级亮叶水青冈幼树高度和冠幅的差异

由表 2 可见, 径级 I 亮叶水青冈的平均高度在带 4 显著高于带 1 ( $P<0.05$ ), 其他样带中平均高度差异不显著, 但带 3 和带 5 没有该径级幼树; 径级

II 亮叶水青冈的平均高度在 6 条样带中的差异不显著, 各样带中均有径级 II 亮叶水青冈幼树的分布; 径级 III 亮叶水青冈的平均高度在带 2 (20 m)显著高于其他样带, 样带 3~6 间的平均高度差异不显著, 但带 1 缺失该径级幼树个体。金佛山方竹各样带间的平均高度差异不显著, 平均高度为 1.77 m。表明金佛山方竹密度的增加, 提高了小径级亮叶水青冈幼树的高度。

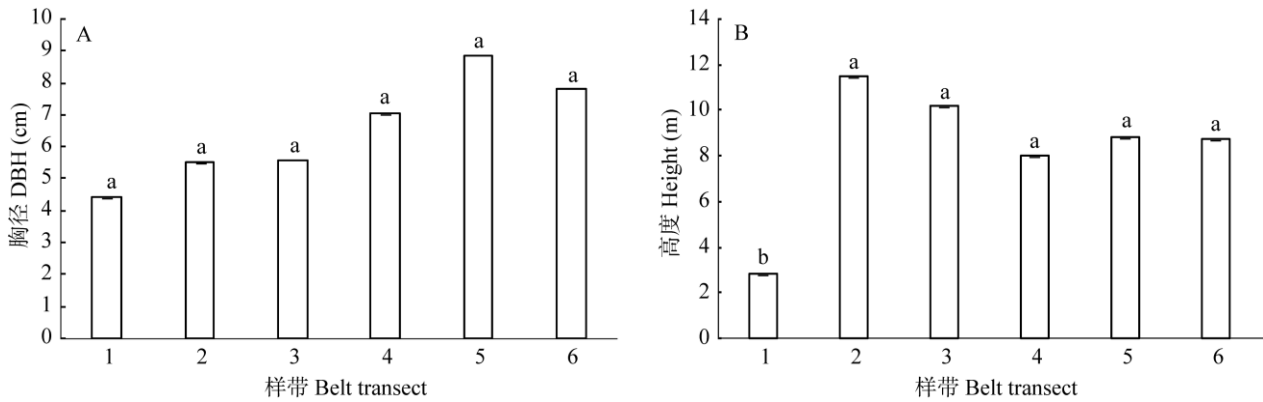


图 2 亮叶水青冈平均胸径(A)和高度(B)的分布

Fig. 2 Distribution of average diameter at breast height (A) and height (B) of *Fagus lucida*

表 2 亮叶水青冈幼树和金佛山方竹的平均高度(m)

Table 2 Mean height (m) of *Fagus lucida* and *Chimonobambusa utilis*

	径级 Diameter class	样带 Belt transect					
		1	2	3	4	5	6
亮叶水青冈 <i>F. lucida</i>	I	2.80 ± 0.20c	5.33 ± 0.33ab	-	6.63 ± 0.46a	-	4.75 ± 0.48abc
	II	5.50 ± 2.50	6.00 ± 2.00	7.67 ± 2.19	8.00 ± 0.82	7.50 ± 1.02	9.40 ± 0.98
	III	-	20.00 ± 1.15a	14.00 ± 2.00b	12.50 ± 1.04b	12.33 ± 0.88b	15.00 ± 0.00b
金佛山方竹 <i>S. hasihursuta</i>		1.37 ± 0.25	2.35 ± 0.31	1.63 ± 0.11	1.80 ± 0.15	1.26 ± 0.24	2.20 ± 0.18

由表 3 可见, 径级 I 亮叶水青冈幼树的平均冠幅在带 2 最大(7.67 m<sup>2</sup>), 且显著高于带 1 ( $P<0.05$ ), 其他样带间差异不显著, 带 3 和带 5 没有该径级亮叶水青冈幼树; 径级 II 亮叶水青冈幼树的平均冠幅在带 2 显著高于带 1 ( $P<0.05$ ), 其他样带间差异不

显著; 径级 III 的平均冠幅在各样带间差异不显著, 带 1 缺失该径级幼树。带 1 与带 2 金佛山方竹的平均冠幅差异显著( $P<0.05$ ), 带 1 和带 2 与其他样带间的差异不显著。表明随着金佛山方竹数量的增加, 提高了大径级亮叶水青冈幼树的冠幅。

表 3 亮叶水青冈幼树和金佛山方竹的平均冠幅(m)

Table 3 Mean canopy (m) of *Fagus lucida* and *Chimonobambusa utilis*

	径级 Diameter class	样带 Belt transect					
		1	2	3	4	5	6
亮叶水青冈 <i>F. lucida</i>	I	1.01 ± 0.57b	7.67 ± 0.88a	-	4.00 ± 0.76ab	-	5.75 ± 1.97a
	II	5.00 ± 1.00c	10.50 ± 1.50a	9.33 ± 0.67ab	6.75 ± 1.11ab	9.13 ± 1.01ab	11.00 ± 1.38a
	III	-	33.67 ± 13.62	21.00 ± 15.00	8.50 ± 0.87	11.83 ± 2.46	16.00 ± 0.00
金佛山方竹 <i>S. hasihursuta</i>		0.19 ± 0.11b	2.32 ± 0.93a	0.46 ± 0.25ab	0.78 ± 0.20ab	0.48 ± 0.38ab	1.58 ± 0.26ab

### 2.5 亮叶水青冈幼树密度在样带中的分布

从图 3: A 可见, 亮叶水青冈径级 I 幼树分布于带 1、带 2、带 4 和带 6 中, 以带 4 的个体密度(每样方 1.1 株)最大, 显著高于其他样带, 带 3 和带 5 缺失亮叶水青冈幼树; 径级 II 幼树在 6 条样带中都有分布, 其中带 5 与带 1、带 2、带 3 的差异显著, 与带 4 和带 6 的差异不显著, 其他样带之间幼树密度差异不显著; 径级 III 幼树分布在带 2、带 3、带 4、带 5、带 6 中, 但是各样带中的个体密度差异不显著, 带 1 中缺失亮叶水青冈幼树。带 1、带 2 和带 3 内, 3 个径级幼树密度差异不显著(除了样带内缺失径级个体外), 带 4 和带 5 中, 径级 I 显著高于径级 II 和径级 III, 带 6 中径级 II 与径级 III 间的幼树密度差异显著; 在径级 I 的亮叶水青冈幼树个体在带 4 样方中具有显著的密度优势, 径级 II 在带 5 中具有最大密度, 径级 III 幼树个体密度在各样带间没有显著差异。总体上, 各径级的亮叶水青冈幼

树密度在竹丛内(带 1、带 2 和带 3)小于竹丛外(带 4、带 5 和带 6)。

从图 3: B 可以看出, I 高度级亮叶水青冈幼树在 6 条样带中均有分布, 以带 1 的个体密度(每样方 0.6 株)最大, 但各样带间的幼树密度差异不显著; II 高度级幼树分布于带 2、带 3、带 4、带 5 和带 6 中, 以带 4 的个体密度显著高于其他样带, 带 1 缺失亮叶水青冈幼树; III 高度级幼树分布在带 2、带 3、带 4、带 5、带 6 中, 但是各样带间的幼树密度差异不显著, 带 1 缺失亮叶水青冈幼树。带 2 中, II 高度级和 III 高度级的幼树密度显著高于 I 高度级的幼树密度; 带 3 和带 5 中, III 高度级的幼树密度与 I、II 高度级的幼树密度差异显著; 带 4 和带 6 中, II 高度级的幼树密度显著高于 I、III 高度级的幼树密度。总体上, 与径级相似, 各高度级的亮叶水青冈幼树密度在竹丛内(带 1、带 2 和带 3)小于竹丛外(带 4、带 5 和带 6)。

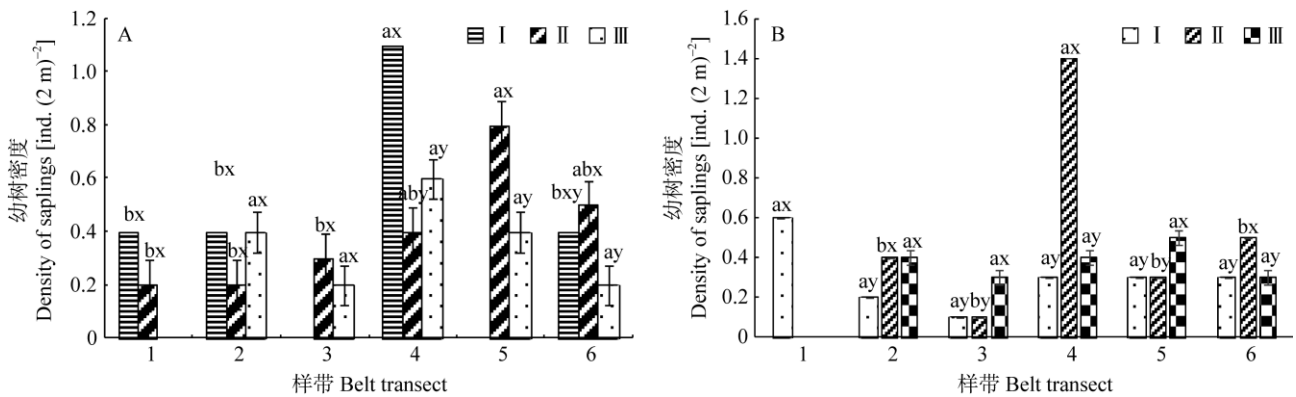


图 3 亮叶水青冈的不同径级(A)和高度级(B)的幼树个体密度在样带中的分布。柱上 a、b 和 c 表示同一径级不同样带间差异显著, x、y、z 表示同一样带不同径级间差异显著。

Fig. 3 Density of saplings at different diameter classes (A) and height classes (B) of in transects. The letters a, b, and c upon column indicate significant difference among different belt transects with the same diameter class, while the letters x, y, z indicate significant difference among different diameter class in the same belt transect.

## 4 讨论

在森林群落更新过程中, 从种子到幼树的生长发育过程受众多生态因子的影响, 成为植物生活史中对外界环境最为敏感的阶段<sup>[2,29]</sup>。林下小径竹类能够降低群落垂直分布的多样性, 直接或间接影响乔木幼苗的更新<sup>[30-32]</sup>。金佛山方竹作为贵州宽阔水自然保护区原始森林灌木层的优势种, 能够通过其密集丛生的秆枝和盘根错节的根系与林内树种争

夺光照、水分和养分等资源, 从而直接或间接地影响乔木树种的更新及幼苗、幼树的生长, 并降低森林木本植物的物种多样性<sup>[33-34]</sup>, 亮叶水青冈作为宽阔水自然保护区原始森林乔木层优势种, 因灌木层较大密度的金佛山方竹存在, 亮叶水青冈种群幼苗更新受到严重影响, 有的样地内没有发现亮叶水青冈幼苗, 可能受到多个更新障碍, 如高密度的金佛山方竹降低了光照强度从而影响种群更新等。亮叶水青冈幼树数量在带 4 达到最大, 在带 5 和带 6 的幼树数量却

小于带 4 (表 3), 表明一定密度的方竹能够促进水青冈幼树的数量维持。黄忠良等<sup>[35]</sup>认为适当的庇荫对乔木幼苗和幼树存活更有利, 然而, 总体上金佛山方竹个体密度增加降低了亮叶水青冈个体数量, 研究表明亮叶水青冈幼树的生长需要在金佛山方竹相对稀少的环境, 且幼树株数均随径级和高度级呈现递减趋势。密度较大的金佛山方竹林冠层对入射光的拦截作用大大降低林下光照强度<sup>[36-37]</sup>, 并改变光谱组成<sup>[38]</sup>, 影响了林下种子萌发和幼苗的生长发育。

本研究表明, 金佛山方竹密度增加有利于亮叶水青冈从小径级向中径级幼树的转化, 而金佛山方竹密度减少则有利于亮叶水青冈从中径级向大径级幼树的转化。这可能是一定数量的金佛山方竹产生的荫庇条件对小径级幼树的生长有促进作用, 然而生长达到中径级时, 幼树需要更多的地上和地下的生长空间, 而较大密度的金佛山方竹可能抑制了中径级幼树向大径级幼树的转化, 此外, 竹子大量的凋落物和死组织也能增加幼树的死亡率, 故过于空旷或过于郁闭的环境对种群的更新都有负面影响<sup>[39]</sup>。金佛山方竹能够阻碍幼树在形态上向更高阶段转化, 这与 Griscom 等<sup>[40]</sup>的研究结果一致。Taylor<sup>[8]</sup>认为林下小径竹类能通过其茎叶成丛生长夺取木本植物所需的资源养分, 此外金佛山方竹地下庞大的根茎系统克隆繁殖生长, 对亮叶水青冈幼树或者幼苗幼树的根系生长产生物理阻碍作用, 从而影响了地上部分如树高和冠幅的生长。Givnish<sup>[41]</sup>认为在低光照环境下植物通过高度增长来提高光照拦截量和效率。本研究中具有高密度金佛山方竹林的带 2 和带 3 呈现出增加亮叶水青冈幼树平均高度的趋势, 而相对低密度金佛山方竹林则呈现降低亮叶水青冈幼树平均高度的趋势(图 2), 表明金佛山方竹密度对亮叶水青冈高生长和径生长具有重要影响, 这与李援等<sup>[27]</sup>报道华西箭竹(*Fargesia nitida*)林内岷江冷杉(*Abies faxoniana*)幼苗基径显著减小的结果一致。

## 参考文献

- [1] HAN Y Z, WANG Z Q. Spatial heterogeneity and forest regeneration [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2002, 13(5): 615–619.  
韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性 [J]. *应用生态学报*, 2002, 13(5): 615–619.
- [2] ZHENG W N, WANG X A, GUO H, et al. Effects of microhabitat on the growth of *Quercus wutaishanica* seedlings [J]. *Arid Zone Res*, 2013, 30(6): 1049–1055.
- [3] TSVUURA Z, GRIFFITHS M E, GUNTON R M, et al. Ecological filtering by a dominant herb selects for shade tolerance in the tree seedling community of coastal dune forest [J]. *Oecologia*, 2010, 164(4): 861–870. doi: 10.1007/s00442-010-1711-4.
- [4] ZHU S Q, YU L F, XIE S X, et al. *Fagus* forest in China and *Fagus lucida* forest in Kuankuoshui [C]// Abstract of the Seventh National Congress of the Chinese Ecological Society, China. Beijing: Chinese Society of Ecology, 2004: 14.  
朱守谦, 喻理飞, 谢双喜, 等. 中国水青冈林和宽阔水亮叶水青冈林 [C]// 中国生态学会第七届全国会员代表大会论文摘要荟萃. 北京: 中国生态学会, 2004: 14.
- [5] NAKASHIZUKA T. Regeneration dynamics of beech forests in Japan [J]. *Vegetatio*, 1987, 69(1/2/3): 169–175. doi: 10.1007/BF00038698.
- [6] TIAN Y Y. Study on the community ecology of *Fagus lucida* deciduous broad-leaved forest [D]. Xiamen: Xiamen University, 2014: 1–74.  
田宇英. 亮叶水青冈落叶阔叶林的群落生态学研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2014: 1–74.
- [7] SUZAKI T, KUME A, INO Y. Effects of slope and canopy trees on light conditions and biomass of dwarf bamboo under a coppice canopy [J]. *J For Res*, 2005, 10(2): 151–156. doi: 10.1007/s10310-004-0123-x.
- [8] TAYLOR A H, HUANG J Y, ZHOU S Q. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China: A 12-year study [J]. *For Ecol Manag*, 2004, 200(1/2/3): 347–360. doi: 10.1016/j.foreco.2004.07.007.
- [9] HOLZ C A, VEBLEN T T. Tree regeneration responses to *Chusquea montana* bamboo die off in a subalpine *Nothofagus* forest in the southern Andes [J]. *J Veget Sci*, 2006, 17(1): 19–28. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02419.x.
- [10] KUDO G, AMAGAI Y, HOSHINO B, et al. Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: Pattern of expansion and impact on species diversity [J]. *Ecol Evol*, 2011, 1(1): 85–96. doi: 10.1002/ece3.9.
- [11] GONZÁLEZ M E, VEBLEN T T, DONOSO C, et al. Tree regeneration responses in a lowland *Nothofagus*-dominated forest after bamboo dieback in South-Central Chile [J]. *Plant Ecol*, 2002, 161(1): 59–73. doi: 10.1023/A:1020378822847.
- [12] NOGUCHI M, YOSHIDA T. Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan: Roles of establishment substrate and dwarf bamboo [J]. *For Ecol Manag*, 2004, 190(2/3): 335–344. doi: 10.1016/j.foreco.2003.10.024.

- [13] FANG J Y, GUO Q H, LIU G H. Distribution patterns of Chinese beech (*Fagus L.*) species in relation to topography [J]. *Acta Bot Sin*, 1999, 41(7): 766–774.  
方精云, 郭庆华, 刘国华. 我国水青冈属植物的地理分布格局及其与地形的关系 [J]. *植物学报*, 1999, 41(7): 766–774.
- [14] MARTINEZ D C E, LONGARES L A, GRIČAR J, et al. Living on the edge: Contrasted wood-formation dynamics in *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* under mediterranean conditions [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 370. doi: 10.3389/fpls.2016.00370.
- [15] JACOB M, VIEDENZ K, POLLE A, et al. Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*) [J]. *Oecologia*, 2010, 164(4): 1083–1094. doi: 10.1007/s00442-010-1699-9.
- [16] YANG L D, WANG W A, LI C Z. Species diversity and arbor population distribution pattern of *Fagus longipetiolata* community in Leigong Mountain [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci)*, 2005, 29(3): 107–110. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2005.03.026.  
杨礼旦, 王安文, 李朝志. 水青冈群落物种多样性及乔木种群分布格局 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2005, 29(3): 107–110. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2005.03.026.
- [17] ZHANG M, XIONG G M, ZHAO C M, et al. The structures and patterns of a *Fagus engleriana-Cyclobalanopsis oxyodon* community in Shennongjia Area, Hubei Province [J]. *Acta Phytocool Sin*, 2003, 27(5): 603–609.  
张谧, 熊高明, 赵常明, 等. 神农架地区米心水青冈-曼青冈群落的结构与格局研究 [J]. *植物生态学报*, 2003, 27(5): 603–609.
- [18] YING LX, ZHANG T T, CHIU C A, et al. The phylogeography of *Fagus hayatae* (Fagaceae): Genetic isolation among populations [J]. *Ecol Evol*, 2016, 6(9): 2805–2816. doi: 10.1002/ece3.2042.
- [19] UNTERSEHER M, SIDDIQUE A B, BRACHMANN A, et al. Diversity and composition of the leaf Mycobiome of beech (*Fagus sylvatica*) are affected by local habitat conditions and leaf biochemistry [J]. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0152878. doi: 10.1371/journal.pone.0152878.
- [20] YAMASHITA A, SANO J, YAMAMOTO S I. Impact of a strong typhoon on the structure and dynamics of an old-growth beech (*Fagus crenata*) forest, southwestern Japan [J]. *Folia Geobot*, 2002, 37(1): 5–16. doi: 10.1007/BF02803187.
- [21] GUO K. Responses on *Fagus engleriana* seedling to light and nutrient availability [J]. *Acta Bot Sin*, 2004, 46(5): 533–541. doi: 10.3321/j.issn:1672-9072.2004.05.004.
- [22] WANG Z X, LEI Y, FUJIWARA K, et al. Community classification species composition and regeneration of *Fagus lucida* forests in subtropical mountains, China [J]. *Biodiv Sci*, 2006, 14(1): 29–40. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2006.01.004.  
汪正祥, 雷耘, FUJIWARA K, 等. 亚热带山地亮叶水青冈林的群落分类及物种组成与更新 [J]. *生物多样性*, 2006, 14(1): 29–40. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2006.01.004.
- [23] KOIDE D, MOCHIDA Y. The influence of winter temperature and sika deer on the regeneration of *Fagus crenata* populations on the Pacific Ocean side of Japan [J]. *J Jpn Soc*, 2012, 94(2): 68–73.
- [24] LI N, BAI B, LU C L. Recruitment limitation of plant population: From seed production to sapling establishment [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, 31(21): 6624–6632.  
李宁, 白冰, 鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成 [J]. *生态学报*, 2011, 31(21): 6624–6632.
- [25] LEI Y, WANG Z X, LIU S X, et al. Comparative studies on *Fagus lucida* forests between the south and the north of middle subtropical zones: I. Species composition, structure and regeneration [J]. *J C China Norm Univ (Nat Sci)*, 2005, 39(2): 249–255. doi: 10.3321/j.issn: 1000-1190.2005.02.028.  
雷耘, 汪正祥, 刘胜祥, 等. 中亚热带南部与北部的亮叶水青冈林的比较研究——I. 物种组成、结构及更新 [J]. *华中师范大学学报(自然科学版)*, 2005, 39(2): 249–255. doi: 10.3321/j.issn:1000-1190.2005.02.028.
- [26] ZHU S Q, YANG Y Q. The structure and dynamics of *Fagus lucida* forests of Guizhou Province [J]. *Acta Phytocool Geobot Sin*, 1985, 9(3): 183–191.  
朱守谦, 杨业勤. 贵州亮叶水青冈林的结构和动态 [J]. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1985, 9(3): 183–191.
- [27] LI Y, Tao J P, WANG Y J, et al. Effects of *Fargesia nitida* on regeneration of *Abies faxoniana* seedlings near the edge of subalpine dark coniferous forest [J]. *J Plant Ecol*, 2007, 31(2): 283–290. doi: 10.17521/cjpe.2007.0032.  
李媛, 陶建平, 王永健, 等. 亚高山暗针叶林林缘华西箭竹对岷江冷杉幼苗更新的影响 [J]. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 283–290. doi: 10.17521/cjpe.2007.0032.
- [28] QU Z X, Wen Z W, Zhu K G. An analytical study of the forest of the Spirit valley, Nanking [J]. *Acta Bot Sin*, 1952, 1(1): 18–49.  
曲仲湘, 文振旺, 朱克贵. 南京灵谷寺森林现状的分析 [J]. *植物学报*, 1952, 1(1): 18–49.
- [29] ITÔ H, HINO T. Dwarf bamboo as an ecological filter for forest regeneration [J]. *Ecol Res*, 2007, 22(4): 706–711. doi: 10.1007/s11284-006-0066-0.
- [30] WANG C H, LI J Q, CHEN F Q. Factors affecting seedling regeneration of *Liquidambar formosana* in the *L. formosana* forests in

- hilly regions of southeast Hubei, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2011, 35(2): 187–194. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00187.
- 王传华, 李俊清, 陈芳青. 鄂东南低丘地区枫香林下枫香幼苗更新限制因子 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 187–194. doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00187.
- [31] LARPKERN P, MOE S R, TOTLAND Ø T. Bamboo dominance reduces tree regeneration in a disturbed tropical forest [J]. *Oecologia*, 2011, 165(1): 161–168. doi: 10.1007/s00442-010-1707-0.
- [32] BECERRA P I, GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ V, SMITH-RAMÍREZ C, et al. Spatio-temporal variation in the effect of herbaceous layer on woody seedling survival in a Chilean mediterranean ecosystem [J]. *J Veget Sci*, 2011, 22(5): 847–855. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01291.x.
- [33] CHANETON E J, MAZÁ C N, KITZBERGER T. Facilitation vs. apparent competition: Insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone [J]. *J Ecol*, 2010, 98(2): 488–497. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01631.x.
- [34] HUANG Z L, PENG S L, YI S. Factors affecting seedling establishment in monsoon evergreen broad-leaved forest [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2001, 9(2): 123–128. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2001.02.007.
- 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, 9(2): 123–128. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2001.02.007.
- [35] YAN X F, CAO M. Effects of light intensity on seed germination and seedling early growth of *Shorea wantianshuae* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, 18(1): 23–29.
- 闫兴富, 曹敏. 不同光照对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响 [J]. *应用生态学报*, 2007, 18(1): 23–29.
- [36] KONNO Y. Feedback regulation of constant leaf standing crop in *Sasa tsuboiana* grasslands [J]. *Ecol Res*, 2001, 16(3): 459–469. doi: 10.1046/j.1440-1703.2001.00421.x.
- [37] MONTTI L, CAMPANELLO P I, GATTI M G, ET AL. Understory bamboo flowering provides a very narrow light window of opportunity for canopy-tree recruitment in a neotropical forest of Misiones, Argentina [J]. *For Ecol & Manag*, 2011, 262(8): 1360–1369.
- [38] DARABANT A, RAI P B, TENZIN K, et al. Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory [J]. *For Ecol Manag*, 2007, 252(1/2/3): 73–83. doi: 10.1016/j.foreco.2007.06.018.
- [39] GIORDANO C V, SÁNCHEZ R A, AUSTIN A T. Gregarious bamboo flowering opens a window of opportunity for regeneration in a temperate forest of Patagonia [J]. *New Phytol*, 2009, 181(4): 880–889. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02708.x.
- [40] GRISCOM B W, ASHTON P M S. A self-perpetuating bamboo disturbance cycle in a neotropical forest [J]. *J Trop Ecol*, 2006, 22(5): 587–597.
- [41] GIVNISH T J. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1988, 15(1/2): 63–92. doi: 10.1071/PP9880063.