



林下密集蕨类层生态学研究进展

梁梦芳, 刘何铭, 江山, 陈开超, 陈云奇, 杨庆松

引用本文:

梁梦芳, 刘何铭, 江山, 陈开超, 陈云奇, 杨庆松. 林下密集蕨类层生态学研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(2): 291–300.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4508>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[元江干热河谷主要环境因子\(气温和降水\)变化规律及蕨类植物的分布响应](#)

Variation of Major Environmental Factors (Temperature and Precipitation) in Yuanjiang Dry-hot Valley and the Response of Pteridophytes

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 537–546 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4198>

[广州市植物多样性现状调查与分析](#)

Investigation and Analysis of Plant Diversity in Guangzhou

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 229–243 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4241>

[安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究](#)

Studies on Population Dynamics of An Endangered Plant of *Pseudotsuga gaussenii* in Ningguo, Anhui Province

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 385–393 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4177>

[草海国家级自然保护区华山松群落特征及物种多样性研究](#)

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 44–52 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4063>

[沿海拔梯度武夷山3种典型森林凋落物及养分归还动态](#)

Dynamics of Litterfall and Nutrient Return in Three Typical Forests of Wuyi Mountain along Altitudinal Gradient

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 394–402 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4146>

[向下翻页，浏览PDF全文](#)

林下密集蕨类层生态学研究进展

梁梦芳¹, 刘何铭¹, 江山¹, 陈开超², 陈云奇³, 杨庆松^{1*}

(1. 华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241; 2. 浙江省宁波市林场, 浙江 宁波 315440; 3. 宁波市奉化区自然资源管理服务中心, 浙江 宁波 315500)

摘要: 林下密集蕨类层在森林尤其是受干扰森林中广泛存在, 对森林更新具有强烈的过滤效应, 能够改变林下层的多样性, 影响群落的结构、功能和动态, 林下密集蕨类层的生态学研究, 对揭示森林群落物种分布格局和群落构建机制具有重要意义。结合国内外最新研究, 论述了林下密集蕨类层的特征, 从机制上解释了林下密集蕨类层形成的主要原因; 分类阐述了林下密集蕨类层通过资源竞争、化学互感、动物取食策略和机械干扰等途径影响森林更新的过程; 探讨了林下密集蕨类层对森林演替动态的潜在影响。最后, 简要指出了目前林下密集蕨类层研究中存在的一些不足。

关键词: 蕨类; 林下层; 森林更新; 群落动态; 化学互感; 凋落物

doi: 10.11926/jtsb.4508

Research Progress on the Ecology of Dense Fern Understory

LIANG Mengfang¹, LIU Heming¹, JIANG Shan¹, CHEN Kaichao², CHEN Yunqi³, YANG Qingsong^{1*}

(1. *Tiantong National Station for Forest Ecosystem Research, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China*; 2. *Ningbo Forest Farm, Ningbo 315440, Zhejiang, China*; 3. *Fenghua Forestry Technical Service Station, Ningbo 315500, Zhejiang, China*)

Abstract: Dense fern understory (DFU) is widespread in forests, especially in disturbed forests, which has a strong filtering effect on tree species regeneration and can change the diversity of understory and affect the structure, function and dynamics of forest community. Thus, ecological studies on DFU are vital to reveal the distribution patterns of species and the community assembly rules. Combined with the latest studies at worldwide, the characteristics of DFU was summarized, and the main reason for the formation of DFU was explained by mechanism. The pathways of DFU effect on the forest regeneration through resource competition, allelopathy animal feeding strategies and mechanical interference were described. The potential influence of DFU on the forest succession was also discussed. Finally, several shortcomings of current studies of DFU were identified.

Key words: Fern; Understory; Forest regeneration; Community dynamic; Allelopathy; Litter

林下层植被在驱动森林生态系统过程和维持生态系统功能中扮演着极其重要的角色^[1-3], 但其获得的关注和开展的研究仍远远滞后于林冠层植物^[4-5]。林下层植被可以影响地上过程如幼苗更新、森林演替、物种多样性维持和立木生产^[3], 同时也影响着地下过程, 包括凋落物分解、土壤养分循环

和水分保持等^[6-7]。尤其当形成较大面积、密集分布的单物种优势层后, 打破了林下层原有的多样化格局, 产生明显的、具方向性的过滤效应, 进而影响森林的结构、功能及动态^[8]。

蕨类植物广布于世界各地, 是高等植物中较古老的一大类群, 多以草本形式存于林下、林缘或林

收稿日期: 2021-08-23

接受日期: 2021-11-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(31901103, 31800351); 中央高校基本科研业务基金项目资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31901103, 31800351), and the Project for Fundamental Research of Central Universities.

作者简介: 梁梦芳(1997~), 女, 在读硕士生, 研究方向为森林群落更新机制。E-mail: 1091728954@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: qsyang@des.ecnu.edu.cn

窗中, 具有独特的繁殖、生长、化感等特性^[9-12], 对环境胁迫具有较强的适应性, 环境条件适宜时常在林下形成蕨类密集层。林下密集蕨类层能够通过改变林下近地表的生物或非生物环境, 阻碍林冠层乔木和灌木树种种子的萌发或幼苗的生长, 进而减缓演替速率或者改变演替进程^[13]。因此, 林下密集蕨类层的生态学意义一直被研究者所重视^[1,8,13-16]。国外学者分别从林下密集蕨类层的主要特征^[17-18]、形成机制^[8,19]、对森林更新^[8,20-22]和群落动态的影响^[23]等方面进行了研究。国内在这方面的针对性报道较少, 多为个别地点的蕨类密集分布报道^[24-25]、蕨类多样性与环境关系^[26-27]以及化学互感的研究等^[28-29]。本文在参阅国内外相关文献的基础上, 对林下密集蕨类层的生态学研究内容和研究进展进行综述, 以助我国相关研究的深入开展。

1 林下密集蕨类层的特征和分布

1.1 林下密集蕨类层的概念

林下密集蕨类层(dense fern understory, DFU)最早由 George^[1-2]提出, 指的是蕨类植物在林下形成的高盖度、单优势的层片结构。该层片结构因蕨类植物的不同, 在森林中有时属于草本层, 有时可达灌木层及以上, 因此统称为蕨类林下层(fern understory)^[1-2]。Royo 等^[8]将植物在林下形成的密集层片结构定义为林下密集层(dense understory)并综述了相关研究进展, 认为这是一类林下顽固层(recalcitrant understory layer), 其中蕨类植物是形成该层片的重要部分^[8,23]。林下密集蕨类层既具有林下顽固层植物普遍特征, 包括较高的生长速率和扩展能力^[30], 耐荫性、可塑性^[31-32], 同时具有化感作用^[12,33]等独特的繁殖生长、植物学和生态特征。

1.2 林下密集蕨类层植物特征

(1) 繁殖生长特征。蕨类植物的繁殖既可以通过孢子传播进行有性繁殖, 也可以通过根状茎分株和珠芽等方式进行无性繁殖^[18]。形成大面积单一片的蕨类主要通过无性繁殖来扩增, 如全球广泛分布的欧洲蕨(*Pteridium aquilinum*), 其成功定居后, 根状茎的年均蔓延速度可达 1.8 m, 能够形成大面积的单一植被层片, 并且其驻留时间可达数十年^[10]。

(2) 植物学特征。低光适应性是很多蕨类植物

占据林下生态位以及喜阳蕨类爆发后较长期驻留林下的生理基础^[34-35]。研究表明, 一些蕨类植物在低光环境下具有较低的光补偿点和光饱和点、较高的叶绿素含量^[36]以及特殊的光感受器, 能够增强叶片和叶绿体对白光的敏感性, 提高了这些蕨类植物的低光适应能力^[37]。另外, 形成密集层的部分蕨类植物能够分泌化感物质, 导致取食动物和昆虫产生急性中毒或者慢性疾病^[38], 或阻碍周围植物的生长和更新^[11-12,33,39]。很多密集分布的蕨类, 如食用双盖蕨(*Diplazium esculentum*)、栗蕨(*Histiopteris incisa*)、粗齿鳞毛蕨(*Dryopteris juxtaposita*)、密鳞耳蕨(*Polystichum squarrosum*)、欧洲凤尾蕨(*Pteris cretica*)、欧洲蕨等, 均含有蕨苷, 这是一种倍半萜苷类物质, 具致癌性^[18]。Alonso-Amelot 等^[40]的研究表明, 欧洲蕨的蕨苷可诱发实验动物各种恶性肿瘤。长期取食欧洲蕨叶片能引起家畜膀胱癌变或地方性血尿症状, 严重时可致死。此外, 欧洲蕨的槲皮素等化感物质, 对大多数食草动物也具有一定的毒性^[41]。

(3) 生态学特征。由于无性繁殖能力强, 形成密集层的蕨类植物常具有发达的根状茎, 能够储备丰富的淀粉, 这些蕨类植物常具有耐寒、耐火烧和耐啃食等抗干扰特性。同时, 蕨类植物在土壤表面形成的较厚凋落物层, 能够保温、保湿, 进一步保护其根状茎在霜冻和干旱等极端天气下不受伤害^[10]。欧洲蕨的根状茎鲜质量可达 $3.0 \times 10^5 \text{ kg/hm}^2$, 含有丰富的淀粉, 保证其在寒冷的气候中越冬后, 能够再次生长^[18]; 另外, 每平方米根状茎约有 1 500 个休眠芽, 即使每年都遭受新的砍伐, 也能存活 20 多年^[17]。较强的耐受性和本身无性繁殖、低光适应、具毒等特性的组合使蕨类植物在受到干旱、啃食、砍伐或火灾等干扰时表现出极强的抵抗能力^[12,41-42]。

1.3 林下密集蕨类层的分布案例

(1) 亚洲。林下密集芒萁(*Dicranopteris pedate*)层。芒萁分布在马来西亚、中国的广东和福建等地透光性较好的自然或人工林[桉树(*Eucalyptus robusta*)、马尾松(*Pinus massoniana*)]下, 能够形成大面积的密集蕨类层^[16,43-45]。林下密集里白(*Diplazium glaucum*)层。里白是东亚至南亚广泛分布的蕨类物种, 可以在较成熟的森林下形成仅有里白的单一物种密集蕨类层^[33]。

(2) 欧洲。林下密集欧洲蕨层。欧洲蕨广泛分

布于世界各地,尤其在英国分布较广,达 $1.7 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 约占英国陆地面积的 7%。该种具有极强的适应性,能够在阳光充足的开放林地,以及林下或林缘生长,从而形成密集层占据地表,在荫蔽地方的高度也可以超过 4 m,并长期存在^[10,46]。

(3) 北美洲。在美国宾夕法尼亚州 Moshannon 国家森林公园的北美红栎(*Quercus rubra*)人工林内,由于采伐和动物食草压力,至少从 20 世纪 70 年代后期开始,林下被原生草香碗蕨(*Dennstaedtia punctilobula*)所占据^[47-48]。该种还在美国阿勒格尼高原(Allegheny Plateau)大面积分布,覆盖面积达高原总面积的 60% ($1.21 \times 10^5 \text{ hm}^2$)^[1,8,47]。

(4) 南美洲。在巴西大西洋雨林和塞拉多保护区(热带稀树草原),本土植物 *Pteridium arachnoideum* 被描述为一种侵略性先锋物种,在废弃或新烧毁的区域中形成大面积的密集层,成为当地极具代表性的问题物种^[12,42]。

(5) 非洲。在东非高地的布温迪国家森林公园(热带湿润低山森林),火灾引起欧洲蕨爆发,覆盖了数百平方公里森林^[15,49]。

(6) 大洋洲。在南半球温带和热带罗汉松阔叶林,尤其是在群落发育的早期,树蕨可以占据林下层,如新西兰银蕨(*Cyathea dealbata*)占据地表灌木 50% 以上(胸径 $> 2.5 \text{ cm}$ 的个体)^[50-52]。在新西兰南岛西南角的一个温带雨林,本地特有乌毛蕨属植物 *Blechnum discolor* 也能形成大面积密集层^[53]。

2 林下密集蕨类层的形成原因

2.1 林冠干扰

自然或人为的林冠干扰会增加林下植被的资源可利用性(如光照),从而促进林下植物的生长。部分蕨类植物由于具有很好的耐荫性和可塑性,可以在林下低光环境下(如光斑)长期存在^[31-32],而且当所处环境的资源可利用性增强时,通常表现出较快的生长速率和扩展能力^[9,30],从而能够在林冠干扰出现时迅速生长占据林下空间。因此,从低纬度到高纬度地区,林冠干扰几乎是蕨类植物在林下形成密集层的普遍成因^[8]。

2.2 取食策略

动物的取食策略会影响林下层的植物组成。在美国威斯康星州北部针叶落叶阔叶混交林中,由于顶级

捕食者灰狼(*Canis lupus*)和美洲狮(*Puma concolor*)的减少,白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)种群密度大量增加而导致鹿的取食强度增加,草本层物种多样性减少,蕨类植物的比例显著增加^[54]。研究表明,受较高密度白尾鹿取食影响的森林,蕨类盖度提高 5 倍。白尾鹿有意识地避开取食蕨类植物,可能与蕨类植物叶片中的化学物质有关^[14]。南半球温带和热带林下树蕨密集层的建立也受到了动物取食偏好影响^[50]。另外,蕨类植物由于不能提供花粉或花蜜,其受昆虫取食的影响也相对较少^[55]。因此,动物和昆虫的取食策略可能对于蕨类的大面积扩展有促进作用。

2.3 化感作用

物种借助于化感作用占据群落优势地位的作用机制被称为“新武器假说”(novel weapon hypothesis)^[19]。该假说认为物种产生并释放到环境中的次生代谢产物介导了对其他物种生长、存活或繁殖的直接或间接负影响,使得供体植物获得优势,这一过程称为化感作用^[56]。Kato-Noguchi 等^[33]在东南亚里白密集层下方的土壤中发现了 2 种化感物质[3-*O*- β -allopyranosyl-13-*O*- β -fucopyranosyl-3-hydroxymanool 和 18-*O*-1-rhamnopyranosyl-(1 \rightarrow 2)-dglucopyranosyl-13-epitorreferol]能抑制其他物种生长,认为化学互感可能是导致里白密集分布的重要原因。另外,Ismael 等^[57]还报道从芒萁中提取的化感物质,能够显著降低草本植物的种子发芽率,并抑制测试物种的鲜重和高生长,Luciana 等^[12]对欧洲蕨的研究也有类似的结论。

2.4 外来物种入侵

蕨类外来物种脱离原生环境的限制,在环境适宜又缺乏自然竞争、动物啃食或疾病的地区,常形成单一物种密集分布的“入侵”特征^[18]。库伯番桫欏(*Cyathea cooperi*)是一种来自澳大利亚耐寒的植物,因其观赏价值高而被引种至夏威夷^[58],自 20 世纪 50 年代逃逸后,在夏威夷温暖潮湿的森林中,其比当地的蕨类植物生长更快,特别是在高度干扰产生的强光环境中,迅速成为夏威夷湿地森林中最重要植物^[59]。类似的入侵蕨类还有莲座蕨(*Angiopteris evecta*),其以巨大的叶片(可达 3~6 m)著称,自 20 世纪 30 和 50 年代分别引种到夏威夷和哥斯达黎加后,在山谷中迅速蔓延,威胁本土植物^[60]。Winter

等^[61]对莲座蕨入侵现象进行了研究, 由于其孢子在适当的环境中传播距离可达 80 km, 能在热带雨林和云雾林等荫蔽环境中快速更新生长形成密集层, 然而, 在其原生环境澳大利亚和印度, 莲座蕨反而越来越稀有, 濒临灭绝^[62]。

2.5 先锋种建群

一些蕨类植物可以凭借较强繁殖和适应能力成为先锋物种, 占据退化地表, 从零星分布逐渐形成单一优势的蕨类群落^[42,63]。演替早期阶段, 芒萁、垂穗石松(*Lycopodium cernuum*)等蕨类植物可作为先锋植物依靠无性繁殖密集分布占据裸地, 能够改善环境条件, 促进群落演替^[26]。Yang 等^[63]研究表明, 先锋蕨类植物芒萁能在贫瘠土壤中形成密集蕨类灌丛, 能够减少土地的侵蚀, 缓和微气候并有利于生态系统的恢复。在南美洲, 蕨属植物 *Pteridium arachnoideum* 作为先锋物种, 能在废弃或新烧毁的雨林等区域中形成大面积的蕨类层, 但被认为将影响森林的更新, 是一种问题蕨类^[42]。

2.6 其他干扰

Royo 等^[8]统计表明, 34%的林下密集层的出现与火灾有关。在热带森林中, 各种耐荫的蕨类, 如芒萁属(*Dicranopteris*)、蕨属(*Pteridium*)等植物可通过无性繁殖在大火后迅速生长而占据林下^[15]。由于欧洲蕨具有极强的干旱耐受性, 能够在长期干旱的情况下扩展至相邻的草场^[10], 形成或扩大密集分布区。对于采伐和人类定居所形成的大面积空地, 欧洲蕨也能占据优势^[64]。另外, 林冠干扰、取食和化感作用等机制的组合也会加剧林下密集蕨类层的形成。例如, 长期的动物啃食会导致林下层由耐啃食或不喜食(如含毒)的少量植物构成(如草香蕨蕨), 当林冠干扰发生, 光资源突然增加, 那么蕨类等依靠无性繁殖的林下灌木或草本将会快速扩张^[65-66]。

3 林下密集蕨类层对森林更新的影响

3.1 影响森林更新的几种途径

3.1.1 资源竞争

乔木幼苗和林下密集蕨类层同处于相同的林下微生境中, 蕨类植物可以通过光截留或竞争地下资源来抑制乔木幼苗的存活与生长^[2]。其中, 光截留是指林下蕨类层的密集分布加剧了林冠层和中

层造成的光资源衰减^[67], 降低了光的质量(如红光与远红光的波长比)^[8], 阻碍了林下乔木幼苗的光资源获取, 抑制其存活和生长。即使当树冠林窗机会出现时, 由于乔木幼苗仍然受浓密的蕨类层的遮蔽, 除少数高度耐荫物种中的少数个体可以更新外, 大部分乔木幼苗仍无法更新^[32]。另外, 密集分布的蕨类植物占据了地上地下空间, 加剧了地下资源的竞争, 使得幼苗生长和存活情况复杂化^[68]。

然而, 林下密集蕨类层一定程度上能够缓解土壤的极端干旱和高温状况, 提高土壤养分含量或时空分布, 减弱资源竞争, 促进木本植物种子的萌发^[69]。林下密集蕨类层的存在, 可通过拦截作用和改变土壤温度^[44,70]影响土壤呼吸^[45]、凋落物的空间分布和分解^[71], 进而改变地上与地下部分的碳流量, 影响森林的碳循环^[45]。欧洲蕨能够明显增强土壤中的氮矿化和硝化作用, 形成有利于其生长发育的无机富氮环境^[69]。He 等^[70]研究表明, 林下密集层(以蕨类为主)的拦截作用促进土壤养分补充的时空分布更加均衡。

3.1.2 化感作用

化感作用是影响种子萌发和幼苗生长的重要机制。蕨类植物释放的化感物质, 如有机酸类、酚酸类、香豆素类、黄酮类、萜(烯)类等多种成分通过自然挥发、雨雾淋溶、植物残体与凋落物分解以及根系分泌等多种途径向周围环境释放^[72], 能够直接通过土壤传导或间接通过影响土壤微生物群落抑制或促进其他物种的萌发和生长^[22]。化感作用在蕨类植物中极为普遍。例如, 里白浸提的化感物质对多种草本植物根和芽的生长抑制率达到 50%^[33]; 芒萁提取物能够抑制多种草本植物种子的萌发和幼苗的生长^[43,57]; 欧洲的蕨属植物 *Pteridium spp.* 在很多森林草本层中占据优势, 其浸提物质被证明也能够抑制多种乔木幼苗的生长^[42,73]。国内对芒萁、狗脊(*Woodwardia japonica*)和里白浸出液化感作用的研究表明, 浸出液对多种乔木树种种子萌发和出芽生长有不同程度的负影响^[28-29]。

3.1.3 取食策略

林下密集蕨类层也会因为介导或限制动物的取食、传播活动, 影响乔木物种的更新^[74]。一方面, 林下密集层为小型动物(如啮齿类)提供了庇护所, 取食动物活动增加, 从而导致种子和幼苗被取食概率增加^[21,47]。亚热带森林的研究表明, 木荷(*Schima superba*)林下高密度里白使植物种子更易被啮齿类

动物取食^[75]。另一方面,林下密集蕨类层也使得种子较难寻觅,或因蕨类含毒性减少了种子与幼苗被取食概率而利于更新^[14,49,76]。林下密集蕨类层可以降低幼苗的能见度,保护幼苗不被鹿等大型捕食者发现、免受鸟类干扰,从而有利于幼苗的存活^[2,4]。Forbes等^[77]研究表明,去除蕨类植物后,哺乳动物对乔木幼苗的伤害要大于蕨类层覆盖的伤害。另外,一些蕨类由于动物不喜食,其密集分布区的存在成为某些能够穿过蕨层物种的更新保护区^[14,67]。林下密集蕨类层对种子和幼苗存活的正或负影响因植物和取食动物的种类而异^[2],但无论如何,有选择性的取食会导致植物群落的组成快速发生变化^[8]。

3.1.4 机械干扰

林下密集蕨类层会通过非竞争性的机械干扰来影响树木的更新^[8,78]。凋落物损害可能是造成森林中大部分幼苗死亡的重要原因^[45,71,79-80]。凋落物的窒息胁迫与森林地面上凋落物的数量呈正相关,而林下蕨类层的拦截作用可以保护幼苗免受凋落物机械损伤和覆盖造成的窒息影响,从而促进幼苗的存活。国内外一些研究均发现密集蕨类植物可以拦截林冠凋落物,来减少因凋落物覆盖和机械损伤引起的幼苗受损^[4,7,45,71],Gillman等^[81]报道保留蕨类植物叶片下方的幼苗没有受到凋落物损害。此外,He等^[70]研究表明,林下密集层(以蕨类为主)的拦截作用促进土壤养分补充的时空分布更加均衡。

林下密集蕨类层及其凋落物的覆盖拦截了来自森林上层的凋落物,但也增加了凋落物层的厚度,给木本植物种子下移至半分解层增加了机械阻碍,使其在凋落物表层停留,大大增加了被食风险。仅仅一小部分种子可以通过重力、风、雨水等的作用下移,幼苗的萌发受到抑制。较厚的蕨类凋落物层也导致种子萌发时不易向上穿透,种子变质、腐烂的可能性增加,还使得萌发后的种子消耗更多储存的养分,后期幼苗生长受到限制^[21,67],降低了萌发后幼苗的成活。张笃见等^[24]对浙江天童地被层的研究就表明在里白地被层下,栲树(*Castanopsis fargesii*)种子下移率为17%~22.3%,而凋落物地被层下种子的平均腐烂率高达28.2%。

3.1.5 物理环境影响

蕨类及其凋落物的覆盖会明显改变土壤和地表的温度^[1,44],而蕨类植物在邻近土壤表面形成发达根系,则有利于土壤水分的保持^[5]。蕨类覆盖导致的土壤温度和湿度增加,一方面,有利于种子萌

发,并提高幼苗成活率^[10];另一方面,高湿、恒温的条件也使得种子变质、腐烂的可能性增加。霉变是热带森林决定种子命运和幼苗损耗的重要影响因素^[82]。因此,密集层及其凋落物的覆盖改变了幼苗萌发和生长的温度、湿度等物理环境,从而影响种子萌发、幼苗存活和生长速率^[1,44]。

3.2 对群落种类组成的影响

林下密集蕨类层作为生态过滤器,能够对更新过程产生筛选作用,影响森林群落的种类组成和结构^[1,53,83]。由于林下密集蕨类层对乔木幼苗的萌发、建立、存活和生长具有累积影响,其下幼苗密度和盖度总体上呈现降低趋势^[2,13,49,51],但不同树种的更新对其响应存在较大差异。例如,林下密集蕨类层抑制晚春出叶树木的幼苗生长,而较早出叶树种的生长则不受影响^[84]。Brock等^[52]的研究表明,林下密集蕨类层对所有植物的幼苗更新都有抑制作用,导致林下密集蕨类层内的幼苗密度减小,其中不耐荫的针叶树种幼苗更新受到的抑制作用更大。因此,受抑制影响较小的树种,更新的成功率相对增加,在后期的生长中更易获得优势,从而改变群落密度和种类组成。

群落密度和种类组成的改变必然导致群落物种多样性的改变,多数研究表明林下密集蕨类层降低了群落乔木幼苗的丰富度^[30,51,85]。但也有研究表明,蕨类覆盖营造的遮荫环境能够增加演替后期耐荫种的丰富度^[13]。此外,由于林下层植被对凋落物的拦截延缓了凋落物的分解过程^[4,44,71],生物分解的延迟可能使土壤养分的补充在时空尺度上更加平衡,从而帮助植物更有效地吸收养分^[45,70]。从长期来看,这可能会决定幼苗的空间分布、潜在的植物群落密度和空间配置。事实上,从种子到幼苗,受到动物搬运、储存和取食的选择偏好^[8,15,19,76];受到化感作用、物理或机械影响的差异性;以及林下密集层本身的斑块化分布等因素影响,更新幼苗的空间分布重构成为大概率事件^[33,43,57,73]。

3.3 对群落演替的影响

蕨类具有快速的营养传播特征^[8],并通过无性繁殖形式延长寿命^[18,86-87],具有极强的原位占领(驻留)能力,被认为是能够影响群落演替的重要植物种类^[23]。从林下密集蕨类层影响群落演替的潜在结果来看,现有研究可归纳为以下4个方面:

(1) 延迟演替。顽固的林下层可以降低树种的更新速率^[88]，但不会改变最终的树木种类组成，通过降低树种的生存能力减缓演替变化的速度。有研究表明，热带森林中林窗被密集的林下层占据，同时抑制了先锋树种和耐荫树种幼苗的更新，从而将演替延迟了数十年^[9,78]。而随着时间推移，树木穿过密集的林下层并到达林冠，对物种组成和演替轨迹几乎没有影响^[89]。

(2) 改变演替。蕨类植物密集的地表覆盖，改变了土壤表面的微环境，抑制了部分树种的萌发、早期存活和生长，可能会对原本共生树种的建立带来不同程度的限制，从而影响更新层的组成^[1-2]。深厚的凋落物层可能会抑制小种子的萌发^[1,90]，而光照的强烈减少可能会阻止那些不耐荫性和中等耐受性的物种存活^[39,67]。因此，可能只有少数树种具有必要的性状，可以持续存在并最终穿过林下层，进而改变更新群落的物种组成和随后的演替动态。在温带森林中，乌毛蕨(*Blechnum discolor*)、草香碗蕨等蕨类植物的遮荫足以造成幼苗生长差异化，抑制不耐荫的针叶树幼苗的建立并降低其生长速度，从而形成被子植物为主导的森林群落^[51,53,67]。

(3) 阻止演替。极端情况下，蕨类物种占据了整个群落，以至于演替物种生长受到抑制，导致演替停止或远远超出了通常意义上的延迟^[8,91]。很多先锋树种不能在密集地被层中有效建群，而导致演替过于缓慢甚至中止^[92]。在非洲的研究表明，密集欧洲蕨层严重阻碍了先锋物种的建立，虽然潜在有利于演替后期物种的萌发，但由于输入的种子只有先锋物种，缺少演替后期物种种源^[15]，将阻止演替的进行^[49]。

(4) 加速演替。虽然普遍认为林下密集蕨类层会限制乔木树种的更新，但是在不同树种间的限制程度存在明显区别^[1,67]。林下密集蕨类层有时一定程度上代替了演替早期群落，可促进演替后期耐荫物种的更新^[13,51]，从而加速演替过程。Gallegos 等^[93]在玻利维亚热带山地森林中的实验表明，蕨属植物与先锋物种存在极强的竞争作用^[94]，同时能够促进藤黄科书带木属(*Clusia*)等演替后期物种的更新，因此被认为能够绕过演替早期阶段，缩短演替时间^[95]。

5 展望

深入研究和探讨林下密集蕨类层的生态学意

义，将更好理解森林群落层次间相互影响过程、森林群落更新演替和有林下密集蕨类层森林的恢复经营提供理论参考。目前对林下密集蕨类层的研究已经取得了明显的进展，如林下密集蕨类层的形成机制、对微环境的影响和对更新的影响等方面。但仍存在一些问题和局限，未来还需进行深入的探讨和研究：(1) 化感作用作为蕨类植物重要的新武器^[19]，其研究虽然已逐步从室内或温室拓展到野外区域，但目前仍局限于对植物更新生长的影响格局、化感物质分离等，今后还需加强蕨类植物化感作用的强度、方向以及调控机制研究^[33]。(2) 林下密集蕨类层制约更新过程的关键阶段和关键过程是什么？存在哪些趋势或规律？林下密集蕨类层创造的更新生态位本身能够持久存在吗？这些问题还需要进一步深入研究。(3) 林下密集蕨类层在森林中的退出机制。目前的研究显示，林下密集蕨类层通过干扰等多种机制形成并能够在群落内持续存在一段时间，但除了人为干预反复清理外^[96]，关于林下密集蕨类层的自然退出过程和机制还甚少研究。(4) 现有的关于林下密集蕨类层影响演替过程的结论多数还是通过更新群落的种类组成和结构上的短期研究进行的推论，一方面缺少长期的定位观测研究来充分验证，另一方面也应开展大尺度(不同纬度、气候带间)的对比研究，探索大尺度上的规律性和差异^[3,44]。(5) 森林经营管理。针对我国众多森林林下蕨类密集成害的问题，促进森林自然更新和幼体生长，割灌除草已在我国森林经营规范中明确要求。然而，怎样将林下密集蕨类层相关生态学过程和营林实践相结合，需要未来进一步加强研究。抚育管理林下层植物为检验林下层相关生态学理论和过程提供了良好的试验材料和方法，未来应当加强生态学研究与生产实践的结合，有助于科学指导森林恢复和经营管理活动。

参考文献

- [1] GEORGE L O, BAZZAZ F A. The fern understory as an ecological filter: Emergence and establishment of canopy-tree seedlings [J]. Ecology, 1999, 80(3): 833-845. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[0833:TFUAAE]2.0.CO;2.
- [2] GEORGE L O, BAZZAZ F A. The fern understory as an ecological filter: Growth and survival of canopy-tree seedlings [J]. Ecology, 1999, 80(3): 846-856. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[0846:TFUAAE]2.0.CO;2.
- [3] DU Z, CAI X H, BAO W K, et al. Understory effects on overstory

- trees: A review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, 27(3): 963–972. doi: 10.13287/j.1001-9332.201603.033.
- 杜忠, 蔡小虎, 包维楷, 等. 林下层植被对上层乔木的影响研究综述 [J]. *应用生态学报*, 2016, 27(3): 963–972. doi: 10.13287/j.1001-9332.201603.033.
- [4] SONG G Z M, YATES D J, DOLEY D, et al. Rain forest understorey ferns facilitate tree seedling survival under animal non-trophic stress [J]. *J Veg Sci*, 2012, 23(5): 847–857. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01398.x.
- [5] WAN S Z, ZHANG C L, CHEN Y Q, et al. The understory fern *Dicranopteris dichotoma* facilitates the overstory *Eucalyptus* trees in subtropical plantations [J]. *Ecosphere*, 2014, 5(5): 1–12. doi: 10.1890/es14-00017.1.
- [6] NILSSON M C, WARDLE D A. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest [J]. *Front Ecol Environ*, 2005, 3(8): 421–428. doi: 10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2.
- [7] YANG L, WANG J, HUANG Y H, et al. Litterfall interception of understory fern *Dicranopteris dichotoma* in plantations of south China [J]. *Trop Geogr*, 2014, 34(2): 165–170. doi: 10.13284/j.cnki.rddl.002509.
- 杨龙, 王俊, 黄钰辉. 南亚热带人工林林下芒萁层的凋落物拦截 [J]. *热带地理*, 2014, 34(2): 165–170. doi: 10.13284/j.cnki.rddl.002509.
- [8] ROYO A A, CARSON W P. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: Consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession [J]. *Can J For Res*, 2006, 36(6): 1345–1362. doi: 10.1139/x06-025.
- [9] GLIESSMAN S R, MULLER C H. The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in Southern California [J]. *J Chem Ecol*, 1978, 4(3): 337–362. doi: 10.1007/BF00989342.
- [10] MARRS R H, WATT A S. Biological flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn [J]. *J Ecol*, 2006, 94(6): 1272–1321. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01177.x.
- [11] KATO-NOGUCHI H. Involvement of allelopathy in the formation of monospecific colonies of ferns [J]. *Nat Prod Commun*, 2015, 10(5): 811–814. doi: 10.1177/1934578X1501000526.
- [12] LUCIANA D, MARIA V R, GONZALEZ M, et al. Allelopathy of bracken fern (*Pteridium arachnoideum*): New evidence from green fronds, litter, and soil [J]. *PLoS One*, 2016, 11(8): e0161670. doi: 10.1371/journal.pone.0161670.
- [13] WALKER L R, LANDAU F H, VELÁZQUEZ E, et al. Early successional woody plants facilitate and ferns inhibit forest development on Puerto Rican landslides [J]. *J Ecol*, 2010, 98(3): 625–635. doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01641.x.
- [14] NUTTLE T, RISTAU T E, ROYO A A, et al. Long-term biological legacies of herbivore density in a landscape-scale experiment: Forest understoreys reflect past deer density treatments for at least 20 years [J]. *J Ecol*, 2014, 102(1): 221–228. doi: 10.1111/1365-2745.12175.
- [15] SSALI F, MOE S R, SHEIL D. A first look at the impediments to forest recovery in bracken-dominated clearings in the African Highlands [J]. *For Ecol Manage*, 2017, 402: 166–176. doi: 10.1016/j.foreco.2017.07.050.
- [16] LYU M K, XIE J S, GIARDINA C P, et al. Understorey ferns alter soil carbon chemistry and increase carbon storage during reforestation with native pine on previously degraded sites [J]. *Soil Biol Biochem*, 2019, 132: 80–92. doi: 10.1016/j.soilbio.2019.02.004.
- [17] LE DUC M G, PAKEMAN R J, MARRS R H. A restoration experiment on moorland infested by *Pteridium aquilinum*: Plant species responses [J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2007, 119(1/2): 53–59. doi: 10.1016/j.agee.2006.06.008.
- [18] MEHLTRETER K, WALKER L R, SHARPE J M. *Fern Ecology* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2010: 260–268.
- [19] CALLAWAY R M, RIDENOUR W M. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability [J]. *Front Ecol Environ*, 2004, 2(8): 436–443. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2.
- [20] STRENGBOM J, NÄSHOLM T, ERICSON L. Light, not nitrogen, limits growth of the grass *Deschampsia flexuosa* in boreal forests [J]. *Can J Bot*, 2004, 82(4): 430–435. doi: 10.1139/b04-017.
- [21] PENG S J, HUANG Z L, PENG S L, et al. Factors influencing mortality of seed and seedling in plant nature regeneration process [J]. *Guihaia*, 2004, 24(2): 113–121. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2004.02.004.
- 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, 24(2): 113–121. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2004.02.004.
- [22] ARROYO A I, PUEYO Y, GINER M L, et al. Evidence for chemical interference effect of an allelopathic plant on neighboring plant species: A field study [J]. *PLoS One*, 2018, 13(2): e0193421. doi: 10.1371/journal.pone.0193421.
- [23] YOUNG T P, PEPPER E. “Recalcitrant understory layers” revisited: Arrested succession and the long life-spans of clonal mid-successional species [J]. *Can J For Res*, 2010, 40(6): 1184–1188. doi: 10.1139/x10-066.
- [24] ZHANG D J, YE X Y, YOU W H. Evergreen broad-leaved forest floor in Tiantong, Zhejiang Province [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1999, 23(6): 544–556.
- 张笃见, 叶晓娅, 由文辉. 浙江天童常绿阔叶林地被层的研究 [J]. *植物生态学报*, 1999, 23(6): 544–556.
- [25] CHEN K S, WU J P. Fern flora of Meihuashan Nature Reserve in Fujian Province [J]. *Acta Bot Borearli-Occid Sin*, 2019, 39(6): 1121–1126.

- 陈开森, 吴锦平. 福建梅花山自然保护区蕨类植物区系研究 [J]. 西北植物学报, 2019, 39(6): 1121–1126.
- [26] YAN Y H, YI Q F, HUANG Z L, et al. The ecological response of fern diversity to vegetation succession in Gudoushan Nature Reserve, Guangdong [J]. Biodiv Sci, 2004, 12(3): 339–347. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2004.03.006.
- 严岳鸿, 易绮斐, 黄忠良, 等. 广东古兜山自然保护区蕨类植物多样性对植被不同演替阶段的生态响应 [J]. 生物多样性, 2004, 12(3): 339–347. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2004.03.006.
- [27] YAN Y H, HE Z X, YUAN H, et al. The ecological response of fern diversity to different slopes in Gudoushan Nature Reserve, Guangdong [J]. Biodiv Sci, 2011, 19(1): 41–47. doi: 10.3724/sp.J.1003.2011.07109.
- 严岳鸿, 何祖霞, 苑虎, 等. 坡向差异对广东古兜山自然保护区蕨类植物多样性的生态影响 [J]. 生物多样性, 2011, 19(1): 41–47. doi: 10.3724/sp.J.1003.2011.07109.
- [28] WANG X R, SONG Y C. Studies on the allelopathy of the maceration extracts of *Woodwardia japonica* and *Hicriopteris glauca* [J]. Acta Phytoecol Geobotan Sin, 1993, 17(2): 143–154.
- 王祥荣, 宋永昌. 狗脊和里白植株浸出液化感作用的研究 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(2): 143–154.
- [29] ZHANG K M, SHI L, LI Z Y. Fern allelopathy and its impact on biodiversity [J]. Biodiv Sci, 2004, 12(4): 466–471. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2004.04.011.
- 张开梅, 石雷, 李振宇. 蕨类植物的化感作用及其对生物多样性的影响 [J]. 生物多样性, 2004, 12(4): 466–471. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2004.04.011.
- [30] SHARPE J M, SHIELS A B. Understory fern community structure, growth and spore production responses to a large-scale hurricane experiment in a Puerto Rico rainforest [J]. For Ecol Manage, 2014, 332: 75–86. doi: 10.1016/j.foreco.2014.01.023.
- [31] MOOLA F M, MALLIK A U. Morphological plasticity and regeneration strategies of velvet leaf blueberry (*Vaccinium myrtilloides* Michx.) following canopy disturbance in boreal mixedwood forests [J]. For Ecol Manage, 1998, 111(1): 35–50. doi: 10.1016/S0378-1127(98)00306-5.
- [32] GAUDIO N, BALANDIER P, PHILIPPE G, et al. Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings [J]. Eur J For Res, 2011, 130(1): 77–89. doi: 10.1007/s10342-010-0403-2.
- [33] KATO-NOGUCHI H, SAITO Y, OHNO O, et al. Allelopathy is involved in the formation of pure colonies of the fern *Gleichenia japonica* [J]. J Plant Physiol, 2013, 170(6): 577–582. doi: 10.1016/j.jplph.2012.11.015.
- [34] JOHNSON G N, RUMSEY F J, HEADLEY A D, et al. Adaptations to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum* [J]. New Phytol, 2000, 148(3): 423–431. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00772.x.
- [35] KAWAI H, KANEGAE T, CHRISTENSEN S, et al. Responses of ferns to red light are mediated by an unconventional photoreceptor [J]. Nature, 2003, 421(6920): 287–290. doi: 10.1038/nature01310.
- [36] SHEN Y H, CAI J R, LIU J H, et al. Shade-tolerance of five ferns from south China [J]. N Hort, 2018(6): 88–95. doi: 10.11937/bfy.20173114.
- 沈彦会, 蔡静如, 刘建华, 等. 华南地区五种蕨类植物耐荫性的研究 [J]. 北方园艺, 2018(6): 88–95. doi: 10.11937/bfy.20173114.
- [37] LI F W, VILLARREAL J C, KELLY S, et al. Horizontal transfer of an adaptive chimeric photoreceptor from bryophytes to ferns [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111(18): 6672–6677. doi: 10.1073/pnas.1319929111.
- [38] EVANS I A, PROROK J H, COLE R C, et al. The carcinogenic, mutagenic and teratogenic toxicity of bracken [J]. Proc R Soc Edinb Sect B: Biol Sci, 1982, 81(1/2): 65–77. doi: 10.1017/S026972700003249.
- [39] HORSLEY S B. Role of allelopathy in hay-scented fern interference with black cherry regeneration [J]. J Chem Ecol, 1993, 19(11): 2737–2755. doi: 10.1007/BF00980704.
- [40] ALONSO-AMELOT M E, AVENDANO M. Human carcinogenesis and bracken fern: A review of the evidence [J]. Curr Med Chem, 2002, 9(6): 675–686. doi: 10.2174/0929867023370743.
- [41] LEVY-TACHER S I, VLEUT I, ROMAN-DANOBEYTIYA F, et al. Natural regeneration after long-term bracken fern control with balsa (*Ochroma pyramidale*) in the Neotropics [J]. Forests, 2015, 6(6): 2163–2177. doi: 10.3390/f6062163.
- [42] MATOS D M S, BELINATO T A. Interference of *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon. (Dennstaedtiaceae) on the establishment of rainforest trees [J]. Braz J Biol, 2010, 70(2): 311–316. doi: 10.1590/s1519-69842010000200012.
- [43] ISMAIL B S, CHONG T V. Allelopathic effects of *Dicranopteris linearis* debris on common weeds of Malaysia [J]. Allelopathy J, 2009, 23(2): 277–286.
- [44] LIU Z F, WU J P, ZHOU L X, et al. Effect of understory fern (*Dicranopteris dichotoma*) removal on substrate utilization patterns of culturable soil bacterial communities in subtropical *Eucalyptus* plantations [J]. Pedobiologia, 2012, 55(1): 7–13. doi: 10.1016/j.pedobi.2011.07.014.
- [45] YANG L, WANG J, HUANG Y H, et al. Effects of the interception of litterfall by the understory on carbon cycling in *Eucalyptus* plantations of south China [J]. PLoS One, 2014, 9(6): e100464. doi: 10.1371/journal.pone.0100464.
- [46] PAKEMAN R J, HAY E. Heathland seedbanks under bracken *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn and their importance for re-vegetation

- after bracken control [J]. *J Environ Manage*, 1996, 47(4): 329–339. doi: 10.1006/jema.1996.0057.
- [47] ROYO A A, CARSON W P. Direct and indirect effects of a dense understory on tree seedling recruitment in temperate forests: Habitat-mediated predation versus competition [J]. *Can J For Res*, 2008, 38(6): 1634–1645. doi: 10.1139/x07-247.
- [48] HUEBNER C D, GOTTSCHALK K W, MILLER G W, et al. Restoration of three forest herbs in the Liliaceae family by manipulating deer herbivory and overstorey and understorey vegetation [J]. *Plant Ecol Divers*, 2010, 3(3): 259–272. doi: 10.1080/17550874.2010.546814.
- [49] SSALI F, MOE S R, SHEIL D. The differential effects of bracken [*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn] on germination and seedling performance of tree species in the African tropics [J]. *Plant Ecol*, 2019, 220(1): 41–55. doi: 10.1007/s11258-018-0901-8.
- [50] BROCK J M R, PERRY G L W, LEE W G, et al. Tree fern ecology in New Zealand: A model for southern temperate rainforests [J]. *For Ecol Manage*, 2016, 375: 112–126. doi: 10.1016/j.foreco.2016.05.030.
- [51] BROCK J M R, PERRY G L W, BURKHARDT T, et al. Forest seedling community response to understorey filtering by tree ferns [J]. *J Veg Sci*, 2018, 29(5): 887–897. doi: 10.1111/jvs.12671.
- [52] BROCK J M R, PERRY G L W, LEE W G, et al. Pioneer tree ferns influence community assembly in northern New Zealand forests [J]. *New Zeal J Ecol*, 2018, 42(1): 18–30. doi: 10.20417/nzj ecol.42.5.
- [53] COOMES D A, ALLEN R B, BENTLEY W A, et al. The hare, the tortoise and the crocodile: The ecology of angiosperm dominance, conifer persistence and fern filtering [J]. *J Ecol*, 2005, 93(5): 918–935. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01012.x.
- [54] ROONEY T P, WALLER D M. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems [J]. *For Ecol Manage*, 2003, 181(1/2): 165–176. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00130-0.
- [55] STEWART A J A. The impact of deer on lowland woodland invertebrates: A review of the evidence and priorities for future research [J]. *Forestry*, 2001, 74(3): 259–270. doi: 10.1093/forestry/74.3.259.
- [56] BAIS H P, VEPACHEDU R, GILROY S, et al. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions [J]. *Science*, 2003, 301(5638): 1377–1380. doi: 10.1126/science.1083245.
- [57] ISMAIL B S, CHONG T V. Effects of the extract of *Dicranopteris linearis* on seed germination and seedling growth of selected common weeds in Malaysia [J]. *Allelopathy J*, 2007, 20(2): 287–296.
- [58] MEDEIROS A C, LOOPE L L, FLYNN T, et al. Notes on the status of an invasive Australian tree fern (*Cyathea cooperi*) in Hawaiian rain forests [J]. *Amer Fern J*, 1992, 82(1): 27–33. doi: 10.2307/1547758.
- [59] DURAND L Z, GOLDSTEIN G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii [J]. *Oecologia*, 2001, 126(3): 345–354. doi: 10.1007/s004420000535.
- [60] CHRISTENHUSZ M J M, TOIVONEN T K. Giants invading the tropics: The oriental vessel fern, *Angiopteris evecta* (Marattiaceae) [J]. *Biol Invas*, 2008, 10(8): 1215–1228. doi: 10.1007/s10530-007-9197-7.
- [61] DE WINTER W P, AMOROSO V B. *Plant Resources of South-East Asia*, Vol. 15(2) [M]. Leiden: Backhuys Publishers, 2003: 164–165.
- [62] SRIVASTAVA K. Conservation and management plans for *Angiopteris evecta* (Forst.) Hoffm. (Marattiaceae: Pteridophyta): An endangered species [J]. *Ethnobot Leaflets*, 2008, 2008(1): 4.
- [63] YANG L, HUANG Y H, LIMA L V, et al. Rethinking the ecosystem functions of *Dicranopteris*, a widespread genus of ferns [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 11: 581513. doi: 10.3389/fpls.2020.581513.
- [64] SSALI F, MOE S R, SHEIL D. Tree seed rain and seed removal, but not the seed bank, impede forest recovery in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn)-dominated clearings in the African highlands [J]. *Ecol Evol*, 2018, 8(8): 4224–4236. doi: 10.1002/ece3.3944.
- [65] DE LA CRETAAZ A L, KELTY M J. Establishment and control of hay-scented fern: A native invasive species [J]. *Biol Invas*, 1999, 1(2): 223–236. doi: 10.1023/A:1010098316832.
- [66] HORSLEY S B, STOUT S L, DECALESTA D S. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest [J]. *Ecol Appl*, 2003, 13(1): 98–118. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0098:WTDIOT]2.0.CO;2.
- [67] DE LA CRETAAZ A L, KELTY M J. Development of tree regeneration in fern-dominated forest understoreys after reduction of deer browsing [J]. *Restor Ecol*, 2002, 10(2): 416–426. doi: 10.1046/j.1526-100X.2002.02037.x.
- [68] MONTGOMERY R A, REICH P B, PALIK B J. Untangling positive and negative biotic interactions: Views from above and below ground in a forest ecosystem [J]. *Ecology*, 2010, 91(12): 3641–3655. doi: 10.1890/09-1663.1.
- [69] DELUCA T H, ZEWDIE S A, ZACKRISSON O, et al. Bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) promotes an open nitrogen cycle in heathland soils [J]. *Plant Soil*, 2013, 367(1/2): 521–534. doi: 10.1007/s11104-012-1484-0.
- [70] HE X B, LIN Y H, HAN G M, et al. Litterfall interception by understorey vegetation delayed litter decomposition in *Cinnamomum camphora* plantation forest [J]. *Plant Soil*, 2013, 372(1/2): 207–219. doi: 10.1007/s11104-013-1734-9.
- [71] DEARDEN F M, WARDLE D A. The potential for forest canopy litterfall interception by a dense fern understorey, and the consequences for litter decomposition [J]. *Oikos*, 2008, 117(1): 83–92. doi: 10.1111/j.

- 2007.0030-1299.16136.x.
- [72] RICE E L. Allelopathy [M]. 2nd ed. New York: Academic Press, 1984: 1–2.
- [73] WANG H H, CHEN B J, HSU L M, et al. Allelopathic effects of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) in Taiwan [J]. Allelopathy J, 2011, 27(1): 97–110.
- [74] SCHREINER M, BAUER E M, KOLLMANN J. Reducing predation of conifer seeds by clear-cutting *Rubus fruticosus* Agg. in two montane forest stands [J]. For Ecol Manage, 2000, 126(3): 281–290. doi: 10.1016/S0378-1127(99)00100-0.
- [75] JI D C. Effects of high-density *Diplopterygium glaucum* on the update and growth of *Schima superba* secondary forest [D]. Shanghai: East China Normal University, 2015.
季德成. 高密度里白对次生木荷林更新及生长的影响 [D]. 上海: 华东师范大学, 2015.
- [76] BRICKER M, MARON J. Postdispersal seed predation limits the abundance of a long-lived perennial forb (*Lithospermum ruderale*) [J]. Ecology, 2012, 93(3): 532–543. doi: 10.1890/11-0948.1.
- [77] FORBES A S, NORTON D A, CARSWELL F E. Tree fern competition reduces indigenous forest tree seedling growth within exotic *Pinus radiata* plantations [J]. For Ecol Manage, 2016, 359: 1–10. doi: 10.1016/j.foreco.2015.09.036.
- [78] WALKER L R. Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico [J]. J Veg Sci, 1994, 5(4): 525–532. doi: 10.2307/3235979.
- [79] GILLMAN L N, OGDEN J. Physical damage by litterfall to canopy tree seedlings in two temperate New Zealand forests [J]. J Veg Sci, 2001, 12(5): 671–676. doi: 10.2307/3236907.
- [80] GILLMAN L N, WRIGHT S D, OGDEN J. Response of forest tree seedlings to simulated litterfall damage [J]. Plant Ecol, 2003, 169(1): 53–60. doi: 10.1023/A:1026288306932.
- [81] GILLMAN L N, OGDEN J. Microsite heterogeneity in litterfall risk to seedlings [J]. Austr Ecol, 2005, 30(5): 497–504. doi: 10.1111/j.1442-9993.2005.01485.x.
- [82] TANG J M, ZHAI M P. Advances in the factors affecting natural forest regeneration [J]. J Fujian Coll For, 2005, 25(4): 379–383.
汤景明, 翟明普. 影响天然林树种更新因素的研究进展 [J]. 福建林学院学报, 2005, 25(4): 379–383.
- [83] BAER A, WHEELER J K, PITTMANN J. Not dead yet: The seasonal water relations of two perennial ferns during California's exceptional drought [J]. New Phytol, 2016, 210(1): 122–132. doi: 10.1111/nph.13770.
- [84] WRIGHT D M, TANENTZAP A J, FLORES O, et al. Impacts of culling and exclusion of browsers on vegetation recovery across New Zealand forests [J]. Biol Conserv, 2012, 153: 64–71. doi: 10.1016/j.biocon.2012.04.033.
- [85] MÅREN I E, VANDVIK V, EKELUND K. Restoration of bracken-invaded *Calluna vulgaris* heathlands: Effects on vegetation dynamics and non-target species [J]. Biol Conserv, 2008, 141(4): 1032–1042. doi: 10.1016/j.biocon.2008.01.012.
- [86] SILVERTOWN J, DODD M, GOWING D. Phylogeny and the niche structure of meadow plant communities [J]. J Ecol, 2001, 89(3): 428–435. doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00553.x.
- [87] TANNER J E. The influence of clonality on demography: patterns in expected longevity and survivorship [J]. Ecology, 2001, 82(7): 1971–1981. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[1971:Tiocod]2.0.Co;2.
- [88] BUSSE M D, COCHRAN P H, BARRETT J W. Changes in ponderosa pine site productivity following removal of understory vegetation [J]. Soil Sci Soc Amer J, 1996, 60(6): 1614–1621. doi: 10.2136/sssaj1996.03615995006000060004x.
- [89] ABE M, IZAKI J, MIGUCHI H, et al. The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest [J]. J Veg Sci, 2002, 13(4): 565–574. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02083.x.
- [90] FARRIS-LOPEZ K, DENSLow J S, MOSER B, et al. Influence of a common palm, *Oenocarpus mapora*, on seedling establishment in a tropical moist forest in Panama [J]. J Trop Ecol, 2004, 20(4): 429–438. doi: 10.1017/s0266467404001531.
- [91] YOUNG T P, CHASE J M, HUDDLESTON R T. Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration [J]. Ecol Restor, 2001, 19(1): 5–18. doi: 10.3368/ER.19.1.5.
- [92] MARQUES M C M, BURSLEM D F R P. Multiple stage recruitment limitation and density dependence effects in two tropical forests [J]. Plant Ecol, 2015, 216(9): 1243–1255. doi: 10.1007/s11258-015-0505-5.
- [93] GALLEGOS S C, HENSEN I, SAAVEDRA F, et al. Bracken fern facilitates tree seedling recruitment in tropical fire-degraded habitats [J]. For Ecol Manag, 2015, 337: 135–143. doi: 10.1016/j.foreco.2014.11.003.
- [94] MARRS R, LE DUC M G, MITCHELL R J, et al. The ecology of bracken: Its role in succession and implications for control [J]. Ann Bot, 2000, 85(S2): 3–15. doi: 10.1006/anbo.1999.1054.
- [95] COLE R J, HOLL K D, KEENE C L, et al. Direct seeding of late-successional trees to restore tropical montane forest [J]. For Ecol Manag, 2011, 261(10): 1590–1597. doi: 10.1016/j.foreco.2010.06.038.
- [96] DOUTERLUNGNE D, THOMAS E, LEVY-TACHER S I, et al. Fast-growing pioneer tree stands as a rapid and effective strategy for bracken elimination in the neotropics [J]. J Appl Ecol, 2013, 50(5): 1257–1265. doi: 10.1111/1365-2664.12077.