

## 林窗研究进展(综述)

梁晓东 叶万辉\*

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

**摘要:** 林窗研究已成为当前森林生态学关注的热点之一。它是森林循环更新的一个重要阶段,也是维持森林生物多样性的一个重要环境。本文从林窗的基础理论、概念、特征、林窗的影响作用、林窗模型以及林窗与森林经营等方面,简要介绍了当前国内外有关林窗的研究状况、热点及展望。

**关键词:** 林窗; 干扰; 生物多样性;

**中图分类号:** S718.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-3395(2001)04-0355-10

## ADVANCES IN STUDY ON FOREST GAPS

LIANG Xiao-dong YE Wan-hui\*

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

**Abstract:** Canopy gap, mainly caused by small scale of disturbance, plays an important role in forest regeneration cycle. Gaps increase species diversity of forest communities through the heterogeneity of the habitat, which effect species composition, forest structure, dynamics, and the biodiversity in forests. In this paper, a review of the study on gap characteristics, gap-phase regeneration, dynamic models in gap researches, as well as gap theory is presented.

**Key words:** Gap; Disturbance; Biodiversity

林窗(gap, 又译林隙<sup>[1,2]</sup>或林冠空隙<sup>[3-5]</sup>)是在森林生态系统长期变化中必不可少的要素之一。林窗的形成和变化构成了森林景观的流动镶嵌结构,对植被的正常更新具有重要作用<sup>[3,6,7]</sup>。林窗作为一种经常发生的小规模的干扰(small scale disturbance)<sup>[8]</sup>,是森林循环更新的一个重要阶段。林窗动态与森林生物多样性有着密切的关系,它是森林群落内众多物种共存和多样性维持的基础,也是森林景观结构与动态的基础。林窗在为森林苗木更新提供主要场所的同时,也构成了维持森林物种多样性的重要环境。林窗的形成与消亡过程也正是森林不断发育与更新的生态学过程。近年来的森林动态学研究表明,林窗在森林的结构、动态和多样性维持中起着重要的作用,已成为当前森林生态学研究的最活跃领域之一。因此,对林窗的研究有着重要的理论和实践意义。

### 1 森林动态的基本理论

#### 1.1 森林动态理论

自二十世纪以来,演替成为生态学中最重要而又具争议的基本概念之一。而群落演替又称为

收稿日期:2000-10-24

基金项目:中国科学院生物科学与技术研究特别支持费课题(STZ97-1-05)

\* 通讯作者 Corresponding author

生态演替,是指群落经过一定历史发展时期,由一种类型转变为另一种类型的顺序过程,也就是在一定区域内群落的发展替代过程<sup>[9]</sup>。有关演替方面的学说更是层出不穷,如:Clements (1921)的单元顶极配置假说,Tansley (1935)的多元顶极学说,Whittaker (1953)的顶极配置学说,以及 Pickett 等(1985)的等级演替理论等等。

总的来说,关于群落演替存在着两种观点,即平衡论和非平衡论,Pickett 等提出的等级演替理论将演替原因和机理的等级概念框架划分为三个不同层次,较详细地分析了演替的原因,综合考虑了大部分因素,强调了一种非平衡的观点<sup>[10]</sup>。不管是平衡论,还是非平衡论,关键在于研究的规模问题。在较大规模的群落组成是平衡的,较小规模的可能是非平衡的。然而,干扰和生境异质性作为群落演替更新的重要生态动力(ecology force)则是肯定的<sup>[2,11]</sup>。

森林总是处于不断的发展变化之中,将干扰状况与树木生物学特征结合在一起,就形成了森林群落的动态变化过程。在森林群落中,存在着由干扰所驱动森林循环(forest cycle)或称森林生长循环(forest growth cycle)。这一过程大致划分为三个阶段,即林窗阶段(gap phase)、建立阶段(building phase)和成熟阶段(mature phase)<sup>[6,12]</sup>。根据这种划分,森林群落被认为是空间上处于不同发育阶段的斑块镶嵌体,这种斑块镶嵌体处于不断的动态变化之中<sup>[13]</sup>。因此,在整个森林景观中,就形成了一种此起彼伏的斑块动态过程。森林植被被看作是一个镶嵌体,其镶嵌单位在空间上构成镶嵌群落、镶嵌生态系统等静态镶嵌(static mosaic),在时间上则构成镶嵌季节相、镶嵌更新和镶嵌演替等动态演替(dynamic mosaic)<sup>[5,14]</sup>。因此,森林成为一个空间上异质、时间上变动的“流动镶嵌体”。这种森林循环的理论摆脱了以往把森林群落当做匀质性实体的观点。森林中由自然的和人为的干扰所形成的林冠空隙,构成了森林景观中的镶嵌体。尽管人们对这种林冠空隙的特征、动态机制等还有争议,但都认为它在维持森林群落的组成结构和生物多样性方面有着重要的作用。

## 1.2 干扰

干扰是自然界普遍存在的现象之一,其作为森林群落发展的内在生态动力,已受到诸多学者的重视。最初引起人们重视的是大规模的灾害性干扰,如森林火灾、台风或地震等引起的森林中大量树木的死亡或大面积树木倒伏。根据干扰产生的林冠空隙的大小,可以将其分为粗尺度干扰(coarse-scale disturbance)与细尺度干扰(fine-scale disturbance)。林冠空隙(canopy openings)从 0.1–100 000  $\text{hm}^2$  范围的称之为粗尺度干扰,0.1  $\text{hm}^2$  以下的为细尺度干扰<sup>[9]</sup>,它们又分别称为大尺度干扰与小尺度干扰,二者并非独立的,而是互有影响<sup>[15]</sup>,大尺度干扰的发生会减少小尺度干扰(如林窗)发生的频率;小尺度干扰的大面积不断发生,也会导致大尺度干扰的产生。由一株树或几株树所形成的林窗面积通常为 25–1 000  $\text{hm}^2$ <sup>[17]</sup>,所以林窗是一种小尺度干扰。而对于野火、风与火山爆发等自然灾害引起的干扰,则属于大尺度干扰。

无论是小尺度干扰还是大尺度干扰,对森林群落的常规更新都起着重要的作用。干扰所形成的林窗导致了森林循环或森林生长循环,它是植物群落形成与维持的驱动力,并且使植物群落成为不同发育阶段斑块的镶嵌体<sup>[16]</sup>。干扰通过对个体的综合影响,使种群的年龄结构、大小和遗传结构随之改变,而且生活史特征与干扰方式的连锁反应,可能导致群落对干扰反应的进化。干扰也会影响群落的丰富度、优势度和结构,进而对景观的结构和功能产生影响。干扰是景观异质性的主要来源。它可以改变资源和环境的质与量以及所占据空间大小、形状和分布。干扰的这些作用都决定

了演替的非平衡性<sup>[19,20]</sup>。总的来说,对于干扰状况,尤其在林窗方面的研究,有助于进一步探讨林窗的形成规律,揭示森林循环的动态规律与生物多样性维持的机制。

### 1.3 时空尺度(spatio-temporal scale)

从生态学意义上来说,尺度是指所研究的生物系统面积的大小,即空间尺度(spatial scale),或是动态的时间隔离,即时间尺度(time scale)。时空尺度通常可确定为最小尺度,最大尺度和最适尺度,低于最小尺度和大于最大尺度的镶嵌单位则是另一异质性的镶嵌单位<sup>[14]</sup>。时空尺度对于不同的等级系统或客观实体是不同的。传统的森林生态学理论将其研究的对象分为:个体、种群、群落与生态系统,并相应产生了研究各级水平的理论与方法。现代生态学研究开始重视生态系统空间格局的尺度和异质性,提出了以空间异质性为基础的等级理论。这些理论将复杂的景观分解为不同时空尺度的亚系统,而亚系统的集合又可以在更高一级水平上来解释系统的功能<sup>[21]</sup>。在景观生态学中关注的是空间异质性的原因与结果,而非空间尺度的具体范围。但是,空间异质性的程度如何却依赖于尺度<sup>[22]</sup>。90年代初,S. A. Levin 在论述生态学的格局与尺度的问题时指出,“事实上每个生态系统在空间、时间和组织尺度上,都表现出异质性、变异性和斑块化”<sup>[23]</sup>。对于不同的生态系统,要选择相应的最适尺度来研究。在不同的等级系统中,林窗则是研究森林景观格局和动态的一个重要的空间尺度,是个体、种群、群落和景观生态学研究的基本时空动态单位。

## 2 林窗的特征

### 2.1 林窗的概念

英国生态学家 A. S. Watt 首先提出林窗(gap)的概念,它主要是指森林群落中老龄树死亡或因偶然性因素(如干旱、台风、火灾等)导致成熟阶段优势树种的死亡,从而在林冠层造成空隙的现象<sup>[24]</sup>。Runkle 和 Barden 在对同一森林群落的研究中指出:“林窗就是丛林中单株树、树的某一部分或多株树死亡所形成的林冠空隙”<sup>[9,25]</sup>。Runkle 深入研究后,对林窗的概念进行了扩充,并将林窗的定义分为两类:①林冠空隙(canopy gap)指直接处于林冠层空隙下的土地面积或空间(狭义的林窗)。②扩展林窗(expanded gap)指由林冠空隙周围树木的树干所围成的土地面积或空间。它包括了林冠空隙及其边缘到周围树木树干基部所围成的面积或空间部分(广义的林窗)<sup>[25,26]</sup>。但 Spies 等指出,从森林景观角度上,林窗产生的大小有广阔的范围,可由单个树枝或单株树的死亡到由灾难性的野火所产生成百上千公顷的空地或空隙<sup>[27]</sup>。对林窗的不同定义是由于不同学者从不同的研究角度采取不同尺度而造成的。但总体来看,其内涵基本一致。

森林群落中林冠层乔木的死亡必然导致森林内部形成林窗。对于树木的死亡原因有其内部因素与外部因素。内部因素包括生理效率的降低、树木的衰老、生长状况变差、林分分层结构中优势树种的腐朽等;外部因素包括自然灾害(如火灾、台风、暴雨、地震、干旱)、人为干扰(砍伐森林、盗伐)等<sup>[1,7,16]</sup>。这些因素中的某一方面或几个方面共同造成了森林中树木的折干、枯立、风倒或死亡等事件的发生,从而导致森林中相对连续的林冠层面出现间断的现象。这种空间上的不连续现象,在形态上就表现为一定尺度的空隙,即林窗。林窗的创造者(gap maker)一般是指创建林窗的树木,其组成一般是占据主林层的多年生优势树种。可以说,林窗的形成主要是由于林冠层乔木树种的根拔、枯朽、倒伏或死亡等原因所造成。总体来说,林窗的形成方式主要有三种:①折断;②枯立;③树倒。

## 2.2 林窗的形状、大小与分布

从水平面上来看,林窗的形状是不规则的,有圆形、椭圆形、多边形、浑圆形等<sup>[5,7,28]</sup>。但总体来说,其形状近似于椭圆形<sup>[5-21]</sup>。林窗的大小是林窗的重要特征,它不仅反映了林窗内微环境因子的变动,而且提供了林窗内更新种类所能利用的空间资源。大多数研究者将其范围确定为4-1 000 m<sup>2</sup>。林窗的空间分布指林窗在不同空间上的分配与组合规律。对于林窗的空间分布格局,不同学者因研究地的选择不同而有不同的结果,如:聚集分布、Poisson分布(随机分布)、均匀分布等<sup>[1,19,29]</sup>。林窗不仅在同一林型中有不同的空间变化规律,而且在不同的地域或地理纬度上也有很大的差异<sup>[19]</sup>。有关林窗的特征方面,臧润国等有较为详细的介绍<sup>[7,30]</sup>。

## 3 林窗的影响和作用

### 3.1 对森林生境的影响

林窗最直接、最重要的作用是引起生境中光照的增加。林窗不但增加了光到达森林下层的持续时间,而且增加了生境内的光照强度,林窗内的光照强度明显大于林下<sup>[2,9,15,16,31,32]</sup>。林窗是介于林冠和全光环境的一个中间类型,它既有林冠环境条件下的特性,又有光照强度较高、土壤有机质分解较快的特点。其环境相对较为复杂,空间异质性较大,从而引起林下植被的多样性指数也较高<sup>[31]</sup>。林窗地面光照水平的提高,不仅在林窗垂直投影下方的地面,而且可扩展到林窗外部到林缘<sup>[33]</sup>。林窗的大小对光环境影响很大:一天的光照时间内,大林窗中心比小林窗或郁闭层受到更多的光照<sup>[4]</sup>。在大林窗中,不仅光照水平比小林窗和林下的高,而且光合有效辐射所占的比例也大。在哥斯达黎加的研究表明,一般林下的光合有效辐射是全光照的1%-2%,而在200 m<sup>2</sup>的林窗中心则为9%,在400 m<sup>2</sup>的林窗中则为20%-35%<sup>[23]</sup>。即光照强度是大林窗 > 小林窗 > 林下。在林窗中光斑(sunfleck)的现象比较明显,光斑是指从林冠空隙透射下来的直射太阳光,这些直射光时间短,连续几秒钟至几分钟,强度较高。光斑在时间上和水平空间上呈聚集式分布<sup>[20]</sup>。目前对其研究较多。不同森林中林窗光环境的主要差异在很大程度上是林分高度与地理纬度的函数。在同一类型的森林中,不同地理区域内的纬度差异也会导致林窗光状况的不同,如在温带的林窗最大初始光强低于热带林窗<sup>[30,34]</sup>。而同一林窗中,由于一年中太阳高度角的不同而导致不同时期光环境不同。它随季节、时间的变化而变化。林窗的方向不同,也会影响到林窗的光照分布,例如南-北向的林窗与东-西向的林窗内光环境明显不同,南-北向的林窗光照水平大于东-西向的<sup>[34]</sup>。

林窗一方面改变了生境光照的条件,另一方面也改变了水、热条件。林窗内的温度一般比林下的高,而且变动幅度也大<sup>[7,11,16]</sup>。林窗内与林下湿度差异也较大。一般来说,林窗内的空气湿度较低,而土壤表面的蒸发量较大,但到距地表数厘米的土壤下层后,林窗内土壤的湿度就较林下的高。因为林下树木根系的水分吸收较大<sup>[28]</sup>。安树青等在南京紫金山次生林林窗的研究中发现,林窗内大气温、湿度的日变化比其空间变化更明显,并且林窗与林下的温、湿度差异明显,且群落的温度、湿度时序变化均呈单峰型<sup>[5]</sup>。在群落的温度、湿度的日变化曲线多呈单峰型这一点上,与王伯荪等对鼎湖山森林小气候的研究<sup>[35]</sup>结果类似。张一平等在西双版纳次生林林窗的研究中指出,由于林窗不同区域所受太阳辐射的影响不同,加上林缘热力效应的综合作用,林窗中存在明显的气温差异,特别是最高气温差异显著;气温最高值和气温日较差最大值不在林窗中央而出现在林窗东侧林缘林冠垂线处。这势必造成林窗不同区域热量传输的不同,形成林窗小气候的差异<sup>[11]</sup>。林窗改变了森林内

部的局部湿度,造成森林内部湿度的异质性。造成这种异质性的强度与林窗大小及干、湿季节有关<sup>[29,37]</sup>。

林窗的形成,影响了土壤的理化性质。林窗内各种微环境土壤中渗出的营养水平无明显差异,但是枯倒木腐烂释放的营养可以作为树木生长所需的营养库<sup>[38]</sup>。安树青等的研究表明,在紫金山次生林林窗内晴天时中心带、边缘带和林下的土壤水份分别为9.8%,12.0%,12.4%,阴雨天则为25.2%,19.4%,17.8%<sup>[9]</sup>。土壤C、N及C/N比、K、Fe、Al等元素有显著的空间差异,但无明显的分布规律,P、Ca、Mg、Cu、Zn、Mn等仅有微弱差异,而Ba、La等无差异<sup>[11]</sup>。随着时间的延长,枯倒木剩余生物量的百分率减少,而N、P、K、Ca、Mg、Na的含量则增多,N/P值则随着腐烂程度的增加而增大<sup>[15]</sup>。林窗大小、季节的不同也会造成林窗内土壤特征的变化与不同,引起林窗内的土壤养分状况与资源有效性的改变。

随着林窗的形成,树倒掘坑、倒丘、倒坑的现象时常出现,造成了林窗内微地形环境发生相应的变化。此外,同一生境中不同林窗的土壤基质也存在差异,从而增加了森林中微地形的多样性。林窗中的倒木,主要是林窗形成木对林窗微地形的形成及树种更新也起着重要的作用<sup>[39]</sup>。总之,森林生境因林窗的形状、大小、纬度、位置及季节等的变化影响而表现出不同的特点,尤其是林窗内的小气候。在林窗内,光照、大气温度、大气湿度、土壤水分和土壤元素均有明显的空间变化。

### 3.2 对森林树种的影响

林窗的形成导致微环境的变化,使林下植物种类及其数量发生变化,从而影响森林树种的组成。林窗中的光变化对森林树种的影响较大,而且不同的树种对林窗特征也有不同的反应。Miles的林窗实验性研究表明林窗内植物存在明显的异质性<sup>[40]</sup>。Whitmore将物种划分为两类不同的生态物种(ecological groups of species),即先锋树种(pioneer species)与顶极树种(climax species)或称为非先锋树种(non-pioneer species),它们具有不同的个体或种群生态学特征。先锋树种的种子仅在林窗空地萌发生长,其秧苗不能生长于林冠树荫下。而顶极(非先锋)物种的种子可在森林林冠下萌发,其秧苗可在森林林冠树荫下生长<sup>[13]</sup>。对耐阴顶极物种的影响主要表现在使其幼苗从受压制状态释放出来。大多数自然更新的森林树种,其幼苗是耐阴的,但在无林窗的条件下,幼苗生长受压制,只有当光照增加到一定的程度,才能释放出来并生长为成年植株。对于不耐阴的先锋物种的影响是促进其种子萌发和幼苗定居。许多在森林底层保持长期休眠的、小的需光种子,直到林窗形成后才能开始萌发。因此,林窗提供的光照是不耐阴树种更新所必需的条件<sup>[9,13]</sup>。Canham指出林窗中的耐阴树种在形态、生理方面受到限制,不同耐阴性树种对林窗的反应也不相同<sup>[9]</sup>。Martinet-Ramos等指出Whitmore的两分法(先锋/顶极种)框架在区别具不同生活史的物种时是适用的,而当考虑种群内的变动性时,这种严格的区分将变得令人迷惑起来。他还指出,这种框架与生态和进化的分类方式相比较为简化<sup>[41]</sup>。但是大部分学者在研究中都采用了Whitmore的两分法,而且树种对林窗反应的两大类生态物种的原则已成为众多研究者的一个基本研究方法<sup>[41-44]</sup>。

林窗大小也会引起森林树种组成的差异,并且影响到非耐阴树种和耐阴树种的比例<sup>[9,36]</sup>。吴刚在长白山红松阔叶混交林的研究中指出,林窗形成后阳性先锋树种首先侵入,出现频度较高,占据较宽的生态位。随着林窗年龄的增加,树种间的竞争逐渐增大,阳性树种的生长逐渐受到限制,阴性树种逐渐增多。林窗大小与树种出现频度早负相关:更新乔木出现频度为7.27%,更新灌木出现

频度为 21.02%<sup>[45]</sup>。林窗内的草本植物种类多样性和均匀度指数均高于林冠下生长的草本层<sup>[31,45]</sup>。在林窗内,不同树种对林窗产生的正负反应也不相同<sup>[47]</sup>。随着林窗形成年龄的增加,不同树种的不同个体在对林窗资源的利用和竞争中造成了各自生态位的分化,树种的特征也会随之改变<sup>[34]</sup>。在林窗的较早期,灌木最为繁茂,而在发育时期,中小乔木树种最繁茂,林窗发育晚期,大乔木最为繁茂,每个树种的具体最适时期各有差别<sup>[46]</sup>。林窗内树种的数量变化(更新密度)一般大于其在非林窗林分下的密度,树种更新密度随林窗大小的变化呈现出单峰型的反应。树种更新密度对林窗发育阶段有单峰型、双峰型和变化不明显三种反应类型<sup>[17,49]</sup>。臧润国等在海南坝王岭热带山地雨林的研究中指出,主要树种的更新密度随林窗年龄阶段的变化曲线有单峰型和双峰型两大类,而单峰型又包括了前期高峰型、中期高峰型和后期高峰型三种类型。随着林窗不同年龄阶段的变化,树种多样性的变化趋势基本上为单峰型,在 10-30 年期间的多样性最大<sup>[49]</sup>。

总之,当林窗形成后,林窗内环境条件发生了较大的变化,不同树种对此作出不同的反应。前期更新的树木个体在生长和结构上表现出一定的反应,林窗土壤种子库中或新侵入树种的种子逐渐萌发生长,有些树木的根茎也会产生无性系植株(ramet)侵入林窗。随着林窗年龄的增加,树种生态位分化,林窗不断被填充,最后进入林冠层的只有少数树种的少数个体<sup>[50]</sup>。可见,林窗的发生发展过程,就是不同树种的更新与填充过程。林窗的形状大小、年龄与分布的不同对森林树种产生的影响也不同。在大小不同的林窗底层,物种的相对生长率与存活率也不同<sup>[51]</sup>。

### 3.3 在森林群落更新中的作用

植物群落的更新除了取决于植物繁殖或传播体,尤其是种子源和种子的数量,还在很大程度上取决于群落内部条件或植被发育的反馈效应。林窗对森林更新的作用主要是影响植物的侵入和定居,并对群落结构和景观格局产生影响。

#### 3.3.1 植物的侵入和定居

林窗入侵种,来自散布进去的种子,或在形成林窗前就已存在于种子库中,或在干扰中幸存下来的幼苗或折干后树桩的萌蘖。因此,林窗发生时间与种子大小、耐阴幼苗存活时间之间的关系,决定了林窗被哪种树种入侵<sup>[9,30]</sup>。林窗小生境中光照条件、气温都较林下高,具有较好的光热条件,无疑有利于更新苗木的生长发育<sup>[1]</sup>。臧润国在长白山红松阔叶林研究中也指出,树种无论在多大面积或哪个发育阶段,林窗中的更新密度都比非林窗林分下对应的幼苗树木和小径木的密度大<sup>[17]</sup>,灌木和草本也在林窗内大量更新繁殖<sup>[17,31,46]</sup>。Brokaw 的研究表明,更新的个体可能来自林窗形成后的种子扩散,也可能来自种子或幼苗库<sup>[52]</sup>。然而,Meclnahan 与 Wolfe 研究表明,当树木种子传入被强烈干扰的林窗中时,没有能存活的记录<sup>[50]</sup>。

林窗发生地与种子源的距离,以及种子散布的机理,决定了哪一树种能到达林窗。林窗距种子源越近,种子传入林窗的可能性越大,因此,种子散布机理也是重要的。林窗的形成对种子到达、存活于林窗及幼苗生长到成熟植株起着重要作用<sup>[9]</sup>。

林窗对许多森林树种的定居和生长发育都是必要的,因为林窗内异质的环境对种子萌发和幼苗定居起了选择的作用。林窗大小也会引起根系间竞争和内生菌根感染的变化。林窗与非林窗的森林底层相比,有较少的病原体和树枝残体,并且新林窗为食果动物提供的资源较少,也是鸟类栖息、蝙蝠飞行的危险境地,因而降低了种子和幼苗在林窗中的死亡率。因此,定居在林窗中的幼苗

通常比森林底层的多得多<sup>[14]</sup>。林窗特征与种子特性及其它生物和非生物因素的相互作用,决定了树种能否到达、存活于林窗中及发育成熟,从而最终决定群落的更新水平。林窗随森林的更新而逐渐消失。林窗的形成与消亡过程也正是森林不断发育与更新的生态学过程。

### 3.3.2 群落结构和景观格局

林窗影响着群落的组成、结构及其动态变化过程,其变化过程形成了一个地区的森林景观格局及其动态变化特征。森林景观格局就是一个地区的大型干扰与小型干扰的交替作用以及不同树种对这些干扰的各种反应的结果<sup>[6,53]</sup>。Lorimer 指出,假定北美的温带阔叶林中林窗形成的速度不变,则北方阔叶林中将有 12%左右的面积被林窗幼树所占据,18%左右被小径木所占据,24%被成年树木所占据,而 46%左右被大树所占据。在实际情况下,林窗中只占 10%甚至更少的面积,大约 70%左右的林分面积仍为成年或大树占据<sup>[6]</sup>。林窗的形成促进了优势种群的更新,并且促进了群落物种的多样性<sup>[3,16,49]</sup>。随着林窗面积的增大,树种的多样性,总基部断面积和个体数都增加。而且,树木密度也在林窗形成后迅速增大,然后在 3-6 年后达到某一水平或下降。一般顶极物种的密度并不随林窗的大小而变化。林窗不仅对森林中的乔木树种具有重要的作用,而且还对林中灌木和草本植物的组成、结构、生长和动态具有重要的影响<sup>[17,31,40]</sup>。可见,林窗的动态过程在森林群落结构与动态过程中起着重要的作用。林窗的产生导致了先锋种和顶极种的不同更新状况,从而在森林中产生了在种类组成、种群动态和生长速度等方面明显不同的斑块镶嵌体。在不同的地区与时期内,各森林群落中林窗形成与补充速度不同,森林循环的快慢各异,循环的各阶段在森林中所占的比例又各不相同。所以在一定的森林范围内,处于不同循环阶段的斑块的形成与动态的时空变化过程,就造成了这一地区的森林景观的空间格局与时间动态的“流动镶嵌”过程。这一过程以林窗的动态为基本发生机制,但长期变化过程中大型干扰也起着一定的作用<sup>[6,53]</sup>。臧润国等在海南岛热带山地雨林的中指出,林冠层树木死亡后形成的林窗,以不同大小的斑块分布在森林景观中,扩展林窗和林冠空隙在热带山地雨林景观中所占的面积比例分别为 53.2%和 25.2%,这说明林窗是海南热带山地雨林中的重要组成部分<sup>[51]</sup>。

## 4 基于林窗理论的森林动态模型

森林动态是指一个地区的森林植被、动物区系、土壤和小气候等,随着时间的推移而发生的各种变化过程,这种变化在许多森林内呈现为一种循环的模式<sup>[55]</sup>。在森林动态模型中,理论体系比较完整,在实践中应用最成功的模型是林窗模型。林窗模型是建立在 Watt 的林窗更新、斑块镶嵌的森林循环动态理论基础上,模拟林分内单木或林分的动态变化<sup>[56]</sup>。最初的模型由 Botkin 等在研究美国 Hubbard Brook 森林的演替中提出,称为 JABOWA 模型<sup>[57]</sup>。Shugart 等对其作了改进,提出了 FORET 林窗动态模型,并对其生态学意义进行了讨论,主要用于阿巴拉契亚山落叶林<sup>[55,58]</sup>。目前,发表的林窗模型很多,如:FORAR (Mielke, et al., 1978)、FORMIS (Tharp, 1978)、SWAMP (Phipps, 1979)、BRIND (Shugart 与 Noble, 1981)、FORICO (Doyle, 1981)、KIAMBRAM (Shugart et al., 1981)<sup>[59]</sup>等。这些模型均是以林窗理论为基础,包含变量越来越多,并且与不同的地区特点结合起来,逐渐趋于强调与生物学过程、环境变量及干扰状况结合<sup>[60]</sup>。邵国凡、延晓东等在长白山阔叶红松林中进行了成功的模拟<sup>[61]</sup>。桑卫国与李景文用林窗模型研究了小兴安岭南坡红松阔叶林长期动态变化过程,在林分水平上,模拟了林木对空间、光和其它资源利用产生的竞争与生长、更新和死亡的关系

系,并通过有效性检验证明所得模型能够合理地预测森林的组成、结构和动态<sup>[56]</sup>。延晓东等应用 NEWCOP 模型评估了东北森林生态系统对可能气候变化的敏感性<sup>[61]</sup>。

林窗动态模型是当代生态学研究最具活力的研究方向之一,也是与生物学上结合最为紧密的模型类别之一。总之,森林的长期动态可以通过对其更新、生长和死亡过程,及各过程与外界环境相互作用的系统分析,形成各种关系的数学模型,得到能合理地预测森林动态过程的综合模型<sup>[59]</sup>。林窗模型与具体应用的联系日趋紧密,最终将用以解决森林经营中的一些实际问题<sup>[62]</sup>。

## 5 林窗与森林经营

林窗研究不仅具有重要的理论意义,而且具有重要的实用价值。一些森林的经营活动与林窗动态有着直接的关系,特别是异龄林的经营。在异龄林经营实践中,常常是每隔一定时期,在每个林分中采一株或一组林木。臧润国等指出,在对海南热带山地雨林进行采伐时,应以择伐为主。因为在山地雨林中,林分的自然更新方式是以形成林窗的小型树冠干扰为主,而合理的择伐与树冠干扰相类似。考虑到采伐的经济价值,择伐应在大树枯倒的前几年进行,只有在少量地段可进行面积不超过 0.25 hm<sup>2</sup> 的小面积皆伐<sup>[63]</sup>。在次生林改造过程中,对林内形成的大小不等的林窗运用斑块状造林技术,可使林窗内的目的树种生长发育迅速,并促进周围次生林木的生长<sup>[31]</sup>。运用林窗边缘效应可以为混交林的种群结构重建以及选择最佳的林木择伐面积和强度提供科学依据,因为维持一定的林窗效应强度和边缘区面积,有利于森林物种多样性的保护和林木更新<sup>[3]</sup>。Hartshorn 在秘鲁东部的 Palcazu 河谷地区进行了热带雨林的带状采伐经营试验,运用了 Palcazu 森林经营模式。这种模式综合考虑了生态、经济和社会因素在生产中的作用,主要是以达到对热带森林资源持续开发利用为目的<sup>[64]</sup>。

总之,对于森林的经营,在进行干预时,应以自然的林窗特征和干扰规律为基础,综合考虑各方面的因素以及实施经营措施的可行性。同时,应尽量模拟林窗干扰的自然规律,对森林进行科学的管理,既实现对森林的可持续经营,又达到维持和保护生物多样性的目的。

## 6 林窗研究展望

目前,我国在这方面的研究还处于对林窗基本特征的描述阶段<sup>[1-7,11,16,17,37,45,54]</sup>,对其机理、机制性的问题尚缺乏深入探讨。而国外已从早期的林窗特征研究转向林窗内生理生态学及相关机制等的研究。一般林窗动态的研究都是着重从林窗的干扰和林窗更新两方面来进行,而林窗生态环境的研究主要是为分析这两个方面提供理性的数据。在分析林窗的更新机制时,就非常需要了解林窗内生态因子的变化规律。将林窗的干扰状况、林窗生态因子的变化规律与树种的生物学特性、生理特性结合起来全面分析,才能深入了解森林群落的动态更新、物种共存以及多样性维持机制。当前,林窗研究已成为生态学研究的一个非常活跃的领域,我国在这方面尚属起步阶段。因此,加强林窗动态方面的研究,尤其是在林窗内物种生理生态与机制性方面的研究,具有重要意义和价值。

### 参考文献:

- [1] 吴刚. 长白山红松阔叶林林冠空隙特征的研究 [J]. 应用生态学报, 1997, 8(4):360-364.
- [2] 班勇. 自然干扰与森林林冠空隙动态 [J]. 生态学杂志, 1996, 15(3):43-49.
- [3] 奚为民, 钟章成, 毕润成. 四川缙云山森林群落林窗边缘效应的研究 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(3):232-242.



- [4] 夏冰,兰涛,贺善安,等. 云南亚高山冷杉林林窗的研究[J]. 植物资源与环境, 1996, 5(4): 1-8.
- [5] 安树青,洪必恭,李朝阳,等. 紫金山次生林林窗植被和环境的研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(3):245-249.
- [6] 臧润国,徐化成. 林窗干扰研究进展[J]. 林业科学, 1998, 34(1):90-98.
- [7] 刘静艳,王伯荪,臧润国. 亚热带常绿阔叶林林窗形成方式及其特征的研究[J]. 应用生态学报, 1999, 10(4):385-388.
- [8] Lonrimer C G. Relative effects of small and large disturbance on temperate hardwood forest structure [J]. *Ecology*, 1989, 70(3): 565-567.
- [9] 彭少麟. 亚热带森林群落动态学[M]. 北京:科学出版社, 1996.
- [10] Pickett S T A, Collins S L, Armosto J J. Models, mechanisms and pathways of succession [J]. *Bot Rev*, 1987, 53:335-371.
- [11] 张一平,刘玉洪,马友鑫,等. 西双版纳热带次生林林窗干热季气温分布特征的初步分析[J]. 植物资源与环境, 1999, 8(2):7-12.
- [12] Bray J R. Gap phase replacement in a maple-basswood forest [J]. *Ecology*, 1956, 37:598-600.
- [13] Whitmore T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):536-538.
- [14] 王伯荪. 植被的镶嵌体系[J]. 生态科学, 1998, 17(2):1-7
- [15] 夏冰,邓飞,贺善安. 林窗研究进展[J]. 植物资源与环境, 1997, 6(4):50-57
- [16] 吴宁. 贡嘎山东坡亚高山针叶林的林窗动态研究[J]. 植物生态学报, 1999, 23(3):228-237.
- [17] 臧润国,徐化成,高文韬. 红松阔叶林主要树种对林窗大小及其发育阶段更新反应规律的研究[J]. 林业科学, 1999, 35(3):1-9.
- [18] Kneeshaw D K, Bergeron Y. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest [J]. *Ecology*, 1998, 79(3):783-794.
- [19] Lawton R O, Putz F E. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest [J]. *Ecology*, 1988, 69(3):764-777.
- [20] Chazdon R L, Pearcy R W. The importance of sunflecks for forest understory plants [J]. *Bio Sci*, 1991, 41(11):760-766.
- [21] 葛剑平. 森林生态学建模与仿真[M]. 哈尔滨:东北林业大学出版社, 1996.
- [22] Pickett S T A, Canham C D. Landscape ecology, spatial heterogeneity in ecological systems [J]. *Science*, 1995, 269(21):331-334
- [23] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology [J]. *Ecology*, 1992, 73(6):1943-1967.
- [24] Watt A S. Pattern and process in the plant community [J]. *J Ecol*, 1947, 35:1-22.
- [25] Runkle J R. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States [J]. *Ecology*, 1981, 62(4):1041-1051.
- [26] Runkle J R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America [J]. *Ecology*, 1982, 63(5):1533-1546.
- [27] Spies T A, Franklin J F. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):543-545.
- [28] Brokaw N V L. Gap-phase regeneration in a tropical forest [J]. *Ecology*, 1985, 66(3):682-687.
- [29] 臧润国,刘涛,郭忠凌,等. 长白山自然保护区阔叶红松林林窗干扰状况的研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(2):135-142.
- [30] 臧润国,刘静艳,董大方. 林窗动态与森林生物多样性[M]. 北京:中国林业出版社, 1999.
- [31] 张艳华,聂绍基,王志西. 林窗对草本植物的影响[J]. 植物研究, 1999, 19(1):94-99.
- [32] Chazdon R L, Fetcher N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica [J]. *J Ecol*, 1984, 72: 553-564.
- [33] Canham C D. An index for understory light levels in and around canopy gaps [J]. *Ecology*, 1998, 69(3):786-795.
- [34] Thomas L P, William J P. Gap light regimes influence canopy tree diversity [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):553-555.
- [35] 王伯荪,黄庆昌. 广东鼎湖山森林群落的小气候[J]. 中山大学学报, 1965, 3:366-382.
- [36] Canham C D. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):548-550.
- [37] 臧润国,刘静艳,辛国荣. 亚热带常绿阔叶林林窗小气候初步分析[J]. 植物生态学报, 1999, 23(增刊):123-129.
- [38] Uhl C, Clark K, Dezzer N, et al. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps [J]. *Ecology*, 1988, 69(3):751-763.
- [39] Harmon M E, Franklin J F. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington [J]. *Ecology*, 1989, 70(1):48-59.
- [40] Miles J. Effect of experimental interference with stand structure on establishment of seedling in callunetum [J]. *J Ecol*, 1974, 62:

- 675-687.
- [41] Miguel M R, Elena A B, Jose S. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):555-558.
- [42] Brokaw N V L, Scheiner S M. Species composition in gaps and structure of a tropical forest [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):538-541.
- [43] Veblen T T. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):541-543.
- [44] Eugene W S, Henry F H, Carol K A, et al. Arrival and survival in tropical treefall gaps [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):562-564.
- [45] 吴刚. 长白山红松阔叶混交林林冠空腔树种更新动态规律的研究 [J]. *应用生态学报*, 1998, 9(5): 449-452.
- [46] 吴刚, 尹若波, 周永斌, 等. 长白山红松阔叶林林隙动态变化对早春草本植物的影响 [J]. *生态学报*, 1999, 19(5): 659-663.
- [47] 臧润国, 郭忠凌, 高文韬. 长白山自然保护区阔叶红松林林隙更新的研究 [J]. *应用生态学报*, 1998, 9(4):349-353.
- [48] Spies T A, Franklin J F. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):543-545.
- [49] 臧润国, 余世孝, 刘静艳, 等. 海南霸王岭热带山地雨林林隙更新规律的研究 [J]. *生态学报*, 1999, 19(2):151-158.
- [50] Connell F H. Some processes affecting the species composition in forest gaps [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):560-562.
- [51] Runkle J R. Changes in southern Appalachian canopy tree gaps sampled thrice [J]. *Ecology*, 1998, 79(5):1768-1780.
- [52] Brokaw N V L. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest [J]. *J Ecology*, 1987, 75:9-10.
- [53] 臧润国. 林隙更新动态研究进展 [J]. *生态学杂志*, 1998, 17(2):50-58.
- [54] 臧润国, 杨彦承, 刘静艳, 等. 海南岛热带山地雨林林隙及其自然干扰特征 [J]. *林业科学*, 1999, 35(1):1-8.
- [55] Shugart H H. *A Theory of Forest Dynamics* [M]. New York: Springer-Verlag, 1984.
- [56] 桑卫国, 李景文. 小兴安岭南坡红松林动态模拟 [J]. *生态学报*, 1998, 18(1):38-47.
- [57] Botkin K B, Janak J, Wallis J R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth [J]. *J Ecology*, 1972, 60:849-872.
- [58] Shugart H H, West D C. Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of chestnut blight [J]. *J Environ Manage*, 1977, 5: 161-179.
- [59] 邵国凡, 赵上洞, 舒葛特. 森林动态模拟 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1995.
- [60] 延晓东, 赵上洞. 温带针阔混交林碳量动态的模拟研究 [J]. *生态学杂志*, 1995, 14(2):6-13.
- [61] 延晓东, 赵上洞, 于振良. 中国东北森林生长演替模拟模型及其在全球变化研究中的作用 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24(1):1-8.
- [62] 于振良, 赵上洞. 林隙 (Gap) 模型研究进展 [J]. *生态学杂志*, 1997, 16(2):42-46.
- [63] Hartshorn G S. Application of gap theory to strip clear-cuts in the Peruvian Amazon [J]. *Ecology*, 1989, 70(3):567-569.