

鼎湖山林窗形成特征及其对幼树组成和多样性的影响

彭闪江^{1,2} 黄忠良^{1*} 周国逸¹ 周小勇¹ 张池¹ 贺握权³

(1. 中国科学院华南植物研究所鼎湖山森林生态系统定位研究站, 广东 肇庆 526070;

2. 佛山市环境保护研究所, 广东 广州 528031; 3. 广东教育学院生物系, 广东 广州 510310)

摘要: 在对鼎湖山自然保护区植物群落动态长期监测的基础上, 研究了保护区内各林窗成因、大小和年龄等形成特征, 以及地形位置、附近同种的成年乔木等其它相关因子, 探讨其对幼树组成和多样性的影响。林窗主要由山体滑坡、暴风雨或雷击大树、虫害等原因形成。结果显示, 幼树组成、密度和多样性随林窗形成方式而异, 因耐荫能力的差异使出现在林窗的植物不尽相同。林窗大小、年龄和地形位置的变化, 导致植物更新生态位的分化, 使幼树在林窗内分布形成同源种团。

关键词: 林窗; 生物多样性; 鼎湖山

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2003)03-0229-07

Gap Formation Characteristics and Its Effects on Sapling Composition and Diversity in Dinghushan Biosphere Reserve

PENG Shan-jiang^{1,2} HUANG Zhong-liang^{1*} ZHOU Guo-yi¹

ZHOU Xiao-yong¹ ZHANG Chi¹ HE Wo-quan³

(1. Dinghushan Forest Ecosystem Research Station, South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing 526070, China;

2. Foshan Institute of Environment Protection, Foshan 528031, China; 3. Guangdong Education College, Guangzhou 510300, China)

Abstract: Based on a long term survey of plant population dynamics, we investigated 26 gaps to study the factors that affect sapling species composition and biodiversity in gaps at different succession stages in Dinghushan Biosphere Reserve. Gap formation, gap size and age, topography and location, adult tree around gaps, saplings of tree species growing in the gaps were investigated. The formation of gaps resulted from landslide, storm, pest damage, etc. Sapling composition, sapling density and diversity in gaps were different due to different causes of gap formation. Species growing in the gaps were quite different because of their differences in shade tolerance and in succession stages. Differentiation of regeneration niche was caused by variation of gap size, age and topographic factor, which resulted in the appearance of sapling guild in the gaps.

Key words: Canopy gap; Biodiversity; Dinghushan

林窗干扰体系是同森林动态和结构紧密联系, 是森林生态系统长期维持的重要驱动力之一^[1]。林窗的产生导致森林组成和结构的异质性, 对种子萌发、幼苗定居等自然更新过程、森林物种组成结构

和动态、森林生物多样性的维持具有重要的作用^[2-5]。不同植物个体对林窗干扰的响应随着林窗特征的不同而变化, 这种响应也可能是特异性的, 并随植物生活时期和其它的环境因子(如地形条件、草

收稿日期: 2002-11-18 接受日期: 2003-02-28

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39899370); 中国科学院重大项目(KZ951-B1-110)资助

* 通讯作者 Corresponding author

食、土壤结构和种子源的距离)而变化^[6,7]。因而,林窗引起的多维生态位分化影响植物多样性的效应,应该综合其它相关因子进行分析。

林窗形成特征及其对物种更新及多样性的影响已有较多的研究^[8-12]。这些研究都表明,林窗内异质性的环境有利于种子萌发和幼苗定居,但可能忽略了由于局部微气候的变化、根系间的竞争和病原体感染对幼苗存活的影响。以往研究的重点放在对更新的前期—幼苗阶段上,而对接近更新成功的幼树阶段的研究比较有限。本文在对鼎湖山不同演替阶段植物群落动态长期监测的基础上,结合其它相关因子,研究林窗成因、特征及其对幼树组成和多样性的影响,旨在探讨南亚热带常绿阔叶林中林窗干扰对群落和物种更新行为差异的影响,以及林窗对常绿阔叶林植物多样性保护和维持等所具有的作用。

1 研究地概况

鼎湖山自然保护区位于广东省中部,毗邻珠江三角洲,北纬 23°09'21"—23°11'30",东经 112°30'39"—112°33'41"。保护区总面积 1 155 hm²,为大起伏山地丘陵,呈东北—西南走向。由于历史、文化和地形的原因,保存了具有 400 多年历史的南亚热带地带性森林植被—季风常绿阔叶林,还有山地常绿阔叶林、沟谷雨林、河岸林、混交林、马尾松林和常绿灌层等次生植被类型。其中次生植被类型是重新造林或自然更新形成的。山峰海拔为 450—600 m,最高峰鸡笼山海拔 1000.3 m,坡度平均为 30°—45°。鼎湖山属南亚热带湿润季风型气候,水热资源丰富,年平均气温 20.9℃,最冷的 1 月平均气温 12.0℃,最热的 7 月为 28.1℃。年降雨量 1 956 mm,但分布不均。年蒸发量 1 115 mm,年相对湿度 81.5%^[13]。土壤类型主要有赤红壤和黄壤。黄壤分布于海拔 300 m 以上,可达 980 m 的山地。赤红壤一般分布在海拔 700 m 以下,土层厚度大约 50—80 cm。

2 研究方法

2.1 监测内容和方法

在鼎湖山 3 种不同演替阶段的永久样地内,采用样条和网格取样相结合的方法,对样地内出现的林窗,按照 Runkle^[14]和臧润国等^[15]定义的冠空隙(canopy gap)进行调查。样条长度为 100 m,在每个林窗内设置 6 个 5 m×5 m 的网格,小于此面积的林

窗则全部统计。调查内容包括:林窗形成方式、林窗形成木、面积、地形特征,以及林窗附近 15 m 以内的乔木(dbh>10 cm)组成。记录幼树(幼苗高度>30 cm)种名,数量,高度、胸径和冠幅等。林窗年龄通过测定林窗内 3—4 株不同径级的幼树年轮进行估计。由于测定的样树在林窗形成后的生长滞后影响,因而这种方法不可避免至少有一年的错误估计。但这种年龄估计的偏差,可以结合保护区工作人员经验、周围树木腐烂情况和固定样地资料加以修正,并不影响分析的结果。面积的计算,采用椭圆形和圆形面积的计算公式进行林窗面积的估算^[14,16]。

2.2 多样性指数与相异系数公式

1) Simpson 指数 $D=1-\sum P_i^2$; 2) Shannon-Wiener 指数 $H=-\sum P_i \ln P_i$; 3) Gini 均匀度指数 $Jg_i=(1-\sum P_i^2)(1-1/S)$; 4) Jaccard 相异系数 $S_j=a/n-d$ 。式中 P_i 为某种的个体数占群落(样地)总个体数的比例, S 为物种总数^[17], a 和 d 为林窗和林冠下物种数, n 为物种总数。

2.3 分析方法

依据扩散因子的差异,将林窗内 21 个优势种分为 3 大类群:鸟类扩散、风扩散和其它因子扩散。种子外具有可食的果肉物种被定义为鸟类扩散类型,植物种子外具有适于风传播的器官为风扩散类型,其余的物种由于不具有与扩散相关的结构而依赖重力扩散的为第三种类型。

3 结果和分析

3.1 林窗形成特征、幼树组成和物种多样性格局

3.1.1 林窗成因及幼树多样性

林窗成因是环境因子对植物群落动态影响的重要方面。调查研究和长期的野外监测表明,鼎湖山不同的演替阶段中,林窗成因是多方面的。有暴风雨引起的山体滑坡、雷击等气候性原因,也有小尺度火灾、人工砍伐、树木折断(自然衰老)、虫害引起的树木枯倒等方面的原因。依出现频度排列顺序为:虫害、滑坡、雷击、暴风雨、火灾和人工砍伐(表 1),可见,鼎湖山的林窗主要成因来自自然干扰,人为干扰(火灾和人工砍伐)所占比例较小。

山体滑坡形成的林窗内幼树密度显著高于其它原因形成的林窗,但 Shannon 指数、Simpson 指数和 Gini 均匀度指数却较低,可能是因为暴雨引起山体表层土壤种子库的扰动,利于种子在林窗内萌发

表 1 鼎湖山林窗形成方式、林窗内平均物种数和幼树平均密度

Table 1 Formation cause, mean species number and mean sapling density of gaps in Dinghushan Biosphere Reserve

	林窗形成原因 Cause of gap formation						
	火灾 Fire	滑坡 Landslide	雷击 Thunder	暴风雨 Storm	虫害 Insects	人工砍伐 Logging	
林窗数目 Number of gaps	1	4	2	2	16	1	
林窗内(25 m ²)平均物种数 Mean species number	16.3	13	12.5	11	14.5	10	
林窗内(25 m ²)幼树平均密度 Mean sapling density	1.76	2.14	1.92	2.1	1.93	1.5	
Shannon 多样性指数 (H) Shannon diversity index	2.104	1.734	2.115	2.714	2.234	2.615	
Simpson 多样性指数 (D) Simpson diversity index	0.871	0.716	0.813	0.887	0.81	0.904	
Gini 均匀度指数(Jgi) Gini evenness index	0.897	0.731	0.829	0.903	0.837	0.919	

完成更新过程。火灾对种子和幼苗库资源起毁灭性的影响,形成林窗后的更新,主要是通过扩散到达的种子或无性繁殖产生新个体。即使如此,火灾形成的林窗内,幼树多样性指数依然较高,达 2.104,这可能与附近同种乔木存在有关,或是火灾能产生矿质元素丰富的土壤,创造了传播种子适宜萌发的微生境条件,因此特定条件下火灾干扰,有利于生物多样性的维持。人工砍伐形成的林窗中,原有乔木的重新萌枝生长,产生对土壤水分和养分等资源的竞争,使得幼苗生长承受较大的压力,幼树密度较低。

3.1.2 林窗形成木

从林窗内死亡木来看,主要死亡木是云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)、大叶桉(*Eucalyptus robusta*)、华润楠(*Machilus chinensis*)、荷木(*Schima superba*)、黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、厚壳桂(*C. chinensis*),占林窗形成木的 67.7%。多数为双形成木,也有 3 株或多株死亡而成为多形成木林窗。其中厚壳桂、黄果厚壳桂和华润楠的死亡,树干折倒且无明显撕裂痕迹,是樟翠尺蛾 (*Thalassodes*

quadraria) 虫害爆发引起死亡后腐烂折倒^[19]。形成木的径级和高度结构见表 2。不同的形成木所形成的林窗,幼树密度和物种多样性指数差异较大(表 3)。

3.1.3 林窗大小与幼树种群分布

鼎湖山林窗平均大小 230.21 m²,主要范围集中在 50-150 m² 之间(图 1)。林窗最大的面积 1 120 m²,由山体滑坡引起,形成木主要为锥栗(*Castanopsis chinensis*)和黄果厚壳桂,位于季风常绿阔叶林 I 号永久样地内。最小的林窗面积为 22 m²,乔木自然枯死而形成。从我们的研究结果看,鼎湖山林窗平均面积比相应季风常绿阔叶林的稍大^[19],与鼎湖山暴雨天气造成山体滑坡所形成的林窗面积较大有关。

林窗大小是表征林窗内生态环境和特征的重要指标之一。不同大小的林窗中,光照、温度、水分和土壤营养条件等生态因子组合也不同,反映出林窗环境与所对照林分环境的差别程度。由于生态因子的影响,林窗大小对各种植物的生长和繁殖产生不同的作用,进而影响到各种植物在林窗内的优势度。统计不同大小林窗中幼树出现频度,丰富度最

表 2 林窗形成木的径级和高度结构

Table 2 Class of dbh and length of downtrees in gaps

	径级 dbh class (cm)				长度 Length (m)			
	5-10	10-20	20-30	>30	5-10	10-20	20-30	>30
林窗形成木株数 Numbers of downtrees	17	8	2	2	27	4	1	2
所占比例 %	58.7	27.5	6.8	6.8	79.4	11.7	2.9	5.9

表 3 不同形成木形成的林窗中幼树密度与多样性指数

Table 3 Sapling densities and diversity indexes of different downtree species in gaps

林窗形成木 Downtree species	幼树密度 Sapling density (individuals m ⁻²)	Shannon index	Simpson index	均匀度指数 Evenness index	平均物种数 Mean species number
大叶桉 <i>Eucalyptus robusta</i>	1.48	2.85	0.92	0.95	18
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	1.83	1.85	0.75	0.77	11.5
荷木 <i>Schima superba</i>	1.87	2.09	0.84	0.88	14
橄榄 <i>Canarium album</i>	1.91	2.47	0.81	0.82	15
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	2.02	2.01	0.76	0.79	14.8
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	1.64	2.35	0.87	0.89	13.5
华润楠 <i>Machilus chinensis</i>	2.26	1.96	0.79	0.83	17
锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	2.44	2.27	0.74	0.76	15

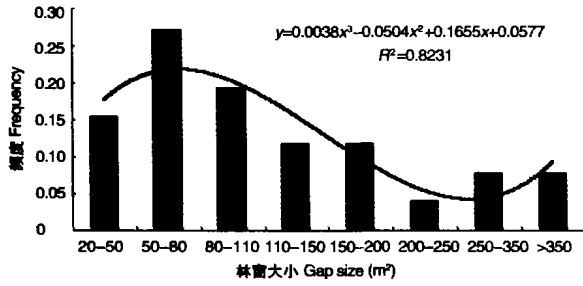


图 1 鼎湖山林窗大小的分布频度
Fig. 1 Distribution frequency of gap size in Dinghushan Biosphere Reserve

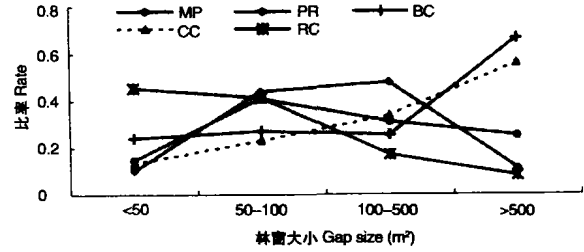


图 2 幼树丰富度最高的 5 个物种在不同大小林窗中分布倾向
Fig. 2 Distribution tendency of the five most abundant sapling species in gaps with different sizes

MP: 白栎 *Mallotus paniculatus*; PR: 九节 *Psychotria rubra*; BC: 柏拉木 *Blastus cochinchinensis*; CC: 黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*; RC: 光叶山黄皮 *Randia canthioides*.

高的 5 个物种是黄果厚壳桂、柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、白栎(*Mallotus paniculatus*)、九节(*Psychotria rubra*)和光叶山黄皮(*Randia canthioides*)。其中,光叶山黄皮、九节倾向于分布在面积小的林窗,林窗增大,幼树密度呈下降趋势。柏拉木的分布倾向与之相反,随着林窗面积增加,分布频度有增大的趋势。白栎和黄果厚壳桂的分布倾向不明显(图 2),与同种乔木的分布格局、种子扩散机制以及种源距离密切相关。黄果厚壳桂为中性树种,其成熟植株在鼎湖山分布较广。因此,母树效应使种子可以扩散到大小不同的林窗中,完成更新过程。白栎种子是鸟类的重要食物来源之一,鸟类的取食有利于

种子扩散到林窗内实现定居。其它幼树密度较高的物种,如红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)、毛稔(*Melastoma sanguineum*)等倾向于分布在大林窗,在小于 100 m² 的林窗内,则难以觅其踪迹(P<0.01)。

不同大小的林窗,Shannon 指数和 Simpson 指数变化较大。小林窗内的 Shannon 指数和 Simpson 指数相对较高,均匀度指数在 20-50 m² 级别的林窗内显著高于其它林窗(表 4)。幼树密度并没有随林窗大小增加而增加的趋势,这表明大林窗存在一种在增加的可利用资源和增加的幼树竞争之间的权衡。这种竞争可能是由于更新的物种还不足以取代林窗形成木在林分中地位的一种响应^[20]。在林窗的不同位

表 4 大小和方位不同的林窗幼树密度和多样性指数
Table 4 Density and species diversity of saplings in gaps with different sizes and at different sites

林窗大小 Gap size (m ²)	平均大小 (m ²) Mean size	幼树密度 Sapling density (individuals m ⁻²)	Shannon index	Simpson index	均匀度指数 Evenness index
20-50	33±6.9	1.66±0.28	2.193	0.831	0.852
50-80	67±12.1	1.85±0.27	2.002	0.773	0.734
80-110	96±7.8	2.21±0.16	2.584	0.752	0.784
110-200	143±21.7	2.15±0.19	2.17	0.702	0.734
≥200	680±45.4	2.25±0.34	1.945	0.753	0.769
林窗位置 Gap site					
坡顶 Hill-top	101.7±22.4	1.83±0.33	1.884	0.775	0.793
坡中 Hillside	91.3±20.8	2.26±0.35	1.833	0.739	0.758
坡底 Piedmont	119.2±29.1	2.72±0.53	1.988	0.763	0.775

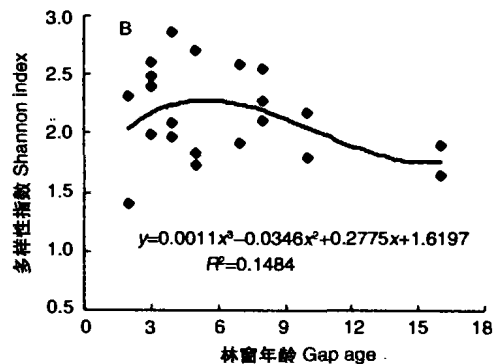
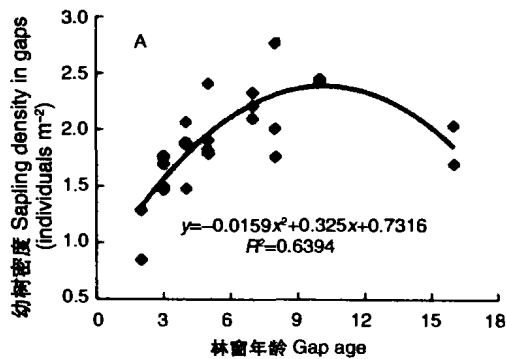


图 3 林窗年龄与幼树密度及多样性之间的关系
Fig. 3 Gap age in relation to sapling density and diversity index in the gaps

置,幼树密度表现出坡底 > 坡中 > 坡顶的格局,幼树多样性指数并没有随坡位相应变化的趋势(表 4)。

3.1.4 林窗年龄与幼树密度及多样性格局

林窗年龄的长短直接影响着林窗内不同树种的更新及其周围林木的生长状况。随着年龄的增加,光照和水分条件的制约使得物种间的竞争逐渐增大,红背山麻杆等阳性树种的生长受到限制,而云南银柴等阴性树种在增加。研究发现鼎湖山林窗的年龄范围从 2 a 到 16 a,幼树密度与林窗年龄相关性明显,随着年龄的增加,林窗内幼树密度也随之增大,但到一定年龄则趋于稳定甚至下降(图 3 A)。其原因是随着林窗年龄增长,林窗内大树逐渐增加,光照水平不断下降,阳性物种由于光照不足而逐渐被淘汰。幼树 Shannon 多样性指数随林窗年龄的变化呈单峰型(图 3 B)。在 4-7 龄的时间段,多样性指数达到一个高峰,随后成下降的趋势。相同年龄的林窗,幼树的 Shannon 多样性指数差异大,主要是林窗成因差异的缘故。

图 3 可以看出,林窗年龄分布相对集中在几个特定的年份,与鼎湖山气候记录的暴风或暴雨出现的年份以及虫害爆发时期成对应的关系。

3.2 林窗内幼树组成与分布格局

3.2.1 林窗内与林冠下幼树种类组成的相关性

在长期监测基础上,并通过对林窗下和林冠下相同幼树物种的密度对比分析发现,各种类的幼树密度在林窗和林冠下的分布具有较高的相异系数(Jaccard 相异系数 = 0.67),这表明林窗内的幼树组成并不是由期前更新(advanced regeneration)决定的,而是与物种扩散机制等生活史策略有关。 χ^2 检验发现,红背山麻杆、鼎湖血桐(*Macaranga sampsoni*)等 10 个物种倾向于分布在林窗,光叶山黄皮、九节和红车(*Syzygium rehderianum*)等 4 个物种则偏爱生长在林下($P < 0.05$),而黄果厚壳桂、荷木、亮叶猴耳环(*Pithecellobium lucidum*)、柏拉木、鸭脚木(*Schefflera octophylla*)和罗伞树(*Ardisia quinqueгона*)则没有。林窗内占优势的幼树组成中,鸟类扩散的种类主要有桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)、野牡丹(*Melastoma candidum*)、白楸、光叶山黄皮、柏拉木等物种,风扩散的种类主要是马尾松(*Pinus massoniana*)、黄牛木(*Cratoxylon ligustrinum*)和荷木,不具有与扩散相关的结构而依赖重力扩散的种类少,仅有罗伞树、亮叶猴耳环和岭南山竹子(*Garcinia oblongifolia*)3 种。种子扩散机制与幼树组成差异之间的相关性值得

进一步研究。

3.2.2 演替阶段对林窗内幼树组成的影响

不同演替阶段内,乔木组成和群落的物种多样性指数有较大差异,因而影响林窗更新时土壤种子库的多度和丰度。对林窗内幼树多度最大的 21 个种进行的显著性分析(χ^2 检验)结果表明,云南银柴、鼎湖血桐、罗伞树和红车只出现在季风常绿阔叶林的林窗内,而黄牛木和野牡丹、马尾松等只在针叶林内的林窗中分布($P < 0.05$)。白楸、荷木、九节、柏拉木、桃金娘、白背算盘子、黄牛木等物种则没有出现对演替阶段分布的偏爱,这主要是由于种源距离的影响,与母树的距离极大地影响林窗内的幼树密度,如黄果厚壳桂、鼎湖血桐、白楸、亮叶猴耳环和马尾松,在距林窗中心 15 m 内存在母树或同种乔木,林窗内幼苗密度显著较高($P < 0.05$)。

4 讨论

林窗干扰体系及其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种类组成及生长速度等方面不同的同资源种团结构(guild structure)。例如,出现在季风常绿阔叶林林窗内的云南银柴、鼎湖血桐、罗伞和红车种团,倾向在针叶林内出现的黄牛木和野牡丹先锋植物种团。当林窗发育到一定程度时,倾向于在大林窗内出现的耐荫或是处于演替后期的光叶山黄皮、九节种团。林窗干扰形成的生态位分化是维持森林植物物种多样性的重要因素,但生态位分化到何种程度才是林窗内物种实现成功定居以及多样性维持所必须的,仍有待于进一步的研究^[21]。

林窗的形成有多方面的原因,有气候变化、土壤发育状况和地形特征等外因以及树木年龄和根系发育等内因。虫害爆发或寄生植物的偏利共生等生物因素也是林窗形成的重要原因。Worrall 发现在较高海拔(1 000 m 以上)的林窗主要是因为长期的风胁迫引起,而在低海拔(1 000 m 以下)的林窗,则多是因为虫害引起^[22]。沈泽昊在大老岭山林窗研究中也发现虫害是大量枯立木以及乔木折干的主要原因之一^[23]。较特别的是林下层有面积竹林的疏林中,由于竹子特殊的生活史过程,开花后即死亡形成大面积的林窗,能对其后的种子扩散和幼苗定居过程产生巨大的影响^[24]。在鼎湖山林窗成因中,樟翠尺蛾(*Thalassodes quadraria*)虫害爆发引起乔木死

亡而形成的林窗,占生物因素的频度最高(表 1)。鼎湖山林窗形成,多是中小尺度干扰的结果。大型火灾或人工砍伐等大尺度的干扰,会影响森林群落组成、演替过程和物种多样性^[25,26]。由于鼎湖山是自然保护区,人为因素已经将大尺度干扰减少到最低可能,即使偶然发生的火灾或人工砍伐,其面积也非常小。因此,大尺度干扰对于鼎湖山植物群落演替和植物物种多样性维持的作用只能通过模拟或模型推测。

林窗大小对于幼树组成和密度的影响很大。有些物种需要大林窗才能完成生活史循环,而其它物种即使在成熟林下也可完成生活史循环。一般情况下,林窗越大,到达地面的光照越多,从而导致森林底层有较高的温度和光照水平以及较低的湿度,这种微环境的差异影响林窗内物种更新。在鼎湖山的大林窗内,幼苗密度大的主要是先锋植物或不耐荫植物种类,如红背山麻杆、柏拉木、野漆树(*Rhus chinensis*)等,而在小林窗内一般是演替后期或耐荫植物种类,如光叶山黄皮和九节。物种更新对不同大小林窗的适应,可能与林窗形成的环境异质性有关^[27,28]。根系以及同灌木和草本层的竞争也不能忽视,特别在小林窗内的这种竞争,可能比光照条件更为重要。另外,即使林窗内具有适宜幼苗定居的微生境条件,种子短距离的扩散机制可能阻止一些种类到达林窗^[29,30]。林窗大小对幼树多样性的影响,还没有一致的方法来反映这种效应。

在不同位置的林窗,幼树密度显示了较大的差异,表现出坡底 > 坡中 > 坡顶的格局,这种与地势坡位相关的规律是与土壤种子库内种子和扩散后种子搬运有关。在山体滑坡形成的林窗中,这种格局更为明显。泥石流运动扰动并携带土壤种子库,使得许多种子聚集在林窗下坡位。幼树多样性格局随坡位变化的趋势并不明显,在坡底位置的 Shannon 指数略高于坡顶和中坡位,而 Simpson 指数在坡顶位置相对较高。这种复杂的格局同林窗中种子来源的多样化密切相关。除母树作为种子的主要来源产生影响外,土壤种子库中潜在萌发的种子源,也极大地影响到幼树的组成和多样性动态^[31]。此外,不同位置林窗所能提供给动物的食物资源和动物活动的危险性程度的差异,导致动物活动频度和栖息规律的变化也影响种子扩散^[32,33]。

幼树密度和多样性随着林窗年龄呈现单峰型的变化,可能是因为林窗形成初期,林窗内的环境

和水热条件有较大的改善,另外,与非林窗的林地相比,有较少的病原体和树枝残体,种子和幼苗受感染而死亡的几率小^[34],幼树更新密度和多样性指数较林冠下有较大增加。随年龄增加,林窗内郁闭度增大,种群的发育使得密度引起的种内和种间竞争制约种群的发展,种群个体死亡率增加^[1,35]。结果,一些不耐荫的种类则逐渐被淘汰,从而导致相应的幼树密度和多样性的变化。可见,林窗干扰体系的出现,在物种与群落更新作用中起着非常重要的作用,能对群落结构和动态变化产生巨大影响。

参考文献

- [1] Spies T A, Franklin J F. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific northwest [J]. *Ecology*, 1989,70:543-545.
- [2] Whitmore T C. Canopy gaps and two major group of forest trees [J]. *Ecology*, 1989, 70:536-538.
- [3] Zan Q J(詹启杰), Li M G(李鸣光), Zhang Z Q(张志权), et al. Gaps and its roles in forest dynamics [J]. *Chin Bull Bot (植物学通报)*, 1997, 14(增刊): 18-24. (in Chinese)
- [4] Qi D H(齐代华), Li X G(李旭光), Wang Z P(王周平), et al. Preliminary research on species diversity change of the regeneration layer in gap gradient in a coniferous broadleaved forest in Jinyun Mountain [J]. *Biodiver Sci (生物多样性)*, 2001, 9(1):51-55. (in Chinese)
- [5] Hubbell S P, Foster R B, Brien S. Light-gap disturbances, recruitment, limitation, and tree diversity in a neo-tropical forest [J]. *Science*, 1999, 283:554-557.
- [6] Martinez R M, Alvarez B E, Sarukhan J. Tree demographic and gap dynamics in a tropical rain forest [J]. *Ecology*, 1989, 70: 555-558.
- [7] Masaki T, Suzuki W, Niiyama K, et al. Community structure of a species rich temperate forest, Ogawa Reserve, central Japan [J]. *Vegetation*, 1992, 98:97-111.
- [8] Zang R G(臧润国), Xu H C(徐化成). Advance in gap disturbance research [J]. *Scie Silvea Sin (林业科学)*, 1998, 34(1): 90-98. (in Chinese)
- [9] Liang X D(梁晓东), Ye W H(叶万辉), Yi W M(蚁伟民). Gap dynamics and the maintenance of biodiversity [J]. *Chin J Ecol (生态学杂志)*, 2001, 20(5): 64-68. (in Chinese)
- [10] Denslow J S. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect [J]. *Ecol Appl*, 1995, 5: 962-968.
- [11] Kuuluvainen T, Juntunen P. Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* forest [J]. *J Veget Sci*, 1998, 9:551-562.
- [12] Schnitzer S A, Carson W P. Treefall gaps and maintenance of species diversity in a tropical forest [J]. *Ecology*, 2001, 82(4):913-919.
- [13] Huang Z L(黄忠良), Meng M L(蒙满林), Zhang y C(张佑昌). Climate of Dinghushan Biosphere Reserve [A]. In: *Tropical and*

- Subtropical Forest Ecosystem Vol. 8 [C]. Beijing: Meteorological Press, 1998. 134-139.(in Chinese)
- [14] Runkle J M. Gap regeneration in some old-growth forests of eastern United States [J]. Ecology, 1981, 62:1041-1051.
- [15] Zang R G (臧润国), Xu H C (徐化成). The study of canopy disturbance and gap regeneration process in Jiaohe broad-leaved forest [J]. Bull Bot Res (植物研究), 1999, 19(2): 232-240.(in Chinese)
- [16] Bao W K (包维楷), Liu Z G (刘照光), Yuan Y F (袁亚夫), et al. Gap formation features of humid evergreen broad-leaved forest in central subtropical Wawushan mountain, Sichuan Province, China. [J]. Chin J Appl Ecol (应用生态学报), 2001, 12(4): 485-490.(in Chinese)
- [17] Jiang Z G (蒋志刚), Ma K P (马克平), Han X G (韩兴国). Conservation Biology [M]. Hangzhou: Zhejiang Science and Technology Press, 1997. (in Chinese)
- [18] Huang Z L (黄忠良). The interaction of population dynamics of *Thalassodes quadraria* and the plant community structure and climate factors in Dinghushan [J]. Chin J Ecol (生态学杂志), 2000, 19(3): 24-27.(in Chinese)
- [19] Liu J Y (刘静艳), Wang B X (王伯荪), Zang R G (臧润国). Gap formation and its characteristics in south subtropical evergreen broadleaved forest [J]. Chin J Appl Ecol (应用生态学报), 1999, 10(4):385-388.(in Chinese)
- [20] Kneeshaw D D, Bergern A. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest [J]. Ecology, 1998, 79(3):783-794.
- [21] Brokaw N V, Busing R T. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps [J]. Tree, 2000,15(5):183-188.
- [22] Worrall J J, Harrington T C. Etiology of canopy gap in spruce-fir forest at Crawford notch, New Hamsphire [J]. Can J For Res, 1988, 18:1463-1469.
- [23] Shen Z H(沈泽昊), Li D X(李道兴), Wang G F(王功芳). Studies on the gap disturbance of the mountain mixed forest of evergreen and deciduous broad-leaved species at Mt. Dalaoling in the Three Gorges I, the essential characteristics of the gaps [J]. Acta Phytoecol Sin (植物生态学报), 2001, 25(3):276-282.(in Chinese)
- [24] Midori A, Hideo M, Nakashizuka T. An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap, and predatory rodents on beech regeneration [J]. Oecologia, 2001, 127: 281-286.
- [25] Nystrand O, Granstrom A. Predation on *Pinus sylvestris* seeds and juvenile seedling in Swedish boreal forest in relation to stand disturbance by logging [J]. J Appl Ecol, 2000, 37:449-463.
- [26] Elliott K J, Hitchcock S L, Krueger L. Vegetation response to large scale disturbance in a southern Appalachian forest Hurricane Opal and salvage logging [J]. J Torrey Bot Soc, 2002, 129 (11): 48-59.
- [27] Adrienne B N, Chazdon R L, Silvia V B I. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests [J]. Ecology, 1999, 80(6):1908-1926.
- [28] Andrew N G, Thomas A S. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps [J]. Ecology, 1997, 78 (8):2458-2473.
- [29] Nakashizuka T, Masaki T, Shibata M, et al. Evaluating increased fitness through dispersal: a comparative study on tree population in a temperature forest, Japan [J]. Ecoscience, 1995, 2(3):245-251.
- [30] Loiselle B, Blake J G. Dispersal of *Melastoma* seeds by fruit-eating birds of tropical forests understory [J]. Ecology, 1999, 80 (1):330-336.
- [31] Tang Y (唐勇), Cao M (曹敏), Zhang J H (张建侯), et al. Relationship between soil seed bank and aboveground vegetation in tropical forest of Xishuangbanna [J]. Chin J Appl Ecol (应用生态学报), 1999, 10(3):279-282.(in Chinese)
- [32] Guariguata M R, Adame J J, Finegan B. Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels [J]. Conserv Biol, 2000, 14(1):1046-1054.
- [33] Pierre M F. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana [J]. J Ecol, 1997, 85: 693-703.
- [34] Carol K A. Seedling survival of tropical tree species interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens [J]. Ecology, 1984, 65 (6):1705-1712.
- [35] Rankin W T, Elliot J T. Understory succession and the gap regeneration cycle in a *Tsuga canadensis* forest [J]. Can J For Res, 2002, 32:16-23.