



•研究报告•

西双版纳热带雨林林窗空间分布格局及其特征 指数与林窗下植物多样性的相关性

李 强¹ 王 彬¹ 邓 云² 林露湘² 达低扎喜¹ 张志明^{1*}

¹ (云南大学生态学与环境学院暨云南省高原山地生态与退化环境修复重点实验室, 昆明 650091)

² (中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

摘要: 林窗作为森林群落中一种重要的干扰方式, 对林下物种构成有着重要的影响。开展林窗空间格局及其特征指数与林下植物多样性关系研究对于探讨林窗对林下生物多样性的影响有重要意义, 有助于进一步了解群落动态, 在物种多样性保护方面也具有指导作用。本研究在西双版纳热带雨林地区随机选取3块大小为1 ha的热带雨林为研究样地, 采用轻小型六旋翼无人机搭载Sony ILCE-A7r可见光传感器, 分别获取各个样地的高清数字影像, 结合数字表面高程模型以及各个样地的地形数据用以确定各样区的林窗分布格局, 并进一步提取出各林窗的景观格局指数。结合地面样方基础调查数据, 对各样地各林窗下植物多样性情况进行统计, 旨在分析热带雨林林窗空间分布格局以及林窗下植物多样性对各林窗空间格局特征的响应情况。研究表明, 西双版纳热带雨林林窗呈大而分散的空间分布, 林窗空间格局特征指数如林窗形状复杂性指数、林窗面积都与林下植物多样性呈显著正相关关系。在面积小的林窗下, 较之林窗形状复杂性因子, 林窗面积大小对林下植物多样性影响更显著; 在面积达到一定程度后, 相对于面积因子, 林窗形状复杂性指数对林下植物多样性影响更显著, 各样地林窗皆趋于向各自所处样地顶极群落发展。

关键词: 林窗; 景观分布格局; 植物多样性; 景观指数; 近地面遥感; 无人机

Correlation between spatial distribution of forest canopy gaps and plant diversity indices in Xishuangbanna tropical forests

Qiang Li¹, Bin Wang¹, Yun Deng², Luxiang Lin², Zhaxi Dawa¹, Zhiming Zhang^{1*}

¹ School of Ecology and Environmental Sciences & Yunnan Key Laboratory for Plateau Mountain Ecology and Restoration of Degraded Environments, Yunnan University, Kunming 650091

² CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

Abstract: Forest gaps are an important disturbance in forest communities and impact the composition of understory species. The research on the relationship between the spatial patterns of forest canopy gap and diversity indices of understory plants is of great significance to understand the impact between forest canopy gap and the biodiversity of understory plants. This will help to further understand community dynamics and also protect species diversity. In this study, three tropical rainforests with a size of one hectare were randomly selected in the Xishuangbanna tropical rain forest. A light and small six-rotor UAs was mounted with a Sony ILCE-A7r visible light sensor to obtain high-definition digital images of each plot. Digital surface elevation models and the topographic data of each plot were used to determine the distribution type of canopy gaps in each plot and to extract landscape pattern indices. Based on ground-based survey data, a statistical survey of plant diversity under each forest canopy gap was carried out to analyze the relationship between the spatial distribution of forest gaps and plant diversity. Results show that the tropical rain forest gaps in Xishuangbanna are large and have a scattered spatial distribution. The spatial characteristics indices, such as the shape and complexity index, and the area were significantly positively correlated with the diversity of

收稿日期: 2018-09-25; 接受日期: 2019-01-16

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC120110、2016YFC0500202)和国家自然科学基金(41761040)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhiming_zhang76@hotmail.com

understory plants. The size of the forest canopy gap had a more significant impact on the plant diversity than the shape. After the area reaches a certain level, the shape and complexity index of the gap is relative to the area factor. The impact on diversity of understory plants is more severe, and all forest gaps tend to recover from the top communities in their respective plots.

Key words: canopy gap; landscape spatial pattern; plant diversity; landscape pattern metrics; near-surface remote sensing; UAV

林窗作为森林群落中的一种小尺度干扰机制(臧润国和徐化成, 1999)在自然生态系统中有着促进森林更新, 加快养分循环的重要作用(Spies et al, 1988; 谭辉等, 2007; 管云云等, 2016)。林窗干扰的尺度、频度和数量等的变化, 不可避免会导致时空异质性(Sakio, 1997; Stohlgren et al, 1998), 为许多动植物提供重要的生境条件(Coates & Burton, 1997; Muscolo et al, 2014; Lachat et al, 2016), 从而影响群落的物种组成。

开展林窗的空间分布格局与对应林窗下植物多样性关系的研究对探讨林窗对林下生物多样性影响、林下物种共存以及森林管理等方面都有着重要的意义。前人针对林窗空间格局对林下物种多样性的影响开展了大量研究。有研究表明林窗面积越大, 环境因子变化越大, 相对应的林下草本植物种类就越多, 林窗大小与林下草本植物种类呈正相关关系(张艳华和王志西, 1999)。同时也有研究表明林窗的面积大小对物种的多样性和物种更新有显著的影响, 它与多样性指数呈负相关关系, 与物种再生(幼苗及幼树密度)呈正相关关系(Devagiri et al, 2016)。但有些种类幼苗的丰富度与林窗面积大小之间没有相关性, 如秘鲁热带湿润森林中的七瓣莲(*Trientalis europaea*) (Karsten et al, 2013)。

此外, 在林窗形状复杂性指数以及叶面积指数方面, Getzin等(2012)在德国温带森林Alb与Hainich地区就林下生物多样性和林窗的面积、周长、周长与面积的比值、林窗形状复杂性指数、斑块分维数等结构特征之间开展过相关研究, 研究结果表明林窗结构特征如样地中面积前3的林窗的形状复杂性指数的中值与其林下物种丰富度之间有很强的正相关关系。崔佳玉等(2015)对银瓶山自然保护区阔叶林冠层结构与辐射消减效应研究表明, 林冠结构与林木胸径、叶面积指数有显著正相关关系, 而乔木层多样性指数与乔木层生物量存在正相关关系, 且乔木层叶面积指数与乔木层生物量存在正相关

关系(黄柳菁等, 2017)。但在方怡然等(2018)对广东粤北地区冰雪灾害后的杉木人工林冠层结构与林下光照及土壤生化特性的关系研究表明, 林冠开度与叶面积指数存在显著负相关关系。所以当前对于林窗的结构和空间格局特征与林下物种多样性之间的关系没有一个明确的认识。

研究林窗格局对森林生物多样性的影响, 如何准确地量化林窗结构及空间分布格局是关键。景观尺度上林窗格局测定的传统方法常常是基于地面样本位置(Schliemann & Bockheim, 2011), 或在地面采用鱼眼镜头进行冠层开度采集, 这些方法很难准确测定林窗的周长等结构信息。而且这类调查所需的人力物力和地面测量所需的费用较高, 导致了这些调查通常是小尺度范围, 而不是空间连续的, 并且很难长期定量监测林窗的时空格局变化。前人也设想了以俯视的视角在远处从冠层对林窗进行研究并提出了用航空摄影测定林窗结构信息(Runkle, 1992; Fox et al, 2000), 但由于费用较为昂贵及摄影测量技术的限制, 相关研究较少。如何准确地定量地提取林窗空间格局特征至今仍面临挑战。

当前, 随着无人机技术的日趋成熟和普及, 以及摄影测量与遥感(photogrammetry and remote sensing, PaRS)技术的进步, 无人机近地面遥感技术越来越受到人们的关注(Remondino et al, 2011)。近年来, 也越来越多地将无人机应用于生态学研究(Zhang et al, 2016; 郭庆华等, 2016; 张志明等, 2017; 胡健波和张健, 2018), 特别是在对林窗研究的方法方面, 较之于传统的地面半球摄影法(digital hemispherical photography, DHP) (Cescatti, 2007; 胡理乐等, 2010)和卫星遥感技术(Hobi et al, 2016), 无人机近地面遥感技术能够便捷实时地获取到高分辨率航空影像数据, 而且还能按照不同的研究目的搭载不同的传感器设备(如激光雷达和可见光、高光谱、多光谱设备等)采集不同的数据类型。可见光近地面遥感系统所收集的数据光谱信息更丰富, 纹理

更真实, 所提取到的林窗结构特征如面积、形状等也较地面半球摄影法和卫星遥感更客观和更精确。

一直以来, 林窗结构特征中林窗的大小、林窗的冠层高度、林窗方向、底层地形等因素对林窗下植物多样性的影响广受重视, 却忽略了林窗特征中重要的形状因子对林窗下植物多样性的影响 (Salvadorvan et al, 1998), 认为林窗的形成具有一定的偶然性, 林窗没有固定的形状和形式 (郝再明等, 2017)。本研究运用无人机摄像技术准确量化西双版纳热带雨林地区林窗空间分布格局。在此基础上, 分析林窗特征指数与林窗下物种多样性的相关性, 从而了解林窗对林下群落构建和物种共存的影响。

1 数据与方法

1.1 研究区概况

西双版纳傣族自治州位于云南省南部, 是云南省下辖的一个少数民族自治州。地处 $21^{\circ}10'-22^{\circ}40'N$, $99^{\circ}55'-101^{\circ}50'E$ 之间, 属北回归线以南的热带湿润区(图1)。该地区年平均气温 $18-22^{\circ}C$, 年日照 $1,800-2,100\text{ h}$, 年降水量在 $1,193.7-2,491.5\text{ mm}$ 。西双版纳州拥有我国现存面积最大的热带雨林区(杨

大荣等, 2001), 林区海拔高度 $450-2,429.5\text{ m}$, 植被类型有两大类, 即季节雨林和山地雨林, 其中季节雨林是该区的水平地带性植被, 山地雨林既有垂直地带性植被(南部), 也有水平地带性植被(北部)。由于气候和海拔原因, 该区还有季风常绿阔叶林, 但缺乏热带湿润雨林, 所有类型都是东南亚热带雨林的北缘类型(欧晓昆等, 1997)。所选取的4个样地中, 3个皆为该地区热带季雨林类型样地, 另1个为季风常绿阔叶林类型样地。该区野生动植物极其丰富, 其中脊椎动物总数占全国的 $1/4$, 高等植物约 $5,000$ 余种, 占全国总数的 $1/6$ (杨清等, 2006; 张秋等, 2014)。

1.2 样地选择

在西双版纳州热带雨林区选取3块大小为 1 ha 的热带季雨林样地作为实验区(图1), 分别为 44 km 样地、茶厂后山样地、勐仑水库样地, 另选取1块 1 ha 常绿阔叶林样地(大平掌样地)作为热带雨林样地的参考对照。4个实验区分布在西双版纳州下辖的景洪市、勐海县和勐腊县的热带雨林区, 远离市区, 人为干扰较少, 能较好地代表西双版纳州热带雨林和常绿阔叶林情况。4个样地均由中国科学院西双

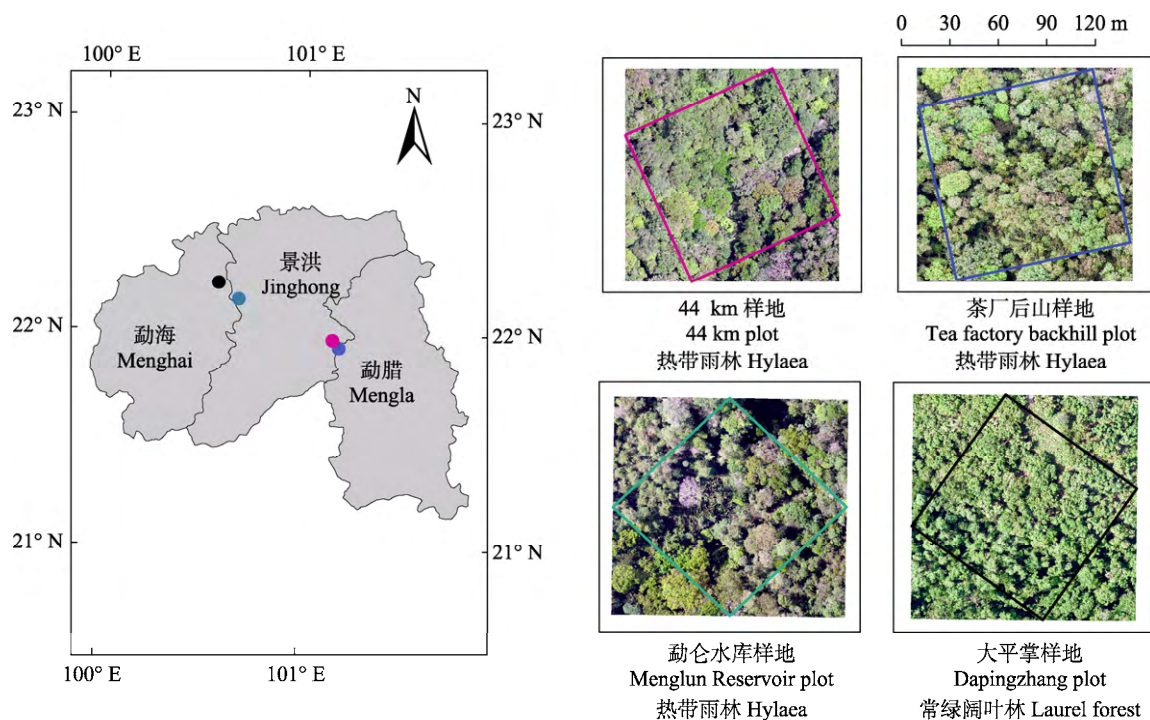


图1 研究区概况图。图中各颜色边框均为样地内 1 ha 范围, 且各颜色对应作图各采样点位置。

Fig. 1 Map of the four sample locations in this study. Each color border in the figure is within 1 hectare of the sample land, and each color corresponds to the position of sampling points in the drawing.

版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室按照美国史密森热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science, CTFS)样地建设规范建成永久样地,利用全站仪以10 m为间距测得各实验区地形高程点数据。下文中44 km样地简称为44 km,茶厂后山样地简称为CC,勐仑水库样地简称为SK,大平掌样地简称为DPZ。

1.3 植被调查

对样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物, DBH ≥ 3 cm的个体用胸径尺测量其胸径, $1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 3 \text{ cm}$ 的个体则用数显游标卡尺测量。均在高度1.3 m处测量,以减少误差。调查内容包括每株植物的种类、胸径、冠幅、样格内坐标、样方编号、样格编号、生长状况等。

1.4 林窗的界定

在多数研究中,由于研究目的和研究地点的不同,对林窗测量方法与阈值条件也不同,如特定的高度阈值、最小林窗面积等,往往缺少客观科学的标准来确定林窗的含义(Sen cal et al, 2018)。

林窗的面积和高度是界定林窗及其大小的一个重要指标,依据前人的研究总结以及对西双版纳森林群落的调查(欧晓昆等, 1997; 臧润国和徐化成, 1998; Hubbell et al, 1999; Pedersen & Howard, 2004),我们将面积大于4 m², 小于1,000 m², 树高低于25 m的连续区域界定为林窗的鉴别阈值条件,并进一步按照林窗面积大小将林窗分为5个梯度: 4–25 m²、25–50 m²、50–100 m²、100–200 m²、200–400 m²。

1.5 无人机低空摄影测量

使用大疆 DJI M600 Pro 无人机搭载 Sony ILCE-A7r微单相机和全画幅广角35 mm定焦镜头获取近地面高分辨率可见光影像(约0.02 m/pixel)。事先在各样地内选取8–9个控制点,采用RTK差分计算各地面控制点坐标,飞行时外挂HOLUX M-241型GPS进行轨迹记录,之后通过Holux Logger Utility v1.1.0.48软件匹配时间戳将机位信息叠加至影像。

1.6 影像数据处理

对原始影像进行几何校正及图像增强处理消除光线影响,将图片生成密集点云,进一步提取到该研究区的正射影像及数字表面高程模型(digital surface model, DSM)。利用样条函数法Spline进行内插,获得各样方下地形数据DEM (Nonogaki et al,

2017)。样条函数法是通过数学函数关系对已知点进行拟合,生成一个通过所有点的曲面,且表面总曲率最小。此方法最适合生成平缓变化的表面,例如高程、地下水位高度或污染程度(张琳娜等, 2016)。利用DSM和DEM相减的差值得到树高变化模型CHM (王彬等, 2018),再将生成的正射影像导入eCognition软件中进行多尺度分割(分割尺度50),并采用CART决策树分类法进行分类(分类特征选取目标对象层的平均值和标准差作为分类参数)。对得到的林窗矢量图形进行融合后再拆分,随后根据林窗的定义,以面积为阈值,CHM模型及正射影像为参考,人机交互判读区分获得林窗数据。又由于实验样地大小为1 ha,所以有些林窗会落在样地边缘,以1 ha样地边缘为界限进行裁剪时会改变其几何形状,所以统一去除此类林窗以保证样本准确。以上步骤在Agisoft Lens、Agisoft PhotoScan、eCognition、QGIS软件中完成。

1.7 林窗特征指数计算

景观指数是景观生态学上用以描述景观格局及变化,建立格局与景观过程之间的联系最常用的定量指数(陈文波等, 2002)。我们提取计算了面积(A)、林窗空隙率以及平均形状复杂性指数(mean shape index, MSI)、平均最小邻近距离(ENN)这4个林窗的空间特征指数。其中林窗空隙率是指样地内林窗的面积占样地面积的百分比,对林窗的干扰强度具有指示作用(de Vries, 1986);平均形状复杂性指数(MSI)代表了林窗形状复杂程度,值越大形状越复杂;平均最小邻近距离(ENN)代表了斑块间的聚集程度,值越小,斑块越聚集,反之则越分散。以上步骤在Fragstats v4.2.1及Excel中完成。

1.8 多样性计算

根据物种数、株数、物种样地内坐标等基础样方数据,筛选得到各个样地内各个林窗下的地面植物调查数据,运用Excel进行初步处理,绘制各植株位置分布。因研究主要关注同一群落内不同林窗下物种多样性与对应的林窗空间特征之间的生态学关系,故选取 α 多样性指数进行测度。计算方法如下:

Shannon-Wiener指数:

$$H' = - \sum (P_i) (\ln P_i) \quad (1)$$

式中: P_i = 样本中属于第*i*种的个体的比例,如样本总个体数为*N*,第*i*种个体数为*N_i*,则 $P_i = N_i/N$ 。

Simpson指数:

$$D = 1 - (N_i / N)^2 \tag{2}$$

式中, N_i 代表第*i*种的个体数, N 代表样地内所有的个体数。

物种丰富度指数:

$$R = S \tag{3}$$

式中, S 表示样方的物种总数。

1.9 统计分析

计算之后得到每块样地中每个林窗的特征指数及与之相对应的林窗下的植物多样性指数。然后对各样地各林窗特征指数, 包括面积(A)、林窗平均形状复杂性指数(MSI), 与其林下植物多样性指数如物种丰富度指数、Shannon指数及Simpson指数之间按照Pearson相关系数法进行分析, 再进行回归分析用以确定两种变量间的定量关系。以上分析过程

在R v3.4.4和SPSS软件中完成。

2 结果

2.1 林窗特征及空间分布格局

西双版纳地区4个研究地点的林窗空间格局如图2所示。各样地林窗数据如表1。4个样地共提取到林窗146个, 其中3个热带雨林样地共计93个, 常绿阔叶林样地53个。4个样地林窗总面积共4,735.88 m², 占4个样地总面积的11.84%。其中热带雨林3个样地林窗面积共3,095.63 m², 林窗空隙率为10.32%。如表2所示, 热带雨林样地和常绿阔叶林样地林窗分布格局上均表现出小林窗数目占比多, 大林窗面积占比大的特点。平均最小邻近距离在热带雨林样地均大于10, 常绿阔叶林样地DPZ (8.49)最小, 说

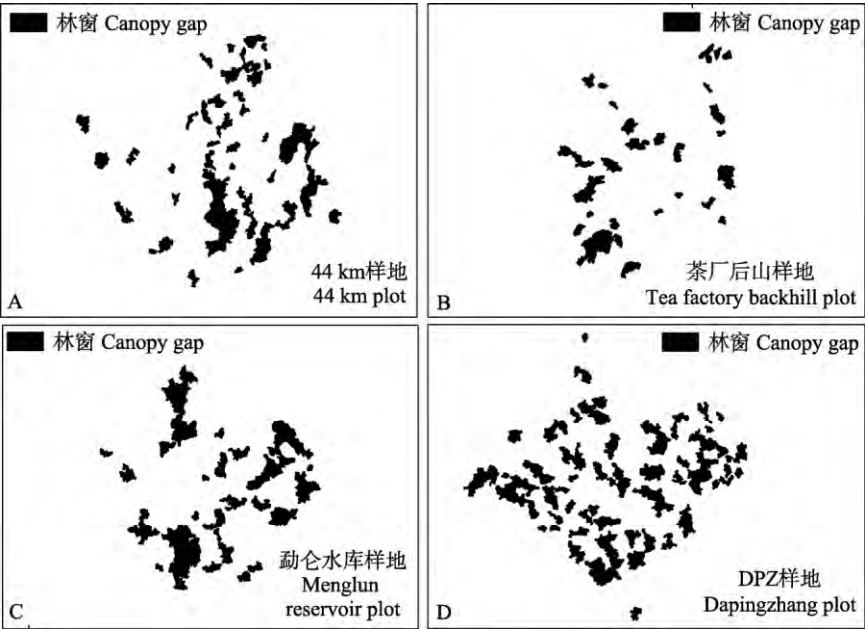


图2 4个样地的林窗分布图
Fig. 2 Distribution of the canopy gaps of four forest plots

表1 4个样地的林窗数据

Table 1 Data of the canopy gaps of four forest plots

	44 km样地 44 km plot	茶厂后山样地 Tea factory backhill plot	勐仑水库样地 Menglun Reservoir plot	大平掌样地 Dapingzhang plot
大林窗数 Large gap number	13	9	12	21
小林窗数 Small gap number	27	18	14	32
林窗数 Gap number	40	27	26	53
最大林窗面积 Largest gap area (m ²)	294.26	121.78	266.42	160.53
最小林窗面积 Smallest gap area (m ²)	4.1	4.64	4.17	4.2
林窗总面积 Total area of gap (m ²)	1,208.72	600.00	1,286.91	1,640.25
林窗空隙率 Gap fraction	12.10%	6%	12.85%	16.40%

明除了常绿阔叶林DPZ林窗呈较聚集分布以外, 3个热带雨林样地(44 km、CC、SK)内林窗都呈现出小林窗多、大林窗少且分散的分布格局。

林窗形状复杂性方面, 热带雨林样地形状复杂性程度多在1.6–3.0之间分布, 平均形状指数为2.47 (图3A), 常绿阔叶林形状复杂性程度多在1.5–2.6之间分布, 平均形状指数为2.19 (图3B)。可见热带雨林样地林窗形状较常绿阔叶林更为复杂。将热带雨林林窗和常绿阔叶林林窗按面积划分为5类(表3), 可以看到, 4个样地内小林窗占比较多, 大林窗占比较少, 热带雨林样地和常绿阔叶林样地林窗总体上呈现出负指数分布的空间格局(图3C, D)。

2.2 林窗特征与物种多样性的相关性

在西双版纳州3个1 ha热带雨林样地共调查到植物13,316株。其中44 km林窗下122种414株, 占样地植物总种数的37.9%; CC样地林窗下植物有105种325株, 占样地植物总种数的31.1%; SK样地林窗下植物有147种735株, 占样地植物总种数的42.4%; 常绿阔叶林DPZ样地林窗下植物51种165株, 占样地植物总种数的54.3% (图4)。从各样地林窗下植物多样性指数(表4)可以看出, 热带雨林林窗下植物多样性较常绿阔叶林高且各样地林窗下重要值前10的物种(附录1)与其所处样地内重要值前10的物种基本一致。

表2 4个样地的林窗空间特征指数

Table 2 Spatial characteristic index of the canopy gaps of four forests

		44 km样地 44 km plot	茶厂后山样地 Tea factory backhill plot	勐仑水库样地 Menglun Reservoir plot	大平掌样地 Dapingzhang plot
数量比例 Quantity ratio	小林窗 Small gap	67.50%	66.70%	53.80%	60.40%
	大林窗 Large gap	32.50%	33.30%	46.20%	39.60%
面积比例 Area ratio	小林窗 Small gap	24%	30.10%	14.10%	23.30%
	大林窗 Large gap	76%	69.90%	85.90%	76.70%
空隙率 Gap fraction	小林窗 Small gap	2.90%	1.80%	1.81%	3.80%
	大林窗 Large gap	9.20%	4.20%	11.05%	12.60%
平均最小邻近距离 Mean Euclidean near-neighbor distance (ENN)	林窗 Gap	10.80	10.02	11.11	8.49
	小林窗 Small gap	11.45	9.74	16.28	9.57
	大林窗 Large gap	17.16	17.89	18.82	14.18

表3 热带雨林和常绿阔叶林样地的林窗数量、面积及其比例

Table 3 The numbers and area of the canopy gaps of the tropical forest plots and the evergreen broad-leaved forest plot

分类面积 Classified by area (m ²)	林窗数量 No. of gaps	数量百分比 %	面积 Area (m ²)	面积百分比 %
热带雨林 Tropical forest				
4–25	59	63.44	648.99	20.96
25–50	19	20.43	588.53	19.01
50–100	8	8.60	541.68	17.50
100–200	4	4.30	523.73	16.92
200–400	3	3.23	792.7	25.61
合计 Total	93	100	3,095.63	100
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest				
4–25	32	60.38	382.3	23.31
25–50	10	18.87	375.9	22.92
50–100	9	16.98	599.19	36.53
100–200	2	3.77	282.81	17.24
200–400	0	0	0	0
合计 Total	53	100.00	1,640.2	100.00

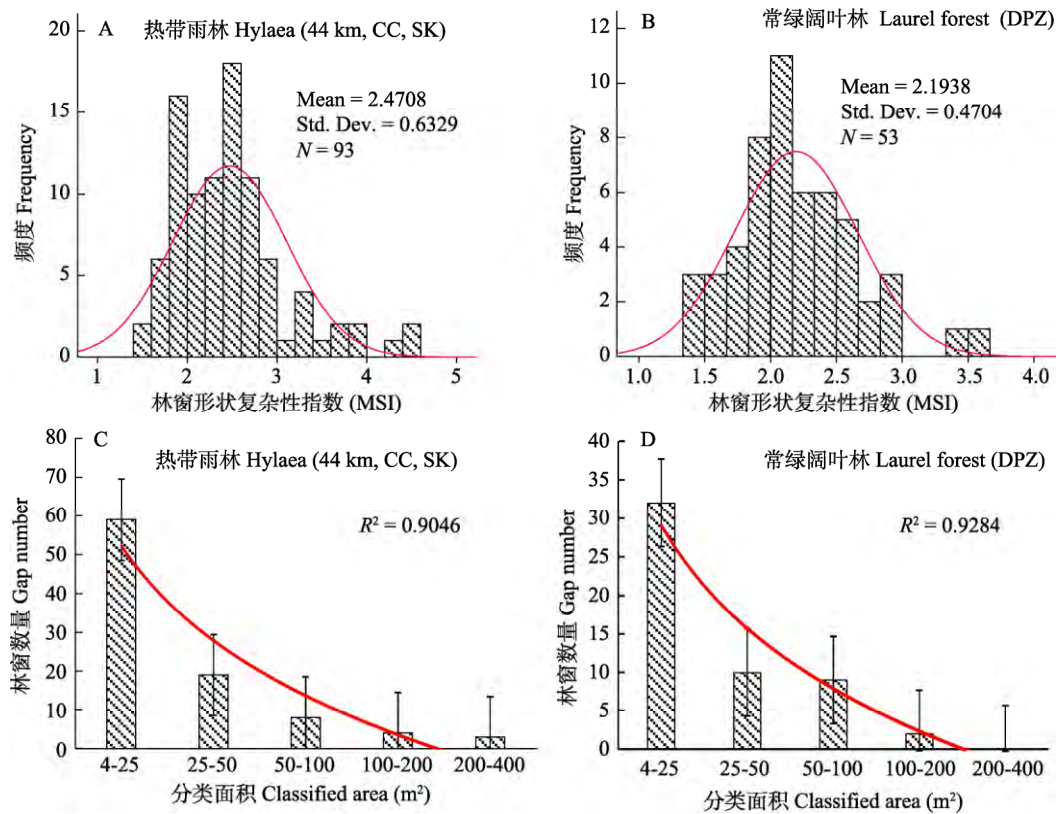


图3 4个样地的林窗形状指数和面积空间分布。44 km: 44 km样地; CC: 茶厂后山样地; DPZ: 大平掌样地; SK: 勐仑水库样地。
Fig. 3 Shape index and area spatial distribution of the four forest canopy gaps. 44 km, 44 km plot; CC, Tea factory backhill plot; SK, Menglun Reservoir plot; DPZ, Dapingzhang plot.

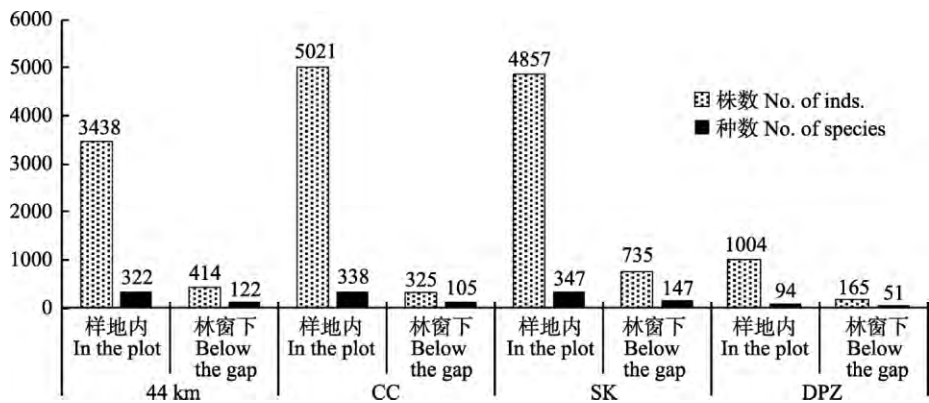


图4 4个样地林窗下与林下植物的个体数和种数(样地代号同图3)
Fig.4 Number of plant individuals and species under the canopy gaps and under the forests in the four plots. Plot codes are the same as Fig.3.

表4 4个样地林窗下植物的多样性指数
Table 4 Plant diversity indices under the canopy gaps of four forest plots. 44 km, 44 km plot; CC, Tea factory backhill plot; SK, Menglun Reservoir plot; DPZ, Dapingzhang plot.

样地 Samples	物种丰富度 Species richness		Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index		Simpson指数 Simpson index	
	最大值 Max.	均值 Mean	最大值 Max.	均值 Mean	最大值 Max.	均值 Mean
44 km	145	10.35	3.3698	1.2404	0.959	0.5742
茶厂后山样地 CC	67	10.8519	3.0483	1.7553	0.9417	0.7731
大平掌样地 DPZ	34	3.1132	2.8178	0.5582	0.9291	0.2868
勐仑水库样地 SK	164	28.2692	3.0656	1.8432	0.9452	0.7233

基于无人机高清影像的林窗空间特征与林下植物多样性回归模型决定系数如附录2所示。3个特征指数中,物种丰富度对林窗空间特征与其林下植物多样性之间有很直观的响应,在44 km、CC以及SK样地中,林窗的面积与物种丰富度之间呈极显著正相关关系($P < 0.001$, $R^2 = 0.570-0.937$),最大 R^2 (0.937)出现在茶厂后山样地中(图5)。3个热带雨林样地总的来看,林窗面积与物种丰富度呈现极显著正相关关系($P < 0.01$, $R^2 = 0.6$),关系曲线呈对数增长(图6),在小于100 m²林窗下,林窗面积越大,其林下植物多样性就越丰富。代表林窗复杂性指数的平均形状复杂性指数(MSI)与林窗丰富度指数之间有显著正相关关系($P < 0.05$)。最大 R^2 (0.414)发现在茶厂后山样地(图7),林窗形状复杂,有利于提高林下植物多样性。

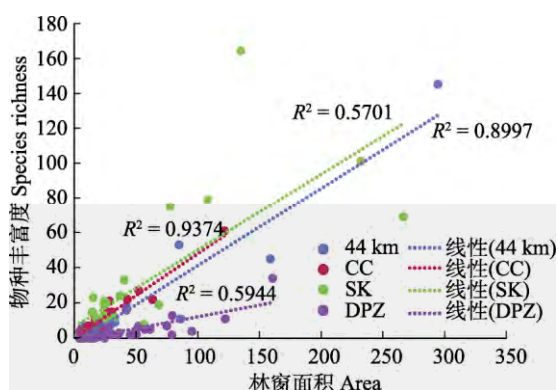


图5 物种丰富度与林窗面积线性关系图(样地代号同图3)

Fig. 5 Linear relationship between species richness and canopy gap area. Plot codes are the same as Fig.3.

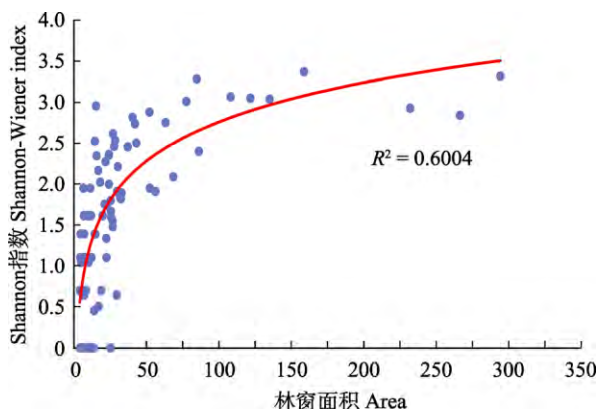


图6 热带雨林样地中Shannon-Wiener指数与林窗面积的线性关系图

Fig. 6 A linear relationship between Shannon-Wiener index and forest canopy gap area in tropical rain forests

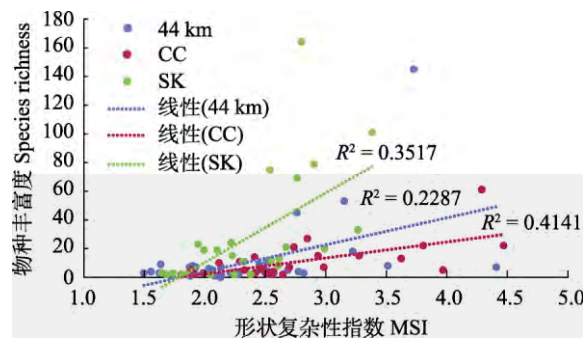


图7 热带雨林林窗下植物物种丰富度与林窗形状复杂性指数(MSI)的线性关系图(样地代号同图3)

Fig. 7 Linear relationship between species richness and shape index (MSI) of the rainforest canopy gaps. Plot codes are the same as Fig.3.

3 讨论

3.1 热带雨林及常绿阔叶林样地林窗格局特征

从林窗分布格局来看,相对于常绿阔叶林样地,3个热带雨林样地的平均最小邻近距离(ENN)值更大,也即其林窗分布较常绿阔叶林样地更为分散。与Lawton和Putz (1988)对雨林中林窗邻近距离介于17–20 m的结果相比,西双版纳3个热带雨林样地中只有大林窗在邻近距离上符合这一分布特征,林窗邻近距离分布平均在11 m左右。这可能是由于传统地面研究方法的不精确所导致的。各样地内均是小林窗数目最多,面积大的林窗较少,整体来看,各样地内林窗面积呈负指数分布,与前人对于常绿阔叶林(隋丹丹等, 2017)、针叶林(夏冰等, 1996)的研究结果一致,总体上热带雨林样地较常绿阔叶林样地呈现出大林窗数量少、面积大、分散分布的特征。其原因可能是:(1)相对于常绿阔叶林,热带雨林树木高、冠幅大,因此在倒伏后所造成的干扰较大,加之热带雨林常年温暖潮湿的林下环境造成林下腐食者活跃(彭少麟和刘强, 2002),土壤疏松,朽木和断木增加,冠层树种倒伏后受到的支撑力较弱,所以较容易形成大面积的林窗。(2)林窗是一个动态的过程,随着时间的推移,大林窗会趋于闭合,小林窗会逐渐消失(Herwitz, 2000),林窗面积趋于变小消失,所以面积大的林窗少而面积小的林窗多,使得林窗面积在样地内呈负指数分布。(3)本研究所选取研究区大小为1 ha,该区常绿阔叶林样地只选取了1块,面积较小,1 ha样地所区分出的林窗有些在边界上被拦腰截断,不能完整地提取,对这部分林窗我们采用舍弃处理,所以也有可能产生影响。

3.2 林窗形状复杂性指数分布与林窗恢复方向

常绿阔叶林平均形状复杂性指数为2.19, 热带雨林样地为2.47, 其中3个热带雨林样地(44 km、CC、SK)林窗形状复杂性指数分别为2.34、2.76、2.37, 均高于常绿阔叶林样地, 林窗下植物株数与种类也较常绿阔叶林样地更为丰富。林窗下植物重要值前10的物种基本也是样地内重要值前10的物种, 说明这4个样地中林窗下植物基本也是朝各自样地的群落顶极类型恢复。

3.3 林窗下植物多样性与林窗面积的相关性分析

我们发现, 林窗下植物多样性与林窗面积总体上呈极显著正相关关系, 关系曲线呈对数分布。这是因为在小面积林窗下, 林窗面积是限制林下植物生长的主要条件, 林窗面积越大, 到达森林下层的光照越多, 对林下植物多样性促进作用越大(陈力等, 2017)。但对于面积大的林窗来说, 足够的面积保证了植物生存的空间, 所以面积相对于其他生态因子的影响作用就小得多。从我们采集到的数据也能看出, 有些林窗虽然面积较大, 但其林下植物多样性却不高, 其原因是多样的: (1)可能是由于林下小环境内的其他因素造成, 如林下其他物种的化感或种间自疏作用, 地形坡度、土壤等对一些物种的不适生引起的。在地形坡度上, 我们发现4块样地中的大林窗都偏爱分布在中低海拔地段(附录3), 高海拔地段大林窗分布较少。而就物种丰富度情况来看, 中低海拔地段林窗下物种丰富度更高, 在陡坡地段由于重力或其他层间植物的作用下, 树木更容易倒塌形成林窗, 所以低海拔沟谷地段水热条件更加充沛, 群落更新速度也会加快, 物种丰富度也较高(包维楷等, 2001; Lobo, 2013)。(2)可能是由于干扰造成群落的断层即林窗以后, 有的随着林下植物生长逐渐恢复, 恢复到一定时期, 冠幅或基本的群落格局已经形成一定规模, 这时林窗下的优势植物能够最优化地利用林窗下的光及其他条件, 对林下光分布就会产生限制, 因为就太阳辐射量来看, 森林内的太阳辐射量小于林窗下的太阳辐射量 < 空地的太阳辐射量(张一平等, 2004)。

3.4 林窗下植物多样性与林窗形状复杂性指数的相关性

形状复杂性指数(MSI)与林窗下植物多样性之间呈显著正相关关系, 说明林窗形状复杂性的增加, 对林下光环境产生了影响, 导致了生境的异质性增

加, 从而使得物种多样性增加(王进欣和张一平, 2002; 张春雨等, 2006)。

在对雨林样地大、小林窗面积和形状复杂性指数对植物多样性的回归分析中我们发现, 在面积小的林窗下, 形状复杂性指数对Shannon-Wiener多样性指数的影响程度相对于面积的影响更小。其结果也印证了上文所说的在小林窗下, 林窗面积是林下植物种生长的基本条件, 因为林窗的产生形成了较周围成熟林分更大的竞争空间格局, 如果我们把每一个林窗斑块当作一个可达性很高的“岛屿”, 而周围的森林群落就是这个“岛屿”的“库”。较大面积的岛屿能容纳更多物种共存, 同面积的小林窗下虽然形状复杂性程度较高, 给更多物种共存带来了机会, 但其种-面积曲线效应也加剧, 过小的面积导致竞争加剧, 物种生存空间减小, 资源短缺(Aizen & Feinsinger, 1994; Offde & Brown, 1994; 杨效东和沙丽清, 2001)。而在面积足够大的林窗下, 由于面积因子的限制较小, 林窗的形状越复杂, 对林下光的分布影响就越大, 林下环境异质性就越高, 植物多样性也就越高。

过程中我们也发现有些林窗形状复杂性高, 但林下植物多样性却不高的情况, 是因为生态因子的综合作用, 除光照等外还有其他如水热、海拔或层间植物等因素的影响(Dewalt et al, 2000; 刘奇等, 2017); 亦或与林窗的形成原因、年龄结构以及亚冠层的生长情况有关。首先, 新的林窗主要是在现有的小型林窗且林下没有稠密的亚冠层的基础上形成的(Senecal, 2018), 而且冠层树木逐渐死亡的过程中增加了下层的光照量, 从而有利于亚冠层树木的生长, 这样一来无论林窗形状多复杂, 对于森林底层的植物物种来说并没有增加它们的生长、再生条件, 所以多样性自然也不高。其次, 就林窗的形成和闭合来说, 小面积的林窗主要是依赖冠层的横向扩展来闭合; 较大的林窗主要是依赖下层植被的恢复填充(Feldmann et al, 2018)。对小林窗来说, 林窗闭合的过程对林下植物种产生的影响较小, 所以林窗形状复杂性对林下植物多样性的影响也较小。但总的来说, 在受面积因子制约较小的大林窗下, 林窗形状复杂性的增加, 确实增加了林窗下特别是林窗边缘的生境复杂性, 从而提高该区域的植物多样性。因为光、热、水等环境因素存在显著而迅速的梯度变化, 特别是在林窗边缘区域, 随着林窗形

状复杂性的增加,会有更丰富的生态位分化及更强烈的边缘效应(庄静静等,2012),能供更多的物种共存。但就本研究来说,由于各样地的建成和监测时限不长,并不能清楚地解释这个问题。未来我们或许能从种子流和演替的角度看到,在林窗的形成到逐渐变小的恢复过程中,林下物种在林窗下、林窗边缘、非林窗区域的分布情况及生长对策。如在林窗下的生存竞争中,是原冠层树种在竞争中更占优势,还是其他一些物种减少在生长上的投入转而向林窗形状更复杂、生境更异质的林窗边缘等地方进行“自然选择”式的迁移传播?

4 结论

本研究尝试利用无人机搭载可见光设备获取西双版纳热带雨林林窗空间分布格局,并分析了林窗空间格局对林下植物多样性的影响。研究结果清楚表明,西双版纳州热带雨林及季风常绿阔叶林林窗面积呈负指数分布,小林窗数多,大林窗面积大;其中热带雨林3个样地林窗呈大而分散的分布格局;林窗形状复杂性也比季风常绿阔叶林高,林下植物多样性也更高,各样地林窗的发展趋势与各样地顶级群落构成一致,热带雨林3个样地林窗的面积与林窗下植物多样性呈对数曲线关系,林窗形状复杂性指数总体上与林窗下植物多样性呈显著正相关关系。在面积小的林窗下,面积是制约林下植物多样性的主要因素;而在面积足够大的林窗下,林窗形状复杂性更能影响林下植物多样性情况。这也澄清了一直以来对林窗形状的误解,虽然形状的形成是随机的过程,但林下光条件的异质性为更多物种的共存提供了条件。且林窗的形成与恢复是一个动态的过程,从最初林窗的形成到林窗不同的恢复时期,林下的物种构成情况及光照、温度、水等因子的变化也不同。这些变化也影响着林窗下植物的生长,使得林窗恢复过程中其形状受某一竞争优势种的影响而变化。但一直以来由于缺少长期的监测数据和客观有效的检测方法,林窗动态的研究一直是个难点,对于亚冠层生长状态是否影响林窗形成,或是对林窗形成、恢复的不同时期林下植物组成的影响,我们仍难以解释这些可能性。研究也佐证了无人机近地面遥感技术在林窗研究方面的巨大潜力,基于无人机近地面遥感所获取的高清影像与传

统的林窗提取方法(如地面法或鱼眼镜头法及其他如卫星遥感等方法)相比能很好地提取出林窗结构特征与格局分布,并且节省人力物力,数据获取便捷实时,处理结果也更为客观精确。

参考文献

- Aizen MA, Feinsinger P (1994) Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications*, 4, 378–392.
- Bao WK, Liu ZG, Yuan YF, Liu RD, Liu CL (2001) Gap formation features of humid evergreen broad leaved forest in central subtropical Wawushan Mountain, Sichuan Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 485–490. (in Chinese with English abstract) [包维楷, 刘照光, 袁亚夫, 刘仁东, 刘朝禄 (2001) 瓦屋山中亚热带湿性常绿阔叶林的林窗形成特征. *应用生态学报*, 12, 485–490.]
- Cescatti A (2007) Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: Methodology and comparison with standard thresholding techniques. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 1–12.
- Chen L, Liu GH, Liu D, Shi SL (2017) Plant diversity and elevation dynamics in forest gaps of varying sizes in sub-alpine coniferous forest. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 37(10), 90–97. (in Chinese with English abstract) [陈力, 刘国华, 刘丹, 石松林 (2017) 亚高山针叶林不同大小林窗植物多样性及其海拔动态. *中南林业科技大学学报*, 37(10), 90–97.]
- Chen WB, Xiao DN, Li XZ (2002) Classification, application, and creation of landscape indices. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 121–125. (in Chinese with English abstract) [陈文波, 肖笃宁, 李秀珍 (2002) 景观指数分类、应用及构建研究. *应用生态学报*, 13, 121–125.]
- Coates KD, Burton PJ (1997) A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology & Management*, 99, 337–354.
- Cui JY, Zeng HC, Wang YQ, Zhang Y, Hu YH, Su ZY (2015) Canopy structure and radiation attenuation effects of broad-leaved forest in Yinpingshan National Nature Reserve. *Journal of Northwest Forestry University*, 30(4), 45–49. (in Chinese with English abstract) [崔佳玉, 曾焕忱, 王永强, 张毅, 胡益珩, 苏志尧 (2015) 银瓶山自然保护区阔叶林冠层结构与辐射消减效应. *西北林学院学报*, 30(4), 45–49.]
- de Vries PG (1986) *Sampling Theory for Forest Inventory*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Devagiri GM, Khaple AK, Mohan S, Venkateshamurthy P, Tomar S, Arunkumar AN, Joshi G (2016) Species diversity, regeneration and dominance as influenced by canopy gaps and their characteristics in tropical evergreen forests of

- Western Ghats, India. *Journal of Forestry Research*, 27, 799–810.
- Dewalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS (2000) Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 1–19.
- Fang YR, Pan L, Xue L (2018) Relationship between canopy structure and understory light and soil biochemical property in a *Cunninghamia lanceolata* stand suffering from ice-snow damage. *Ecology and Environmental Sciences*, 27, 609–616. (in Chinese with English abstract) [方怡然, 潘澜, 薛立 (2018) 冰雪灾害后的杉木人工林冠层结构与林下光照及土壤生化特性的关系. *生态环境学报*, 27, 609–616.]
- Feldmann E, Drößler L, Hauck M, Kucbel S, Pichler V, Leuschner C (2018) Canopy gap dynamics and tree understory release in a virgin beech forest, Slovakian Carpathians. *Forest Ecology and Management*, 415, 38–46.
- Fox TJ, Knutson MG, Hines RK (2000) Mapping forest canopy gaps using air-photo interpretation and ground surveys. *Wildlife Society Bulletin*, 28, 882–889.
- Getzin S, Wiegand K, Schöning I (2012) Assessing biodiversity in forests using very high-resolution images and unmanned aerial vehicles. *Methods in Ecology & Evolution*, 3, 397–404.
- Guan YY, Fei F, Guan QW, Chen B (2016) Advances in studies of forest gap ecology. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(4), 91–99. (in Chinese with English abstract) [管云云, 费菲, 关庆伟, 陈斌 (2016) 林窗生态学研究进展. *林业科学*, 52(4), 91–99.]
- Guo QH, Wu FF, Hu TY, Chen LH, Liu J, Zhao XQ, Gao S, Pang SX (2016) Perspectives and prospects of unmanned aerial vehicle in remote sensing monitoring of biodiversity. *Biodiversity Science*, 24, 1267–1278. (in Chinese with English abstract) [郭庆华, 吴芳芳, 胡天宇, 陈琳海, 刘瑾, 赵晓倩, 高上, 庞树鑫 (2016) 无人机在生物多样性遥感监测中的应用现状与展望. *生物多样性*, 24, 1267–1278.]
- Hao ZM (2017) A discussion on the characteristics of forest canopy gap and its effect on plant diversity. *Shanxi Forestry Science and Technology*, 46(4), 57–59. (in Chinese) [郝再明 (2017) 浅议林窗的特征及其对植物多样性的影响. *山西林业科技*, 46(4), 57–59.]
- Herwitz SR, Sandler B, Slye RE (2000) Twenty-one years of crown area change in the Jasper Ridge Biological Preserve based on georeferenced multitemporal aerial photographs. *International Journal of Remote Sensing*, 21, 45–60.
- Hobi ML, Ginzler C, Commarmot B, Bugmann H (2016) Gap pattern of the largest primeval beech forest of Europe revealed by remote sensing. *Ecosphere*, 6(5), 1–15.
- Hu JB, Zhang J (2018) Unmanned aerial vehicle remote sensing in ecology: Advances and prospects. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 25–35. (in Chinese with English abstract) [胡健波, 张健 (2018) 无人机遥感在生态学中的应用进展. *生态学报*, 38, 25–35.]
- Hu LL, Li JS, Wu XP, Yan BQ, Zhu JJ, Luo JW, Xiao NW (2010) Reviews on methods of measuring geometric characteristics of forest gaps involving gap size, gap shape, and the height of canopy trees surrounding the gap. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1911–1919. (in Chinese with English abstract) [胡理乐, 李俊生, 吴晓菁, 闫伯前, 朱教君, 罗建武, 肖能文 (2010) 林窗几何特征的测定方法. *生态学报*, 30, 1911–1919.]
- Huang LJ, Lin X, Liu XZ, Zhuang CW, Xiao RB (2017) The relation among biomass, at different stand ages biodiversity and LAI of trees in Guangdong Province. *Journal of Southwest Forestry College*, 37(6), 91–98. (in Chinese with English abstract) [黄柳菁, 林欣, 刘兴诏, 庄长伟, 肖荣波 (2017) 广东不同林龄乔木生物量及物种多样性与叶面积指数的关系. *西南林业大学学报*, 37(6), 91–98.]
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL (1999) Light-Gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 283, 554–557.
- Karsten RJ, Jovanovic M, Meilby H, Perales E, Reynel C (2013) Regeneration in canopy gaps of tierra-firme forest in the Peruvian Amazon: Comparing reduced impact logging and natural, unmanaged forests. *Forest Ecology and Management*, 310, 663–671.
- Lachat T, Chumak M, Chumak V, Jakoby O, Müller J, Tanadini M, Wermelinger B, Wermelinger R, Didham R, Jonsell M (2016) Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: A case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine. *Insect Conservation and Diversity*, 9, 559–573.
- Lawton RO, Putz FE (1988) Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 69, 764–777.
- Liu Q, Wu HD, Tan YH, Zhang JL (2017) Liana diversity and its climbing situation on trees in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(8), 1–8. (in Chinese with English abstract) [刘奇, 吴怀栋, 谭运洪, 张教林 (2017) 西双版纳热带季雨林木质藤本多样性及其攀援方式. *林业科学*, 53(8), 1–8.]
- Lobo E (2013) Spatial Distribution of Canopy Gaps in a Tropical Forest Landscape and Its Influence on the Tree Community. PhD dissertation, University of Illinois at Urbana-Champaign, Champaign.
- Muscolo A, Bagnato S, Sidari M, Mercurio R (2014) A review of the roles of forest canopy gaps. *Journal of Forestry Research*, 25, 725–736.
- Nonogaki S, Masumoto S, Nemoto T (2017) High-speed grid-ding system for geological surfaces using multi-threading technology. *International Journal of Geoinformatics*, 13, 1–10.
- Offde S, Brown VK (1994) Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. *Journal of Tropical Ecology*,

10, 197–206.

- Ou XK, Jin ZZ, Peng MC, Fang B, Fang JM (1997) Distribution of vegetations in Mengyang Nature Reserve of Xishuangbanna and their ecological characteristics. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 8(s1), 8–19. (in Chinese with English abstract) [欧晓昆, 金振洲, 彭明春, 方波, 房俊民 (1997) 西双版纳勐养自然保护区植被的分布与生态特征. *应用生态学报*, 8(s1), 8–19.]
- Pedersen BS, Howard JL (2004) The influence of canopy gaps on overstory tree and forest growth rates in a mature mixed-age, mixed-species forest. *Forest Ecology and Management*, 196, 351–366.
- Peng SL, Liu Q (2002) The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1534–1544. (in Chinese with English abstract) [彭少麟, 刘强 (2002) 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. *生态学报*, 22, 1534–1544.]
- Remondino F (2011) Heritage recording and 3D modeling with photogrammetry and 3D scanning. *Remote Sensing*, 3, 1104–1138.
- Runkle JR (1992) Guidelines and Sample Protocol for Sampling Forest Gaps. U. S. Forest Service, Portland.
- Sakio H (1997) Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, central Japan. *Plant Ecology*, 132, 181–195.
- Salvadorvan ED, Bogaert J, Pvan H, Impens I (1998) Influence of tree-fall orientation on canopy gap shape in an Ecuadorian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 865–869.
- Schliemann SA, Bockheim JG (2011) Methods for studying treefall gaps: A review. *Forest Ecology and Management*, 261, 1143–1151.
- Senécal JF, Doyon F, Messier C (2018) Management implications of varying gap detection height thresholds and other canopy dynamics processes in temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 410, 84–94.
- Senécal JF, Doyon F, Messier C (2018) Tree death not resulting in gap creation: An investigation of canopy dynamics of northern temperate deciduous forests. *Remote Sensing*, 10, 121–138.
- Senécal JF, Doyon F, St-Onge B (2018) Discrimination of canopy gaps and non-regenerating openings in old-growth temperate deciduous forests using airborne LiDAR data. *Canadian Journal of Forest Research*, 48, 774–782.
- Spies TA, Franklin JF, Thomas TB (1988) Coarse woody debris in douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 69, 1689–1702.
- Stohlgren TJ, Bachand RR, Onami Y, Binkley D (1998) Species–environment relationships and vegetation patterns: effects of spatial scale and tree life-stage. *Plant Ecology*, 135, 215–228.
- Sui DD, Wang Y, Lian JY, Zhang J, Hu JB, Ouyang XJ, Fang ZJ, Cao HL, Ye WH (2017) Gap distribution patterns in the south subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan. *Biodiversity Science*, 25, 382–392. (in Chinese with English abstract) [隋丹丹, 王悦, 练琚愉, 张健, 胡健波, 欧阳学军, 范宗骥, 曹洪麟, 叶万辉 (2017) 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林窗分布格局及其成因. *生物多样性*, 25, 382–392.]
- Tan H, Zhu JJ, Kang HZ (2007) A research review on forest gap disturbance. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 587–594. (in Chinese with English abstract) [谭辉, 朱教君, 康宏樟 (2007) 林窗干扰研究. *生态学杂志*, 26, 587–594.]
- Wang B, Sun H, Xu Q, Tian J, Li Q, Chen YY, Yang RL, Zhang ZM (2018) Height measurement of a Cedar (*Cedrus deodara*) community based on unmanned aerial vehicles (UAV) 3D photogrammetry technology. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3524–3533. (in Chinese with English abstract) [王彬, 孙虎, 徐倩, 田冀, 李强, 陈盈赞, 杨汝兰, 张志明 (2018) 基于无人机3D摄影技术的雪松(*Cedrus deodara*)群落高度测定. *生态学报*, 38, 3524–3533.]
- Wang JX, Zhang YP (2002) A review on within-gap micro-environmental heterogeneity and species' response. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 26, 69–74. (in Chinese with English abstract) [王进欣, 张一平 (2002) 林窗微环境异质性及物种的响应. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 26, 69–74.]
- Xia B, Lan TH, Shan A, Deng F, Yao G (1996) Canopy gaps in subalpine spruce-fir forests of the hills around Bitahai Lake, Yunnan Province. *Journal of Plant Resources and Environment*, 5(4), 1–8. (in Chinese with English abstract) [夏冰, 兰涛贺, 善安, 邓飞, 姚淦 (1996) 云南亚高山云冷杉林林窗的研究. *植物资源与环境学报*, 5(4), 1–8.]
- Yang DR, Zhao TZ, Wang RW, Zhang GM, Song QS (2001) Study on pollination ecology of fig wasp (*Ceratosolen* sp.) in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 22, 125–130. (in Chinese with English abstract) [杨大荣, 赵庭周, 王瑞武, 张光明, 宋启示 (2001) 西双版纳热带雨林聚果榕小蜂的传粉生态学. *动物学研究*, 22, 125–130.]
- Yang Q, Han L, Chen J, Bai ZL (2006) Strategy, protective status and value of tropical rain forest in Xishuangbanna. *Genomics and Applied Biology*, 25, 341–348. (in Chinese with English abstract) [杨清, 韩蕾, 陈进, 白志林 (2006) 西双版纳热带雨林的生态、保护现状及其对策. *基因组学与应用生物学*, 25, 341–348.]
- Yang XD, Sha LQ (2001) Species composition and diversity of soil mesofauna in the 'Holy Hills' fragmentary tropical rain forest of Xishuangbanna, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 12, 261–265. (in Chinese with English abstract) [杨效东, 沙丽清 (2001) 西双版纳“龙山”片断热带雨林中小型土壤动物群落组成与多样性研究. *应用生态学报*, 12, 261–265.]
- Zang RG, Xu HC (1998) Advances in forest gap disturbance research. *Scientia Silvae Sinicae*, 34(1), 90–98. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 徐化成 (1998) 林隙(GAP)干扰研究进展. *林业科学*, 34(1), 90–98.]

- Zang RG, Xu HC (1999) Regeneration response of main tree species to gap size and gap development phase in the Korean pine broadleaved forest in Jiaohe, Northeast China. *Scientia Silvae Sinicae*, 35(3), 2–9. (in Chinese with English abstract) [臧润国, 徐化成 (1999) 红松阔叶林主要树种对林隙大小及其发育阶段更新反应规律的研究. 林业科学, 35(3), 2–9.]
- Zhang CY, Gao LS, Zhao XH (2006) Microenvironment heterogeneity of canopy gap and response of species regeneration. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 21, 162–166. (in Chinese with English abstract) [张春雨, 高露双, 赵秀海 (2006) 林隙微环境异质性及物种更新响应研究进展. 河北林果研究, 21, 162–166.]
- Zhang J, Hu JB, Lian JB, Fan ZJ, Ouyang XJ, Ye WH (2016) Seeing the forest from drones, testing the potential of light-weight drones as a tool for long-term forest monitoring. *Biological Conservation*, 198, 60–69.
- Zhang LN, Fan JX, Hou XD, Sun ZY, Chen Q (2016) Comparison of common spatial interpolation methods in stratigraphic data analysis: A case study of the stratigraphic thickness of the Ordovician pagoda formation in the upper Yangtze region. *Journal of Stratigraphy*, 40, 420–428. (in Chinese with English abstract) [张琳娜, 樊隽轩, 侯旭东, 孙宗元, 陈清 (2016) 地层数据的常用空间插值方法介绍和比较分析——以上扬子区宝塔组厚度重建为例. 地层学杂志, 40, 420–428.]
- Zhang Q, Dao JY, Guo H (2014) Xishuangbanna rainforest China's largest realm of tropical fauna and flora. *Cultural Geography*, (11), 58–69. (in Chinese) [张秋, 刀俊云, 郭洪 (2014) 西双版纳热带雨林: 中国最大的热带动植物王国. 环球人文地理, (11), 58–69.]
- Zhang YH, Wang ZX (1999) The influence of gaps to the herb. *Bulletin of Botanical Research*, 19(1), 94–99. (in Chinese with English abstract) [张艳华, 王志西 (1999) 林隙对草本植物的影响. 植物研究, 19(1), 94–99.]
- Zhang YP, Dou JX, Liu YH, Ma YX (2004) Radiation characteristics in a tropical seasonal rain canopy gap. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 929–934. (in Chinese with English abstract) [张一平, 窦军霞, 刘玉洪, 马友鑫 (2004) 热带季节雨林林窗辐射特征研究. 应用生态学报, 15, 929–934.]
- Zhang ZM, Xu Q, Wang B, Sun H, Geng YP, Tian J (2017) Applications of unmanned aerial vehicles remote sensing technology in landscape ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 4029–4036. (in Chinese with English abstract) [张志明, 徐倩, 王彬, 孙虎, 耿宇鹏, 田冀 (2017) 无人机遥感技术在景观生态学中的应用. 生态学报, 37, 4029–4036.]
- Zhuang JJ, Liu XJ, Ye YZ, Zhu XL (2012) Study on the gap characteristics and the correlation between gap and gap edge wood of permanent plots in Baotianman Nature Reserve. *Journal of Henan Agricultural University*, 46, 542–548. (in Chinese with English abstract) [庄静静, 刘晓静, 叶永忠, 朱学灵 (2012) 宝天曼固定样地林窗特征及与林窗边缘木的相关性研究. 河南农业大学学报, 46, 542–548.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 时意专)

附录 Supplementary Material

附录1 林窗下重要值前10的物种

Appendix 1 The species with top ten importance values under forest canopy gaps

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018258-1.pdf>

附录2 多元线性回归模型结果

Appendix 2 The results of the multiple linear regression model

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018258-2.pdf>

附录3 4块样地中物种丰富度在海拔高度上的分布

Appendix 3 Distribution of species richness along altitude in four plots

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018258-3.pdf>