

雪灾干扰后林冠开阔度对黄心树幼苗更新的影响

冯力^{1,2} 陈斯^{2,3} 夏尚文² 王博^{2*}

(¹西南林业大学园林学院, 昆明 650224; ²中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐仑 666303; ³中国科学院哀牢山亚热带森林生态系统研究站, 云南景东 676200)

摘要 幼苗更新是森林更新的关键过程, 而林窗对于植物幼苗更新、生长及最终存活具有重要影响。极端气候事件会使森林在短时间内形成大量林窗, 从而显著影响林内幼苗更新和存活。本研究以 2015 年雪灾后云南省哀牢山中山湿性常绿阔叶林优势种黄心树 (*Machilus bombycina*) 幼苗为对象, 对 194 个 1 m×1 m 样方中的幼苗生长和死亡动态进行为期 4 年的监测, 利用线性混合模型 (LMM) 和广义线性混合模型 (GLMM), 分析林冠开阔度对幼苗高度相对生长率、叶片相对增长率、新增率和死亡率的影响, 研究了雪灾干扰后的林冠开阔度对植物幼苗更新的影响。结果表明: (1) 林冠开阔度随时间推移逐渐变小 (20.07%~9.97%), 且速度由快到慢; (2) 2015—2016 年, 已有幼苗高度相对生长率与林冠开阔度呈显著正相关 ($P<0.05$), 其余年份两者间无显著相关性; 2016—2017 年已有幼苗叶片相对增长率与林冠开阔度呈显著正相关 ($P<0.05$), 其余年份两者间无显著相关性; (3) 林冠开阔度与幼苗新增率和死亡率均无显著相关性。本研究表明, 雪灾后造成的林冠开阔度增加有利于黄心树幼苗生长。

关键词 极端气候事件; 光照强度; 亚热带; 森林更新

Effects of canopy openness on seedling regeneration of *Machilus bombycina* after a snow damage. FENG Li^{1,2}, CHEN Si^{2,3}, XIA Shang-wen², WANG Bo^{2*} (¹Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; ²Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan, China; ³Ailaoshan Station for Subtropical Forest Ecosystem Studies, Chinese Academy of Sciences, Jingdong 676200, Yunnan, China).

Abstract: Seedling recruitment is a key process in forest regeneration. Canopy openness plays an important role in seedling establishment, growth and survival, especially after extreme climate events. In this study, we monitored the seedling recruitment dynamics of a dominant tree species *Machilus bombycina* with 194 plots (1 m×1 m) over four consecutive years after a snow damage event that happened in January 2015, in a mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailaoshan, Yunnan Province. The effects of canopy openness on the seedling growth, recruitment rate and mortality rate were analyzed by Linear Mixed Model (LMM) and Generalized Linear Mixed Model (GLMM). Our results showed that: (1) canopy openness decreased quickly especially in the first year after the snow damage, from 20.07% to 9.97%; (2) the relative increase rate of existing seedlings' height was positively correlated to canopy openness during 2015–2016 ($P<0.05$), but not in other years; the relative growth rate of existing seedlings' leaves was positively correlated to canopy openness during 2016–2017, but not in other years; (3) canopy openness did not correlate with either seedling recruitment rate or mortality rate. Overall, our findings indicated that the increases of canopy openness after snow damage benefited the growth of *M. bombycina* seedlings.

Key words: extreme climatic event; illumination intensity; subtropics; forest regeneration.

林窗动态被认为是森林中的小尺度干扰,由英国生态学家 Watt 在 1947 年首次提出 (Watt, 1947)。林窗会影响森林结构、光照条件以及土壤理化性质,这一影响进而增大森林的组成和结构的异质性 (Muscolo *et al.*, 2007)。研究表明:林窗形成后,林窗内的光照、水分及温度等环境因子均高于林内,其中对林窗生境影响最直接、最重要的是光照强度,能够促进种子萌发及幼苗生长 (班勇, 1996; 张小鹏等, 2016), 从而加快森林恢复。因此,林窗干扰是森林进行自我修复和更新的重要生态过程,对研究森林的物种多样性及更新具有重要意义。

在当今全球气候变化加剧的背景下,极端气候,尤其是冰雪灾害发生的频率和强度呈现上升趋势 (Regan, 1998; IPCC, 2001)。由于冰雪灾害发生在亚热带地区较少,因此相关地区受冰雪灾害影响的研究较少,但随着全球气候变化的加剧,亚热带森林发生冰雪灾害的几率有增加的趋势 (苏志尧等, 2010)。冰雪灾害会导致树冠加重,引起枝干断裂,从而在短时间形成大量林窗。

雪灾是森林生态系统重要的自然干扰因子之一,它会对林业造成重大损失,同时也会影响森林生态系统的稳定性。幼苗更新在森林生态系统稳定性维持和受损生态恢复过程中发挥着重要作用 (Fyllas *et al.*, 2010; 苏嫻等, 2014)。国内外学者针对雪灾后的森林幼苗更新、物种多样性、林窗及其微环境等多个方面已开展大量研究,例如,林窗干扰显著提高了岷江冷杉幼苗种群优势度的环境容纳量,使其幼苗种群具有更强的增长优势 (陈国鹏等, 2018)。雪灾后,伴随着大量林窗形成,林内新生苗物种丰富度在不同光环境下均有所增加 (Song *et al.*, 2017, 2018); 但也有研究表明,单位面积内幼苗更新数量与林窗大小呈负相关 (刘庆, 2004)。d' Oliveira 等 (2011) 研究表明,林窗形成的前 5 年,较大林窗会降低幼苗新增率,并且增加幼苗的死亡率; 但也有研究表明,林窗环境下幼苗死亡率降低 (Kobe *et al.*, 1999); 而刘何铭等 (2017) 指出,光照对幼苗短期存活无显著影响。此外,林窗对于幼苗生长也具有显著影响,例如,研究发现,木荷幼苗在林窗面积大于 100 m² 时生长较快 (葛晓改等, 2014)。同时,林窗对幼苗更新也存在显著的种间差异,例如林窗会显著促进具有较强耐阴性物种的更新 (Szwagrzyk *et al.*, 2001)。综上所述,尽管已有很多研究针对林窗开阔度对幼苗更新开展了相关工作,但并未得出

一致结论。

2015 年 1 月 9 日至 11 日云南省哀牢山中山湿性常绿阔叶林遭遇了罕见雪灾,最低气温达到 -2 ℃,地面积雪约 40 cm 厚,对许多树冠造成了严重破坏 (Song *et al.*, 2017), 林冠开阔度相比雪灾前 (5%~11%) 显著提高 (Song *et al.*, 2015)。林冠开阔度的变化会导致林下生物因子 (种子扩散等) 和非生物因子 (光照、温湿度、土壤性质等) 发生改变 (张小鹏等, 2016), 进而影响林下幼苗更新。然而,很少有针对性研究直接探讨亚热带地区雪灾事件造成的林冠开阔度变化对幼苗更新影响的强度大小,以及雪灾后随时间的恢复情况。因此,为解决上述问题,我们在本次雪灾事件发生后及时设置样方,对雪灾后林窗动态及其对幼苗更新的影响开展了为期 4 年的连续调查。本研究以哀牢山常绿阔叶林优势种之一黄心树为对象,分析林冠开阔度对其幼苗高度相对增长率、叶片相对增长率、新增率和死亡率的影响,为进一步理解雪灾对中山湿性常绿阔叶林的影响,以及灾后恢复及重建提供理论依据。

1 研究地区及研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于云南省普洱市景东县哀牢山国家级自然保护区 (24°32'N, 101°01'E), 海拔 2400~2600 m, 主要植被类型为中山湿性常绿阔叶林 (温韩东等, 2018)。根据哀牢山森林生态系统定位观测研究站近 4 年 (2015—2018) 的气候指标监测资料,该区年均降水量为 1850 mm, 86% 以上的降水集中在雨季 (5—10 月), 年平均气温 11.68 ℃。林内土壤为酸性 (pH=4.4±4.9) 山地黄棕壤, 土壤表面凋落物厚约 3~7 cm, 土壤有机碳、全氮和全磷含量分别为 12.91%、0.52% 和 0.06%, 表层土壤的 C/N 为 14.4 (Liu *et al.*, 2002)。林内主要乔木优势树种为樟科的黄心树 (*Machilus bombycina*) 和滇润楠 (*M. yunnanensis*)、壳斗科的木果柯 (*Lithocarpus xylocarpus*) 和硬斗柯 (*Lithocarpus hancei*)、山茶科的南洋木荷 (*Schima noronhae*) 和舟柄茶 (*Hartia sinensis*) 及木兰科的红色木莲 (*Manglietia insignis*) 和多花含笑 (*Michelia floribunda*) 等 (纪金华等, 2015)。

1.2 试验设计

为研究雪灾后,哀牢山亚热带森林常绿阔叶林黄心树幼苗的更新情况,2015 年 3 月在林内随机设置 194 个 1 m×1 m 的样方,并对每个样方进行编

号,于每年5月份进行幼苗调查。调查内容包括:幼苗种类、高度、叶片数及林冠开阔度。每次样方调查时,高度 ≥ 5 cm的乔木幼苗均作记录(定位及挂牌)。在已完成的4次调查中,优势种黄心树幼苗样本量最大。因此,本研究以黄心树为对象,探讨雪灾干扰造成的林窗变化对幼苗更新的影响。将第一次调查时所标记的黄心树幼苗定义为已有苗,后续调查中的新增幼苗定义为新增苗(蔡军奇等,2019),新增率定义为:当年幼苗新增数与上一年幼苗总数的比值。考虑到已有苗和新增苗的差异,分别进行数据分析。

1.3 半球影像获取

本试验林冠开阔度通过鱼镜头拍摄获取。每年5月份幼苗调查完成后进行拍摄,在每个样方中心点进行拍摄,相机镜头距地面1.0 m,用水平仪调至水平,选取阴天、凌晨日出前或傍晚日落后,且无风时进行拍摄。

1.4 数据处理

本研究选取以下幼苗生长指标:

幼苗绝对生长高度(absolute increment of height): $\Delta H = H_1 - H_0$ (H_1 :当年高度, H_0 :上一年高度);

幼苗叶片绝对增长量(absolute increment of leaf): $\Delta La = La_1 - La_0$ (La_1 :当年叶片数, La_0 :上一年叶片数);

幼苗高度相对增长率(relative growth rate of height): $RGR_H = (H_1 - H_0) / H_0 \times 100\%$;

幼苗叶片相对增长率(relative growth rate of leaf): $RGR_L = (La_1 - La_0) / La_0 \times 100\%$; (黄甫昭等,2017);

林冠开阔度:利用Gap Light Analyzer软件(2.0版)(Frazer *et al.*, 1999)分析照片,计算冠层孔隙,未被植物覆盖的部分占比就是林冠开阔度。本研究选取相邻两年林冠开阔度的平均值进行数据分析。

本研究采用R语言(版本3.5.1)中的nlme包中的线性混合模型(LMM)分析林冠开阔度对幼苗高度相对增长率和叶片相对增长率的影响,因变量为幼苗高度相对增长率(或叶片相对增长率),林冠开阔度和幼苗初始高度作为自变量,幼苗编号和样方编号以嵌套形式作为随机变量。此外,针对林冠开阔度对新增苗数量的影响,也采用本模型进行分析(分析时,只选取具有新增苗的样方)。采用R语言中的lme4包提供的广义线性混合模型(GLMM),分

析林冠开阔度对幼苗新增率和死亡率的影响。幼苗新增率和死亡率被建模为具有logit-link的二项式变量,1表示有新增苗的样方(或死亡),0表示没有新增苗的样方(或存活)。自变量为林冠开阔度(分析死亡率时,幼苗初始高度也设置为自变量),幼苗编号和样方编号以嵌套形式作为随机变量。

2 结果与分析

2.1 雪灾干扰后林窗动态及幼苗动态

2015年雪灾后,林冠开阔度约为 $20.07\% \pm 4.32\%$ (平均值 \pm 标准差),并随时间推移显著变小,随后3年的平均值依次为 $12.23\% \pm 2.83\%$ 、 $11.29\% \pm 3.09\%$ 和 $9.97\% \pm 2.47\%$ ($df = 3, F = 378.4, P < 0.001$) (图1,图2)。

2015年的第一次调查,共记录黄心树幼苗109株,在随后的3年调查中共计发现新增苗160株。截止2018年第4次调查发现,109株已有苗死亡18株,死亡率为16.51%;尚未对第4次调查的新增苗(20株)的存活状态进行调查,剩余140株新增苗死亡20株,死亡率为14.29%(表1)。幼苗新增率和幼苗死亡率均呈现出显著年际差异,差异范围分别为8.44%~105.83%和1.83%~10.97%(表1)。

2.2 雪灾干扰后林冠开阔度对幼苗生长的影响

已有苗高度相对增长率与林冠开阔度在2015—2016年呈显著正相关性($t = 2.513, P = 0.015$) (图3a),而在其他年份间并未呈现显著相关性。已有苗叶片相对增长率与林冠开阔度在2016—2017年呈显著正相关性($t = 2.206, P = 0.033$) (图3b),而在其他年份无显著相关性。

表1 2015—2018年幼苗动态

Table 1 Seedling dynamics during the four years (2015—2018)

指标 Index	2015年	2016年	2017年	2018年
总体幼苗株数 No. of total seedlings	109	120	237	231
总体幼苗死亡株数 No. of total mortality		2	10	26
新增苗株数 No. of recruited seedlings		13	127	20
新增率 Recruitment rate (%)		11.93	105.83	8.44
死亡率 Mortality rate (%)		1.83	8.33	10.97
新增苗死亡株数 No. of mortality of recruited seedlings			3	17
新增苗死亡率 Mortality rate of recruited seedlings (%)			23.08	13.39
已有苗死亡 No. of mortality of existing seedlings		2	7	9
已有苗死亡率 Mortality rate of existing seedlings (%)		1.83	6.42	8.26

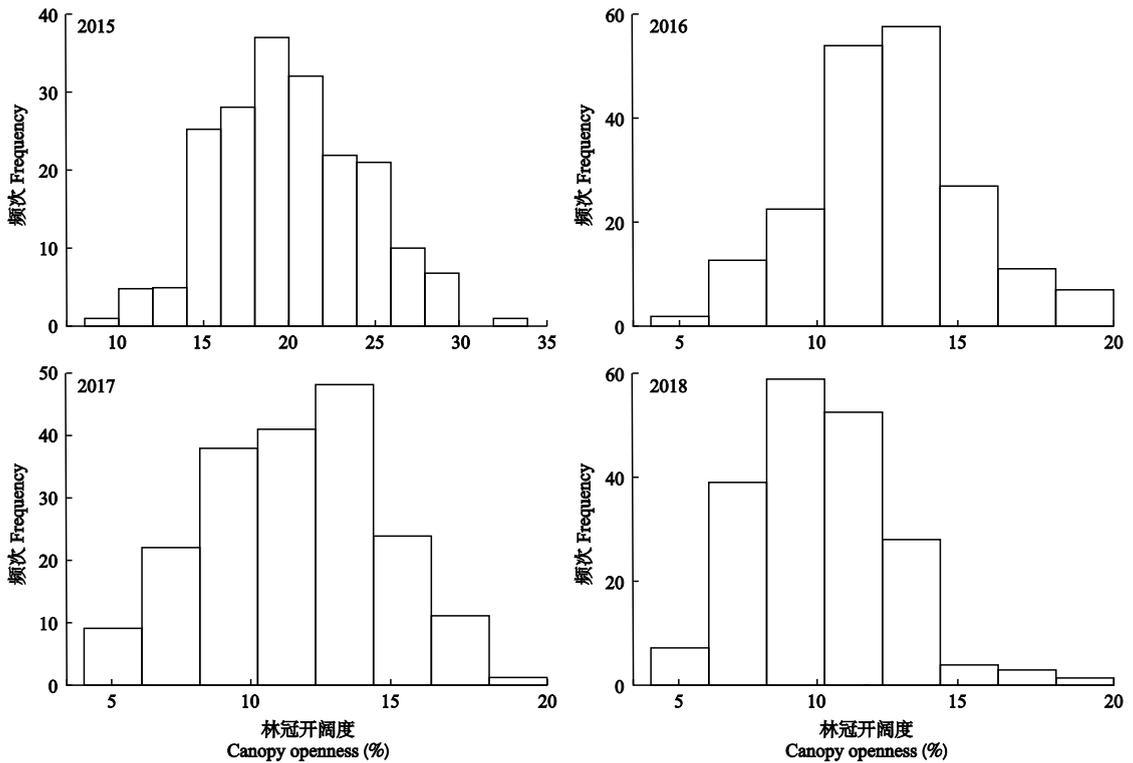


图1 2015—2018年194个幼苗样方的林冠开阔度频次分布图

Fig.1 Frequency of forest canopy openness of the 194 seedling plots from 2015 to 2018

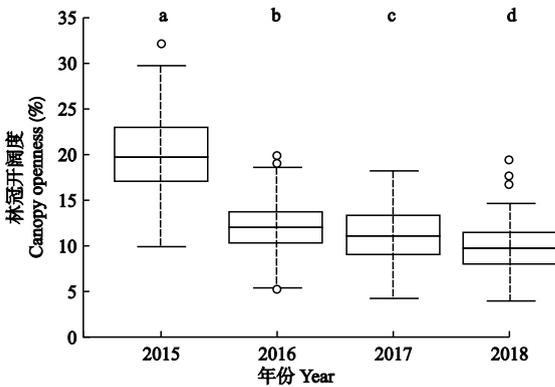


图2 林冠开阔度的年间差异

Fig.2 Differences in canopy openness among years

新增苗的高度相对生长率和叶片相对增长率与林冠开阔度在所有年份间均未发现显著相关性(表2)。

针对幼苗绝对增长高度和叶片绝对增长量与林冠开阔度的相关性分析,结果与高度相对生长率和叶片相对增长率的结果一致。

2.3 雪灾干扰后林冠开阔度对幼苗新增和死亡的影响

通过对每个幼苗样方中新增苗的有无进行分析,结果表明,林冠开阔度与幼苗新增率在所有年份间均未呈现显著相关性(表3)。通过对有新增苗的

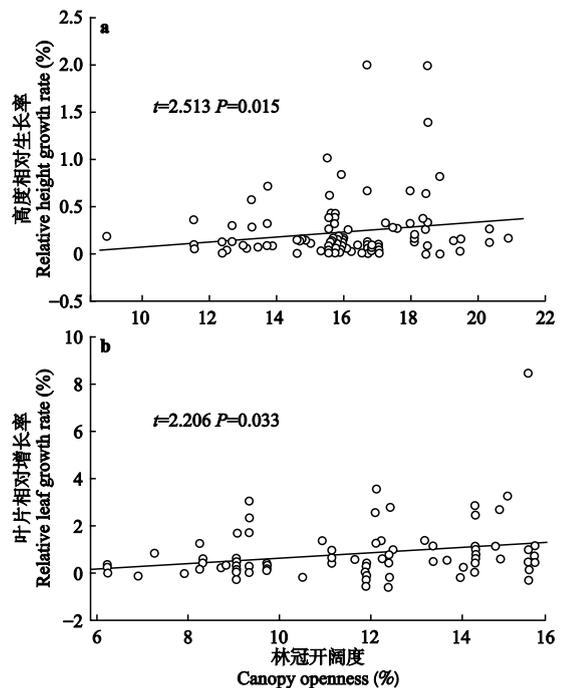


图3 林冠开阔度对已有苗生长的影响

Fig.3 Effect of canopy openness on the growth of existing seedlings

注:a:2015—2016年林冠开阔度对幼苗高度相对生长率的影响;b:2016—2017年林冠开阔度对幼苗叶片相对增长率的影响。

Note: a: The effect of canopy openness on the relative height growth rate of seedlings in 2015-2016; b: the effect of canopy openness on the relative growth rate of leaves in 2016-2017.

表2 林冠开阔度对黄心树幼苗生长指标的影响

Table 2 Effect of canopy openness on seedling growth of *Machilus bombycina*

年份 Year	分类 Classification	变量 Variable	估计值±标准误 Estimate±SE	t 值 t-value	P 值 P-value
2015—2016	已有苗 Existing seedlings	高度相对生长率(%) RGR_H	0.036±0.014	2.513 *	0.015
	新增苗 Recruited seedlings	叶片相对增长率(%) RGR_L	0.013±0.050	0.260	0.796
	新增苗 Recruited seedlings	高度相对生长率(%) RGR_H			
2016—2017	已有苗 Existing seedlings	高度相对生长率(%) RGR_H	0.008±0.016	0.494	0.624
	新增苗 Recruited seedlings	叶片相对增长率(%) RGR_L	0.112±0.051	2.206 *	0.033
	新增苗 Recruited seedlings	高度相对生长率(%) RGR_H	0.026±0.046	0.572	0.592
2017—2018	已有苗 Existing seedlings	高度相对生长率(%) RGR_H	-0.004±0.012	-0.295	0.769
	新增苗 Recruited seedlings	叶片相对增长率(%) RGR_L	-0.005±0.031	-0.168	0.868
	新增苗 Recruited seedlings	高度相对生长率(%) RGR_H	-0.078±0.133	-0.589	0.559
	新增苗 Recruited seedlings	叶片相对增长率(%) RGR_L	-0.049±0.038	-1.297	0.202

* $P < 0.05$.

表3 林冠开阔度对黄心树幼苗新增率和死亡率的影响

Table 3 Effect of canopy openness on seedling recruitment rate and mortality rate of *Machilus bombycina*

年份 Year	分类 Classification	变量 Variable	估计值±标准误 Estimate±SE	z 值 z-value	P 值 P-value
2015—2016	已有苗 Existing seedlings	新增率 Recruitment rates	-0.096±0.126	-0.765	0.444
	新增苗 Recruited seedlings	死亡率 Mortality rate	1.163±3.368	0.345	0.730
	新增苗 Recruited seedlings	死亡率 Mortality rate			
2016—2017	已有苗 Existing seedlings	新增率 Recruitment rates	-0.116±0.075	-1.551	0.121
	新增苗 Recruited seedlings	死亡率 Mortality rate	0.247±0.178	1.391	0.164
	新增苗 Recruited seedlings	死亡率 Mortality rate	0.157±0.262	0.601	0.548
2017—2018	已有苗 Existing seedlings	新增率 Recruitment rates	-0.160±0.108	-1.484	0.138
	新增苗 Recruited seedlings	死亡率 Mortality rate	0.129±0.166	0.775	0.438
	新增苗 Recruited seedlings	死亡率 Mortality rate	0.210±1.006	0.209	0.834

样方数据进一步分析,结果表明,新增苗数量和林冠开阔度亦无显著相关性(表4)。此外,已有苗和新增苗的死亡率与林冠开阔度在所有年份同样均未呈现显著相关性(表3)。

表4 林冠开阔度对新增苗数量的影响

Table 4 Effect of canopy openness on the number of recruited seedlings

年份 Year	估计值±标准误 Estimate±SE	自由度 df	t 值 t-value	P 值 P-value
2015—2016	0.080±0.059	7	1.362	0.215
2016—2017	0.280±0.215	44	1.301	0.199
2017—2018	-0.074±0.051	22	-1.429	0.167

3 讨论与结论

林窗的形成成为幼苗生长提供了有利条件(陶建平,2004)。幼苗阶段在森林更新中具有重要作用,幼苗的新增及死亡情况直接影响着其种群更新的成败(Comita *et al.*,2009;陈国鹏等,2016)。幼苗

更新会随着时间的推移对雪灾后林窗变化做出响应(Jin *et al.*,2018)。本研究调查了雪灾后哀牢山中山湿性常绿阔叶林林冠开阔度对黄心树幼苗更新动态的影响,结果表明,雪灾后造成的林冠开阔度增加可以加快已有苗的生长,但对幼苗的新增率、死亡率以及新增苗数量均无显著影响。

林窗的形成会影响林下光照条件,光是影响植物存活、生长和分布的重要生态因子(Rozendaal *et al.*,2006)。Kobe(1999)和吴小琪等(2019)的研究结果表明,林窗环境下幼苗的存活率更高,而本研究结果表明林冠开阔度和幼苗死亡率无显著相关性。刘何铭等(2017)的研究结果也发现相似格局,在自然林窗条件下,光照对幼苗短期存活没有显著影响。这种差异产生的原因,可能与不同物种对光照响应程度差异有关(Kobe *et al.*,1999;Goodale *et al.*,2014),也有可能是林冠下幼苗对土壤资源的竞争比对地上光资源的竞争更敏感,进而掩盖了光照对幼苗死亡的影响(王政权等,2003)。本研究表

明,林冠开阔度能够促进幼苗生长,这一结果与国内外多数研究结果一致,但林冠开阔度促进幼苗生长的强度大小存在显著的种间差异(Gerhardt, 1996; 葛晓改等, 2014; 吴小琪等, 2019)。人工林窗对不同年龄阶段的幼苗影响也存在差异,如韩文娟等(2012)研究表明,林窗大小对1~3年生油松幼苗生长无显著影响,但对4~7年生油松幼苗生长有显著影响,主要原因是1~3年生油松幼苗的生长主要受草本层盖度影响。d'Oliveira等(2011)研究表明,林窗对幼苗生长具有时效性,在林窗形成的最初5年,优势种快速生长,使幼苗竞争强度相比林窗形成前显著增强;因此,林窗越大,幼苗的死亡率越高,从而导致幼苗新增率降低,但这种影响随时间逐渐减弱,在12年后,幼苗生长不再受林冠开阔度影响。宋新章等(2008)研究表明,在林窗形成初期,由于灌木密度较大,导致乔木幼苗生长与更新受到强烈压制。因此,部分学者建议适度间伐和择伐有利于林分空间结构的优化(Mäkinen *et al.*, 2004; 宋新章等, 2008; Stan *et al.*, 2014)。

本研究结果表明,林窗开阔度对幼苗的影响仅存在于部分年份,这种显著的年际差异进一步表明森林的幼苗更新是一个复杂的生态过程。除林冠开阔度外,还受其他多种因素影响,包括温度、水分、土壤养分、凋落物、种子雨、动物取食和种间关系等(Lewis *et al.*, 2000; 黄忠良等, 2001; 李宏俊等, 2001; Poorter *et al.*, 2008; 尹华军等, 2011; 王静等, 2017; 黄萍等, 2018)。其中温度和水分通常被认为是两个十分重要的因素,也受到很多关注。例如,张珊珊等(2018)研究表明,相比光强而言,土壤水分的增加更能显著提高云南蓝果树的幼苗生长;而岷江冷杉幼苗的存活率被发现随温度的升高而增加(庞晓瑜等, 2018)。根据本研究地点的气象监测数据,2015年5月—2016年4月、2016年5月—2017年4月、2017年5月—2018年4月的月平均温度差异不大,分别为(11.38±4.18)、(12.01±3.15)、(11.66±3.56)℃。而3年的总降雨量则具有明显差异,分别为1524.5、2503.2、1728.2 mm;其中2016—2017年降雨量显著高于其他年份,这有可能是引起2016—2017年与2015—2016年、2017—2018年幼苗更新动态差异的原因之一。

本研究通过高度相对增长率、叶片相对增长率、幼苗新增率和死亡率等指标全面探讨了林冠开阔度对黄心树幼苗更新动态的影响。结果表明,随着雪

灾后林窗的大量形成,在部分年份有利于黄心树幼苗生长,从而对黄心树幼苗更新起促进作用。本研究仅针对黄心树幼苗在种群水平上做了初步探讨,然而林内多物种共存,而不同种类间的幼苗往往存在显著的生理特性差异,其对林冠开阔度的响应有可能也存在差异。因此,在后续的研究中从群落水平上进行相关问题的探讨,则更能全面真实地反映雪灾后造成的林冠开阔度变化对林内幼苗更新动态的影响。

致谢 感谢哀牢山生态站对本次实验的支持。感谢周友兵博士和曹林博士对本文英文摘要的润色。感谢李达文、杨文争和罗奇等在实验过程中协助收集数据,罗康等在写作思路方面的指导。感谢鲁志云、温韩东、罗文菊和李志斌等在野外实验开展过程中给予的后勤支持。

参考文献

- 班勇. 1996. 自然干扰与森林林冠空隙动态. 生态学杂志, **15**(3): 43-49. [Ban Y. 1996. Natural disturbance and dynamics of forest canopy gap. *Chinese Journal of Ecology*, **15**(3): 43-49.]
- 蔡军奇, 刘大鹏, 张淑媛, 等. 2019. 辽东山区次生林乔木幼苗组成及其年际动态. 生物多样性, **26**(11): 1147-1157. [Cai JQ, Liu DP, Zhang SY, *et al.* 2009. Composition and interannual dynamics of tree seedlings in a secondary forest in montane region of eastern Liaoning Province, China. *Biodiversity Science*, **26**(11): 1147-1157.]
- 陈国鹏, 鲜骏仁, 曹秀文, 等. 2016. 林窗对岷江冷杉幼苗生存过程的影响. 生态学报, **36**(20): 6475-6486. [Chen GP, Xian JY, Cao XW, *et al.* 2016. Effects of canopy gap on the survival dynamics of *Abies faxoniana* seedlings in a subalpine coniferous forest. *Acta Ecologica Sinica*, **36**(20): 6475-6486.]
- 陈国鹏, 鲜骏仁, 李广. 2018. 林窗对岷江冷杉幼苗种群优势度增长与周期性波动的影响. 自然资源学报, **33**(9): 1542-1551. [Chen GP, Xian JR, Li G. 2018. Effects of canopy gap on the growth dynamics of dominance and periodic fluctuation of *Abies faxoniana* seedlings in a subalpine coniferous forest. *Journal of Natural Resources*, **33**(9): 1542-1551.]
- 葛晓改, 周本智, 王刚, 等. 2014. 雪灾干扰下林窗对木荷幼苗更新的影响. 林业科学研究, **27**(4): 529-535. [Ge XG, Zhou BZ, Wang G, *et al.* 2014. The influence of forest gap on seedling regeneration of *Schima superba* after heavy snowstorm. *Forest Research*, **27**(4): 529-535.]
- 韩文娟, 袁晓青, 张文辉. 2012. 油松人工林林窗对幼苗天然更新的影响. 应用生态学报, **23**(11): 2940-2948. Han WJ, Yuan XQ, Zhang WH. 2012. Effects of gap size on seedling natural regeneration in artificial *Pinus tabulaeformis* plantation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **23**(11): 2940-2948.]

- 黄萍, 刘艳红. 2018. 北京松山油松林林分结构和地形对幼苗更新的影响. 生态学杂志, **37**(4): 1003-1009. [Huang P, Liu YH. 2018. Effects of stand structure and terrain factors on seedling regeneration of *Pinus tabulaeformis* forest in the Songshan National Nature Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, **37**(4): 1003-1009.]
- 黄甫昭, 韦春强, 李先琨, 等. 2017. 不同水分条件下黄荆条对其冠下青冈栎和茶条木幼苗生长的影响. 生态学杂志, **36**(2): 389-395. [Huang FZ, Wei CQ, Li XK, et al. 2017. The effects of *Vitex negundo* on seedlings of *Cyclobalanopsis glauca* and *Delavaya toxocarpa* with different moisture conditions. *Chinese Journal of Ecology*, **36**(2): 389-395.]
- 黄忠良, 彭少麟, 易俗, 等. 2001. 影响季风常绿阔叶林幼苗定居的主要因素. 热带亚热带植物学报, **9**(2): 123-128. [Huang ZL, Peng SL, Yi S, et al. 2001. Factors affecting seedling establishment in monsoon evergreen broad-leaved forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, **9**(2): 123-128.]
- 李宏俊, 张知彬. 2001. 动物与植物种子更新的关系. II. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系. 生物多样性, **9**(1): 25-37. [Li HJ, Zhang ZB. 2001. Relationship between animals and plant regeneration by seed. II. Seed predation, dispersal and burial by animals and relationship between animals and seedling establishment. *Biodiversity Science*, **9**(1): 25-37.]
- 刘何铭, 马遵平, 杨庆松, 等. 2017. 天童常绿阔叶林定居幼苗存活和生长的关联. 生物多样性, **25**(1): 11-22. [Liu HM, Ma ZP, Yang QS, et al. 2017. Relationships between established seedling survival and growth in evergreen broad-leaved forest in Tiantong. *Biodiversity Science*, **25**(1): 11-22.]
- 刘庆. 2004. 林窗大小和位置对丽江云杉自然更新幼苗存活和生长的影响. 应用与环境生物学报, **10**(3): 281-285. [Liu Q. 2004. Effect of gap size and within gap position on the survival and growth of naturally regenerated *Picea likiangensis* seedlings. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, **10**: 281-285.]
- 庞晓瑜, 袁秀锦, 王奥, 等. 2018. 模拟增温和功能群去除对岷江冷杉幼苗存活和生长的影响. 应用生态学报, **29**(3): 687-695. [Pang XY, Yuan XJ, Wang A, et al. 2018. Effects of simulated warming and functional group removal on survival and growth of *Abies faxoniana* seedling. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **29**(3): 687-695.]
- 杞金华, 章永江, 张一平, 等. 2015. 水分条件变化对哀牢山亚热带常绿阔叶林林下幼苗死亡率的影响. 生态学报, **35**(8): 2521-2528. [Qi JH, Zhang YJ, Zhang YP, et al. 2015. The influence of changes in water availability on seedling mortality of a subtropical evergreen broadleaf forest on Ailao Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, **35**(8): 2521-2528.]
- 宋新章, 张智婷, 肖文发, 等. 2008. 长白山次生杨桦林采伐林隙乔灌木幼苗更新比较研究. 林业科学研究, **21**(3): 289-294. [Song XZ, Zhang ZT, Xiao WF, et al. 2008. Study on seedling regeneration of arbor and shrub in logging gaps in *Populus davidiana*-*Betula platyphylla* Secondary Forests in Changbai Mountain. *Forest Research*, **21**(3): 289-294.]
- 苏嫵, 焦菊英, 王志杰. 2014. 陕北黄土丘陵沟壑区坡沟立地环境下幼苗的存活特征. 植物生态学报, **38**(7): 694-709. [Su Y, Jiao JY, Wang ZJ. 2014. Characteristics of seedling survival in habitats of hill and gully slopes in hill-gully Loess Plateau region of northern Shaanxi. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **38**(7): 694-709.]
- 苏志尧, 刘刚, 区余端, 等. 2010. 车八岭山地常绿阔叶林冰灾后林木受损的生态学评估. 植物生态学报, **34**(2): 213-222. [Su ZY, Liu G, Ou YD, et al. 2010. Storm damage in a montane evergreen broadleaved forest of Chelaling National Nature Reserve, South China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **34**(2): 213-222.]
- 陶建平, 臧润国. 2004. 海南霸王岭热带山地雨林林隙幼苗库动态规律研究. 林业科学, **40**(3): 33-38. [Tao JP, Zang RG. 2004. Studies on the dynamics of seedling bank in gap of tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Scientia Silvae Sinicae*, **40**(3): 33-38.]
- 王静, 徐爽, 闫涛, 等. 2017. 土壤养分对辽东山区主要阔叶树种幼苗生长的影响. 生态学杂志, **36**(11): 3148-3159. [Wang J, Xu S, Yan T, et al. 2017. Effects of soil nutrients on seedling growth of major tree species in montane region of eastern Liaoning Province. *Chinese Journal of Ecology*, **36**(11): 3148-3159.]
- 王政权, 王军邦, 孙志虎, 等. 2003. 水曲柳苗木地下竞争与地上竞争的定量研究. 生态学报, **23**(8): 1512-1518. [Wang ZQ, Wang JB, Sun ZH, et al. 2003. Quantitative study of below- and above-ground competitions in Manchurian ash seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, **23**(8): 1512-1518.]
- 温韩东, 林露湘, 杨洁, 等. 2018. 云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林 20 hm² 动态样地的物种组成与群落结构. 植物生态学报, **42**(4): 419-429. [Wen HD, Lin LX, Yang J, et al. 2018. Species composition and community structure of a 20 hm² plot of mid-mountain moist evergreen broad-leaved forest on the Mts. Ailaoshan, Yunnan Province, China. *Journal of Plant Ecology*, **42**(4): 419-429.]
- 吴小琪, 杨圣贺, 黄力, 等. 2019. 常绿阔叶林林冠环境对栲幼苗建成的影响. 植物生态学报, **43**(1): 55-64. [Wu XQ, Yang SH, Huang L, et al. 2019. Effects of forest canopy condition on the establishment of *Castanopsis fargesii* seedlings in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **43**(1): 55-64.]
- 尹华军, 程新颖, 赖挺, 等. 2011. 川西亚高山 65 年人工云杉林种子雨, 种子库和幼苗定居研究. 植物生态学报, **35**(1): 35-44. [Yin HJ, Cheng XY, Lai T, et al. 2011. Seed rain, soil seed bank and seedling regeneration in a 65-year *Picea asperata* plantation in subalpine coniferous, western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **35**(1): 35-44.]
- 张珊珊, 杨文忠, 康洪梅, 等. 2018. 光强和土壤含水量对云

- 南蓝果树幼苗生长及光合特征的影响. 东北林业大学学报, **46**(3): 16–23. [Zhang SS, Yang WZ, Kang HM, et al. 2018. Effects of light intensities and water conditions on growth and photosynthetic characteristics of *Nyssa yunnanensis* seedlings. *Journal of Northeast Forestry University*, **46**(3): 16–23.]
- 张小鹏, 王得祥, 常明捷, 等. 2016. 林窗干扰对森林更新及其微环境影响的研究. 西南林业大学学报, **36**(6): 170–177. [Zhang XP, Wang DX, Chang MJ, et al. 2016. A review for effects of forest gap on forest regeneration and its microenvironment. *Journal of Southwest Forestry University*, **36**(6): 170–177.]
- Comita LS, Uriarte M, Thompson J, et al. 2009. Abiotic and biotic drivers of seedling survival in a hurricane-impacted tropical forest. *Journal of Ecology*, **97**: 1346–1359.
- d'Oliveira MVN, Ribas LA. 2011. Forest regeneration in artificial gaps twelve years after canopy opening in Acre State Western Amazon. *Forest Ecology and Management*, **261**: 1722–1731.
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman, et al. 1999. Gap light analyzer (GLA), version 2.0; Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Millbrook, New York; Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies.
- Fyllas NM, Politi PI, Galanidis A, et al. 2010. Simulating regeneration and vegetation dynamics in Mediterranean coniferous forests. *Ecological Modelling*, **221**: 1494–1504.
- Gerhardt K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management*, **82**: 33–48.
- Goodale UM, Berlyn GP, Gregoire TG, et al. 2014. Differences in survival and growth among tropical rain forest pioneer tree seedlings in relation to canopy openness and herbivory. *Biotropica*, **46**: 183–193.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 2001. Climate Change 2001: Scientific Basis. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Jin Y, Russo SE, Yu MJ. 2018. Effects of light and topography on regeneration and coexistence of evergreen and deciduous tree species in a Chinese subtropical forest. *Journal of Ecology*, **106**: 1634–1645
- Kobe RK. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, **80**: 187–201.
- Lewis SL, Tanner EVJ. 2000. Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology*, **81**: 2525–2538.
- Liu W, Fox JED, Xu Z. 2002. Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management*, **158**: 223–235.
- Mäkinen H, Isomäki A. 2004. Thinning intensity and long-term changes in increment and stem form of Scots pine trees. *Forest Ecology and Management*, **203**: 21–34.
- Muscolo A, Sidari M, Mercurio R. et al. 2007. Influence of gap size on organic matter decomposition, microbial biomass and nutrient cycle in Calabrian pine (*Pinus laricio*, Poiret) stands. *Forest Ecology and Management*, **242**: 412–418.
- Poorter L, Markesteijn L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, **40**: 321–331.
- Regan M. 1998. Canadian ice storm. *WMO Bulletin*, **47**: 250–256.
- Rozendaal DMA, Hurtado VH, Poorter L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light: Relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, **20**: 207–216.
- Song L, Ma WZ, Yao YL, et al. 2015. Bole bryophyte diversity and distribution patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China. *Journal of Vegetation Science*, **26**: 576–587.
- Song XY, Hogan JA, Brown C, et al. 2017. Snow damage to the canopy facilitates alien weed invasion in a subtropical montane primary forest in southwestern China. *Forest Ecology and Management*, **391**: 275–282.
- Song XY, Hogan JA, Lin LX, et al. 2018. Canopy openness and topographic habitat drive tree seedling recruitment after snow damage in an old-growth subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, **429**: 493–502
- Stan AB, Daniels LD. 2014. Growth releases across a natural canopy gap-forest gradient in old-growth forests. *Forest Ecology and Management*, **313**: 98–103.
- Szwagrzyk J, Szweczyk J, Bodziarczyk J. 2001. Dynamics of seedling banks in beech forest: Results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management*, **141**: 237–250.
- Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**: 1–22.

作者简介 冯力,男,1994年生,硕士研究生,研究方向为植物生理生态学。E-mail: fengl0730@163.com
责任编辑 张敏
