应用生态学报 2003年9月 第14卷 第9期
CHINESE JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY, Sept. 2003, 14(9): 1399~1404

哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗更新研究*

何永涛[1,3] 李贵才[2,3] 曹 敏[3**] 唐 勇[3]
([1] 中国科学院地理科学与资源研究所,北京 100101;[2] 中国科学院遥感应用研究所遥感信息科学开放实验室,北京 100101;[3] 中国科学院西双版纳热带植物园,昆明 650223)

【摘要】 对云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗更新状况的调查结果表明,林内优势树种在林窗阶段不占优势,其在林窗内的重要值显著低于成熟林分;林窗内外的乔木幼苗在组成上存在较大差异,林窗内的幼苗多样性(H=2.73, D=0.89)高于林冠下(H=2.25, D=0.82),二者的 Jaccard 相似系数只有 0.6,许多树种的幼苗只出现在林窗内;林窗内的乔木幼苗密度(38 636 株·hm^{-2})远远高于林冠下(17 323 株·hm^{-2}).林窗内和林冠下的乔木幼苗(H≤50 cm)均以高度为 11~20 cm 幼苗的在数量上占优势,但林窗内高度超过 20 cm 的幼苗比例明显高于林冠下;林窗大小对乔木幼苗更新有重要影响,不同树种的幼苗密度高峰出现在不同大小级别的林窗内.

关键词 林窗 更新 幼苗 常绿阔叶林 哀牢山
文章编号 1001-9332(2003)09-1399-06 **中图分类号** S718.5 **文献标识码** A

Regeneration in gaps of the middle-mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains. HE Yongtao[1,3], LI Guicai[2,3], CAO Min[3], TANG Yong[3] (*[1] Institute of Geographical Science and Natural Resource Research, CAS, Beijing 100101, China; [2] Laboratory of Remote Sensing Information Science, Institute of Remote Sensing Application, CAS, Beijing 100101, China; [3] Xishuangbanna Tropical Botanic Garden, CAS, Kunming 650223, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2003, **14**(9): 1399~1404.

On the basis of investigation on gaps in the middle-mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains Natural Reserve, Yunnan Province, tree seedlings (H≤50 cm) composition were compared in the gaps and the non-gap stand. The results showed that the dominant tree species of the forest were not preponderated over others in the gaps. The composition of tree seedlings in the gaps differed from those in the non-gap stand. The species diversity of tree seedlings in the gaps (H=2.73, D=0.89) were higher than those in the non-gap stand (H=2.25, D=0.82), and the Jaccard correlative coefficient were only 0.6. The density of tree seedlings in the gaps (38 636 N·hm^{-2}) was much higher than that in the non-gap stand (17 323 N·hm^{-2}), of which many species were only found in the gaps. The dominant height of the tree seedling in the gaps and the non-gap stand were also 11~20 cm, but the percentage of the tree seedlings higher than 20cm in the gaps was significantly higher than that in the non-gap stand. The gap sizes had important impact on the tree seedling germination, and different species of tree seedling dominated in different size classes of gap.

Key words Gap, Regeneration, Tree seedling, Evergreen broad-leaved forest, Ailao Mountains.

1 引 言

林窗是森林内普遍存在的干扰方式之一,通常是指由一株或数株冠层树木死亡或倒伏后,森林冠层空间在地面的垂直投影区域[5,25].它是森林进行自我更新的重要途径之一.林窗形成后,林下环境发生了很大变化,微地形因树倒坑、树倒丘的存在而有别于一般的林地地表;光照强度、光质、土壤和空气温度、湿度、土壤养分资源的有效性等都发生了较大变化,与林冠下的小环境存在着较大差异[1,4,7,16].随着环境条件的改变,许多在土壤中休眠的以及外来的种子由于受到林窗内光照增加、温度升高等条件的诱导开始萌发、生长[17,20],使林窗内的植物种类组成、群落结构发生改变,从而推动了森林的更新.因此林窗过程是森林更新的一个重要机制,对林窗过程的探讨也日益成为森林更新研究中的一个重要领域,在国外[3,6,13~15]和国内[8,19,22,24,26,27]都对此进行了广泛的研究.目前国内外关于常绿阔叶林林窗更新动态的研究主要集中在林窗树木更新规律[14,19]、林窗内的微环境变异与物种多样性[4]以及树种对林窗大小、年龄的反应[27]等过程中,而关于林窗对乔木幼苗更新影响的研究则报道较少.本研究选取云南省山地垂直带上分布的代表植被类

* 中国科学院"九·五"科技攻关重大项目(KZ951-A1-104)、中国科学院知识创新工程重大项目(KZCX1-SW-01-02)和中国科学院地理科学与资源研究所知识创新工程所长基金资助项目(SJIOG-C00-01).
** 通讯联系人.
2001-11-23 收稿,2002-05-24 接受.

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

型[10,11]——中山湿性常绿阔叶林为研究对象，重点探讨林窗对中山湿性常绿阔叶林主要乔木树种幼苗更新的影响.

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地区概况

以云南省徐家坝地区为中心的哀牢山自然保护区位于24°32′N，101°01′E，海拔2 400～2 600 m. 年平均温度11.3 ℃，月平均最高温15.6 ℃（7月），月平均最低温5.4 ℃（1月），≥10 ℃的活动积温在3 420 ℃左右. 年平均降雨量为1 931.1 mm，85%以上的降雨集中分布在雨季（5～10月）. 年蒸发量小于降雨量，仅为1 845.9 mm，气候温凉而潮湿. 森林分布区的土壤主要为山地黄棕壤. 以木果柯（*Lithocarpus xylocarpus*）为标志的中山湿性常绿阔叶林普遍分布于徐家坝地区海拔2 400～2 600 m之间广阔的平缓坡地和山脊上，面积约29.22 km^2，占全区总面积的77.49%，而且连接成大片，是本区分布最广、面积最大的森林植物群落. 本实验样地选定于中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山森林生态系统定位站附近的三棵树.

2.2 研究方法

2.2.1 样地设置 在三棵树附近的中山湿性常绿阔叶林内，寻找林窗并测量林窗的最大直径（L）和与其中心相垂直的直径（W），假定林窗形状为一椭圆形，以公式 $A = \pi LW/4$ 计算其面积[26]. 在林窗内采用随机取样方法，以1 m×2 m样方对林窗内H≤50 cm的乔木幼苗进行调查（根据林窗面积的大小，每个林窗内3～5个样方不等）. 同时在每个林窗附近的林冠下以1 m×2 m样方对林冠下H≤50 cm的乔木幼苗做对照调查. 与乔木幼苗调查相对应，根据林窗大小在林窗内设3～5个4 m×4 m大样方对200 cm以上的乔木进行调查，同时在每个林窗附近的非林窗林分（距离10 m）设一个10 m×10 m的大样方进行对照调查. 在约5.5 hm^2的中山湿性常绿阔叶林内，共调查到面积≥15 m^2的林窗25个. 林窗内和林冠下分别调查1m×2 m样方99个；林窗内4 m×4 m样方99个；非林窗林分内共调查10 m×10 m样方25个.

2.2.2 数据分析方法 本文采用以下3类多样性指数测度林窗内和林冠下乔木幼苗的物种多样性[12]. 1）丰富度S：指样地内记录的物种数量；2）Shannon-Wiener指数：$H = -\sum p_i \ln p_i$；3）Simpson指数：$D = 1 - \sum p_i^2$. 式中，p_i是第i种的个体数占该样地内总个体数的比例.

另外，还采用了Jaccard相似性系数[12]：$C_j = j/(a + b - j)$. 式中，j是两个样地中共有种的数量；a是样地A中的物种数量；b是样地B中的物种数量.

3 结果与分析

3.1 林窗内外乔木树种的组成差异

在中山湿性常绿阔叶林25个林窗内通过样方调查共记录到H≥200 cm的乔木树种33种，非林窗林分31种，二者共有种类28种. 表1列出了其中主要树种在林窗内外重要值的数量特征. 根据树种在林窗内外重要值的差异，可将中山湿性常绿阔叶林内的主要乔木树种分为3类：1）林窗内的重要值远远小于非林窗林分. 这一类树种多为中山湿性常绿阔叶林的优势树种，如硬壳柯（*Lithocarpus hancei*）、南洋木荷（*Schima noronhae*）、木果柯等，其在林窗内的重要值依次为3.87、2.59和0.91，位序较为靠后；而其在非林窗林分内的重要值位序则紧靠前列，数值显著增加，依次为23.79、22.34和19.23，重要值在林窗内外的差异达到了20左右. 这类树种还包括变色锥（*Castanopsis rufescens*）和南亚泡花树（*Meliosma arnottiana*）等. 重要值大小所表明的是一个树种在群落中的优势地位，在一定程度上表明了一个种相对于群落中其他种对生态资源的占据和利用能力的大小. 重要值越大，位序越居前的树种，表明其对生态资源的利用和竞争能力越强. 中山湿性常绿阔叶林优势树种重要值在林窗内外的这种变化，预示着其地位在林窗更新过程中逐渐得以巩固，对生态位的占据能力不断加强. 另一方面，从树种的生长规律来看，木果柯、变色锥需要40～50年才能达到生长盛期，比其他树种滞后[23]，这也可能是造成木果柯、变色锥等树种在林窗阶段重要值位序低的一个重要原因. 2）林窗内外重要值顺序的变化与上述情况恰好相反. 这类树种如多花山矾（*Symplocos ramosissima*）、山矾（*Symplocos sumuntia*）、川冬青（*Ilex szechwanensis*）、南亚枇杷（*Eriobotrya bengalensis*）和大花八角（*Illicium macranthum*）等. 它们在林窗阶段占据了较大的优势，重要值位序比较靠前，而到了森林成熟阶段重要值位序则明显下降. 说明这类树种随着林窗的逐渐郁闭，环境对其越来越不利，在与适于非林窗生境树种的竞争中处于劣势，从而作为伴生树种出现于乔木层中. 3）林窗内外重要值差异不大. 这类树种如绿叶润楠（*Machilus viridis*）和红花木莲（*Manglietia insignis*）等，在林窗内外的重要值差异不大，表明这类树种能充分利用林窗内外的环境资源，保持自己在森林内优势地位的稳定性.

3.2 林窗对乔木幼苗更新的影响

3.2.1 林窗内与林冠下乔木幼苗组成的差异 幼苗的萌发及生长与其周围的小环境密切相关，林窗内小环境的改变往往会导致幼苗组成上的巨大差异. 在中山湿性常绿阔叶林内，林窗内与林冠下乔木幼

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 1　哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗内及非林窗林分乔木树种(高≥200 cm)的数量特征

Table 1 Quantitative characteristic of major tree species (H≥200 cm) in gaps and non-gaps in the middle mountain moist evergreen broad-leaved forest

种　名 Species	相对密度 Relative density(%)		相对频度 Relativefrequency(%)		相对显著度 Relative dominance(%)		重要值 IV Important value	
	Gap	Non-gap	Gap	Non-gap	Gap	Non-gap	Gap	Non-gap
小花山茶 *Camellia forrestii*	13.33	13.35	8.47	7.29	6.29	0.89	28.09	21.53
多花山矾 *Symplocos ramosissima*	11.39	3.38	8.99	3.24	5.09	0.08	25.48	6.70
南亚枇杷 *Eriobotrya bengalensis*	5.28	1.88	5.82	4.05	13.38	0.38	24.47	6.31
山　矾 *Symplocos sumuntia*	8.89	3.95	6.88	5.67	8.51	0.58	24.28	10.20
绿叶润楠 *Machilus viridis*	9.72	6.58	8.99	6.88	4.98	10.08	23.69	23.54
川冬青 *Ilex szechwanensis*	9.44	6.39	7.94	6.48	5.51	0.93	22.89	13.80
变色锥 *Castanopsis rufescens*	3.33	8.08	4.23	7.29	13.40	20.13	20.97	35.50
大花八角 *Illicium macranthum*	6.67	2.44	6.88	3.24	6.28	1.27	19.82	6.95
红花木莲 *Manglietia insignis*	3.61	3.38	4.23	4.45	5.28	4.63	13.12	12.47
云南越桔 *Vaccinium duclouxii*	3.89	4.51	2.12	2.02	6.09	1.07	12.09	7.61
云南柃 *Eurya obliquifolia*	2.50	2.82	2.65	3.24	6.11	0.37	11.25	6.43
海桐樟 *Cinnamomum pittosporides*	2.22	3.38	4.23	4.45	2.18	2.04	8.63	9.88
黄丹木姜子 *Litsea elongata*	2.78	0.91	3.70	0.40	1.00	0.01	7.48	0.60
海桐山矾 *Symplocos heishanensis*	2.50	0.38	3.17	0.81	0.75	0.03	6.43	1.22
滇毒鼠子 *Dichapetalum gelonioides*	1.94	2.44	2.12	3.24	1.24	0.82	5.30	6.50
翅柄紫茎 *Stewartia pteropetiolata*	1.94	3.38	2.65	3.64	0.39	2.47	4.98	9.50
薄叶山矾 *Sympolocos anomala*	1.39	3.57	1.59	5.26	1.78	0.37	4.76	9.20
团花新木姜 *Neolitsea homilantha*	0.28	0.75	0.53	1.21	3.81	0.74	4.61	2.70
小叶冬青 *Ilex* sp.	0.83	2.82	1.59	2.43	2.14	1.97	4.56	7.22
硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	1.39	8.46	2.12	11.69	0.36	3.64	3.87	23.79
厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*	0.56	0.56	2.12	0.81	0.17	0.10	2.85	1.47
多果新木姜 *Neolitsea polycarpa*	1.11	2.07	1.59	2.83	0.06	4.27	2.76	9.17
薄叶马银花 *Rhododendron leptothrium*	0.83	1.88	0.53	1.21	1.32	0.54	2.68	3.64
南洋木荷 *Schima noronhae*	0.56	5.08	1.06	4.86	0.98	12.41	2.59	22.34
长尾青冈 *Castanopsis stewardiana* var. *longicaudata*	0.28	1.13	0.53	1.21	1.20	0.25	2.01	2.60
南亚泡花树 *Meliosma arnottiana*	0.28	1.69	0.53	3.24	1.09	5.35	1.90	10.28
七裂槭 *Acer heptalobum*	0.56	0.56	0.53	0.81	0.03	1.49	1.12	2.86
木果柯 *Lithocarpus xylocarpus*	0.28	3.01	0.53	3.64	0.10	12.58	0.91	19.23

苗组成上的差异正说明了这一点.25 个林窗内 198 m^2 的取样面积上共记录到 H≤50 cm 的乔木幼苗 38 种,而在林冠下对照调查样地中的乔木幼苗种类只有 26 种,前者乔木幼苗的物种多样性明显高于后者(表 2).二者共有乔木幼苗种类 24 种,Jaccard 相似系数仅为 0.6.

表 2　哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗及林冠下的树种幼苗(H≤50 cm)多样性

Table 2 Tree seedling (H≤50 cm) species diversity indexes in gaps and non-gap stand in the middle mountain moist evergreen broad-leaved forest

	样地面积 Sample area (m^2)	物种数 Number of tree seedling species	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener's diversity index	Simpson 指数 Simpson's diversity index
林窗内 Gaps	198	38	2.73	0.89
林冠下 Non-gap stand	198	26	2.25	0.82

在幼苗密度方面,除吴茱萸五加(*Acanthopanax evodiaefolius*)、七裂槭(*Acer heptalobum*)、云南越桔(*Vaccinium duclouxii*)和海桐樟(*Cinnamomum pittosporides*)外,其它树种的幼苗在林窗内的密度都远远高于林冠下,林窗内乔木幼苗的密度平均达到了 38 636 株·hm^{-2},而对应林冠下乔木幼苗的密度平均只有 17 323 株·hm^{-2},前者比后者高出一倍多.有些树种的幼苗只出现在林窗内,如海桐山矾(*Symplocos heishanensis*)、多花含笑(*Michellia floribunda*)、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)、珍珠花(*Lyonia ovalifolia*)、薄叶山矾(*Symplocos anomala*)、云南柃(*Eurya obliquifolia*)、南亚枇杷、水红木(*Viburnum cylindrium*)、薄叶马银花(*Rhododendron leptothrium*)、荷包山桂花(*Polygala arillata*)、近轮叶木姜子(*Litsea elongata* var. *subverticillata*)、南亚泡花树(*Meliosma arnottiana*)、穗序鹅掌柴(*Schefflera delavayi*)和变色锥(*Castanopsis rufescens*)等(表 3),可见这些树种的更新与林窗有着密切的关系.

在林窗内和林冠下占优势地位的乔木幼苗种类也存在着很大的差异.由表 3 可以明显看出,林窗内的乔木幼苗组成表现为种类多,单种的优势相对不甚明显.其优势种类主要是多花山矾和绿叶润楠,密度达到 8 182 和 7 121 株·hm^{-2},分别占统计幼苗总数的 21.18% 和 18.43%.比例在 0.5% 以下的乔木幼苗多达 14 种,占统计幼苗种类的36.8%.

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

表 3 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗内及林冠下乔木幼苗(H≤50 cm)的组成特征

Table 3 Tree seedling species (H≤50 cm) composition in gaps and under canopy in the middle mountain moist evergreen broad-leaved forest

种名 Species	密度 Density (N·hm^{-2})		相对多度(%) Relative abundance	
	林窗 Gap	林冠下 Non-gap	林窗 Gap	林冠下 Non-gap
多花山矾 *Symplocos ramosissima*	8182	2879	21.18	16.62
绿叶润楠 *Machilus viridis*	7121	5960	18.43	34.40
多果新木姜 *Neolitsea polycarpa*	3737	2525	9.67	14.58
山樱桃 *Prunus conradinae*	2576	51	6.67	0.29
小叶冬青 *Ilex* sp.	2273	253	5.88	1.46
大花八角 *Illicium macranthum*	1869	758	4.84	4.37
瑞丽鹅掌柴 *Schefflera shweliensis*	1616	101	4.18	0.58
黄丹木姜子 *Litsea elongata*	1414	859	3.66	4.93
团花新木姜 *Neolitsea homilantha*	1111	202	2.88	1.17
硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	909	455	2.35	2.62
树茵芋 *Skimmia arborescens*	758	51	1.96	0.29
变色锥 *Castanopsis rufescens*	707	0	1.83	0
小花山茶 *Camellia forrestii*	707	859	1.83	4.96
海桐山矾 *Symplocos heishanensis*	657	0	1.70	0
翅柄紫茎 *Stewartia pteropetiolata*	606	101	1.57	0.58
川冬青 *Ilex szechwanensis*	505	354	1.31	2.04
山 矾 *Symplocos sumuntia*	505	152	1.31	0.87
毛柱野茉莉 *Styrax perkinsiae*	404	101	1.05	0.58
滇毒鼠子 *Dichapetalum gelonioides*	404	51	1.05	0.29
多花含笑 *Michellia floribunda*	354	0	0.92	0
南洋木荷 *Schima noronhae*	303	152	0.78	0.87
红花木莲 *Manglietia insignis*	253	101	0.65	0.58
厚皮香 *Ternstroemiagymnanthera*	253	0	0.65	0
珍珠花 *Lyonia ovalifolia*	202	0	0.52	0
薄叶山矾 *Symplocos anomala*	152	0	0.39	0
德氏女贞 *Ligustrum delavayanum*	152	101	0.39	0.58
木果柯 *Lithocarpus xylocarpus*	152	253	0.39	1.46
云南柃 *Eurya obliquifolia*	152	0	0.39	0
南亚枇杷 *Eriobotrya bengalensis*	101	0	0.260	
水红木 *Viburnum cylindrium*	101	0	0.26	0
薄叶马银花 *Rhododendron leptothrium*	51	0	0.13	0
滇山杨 *Populus yunnanensis*	51	101	0.13	0.58
荷包山桂花 *Polygala arillata*	51	0	0.13	0
近轮叶木姜子 *Litsea elongata* var. *subverticillata*	51	0	0.13	0
七裂槭 *Acer heptalobum*	51	606	0.13	3.50
南亚泡花树 *Meliosma arnottiana*	51	0	0.13	0
穗序鹅掌柴 *Schefflera delavayi*	51	0	0.13	0
吴茱萸五加 *Acanthopanax evodiaefolius*	51	202	0.13	1.17
云南越桔 *Vaccinium duclouxii*	0	51	0	0.29
海桐樟 *Cinnamomum pittosporides*	0	51	0	0.29
合 计 Total	38636	17323	100	100

* 表中相对多度 = 某种的个体数/全部种的个体数之和 × 100 Relative abundance = No. of every tree seedling species / Total tree seedlings × 100.

林冠下的乔木幼苗组成存在着明显的优势种. 其中数量最多的是绿叶润楠,尽管其密度只有 5 960 株·hm^{-2},低于林窗内绿叶润楠的密度,但其数量比例却达到了 34.40%,在林冠下的幼苗中处于绝对的优势地位. 其次是多花山矾和多果新木姜(*Neolitsea polycarpa*),三者共占林下统计幼苗总数的 65.60%,而其他幼苗所占比例则都不超过总数的 5%. 比例在 0.5% 以下的幼苗仅有 5 种,远远少于林窗内.

林窗内外乔木幼苗组成上的这种差异进一步说明了林窗的形成使小环境发生了改变,诱导了森林土壤内休眠种子和外来种子的萌发,使许多不能在林冠下正常更新的树种得以在林窗内生长,增加了林窗内幼苗的种类和数量,削弱了单种的相对优势地位,从而改变了林下幼苗原有的组成,推动了森林的自然更新过程.

3.2.2 林窗内与林冠下乔木幼苗的高度结构的差别 幼苗是植物生活史中对环境最敏感的一个阶段,其生长过程受周围小环境的影响很大,高度生长能从一定程度上反映其生活小环境的差异. 总体来看,中山湿性常绿阔叶林林窗内外的乔木幼苗都以高度在 11~20 cm 这一阶段的幼苗占优势,其他高度的幼苗所占比例则相对较少,但林冠下这一阶段的幼苗优势更为明显,达到总数的 62.2%. 此外,在林窗内高度超过 20 cm 幼苗所占的比例明显高于林冠下,达 37.5%,而林冠下这一阶段的幼苗只占其总数的 15.9%(图 1). 这说明林冠下的幼苗由于林下光照不足等原因,大多数幼苗都处于一种缓慢的生长状态,而林窗的形成改变了林下的小环境,幼苗生长速度相对较快,使林窗内的幼苗高度结构发生了变化.

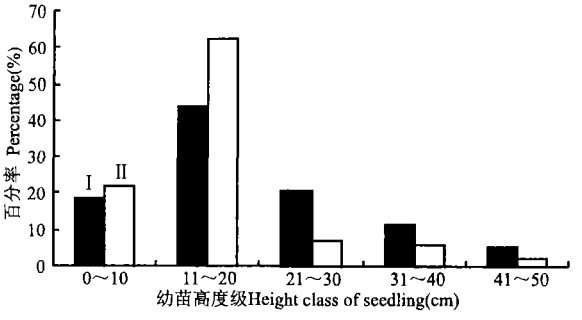

图 1 中山湿性常绿阔叶林窗内和林冠下幼苗的高度结构

Fig. 1 Height structure of tree seedlings in the middle mountain moist evergreen broad-leaved forest.

Ⅰ. 林窗内 Gaps; Ⅱ. 林冠下 Understorey.

3.2.3 林窗大小对乔木幼苗更新的影响 林窗大小是林窗的重要特征之一,影响着林窗内的光照强度、大气湿度等环境因子,从而对林窗内幼苗的更新产生重要的影响. 不同的乔木树种适应于不同的萌发条件,从而出现在不同大小的林窗内,使林窗内的幼苗组成产生差异. 在中山湿性常绿阔叶林内随着林窗面积的变化,各级林窗内占优势的幼苗种类也不尽相同. 在 15~50 m^2 的林窗内占优势的乔木幼苗是绿叶润楠和多果新木姜;51~100 m^2 的林窗内占

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

优势的乔木幼苗是绿叶润楠；101～1 500 m^2 的林窗内占优势的是绿叶润楠和多花山矾；而在151～200 m^2 的林窗内占优势的则是多花山矾，其密度达到29 000 株·m^{-2}，相对多度达到64.09%，占据了绝对的优势地位．总体来看，绿叶润楠和多花山矾在各级别的林窗内都保持了较高的密度，这也为它们在林窗内高≥200 cm 的乔木中占据优势地位提供了基础．

由表4还可以看出，许多乔木的幼苗只出现在小面积的林窗内，如德氏女贞（*Ligustrum delavayanum*）、厚皮香、滇毒鼠子（*Dichapetalum gelonioides*）、川冬青等．这与这些树种多为乔木亚层树种，其生长发育过程需要一定的庇荫条件这些树种的生长特性有关，而面积较小的林窗则为其提供很好的条件，既可以使其接受一定条件的光照，又能满足其庇荫的要求．

按不同大小林窗内乔木幼苗密度的变化，可以将乔木幼苗对林窗大小的反应分为以下几类，其一是随林窗面积的增加，幼苗密度逐渐增加，如多花山矾、变色锥等；其二是幼苗密度在中等大小的林窗内密度最大，这一类的乔木树种最多，如绿叶润楠、小叶冬青（*Ilex* sp.）、大花八角、瑞丽鹅掌柴（*Illicium macranthum*）、硬壳柯等．其三是幼苗密度随林窗面积的增加而逐渐减小，如多果新木姜等．由此可见，不同大小林窗的存在从客观上为不同树种的幼苗更新提供了条件．

表4　不同大小林隙内主要树种幼苗的平均密度和相对多度*

Table 4 Average densities of some tree species in gaps of different sizes in the middle mountain moist evergreen broad-leaved forest.

种名 Species	林窗大小 Gap sizes (m^2)							
	15～50		51～100		101～150		151～200	
	密度 Density (N·hm^{-2})	相对多度 Relative abundance(%)	密度 Density (N·hm^{-2})	相对多度 Relative abundance(%)	密度 Density (N·hm^{-2})	相对多度 Relative abundance(%)	密度 Density (N·hm^{-2})	相对多度 Relative abundance(%)
多花山矾 *Symplocos ramosissima*	2419	7.50	1250	3.28	5000	12.12	29000	64.09
绿叶润楠 *Machilus viridis*	5806	18.00	10000	26.23	7083	17.17	5750	12.71
多果新木姜 *Neolitsea polycarpa*	5806	18.00	3750	9.84	3542	8.59	750	1.66
小叶冬青 *Ilex* sp.	2097	6.50	4167	10.93	1875	4.55	750	1.66
大花八角 *Illicium macranthum*	2097	6.50	2500	6.56	1875	4.55	750	1.66
瑞丽鹅掌柴 *Schefflera shweliensis*	1774	5.50	3958	10.38	0	0	500	1.10
黄丹木姜子 *Litsea elongata*	1613	5.00	2292	6.01	1458	3.54	0	0
团花新木姜 *Neolitsea homilantha*	1129	3.50	833	2.19	1250	3.03	1250	2.76
硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	645	2.00	1250	3.28	1250	3.03	500	1.10
树茵芋 *Skimmia arborescens*	484	1.50	1042	2.73	1458	3.54	0	0
变色锥 *Castanopsis rufescens*	645	2.00	417	1.09	625	1.52	1250	2.76
小花山茶 *Camellia forrestii*	484	1.50	417	1.09	1042	2.53	1000	2.21
翅柄紫茎 *Stewartia pteropetiolata*	1613	5.00	208	0.55	208	0.51	0	0
川冬青 *Ilex szechwanensis*	806	2.50	1042	2.73	0	0	0	0
山矾 *Symplocos sumuntia*	0	0	1458	3.83	417	1.01	250	0.55
毛柱野茉莉 *Styrax perkinsiae*	484	1.50	208	0.55	417	1.01	500	1.10
滇毒鼠子 *Dichapetalum gelonioides*	806	2.50	625	1.64	0	0	0	0
南洋木荷 *Schima noronhae*	484	1.50	0	0	417	1.01	250	0.55
红花木莲 *Manglietia insignis*	161	0.50	417	1.09	417	1.01	0	0
厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*	645	2.00	208	0.55	0	0	0	0
薄叶山矾 *Sympolocos anomala*	323	1.00	208	0.55	0	0	0	0
德氏女贞 *Ligustrum delavayanum*	323	1.00	208	0.55	0	0	0	0
木果柯 *Lithocarpus xylocarpus*	161	0.50	208	0.55	208	0.51	0	0
南亚枇杷 *Eriobotrya bengalensis*	161	0.50	208	0.55	0	0	0	0

* 表中相对多度＝某种的个体数/全部种的个体数之和×100 Relative abundance = No. of every tree seedling species / Total tree seedlings × 100.

4　讨　论

林窗内的乔木更新主要有两个来源，一是林窗形成前已存在于林下的幼苗库，二是来自于土壤种子库中种子的萌发．前者多为一些能在林下更新，形成幼苗库耐荫的顶极树种；而后者则主要是一些喜光的先锋树种进行更新的主要方式[6,18,20,21]．此外，土壤中先锋植物的种子能在土壤种子库中存活很长时间[9]，以休眠状态保存在土壤中，林窗一旦形成，林窗内生态小环境的变化刺激了休眠的种子，它们便迅速萌发、生长，在林窗内占据优势的地位．先锋树种种子这种休眠的特性和动物对其有效种子的散布促进了这些树种在顶极群落内的更新．结合本文的研究结果可以发现，哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗内和非林窗内的乔木幼苗组成差异较大，二者的 Jaccard 相似性系数只有0.60，而且林窗内的幼苗密度达到了38 636 株·hm^{-2}，而林冠下只有17 323 株·hm^{-2}，林窗内的幼苗密度远远高于林冠下，也进一步说明了林窗内环境的改变促进了土壤种子库中休眠种子的萌发．安树青[2]对江苏宝华山

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

落叶常绿阔叶混交林土壤种子库的研究也发现，林窗内的种子储量为 413 粒·m^{-2}，远远大于非林窗区域的 255 粒·m^{-2}，二者的 Jaccard 相似性系数只有 0.53，这一数值与哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗内和林冠下幼苗的相似值极为接近，从而也说明了二者土壤种子库种子组成上的差异是造成林窗内外幼苗组成差异的基础.

林窗内外幼苗组成的差异也从另一个方面也说明了林窗在保存森林物种多样性、推动森林更新方面的重要性. 林窗内小环境的改变促进了土壤内种子的萌发，使林窗内幼苗的密度远远高于林冠下. 更重要的是，林窗的形成使很多不能在林冠下进行自我更新的树种得以在林窗内萌发、更新. 不同大小林窗的存在也满足了不同树种幼苗萌发的需求，加上原本就存在的林下幼苗库共同组成了林窗内的幼苗，使其多样性远远高于林冠下的幼苗. 以上结果表明林窗的存在不仅增加了森林的物种丰富度，为不同树种的更新提供了必要的生态基础，同时也维持了森林结构的稳定性，使多种树种得以共存.

致谢 杨国平参加了野外调查工作，李达文、罗成昌、杨文铮等给予了大力协助，谨此一并致谢.

参考文献

1 Abe S, Masaki T, Nakashizuka T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, **120**: 21～32

2 An S-Q(安树青), Lin X-Y(林向阳), Hong B-G(洪必恭). 1996. A preliminary study on the soil seed banks of the dominant vegetation forms on Baohua Mountains. *Acta Phyt Sin*(植物生态学报), **20**(1): 41～50(in Chinese)

3 Arriaga L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico. *Biotropica*, **20**(3): 178～184

4 Barik SK, Pandey HN, Tripathi RS, *et al*. 1992. Microenvironment variability and species diversity in treefall gaps in a sub-tropical broadleaved forest. *Vegetatio*, **103**: 31～40

5 Brokaw NVL. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, **14**: 158～160

6 Brokaw NVL. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, **66**(3): 682～687

7 Eysenrode DS, Bogaert J, Hecke PV, *et al*. 1998. Influence of treefall orientation on canpoy gap shape in an Ecuadorian rain forest. *J Trop Ecol*, **14**: 865～869

8 Guo Q-X(国庆喜), Ge J-P(葛剑平), Ma C-H(马承惠), *et al*. 1998. Gap regeneration of *Pinus koraiensis* in Korean pine-mixed forest at Mt. Changbai. *J Northeast For Univ*(东北林业大学学报), **26**(1): 4～7 (in Chinese)

9 Hill MO, Stevens PA. 1981. The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. *J Ecol*, **69**: 693～709

10 Jiang H-Q(姜汉侨). 1980. Distributional features and zonal regularity of vegetation in Yunnan. *Acta Bot Yunn*(云南植物研究), **2**(1): 22～31 (in Chinese)

11 Jin Z-Z(金振洲). 1979. The types and characteristics of evergreen broad-leaf forests in Yunnan. *Acta Bot Yunn*(云南植物研究), **1**(1): 90～105 (in Chinese)

12 Magurran A. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

13 Naka K. 1982. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan I. Wind damaged trees and canpoy gaps in an evergreen oak forest. *Bot Mag Tokyo*, **95**: 385～399

14 Naka K, Yoneda T. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan Ⅲ. Revegetation in gaps in an evergreen oak forest. *Bot Mag Tokyo*, **97**: 275～286

15 Nakashizuka T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests IV. Gap formation. *Jap J Ecol*, **34**: 75～85

16 Nunez-Farfan J, Dirzo R. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos*, **51**: 274～284

17 Putz FE. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, **64**(5): 1069～1074

18 Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, **75**: 81～86

19 Wang Z-P(王周平), Li X-G(李旭光), Shi S-Y(石胜友), *et al*. 2001. Gap phase tree replacement in a conifer-broadleaved mixed forest in Jinyun Mountain, Chongqing. *Acta Phyt Sin*(植物生态学报), **25**(4): 399～404 (in Chinese)

20 Whitmore TC. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *For Abstr*, **44**(12): 767～779

21 Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**(3): 536～538

22 Wu G(吴 刚). 1998. Regeneration dynamics of tree species in gaps of Korean pine broad-leaved mixed forest in Changbai Mountains. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **9**(5): 449～452 (in Chinese)

23 Xie S-C(谢寿昌), Qiu X-Z(邱学忠), Jing G-F(荆桂芬). 1983. A preliminary study on the growth rate of the major species composition in *Lithocarpus xylocarpus* forest. In: Laboratory of Ecology Kunming Branch, Academia Sinica ed. Research of Forest Ecosystem on Ailao Mountains, Yunnan. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 183～201 (in Chinese)

24 Xie Z-Q(谢宗强). 1999. Gap-regeneration of *Cathaya argyrophylla* forests. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **19**(6): 775～779 (in Chinese)

25 Yamamoto S. 1992. The gap theory in forest dynamics. *Bot Mag Tokyo*, **105**: 375～383

26 Zang R-G(臧润国), Yu S-X(余世孝), Liu J-Y(刘静艳), *et al*. 1999. The gap phase regeneration in a tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **19**(2): 151～158 (in Chinese)

27 Zang R-G(臧润国), Wang B-S(王伯荪), Liu J-Y(刘静艳). 2000. Tree species diversity in gaps of different sizes and developmental stages in lower subtropical evergreen broad-leaved forest, South China. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **11**(4): 485～488 (in Chinese)

作者简介 何永涛，男，1976 年生，博士研究生，主要从事植物生态学研究，发表论文 4 篇. E-mail: hyongtao@263.net

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net