

林窗微环境异质性及物种的响应^{*}

王进欣, 张一平^{*}

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223)

摘要: 林窗研究是近年来国内外学者关注的热点。笔者从林窗微环境变异及物种对环境变异在物种组成、形态上和生理上以及生长对策的响应几方面, 阐述了国内外在该领域的研究动态和取得的成果, 以期推动和促进我国森林动态的研究。

关键词: 林窗; 微环境异质性; 物种响应

中图分类号: S718

文献标识码: A

文章编号: 1000-2006(2002)01-0069-06

A Review on Within-gap Micro-environmental Heterogeneity and Species' Response

WANG Jin-xin, ZHANG Yi-ping

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223, China)

Abstract: Great attentions have been paid on the forest gap studies in recent years by investigators from different fields. Based on the discussion of micro-environmental variabilities and the species composition, species morphology vs. physiology, growth strategy response to these variabilities, this paper expatiates on the study of dynamic and achievements which have been made in this field, with the aim of promoting the forest dynamic studies in China.

Key words: Forest gap; Micro-environmental heterogeneity; Species response

“林窗”(gap)一词最初由英国学者 Watt 1947 年提出^[1], 用以表示森林中一株以上冠层乔木死亡后所产生的林中空地或小地段, 是新个体入侵、占据和更新的空间, 然而在对自然界同质化认识盛行的时代, 未引起世人深入的认识和足够的重视, 直到 20 世纪 70 年代末小尺度空间异质性作为影响物种进化的重要环境特点日渐引起学者的关注。Orians 认为林窗环境本身是异质的, 而且其物理环境的异质性将促进生物环境的异质化, 同时林窗内生物个体、种群、群落对林窗干扰呈现不同程度的响应, 反过来其行为又对林窗环境存在不同程度的影响^[2], 对此国内外学者从不同的角度开展了研究工作, 笔者将就林窗环境异质性和物种响应两方面进行系统阐述, 以期促进我国森林生态学的迅速发展。

1 物理环境变异

林窗是广泛存在于森林中的具有特殊性质的微结构, 林窗的产生增强了干扰生境的异质性, 就林窗本身而言, 由树根、树干、树冠所引起的空间异质性(光、温度、湿度、土壤矿质元素、土壤理化性质等的差异)可创造一定数量的潜在生态位^[3~4], 林窗的大小和异质程度对植物生活史特征有决定性影响^[5]。在林窗内部, 无论是从林窗中心到林缘树木根基处还是从林地作用层到林冠作用层生境是相当异质的, 笔者将分别论述小气候环境、微地貌及土壤特征的空间变异。

* 收稿日期: 2000-10-12 修回日期: 2001-07-02

基金项目: 中国科学院“九五”重大项目(KZ951-A1-104-01), 中国科学院西南基地项目, 云南省自然科学基金项目(98C098M), 国家自然科学基金(39770141)资助项目

作者简介: 王进欣(1971-), 男, 河北廊坊人, 现为徐州师范大学城市与环境学院教师, 硕士。

* 通信作者(Corresponding Author)

1.1 小气候环境变异(水平、垂直)

在森林群落中出现林窗时,由于太阳高度随纬度、地理位置和季节不同而有年变化,在不同位置、季节、时刻林窗的辐射状况和光照状况均有别于非林窗区域和旷地,到达林窗区域的太阳辐射受太阳高度角、林窗大小、边缘乔木高度、冠幅、枝下高以及群落结构、物种组成等的影响,即使在林窗内辐射能量环境也有显著差别。在林窗边缘由于方位不同辐射能量在不同季节不同时刻将有很大差异。

辐射环境的差异性势必导致小气候环境的异质性。关于林窗小气候环境异质性方面已作了大量的研究工作^[6~10]。Brown 在进一步研究的基础上建立起热力特征与林窗大小的关系^[11],指出林窗小气候特征的变化某种程度上依赖于林窗的大小,其关系是非线性的;小气候特征的变化率随林窗大小的增加而减小,而林窗中央有相对稳定的小气候特征,边缘小气候特征变化梯度最大;此外还和林窗的形状、纬度、位置、林窗参数及林缘树木叶片特征有关;Geiger 通过对德国厄伯斯瓦尔德林区的不同大小松树、山毛榉混交林林窗(林窗直径和树木高度之比即 D:H)的研究发现,随林窗直径与树木高度之比的增加,辐射增加。另外,他认为林窗范围指数(D:H)在 1.5~2.0 时,林窗中午温度与林内差异最大,超过该指数,林窗小气候与旷地相近,小于该指数范围,林窗小气候与林内相近,最低温度随林窗直径的增大而减小。1960 年北京林学院在小兴安岭伊春林区的观测资料表明,林窗小气候特征随林窗大小而不同,随林窗面积的增大,温湿度振幅增大,风速增大。Wrede(1923)研究也发现,较小林窗的小气候接近于林内,温湿度变化缓和,较大林窗的温湿度变化剧烈^[12]。

林窗的发生导致光照的增加,相应地林窗内地表面温度、近地层温度等热力特征也发生改变,林窗内气温昼间高于非林窗区域,夜间反之;而湿度减小^[13,14],相对湿度受季节影响甚于林窗大小的影响^[15];张一平等研究认为西双版纳的林窗地表面,在不同季节、不同时段其最大光强及最高温度的数值和出现区域以及高值维持时间均存在较大的差异,造成林窗区域的小气候要素分布存在时间差异和空间上的不对称性,林窗日平均地表温度比附近林内高 4~5℃^[16],这与 Marquis 等人研究结果相符^[20,21]。

从林窗边缘到林窗中心光强呈明显增大趋势,在林窗边缘光照梯度变化最大,其光照水平受林窗方位角影响,光分布呈现 N-S 不对称性,大林窗较小林窗光照强度空间异质性为大,而且这种异质性温带地区大于热带地区,林窗内光照强度空间变异的重要性随纬度的增大而越显著^[17],表明温带林窗与热带林窗相比能为不同光照强度的特有种提供更大的潜在机会^[18];热带雨林林窗形成初期最大光照强度高于温带林窗形成初期^[19],相同面积的林窗中,椭圆形林窗的光照率小于圆形林窗^[20]。林窗光照水平的提高不仅局限于林窗内树冠垂直投影下的地面,而且可以扩展到林窗外部^[21]。Marquis 发现小林窗内到达草本层的红外(730~740 nm)、绿光(500~600 nm)、蓝光(500~600 nm)增加,而大林窗(部分林窗地面为太阳直接照射)则表现为一种为冠层过滤与非过滤的复杂模式^[22]。

1.2 林窗微地貌环境及土壤营养库的变异

冠层乔木掘根形成林窗,导致林窗微地貌(如倒木深坑、根盘、根盘堆等)和土壤特点小尺度的变化,在温带森林可存在几百年,影响植物的分布和生长^[23~30];然而在热带森林这些并不是突出的景观特点^[31],与土坑相比,同一林分内根盘及根盘堆土壤的有机质、有效氮、钙、阳离子交换量、干树叶厚度、腐殖质层厚度等指标相对较低^[32]。Denslow 认为林窗对土壤 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 库的影响与林窗大小呈正相关,并且林窗中土壤 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 高于林内,而细根生物量林窗低于林内^[33]。

2 物种对环境变异的响应

光照环境和热力特征的改变将影响土壤理化性质、营养元素的分解、土壤微生物活性等的变化,最终影响到林窗及周边各种生物学过程的变化^[34],林窗微环境在森林种群动态方面扮演着重要角色^[35~40],其表现为:林窗内物种组成的改变,非耐阴树种的侵入,需光种子的萌发,受压种苗的快速生长等^[21,41];光照的增加对减少病菌引起的树苗死亡有重要意义,使得林窗内物种的多度和相对丰富度增加,且林窗边缘区的物种多样性为最多^[42];具体地讲物种对林窗物理环境变异的响应可以归纳为物种组成、形态上的和生理上的以及生长对策四个方面。

2.1 物种组成及多样性变化

林窗微环境的变化(尤指光照)使得林内更新树种种类及数量发生变化,近而引起物种组成的变化。Whitemore 在对热带森林的研究中发现^[43]:从个体生态学角度出发,可将林窗树种归入两个生态种组(Ecological Groups of species),即耐阴顶极种、非耐阴先锋种。耐阴顶极种主要在郁闭的林下萌发、定居,成熟时通过林窗产生生长释放而达到林冠层;非耐阴先锋种只在林窗内萌发、定居与生长。林窗发生时间、形成方式、大小、异质化的环境条件及其植物对环境变异的反馈效应对植物侵入、种子萌发、幼苗定居起选择作用,影响两大生态组的比例^[13, 44~48],进而引起森林物种组成的差异。孙儒泳等人研究认为云杉林林窗首先出现的是喜光草本植物,当阔叶树种定居并在草本层以上形成郁闭树冠时,喜光草本便被耐阴草本所替代,当云杉升入群落上层并郁闭时,原来发育很好的喜光阔叶树种便不能更新。这样在森林循环过程(林窗阶段-建成阶段-成熟阶段^[49])中,光照由强到弱及温度变化由不稳定到较稳定,依次经历喜光草本植物阶段、阔叶树种阶段和云杉阶段^[50]。

众多研究表明林窗微环境异质性将影响物种分布及增强物种多样性^[51~54]。Beatty 认为一些林下物种独占林窗内的土墩、土坑^[55],生境异质性通过竞争种群的空间隔离有助于保持物种丰富度^[56];而 Barik 认为物种数目与林窗面积呈正相关,在林窗中 α 多样性草本植物最大,灌木最小; β 多样性灌木最高,幼苗最小。幼苗 α 多样性林窗高于林下,而 β 多样性林下高于林窗^[15]。

2.2 形态上的响应

Canham 认为在对更大林窗响应过程中如不辅助以对高光照水平变化的生理上的适应,形态上的适应本身将成为限制因子^[57]。在热带雨林,植物叶片显示出与立地光环境相适应的形态学和解剖学特征^[58],当林窗大小增加时,林下耐阴树种对全光照形态适应能力相应增强,许多耐阴树种通过增加叶面积来适应全光照^[59]。为适应高的光照水平在形态上表现为叶面积、叶厚度和枝倾角(枝轴线与水平面夹角)的增大^[60]。Marks 指出早期演替种具有良好的适应开拓对策的生长方式,通过延长生长期达到较大的高生长(up-growth),耐阴的后期演替种在良好的光环境中达到适量的高生长,并在生长初期就基本完成,早期演替种根茎比率低于后期演替种^[61];Whitney 通过对早期演替种和后期演替种树木枝条建筑、叶片排列进行研究,后期演替种的小枝趋向平展的两列分枝,两列分枝格局叶子互相重叠的程度早期演替种大于后期演替种,而早期演替种两列分枝少,产生具较多短枝的直立长枝^[62]。但 Bormann 等人则认为针樱顶芽并不抑制侧芽生长^[61]。

2.3 生理上的响应

Bazzaz 的研究表明,开敞环境中物种较林下物种对所处环境表现为更强的生理适应性,因为这些物种所处环境易变性更强^[63, 64]。Penning de Vries 则认为高的叶酶周转率影响植物对光照水平变化的生理适应能力,高的蛋白质周转率经常导致高的呼吸率^[65],这样,木本植物低的呼吸率及其对环境的适应力导致耐阴种低水平的生理适应性^[57]。林窗中先锋树种及顶极树种中可适应太阳辐射的冠层叶片与遮阴条件下的冠层叶片相比,不仅具备栅栏状排列的叶肉细胞,而且其光合作用率相当高^[58]。然而就单位生物量而言,前者与更薄的遮阴叶片有相似的最大呼吸率^[66]。Bormann 发现林窗消除抑制种子发芽的根浸出液的毒素物质可能起了“外分泌物”作用^[61]。

总之,林窗暴光叶片(sun leaves)理论上不仅要求有更大的叶片厚度,而且要求叶柄和叶脉能足以支撑硕大的叶片,同时还需增加根茎和地下生物量以满足叶片必需的水分和养分,因此,有假说认为植物对光环境的适应更大程度上依赖于形态上的适应,而不是生理上的适应^[66]。

2.4 更新与生长响应

“林窗事件”发生后,非耐阴先锋种(The shade-intolerance pioneers)与耐阴顶级种(The shade-tolerance climax species)有着不同的反应方式^[57],耐阴树种以其特有的形态和生理特点,使其能吸收和利用林冠下低光照的散射光,因此,耐阴树种的幼树个体命运可能依赖于干扰频率(The frequency of disturbance)以及在存在生长压制(Suppression)条件下的生长释放(Periods of release)时间^[57, 59];而非耐阴种的生长则要求出现相对较大的林窗,以满足其高光照要求,同时幼树到达冠层高度时林窗不致郁闭^[67~68]。无论是林缘树木的侧枝生长还是后更新代的生长,均不能填补这样的林窗;耐阴树种在向上生长达到冠层高度的过程中,其径向生长存在若干明显的生长特征,而郁闭林冠下生长的耐阴树种幼树,在中小林窗形成后,会出现迅速而持续的生长(生长释放, Release),一般从幼树生长到进入冠层需经

历两个以上的生长释放过程^[69]。林窗植被组成及优势度的连续变化是对多种物种更新和生长对策起作用的易变选择状况作用的结果。每一对策都有广泛的生态位范围,以下将从优势层、幼苗、幼树以及埋藏种子生长对策几方面进行阐述。

(1) 优势层(上层)树种的生长。优势层树种包括林窗边缘树木及林窗前更新植株的上层成分,它们通过植株或群体(如草本和灌木的群状扩展)的侧向生长(Lateral extension growth)^[68]和高生长(Height growth)^[70]的生长对策形成新的上层树冠或局部优势冠层,占据因强度干扰而临时形成的空间,在树冠占有上层空间的同时,植株的根占据林窗地下空间^[61],该生长对策在林窗填充过程中扮演着重要的角色。

(2) 幼苗及幼树的生长。幼苗(Seedling)、幼树(Sapling)、干扰前受损小树(Damaged trees)主要表现为高生长,幼苗及幼树的高生长依赖于其高生长速率和林窗形成时自身的原有高度;Marks 研究表明年平均生长率达 0.5~1.0 m/a,Minckler 则认为不同大小林窗其中央物种上生长范围为 9~73 cm/a (小于或等于周围树木的两倍)^[14];而 Hibbs 在麻萨诸塞州的铁杉阔叶林内作了幼苗高生长的研究后发现小林窗(半径小于 5 m)不同物种幼苗高生长率为 10~50 cm/a,而旷地幼苗高生长率为 25~50 cm/a,并通过计算幼苗生长率和冠层枝条生长率的比值,发现小林窗中很少或几乎没有幼苗可望升入主林层,因为当林窗通过周边树木侧枝生长而封闭时,幼苗通过高生长来不及达主林层^[70];但在林窗形成时,如果幼苗已足够大而且受压幼苗已出现于林窗,小林窗的封闭填充主要由幼苗的高生长来完成。林窗形成前生长不很旺盛的幼树或受损小树,也可进行高生长,这可能源于休眠芽在母株受触发刺激后的再生长(Re-sprout),或幼苗发芽和生长而形成的高生长^[61,71]。

(3) 种子。林窗种子来源大致有外界扩散(种子雨、风传播、动物搬运等)、埋藏种(种子库)、林窗播入种(种子雨)^[71]。轻而易散播种子的植物种常占有受严重干扰的环境,其形成的高生长在更新上起重要作用,但受土壤破坏程度、种源的远近、其他偶然性因子的影响;而由动物传播的较重种子的植物种在较晚的发育阶段进入生态系统,其形成的高生长通常不很重要,但从大的时间尺度上来讲,有助于具重粒种子的植物种的地理分布^[72]。Bormann 等人认为埋藏种子对策在森林更新中具有重要意义,他认为埋藏种子对策包括:尽管没有任何活的植株,但在原始林的土中有大量的处于休眠状态的埋藏种子;在与疏开林冠相联系的环境信息的触发下,休眠种子发芽;随干扰出现的加速异养化,土壤营养暂时富集使高生长加速;种子丰产前时间较短;植株寿命短^[61]。

3 结 语

森林循环理论将森林看作空间上异质、时间上变动的‘流动镶嵌体’,林窗环境的异质性(物理环境、生物环境)某种程度上增强了干扰生境的异质性,可能会影响群落内斑块的性质及其镶嵌状况,从而影响群落结构与动态过程,最终影响景观的结构和功能;因此只有将不同林窗微环境时空变化规律及不同的物种反应规律结合起来进行系统的分析,才能全面系统地认识森林生态系统的长期动态变化过程。

在林窗发育的不同阶段,其物理环境和生物环境是一交织发展过程,这种过程与生物生活史不同阶段的生物学特征相结合,就形成了林窗变化的系统动态过程^[73]。据研究发现林窗内环境要素时空分布表现为‘峰值位移现象’和‘空间不对称性’,这势必会增强林窗微环境的异质性,异质化的环境条件及其植物对环境变异的反馈效应对植物侵入、种子萌发、幼苗定居起选择作用,可能会显著改变林窗环境与资源的可利用程度,因为植食者、捕食者、授粉者、散布者及病原体可能位于干扰生境的不同斑块上。如此看来林窗环境的异质化对种子萌发的选择作用及其物种在形态上和生理上作何响应,并采取何种生长对策(优势层(上层)树种生长对策、幼苗及幼树生长对策、种子对策)都是今后值得研究的问题。

随着人为扰动、景观破碎、斑块格局、群落异质性、生长释放等林窗及相关现象的揭示,林窗理论和模型成为当前流行的森林演替理论和模型,并得到广泛应用^[74]。定量方法是未来景观生态学研究发展的关键,对林窗微环境异质性进行定量分析时在考虑其结构异质性的同时,也要考虑其功能异质性。

[参 考 文 献]

- [1] Watt A. S. Patter and progress in the plant community[J]. Journal of Ecology, 1947, 35: 1– 22.
- [2] Oriens G H. The influence of tree falls in tropical forests on tree species richness[J]. Trop Ecol, 1982, 23: 255– 279.
- [3] Connel J H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs[J]. Science, 1978, 199: 1302– 1310.
- [4] Denslow J S. Tropical rain forest gaps and tree species diversity[J]. Ann Rev Ecol Syst, 1987, 18: 431– 451.
- [5] 班 勇. 自然干扰与森林林冠空隙动态[J]. 生态学杂志, 1996, 15(3): 43– 49.
- [6] Evans G C. Ecological studies on the rain forest of Southem Nigeria: The atmospheric environmental conditions[J]. Journal of Ecology, 1939, 27: 136– 182.
- [7] Hill R D. Microclimatic observations at Bukit Timah forest reserve[J]. Singapore, Malayan Forester, 1966, 29: 78– 86.
- [8] Pinker R. The microclimate of a dry tropical forest[J]. Agricultural Meteorology, 1980, 22: 249– 265.
- [9] Fetcher N, Oberbauer S F, Strain B R. Vegetation effects on microclimate in low land tropical forest in Costa Rica[J]. International Journal of Biometeorology, 1985, 29: 145– 155.
- [10] Raich J W. Seasonal and spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps[J]. Biotropica, 1987, 21: 299– 302.
- [11] Brown N. The implications of climate and gap microclimate for seeding growth conditions in a Bornean lowland rain forest[J]. Journal of Tropical Ecology, 1993, 9: 153– 168.
- [12] 王正非, 朱廷曜, 朱劲伟, 等. 森林气象学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1982.
- [13] Brokaw N V L. Gap-phase regeneration in tropical forest[J]. Ecology, 1985, 66: 682– 687.
- [14] Runkle J R. Disturbance regimes in temperate forests[A]// Pickett S T A, White P S. The Ecology of Nature Disturbance and Patch Dynamics[C]. Academic Press, 1985.
- [15] Barik S K, Pandey H N, Tripathi R S, *et al.* Micro-environmental variability and species diversity in tree-fall gaps in a sub-tropical broad leaved forest[J]. Vegetatio, 1992, 103: 31– 40.
- [16] 王进欣. 林窗小气候特征研究[D]. 昆明: 中国科学院西双版纳热带植物园, 2000.
- [17] Canham C D, Denslow T S, Platt W J, *et al.* Light regimes beneath closed canopies and tree fall gaps in temperate and tropical forest[J]. Can J For Res, 1990, 20: 620– 631.
- [18] Yamamoto S I. The gap theory in forest dynamics[J]. Bt Mag Tokyo, 1992, 105: 375– 383.
- [19] Poulson P L. Gap light regimes influence canopy tree diversity[J]. Ecology, 1989, 70(3): 553– 555.
- [20] Verblen T T. The regeneration dynamics and species coexistence[A]// Glenn-Lew in D C, Peet R K, Veblen T T. Plant Succession: Theory and Prediction[C]. London: Chapman & Hall, 1992: 165– 187.
- [21] Canham C D. An index for under-story light levels in and around canopy gaps[J]. Ecology, 1988, 69: 786– 795.
- [22] Marquis D A. The effect of environmental factors in advance regeneration of Allegheny hardwoods[D]. New Haven: Yale University.
- [23] Lutz H J. Disturbance of forest soil resulting from the up-rooting of trees[D]. New Harer: Yale University School of Forestry Bulletin, 1940.
- [24] Troedson T, Lyford W H. Biological disturbance and small-scale spatial variations in a forested soil near gerpenberg[R]. Sweden: Studia Forestalia Suecica Number, 1973.
- [25] Stone E L. Wind throw influence on spatial heterogeneity in a forest soil[J]. Mitteilungen der Schweizerischen Anstalt fur das Forestliche Versuchswesen, 1975, 51: 77– 87.
- [26] Stephens E P. The up-rooting of trees: a forest process[J]. Proceedings of the Soil Science Society of America, 1956, 20: 113– 116.
- [27] Fivaz A E. Longevity and germination of seeds of Ribes, particularly R. rotundifolium, under laboratory and natural conditions[R]. United States Department of Agriculture, Technical Bulletin, 1931.
- [28] Hutnik R J. Reproduction in wind-falls in a northern hardwood stand[J]. Journal of Forestry, 1952, 50: 693– 694.
- [29] Henry J D, Swan J M A. Reconstructing forest history from live and dead plant material: an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire[J]. Ecology, 1974, 55: 772– 783.
- [30] Beatty S W. The role of tree-falls and forest micro-topography in pattern formation in under-story communities[D]. New York: Dissertation: Cornell University, Ithaca, USA, 1980.
- [31] Lyford W H, Maclean D W. Mound and pit micro-relief in relation to soil disturbance and tree distribution in New Brunswick[R]. Canada: Harvard Forest Paper, 1966, 15.
- [32] Betty S W. Influence of micro-topography and canopy species on spatial patterns of forest under-story plants[J]. Ecology, 1984, 65(5): 1406– 1419.
- [33] Denslow J S, Ellison A M, Sanford R E. Tree-fall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest[J]. Journal of Ecology, 1998, 86: 597– 609.
- [34] Brown N. The implications of climates and gap microclimate for seeding growth condition in a Bornean lowland rain forest[J]. Journal of Tropical Ecology, 1993, 9: 153– 168.
- [35] Bazzaz F A, Wayne P M. Coping with environmental heterogeneity: The physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-under-story continuum[A]// Caldwell M M, Pearcy R W. Physiological ecology a series of monographs texts and treatises[C]. San Diego: Academic Press, 1994.
- [36] Bongers F, Popma J. Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest. Species differentiation in relation to gap-associated environmental het-

- erogeneity[D\]. University of Utrecht, 1988.
- [37] Brokaw N V L. Tree-falls, regrowth, and community structure in tropical forests[A]//Pickett S T A, White P S. The ecology of natural disturbance and patch dynamics[C]. London: Academic Press, 1985.
- [38] Clark D B. The role of disturbance in the regeneration of neo-tropical moist forests[A]//Bawa K. S., Hadley M. Reproductive ecology of tropical forest plants[C]. Unesco, Paris: Man-U nesco Series, 1990.
- [39] Denslow J S. Tropical rain-forest gaps and tree species diversity[J]. Annual review of Ecology and Systematics, 1987, 18: 431– 451.
- [40] Newell E A, McDonald E P, Strain B R, *et al.* Photosynthetic responses of Miconia species to canopy openings in a lowland tropical rainforest[J]. Oecologia, 1993, 94: 49– 56.
- [41] Augspurger C K, Franson S E. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a neo-tropical forest[J]. Journal of Tropical Ecology. 1988, 4: 239– 252.
- [42] Popma J, Bongers F, Martinez-ramos M, *et al.* Pioneer species distribution in tree fall gaps in Neo-tropical rain forest: a gap definition and its consequences[J]. Journal of Tropical Ecology, 1988, 4: 77– 88.
- [43] Whitmore T C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees[J]. Ecology, 1989, 70(3): 536– 538.
- [44] 夏冰, 邓飞, 贺善安. 林窗研究进展[J]. 植物资源与环境. 1997, 6(4): 50– 57.
- [45] Brokaw V L B. Species composition in gaps and structure of a tropical forest[J]. Ecology, 1989, 70: 538– 541.
- [46] Nakashizuka T. Role of up-rooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan[J]. Ecology. 1989, 70(50): 1273– 1278.
- [47] Putz F E. Tree fall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on barro Colorado island, Panama[J]. Ecology, 1983, 64(5): 1069– 1074.
- [48] Poulson T L, Platt W J. Gap light regimes influence canopy tree diversity[J]. Ecology, 1989, 70(3): 553– 555.
- [49] 班勇. 自然干扰与森林林冠空隙动态[J]. 生态学杂志, 1996, 15(3): 43– 49.
- [50] 孙儒泳. 普通生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1993.
- [51] Harper J B, Clatworthy J N, McNaughton I H, *et al.* Evolution and ecology of closely related species living in the same area[J]. Evolution (Lawrence, Kans), 1976, 15: 209– 227.
- [52] Struick G J, Curtis J T. Herb distribution in an Acer-Saccharum forest[J]. Am Midl Nat, 1962, 68: 285– 296.
- [53] Bratton S P. Resource division in an under-story herb community: response to temporal and micro-topographic gradients[J]. Am Nat, 1976, 110: 679– 693.
- [54] Falinski J B. Up-rooted trees, their distribution and influence in the primeval forest bio-topo[J]. Vegetatio, 1978, 38: 175– 183.
- [55] Beatty S W. Influence of micro-topography and canopy species on spatial pattern of forest under-story plants[J]. Ecology, 1984, 65: 1406– 1419.
- [56] Beatty S W, Sholes O D V. Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest tree-fall pits[J]. Can J For Res, 1988, 18: 553– 559.
- [57] Canham C D. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species[J]. Ecology, 1989, 70(3): 548– 550.
- [58] Rundel P W, Gibson A C. Adaptive strategies of growth form and physiological ecology in neo-tropical lowland rain forest plants[A]//Gibson A C. Neo-tropical Bio-diversity and Conservation[C]. Occasional Publication of the Mildred E. Mathias Botanical Garden 1. Mildred E. Mathias Botanical Garden, Los Angeles.
- [59] Canham C D. Growth and canopy architecture of shade-tolerant tree: response to canopy gaps[J]. Ecology, 1988, 69(30): 786– 795.
- [60] McMillen G G, McClendon J H. Leaf angle: an adaptive feature of sun and shade leaves[J]. Annals of Botany(London), 1975, 140: 437– 442.
- [61] Bormann F H, Likens G E. Pattern and process in a forested ecosystem(森林生态系统的格局与过程)[M]. 李景文. 北京: 科学出版社, 1985.
- [62] Whitney G G. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species[J]. Bull Torrey Bot Club, 1976, 103: 67– 72.
- [63] Bazzaz F A. The physiological ecology of plant succession[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1979, 10: 351– 371.
- [64] Bazzaz F A, Carlson R W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants[J]. Oecologia(Berlin), 1982, 54: 313– 316.
- [65] Penning de Vries F W T. The cost of maintenance processes in plant cells[J]. Annals of Botany(London) 1975, 39: 77– 92.
- [66] Sims D A, Percy R W. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of Alocasia macrorrhiza to whole-plant performance I. Carbon balance and allocation at different daily photon flux densities[J]. Plant, Cell and Environment, 1994, 17: 881– 887.
- [67] Denslow J S. Gap partitioning among tropical rain-forest trees[J]. Biotropica, 1980, 12(Supplement): 47– 55.
- [68] Hibbs D E. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1982, 12: 522– 527.
- [69] 夏冰, 贺善安, 兰涛, 等. 亚高山云冷杉混交林树木生长释放与干扰分析[J]. 植物资源与环境, 1997, 6(1): 1– 8.
- [70] Marks P L. On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the North-eastern United States[J]. Bull Torrey Bot Club, 1975, 102: 172– 177.
- [71] Connell J H. Some processes affecting the species composition in forest gaps[J]. Ecology, 1989, 70(3): 560– 562.
- [72] Salisbury E J. The reproduction capacity of plants G. Bell[R]. London, 1942.
- [73] 臧润国, 徐化成, 高文韬. 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[J]. 林业科学, 1999, 35(3): 2– 9.
- [74] 安树青, 张久海, 谈健康, 等. 森林植被动态研究综述[J]. 生态学杂志, 1998, 17(5): 50– 58.

(责任编辑 郑琰斌)