

doi : 10. 16473/j. cnki. xblykx1972. 2018. 04. 018

天然林林窗与自然更新研究进展*

唐凤华¹, 全文选¹, 李朝婵^{1,2}, 钱沉鱼¹, 许塔艳¹, 杨莽安¹

(1. 贵州师范大学 山地环境重点实验室, 贵州 贵阳 550001; 2. 中国科学院 地球化学研究所, 贵州 贵阳 550018)

摘要: 在森林的天然更新过程中, 林窗扮演着重要角色。林窗对群落组成、功能结构、物质循环、能量流动和生物多样性维持起着重要作用, 是群落演替的主要驱动力。本文综述了天然林林窗更新与种子萌发、物种多样性、生物入侵等热点。重点对自然更新与生境各要素系统性联系、大尺度的森林干扰、森林生态系统多样性与社会服务功能、生物入侵的响应机理、林窗植物的萌生更新、层间植物对林窗影响等进行深入探讨和展望, 以期天然林自然更新和森林可持续经营提供参考。

关键词: 森林更新; 林窗生境; 生态系统; 物种多样性; 可持续经营

中图分类号: S 718. 54 文献标识码: A 文章编号: 1672-8246 (2018) 04-0095-07

Research Progress on Forest Gaps and Regeneration of Natural Forest

TANG Feng-hua¹, QUAN Wen-xuan¹, LI Chao-chan^{1,2}, QIAN Chen-yu¹, XU Ta-yan¹, YANG Qiao-an¹

(1. Guizhou Provincial Key Laboratory of Mountainous Environmental Protection, Guizhou Normal University, Guiyang Guizhou 550001, P. R. China;

2. Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang Guizhou 550081, P. R. China)

Abstract: The forest gaps play an important role in the process of natural regeneration of the forest. In addition, it also have a vital part in community composition, functional structure, material circulation, energy flow and biodiversity conservation, which is the driving force of community succession. In this paper, we summarized the hot topics of forest gap regeneration and seed germination, species diversity and biological invasion. In order to provide reference for understanding forest natural regeneration and sustainable management, this paper focused on the systematic connection between natural renewal and habitat elements, the large-scale forest disturbance, the diversity of the forest ecosystem and the social service functions, the response mechanism of the biological invasion, the initiation and renewal of the forest plant community, and the influence of interlayer plants on the forest gaps.

Key words: forest regeneration; habitats of forest gap; ecosystem; species diversity; sustainable management

林窗 (Forest Gap) 的概念于 1947 年由生态学家 Watt 首次提出, 指由林冠乔木的死亡等原因造成林地上形成不连续的林间隙地^[1]。之后, Runkle 对林窗概念作了补充和完善, 定义为森林群落中新植物个体占据与更新达到主林高度的树木死亡暴露出的立体空间, 造成林冠层面出现不连续外在形态的现象^[2]。林窗对森林群落天然更新、维持生物

多样性等方面具有重要的作用^[3]。林窗的边界木有助于林窗群落的更新, 林窗内幼苗和幼树对森林生态系统更新起着重要作用^[4]。因此, 人工林窗成为促进天然林及次生林结构优化的重要干扰措施^[5]。

近年来, 国内对林窗的研究主要集中于林窗基本特征、物种多样性、林窗模型和土壤养分等方

* 收稿日期: 2017-12-09

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31460136; 31560223), 贵州省林业厅项目 (黔林科合 [2016] 09), 贵州省科技厅联合基金项目 (黔科合 LH 字 [2016] 7203 号)。

第一作者简介: 唐凤华 (1991-), 男, 硕士研究生, 主要从事森林林窗研究。E-mail: win_195ss@163.com

通讯作者简介: 李朝婵 (1981-), 女, 博士后, 副教授, 硕士生导师, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: chaochan@gznu.edu.cn

面^[6]。目前关于林窗内凋落物分解、土壤碳氮及酶活性、动物和土壤微生物生理生态学特征的研究逐渐增多^[7]，但是对天然林林窗自然更新及其生理生态学机制、全球变化与林窗的生态系统服务功能、林窗应用研究较少。而国外已在林窗的动态与竞争、生物多样性维持、幼苗填充、林窗微环境的物种响应等方面进行大量研究^[8]。本文阐述了天然林林窗自然更新过程中的种子萌发、物种多样性、生物入侵等研究进展，探讨该领域亟待解决的问题，分析未来研究的重点，并针对研究的不足以及发展趋势对研究进行展望，以期对天然林林窗与自然更新的研究提供参考。

1 天然林林窗成因、大小特征及发展期

1.1 天然林林窗的成因及大小特征

林窗的成因有选择性砍伐、除杂和人为火灾等，也有自然衰老死亡倒伏、灾害、病虫害等自然成因。如红松 (*Pinus koraiensis*) 林遭受台风的干扰形成大量林窗^[9]。在常绿阔叶林，林窗的形成率和密度受海拔和坡位的影响，在高海拔地段 ($\geq 500\text{m}$) 显著高于中低海拔地段 ($< 500\text{m}$)^[10]。此外，排污、致病真菌也会造成天然林木死亡而形成林窗^[11]。

通常用林窗面积来衡量林窗大小^[12]，为实现不同地区、不同林窗研究的可比性，我国学者提出利用林窗平均直径 (D) 与林窗边缘木平均高度 (H) 之比 (D/H) 来界定林窗的相对大小。如温带森林扩展林窗的 D/H : 0.49–3.49，其中 $0.49 < D/H \leq 1.0$ 为小林窗， $1.0 < D/H \leq 2.0$ 为中林窗， $2.0 < D/H < 3.5$ 为大林窗，有效实现了不同地区、不同林窗研究的可比性^[13]。林窗改变天然林生境、促进物质和信息的循环，增加天然林生物多样性，为林木的生长提供新的生长环境^[14]。林窗的多样性指数、幼苗更新密度与丰富度随着林窗面积增大而增大^[15]。但林窗太小不利于喜光树种的更新，林窗太大则不利于阴性树种更新^[16]。

1.2 天然林林窗的发展期

天然林林窗的更新经历先锋种、耐荫种，再到两种类并存的状态，最终由耐荫种在林窗内完成更新^[17-18]。林窗发展期阶段可由分析树木年轮、枯木腐烂程度判定，因为林窗枯木腐烂需要一段时间，对应不同林窗发展阶段。如在挪威云杉 (*Picea abies*) 森林中，林冠层更新周期可长达 122 年^[19]。

此外，附生植物也表征林窗发展阶段，早期阶段树干上的附生植物的多样性最高，枯立木上的附生植物多样性在后期阶段显著增加，过度成熟和衰变阶段的多样性最高^[20]，林窗地表层和附生植被对老龄天然林林窗年龄动态的响应有待进一步研究。

2 天然林林窗自然更新研究方法

天然林林窗与自然更新研究主要应用设立典型样地调查、野外实验、设备测量等调查方法。其中常用典型样地调查采样法，目前呈现出整合其他方法优点应用的发展趋势，不足是要消耗大量人力物力。在混交老龄林林窗自然更新的研究中采用典型样地和野外切割实验法^[21]。此外，测量设备也应用于林窗研究，如应用陆地激光扫描仪 (TLS) 研究林窗形成响应^[22]，但设备存在测量精度低、升级换代成本比较高的缺陷。测量方法的创新可以使测量结果更精确，如野外利用等角椭圆扇形法 (ESM) 获得的林窗面积数据比 8 边形法 (OM) 精确，使结果稳定可靠^[23]。与等角多边形法 (测林窗大小)、单张半球面影像法 (测林窗形状) 相比，双半球面影像法聚合两者的功能，简单精确，适宜可重复、需比较的天然林林窗自然更新演替等方面的长期研究^[24]。

在天然林林窗生境与物种多样性研究中常构建模型，如采用生长模型 (Standwise) 对比研究林窗树木的生长速率^[25]。但是林窗自然更新生态过程具有动态和复杂性，全面涉及的模型较少。其中林窗模型 (FORMIND) 主要包括树木光合作用、呼吸、生长、更新等生理过程^[26]。在林窗模型 (FGM) 基础上增加土壤演替模块形成的贡嘎山森林演替模型 (GFSM)，它包括更新、生长、死亡等 8 个模块，仿真模拟树木更新与死亡中的外在和内禀不确定性^[27]。此外，多指标或者模型综合运用可以弥补单一模型的缺陷，如整合运用 Shannon-Wiener 多样性指数，Margalef 多样性指数和 Pielou 均匀度指数评估冰冻灾害后土壤动物多样性和分布对林窗的响应^[28]。天然林林窗更新的生命周期生态过程，包括生长、死亡过程的机制模拟有待研究。

3 天然林林窗的自然更新

3.1 种子及幼苗更新

种子库对林窗植被恢复和生物多样性保护具有

重要作用,影响种子萌发的因素主要有林窗微环境、土壤微生物活动、林窗尺度与位置、种子捕食等。林窗的出现提高了天然林生境中的光照条件,影响土壤理化性质、土壤微生物的多样性和凋落物的分解,为种子的萌发和幼苗生长提供适宜条件^[29]。在温带森林生态系统中林窗面积增加有利于更多物种的种子进入土壤^[30],小林窗以种子发芽更新为主,而大林窗中则是树桩萌芽更新^[31]。在格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)天然林中,林窗的种子雨总量和完好种子密度均高于林下,而种子库储量低于林下^[32]。此外,林窗比林下存在更低水平的种子捕食和更高水平的幼苗存活率^[33],但林窗对动物传播种子的响应、增益性的干扰(间伐、林窗)等对种子传播有效性影响缺乏足够的研究^[34]。

天然林林窗的干扰、光照、竞争、位置等因素影响其幼苗库的建立。林窗可以增加天然林树木再生的多样性,提高幼苗生长速率^[35]。但是在芬兰东部的樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)林中,林窗内大多数是松属(*Pinus*)和桦树(*Betula*)幼苗,幼苗生长缓慢,光照不足和竞争激烈是主要因素^[36]。在温带森林中,林窗能促进建群树种蒙古栎(*Quercus mongolica*)和色木槭(*Acer mono*)形成幼苗,但种子库对幼苗出现的贡献率低,主要原因也是光照不足^[37]。天然林中较大面积的林窗及较低的林分郁闭度能改善林地生境,促进种子萌芽和实生幼苗生长发育^[38]。林窗的凋落物、生态位、病原体、更大的林窗尺寸如何影响天然林恢复对幼苗库建立的影响有待进一步研究。

3.2 林窗群落的萌生更新

萌生更新是利用树木残留体(树桩)和树木地下茎的休眠和不定芽形成新植株的生态更新过程,主要有腋生、枝条萌生、干基萌生和地下茎萌生等形式^[39]。萌生更新是种子植物更新策略的重要组成部分,它在植被演替前期阶段发挥着明显促进作用。萌生具有强抗干扰、幼年期生长迅速等优点;但在低干扰强度、稳定种间竞争关系生境、群落更倾向于采取实生更新的策略^[40]。采取清理枯落物等恢复措施可有效改善林分结构,促进林窗植物萌生^[41]。目前,对天然林林窗萌生更新的研究比较匮乏,尤其是萌生更新格局形成的潜在生态学过程的研究鲜见。

3.3 林窗填充更新

林窗填充与微环境多样性、林窗尺度、种间竞

争、光照等因素有关。在北欧针叶林人工林窗的填充更新率高于天然林林窗,森林恢复5年后大量的幼苗已经更新^[25]。在北美洲北部的硬叶天然林中,中等和较大林窗林下以悬钩子(*Rubus* sp.)为主,抑制其他树种的生长和幼苗的林窗填充^[42]。适宜尺度的林窗可以让幼苗免受高温与干旱胁迫,并改善光照水平促进自然林窗的填充,影响种子萌发和幼苗生长^[43]。此外,在美国东部的栎属(*Quercus*)+松属(*Pinus*)混交林中,56%的林窗形成木是松属植物,44%是硬叶树种,大多数的林窗由林冠层树木的高生长填充郁闭^[44]。目前,基于林窗死亡树木重建天然林林窗填充历史、冠层间隙填充对天然林变化影响的检测评估等研究比较缺乏。

4 生物与天然林林窗更新

4.1 动物对天然林林窗自然更新的影响

林窗影响天然林土壤动物群落的丰度和组成,同时动物群落也影响林窗自然更新。Xu等研究发现土壤动物群落的丰度和组成随林窗大小而变化,小林窗中土壤动物的物种数量最多,多样性最高^[28]。而大型动物集中觅食的森林林窗可能产生更多速效N,对林窗植被的组成和发育轨迹产生层叠效应^[45],由迁徙鸟类传播的灌木果实种子雨更密集^[46];小型哺乳动物和林窗对森林中的共存物种的相互作用有利于天然更新^[29]。此外,道路交通对动物活动空间造成障碍效应,具有长期的影响^[47]。

道路等基础设施引起的隔离效应对森林生态系统功能的影响,非生物因素如何调节生物因素的影响,林窗土壤动物与微生物群相互作用,地面动物觅食行为与天然林林窗动植物群落的更新有待进一步研究。

4.2 生物入侵林窗对天然林自然更新的影响

生物入侵是一种重要的森林群落干扰,入侵种对林窗群落更新影响与林窗位置、年龄、尺度和入侵物种类型等有关。入侵种的密度在林窗中心和林缘的密度高于林下,而本土树种在冠层间隙中心和间隙边缘发现了较高的幼苗和幼树密度,侵入性和地方性幼苗的密度在晚期林窗中均较低,但在较大林窗的中树苗密度较高^[48]。Blair等研究发现,入侵种丰富度和相对覆盖率随着林窗尺度增加而显著增加,而且采伐林窗的大小与外来物种的数量之间存在线性关系^[49]。

林窗入侵物种因地域、森林和入侵物种特性而异,如,杂草马缨丹 (*Lantana camara*),其主要入侵原始物种之间的空隙和森林边缘^[50],而热带雨林入侵种中悬钩子 (*Rubus alceifolius*) 在大林窗内最丰富,入侵种是目前退化森林的真正威胁^[51]。此外,黑野樱 (*Prunus serotina*) 能够侵入封闭式欧洲森林,形成长期生长的幼苗库,达到冠层并填充林窗^[52]。因此,在有关林窗生物入侵过程与机制、退化森林的生物入侵、物种特征和生态系统特性的联系机理如何作用于外来物种在特定地点侵入、预测模型构建、生物入侵对天然林生态系统结构和功能的影响等方面需要加强研究。

4.3 林窗层间植物对天然林自然更新的影响

热带森林林窗中的藤本植物使森林木材生物量累积净增加了 8.9%,相对较低的生物量的藤本植物可以减少全森林碳吸收,植物竞争对热带森林碳动态中藤本植物密度和生物量的增加具有关键的影响^[53]。去除藤本植物,热带森林林窗中树木生长、填充和丰富度都会不同程度的增加,藤本植物对耐荫物种限制特别大,藤本植物的竞争优势限制了热带森林生态系统的生物多样性^[54]。目前,对植物竞争与有机碳的生态系统内损失、不同类型林窗植物之间的竞争机制的研究较少。

5 林窗的影响

5.1 林窗对天然林物种多样性影响

物种多样性受到灾害程度、林龄及林窗尺寸、物种类型等因素的影响。在韩国的红松林窗中物种多样性和物种丰富度显著高于林下^[9],但频繁的台风干扰延长台湾自然常绿硬木森林冠层林窗更新时间,植物群落与林下无明显差异^[55]。在热带阔叶林,林窗灌木覆盖和林分年龄显著影响甲虫组合结构^[56]。在北方阔叶林中,林窗尺寸变大可增加植物的功能特征和物种多样性^[57],但是在混合山毛榉林中,物种多样性与林窗大小无显著相关关系^[58]。然而,在日本中部亚高山老龄天然林,幼树群落动态(填充,死亡和竞争)不仅受郁闭度和林窗的影响,而且受常绿和落叶林冠之间差异的影响^[59]。此外,热带森林中林窗树木的天然更新和群落动态模式受到藤本植物丰度的影响,其填充树冠空隙促进天然林林窗群落更新^[60]。

遗传多样性对天然林林窗的自然更新有重要意义,遗传过程的父母本树种子有效杂交、森林干扰

影响林窗种群的遗传多样性。研究表明有限数量的父母本树种有助于大多数天然林的更新,其后代有效的杂交可能增强树冠林窗幼苗的多样性^[61]。此外,森林干扰影响先锋树种的遗传多样性的种群内分布模式,但总体水平不受影响。在人工林窗实验中发现多样性低的幼树群落,其幼苗密度比周围森林更高,林窗干扰可以对天然林树木种群的遗传结构产生长期的影响,并改变其分布格局^[62]。

5.2 森林林窗分布差异与天然林更新

林窗干扰在相同森林类型、地域或纬度上的变化规律的差异很大^[63]。在同一林型中,热带林窗最大初始光强高于温带,由不同区域之间的纬度差异所致;而在不同森林中,林分高度与地理纬度的函数反映了林窗光环境的规律变化^[64]。Lusk 等研究表明热带雨林林窗先锋种幼苗的光拦截和潜在碳增益也受纬度影响,适宜幼苗生长的林窗尺度为 100m²;潜在日碳增量在热带(17°S)林窗中心下方以及在亚热带(29°S)的南部林窗边缘下方明显增加,而在寒温带(42°S)为负值。此外,光环境的地理变化可能影响不同纬度地域天然林可行功能类型的范围,如高代谢率树木侵入中纬度的老龄化热带雨林可能受太阳角度制约^[65],但其与林窗更新的响应机理有待研究。

在日本温带、寒温带和亚高山不同森林类型的成熟林中,林窗密度和大小分布相似,但小林窗的干扰更频繁,而且亚高山森林的林窗平均面积最小,林窗冠层树木的死亡率小,林窗干扰差异可能由台风干扰强度造成^[66]。在遭受极端冰雪灾害干扰的亚热带天然次生木荷 (*Schima superba*) 林,林窗面积为 25-50m²的林窗数量和面积均最大,林窗幼苗更新密度随林窗面积增大而增加,林窗面积为 76m²时最大,之后迅速下降,林窗面积大于 100m²,幼苗生长较快^[67]。此外,在亚热带常绿阔叶林中,林窗面积受海拔、坡度和坡向等影响显著,区域内林窗数量随其面积的增加呈负指数分布^[68]。然而,极端气候对不同纬度和海拔等位置的天然林林窗开放性和再生树多样性的异质性影响以及林窗干扰模式与再生时间研究仍较少。

6 问题与展望

目前,天然林中存在程度不同的生态问题,包括生物多样性降低和土壤退化等,创建人工林窗,营造混交林是有效促进天然林更新的方式之一,但

是间伐的强度因物种而异。天然林林窗群落如何应对气候变化带来的多种干扰、生物入侵等对天然林林窗更新影响的研究也较欠缺。因此,应注重如下研究:

(1) 加强对林窗干扰导致天然林群落变化对生态系统功能和服务的影响,模拟和预测天然林林窗群落生物多样性-生态系统-功能之间关系的指标研究。重视天然林林窗群落多样性遗传变异、生态物种形成的遗传学和基因组学、林窗物种之间的竞争、天敌与特定物种更新相互影响、稀有物种与病原体综合对林窗群落更新影响的研究。

(2) 频发的极端气候、道路建设、不断增加的环境污染及生物入侵已引起诸如干旱、冰冻、风暴、病虫害爆发等对天然林林窗群落的干扰并造成林窗,应加强林窗干扰与大尺度天然林及全球生态系统的响应研究。此外,对天然林遭受频繁干扰的长期预测和较大范围的应用、林窗的真菌群落与生物控制,病原体对天然林林窗种群更新的影响,林窗群落自然更新模型构建、物种组成和生物地球化学循环方面的研究有待深入。

(3) 全球变暖和土壤碳循环对气候变化的响应、来自土壤和沉积物重金属污染以及外源生物入侵正在影响天然林及其林窗群落,其相互作用机理的研究需要跨领域研究者的跨学科合作。如,开展分类学、景观生态学、生物地理学与天然林林窗侵入物种之间的界面研究。需要生物分类、进化和景观生态、生物地理、入侵生物学家展开天然林林窗侵入物种研究之间的跨学科合作。

参考文献:

[1] Watt A S. Pattern and Process in the Plant Community [J]. *Journal of Ecology*, 1947, 35(1/2): 1-22.

[2] Runkle J R. Gap Regeneration in Some Old-growth Forests of the Eastern United States [J]. *Ecology*, 1981, 62(4): 1041-1051.

[3] Tedersoo L, Gates G, Dunk C W *et al.* Establishment of Ectomycorrhizal Fungal Community on Isolated *Nothofagus Cunninghamii* Seedlings Regenerating on Dead Wood in Australian Wet Temperate Forests: Does Fruit-body Type Matter? [J]. *Mycorrhiza*, 2009, 19(6): 403-416.

[4] 何中声, 刘金福, 郑世群, 等. 格氏栲天然林林窗边界木特征研究 [J]. *福建林学院学报*, 2011, 31(3): 207-211.

[5] Stan A B, Daniels L D. Growth Releases across a Natural Canopy Gap-forest Gradient in Old-growth Forests [J]. *For-*

est Ecology & Management, 2014, 313(313): 98-103.

[6] 王卓敏, 薛立. 林窗效应研究综述 [J]. *世界林业研究*, 2016, 29(6): 48-53.

[7] 管云云, 费菲, 关庆伟, 等. 林窗生态学研究进展 [J]. *林业科学*, 2016, 52(4): 91-99.

[8] 王家华, 李建东. 林窗研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2006, 19(1): 27-30.

[9] Lee C M, Kwon T S, Cheon K. Response of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) to Forest Gaps Formed by a Typhoon in a Red Pine Forest at Gwangneung Forest, Republic of Korea [J]. *Journal of Forestry Research*, 2017, 28(1): 173-181.

[10] 张志国, 马遵平, 刘何铭, 等. 天童常绿阔叶林林窗的地形分布格局 [J]. *应用生态学报*, 2013, 24(3): 621-625.

[11] Vézeau C, Payette S. Gap Expansion in Old-growth Subarctic Forests: the Climate-pathogen Connection [J]. *New Phytologist*, 2016, 212(4): 1044-1056.

[12] 臧润国, 徐化成. 林窗(GAP)干扰研究进展 [J]. *林业科学*, 1998, 34(1): 90-98.

[13] Zhu J J, Zhang G Q, Wang G G *et al.* On the Size of Forest Gaps: Can their Lower and Upper Limits be Objectively Defined? [J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2015, 213(2): 64-76.

[14] 朱教君, 刘世荣. 森林干扰生态研究 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2007.

[15] 龙翠玲. 喀斯特森林林窗梯度物种多样性变化规律 [J]. *广西植物*, 2008, 28(1): 57-61.

[16] 刘金福, 于玲, 洪伟, 等. 格氏栲林林窗物种多样性动态规律的研究 [J]. *林业科学*, 2003, 39(6): 159-164.

[17] 龙翠玲, 余世孝, 熊志斌, 等. 茂兰喀斯特森林林窗的植物多样性与更新 [J]. *生物多样性*, 2005, 13(1): 43-50.

[18] 边巴多吉, 郭泉水, 次柏, 等. 西藏冷杉原始林林窗对草本植物和灌木树种多样性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15(2): 191-194.

[19] Khakimulina T, Fraver S, Drobyshchev I. Mixed-severity Natural Disturbance Regime Dominates in an Old-growth Norway Spruce Forest of Northwest Russia [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2016, 27(2): 400-413.

[20] Ditttrich S, Hauck M, Jacob M *et al.* Response of Ground Vegetation and Epiphyte Diversity to Natural Age Dynamics in a Central European Mountain Spruce Forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(4): 675-687.

[21] Raymond P, Prévost M, Power H. Patch Cutting in Temperate Mixedwood Stands: What Happens in the Between-Patch Matrix? [J]. *Forest Science*, 2016, 62(2): 1-11.

[22] Olivier M D, Robert S, Fournier R A. A method to Quantify Canopy Changes Using Multi-temporal Terrestrial Lidar Data: Tree Response to Surrounding Gaps [J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2017, 237-238: 184-195.

- [23]Zhu J J ,Hu L L ,Yan Q L ,*et al.* A new Calculation Method to Estimate Forest Gap Size [J]. *Frontiers of Forestry in China* ,2009 ,4(3) : 276–282.
- [24]Hu L L ,Zhu J J. Determination of the Tridimensional Shape of Canopy Gaps Using Two Hemispherical Photographs [J]. *Agricultural & Forest Meteorology* ,2009 ,149 (5) : 862–872.
- [25]Drössler L ,EköP M ,Balster R. Short-term Development of a Multilayered Forest Stand after Target Diameter Harvest in Southern Sweden [J]. *Canadian Journal of Forest Research* 2015 ,45(9) : 1–8.
- [26]Fischer R ,Bohn F ,Paula M D D *et al.* Lessons Learned from Applying a Forest Gap Model to Understand Ecosystem and Carbon Dynamics of Complex Tropical Forests [J]. *Ecological Modelling* 2016 (326) : 124–133.
- [27]霍常富 程根伟 鲁旭阳 ,等. 气候变化对贡嘎山森林原生演替影响的模拟研究 [J]. *北京林业大学学报* ,2010 ,32(1) : 1–6.
- [28]Xu J X ,Lie G W ,Xue L. Effects of Gap Size on Diversity of Soil Fauna in a *Cunninghamia Lanceolata* Stand Damaged by an Ice Storm in Southern China [J]. *Journal of forestry research* 2016 ,27(6) : 1427–1434.
- [29]Norghauer J M ,Newbery D M. Seed fate and Seedling Dynamics after Masting in Two African Rain Forest Trees [J]. *Ecological Monographs* 2011 ,81(3) : 443–468.
- [30]Yan Q L ,Zhu J J ,Zhang J P *et al.* Spatial Distribution Pattern of Soil Seed Bank in Canopy Gaps of Various Sizes in Temperate Secondary Forests ,Northeast China [J]. *Plant & Soil* ,2010 ,329(1–2) : 469–480.
- [31]Forrester J A ,Lorimer C G ,Dyer J H *et al.* Response of Tree Regeneration to Experimental Gap Creation and Deer Herbivory in North Temperate Forests [J]. *Forest Ecology & Management* 2014 ,329(329) : 137–147.
- [32]何中声 刘金福 郑世群 ,等. 格氏栲天然林林窗和林下种子散布及幼苗更新研究 [J]. *热带亚热带植物学报* ,2012 ,20(5) : 506–512.
- [33]Zhang M M ,Wang Z Y ,Liu X L *et al.* Seedling Predation of *Quercus Mongolica* by Small Rodents in Response to Forest Gaps [J]. *New Forests* 2016 ,48(1) : 1–12.
- [34]王静 闫巧玲. 干扰对动物传播森林植物种子有效性影响的研究进展 [J]. *应用生态学报* ,2017 ,28(5) : 1716–1726.
- [35]Beckage B ,Kloppel B D ,Yeakley J A *et al.* Differential Effects of Understory and Overstory Gaps on Tree Regeneration [J]. *Journal of the Torrey Botanical Society* 2008 ,135(1) : 1–11.
- [36]Pasanen H ,Rouvinen S ,Kouki J. Artificial Canopy Gaps in the Restoration of Boreal Conservation Areas: Long-term Effects on Tree Seedling Establishment in Pine-dominated forests [J]. *European Journal of Forest Research* ,2016 ,135(4) : 697–706.
- [37]Yan Q L ,Zhu J J ,Yu L Z. Seed Regeneration Potential of Canopy Gaps at Early Formation Stage in Temperate Secondary Forests ,Northeast China [J]. *Plos One* ,2012 ,7(6) : e39502.
- [38]马莉薇 张文辉 周建云 ,等. 秦岭北坡林窗大小对栓皮栎实生幼苗生长发育的影响 [J]. *林业科学* ,2013 ,49(12) : 43–50.
- [39]Bellingham P J ,Sparrow A D. Resprouting as a Life History Strategy in Woody Plant Communities [J]. *Oikos* ,2000 ,89(2) : 409–416.
- [40]陈沐 曹敏 林露湘. 木本植物萌生更新研究进展 [J]. *生态学杂志* 2007 ,26(7) : 1114–1118.
- [41]龚粤宁 陈仁利 王胜坤 ,等. 冰灾后南岭树木园眼蝶科物种多样性的恢复研究 [J]. *林业与环境科学* ,2014(3) : 66–69.
- [42]Kern C C ,D' Amato A W ,Strong T F. Diversifying the Composition and Structure of Managed ,Late-successional Forests with Harvest Gaps: What is the Optimal Gap Size? [J]. *Forest Ecology & Management* 2013 ,304(4) : 110–120.
- [43]Gray A N ,Spies T A ,Easter M J. Microclimatic and Soil Moisture Responses to Gap Formation in Coastal Douglas-fir Forests [J]. *Canadian Journal of Forest Research* ,2002 ,32(2) : 332–343.
- [44]Weber T A ,Hart J L ,Schweitzer C J *et al.* Influence of Gap – scale Disturbance on Developmental and Successional Pathways in *Quercus-Pinus* Stands [J]. *Forest Ecology & Management* 2014 (331) : 60–70.
- [45]Tahtinen B ,Murray B D ,Webster C R *et al.* Does Ungulate Foraging Behavior in Forest Canopy Gaps Produce a Spatial Subsidy with Cascading Effects on Vegetation? [J]. *Forest Science* 2014 ,60(5) : 819–829.
- [46]Bravo S P ,Cueto V R ,Amico G C. Do Animal – plant Interactions Influence the Spatial Distribution of *Aristotelia Chilensis* Shrubs in Temperate Forests of Southern South America? [J]. *Plant Ecology* 2015 ,216(3) : 383–394.
- [47]Chen H L ,Koprowski J L. Barrier Effects of Roads on an Endangered Forest Obligate: Influences of Traffic ,Road Edges and Gaps [J]. *Biological Conservation* 2016(199) : 33–40.
- [48]Arellanocataldo G ,Smithramírez C. Establishment of Invasive Plant Species in Canopy Gaps on Robinson Crusoe Island [J]. *Plant Ecology* 2016 ,217(3) : 289–302.
- [49]Blair B C ,Letourneau D K ,Bothwell S G *et al.* Disturbance ,Resources and Exotic Plant Invasion: Gap Size Effects in a Redwood Forest [J]. *Madroño* 2010 ,57(1) : 11–19.
- [50]Mishra A ,Weed F. Biological Invasion by Forest Weed

- Lantana [M]. Saarbrücken: Lap Lambert Academic Publishing, 2013.
- [51] Baret S, Cournac L, Edwards P *et al.* Effects of Canopy Gap Size on Recruitment and Invasion of the Non-indigenous *Rubus Alceifolius* in Lowland Tropical Rain Forest on Réunion [J]. *International Journal of Mass Spectrometry*, 2008, 301(1-3): 234-239.
- [52] Clossetkopp D, Chabrierie O, Valentin B *et al.* When Oskar Meets Alice: Does a Lack of Trade-off in r/K-strategies Make *Prunus Serotina* a Successful Invader of European Forests [J]. *Forest Ecology & Management* 2007 247(1): 120-130.
- [53] Schnitzer S A, Geertje V D H, Mascaro J *et al.* Lianas in Gaps Reduce Carbon Accumulation in a Tropical Forest [J]. *Ecology* 2016 95(11): 3008-3017.
- [54] Schnitzer S A, Carson W P. Lianas Suppress Tree Regeneration and Diversity in Treefall Gaps [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 849-857.
- [55] Yao A W, Chiang J M, McEwan R *et al.* The Effect of Typhoon-related Defoliation on the Ecology of Gap Dynamics in a Subtropical Rain Forest of Taiwan [J]. *Journal of Vegetation Science* 2015 26(1): 145-154.
- [56] Yu X D, Liu C L, Lü L *et al.* Short-Term Responses of Ground-Dwelling Beetles to Ice Storm-Induced Treefall Gaps in a Subtropical Broad-Leaved Forest in Southeastern China [J]. *Environmental Entomology* 2016 45(1): 24.
- [57] Kern C C, Montgomery R A, Reich P B *et al.* Harvest-Created Canopy Gaps Increase Species and Functional Trait Diversity of the Forest Ground-Layer Community [J]. *Forest Science* 2014 60(2): 335-344.
- [58] Sefidi K, Mohadjer M R M, Etemad V *et al.* Canopy Gaps Properties Effect on Regeneration of Oriental Beech (*Fagus Orientalis* Lipsky) in the Mixed Beech Stands [J]. *Annalen Der Physik* 2014 2(10): 25-41.
- [59] Kato K, Yamamoto S. Effects of Canopy Heterogeneity on the Sapling Bank Dynamics of a Subalpine Old-growth Forest, Central Japan [J]. *Ecoscience* 2001 8(1): 96-104.
- [60] Quinn E M, Thomas S C. Age-related Crown Thinning in Tropical Forest Trees [J]. *Biotropica* 2015 47(3): 320-329.
- [61] Scotti I, Montaigne W, Cseke K *et al.* Life after Disturbance (II): The Intermediate Disturbance Hypothesis Explains Genetic Variation in Forest Gaps Dominated by *Virola michelii* Heckel (Myristicaceae) [J]. *Annals of Forest Science*, 2015: 1-8.
- [62] Leclerc T, Vimal R, Troisieux V *et al.* Life after Disturbance (I): Changes in the Spatial Genetic Structure of *Jacaranda Copaia* (Aubl.) D. Don (Bignoniaceae) after Logging in an Intensively Studied Plot in French Guiana [J]. *Annals of Forest Science* 2015 72(5): 1-8.
- [63] Runkle J R, Denslow J S, Spies T A. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20(5): 632-641.
- [64] 臧润国. 林窗动态与森林生物多样性 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1999.
- [65] Lusk C H, Sendall K, Kooyman R. Latitude, solar elevation angles and gap-regenerating rain forest pioneers [J]. *Journal of Ecology* 2011 99(2): 491-502.
- [66] Yamamoto S. Gap-disturbance regimes in different forest types of Japan [J]. *Journal of Sustainable Forestry*, 1997 6(3-4): 223-235.
- [67] 王刚. 雪灾干扰下木荷林林窗特征与更新研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2011.
- [68] 隋丹丹, 王悦, 练璐愉, 等. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林窗分布格局及其成因 [J]. *生物多样性* 2017 25(4): 382-392.

(编辑: 成伶俐)