

喀斯特森林 >>>

林隙特征与更新

龙翠玲 著



KASITE SENLIN LINXI TEZHENG YU GENGXIN

地质出版社

贵州师范大学自然地理学博士授予点学科建设费资助
贵州省自然科学基金（编号：黔科合J字〔2007〕2049）资助
贵州师范大学博士科研启动金资助

喀斯特森林林隙特征与更新

龙翠玲 著

地 质 出 版 社

· 北 京 ·

内 容 提 要

本书比较系统地论述了喀斯特森林干扰状况及更新特征。全书共5章,第1章主要概述了干扰的类型、林隙的相关理论、林隙对群落更新和森林生物多样性维持的作用、亚热带喀斯特森林生态系统特征及其研究现状等;第2章介绍了研究区域概况及研究方法;第3章主要论述了茂兰喀斯特森林林隙特征、林隙植物多样性的时空动态、林隙更新特征、林隙物种的组成结构与动态、林隙特征对植物更新的影响、林隙土壤种子库及幼苗库动态等内容;第4章主要论述了林隙对喀斯特森林树种更新及物种组成的作用、林隙与喀斯特森林的动态循环及茂兰喀斯特森林的营林措施等;第五章是结论。

本书对林学、生态学、资源与环境保护等部门具有重要的科学参考价值。本书可供大专院校和科研院所生物和农林专业的本科生和研究生及自然保护区的工作人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

喀斯特森林林隙特征与更新 / 龙翠玲著. —北京:地质出版社, 2008. 6

ISBN 978-7-116-05693-0

I. 喀... II. 龙... III. 喀斯特地区-森林-生态系统-研究 IV. S718.55

中国版本图书馆CIP数据核字(2008)第085855号

责任编辑: 宫月萱 孙亚芸

责任校对: 关风云

出版发行: 地质出版社

社址邮编: 北京海淀区学院路31号, 100083

咨询电话: (010)82324508 (邮购部); (010)82324569 (编辑室)

网 址: <http://www.gph.com.cn>

电子邮箱: zbs@gph.com.cn

传 真: (010)82310759

印 刷: 北京长宁印刷有限公司

开 本: 787 mm × 1092 mm 1/16

印 张: 11

字 数: 268 千

印 数: 1—600 册

版 次: 2008年6月北京第1版·第1次印刷

定 价: 30.00 元

书 号: ISBN 978-7-116-05693-0

(如对本书有建议或意见, 敬请致电本社; 如本书有印装问题, 本社负责调换)

前 言

喀斯特区域生态系统多样性是全球生态系统多样性的重要组成部分,维持着陆地生态系统的结构和功能。我国是世界上喀斯特地貌面积分布最广的国家,也是全球生物多样性的分布中心之一,在全球物种基因库中占有重要地位。喀斯特植被作为亚热带湿润季风区内发育稳定的非地带性植被,其顶极群落为常绿落叶阔叶混交林,是一类特殊的森林生态系统。喀斯特森林生态系统与分布在其他地貌上的森林植被相比,无论在生态环境、森林群落性质、群落外貌、区系组成、水平结构、垂直结构以及演替更新动态,乃至系统内动物区系、种群发展以及生态系统对环境的影响等方面都有着显著不同,是我国主要的植被类型之一(周政贤,1987)。

林隙更新作为森林自然演替的一种重要机制已被现代生态学研究认识,林隙更新对研究处于演替成熟阶段的森林生态系统尤其重要。喀斯特森林顶极群落的更新演替规律、过程和机制等相关理论是研究退化喀斯特植被的恢复与重建的理论基础。虽然亚热带森林植被的干扰状况和林隙更新方面已有一些研究,但是对喀斯特森林林隙的干扰状况、更新机制和过程却知之甚少,有关喀斯特森林的研究主要集中在植被类型(王献溥,1981)、群落特点(朱守谦,1993a;1997)和种群更新(刘济明,2000b,2001)等方面,在森林结构与动态方面的研究则主要集中在人为干扰作用下植被演替过程的研究^①,涉及林隙特征与更新方面的研究目前尚为空白。由于人类的不合理利用,我国境内大部分地区的喀斯特原生植被受到了严重的破坏,若将这些森林作为研究对象,以揭示原始状态的林隙更新规律则非常困难。目前我国贵州省茂兰地区尚保存有较大面积的原生性喀斯特森林,其可代表我国乃至世界亚热带喀斯特森林景观。贵州茂兰原生性喀斯特森林在研究我国的生物多样性保护和退化喀斯特生态环境的恢复与重建方面具有极其重要的地位,也为研究喀斯特森林林隙更新规律提供了理想的条件。开展林隙更新的研究,探讨不同树种的更新行为差异和群落动态变化的限制性因子,将有助于深入分析喀斯特森林生物的多样性维持和动态平衡机制,既丰富了干扰生态学和森林动态学的内容,又可以促进喀斯特植被的合理保护与持续经营。因此,喀斯特森林干扰状况及林隙更新规律的研究具有重要的理论和现实意义。

茂兰国家级自然保护区是我国第一个国家级喀斯特森林保护区(1986年),1996年列入联合国“人与生物圈”保护网,也是IGCP国际喀斯特地貌对比和国际岩溶地质与生

① 喻理飞.1998.退化喀斯特森林自然恢复的生态学过程研究.南京林业大学博士学位论文.

态环境对比研究的指定典型区域，2006 年被评为世界自然遗产地，在国内外相关行业中享有较高的知名度。保护区内含有大量的喀斯特地质、地貌、水文、动植物、生态等科学信息和知识体系，在喀斯特学、喀斯特环境学、喀斯特生物学方面有重大的科学研究价值，它是研究喀斯特发育的基本理论、喀斯特生态环境及重建喀斯特区生态平衡十分难得的科研基地，是一个典型的小面积多物种基因库，对国内外喀斯特相关领域的专家学者具有很大的吸引力。因此，保护和经营好茂兰喀斯特森林及其生态系统不仅在全球喀斯特生物多样性的保护方面具有重要意义，而且是茂兰保护区开展生态旅游的基础。

茂兰保护区喀斯特森林的生物多样性保护和持续经营问题是有关专家学者长期以来所探索的重要课题。作者也致力于喀斯特森林的植被恢复、物种多样性维持机制等的研究，特别是对茂兰喀斯特森林的土壤种子库进行了较深入的研究，对喀斯特森林的更新潜力、人为干扰后恢复的程度、速度、水平等有较清晰的认识，为更好地掌握自然干扰对茂兰喀斯特森林更新的影响及其物种多样性维持机制，作者开展了有关茂兰喀斯特森林林隙干扰特征及更新状况的研究，取得了一些重要的研究成果，并在相关领域的核心刊物上发表。

在研究过程中得到贵州省科技厅、贵州省教育厅、中山大学、茂兰国家级自然保护区管理局、贵州师范大学等单位和领导的支持。中山大学的余世孝教授对整个研究工作进行指导，贵州大学的朱守谦教授和喻理飞教授对研究工作提出了许多宝贵建议。熊志斌、韦峥嵘、龙明鼎、刘欣、高兰、李艳、杨坤、杨同银等参加了野外工作。笔者对他们的支持和热情帮助表示衷心的感谢！

欢迎和恳请同行学者和广大读者提出批评建议。

龙翠玲
2008. 6

目 次

前 言

1 林隙及喀斯特森林生态研究动态	(1)
1.1 干扰与干扰生态学	(1)
1.2 林隙干扰与森林动态学	(4)
1.3 干扰与物种多样性维持的理论研究	(13)
1.4 亚热带喀斯特森林生态系统特征及其研究现状	(16)
1.5 喀斯特森林林隙更新研究的重要意义	(21)
2 研究区域概况及研究方法	(23)
2.1 茂兰喀斯特森林自然保护区概况	(23)
2.2 研究方法	(28)
3 茂兰喀斯特森林林隙特征分析	(33)
3.1 林隙的基本特征	(33)
3.2 林隙的环境特征	(57)
3.3 林隙植物多样性的时空动态	(75)
3.4 林隙的更新特征	(89)
3.5 林隙物种的组成结构与动态	(102)
3.6 林隙特征对植物更新的影响	(120)
3.7 林隙土壤种子库及幼苗库动态	(131)
3.8 林隙植物的更新生态位特征	(142)
4 林隙与喀斯特森林生物多样性维持及营林措施探讨	(149)
4.1 林隙对喀斯特森林树种更新及物种组成的作用	(149)
4.2 林隙与喀斯特森林的物种多样性维持	(149)
4.3 林隙与喀斯特森林的动态循环	(151)
4.4 林隙动态与茂兰喀斯特森林的营林措施探讨	(153)
5 结 论	(156)
参考文献	(160)
英文摘要	(166)

1 林隙及喀斯特森林生态研究动态

1.1 干扰与干扰生态学

传统的生态学将干扰 (disturbance) 作为影响群落结构和演替的重要因素。在干扰生态学的研究过程中, 干扰具有不同的定义。Bazzaz (1987) 将“与其性质和原因无关, 能够立即引起种群反应的敏感变化, 并在景观水平上突然改变资源量的因素”定义为干扰。Pickett 等 (1985) 强调了尺度的概念, 认为干扰是一个“偶然的、不可预知的事件, 是在不同空间、时间尺度上产生的自然过程”。相对来说, Turner (1989) 的定义则较为具体、直观一些。他认为, 干扰是使生态系统、群落或物种结构遭受破坏, 使基质 (substrate) 和物理环境的有效性发生显著变化的一种离散性事件。在生态学研究, 对于干扰的概念和内涵界定并不统一, 无论干扰如何定义, 它都强调干扰与干扰对象的结构状态及动态变化密切相关。因此, 干扰可较全面地定义为: 能够改变生态系统、群落和种群的结构, 能够改变资源、基质的最高获得量和物理环境的所有时间上不太连续的一切因素。任何群落和生态系统都是动态变化和空间异质的, 干扰是天然群落结构和动态时空异质性的主要来源, 并且是促进种群、群落、生态系统乃至整个景观动态变化的驱动力 (魏斌等, 1996)。

干扰的生态影响主要反映在自然生态系统中各种自然要素的改变。例如火灾、大面积风倒等自然干扰导致生态系统中局部地区的光、水、能量及土壤养分的改变, 进而导致微生境的变化, 直接影响到地表植物对土壤中各种养分的吸收和利用, 致使森林植被组成和结构发生变化。干扰研究在生态学研究具有重要意义, 干扰的后果既可能是积极的, 也可能是消极的。积极的干扰有利于维持生物组分或生态系统的总体稳定; 消极的干扰将促使干扰的作用对象发生退化。生态学研究的一个重要任务是确定何种干扰是消极的、何种干扰是积极的, 并清楚了解消极干扰规律、强度、范围以及后果等等, 同时采取有效的生态措施或工程措施加以预防和恢复。目前, 对于干扰的研究已广泛应用于恢复生态学、生物多样性丧失及生态监测等方面。

干扰生态已成为当代生态学研究的活跃领域。干扰生态学是以研究影响生态系统自然干扰事件为主的科学, 重点研究影响生态系统结构与功能的自然现象, 开发能够预测长期或景观水平的经营管理活动的自然干扰发生频度及强度影响的模型。对于森林生态系统而言, 是重点研究自然干扰在森林生态系统的可持续经营中的地位和意义, 为森林资源的保护、森林生态系统的可持续经营提供必要的信息和策略。长期以来, 干扰的生态学意义一直未引起生态学家的重视, 主要是因为生态学家更多考虑的是生态系统的平衡和稳定, 关注生态演替中顶极群落的发展和形成。随着研究的深入, 发现干扰在物种多样性形成和保护中起着重要的作用, 适度的干扰不仅对生态系统无害, 而且可以促进生态系统的演化和

更新,有利于生态系统的持续发展。在这种意义上,干扰可以看作是生态演变过程中不可缺少的自然现象。随着干扰生态学和森林循环理论的发展,生态学家发现自然生态系统展示了植被变化的多个途径以及常常有多个稳定的状态,而不是一个共同的演替顶极。人们对森林的认识也摆脱了以前将森林群落当做匀质性实体的观点,而将森林看做是由干扰所驱动的空间上异质、时间上变动的“流动镶嵌体”(臧润国,1998)。因此,干扰是生态演变过程中不可缺少的自然现象,其在群落的天然更新、演替和动态循环中起着重要的作用。

1.1.1 干扰的类型

干扰类型从不同的角度可有不同的划分方法,一般有3种分类方法。

1) 按干扰起因分为自然干扰(natural disturbance)和人为干扰(anthropogenic disturbance)。森林中常见的自然干扰有生物性与非生物性(abiotic)之分,火、风、雪、洪水、土壤侵蚀、滑坡、山崩、冰川及火山活动等属于非生物性自然干扰,动物危害和病虫害等则属于生物性自然干扰,其中研究较多的是森林火灾和风倒及雪害等干扰(Kennard等,2002)。人为干扰按其性质分为破坏性干扰和增益性干扰。破坏性干扰多导致森林结构破坏,生态平衡失调和生态功能退化的行为。增益性干扰则指促进森林生态系统正向演替的人为活动(朱教君等,2004)。

2) 根据干扰的功能分为内部干扰和外部干扰。内部干扰,也叫内源干扰(endogenous disturbance)(如自然倒木),指在相对静止的长时间内发生的小规模干扰,是群落动态发展过程必然伴随的固有事件,对生态系统的更新演替起到重要作用。外部干扰也叫外源干扰(exogenous disturbance),如火灾、风害或皆伐是短期内的大规模干扰,是妨碍生态系统演替过程的完成,甚至使生态系统从高级状态向低级状态发展,导致生态系统退化的偶然事件(Pickett等,1985; Borman等,1979)。

3) 根据干扰产生的林冠空隙的大小可将干扰分为细尺度干扰(fine scale disturbance)和粗尺度干扰(coarse scale disturbance)。林冠空隙(canopy openings)为 $(0.1 \sim 1.0) \times 10^5 \text{hm}^2$ 范围的称为粗尺度干扰; 0.1hm^2 以下的称为细尺度干扰(Spies等,1989)。粗尺度干扰与细尺度干扰又被分别称为大尺度干扰(large scale disturbance)和小尺度干扰(small scale disturbance)(Lorimer,1989)。由一株树或几株树所形成的林隙面积通常为 $25 \sim 1000 \text{m}^2$ (Runkle,1982),所以林隙是一种小尺度干扰。而由野火、风及火山爆发等自然灾害引起的干扰,则属于大尺度干扰。对于干扰来说,小尺度干扰与大尺度干扰二者并非是独立的,而是互有影响的(Lorimer,1989)。大尺度干扰的发生会减少小尺度干扰发生的频率;小尺度干扰的大面积不断发生,也会导致大尺度干扰的产生。无论是小尺度干扰还是大尺度干扰,自然干扰对群落的更新演替来说均起到了重要的作用。

干扰体系或干扰状况(disturbance regimes)包括干扰发生的规模、频率、周期和强度等要素总和。干扰一般采用以下参数进行描述(臧润国等,1998a,b):①干扰的分布,指干扰在空间上的分布状况,包括干扰与地理地貌、环境条件及群落梯度的关系;②干扰的频率(frequency),指单位时间间隔内发生干扰事件的次数;③干扰的周期,

是干扰的重现间隔期 (return interval, cycle 或 turnover time) 和干扰的轮回期 (rotation period), 前者为两次干扰之间的平均间隔时间, 也就是干扰频率的倒数, 后者是指将所研究区域干扰完一次所需的平均时间; ④干扰强度 (intensity), 指干扰发生在单位面积、单位时间内的程度, 如火烧强度、风力大小、持续时间及其对生态系统的破坏程度 (Pickett 等, 1985)。对干扰的研究, 最初引起人们重视的是大规模的灾害性干扰, 如森林火灾和台风引起的森林大面积风倒, 研究最多的是针叶林中的火干扰问题。后来, 人们的研究焦点主要集中在小型干扰, 尤其是对林隙的研究上 (Hubble 等, 1986; Tyrrell 等, 1994)。

1.1.2 干扰的时空尺度

从生态学意义上来说, 尺度是指所研究的生物系统面积的大小, 即空间尺度 (spatial scale); 或是动态的时间隔离, 即时间尺度 (time scale)。研究表明, 认识干扰特征必须以一定的尺度为前提, 因为干扰是在自然条件下存在的普遍现象, 生态系统内中、小尺度的干扰可以被大尺度的系统消化, 大尺度的干扰往往掩盖小尺度的干扰事件 (陈利顶等, 2000)。如生态系统内部病虫害的发生, 可能会影响到物种结构的变异, 导致某些物种的消失或泛滥, 对于种群来说是一种严重的干扰行为; 但由于对整个群落的生态特征没有产生影响, 从生态系统的尺度来看, 病虫害则不是干扰而是一种正常的生态行为。同理, 对于生态系统成为干扰的事件, 在景观尺度上可能是一种正常的扰动。因此, 干扰具有明显的尺度性。在自然界, 干扰的规模、频率、强度和季节性与时空尺度高度相关 (Neilson 等, 1983)。通常, 规模较小、强度较低的干扰发生频率较高, 而规模较大、强度较高的干扰发生周期较长。前者对生态系统的影响较小, 而后者对生态环境的影响较大, 可以说干扰的时空尺度具有广泛性。干扰反映了自然生态演替过程的一种自然现象, 其时空尺度对于不同的等级系统或客观实体是不同的。传统的森林生态学理论将干扰研究的对象分为个体、种群、群落与生态系统几个尺度等级, 干扰存在于自然界的各个尺度等级的各个空间。在景观尺度上, 干扰往往是指能对景观格局产生影响的突发事件; 在生态系统尺度上, 对种群或群落产生影响的突发事件就可以看作干扰; 从物种的角度而言, 能引起物种变异和灭绝的事件就可以是较大的干扰行为 (陈利顶等, 2000)。

现代生态学研究开始重视生态系统空间格局的尺度和异质性, 提出了以空间异质性为基础的等级理论。这些理论将复杂的景观分解为不同时空尺度的亚系统, 而亚系统的集合又可以在更高一级水平上来解释系统的功能 (葛剑平, 1996)。在景观生态学中关注的是空间异质性的原因与结果, 而非空间尺度的具体范围。但是, 空间异质性的程度如何却依赖于尺度 (Pickett 等, 1995)。Levin (1992) 在论述生态学的格局与尺度的问题时指出, “事实上每个生态系统在空间、时间和组织尺度上, 都表现出异质性、变异性和斑块化”。时空尺度通常可分为最小尺度、最大尺度和最适尺度, 小于最小尺度和大于最大尺度的镶嵌单位则是另一异质性的镶嵌单位 (王伯荪, 1998)。因此, 对于不同的生态系统, 要选择相应的最适尺度来进行研究。

1.2 林隙干扰与森林动态学

1.2.1 林隙的基本特征

林冠空隙 (Canopy gap) 简称林隙 (gap), 这一概念最初是由英国生态学家 Watt (1947) 提出的, 主要是指森林群落中老龄树木死亡或因偶然性因素 (如干旱、台风、火灾等) 导致成熟阶段优势树种的死亡, 从而在林冠层造成空隙的现象。这一术语自提出以来已被广泛接受, 但直至 20 世纪 70 年代末人们才重新开始对其进行广泛深入的研究 (Whitmore, 1978; Runkle, 1981, 1982; Pickett 等, 1985)。随着研究的发展, 其含义逐渐扩大。Runkle (1981, 1982) 在对北美东部的原始老龄林 (old-growth) 深入研究的基础上, 指出: “林隙就是林中单株树、树的某一部分或多株树死亡所形成的林冠空隙”, 并对林隙的概念进行了扩充。他将林隙的定义分为两类: ①冠空隙 (canopy gap, 简称 CG), 指直接处于林冠层空隙下的土地面积或空间, 有人称之为实际林隙 (actual gap) (Worrall 等, 1988); ②扩展林隙 (expanded gap, 简称 EG), 指由冠空隙周围树木的树干所围成的土地面积, 包括实际林隙和其边缘到周围树木树干基部所围成的面积两部分。现在林隙的两种概念都已被广泛应用, 但仍以冠空隙的概念应用较多 (Denslow 等, 1990; Spies 等, 1989; Tyrrell 等, 1994)。Spies 等 (1989) 指出, 在森林景观角度上, 林隙产生的大小有广阔的范围, 是由单个树枝或单株树的死亡到由灾难性的野火所产生的成百上千公顷的空地或空隙 (Openings)。大多数研究者将林隙的范围确定为 $4 \sim 1000\text{m}^2$ (Runkle, 1982; Brokaw, 1985; Spies 等, 1989; 臧润国等, 1999a, b)。对林隙的不同定义是由于不同学者从不同的研究角度采取不同尺度而造成的, 从整体上看, 其内涵基本一致。而且, 林隙的概念已经应用到草原、灌木丛及海洋潮间带等群落中。

林隙普遍存在于森林中, 是森林更新的起点 (Whitmore, 1978), 也是森林动态循环的一个重要阶段 (Watt, 1947; Pickett 等, 1985)。林隙动态与森林生物多样性有着密切的关系, 是森林群落内众多物种共存和多样性维持的基础, 也是森林景观结构与动态的基础 (Hartshorn, 1980; 奚为民等, 1992; 臧润国等, 1998a; Kneeshaw 等, 1998; 梁晓东等, 2001)。林隙在为森林苗木更新提供主要场所的同时, 也构成了维持森林物种多样的重要环境。林隙的形成与消亡过程也正是森林不断发育与更新的生态学过程。近年来, 对森林动态学的研究表明, 林隙在森林的结构、动态和多样性维持中起着重要的作用 (夏冰等, 1997; Schnitzer 等, 2001; Stefan 等, 2001; Steege 等, 2001), 已成为当前森林动态学研究最活跃的领域之一。

1.2.1.1 林隙的成因

林隙的形成因素很多, 因树种、年龄、海拔和气候带的不同, 其形成林隙的成因亦不同, 可分为内因和外因两大类型。林隙形成的内因一般包括树木构筑型 (architecture)、林分成层性和树木的健康状况等。随着树木高度的增加和树冠的扩大, 树木变得越来越对风力敏感。随着树木年龄的增大和趋于衰老, 其他一些因素也会增加树木对风害的敏感

性, 这些因素包括生理效率的降低以及病虫害侵袭等。由于寿命终结、生活力降低和环境的影响(如阵发性大风或干旱、土地贫瘠), 老龄林内林木死亡比较普遍。几株树倒形成的多时序林冠空隙(multiple-gap episodes)也十分普遍(Franklin, 1981)。造成多时序林隙的原因是, 靠近受干扰地带处的环境比其他地方严酷, 则其边缘的树木容易死亡。木材性质是树木死亡方式的重要控制因素, 根拔的树木一般具有致密而坚硬的木质结构, 树干不高但较粗壮; 死于根腐的树木一般材质较软; 死于折断的树木一般材质差但树干较高。林隙形成的外因有降雨的类型、强度, 风速、风向与持续时间等。除此之外, 树倒时树木之间的相互牵连和沉重压力也可能是林隙形成和面积扩大的因素(Sherman 等, 2000; 沈泽昊等, 2001), 这种相互牵连和受压现象在热带雨林等附生植物和绞杀植物中十分普遍, 在山地地形地势变化较大的森林中尤其明显。林隙的成因不是单一因素而是多种因素共同作用的结果, 对于一定范围的森林来说, 树倒的速度取决于内部因素和外部因素之间的相互作用。

1.2.1.2 林隙形成木的特征

林隙形成木(gap maker, 简称GM), 指创建林隙的树木。形成林隙的树木在死亡时间和方式上均存在差异(Barden, 1989)。林隙的形成一般通过3个途径, 即树木掘根、风折和枯立。臧润国等(1998a)曾对这3种类型的特征进行了详细的描述: ①连根拔起的倒木(uprooting treefall), 这种树倒方式主要是风力作用于树木, 使其连根拔起, 从而形成倒丘(mound)和倒坑(pit), 这种方式的树倒对林隙环境有较大影响, 林隙也较大, 倒丘和倒坑是一些阳性先锋树种更新的最适生境(Putz, 1983; Schaetzel 等, 1989); ②枯立木(standing death), 指树木死亡后树叶或树枝脱落, 树干仍站立于林分中, 这种方式形成的林隙面积较小, 对林隙生态环境的影响也较小, 并缓慢地向环境中释放养分; ③折干(breakage 或 wind snap or trunk snapping), 指树木自树干某处折断而形成林隙, 这种方式对周围树木及林隙环境亦有较大影响, 形成的林隙也较大。林隙中形成木的数量存在差异, 老熟林中的绝大多数林隙是由2株或2株以上的树木死亡所致, 而在中成熟林中则以一株树木死亡的林隙为主(Spies 等, 1990)。山地森林多数林隙是由多株形成木所形成的(沈泽昊等, 2001; 刘静艳等, 1999; 刘庆等, 2003)。林隙形成木的死亡方式与海拔的差异有关, 低海拔(1000m以下)林隙大多由病害引起; 高海拔(1000m以上)林隙则很少由病害引起, 多数是由长期的风胁迫导致林隙形成(Worrall 等, 1988)。

1.2.1.3 林隙的形成年龄与面积大小

林隙的形成年龄系指林隙从研究年份到林隙刚刚形成年份的时间间隔。林隙形成年龄的长短直接影响着林隙的更新状况及其与周围林分结构的差异, 也决定着林隙在森林循环中的地位(Whitmore, 1989)。目前, 林隙年龄的确定主要有两种方法: ①根据林隙形成木的腐烂程度来估计林隙的年龄(Dynesius 等, 1991), 这种方法应用较为广泛; ②通过树轮分析的方法来推算林隙年龄, 用以推测森林的干扰历史(Lorimer, 1985; Foster, 1988; 奚为民等, 1992; 夏冰等, 1997)。

林隙的面积大小是林隙的重要特征之一, 是研究林隙环境和林隙更新最重要的一个指标。大多数的研究者将林隙的范围确定在 $4 \sim 1000\text{m}^2$ 的界限之内, 这是不同森林类型林隙

面积的临界值,不同类型森林林隙面积存在着较大差异,在大部分经过研究的温带森林中,林隙的平均大小均在 $40 \sim 130\text{m}^2$ 之间变动,而在热带森林中则较大些,为 $80 \sim 600\text{m}^2$ (臧润国, 1998b)。一个林分中,林隙的面积大小变化也很大,其分布近似于正态分布或偏态分布 (Brokaw, 1982)。

1.2.1.4 林隙的形状及分布

林隙的形状受干扰类型、地形和植被格局的影响。在水平方向上,大空隙多为线形,圆形的较少,几乎不见哑铃形;小空隙多为圆形、哑铃形,线形较少。总体来说,林隙的形状近似于椭圆形 (梁晓东等, 2001)。林隙的形状对树木的生境产生影响,既长又窄的空隙对下层的影响比圆形空隙小得多 (Collins, 1985)。在垂直方向上,空隙达到的深度也影响其内在的生境。森林中成熟的冠层树种的空间格局影响空隙的平均距离,一般空隙的分布近于随机 (Hubble 等, 1986)。阔叶红松林的林隙呈均匀分布 (臧润国等, 1998c)。林隙的分布格局还因地形而异,在阳坡和山脊聚集分布,阴坡近均匀分布。美国田纳西州东部 Cove 森林的林冠空隙面积遵循对数正态分布,具有许多小空隙和几个大空隙,平均大小为 31m^2 (Runkle, 1985)。加拿大温哥华州森林林冠空隙大小的分布呈负指数关系,小空隙占多数 (Levin, 1992)。也有研究表明,林隙的面积呈韦布尔 (Weibull) 分布 (闫淑君等, 2002),林隙大小的这种频度分布极大地增大了林分的空间异质性。

1.2.2 林隙对森林环境的影响

林隙是广泛存在于森林的具有特殊性质的微结构,林隙的产生增强了干扰生境的异质性。就林隙本身而言,由树根、树干、树冠所引起的空间异质性 (如光、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 (Connell, 1978; Denslow, 1987),林隙的大小和异质程度对植物生活史特征具有决定性的影响 (班勇, 1996)。在林隙内部,无论是从林隙中心到林缘树木根基处,还是从林地作用层到林冠作用层,生境均具有相当异质性 (张一平等, 2002)。具体而言,林隙对森林生境的影响作用主要包括微地形、光环境、温度、湿度、土壤养分与资源有效性。

随着树倒的发生和林隙的形成,林隙内的微地形环境也发生了变化,最明显的是树倒坑和树倒丘以及地表隆起的树干。对林隙微环境,特别是树倒丘坑对 (mound-pit pair) 的研究越来越引起人们的注意 (Tyrrell 等, 1994),由于树倒丘坑改变了林隙的土壤状况,从而影响着不同树种的更新 (Nakashizuka, 1989)。此外,林隙中的倒木对林隙微地形的创造及树种更新亦有重要的作用 (Harmon 等, 1989),如倒木的树干、根盘、根盘腐烂形成的根盘堆造成了林隙内微地形的变异。

林隙中最明显的环境变化就是光照的增加,在林隙的不同位置光环境存在差异。从林隙边缘到林隙中心,光强呈明显的增大趋势,在林隙边缘光照梯度最大,其光照水平受林隙方位角影响,呈由北至南不对称分布;大林隙和较小林隙光照强度的空间异质性大,而且温带地区的这种异质性较热带大 (Canham, 1990)。林隙中的总辐射强度、有效光合辐射和光照时间一般均较林下高 (Poulson 等, 1989)。到达林隙区域的光线受太阳高度角、

林隙大小、边缘乔木高度、冠幅、枝下高以及群落结构和物种组成等因素的影响（张一平等，2002）。林隙的发生导致光照的增加，相应地林隙内地表面温度和近地层温度等热力特征也发生改变，林隙内气温昼间高于非林隙区域，夜间反之，而湿度减小。林隙内土壤温度格局较复杂，由于根系吸收水分减少，蒸腾失水量低，土壤含水量较高，但是蒸发及繁茂的草本植物蒸腾使林地表层干燥。因而，林隙内土壤表面的湿度低，但到距地表数厘米的土壤下层土壤的湿度就较林下的高（Brokaw, 1982）。有时在冬季和夏季日平均最低温度都是林隙内低于林下。林隙干扰临时增加资源的有效性至少是通过两种机制：其一是生物量的减小而减少了原来树木对资源的吸收和利用；其二是加速有机质中养分的分解或矿质化（Canham, 1989）。一般而言，干扰的尺度或强度与资源的有效性呈正相关，且这种关系在小型干扰中可能更显著。另外，干扰引起资源有效性的一个重要特点是其暂时性或过渡性，随着某一地点生物量的重新增加，资源对于后利用者的相对性一般会降低（刘艳红等，2001）。

1.2.3 林隙对群落更新的作用

林隙对森林更新作用的主要作用是影响植物的侵入和定居（Gray 等，1996；Dalling 等，1998）。林隙入侵种可能来自散布进去的种子，或在形成林隙之前就已经存在于土壤种子库中，或在干扰中幸存下来的幼苗或折干后树桩的萌蘖。林隙的形成对种子扩散和幼苗定居有着重要影响。组成森林的绝大多数树种，其成熟的种子能扩散到林隙干扰区，萌发生长，形成更新个体。这个过程既与树种及其种子特性（种子休眠、大小、传播方式、寿命等）有关，又受林隙特征（如林隙大小、年龄、方位、维持时间、微生境变化等）的影响。林隙环境更适合于一些次冠层树种的扩散和萌发生长。研究表明，定居在林隙中的幼苗通常比森林底层多得多（吴刚等，1999a）。种子扩散后，有的很快萌发，而有的被埋藏于枯落层或土壤中，形成土壤种子库，成为潜在的植物种群，在适宜的温度和湿度条件或遇特定的干扰后萌发，形成更新幼苗。林隙的形成，改变了林内光照，使林分内土壤温度昼夜变幅加大。这些环境条件的突然改变，可触发土壤种子库休眠的种子萌发，这对一些阳性树种的更新极为重要（Minore 等，1996；Pascarella, 1997），如对北美西部紫杉（*Taxus cuspidate*）的更新研究表明，其种子可在土壤种子库存留3年以上而仍处于休眠状态，待林隙形成时便大量萌发成紫杉更新幼苗。

林隙的形成对无性分株的生长发育也具有重要作用。树木在林隙干扰发生后，可通过其根、根桩、匍匐茎、干扰造成的天然压条、或其他组织的休眠芽和潜伏芽等发育成无性分株，参与林隙环境资源的竞争并实现其更新。林隙形成初期，许多树木的种子还未来得及侵入或萌发，而无性更新个体由于有较强的根系支持和来自母株的营养储备，能很快地在干扰后形成的生长空间里迅速生长，因而比同树种的种子更新具有更强的生长竞争优势（梁建萍等，2002）。由根桩上形成的无性萌芽个体的活力与树种、根桩大小和根桩母树的活力有关。大的根桩上萌芽个体的活力往往较低，如果原先的树木个体受压或遭受病原体干扰，那么其根桩上不会产生高活力的无性萌芽个体（Hoshino 等，2003）。林隙的形成除对种子扩散、幼苗定居、土壤种子库萌发和无性分株生长发育具有重要影响外，对林隙前更新幼苗、幼树的生长也具有促进作用。许多树种可在林下发生并生存，但生长极其缓

慢,这种林下树木生长滞后现象被称为前更新代(advance regeneration)。受各种胁迫时前更新树具有不成熟的形态特征,如主干矮小等。消除胁迫后,前更新幼树可迅速生长,即生长释放(release),绝大多数幼树要达到林冠层须经历两次以上的林隙事件(Runkle等,1987)。幼苗的高生长、侧枝生长和新枝生长在小林隙中低光条件下的生长均高于荫闭条件下的同类幼苗(Canham,1988)。林隙内光照的增强对于减少病菌导致的树木幼苗死亡也具有重要的意义。前更新树在林下的忍耐性随树种而异,有些松树树种仅能在林下生存1~2个生长季。而日本山毛榉(*Fagus crenata*)能在浓密的林下生存数十年(Denslow等,1998)。各种耐荫性的树种对林隙的反应也不尽相同,有的在郁闭的林冠下缓慢而持续地生长,对周期性的林隙无强烈的反应,而有的则在林隙形成后因光照条件的增加,出现明显的生长加快(Canham等,1985)。一般认为,在热带森林中先锋树种只在林隙处萌发、定居和生长,顶极树种则主要在荫闭条件下萌发和定居,并在成熟时通过林隙生长释放而达到林冠层(Whitmore,1988)。

林隙形成后,由于对其根部附近的土壤和树倒范围的植被产生明显的影响,进而引起小尺度的生境异质性,对更新格局产生重要影响。在森林更新中,更新幼苗常常集聚分布于倒木坑和倒木丘等微生境中(Carlton等,1998)。在不同大小的林隙及在林隙的不同位置,更新幼苗的种类和数量也存在较大差异(臧润国等,1999c;齐代华等,2001;刘庆等,2002)。

林隙对许多森林树种的定居和生长发育都是必要的,因为林隙内异质的微环境对种子的存活、种子的萌发和幼苗的定居起着选择性的作用。林隙特征与种子特性或幼苗耐荫性以及其它生物与非生物因素的相互作用决定了树种能否到达或存活于林隙中并发育成熟,最终决定森林群落的更新水平。不同类型的林隙干扰与林隙梯度环境的变化相结合,影响着森林更新的过程与格局。林隙随着森林群落的更新而逐渐消失,其形成与消亡过程正是森林不断发育与更新的生态学过程。

1.2.4 林隙在森林生物多样性维持中的作用

林隙是介于林冠和全光环境的一个中间类型,其既有林冠环境条件下的特性,又有光照强度较高和土壤有机质分解较快的特点。林隙环境相对较为复杂,空间异质性较大,而引起林下植被的多样性指数也较高(张艳华等,1999)。随着林隙的形成,树倒掘坑、倒丘、倒坑的现象时常出现,进而造成了林隙内微地形及光环境发生相应的变化。林隙通过改变森林中的环境,特别是光照条件的变化来影响森林树种的种类组成、数量及比例,而且不同的树种对林隙特征也有着不同的反应(Canham等,1985)。Whitmore(1988)将物种划分为两类不同的生态种组(ecological groups of species),即非耐荫先锋树种(light-demanding pioneers)与耐荫顶极树种(shade-tolerant climax)。先锋树种和顶极树种具有不同的个体或种群生态学特征。先锋树种的种子仅在林隙处萌发生长,其幼苗不能生长于林冠树荫下。而顶极树种的种子可在森林林冠下萌发,其幼苗可在森林林冠下生长。林隙对耐荫顶极物种的影响主要表现在促使其幼苗从受压状态释放出现。大多数自然更新的森林树种幼苗是耐荫的,但在无林隙的条件下,幼苗生长受压制,只有当光照增加到一定的程度,才能释放出来并生长成成年植株。林隙对不耐荫树种的影响表现为促进其种子萌发和

幼苗定居。许多在森林底层保持长期休眠的、小的需光种子直到林隙形成后才能开始萌发。因此，林隙提供的光照是不耐荫树种更新所必需的条件（Whitmore, 1988），同时也是耐荫树种幼苗实现生长释放的重要途径（夏冰等, 1997）。

林隙的形成导致森林微生境的变化，为不同物种提供了多样的更新生态位（Bell 等, 2000），使林下植物种类及其数量发生变化，从而影响森林树种的组成。林隙的大小和年龄也会引起森林树种组成的差异，并且影响耐荫树种和非耐荫树种的比例，使森林物种多样性存在差异（臧润国等, 2000）。Whitmore（1989）对树种划分的生态种组属于对光条件需求的两种极端类型，实际上森林群落中物种的耐荫性在这两种极端类型之间还存在许多中间过渡类型。Canham（1989）在对耐荫树种对林隙干扰反应的进一步研究中指出，不同耐荫树种在形态及生理方面存在差异，因而不同耐荫性的树种对林隙的反应也存在差别。不同耐荫性树种在林隙内的共同存在，使林隙内物种的多样性明显高于林下，但林隙对不同物种的影响程度也存在差异。Stefan 等（2001）对热带林林隙与物种的多样性的关系研究表明，林隙对阳性树种的多样性影响较大，而对耐荫性物种的多样性影响不显著。在同一林隙内，不同树种对林隙产生的正负反应也不同。林隙的不同部位对物种多样性的影响也存在较大差异，从非林隙、林隙边缘、林隙近中心到林隙中心的梯度上，更新层物种的多样性逐渐升高（齐代华等, 2001）。林隙的发育过程也是物种多样性动态变化的过程，随着林隙年龄的增大，不同树种的不同个体在对林隙资源的利用和竞争中形成了各自的生态位分化，组成树种的特征也随之改变。阳性树种的生长逐渐受到限制，阴性树种逐渐增多（Thomas 等, 1989；Doledec 等, 2000）。林隙内的草本植物物种多样性和均匀度指数均高于林冠下生长的草本层（吴刚等, 1999a, b；张艳华等, 1999）。林隙发育的不同阶段物种多样性也存在差异，在林隙的较早期，灌木最为繁茂，而在发育的中期阶段中、小乔木树种最繁茂，后期阶段则大乔木最为繁茂，每个树种的具体最适时期各有差别（Spies 等, 1989）。林隙内树种的更新密度大于在其非林隙林分下的密度，林隙内树种的增加使得林隙内的多样性指数明显高于林下，灌木层对多样性的贡献最大（王周平等, 2003）。

林隙面积的大小和年龄是林隙特征的两个重要参数，其对物种多样性的影响已引起人们的广泛关注。物种多样性随林隙面积的大小和年龄的变化呈单峰型的变化趋势（臧润国等, 1999a；刘金福等, 2003）。此外，林隙所处的地形位置、森林演替阶段及林隙形成木特征等影响林隙特征的因素对物种多样性均有影响（彭闪江等, 2003）。林隙特征（如发生时间、形成方式、大小、异质化的环境等）及其植物对环境变异的反馈效应对植物侵入、种子萌发和幼苗定居具有选择作用，影响两大生态种组的比例，进而引起森林物种组成的差异（Brokaw, 1989），可以说这是林隙对森林物种多样性维持的实质所在。因此，森林更新是一个具体到微生境的复杂的生态学过程，林隙的形成提供了多样的微生境而成为森林更新的场所，在森林生物多样性的维持中起着重要的作用。

1.2.5 林隙与森林动态理论

1.2.5.1 斑块及斑块动态

斑块（patch）源于景观生态学，用以表示任何与周围环境不同，而表现出较明显边

界的地理单元（陈吉泉，1995）。Levin（1992）在论述生态学的格局与尺度的问题时指出，“事实上每个生态系统在空间、时间和组织尺度上都表现出异质性、变异性和斑块化”。于是斑块（也译为缀块或拼块）被认为是镶嵌体的基本单位。在生态学研究，斑块的概念由于生态学家研究的角度不同而给出了不同的定义。Levin 等（1972）认为，斑块是一个在物质参照背景中具有边界非连续性的连续体。Wiens（1976）认为，斑块是一块与周围环境在性质上或外观上不同的表面积。Antolin 等（1991）认为，斑块是资源的任何分割或异质性。邬建国（1992）综合了不同学者的观点提出，斑块是依赖于尺度的，与周围环境（基质）在性质上或者外观上不同的空间实体。

有关平衡与非平衡、稳定与非稳定是长期以来生态学研究中的争论的焦点。此后，生态学中逐渐形成一个以斑块动态理论（patch dynamics）为标志的新的范式，即等级缀块范式（邬建国，2000）。群落的斑块结构早就引起人们的关注，Watt（1947）在对植物群落斑块结构的研究中提出“格局与过程”学说（pattern-process hypothesis），成为斑块动态理论的基础。Watt 认为，生态系统是由许多具有不同特征的斑块组成的镶嵌体，斑块的个体行为和镶嵌体的综合特征决定了生态系统的结构和功能。1985 年，Pickett 等编辑出版了《自然干扰生态学和缀块动态》一书，综合了种群和群落水平斑块动态实地研究之精华，为斑块动态这一概念的定义、推广、应用和发展奠定了极为重要的基础。自此，斑块动态概念被广泛运用于种群和群落生态学的理论与实践，并逐渐发展成为生态学中的一个新理论。

1.2.5.2 林隙动态与森林循环理论

Watt（1947）的开创性工作为斑块动态理论的形成奠定了基础，人们逐渐认识到植物群落是由不同性质的斑块所构成的镶嵌复合体，自然干扰在森林的结构、动态和多样性维持中具有非常重要的作用。受到 Watt 学术思想的影响，Whitmore 等（1989）在对热带雨林动态的研究过程中拓展了植物群落内斑块动态的思想，森林循环理论也应运而生，并逐渐得到完善。森林循环理论认为，在所有的森林群落中，都存在着由干扰所驱动的森林循环（forest cycle）或森林生长循环（forest growth cycle）。森林中的优势树种死亡后，它所占有的空间资源为其他个体所利用，新个体获得优势。这个时期被称为林冠空隙阶段（gap phase），之后发育进入建成阶段（building phase）和成熟阶段（mature phase）。许多群落类型都会发生空隙阶段的替代。根据这种阶段划分，森林循环理论将森林群落看作是空间上处于不同发育阶段的斑块镶嵌体，这种斑块镶嵌体处于不断的动态变化之中（Borman 等，1979）。因此，在整个森林景观中，就形成了一种此起彼伏的斑块动态过程。森林植被被看作是一个镶嵌体，其镶嵌单位在空间上构成镶嵌群落、镶嵌生态系统等静态镶嵌（static mosaic），在时间上则构成镶嵌季节相或镶嵌更新的镶嵌演替等动态过程。因此，森林群落成为空间上异质、时间上变动的“流动镶嵌体”（shifting mosaic）。森林循环理论的形成，使生态学范式发生变迁，自 20 世纪 70 年代中期以来，森林动态研究从平衡论转变到以非平衡论占优势。森林中的树木在外力作用下以折断、枯立及倒伏等方式形成林隙，其结果是在森林中形成不同性质的斑块镶嵌体。一方面，林隙本身环境的异质性（物理环境、生物环境）在某种程度上增强了干扰生境的异质性，影响到群落内斑块的性质及其镶嵌状况，从而影响群落的结构与动态过程，最终影响景观的结构和功能。另一方

面,在林隙发育的不同阶段,其物理环境和生物环境是一个交织发展的过程,这种过程与生物生活史不同阶段的生物学特征相结合,就产生了以林隙为核心的森林动态循环。可见,林隙的动态过程在森林群落结构与动态过程中起着重要作用。林隙的产生导致了先锋树种和顶极树种的不同更新状况,从而在森林中产生了种类组成、种群动态和生长速度等方面具有明显不同的斑块镶嵌体。在不同的地区与时期内,各森林群落中林隙的形成与填充速度不同,森林循环的快慢各异,因而循环的各阶段在森林中所占的比例也各不相同。在一定的森林范围内,处于不同循环阶段的林隙斑块形成与动态的时空变化过程形成了该地区的森林景观在空间格局与时间动态上的“流动镶嵌”过程。臧润国等(2002, 2003)在对海南岛热带山地雨林森林循环与树种多样性动态和群落特征的研究中指出:森林循环不同阶段的斑块在森林景观中所占比例不同;不同径级和高度级树木的密度在森林循环过程中的动态变化与不同阶段斑块内的空间、环境及物种生物学特性有关;森林循环不同阶段树种的密度、频度、分布格局、物种多样性指数和树种平均胸径、平均高度、平均胸高断面面积等生长因子均不同。这些研究较好地展示了森林循环过程中群落特征的变化及其种群对不同性质斑块资源的利用状况,也体现了森林循环理论的实质与内涵。

运动、变化和发展是自然界一切事物的根本属性,任何一个植物群落也都会随着时间的演化处于不断地运动、变化和发展之中。林隙的动态研究正是揭示林隙的形成、变化和发展规律的。尽管人们对这种林冠空隙的特征、动态机制等存在争议,但都认为它是森林动态或森林群落更新和演替的重要基础,在维持森林群落的组成结构和生物多样性方面有着重要的作用。林隙动态已成为国内外森林动态学研究最活跃的领域之一。欧美森林生态学家通过对大量的热带与温带森林生态学的研究,证实了干扰形成的林隙是群落内斑块形成的主要原因(Denslow等, 1990)。事实上由于林隙形成时间的阶段性,导致森林动态各个阶段同时出现在森林群落中,森林群落因此而被认为是空间上处于不同发育阶段的斑块镶嵌体,随着林隙的发育,这种斑块镶嵌体又处于不断的动态变化之中。群落斑块镶嵌结构是群落的基本属性,使群落的结构和功能得以长期维持(王伯荪, 1998)。不同发育时期群落斑块的共存说明森林群落内林隙的发生具有时间的间隔性和阶段性。林隙的时空异质性是群落斑块镶嵌的基础,其动态变化过程即构成了森林的动态循环过程,这是生态学家们长期以来把林隙动态与森林循环相结合,在森林循环理论方面所取得的主要研究成果。

1.2.5.3 基于林隙理论的森林动态模型

森林动态系指一个地区的森林植被、动物区系、土壤和小气候等随着时间的推移而发生的各种变化过程,这种变化在许多森林内呈现为一种循环的模式。在森林动态模型中,理论体系比较完整,而在实践中应用最成功的模型是林隙模型(也叫林窗模型(gap model))。随着人为扰动、景观破碎、斑块格局、群落异质性及生长释放等林隙及相关现象的揭示,林隙理论和模型已成为当前流行的森林演替理论和模型,并得到广泛应用。

林隙模型是建立在Watt(1947)的林隙更新和斑块镶嵌的森林循环动态理论基础上的,模拟林分内单木或林分的动态变化(延晓东等, 2000)。由Botkin等(1972)首创的林隙模型正是在Watt的格局与过程的理论框架下形成的,称为JABOWA模型,用以研究美国Hubbard Brook硬阔叶林的演替问题。该模型主要考虑小面积(林隙)上森林树木的