卧龙自然保护区针阔混交林林隙更新规律

杨娟¹ 葛剑平^{2*} 刘丽娟² 丁易³ 谭迎春⁴

(1 清华大学水利水电工程系, 北京 100084) (2 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

(3 西南大学生命科学学院, 重庆 400715) (4 中国保护大熊猫研究中心, 四川卧龙 623006)

摘要 卧龙自然保护区五一棚大熊猫野外观测站周围的针阔混交林由于历史原因破坏严重, 长期以来自然恢复较差。为调查该区林隙更新的现状及其影响因素, 作者采用林隙样线调查方法研究了该区针阔混交林林隙更新规律。结果显示, 历史上的自然干扰与人为干扰共同影响着该区林隙更新的格局和特征, 林隙天然更新受环境因素制约, 更新规律表现为: 更新幼苗的种类较形成木的种类丰富, 更新乔木幼苗的优势度排序与形成木不同, 林隙主要树种的更新受各类环境因子的影响而存在差异, 桦木(*Betula* spp.)更新受地形影响较大, 岷江冷杉(*Abies faxoni-ana*)受土壤因素影响显著, 杜鹃(*Rhododendron* spp.)更新则受地形因子和林隙形成木的特征影响显著, 更新物种的多样性指数均表现出受土壤因子的影响显著。由此推测, 林隙大小并非影响该区林隙更新的关键因素, 而土壤因素可能是制约优势树种天然更新和更新物种多样性的重要原因之一。

关键词 林隙更新 林隙形成木 多样性指数 主成分分析 相关分析

GAP-PHASE REGENERATION RULES OF CONIFER-BROADLEAVED MIXED FOREST IN WOLONG NATURE RESERVE, CHINA

YANG Juan¹, GE Jian-Ping^{2*}, LIU Li-Juan², DING Yi³, and TAN Ying-Chun⁴

¹Department of Hydraulic Engineering, Tsinghua University, Beijing 100084, China, ²College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China, ³College of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China, and ⁴Research and Conservation Center for Giant Panda, Wolong Nature Reserve, Wolong, Sichuan 623006, China

Abstract Aims Wolong Nature Reserve is the largest reserve for the endangered wild panda. Owing to historical factors, much of the forest has been disturbed and poorly restored, even in many sections of the core protection area. The relative importance of determinants for species recruitment after disturbance is poorly known. We investigated factors affecting regeneration of conifer-broadleaved mixed forest in forest gaps near Wuyipeng, an observation station for pandas.

Methods We examined environmental factors, gap characteristics and recruitment of new individuals in every forest gap along three line transects and analyzed the data using principal component analysis and correlation analysis in SPSS.

Important findings A range of natural and human disturbances influenced the pattern and characteristics of forest gaps in this area. Richness was higher for seedlings than for gap makers, but the ranking of species dominance was different between seedlings and gap makers. The establishment success of dominant species was affected by a variety of factors. For instance, the establishment of *Betula* spp. was correlated significantly with topographic factors, while that of *Abies faxoni-ana* was affected heavily by soil characteristics and that of *Rhododendron* spp. was correlated significantly with topographic factors and gap-maker characteristics. Moreover, all biodiversity indexes of regenerating seedlings were significantly correlated to principal components mostly reflecting soil characteristics. Therefore, soil characteristics appear to be the most important factor influencing regeneration of dominant species and seedling richness following gap disturbance.

Key words gap regeneration, gap maker, biodiversity index, principal component analysis, correlation analysis

森林循环理论认为, 自然干扰体系, 特别是小型的树冠干扰在森林的结构和多样性维持中具有非常

重要的作用。作为森林循环的重要一环, 林隙已被看成是保护和维持森林群落物种多样性的具体地段

和主要场所(臧润国等,1999a)。近年来,随着林隙概念和研究方法的日臻完善,林隙动态已成为森林动态研究中最活跃、最为活跃的领域之一,不仅在温带和热带森林研究中取得了一些重要进展(Brokaw,1985;Schupp,1989;Spies & Franklin,1989),而且此方法逐步应用于稀树草原(Rebertus & Burns,1997)和红树林(Duke,2001)等其它群落类型的森林动态研究中。我国从20世纪90年代初以来,陆续有学者问津此领域。目前研究范围涉及东北的阔叶红松林、暗针叶林、亚热带常绿阔叶林、热带山地雨林和亚高山针叶林等森林类型,内容主要涉及林隙干扰及特征研究、更新物种对林隙的反应、林隙动态与生物多样性,以及林隙动态模拟等方面(邵国凡等,1989;于振良和赵士洞,1997;吴刚等,1999;吴宁,1999;臧润国等,1999b;沈泽昊等,2001;罗大庆等,2002;杨修,2002;王周平等,2003),为我国生物多样性保护和资源可持续利用提供了重要的科学依据。

作为珍稀濒危动物野生大熊猫的重要栖息场所,卧龙地区森林植被动态对野生大熊猫的生存繁衍意义重大。卧龙自然保护区五一棚大熊猫野外观测站周围的针阔混交林由于历史原因破坏严重,生长缓慢,病腐严重,自然恢复较差。Taylor和Qin(1988)对卧龙保护区内冷杉-桦木过熟林更新格局的调查发现,该区林隙主要由新入种而非林下受压的幼苗和幼树填充,岷江冷杉(*Abies faxoniana*)和糙皮桦(*Betula utilis*)种群的更新与小型的树冠干扰关系最为密切。由此推测,林隙的大小可能在建群种群的结构更新和森林多样性的维持中起作用。然而除了林隙大小之外,影响林隙格局和更新的因素还有很多。Runkle(1985)认为,林隙内的潜在光照随着林隙直径与林隙高度比值的增加而增加,故它同样影响着林隙的小气候和树木的更新生长特性。被一次大型树倒所影响的地段可能是不耐阴的树种在林隙更新中占优势,而在由多次小型树倒所影响的地段,则可能由更加耐阴的树种在林隙更新中占优势(Veblen,1992)。因此,形成木的特征,如数量、组成及径级分布等也是影响林隙更新的重要因素。此外,除了由于林隙的产生造成微环境变化是导致林隙更新发生的重要因素以外,区域自然环境背景也是影响林隙更新的重要因素之一,如地形因子和土壤因子等。不同物种依不同林隙下的异质性生境作出不同的反应,表现出不同的更新和填充模式。

据此,针对卧龙地区保护大熊猫生境的具体地段,本研究在林隙干扰特征(杨娟等,2004)和林隙更

新调查的基础上,深入探讨了该区林隙干扰环境与更新的关系,以掌握林隙更新规律及其影响因素,为保护该区森林和野生大熊猫生境提供指导。

1 研究地群落特征

卧龙自然保护区位于成都平原西缘,介于30°45′~31°25′N,102°52′~103°24′E之间,地处岷江上游、邛崃山东坡,属中亚热带湿润气候,植被垂直带谱明显,年均温为8.4℃,年均降水量为861.8mm(卧龙自然保护区管理局,1987)。研究样地设在五一棚野外观测站的后山,林型以适温性针阔混交林和岷江冷杉林占优势。乔木层主要针叶树种有岷江冷杉、铁杉(*Tsuga chinensis*)和麦吊杉(*Picea brachytyla*),阔叶树种有糙皮桦、红桦(*Betula albosinensis*)和四蕊槭(*Acer tetramerum*)等。林下灌木层大面积分布着冷箭竹(*Gelidocalanus fangianus*)。此外,杜鹃属(*Rhododendron*)、花楸属(*Sorbus*)和茶藨子属(*Ribes*)的一些种类,以及桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)和喜阴悬钩子(*Rubus mesogaeus*)等也十分丰富。低海拔处分布有拐棍竹(*Fargesia rebugta*)。草本层植物种类不多,常见有蟹甲草(*Cacalia* sp.)、橐吾(*Ligularia* sp.)、小叶忍冬(*Lonicera microphylla*)、管花鹿药(*Smilacina henryi*)、草莓(*Fragaria* sp.)和山酢浆草(*Oxalis griffithii*)等。林下苔藓层发育良好,厚度不等。层间植物主要有狗枣猕猴桃(*Actinidia kolomikta* var. *gagnepainii*)和鞘柄拔葜(*Smilax menispermoides*)等。

2 研究方法

林隙调查采用样线调查法。选择沿山脊、阳坡和阴坡的3条样线进行,统计沿途每个林隙的大小特征,更新幼苗的数量、种类,以及形成木的种类、基径、形成方式和腐烂等级等,测定海拔、坡度和坡向等地形指标,同时采集林隙表层土样带回实验室进行土壤理化分析。

林隙的确定以冠林隙4~1000m²为界,小于4m²很难与树木间隙区分开,而大于1000m²相当于林间空地,超出了小型干扰的研究范围。根据Runkle(1982)椭圆面积公式 $A = \pi LW/4$ 计算林隙面积。

将林隙树木更新的影响因子分为4类:土壤养分因子、地形因子、林隙形成木因子和林隙大小特征因子。并对这4类影响林隙更新的15个环境参数进行主成分分析,数据标准化处理公式为:

$$x_i' = [x_i - \min(x)] / [\max(x) - \min(x)]$$

林隙更新调查中 ,更新幼苗优势度以(相对多度 + 相对频度)/2 表示 ,形成木优势度以(相对多度 + 相对频度 + 相对显著度)/3 表示。本文涉及的 6 种更新多样性指数及计算公式分别是 :

1) H' (Shannon-Wiener 多样性指数):

$$H' = - \sum_{i=1}^s (P_i \times \ln P_i)$$

2) MI (Margalef 's 多样性指数):

$$MI = \frac{(s - 1)}{\log_2 N}$$

3) J (均匀度):

$$J = H' / H_{\max} (H_{\max} = \ln s)$$

4) C (Simpson 's 优势度):

$$C = \sum_{i=1}^s P_i^2$$

5) TRS (转换的物种丰富度):

$$TRS = s / \ln(A)$$
 (江明喜等 2002)

6) R (丰富度):

$$R = s$$

其中 , s 为物种数 , P_i 为 i 物种的个体百分比 , N 为个体数 , A 为取样面积。

3 结果与分析

3.1 林隙干扰的地形分布特征

林隙干扰和更新常常受到相同生物物理因素的影响和制约。对特定的森林而言 ,地形导致林隙的微环境有所不同 ,而林隙的形成方式及林隙特征取决于内部因素(如树木种类和年龄)和外部因素(如地形)之间的相互作用。调查发现 ,地形对林隙干扰特征的影响较大 ,对 3 条样带上林隙干扰特征与地形因子进行相关分析 ,结果见表 1。

相关分析结果显示 ,砍伐形成方式与海拔呈显著正相关 ,根拔形成方式与坡度呈显著正相关 ,林隙

表 1 林隙干扰特征与地形因子的 Pearson 相关分析
Table 1 Pearson correlations between gap disturbance characteristics and topographic factors

林隙干扰特征 Gap disturbance characteristics		海拔 Elevation	坡度 Slope angle	坡向 Aspect
林隙大小特征 Gap size characteristics	EG	0.094	- 0.192	0.111
	CG	0.050	- 0.083	0.167
	D _{cg} /H	0.091	- 0.105	0.183
形成木特征 Gap maker characteristics	GM _n	- 0.152	0.231	0.304 *
	SP _n	- 0.115	0.197	0.144
	S _{max}	0.156	- 0.153	- 0.182
	S _{tol}	0.122	- 0.122	0.023
	DM	- 0.135	0.226	0.142
林隙形成方式 Gap forming manners	KF	0.297 *	- 0.168	0.046
	GB	- 0.236	0.295 *	0.175
	ZG	- 0.219	- 0.033	0.031
	KL	- 0.011	0.153	0.186

EG :扩展林隙面积 Area of expanded gap CG :冠林隙面积 Area of canopy gap D_{cg}/H :林隙直径与林隙高度的比值 Ratio of gap diameter to gap height GM_n :林隙形成木数量 Number of gap makers SP_n :林隙形成木种数 Number of gap maker species S_{tol} :林隙形成木总基面积 Total area of gap makers DM :倒木 Tree falls KF :砍伐 Tree cutting GB :根拔 Root pulling ZG :折干 Trunk snapping KL :枯立 Standing dead S_{max} :最大形成木基面积 Max basal area of gap makers * $p < 0.05$ (2-tailed) $n = 55$

形成木的数量与坡向也呈显著正相关。由此可见 ,历史上人为活动随海拔的增加而增加。其原因是人为砍伐多选择地势较平坦的地点 ,如山脊。本次调查海拔变化范围不大(2 650 ~ 3 000 m) ,而海拔与坡度又存在显著的负相关关系($p < 0.05$) ,即高海拔的地势相对较平缓 ,因此表现出砍伐与海拔的显著正相关关系。此外 ,在坡度较高的地方根拔方式导致的林隙更容易形成 ,阳坡较阴坡的林隙形成木的数量组成更多 ,形成林隙的大小也相对更大 ,这与实际情况相吻合。由此可见 ,由于地形因素的影响 ,自然干扰与人为干扰既存在着一定的空间分异 ,又相互

交织在一起 ,共同影响着林隙更新的格局和特征。林隙成因分析参见文献(杨娟等 2004)。

3.2 林隙更新规律

3.2.1 林隙形成木及更新幼苗的组成

调查发现 ,55 个林隙出现的更新树种组成较形成木丰富。图 1 列举了相对优势度大于 1 的 8 种更新幼苗和 6 种形成木。更新幼苗以相对优势度排序的结果显示 ,桦木的优势度在更新幼苗物种组成中居最高 ,然后依次为岷江冷杉、铁杉、杜鹃和槭树 ,而形成木的优势度相对集中于岷江冷杉和铁杉。由于幼苗更新阶段的桦木属、杜鹃属等同属不同种间较

成熟木难以识别,因此本研究将其归为大类进行统计。

图1 林隙更新幼苗及形成木物种相对优势度比较
Fig.1 Relative predominance comparison between regenerative seedlings and gap makers
1. 岷江冷杉 *Abies faxoniana* 2. 桦木 *Betula* spp. 3. 铁杉 *Tsuga chinensis* 4. 杜鹃 *Rhododendron* spp. 5. 麦吊杉 *Picea brachytyla* 6. 西南樱桃 *Prunus pilosiuscula* 7. 槭树 *Acer* spp. 8. 华山松 *Pinus armandi*

3.2.2 主要林隙更新种类 Spearman 相关分析

种间分布的相关性可以反映出不同种类的更新幼苗对环境的响应,由此可以推测林隙生境的差异对林隙更新种类分布差异的影响。对相对优势度位于前4位的更新乔木幼苗进行 Spearman 相关分析,结果显示,除岷江冷杉与铁杉存在显著正相关关系之外,其余种类幼苗间的相关性均不显著。但杜鹃与桦木、铁杉与桦木均存在不显著的负相关关系。这可能是这些物种之间存在着一定资源选择差异造成的(表2)。

表2 林隙更新物种 Spearman 相关
Table 2 Spearman correlation between gap regenerative species

	岷江冷杉 ²⁾	铁杉 ³⁾	杜鹃 ⁴⁾
桦木 ¹⁾	0.258	-0.089	-0.124
岷江冷杉 ²⁾		0.292*	0.056
铁杉 ³⁾			0.060

1) *Betula* spp. 2) *Abies faxoniana* 3) *Tsuga chinensis* 4) *Rhododendron* spp. * : $p < 0.05$ $n = 55$

3.2.3 林隙幼苗更新与环境的关系

3.2.3.1 环境因子主成分分析

为减少冗余数据对结果分析的影响,选择与林隙更新相关的4类环境因子进行主成分分析(PCA)。4类环境因子 $C_1 \sim C_{15}$ 分别是:1)土壤养分因子:全氮含量(%)、有机质含量(%)、土壤pH值、全磷含量($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)、全钾含量($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$);2)地形因子:海拔(m)、坡度($^\circ$)、坡向(依据光照条件分为1~

8级);3)林隙形成木因子:形成木的物种数、形成木的总基面积、最大形成木基面积、形成木的数量;4)林隙大小特征因子:冠林隙面积、扩展林隙面积、林隙直径与林隙高之比。

选择相关矩阵特征值累计百分比大于70%的前5个主成分。表3显示了各环境因子的载荷分布。

表3 相关矩阵的特征值分析
Table 3 Eigenvalues of correlation matrix

环境变量 Variable	PC ₁	PC ₂	PC ₃	PC ₄	PC ₅
C_1	-0.128	0.506	-0.07	0.168	-0.152
C_2	-0.177	0.507	0.032	0.21	-0.123
C_3	-0.099	0.25	-0.173	-0.209	0.535
C_4	-0.155	0.453	-0.111	-0.227	-0.22
C_5	0.091	-0.234	0.065	-0.431	-0.147
C_6	-0.026	-0.078	-0.452	-0.183	-0.477
C_7	0.053	-0.001	0.542	0.233	0.134
C_8	-0.126	0.076	0.418	0.085	-0.151
C_9	-0.187	-0.057	0.286	-0.262	-0.371
C_{10}	-0.316	-0.269	-0.134	0.383	-0.125
C_{11}	-0.158	-0.207	-0.273	0.529	-0.097
C_{12}	-0.331	-0.079	0.306	-0.036	-0.223
C_{13}	-0.468	-0.059	-0.033	-0.097	0.287
C_{14}	-0.464	-0.133	-0.07	-0.135	0.201
C_{15}	-0.432	-0.08	0.022	-0.166	0.042
特征值 Eigenvalue	3.546	2.795	2.287	1.471	1.032
贡献率 Proportion	0.236	0.186	0.152	0.098	0.069
累积贡献率 Cumulative	0.236	0.423	0.575	0.673	0.742

由表3可知, C_{13} 、 C_{14} 和 C_{15} 对 PC_1 贡献最大; C_1 、 C_2 和 C_4 对 PC_2 贡献最大; C_6 、 C_7 和 C_8 对 PC_3 贡献最大; C_{11} 、 C_5 、 C_{10} 和 C_9 对 PC_4 贡献最大; C_3 和 C_6 对 PC_5 贡献最大。由此可见, PC_1 反映了林隙大小特征(冠林隙面积、扩展林隙面积、林隙直径与林隙高之比); PC_2 反映了土壤养分特征(全N、全P、全C含量); PC_3 反映了地形因子(海拔、坡度和坡向); PC_4 主要反映了林隙形成木特征(形成木的物种数、形成木的总基面积、最大形成木基面积),间接反映出林隙干扰强度及土壤养分(全K含量); PC_5 主要反映了土壤pH值和海拔的影响。

3.2.3.2 主要更新乔木树种及更新树种多样性与环境因子相关分析

对林隙更新优势度位于前4位的乔木更新数量与林隙环境参数主成分进行相关分析,结果见表4。

对林隙更新物种丰富度格局与林隙环境主成分的相关分析 结果见表 5。

由表 4 可见, 桦木幼苗更新与第三主成分呈显著负相关, 表明受地形因子影响较大; 冷杉幼苗更新与第二主成分呈极显著正相关, 即主要受土壤养分特征影响; 杜鹃的更新与第三、第四主成分呈显著正相关, 即受地形因子和林隙形成木的特征影响显著; 铁杉幼苗更新与上述 5 种环境因子主成分无显著相关性。此外, 杜鹃与桦木幼苗受地形因子的影响作用相反, 这可能是造成它们在空间上分异的主要原因。

由表 5 可知, H' 、 J 和 C 与第二主成分显著相关, 即受土壤养分影响较大, 所不同的是 C 与 PC_2 呈正相关关系, 而 J 、 H' 与 PC_2 呈负相关关系; MI 、 TRS 和 R 与第五主成分均呈显著正相关, 即受土壤 pH 值的影响显著。由此可见, 更新物种丰富度主要受土壤因子的影响。

表 4 乔木幼苗更新数量与环境因子主成分 Pearson 相关

Table 4 Pearson correlations between the abundance of regenerative species and principal components of environmental factors

更新物种 Regeneration species	PC ₁	PC ₂	PC ₃	PC ₄	PC ₅
桦木 ¹⁾	-0.048	-0.011	-0.275*	0.010	-0.048
岷江冷杉 ²⁾	-0.111	0.563**	-0.143	-0.079	-0.210
铁杉 ³⁾	-0.024	-0.056	0.093	-0.020	0.121
杜鹃 ⁴⁾	-0.048	0.196	0.351**	0.298*	0.025

1)~4): 见表 2 See Table 2 * : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$
 $n = 55$

表 5 乔木幼苗更新多样性与环境因子主成分 Pearson 相关

Table 5 Pearson correlations between the biodiversity indexes of regenerative species and principal components of environmental factors

多样性指标 Biodiversity indexes	PC ₁	PC ₂	PC ₃	PC ₄	PC ₅
H'	-0.075	-0.271*	-0.071	0.002	0.173
MI	-0.101	-0.055	-0.077	0.089	0.329*
J	0.115	-0.401*	-0.054	-0.265	-0.028
C	0.004	0.328*	-0.076	0.054	-0.112
TRS	0.016	0.082	0.227	0.242	0.294*
R	-0.188	0.054	0.172	0.176	0.290*

H' : Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener's diversity index
 MI : Margalef 多样性指数 Margalef's index J : 均匀度 Evenness C : Simpson 优势度 Simpson's index TRS : 转换的物种丰富度 Transformed species richness R : 丰富度 Richness * : $p < 0.05$ $n = 55$

4 讨 论

从林隙更新种类及林隙形成木组成及数量分布对比还可看出, 该区内的阔叶树种, 如桦木、杜鹃和

槭树的天然更新优势显著, 而针叶树种, 尤其是岷江冷杉的更新优势相对较弱。目前川西地区的岷江冷杉林多为过熟林, 由于林龄大、种子结实率低、地被物厚和林地温度低等因素影响了林木的自然更新 (四川植被协作组, 1980), 而桦木因年年结实, 种子数量多, 种子飞翔能力和入侵能力强等优势, 自然更新相对较好。从调查结果看, 该区群落尚处于不稳定阶段, 一些地段很容易被桦木、杜鹃和冷箭竹灌丛等更替。因此建议, 对该区建群种岷江冷杉的自然更新加以适当的人工抚育措施, 以改善其更新环境, 增强其更新优势。

此外, 依据 Taylor 和 Qin (1988) 的推测, 该区糙皮桦的更新斑块较冷杉大, 更新林隙的大小分布状况可能是导致岷江冷杉和糙皮桦共存的原因。调查发现, 该区林间空地确实多以桦木填充, 反映出桦木对林内大斑块的选择优势, 但对于小型的林隙干扰 (冠林隙小于 1 000 m²) 在这样的干扰环境下, 桦木的选择优势仍存在, 且相对优势度居更新幼苗之首。由此可见, 相对于其它更直接的因素 (如土壤养分、地形和林隙干扰强度等) 而言, 林隙大小并非决定林隙更新的最重要因素。此外, 无论单一更新树种的更新幼苗数量还是更新乔木幼苗物种多样性, 均表现出与环境第一主成分无显著相关性, 也反映出林隙大小特征在该区的林隙更新中的作用不显著, 不是影响乔木更新的主要因素。相对而言, 土壤因素对优势种岷江冷杉的更新和更新物种多样性均表现出显著的影响作用。由此推测, 土壤因素可能是制约林隙天然更新的重要原因。而土壤因素影响幼苗更新的机制, 还需进一步深入研究。

参 考 文 献

Administration Bureau of Wolong Nature Reserve (卧龙自然保护区管理局) (1987). *Vegetation and Plant Resources of Wolong* (卧龙植被及资源植物). Sichuan Science & Technology Publishing House, Chengdu. (in Chinese)

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

Duke NC (2001). Gap creation and regenerative processes driving diversity and structure of mangrove ecosystems. *Wetlands Ecology and Management*, 9, 257 – 269.

Jiang MX (江明喜), Deng HB (邓红兵), Tang T (唐涛), Cai QH (蔡庆华) (2002). On spatial pattern of species richness in plant communities along riparian zone in Xiangxi River watershed. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 629 – 635. (in Chinese with English abstract)

Luo DQ (罗大庆), Guo QS (郭泉水), Xue HY (薛会英),

- Bianbaduoji (边巴多吉) (2002). Characteristics and disturbance status of gaps in subalpine fir forest in Southeast Tibet. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 13, 777 – 780. (in Chinese with English abstract)
- Rebertus AJ, Burns BR (1997). The importance of gap processes in the development and maintenance of oak savannas and dry forest. *Journal of Ecology*, 85, 635 – 645.
- Runkle JR (1982). Pattern of disturbance in some old-growth mesic forest of eastern North American. *Ecology*, 62, 1041 – 1051.
- Runkle JR (1985). Comparison of methods for determining fraction of land area in tree-fall gaps. *Forest Science*, 31, 15 – 19.
- Schupp EW (1989). Arrival and survival in tropical tree fall gaps. *Ecology*, 70, 562 – 564.
- Shao GF (邵国凡), Zhao SD (赵士洞), Shugart H (1989). *Forest Dynamics Modeling: Preliminary Explanations of Optimizing Management for Korean Pine Forests* (森林动态模拟——兼论红松林的优化经营). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Shen ZH (沈泽昊), Li DX (李道兴), Wang GF (王功芳) (2001). Studies on the gap disturbance of the mountain mixed forests of evergreen and deciduous broad-leaved species at Mt. Dalaoling in the Three Gorges I. The essential characteristics of the gaps. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 25, 276 – 282. (in Chinese with English abstract)
- Sichuan Vegetation Collaborative Group (四川植被协作组) (1980). *Sichuan Vegetation* (四川植被). Sichuan People's Publishing House, Chengdu. (in Chinese)
- Spies TA, Franklin JF (1989). Gap characteristics and vegetation responses in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology*, 70, 543 – 545.
- Taylor AH, Qin ZS (1988). Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forest in Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology*, 76, 1024 – 1218.
- Veblen TT (1992). Regeneration dynamics. In: Glenn-Lewin DC ed. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman & Hall, London, 152 – 177.
- Wang ZP (王周平), Li XG (李旭光), Shi SY (石胜友), Qi DH (齐代华), He ZM (何正明), Xu WW (许文蔚), Deng XB (邓先宝) (2003). A comparison study on the species diversity between the gap and non-gap in Jinyun Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 7 – 10. (in Chinese with English abstract)
- Wu G (吴刚), Yin RB (尹若波), Zhou YB (周永斌), Hao ZQ (郝占庆), Liang XY (梁秀英) (1999). The influence of gap regeneration dynamics to early-spring herb in the Korean pine broad-leaved forests in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 659 – 663. (in Chinese with English abstract)
- Wu N (吴宁) (1999). Dynamics of forest gaps in subalpine coniferous forests on the eastern slope of Gongga Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 23, 228 – 237. (in Chinese with English abstract)
- Yang J (杨娟), Liu LJ (刘丽娟), Ge JP (葛剑平), Ding Y (丁易), Tan YC (谭迎春) (2004). Characteristics of canopy gap disturbance in Wolong Nature Reserve. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 723 – 726. (in Chinese with English abstract)
- Yang X (杨修) (2002). Gap characteristics and disturbance regime in a dark coniferous forest in Changbai Mountain areas. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 1825 – 1831. (in Chinese with English abstract)
- Yu ZL (于振良), Zhao SD (赵士洞) (1997). Advances of gap model. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 16(2), 42 – 46. (in Chinese with English abstract)
- Zang RG (臧润国), Liu JY (刘静艳), Dong DF (董大方) (1999a). *Gap Dynamics and Forest Biodiversity* (林隙动态与森林生物多样性). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Zang RG (臧润国), Yu SX (余世孝), Liu JY (刘静艳), Yang YC (杨彦承) (1999b). The gap phase regeneration in a tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 151 – 158. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 彭少麟 责任编辑: 姜联合 王 薇