

林窗干扰与森林群落演替

段仁燕^{1,2}, 王孝安^{1*}, 吴甘霖²

(1. 陕西师范大学生命科学院, 陕西西安 710062; 2. 安庆师范学院生命科学系, 安徽安庆 246003)

摘要: 林窗干扰是影响森林群落演替的一个重要因素。该文从林窗干扰和森林群落演替理论及林窗对森林群落微环境、植物入侵和定居、群落结构、群落演替的影响等方面简要介绍了当前国内外有关林窗干扰与森林群落演替的研究现状和研究前景。

关键词: 林窗; 干扰; 群落演替

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)05-0419-05

Gap disturbance and forest community succession

DUAN Ren-yan^{1,2}, WANG Xiao-an^{1*}, WU Gan-lin²

(1. College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; 2. The Life Science Department of Anqing Teachers College, Anqing 246003, China)

Abstract: Gap disturbance is an important factor of the influence on forest community succession. The forest gaps disturbance, the theory of forest succession were reviewed, and the forest gaps affecting on the micro-environment of forest community, the plants invasion and living, community structure and community succession were introduced mainly. The research actuality and prospect of gap disturbance and forest community succession were discussed concisely.

Key words: gap; disturbance; community succession

森林群落演替一直是生态学研究的核心问题和研究热点之一, 群落演替的起因是自然的或人为的干扰, 而演替的主要动力是构成群落种群间以及种群与环境间的相互影响和相互作用。森林在大尺度干扰或人为活动影响下的演替已有大量的研究报道, 目前越来越多的研究主要集中在小尺度的干扰作用上, 如倒木和林窗干扰等(Takuya 等, 1996)。干扰是森林演替的驱动力, 干扰形成的林窗是群落演替的起始地, 其大小和环境变化程度决定了林窗发展的方向和速度, 而林窗的更新状况直接影响到森林的结构、物种组成和群落动态(臧润国等, 1998a; Watt, 1947)。林窗干扰对森林群落的演替

有重要影响, 而目前有关这方面的研究较少, 加强这方面的研究有重要理论和实践意义。本文试图从林窗的概念、林窗对群落微环境、植物入侵和定居、群落结构、群落演替的影响几个方面论述林窗干扰与森林群落演替的关系, 总结了国内外目前的研究现状和未来研究的思路 and 设想。

1 林窗干扰与森林群落演替理论

1.1 林窗和干扰的概念

林窗(Gap), 又称为林隙或林冠空隙, 这一概念最初是英国人 Watt(1947)提出的, 用来表示群落中

收稿日期: 2004-12-05 修订日期: 2005-03-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470324)(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30470324)。

作者简介: 段仁燕(1978-), 男, 湖北枣阳人, 在读硕士, 主要从事植物竞争和干扰理论的研究。

* 通讯联系人 Correspondence to: wangxa@snnu.edu.cn

一株以上主林层(林冠层)树木死亡而形成林间空隙,它为新个体占据与更新提供了空间(臧润国等, 1998a; Watt, 1947)。随着研究的不断深入,其含义逐步扩大。美国的 Runkle(1981)在对北美东部的原始老龄林进行深入研究后,对林窗的概念进行了扩充,认为林窗应包括两部分:(1)直接处于林冠空隙下的土地面积;(2)林冠空隙边缘到周围树木树干基部的面积。但是 Spies 等(1989)指出,从森林景观角度看,林窗的大小有较大的范围,可由单个树枝或单株树的死亡到由灾难性的野火等所产生的空地或空隙。对林窗的不同定义是由于不同学者的研究角度和研究尺度差异造成的,但总的来看,其内涵基本一致,一般群落学研究所认为的林窗是 Runkle(1981)提出的林窗概念(Takuya 等, 1996)。

干扰(disturbance)是自然界普遍存在的现象,其对森林群落演替的影响,已引起众多学者的关注。通常,干扰是指生态系统、群落组成或群落结构遭到破坏,资源可利用程度或自然环境受到改变的任何事件,这些事件在时间上相对不连续,但自然界最常见的干扰是风和火两大类因素(Watt, 1947)。按照干扰发生的范围一般可分成小规模的小尺度干扰和大规模灾难性的大尺度干扰,以 0.1 hm^2 为界限,干扰范围在 0.1 hm^2 以下为小尺度干扰,在 0.1 hm^2 以上为大尺度干扰。按此标准,林窗干扰应属于小尺度干扰,自然界森林中林窗数目较多,林窗干扰频率较大,对森林群落演替有重要的影响(臧润国等, 1998a)。

1.2 森林群落的演替理论

演替是生态学中重要的概念之一,群落演替的规律性和方向性等问题一直是生态学家争论的焦点。演替有广义和狭义之分,广义的演替是指生物群落随时间变化的生态变化过程,狭义的演替是指一定地段上的群落由一个类型变为另一类型的质变且有顺序的演变过程(Runkle, 1990)。Clements 等有机体论学派把群落视为超有机体,而把演替过程看作和有机体个体发育一样,是经过几个离散阶段发育到顶极阶段的有顺序的过程(彭少麟, 1996)。Odum 和 Margalef 强调群落或生态系统具有超特征,并提出了演替的一般性规律和趋势(Knap, 1985)。Gleason 等个体论学派认为植被是由大量植物个体组成的,植被的发展和维持是植物个体的发展和维持的后果,因此应把演替看作是群落中个体替代个体的变化过程(Commell 等, 1977)。后来,

Drury(1973)认为演替的发展过程必须在个体水平上研究,物种的散布能力、生长过程及适应特性具有决定作用(Dumep, 1971)。Whittaker 等(1977)认为两学派分歧的主要原因在于生态现象内在的复杂性,因此,提出一种能说明大量生态事实和过程,并具有可检验的预测性理论是演替研究的目标之一,从而结束了这场争论(Whittaker, 1979)。阳含照(1984)认为两种理论应相辅相成,在研究方法上应把大量细致的个体水平和全面动态的生态系统的研究结合起来。现在,大多数科学家认为植物群落发生变化的主要因素是干扰类型不同(Gorhami 等, 1979)。在森林群落中,发生演替的原因主要是由两种因素共同起作用的结果,其一是由树木的自身因素决定的,当一株树木从发芽、出苗、成长直至成熟、死亡时,必然由其它植物取代其位置;其二是由外部的环境作用决定的,环境的作用主要表现在外力对森林中树木生死过程的干扰或调控,如风、火等因素对森林作用方式和强度的不同,就决定着不同树木在森林中的不同存在方式和存留时期。干扰状况与植物生物学特性结合在一起,就形成了森林群落的动态变化过程。在所有的森林群落中,都存在着由干扰所驱动的森林循环或森林生长循环,可以将其大致划分为林窗阶段、建立阶段和成熟阶段三个阶段(臧润国等, 1998a)。根据这种划分,森林群落被认为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动态变化中。Borman 等(1979)称森林群落中的斑块镶嵌为“流动镶嵌”,因为森林中不同的斑块都处于不断的变化之中,各种斑块都可以相互转化并变换空间位置,一定时期内群落中是以林窗阶段为主,而在另外的空间中则可能以建立阶段为主,还有的地方可能以成熟阶段为主。随着时间的推移,林窗阶段的斑块就发育为建立阶段,而建立阶段的斑块就发育为成熟阶段,成熟阶段则在进入衰老后或衰老前有干扰发生则又转化为林窗阶段。因此,在整个森林景观中,就形成了此起彼伏的斑块动态过程,使森林群落处于不同的演替阶段。森林演替研究中特别强调干扰的重要性,因为在森林群落中,干扰使森林形成不同性质的斑块镶嵌体,干扰的发生频率与干扰状况,直接影响着森林群落内斑块的性质和镶嵌状况,从而影响到森林群落结构与演替过程,也会对森林生态系统的结构和功能产生一定的影响。

2 林窗干扰状况与群落演替

2.1 林窗形成特殊小生境

林窗形成后,林窗下的生境会发生较大的变化,最直接、最重要的作用是引起光照的增加。林窗增加了光到达林下层的持续时间和光照强度,从而改变了森林群落内部光环境,使林窗内的光照强度明显大于林下(臧润国等,1998a)。林窗下地面光照水平的提高,不仅影响冠林隙,而且可扩展到林窗外部到林缘。另外,林窗也改变了水热条件,引起林窗下与林内温度较大差异,林窗内的温度一般比林下高,而且变动幅度也大(Spies 等,1989)。林窗的形成同时还影响了土壤的理化性质,林窗内土壤中的营养水平虽无明显的差异,但是枯倒木腐烂后释放的营养成分可作为树木生长所需的营养库。随着林窗的形成,树倒掘坑、倒坑、倒丘的现象时常出现,造成了林窗内微地形环境发生相应的变化(Uhl 等,1988)。此外,同一生境中不同林窗的土壤基质也存在差异,从而增加了森林群落中多样的微地形。在林窗垂直方向上,小生境差异也较大,存在着热力作用。林窗的热力作用可能是森林与林窗空地之间热量和水汽等的水平输送和垂直扩散的重要驱动力。而且温度、湿度状况直接影响植物的生命活动,间接影响其它多种生态因子(Janet 等,2001)。窦军霞等(2001)通过对西双版纳次生林林窗及其林缘的水平气温空间分布特征和季节差异进行分析,初步发现在林窗边缘不同方位,由于所受太阳辐射不同,加之林缘热力效应,造成林窗不同区域气温之间存在差异,特别是最高气温的时空分布存在明显差异,气温的最高值和最大日较差不在林窗中央而在林窗东侧林缘处,这势必造成林窗不同区域热量传输的不同,最终将影响林窗的热力状况。对林窗不同热力作用面,特别是林窗边缘壁面的热力特征的研究将有助于解决林窗边缘壁面的热力效应是否普遍存在、受哪些因素影响、是否存在热力特征时空变化的普遍规律等一系列问题,并能为林窗更新、林窗小气候形成机制和林窗内生物多样性的维持等问题的解决提供科学依据。

2.2 林窗对植物入侵、定居和群落结构的影响

林窗入侵种,一般来自散布进去的种子,或在形成林窗前就已经存在于种子库中,也包括干扰中幸存下来的幼苗或折干后树桩的萌蘖。因此,林窗发

生时间与种子、幼苗存活时间的关系,决定了哪种树种最先入侵林窗(李旭光等,1997)。一般情况下,林窗小生境下的光照、气温较高,有利于更新苗木的生长发育。林窗发生地与种子源的距离,以及种子散布能力,决定了哪一种植物能到达林窗。同样,林窗的形成,对种子的到达、存活及幼苗生长、成熟起着重要作用(William 等,2003)。

林窗对许多树种的定居和生长发育有重要的作用,因为林窗内异质性的环境影响着种子萌发和幼苗定居。林窗与非林窗的森林底层相比,有较强的光照,较少的病原体和树枝残体,并且由于林窗内资源较少、不利于隐蔽,动物也较少破坏,另外,由于在林窗中植物间种内和种间竞争也较小(李旭光,1997),种子和幼苗在林窗中的死亡率较低,有利于植物定居。通常,定居在林窗中的幼苗比森林底层的多,生物多样性也较丰富。

Whitmore 将树种划分为两类不同的生态种,即先锋树种和顶级树种。先锋树种最先侵入林窗,但顶级树种随着演替进行会成为优势种(Coates, 2002; Whitmore 等,1989)。先锋树种,一般为阳性树种,其种子仅能在林窗空地萌发生长,幼苗一般不能生长于林冠树荫下,而顶级树种的种子可从林冠下释放出来。大多数自然更新的森林树种,其幼苗是喜光的,在无林窗条件下,幼苗生长受到抑制,当光照增加到一定程度时,才能释放出来并生长为成年植株(臧润国等,1998a)。林窗的大小会引起森林树种组成的差异,并对非耐阴树种和耐阴树种的比例有影响。林窗大小与森林树种出现频度呈负相关,一般情况下,更新乔木出现频度为 7.27%,更新灌木出现频度为 21.02%。林窗内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。随着林窗年龄的增加,不同树种的不同个体由于对林窗资源的利用和竞争造成了各自生态位的分化,树种的特征也会随之改变,最后进入林冠层的只有少数树种的少数个体(Augsburger, 1984)。可见,林窗的大小、年龄、分布等特征对植物入侵、定居和群落结构有重要影响。

2.3 林窗对群落演替的影响

林窗自身特征(如:林窗大小、年龄、方位、维持时间、微生境变化等)(Igor, 1999)与种子特性(如:种子休眠、大小、传播方式、寿命等)及林窗其他生物和非生物因素的相互作用对繁殖体的传播、种子萌发、幼苗生存、树木生长、植物的构型和繁殖以及物

种的多度和丰富度都起着重要作用,最终决定群落的更新水平(Dai,1996)。此外,林窗边缘壁面相当强度热力效应的存在,势必导致林窗区域的热力传输差异,影响林窗的热力状况,这或许会直接对林窗内种子萌发、幼苗的生存生长以及植物的光合作用、蒸腾作用等一系列生理生长过程产生重要的作用,也对林窗的更新有重要影响(窦军霞等,2001)。在林窗的不同时期,群落的组成和结构有较大的区别。在林窗形成初期,草本和灌木树种生长茂盛,强烈地抑制乔木的更新和幼苗生长。随着时间的推移,林窗的填充程度不断增加,灌木密度和高度等会逐渐接近最大极限,部分个体开始衰亡。受灌木和其它树种的改造,再加上周围树木侧生长的作用,林窗内的环境逐渐不利于灌木的生长和繁殖,却对一些繁殖和生长较快的中小乔木树种的繁殖生长有利。乔木树种的生长进一步抑制了灌木的生长和繁殖,随着林窗的进一步填充和发育,灌木密度会因大部分个体的死亡和新个体的生长率和繁殖率降低而降低(Spies等,1989)。随着大部分灌木个体的退出,林窗环境将有利于一些大乔木树种在林窗内更新和生长。林窗进一步发展,当林窗内树木的高度和周围主林层接近时,林窗和周围林分没有多大差别,林窗就逐渐消失,林窗斑块发育成为成熟林分(Uhl等,1988)。这时,灌木密度较初期林窗内的小,中小乔木在林分中的重要性和优势度亦降低,而大乔木树种的重要性和优势度却逐渐增大,直到原来的林窗斑块发育到衰退阶段,受外力干扰重新形成新林窗后,灌木和中小乔木的优势度才会再一次增大,从而进入下一轮森林循环过程(Myers等,2000)。可见,从林窗形成到成熟和衰退的整个森林循环中,不同乔灌木树种在森林循环的不同时期,各自都有不同的繁茂阶段。总的来说,林窗的较早期,草本和灌木最为繁茂;而在林窗发育中期,中小乔木树种最繁茂;林窗发育晚期,大乔木最为繁茂,每个树种的具体最适时期也有差别(Spies等,1989;Uhl等,1988)。林窗的存在,提高了森林群落的物种丰富度、增加了多样性,为不同特性物种的共存提供了场所,避免了单一物种独占资源后导致的林分的不稳定性,保证了森林整体的长期动态稳定性(臧润国等,1998b)。林窗的发生、发展和成熟,导致不同树种在其生活史中满足各个阶段不同需要,实现了它们长期共存。林窗与非林窗及其随时空条件的交替变化,致使不同树种交替占据优势。可见,林窗中森

林群落的演替是一种林窗相更替,即植物种子侵入林窗,形成林窗期相,经过渡期相,到终止期相。这时,如又有种子能到达的新林窗,就会又重复林窗相更替,这就是循环演替。它保证了种群的世代延续,持续发展。循环演替就是群落达到顶极阶段的一种重要变化。近几年来国外对此研究较多。循环演替的林窗动态,在理论上具有重要意义,在林业经营实践上,对受干扰破坏的森林生态系统的恢复与重建方面也起着很重要的作用。

2.4 研究方法

演替使植物群落长期处于动态变化过程,考虑到生态复杂性问题,其研究方法目前主要采用对比法和在同一样地上开展长期定位研究。对比法的内容包括“林窗”样带调查和“非林窗”样带调查(臧润国等,1998b)。“林窗”样带调查是指调查林窗内林木的名称、胸径、高度、数量等。“非林窗”样带调查就是在距林窗一定距离的非林窗林分内随机设置对照样方,进行每木调查。由于这种方法可以验证特定的假说而被植物生态学家广泛地应用,其研究内容越来越广泛。

在同一样地上开展长期定位研究,是用来验证林窗内植物间关系是否随环境变化而变化。具体做法是对某些固定地点进行长期观察,探讨其演替规律。有时也采用空间序列代替时间序列的方法来达到此目的(李旭光等,1997)。

在演替研究中也常运用生物统计学方法通过建立数学模型进行动态模拟。但演替理论和模型的研究仍是当今生态学中面临的重大挑战之一,理论和研究途径的多元论是必要和合理的,但必须有一个共同的概念构架(William等,2003)。从目前发展趋势看,包含了时空尺度和等级理论的综合研究可能是一种方向。演替研究会从定性走向定量,林窗模型会得到进一步发展(Janet等,2001)。演替机制以及演替过程中格局的演替将会受到重视,也将更注重随机因子在生态演替中的重要作用。

3 未来研究展望

林窗的更新动态在森林群落结构与动态过程中起着重要作用(Brokaw,1985)。林窗干扰是一种经常发生的重要干扰,也是森林循环更新的一个重要阶段。林窗为森林苗木更新提供了主要场所,它的形成和消失过程导致了森林不断发育与更新的生态

学过程。目前,林窗干扰对森林群落演替的影响研究在国外处于非常活跃的领域,国内尚处于起步阶段(Shugart,1984)。今后一个时期,随着研究工作的不断深入,林窗干扰研究必将在方法上不断创新。为了弄清林窗干扰能力及其与环境变化的关系,势必在林窗中更多地采用多种群模拟研究。这就从客观上要求尽可能吸收相关学科的研究成果和研究方法,尽快形成科学合理的技术方法体系(Melinda,1997)。这种综合性、高层次研究必将对在理论上解决种群分布及植物群落演替与进化问题具有重大意义。林窗理论对森林经营,特别是异龄林分的经营有重要的实践意义(Glenn-lewin,1992),林窗理论已应用于热带和温带森林经营中。比如,在秘鲁的亚马逊河流域,根据亚热带森林动态中林窗的作用,实施采伐带交替带状择伐经营,从而达到促进森林更新,维持森林发展的目的。森林动态中林窗作用的研究,与森林资源和生物多样性的保护结合起来,将对推动森林生态学的发展起着一定的促进作用(Gordon等,2001)。该理论可用于特有的建群种保护及特定地区的森林抚育更新和合理利用。太白红杉(*Larix chinensis*)是陕西秦岭山地特有种,为国家二级保护物种,以纯林或与其他植物种混交林的方式分布于秦岭太白山2600~3600m地段,是该地区森林的上线唯一的乔木树种。此类群落对秦岭高山的水土保持、山石稳固、水源涵养等有着重要的作用。对太白红杉群落初步研究发现,在一些林窗地区,有较多的太白红杉幼苗,自然更新良好;而在林下,特别是在郁闭度较高的林下,太白红杉幼苗很少或几乎没有,自然更新较差。为促进其自然更新及种群数量的增加,我们可在太白红杉郁闭度较高的混交林地段,对其他乔木树种进行合理的择伐,使林窗尽快形成,来加快森林群落向太白红杉纯林的演替进程,从而促进太白红杉种群数量迅速增长,达到科学保护太白红杉的目的。可以预见,随着新方法、新理论和新技术的不断引入,林窗理论将为现代生态学研究建立新的起点,并为森林经营、管理和恢复提供科学依据(Nadir等,2003)。

参考文献:

- 彭少麟. 1996. 南亚热带森林群落动态学[M]. 北京: 科学出版社.
- Knap. 1985. 植被动态[M]. 李博,等(译). 北京: 科学出版社.
- Augsburger CK. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens[J]. *Ecology*, **65**: 1705-1712.
- Borman FH, Likens GE. 1979. Pattern and process in a forest ecosystem[M]. New York: Springer-Verlag.
- Brokaw NVL. 1985. Gap phase regeneration in a tropical forest[J]. *Ecology*, **66**: 682-687.
- Coates KD. 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada[J]. *Forest Ecology and Management*, **155**: 387-398.
- Commell JH, Slatyer RO. 1977. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization[J]. *American Naturalist*, **111**: 119-144.
- Dai XB. 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden[J]. *Forest Ecology and Management*, **84**: 187-197.
- Du JX(窦军霞), Zhang YP(张一平), Ma YX(马友鑫), et al. 2001. Characteristics of thermal effects and seasonal variation different thermal active surfaces of canopy gaps in tropical seasonal rain forest(热带季节雨林林窗边缘不同热力作用面热力效应的季节变化特征)[J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9**(4): 366-372.
- Dumpep. 1971. Fundamentals of Ecology[M]. Philadelphia: Saunders Co.
- Glenn-lewin DC. 1992. Plant succession: theory and prediction[M]. London: Chapman & Hall.
- Gordon WF, Richard AF, Trofymow JA, et al. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for forest canopy structure and gap light transmission[J]. *Agricultural and Forest meteorology*, **27**: 249-263.
- Gorhami E, Vitoousek PM, Reiners WR. 1979. The relation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 53-84.
- Igor. 1999. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in sphagnum-Myrtillus old-growth forests[J]. *Forest Ecology and Management*, **115**: 71-83.
- Janet S, Melinda M. 2001. Modeling canopy openness and understory gap patterns based on image analysis and mapped tree data[J]. *Forest Ecology and Management*, **149**: 217-233.
- Li XG(李旭光), He WM(何维明), Dong M(董鸣). 1997. A preliminary study on gap dynamics of *Gordonia acuminata* population in Jinyun Mountain(缙云山大头茶种群林窗动态的初步研究)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **17**(5): 543-548.
- Melinda M. 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla Thuja plicata* forests[J]. *Forest Ecology and Management*, **94**: 175-186.
- Myers GP, Newton AC, Melgarejo O. 2000. The influence of canopy gap size on natural regeneration of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) in Bolivia[J]. *Forest Ecology and Management*, **127**: 119-128.
- Nadir E, Kenneth FR. 2003. Spatial analysis of forest gaps resulting from bark beetle colonization of red pines experien-

嵩明海菜花 新变种 图 1

Ottelia acuminata (Gagnep.) Dandy var. *songmingensis* Z. T. Jiang, H. Li et Z. L. Dao, var. nov. Fig. 1.

A var. *acuminata* differt lamina vittiformi, crassea, papyracea, opaca, apice obtusa vel mucronata, basi attenuata in petiolum gradatim decurrenti.

China Yunnan (云南): Songming County (嵩明县), Heilongtan Spring (黑龙潭), alt. 1 965 m, in slowly flowing ditches, from 40 cm to 1 m or more deep, 21 Aug. 2003, Z. T. Jiang (蒋柱檀) & Z. L. Dao (刀志灵) 221 (♂, holotype, KUN); Z. T. Jiang (蒋柱檀) & Z. L. Dao (刀志灵) 222 (♀, paratype, KUN); Sept. 1980, H. Li (李恒) & B. Y. Qiu (邱炳云) 512 (KUN); Songming County (嵩明县), Qionglongtan Spring (青龙潭), alt. 1 515 m, in slowly flowing ditches, from 1.5 m to 3 m or more deep, 7 Aug. 2004, Z. T. Jiang (蒋柱檀) & Z. L. Dao (刀志灵) 236 (♀, KUN). Songming County (嵩明县), Shangcunlongtan Spring (上村龙潭), alt. 1 515 m, in slowly flowing ditches, from 50 cm to 1.5 m or

more deep, 8 July 2004, Z. T. Jiang (蒋柱檀) & Z. L. Dao (刀志灵) 240 (♂, KUN).

本变种与原变种不同在于叶片带状厚纸质,不透明,先端钝圆或具短尖,基部渐狭,下延成翅。该变种仅局限于云南省嵩明县的黑龙潭、青龙潭和上村龙潭;染色体数目 $2n=22$ 。海菜花原变种叶片膜质,半透明,形状多变,由披针形、长椭圆形、狭卵形、广卵形至宽心形,先端急尖、渐尖,基部楔形、圆形、心形至深心形;分布于广西西部、四川西南部、贵州和云南的大部分地区;染色体 $2n=22$ 。

嵩明海菜花与波叶海菜花 (*O. acuminata* var. *crispa* (Hand. -Mazz.) H. Li) 的叶片都呈长带状较为相似,但嵩明海菜花叶片边缘全缘或略具波状褶皱,叶脉、佛焰苞、花梗、萼片背面中脉上无疣刺及疣凸,仅果棱上有疣凸;而波叶海菜花叶缘显著呈波状反转,叶脉、佛焰苞、花梗、萼片、中脉背面、果棱上有疣刺或疣凸,两变种易于区分。此外,波叶海菜花仅局限于云南省宁蒗县的泸沽湖,其染色体 $2n=20$,也显然与嵩明海菜花不同。

(上接第 423 页 Continue from page 423)

cing belowground herb ivory and infection[J]. *Forest Ecology and Management*, **177**: 145—153.

Runkle JR. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States[J]. *Ecology*, **62**: 1 041—1 051.

Runkle JR. 1990. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance[J]. *Forest Research*, **20**: 632—641.

Shugart HH. 1984. A theory of forest dynamics[M]. New York: Springer-Verlag.

Spies TA, Franklin JF. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forest of the Pacific Northwest [J]. *Ecology*, **70**: 543—545.

Takuya K, Yoh I, Naoki F. 1996. Forest spatial dynamics with expansion total gap area and gap size distribution[J]. *Journal of Theoretical Biology*, **180**: 229—246.

Uhl CK, Clark ND, Maquino P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian tree fall gaps[J]. *Ecology*, **69**: 751—763.

Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community [J]. *Ecology*, **35**: 1—22.

Whitmore TC. 1989. Changes over twenty one years in the Kolombangara rain forests[J]. *Journal of Ecology*, **77**: 469

—483.

Whittaker RH. 1979. Classifying species according to their demographic strategy [J]. *American Naturalist*, **113**: 185—200.

William P, Todd SF, Licona JC. 2003. Natural regeneration of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests [J]. *Forest Ecology and Management*, **181**: 313—322.

Zang RG (臧润国), Xu HC (徐化成). 1998a. Advances in forest gap disturbance research (林隙干扰研究进展) [J]. *Sci Silv Sin* (林业科学), **34**(1): 90—98.

Zang RG (臧润国), Liu T (刘涛), Guo ZL (郭忠凌), et al. 1998b. Gap disturbance regime in a broad leaved-Korean pine forest in the Changbai Mountain Natural Reserve (长白山自然保护区阔叶红松林林隙干扰状况的研究) [J]. *Acta Phytocol Sin* (植物生态学报), **22**(2): 135—142.

Zang RG (臧润国), Guo ZL (郭忠凌), Gao WT (高文韬). 1998c. Gap regeneration in a broad-leaved Korean pine forest in Changbai Mountain Natural Reserve (长白山自然保护区阔叶红松林林隙更新的研究) [J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **9**(4): 349—353.