

哀牢山常绿阔叶林乔木树种的幼苗组成 及时空分布特征

巩合德^{1,2} 杨国平¹ 鲁志云¹ 刘玉洪¹ 曹敏^{1*}

1 (中国科学院西双版纳热带植物园, 热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 哀牢山自然保护区的常绿阔叶林面积达到504 km², 是我国亚热带常绿阔叶林保存面积最大的保护区之一。2008年, 中国科学院西双版纳热带植物园在哀牢山自然保护区的中山湿性常绿阔叶林核心区建立了一块6 ha的森林动态监测样地。为了了解哀牢山中山湿性常绿阔叶林树种幼苗组成和分布特征及其存活和死亡的规律, 对样地中的幼苗分别进行了定位监测和动态研究。结果表明, 重要值居前10位的林下幼苗中, 有5种是重要值居前10位的树种。从雨季末期到旱季末期, 幼苗的数量和种类都大量减少, 原因可能是由于干旱胁迫的影响。在林窗中央和林窗边缘, 新增的幼苗数量和种类都较多, 死亡率较低, 而林冠下新增的幼苗死亡率较高。可见, 林窗的出现可能更有利于某些树种幼苗的定居, 从而维持了森林树种的多样性。

关键词: 干旱胁迫, 林窗, 存活, 更新

Composition and spatio-temporal distribution of tree seedlings in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan

Hede Gong^{1,2}, Guoping Yang¹, Zhiyun Lu¹, Yuhong Liu¹, Min Cao^{1*}

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Ailao Mountain National Nature Reserve covers 504 km² and is one of the largest tracts of evergreen broad-leaved forests in China. A 6-ha plot was established in the reserve in 2008 by Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, for the purpose of monitoring long-term dynamics of the forest. Tree seedlings were sampled in this plot to understand their composition and spatio-temporal distribution. Five of the top 10 seedling species in terms of importance values were the same as 5 of the top 10 adult tree species with the highest importance values. Both abundance and species richness of tree seedlings dropped between the end of the rainy season and the end of dry season, likely due to drought stress. Seedlings in canopy gaps were richer in species, more abundant in terms of density, and experienced lower mortality compared with those under the forest canopy, suggesting that forest gaps facilitate the recruitment of seedlings in the forest.

Key words: drought stress, forest gap, survival, regeneration

在森林中, 一些树种的幼苗个体以幼苗库的形式长期存在于林下荫蔽的环境中, 等待森林冠层林窗出现后才能获得成功更新的机会(Uhl *et al.*, 1988;

Webb, 1989)。因此, 林窗的出现对于树种幼苗的定居以及森林更新有着重要的意义(Popma *et al.*, 1988)。闫兴富和曹敏(2008)对西双版纳热带雨林的

收稿日期: 2011-01-16; 接受日期: 2011-03-20

基金项目: 中国科学院创新项目“哀牢山亚热带森林生态系统研究站强化建设项目”和云南省科技计划项目(2010CD111)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: caom@xtbg.ac.cn

研究表明,与林冠下以及林窗边缘相比,处于林窗中央的绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)幼苗的各项生长指标均达到最佳,说明林窗中央较强的光照环境有利于定居后幼苗的生长。干扰发生后,林下的环境条件对于种子萌发以及幼苗的定居起着重要作用,但幼苗的早期生长速率也能够强烈地影响甚至决定幼苗能否成功定居(Huston & Smith, 1987)。因为在幼苗的发育初期,其子叶中贮藏的碳水化合物和矿物质较少,不能满足幼苗生长的需要,所以,轻微的环境胁迫往往就可能导致幼苗的死亡(Kozlowski, 2002)。

水分是影响幼苗生长的关键因子之一,水分胁迫能够明显地抑制幼苗的更新和生长。研究发现,在一定范围内,部分植物的叶片总数随着土壤水分的减少而减少,单个叶片的伸展也较小,从而导致叶片面积的减小。幼苗的比叶面积(specific leaf area, SLA)也随水分胁迫的加强而减小,以增加单位叶面积对CO₂的吸收量,还可以在土壤水分亏缺时提高水分的利用效率(Burslem *et al.*, 1996)。Lambers和Poorter(1992)认为,植物可能主要是通过降低幼苗的比叶面积来调整光合产物在叶片中的分配,以防御干旱带来的叶片损伤;植物还可以通过改变生物量在不同器官之间的分配和提高净同化效率以抵抗水分胁迫。生物量分配向根系的转移可以保证根系充分地养分和水分接近,增加植物氮化合物的浓度并提高单位叶面积的光合作用能力(Lambers & Poorter, 1992)。在荫蔽环境下,如果一种植物比另一种植物具有相对较高的相对生长速率(relative growth rate, RGR),那么它在全光照条件下反而会表现为较低的相对生长速率(Thomas & Bazzaz, 1999),这就是说,植物在不同的光照条件下生长情况可能有很大差异。

尽管在林冠下和大多数小林窗中的光合有效辐射很弱,但因为透光度较高的大林窗的发生频率很低,因此对大多数树种的更新并不是必需的,树木的幼苗能够形成利用林下低光照而成功定居并最终发育到成熟阶段的策略(Osunkoya *et al.*, 1994)。于洋等(2007)对热带雨林中的绒毛番龙眼幼苗早期定居的研究表明,不同的光照强度对幼苗生长有不同影响:幼苗在弱光环境下能够长期存活并缓慢生长,但在林窗环境下则有较高的相对生长速率。

2008年,中国科学院西双版纳热带植物园在哀牢山自然保护区的中山湿性常绿阔叶林核心区建立了一块面积为6 ha的森林动态监测样地。本文基于此样地750个1 m × 1 m的小样方的幼苗定位调查数据和120个1 m × 1 m小样方幼苗的动态监测数据,对这一森林类型不同季节的幼苗组成和分布进行了分析,旨在初步了解样地中幼苗的增补规律,为揭示常绿阔叶林树种幼苗的季节动态及合理保护其物种多样性提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 研究区域概况

研究区域位于云南省中部的哀牢山国家级自然保护区的徐家坝地区,地理位置为24°32' N, 102°01' E, 海拔2,400–2,600 m。根据哀牢山森林生态系统研究站的长期监测资料,研究区域的平均年降雨量为1,931 mm,旱季、雨季分明,雨季(5–10月)的降雨量占年降雨量的85%左右。年平均蒸发量为1,485 mm,年平均温度为11.3°C,最热月(7月)气温为16.4°C,最冷月(1月)气温为5.4°C,无霜期为200 d左右。土壤的成土母质由片岩、片麻岩和闪长岩组成,多发育为典型的黄棕壤,土壤肥沃、偏酸性(pH为4.4–4.9),土壤表面由厚度为3–7 cm的凋落物层覆盖,土壤有机碳、全氮和全磷含量分别为12.91%、0.52%和0.06%,土壤表面的C/N比为14.4,深度为30–50 cm土壤的C/N比为15.3(Liu *et al.*, 2002)。

哀牢山的中山湿性常绿阔叶林保护完好,主要由壳斗科、茶科、樟科和木兰科的树种组成。其中,壳斗科的木果柯(*Lithocarpus xylocarpus*)、变色锥(*Castanopsis wattii*),茶科的南洋木荷(*Schima noronhae*)、翅柄紫茎(*Stewartia pteropetiolata*)、云南连蕊茶(*Camellia forrestii*),樟科的黄心树(*Machilus gamblei*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*),木兰科的红花木莲(*Manglietia insignis*)、多花含笑(*Michelia floribunda*)是乔木层的主要优势种。此外,林中藤本植物和附生植物也相当丰富和发达,层间植物以木质大藤本为常见,附生植物以苔藓和蕨类植物为主,形成奇特的森林景观(邱学忠, 1998)。

1.2 调查方法

样地建设:哀牢山常绿阔叶林6 ha样地的建设遵循美国史密森热带研究所的热带森林研究中心1980年在巴拿马Barro Colorado Island建立的50 ha

样地的技术规范(Condit, 1998)。整个样地东西长200 m, 南北长300 m, 被划分为150个20 m × 20 m的样方。我们鉴定并记录了6 ha样地中所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的乔木, 并对每株树木进行编号, 测量了其胸径和空间位置。

幼苗定位调查: 在每个20 m × 20 m的样方中, 随机选择其中5个1 m × 1 m的小样方(共750个, 占样地总面积的1.25%, 均为林冠下的生境), 分别调查和记录其中的乔木幼苗(高度 ≤ 50 cm)的数量和种类。2008年10月份(雨季末期)初查, 2009年4月份(旱季末期)定位复查。

幼苗动态监测: 选择实际面积为100–200 m²的代表性林窗(李贵才等, 2003)10个, 在每个林窗中心至边缘的东、南、西、北四个方向上分别在林窗中心、林窗边缘各设置1个1 m × 1 m的小样方。同时, 沿上述四个方向在距林窗边缘10 m的林冠下分别设置1个1 m × 1 m的小样方, 共120个幼苗监测小样方, 分别代表林窗中心、林窗边缘和林下生境。对各小样方中的乔木幼苗进行标记, 并记录幼苗的种类、数量和植株高度。每2周复查一次, 共监测1年(2008年12月8日至2009年12月8日)。

1.3 数据分析

乔木重要值 = (相对密度 + 相对频度 + 相对优势度)/3(孙儒泳等, 2002)。其中计算相对频度的总样方数为150个(20 m × 20 m)。

幼苗重要值 = 相对多度 + 相对频度 (李晓亮等, 2009)

相对多度 = (某种的多度/所有种的多度和) × 100

相对频度 = (某种的频度/所有种的频度和) × 100

幼苗死亡率 = (初查数量 - 复查数量) × 100 / 初查数量(刘宪钊等, 2008)

数据分析采用Excel和SPSS数据处理软件(<http://www.spss.com.cn/>)。

2 结果

2.1 幼苗分布及季节变化特征

在750个1 m × 1 m的小样方中, 2008年10月(雨季末期)初查共记录了幼苗3,493株, 隶属于21科36属49种。幼苗个体数量大于100株的有8个种, 其中个体数最多的为黄心树(1,195株), 其次为多花山矾

(*Symplocos ramosissima*) (861株)。按照750个样方统计, 这2个种的幼苗密度也均大于1株/m²。幼苗出现的相对频度以多花山矾最大(26.96%), 其次为黄心树(11.87%); 重要值最大的也是多花山矾(51.61), 其次是黄心树(46.08)(表1)。重要值在前10位的树种中(表2), 有5个树种的幼苗出现在重要值排序前10位的幼苗组成表中(即多花山矾、硬壳柯、云南连蕊茶、珊瑚冬青、南洋木荷)。

在同样的小样方中, 2009年4月(旱季末期)共记录了幼苗3,056株, 与雨季末期相比, 有6个种消失, 但新增了1个种, 幼苗总体死亡率为12.51%。重要值在前10位的幼苗中(依照第一次幼苗调查数据, 即雨季末期调查的数据计算), 有8种幼苗死亡率大于10%, 其中中缅八角(*Illicium burmanicum*)死亡率最高(为18.60%), 瑞丽鹅掌柴(*Schefflera shweliensis*)死亡率最低(为1.60%)。多花山矾是胸径1 cm 以上的主要乔木树种, 也是幼苗定位调查中重要值最大的幼苗树种, 但其数量由雨季末的861株减少到旱季末的730株, 出现的小样方数量也由445个减少到398个。然而, 珊瑚冬青(*Ilex corallina*)的幼苗数量不但没有减少, 反而增加了12.84%(表1)。

2.2 幼苗动态变化特征

在120个幼苗动态调查小样方中, 共监测了幼苗578株。监测期间新萌发幼苗205株, 其中死亡79株(表3), 占新萌发幼苗总数的38.54%。新增幼苗数量最多的月份是在9月(雨季末), 最少是在3月(旱季末), 而3月同时也是幼苗死亡最多的月份, 1月份幼苗死亡的数量最少(图1)。但新增的幼苗数量和每月降雨量的相关性并不显著($P = 0.19$), 幼苗死亡数量也和每月降雨量没有显著相关($P = 0.13$)。

新增幼苗种类26种, 其中林窗中心18种, 林窗边缘16种, 林冠下14种(表3)。个体数量在前4位的树种依次是宿鳞稠李(*Padus perulata*)、南洋木荷、多花山矾和中缅八角, 占新增幼苗数量的66.83%。死亡幼苗种类有24种, 死亡个体数量在前4位的树种依次是黄心树、宿鳞稠李、多花山矾和中缅八角, 占所有死亡幼苗总数的71.04%。

幼苗的死亡率和萌发率在3种生境之间存在显著差异($P < 0.01$)。从数量上看, 在林冠下的生境中新萌发的幼苗数量最少, 但幼苗死亡数量最多, 新增的幼苗死亡率达到57.63%(表3)。胸径1 cm 以上的多花山矾在6 ha样地中的个体数量仅次于云南连

表1 哀牢山常绿阔叶林动态监测样地重要值在前10位的幼苗种类及其数量特征

Table 1 Quantitative characteristics of the top ten seedling species with the highest importance values in the evergreen broad-leaved forest dynamic plot in the Ailao Mountains

序号 Rank	种名 Species	幼苗个体数 No. of seedlings		出现样方数 No. of quadrats present		相对频度 Relative frequency		相对多度 Relative density		重要值 Importance value		死亡率 Mortality rate (%)
		初查 First survey	复查 Second survey	初查 First survey	复查 Second survey	初查 First survey	复查 Second survey	初查 First survey	复查 Second survey	初查 First survey	复查 Second survey	
1	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	861	730	445	398	26.96	26.31	24.65	23.89	51.61	50.20	15.21
2	黄心树 <i>Machilus gamblei</i>	1,195	1,055	196	183	11.87	12.10	34.21	34.52	46.08	46.62	11.72
3	硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	161	136	125	113	7.57	7.47	4.61	4.45	12.18	11.92	15.53
4	云南连蕊茶 <i>Camellia forrestii</i>	163	145	124	118	7.51	7.80	4.67	4.74	12.18	12.54	11.04
5	瑞丽鹅掌柴 <i>Schefflera shweliensis</i>	188	185	112	108	6.78	6.05	5.38	7.14	12.16	13.19	1.60
6	珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i>	148	167	108	122	6.54	5.46	4.24	8.06	10.78	13.52	-12.84
7	多果新木姜子 <i>Neolitsea polycarpa</i>	120	101	91	86	5.51	3.31	3.44	5.68	8.95	8.99	15.83
8	黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	117	98	57	55	3.45	3.21	3.35	3.64	6.80	6.85	16.24
9	南洋木荷 <i>Schima noronhae</i>	66	55	43	38	2.60	1.80	1.89	2.51	4.49	4.31	16.67
10	中緬八角 <i>Illicium burmanicum</i>	43	35	32	27	1.94	1.15	1.23	1.78	3.17	2.93	18.60

表2 哀牢山常绿阔叶林动态监测样地重要值在前10位的树种

Table 2 Top ten tree species with the highest importance values in the evergreen broad-leaved forest dynamic plot in the Ailao Mountains

序号 Rank	种名 Species	相对密度 Relative density	相对频度 Relative frequency	相对优势度 Relative dominance	重要值 Importance value
1	硬壳柯 <i>Lithocarpus hancei</i>	7.86	5.01	27.48	13.45
2	变色锥 <i>Castanopsis wattii</i>	4.46	4.75	16.06	8.42
3	云南连蕊茶 <i>Camellia forrestii</i>	14.11	5.19	1.02	6.77
4	云南越桔 <i>Vaccinium duclouxii</i>	11.17	4.48	3.06	6.24
5	木果柯 <i>Lithocarpus xylocarpus</i>	1.99	3.70	12.10	5.93
6	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>	9.88	4.52	1.84	5.41
7	山矾 <i>S. sumuntia</i>	9.17	4.97	1.46	5.20
8	南洋木荷 <i>Schima noronhae</i>	1.48	3.29	7.31	4.03
9	滇润楠 <i>Machilus yunnanensis</i>	3.21	4.97	3.38	3.86
10	珊瑚冬青 <i>Ilex corallina</i>	3.21	3.62	3.62	3.48

表3 哀牢山常绿阔叶林动态监测样地不同生境幼苗新增和死亡数量(2008.12至2009.12)

Table 3 Number of recruitment and death of tree seedlings in different habitats of the evergreen broad-leaved forest dynamic plot in the Ailao Mountains between December 2008 and December 2009

生境 Habitat	原幼苗 Seedlings at initial census		新增幼苗 Recruited seedlings		
	原数量 Numbers	死亡数量 No. of death (%)	数量 Numbers	死亡数量 No. of death (%)	种数 No. of species
林窗中心 Gap center	154	29 (18.83%)*	71	23 (32.39%)*	18
林窗边缘 Gap edge	166	29 (17.47%)*	75	22 (29.33%)*	16
林冠下 Under canopy	258	46 (17.83%)*	59	34 (57.63%)*	14
合计 Total	578	104	205	79	26

每种生境均设置40个1 m × 1 m样方; * 同列不同生境之间差异显著(P < 0.01) Each habitat include 40 plots (1 m × 1 m). * Different habitats in the same row mean significant difference at 0.01 level.

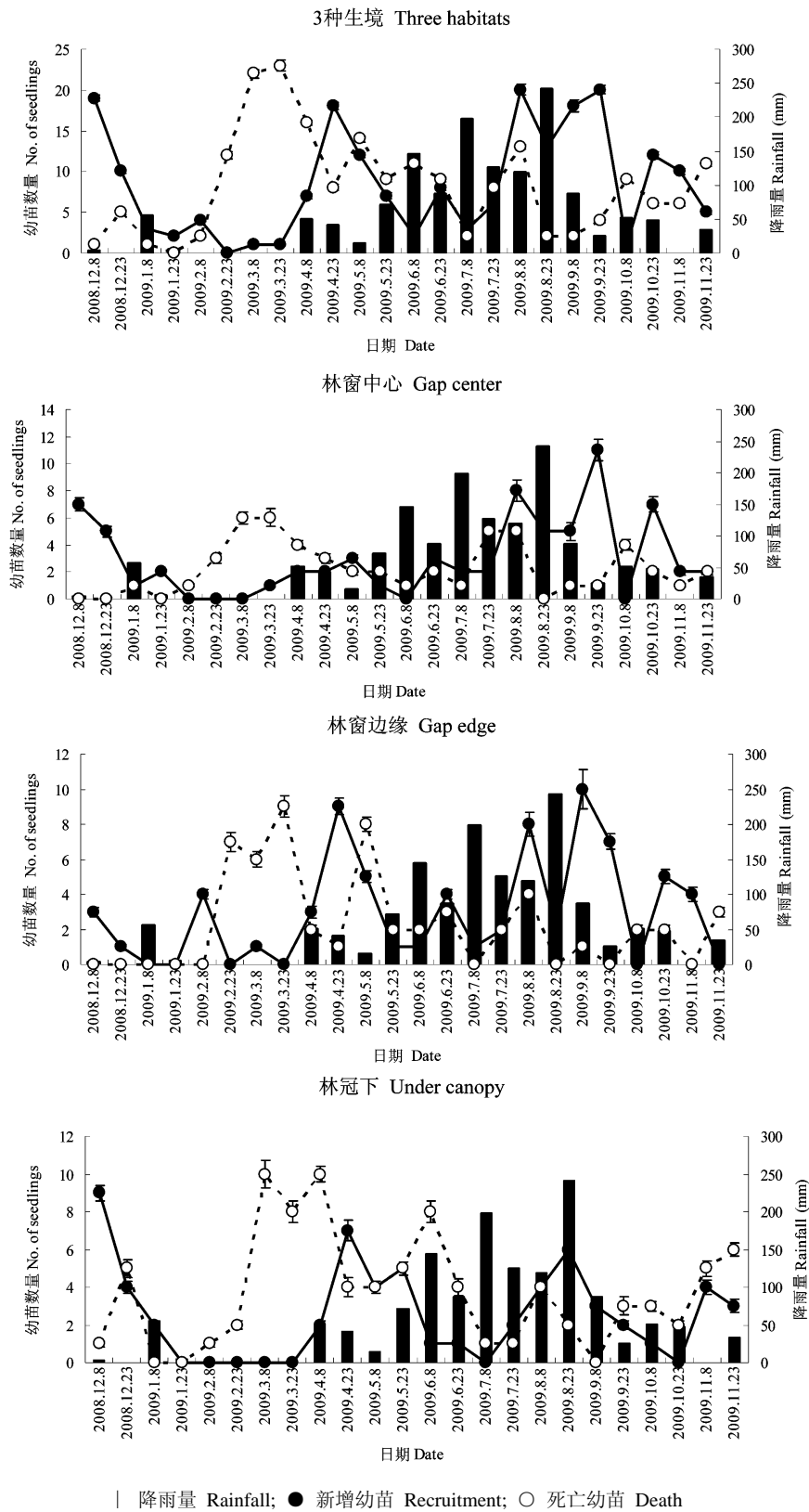


图1 3种生境每半个月的幼苗数量动态及降雨量(2008.12–2009.12)。
 Fig. 1 Dynamics of numbers of seedlings and rainfall every half month in three habitats (2008.12–2009.12).

蕊茶和云南越桔(*Vaccinium duclouxii*), 其幼苗在林窗中心、林窗边缘和林下分别增加19、8和4株, 分别死亡13、4和7株。林窗中心幼苗数量增加最多的是多花山矾, 林窗边缘和林冠下幼苗数量增加最多的是宿鳞稠李。

3 讨论

3.1 幼苗分布及季节变化特征

5个主要的幼苗树种也是胸径1 cm 以上的主要乔木树种, 西双版纳热带雨林20 ha样地(李晓亮等, 2009)和长白山阔叶红松林25 ha样地(张健等, 2009)也得出了类似的结果。而幼苗处于绝对优势数量的黄心树不属于重要值在前10位的树种, 可能是由于松鼠不喜欢食用黄心树种子, 其母株周围容易形成较高的幼苗密度, 但由于干旱和密度制约等因素的影响, 这些幼苗很难发育成幼树。乔木层优势树种变色锥和木果柯的种子极易被松鼠吃掉, 而且种子外壳坚硬, 在林冠状态下很难萌发, 所以幼苗也很少。这也说明该森林中种子和新增幼苗的数量与这些树种在森林中是否占优势没有直接的关联性。

在2008年10月至2009年4月的6个月内, 林下幼苗的死亡率达到12.51%, 与西双版纳热带雨林(李晓亮等, 2009)的26.49%相比较, 死亡率要低得多。可能的原因是该研究区域的年降雨量比西双版纳大(哀牢山年降雨量1,931 mm, 西双版纳年降雨量1,400 mm), 但年均温较低(哀牢山年均温11.3°C, 西双版纳年均温21.5°C), 特别是旱季末期的气温比西双版纳低, 减少了土壤水分的蒸发, 有利于幼苗的存活。尽管如此, 在该森林中, 旱季末期的幼苗数量及出现样方数仍然比雨季末期少(表1), 这说明干旱胁迫可能还是幼苗死亡的主要原因, 只是干旱强度尚未达到西双版纳的水平。而瑞丽鹅掌柴和珊瑚冬青幼苗则保持较低的死亡率, 甚至后者数量还有一定增长, 可能是由于这些幼苗有相对较强的耐阴性以及对干旱的适应性。

3.2 幼苗动态变化特征

相对于林冠下的生境, 林窗和林窗边缘新增的幼苗数量和种类都较多, 死亡的幼苗数量却较少, 而林冠下新增幼苗的死亡率较高(57.63%), 均有显著差异($P < 0.01$)。这说明林下光环境可能对幼苗存活有明显的限制作用, 林窗环境更有利于幼苗的存

活及其多样性的维持(刘庆和吴彦, 2002; Enoki & Abe, 2004)。另外, 土壤水分、枯枝落叶层、坡度、坡向、林冠盖度和动物活动等也可能是影响幼苗种群动态的因素之一(Poorter & Rose, 2005; Wright *et al.*, 2005)。旱季末期新增的幼苗数量最少, 而死亡的幼苗数量最多, 证明了季节性的干旱胁迫对幼苗的存活具有重要的作用(闫兴富和曹敏, 2008; 李晓亮等, 2009)。

在林窗中心, 多花山矾的幼苗数量增加最多, 说明它们在高光环境下更易存活。样地内宿鳞稠李的成年大树虽然仅有12株, 但均分布在林窗附近, 所以其幼苗数量在林窗边缘和林冠下增加最多, 这也说明宿鳞稠李的幼苗在林窗中心竞争不过其他种类的幼苗(如多花山矾)。

致谢: 中国科学院西双版纳热带植物园哀牢山生态站为本研究提供了基本的研究条件和经费支持, 景东自然保护区给予了大量的支持。哀牢山站张一平站长为本项目开展提供了诸多条件和很多帮助, 李达文、纪金华和罗鑫等参加了野外调查工作。

参考文献

- Burslem D, Grubb PJ, Turner IM (1996) Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. *Biotropica*, **28**, 636–648.
- Condit R (1998) *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer, Berlin.
- Enoki T, Abe A (2004) Saplings distribution in relation to topography and canopy openness in an evergreen broad-leaved forest. *Plant Ecology*, **173**, 283–291.
- Huston M, Smith T (1987) Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist*, **130**, 168–198.
- Kozłowski TT (2002) Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, **158**, 195–221.
- Lambers H, Poorter H (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for ecological causes and consequences. *Advances in Ecological Research*, **23**, 187–261.
- Li GC (李贵才), He YT (何永涛), Han XG (韩兴国) (2003) Features of gaps of middle mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **22**(3), 13–17. (in Chinese with English abstract)
- Li XL (李晓亮), Wang H (王洪), Zheng Z (郑征), Lin LX (林

- 露湘), Deng XB (邓晓保), Cao M (曹敏) (2009) Composition, spatial distribution and survival during the dry season of tree seedlings in a tropical forest in Xishuangbanna, SW China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **33**, 658–671. (in Chinese with English abstract)
- Liu Q (刘庆), Wu Y (吴彦) (2002) Effects of gap size on regeneration of subalpine coniferous forests in northwest Yunnan. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **8**, 453–459. (in Chinese with English abstract)
- Liu WY, Fox JED, Xu ZF (2002) Biomass and nutrient accumulation in montane evergreen broad-leaved forest (*Lithocarpus xylocarpus* type) in Ailao Mountains, SW China. *Forest Ecology and Management*, **158**, 223–235.
- Liu XZ (刘宪钊), Lu YC (陆元昌), Liu G (刘刚), Zhou YH (周燕华) (2008) Regeneration of secondary *Liquidambar formosana* forest and dynamic change of seedlings. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology* (浙江林业科技), **28**(5), 14–19. (in Chinese with English abstract)
- Osunkoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW (1994) Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology*, **82**, 149–163.
- Poorter L, Rose S (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits. *Oecologia*, **142**, 378–387.
- Popma J, Bongers F, Martinez-Ramos M, Veneklaas E (1988) Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest: a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*, **4**, 77–88.
- Qiu XZ (邱学忠) (1998) *Studies on the Forest Ecosystem in Ailao Mountains, Yunnan, China* (哀牢山森林生态系统研究). Yunnan Science and Technology Press, Kunming. (in Chinese)
- Sun RY (孙儒泳), Li QF (李庆芬), Niu CJ (牛翠娟), Lou AR (娄安如) (2002) *Basic Ecology* (基础生态学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Thomas SC, Bazzaz FA (1999) Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology*, **80**, 1607–1622.
- Uhl C, Clark K, Dezzio N, Maquirino P (1988) Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology*, **69**, 751–763.
- Webb SL (1989) Contrasting windstorm consequences in two forests, Itasca State Park, Minnesota, USA. *Ecology*, **70**, 1167–1180.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderon O, Hernandez A (2005) Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, **86**, 848–860.
- Yan XF (闫兴富), Cao M (曹敏) (2008) Effects of forest gap on the seedling growth of a canopy tree species *Pometia tomentosa* in tropical rainforest of Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **19**, 238–244. (in Chinese with English abstract)
- Yu Y (于洋), Cao M (曹敏), Zheng L (郑丽), Sheng CY (盛才余) (2007) Effects of light on seed germination and seedling establishment of a tropical rainforest canopy tree, *Pometia tomentosa*. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **31**, 1028–1036. (in Chinese with English abstract)
- Zhang J (张健), Li BH (李步杭), Bai XJ (白雪娇), Yuan ZQ (原作强), Wang XG (王绪高), Ye J (叶吉), Hao ZQ (郝占庆) (2009) Composition and interannual dynamics of tree seedlings in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 385–396. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 马克平 责任编辑: 时意专)