

林窗对热带雨林冠层树种绒毛番龙眼幼苗生长的影响^{*}

闫兴富^{1,2} 曹 敏^{1**}

(¹中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; ²北方民族大学生命科学与工程学院, 银川 750021)

摘 要 在林窗中央、林窗边缘和林冠下 3 种不同光照梯度的森林生境中, 研究了西双版纳季节雨林冠层树种绒毛番龙眼幼苗的早期 (种子萌发后 10 周内) 生长和定居后 (实生苗生长 3 个月以上) 的生长特点. 结果表明: 绒毛番龙眼幼苗在早期生长阶段, 林窗中央的株高、基径、总干质量、单株叶面积和相对生长率最大, 分别为 24.45 cm、3.17 mm、0.79 g、122.45 cm² 和 14.78 ×10⁻³ g·d⁻¹. 林冠下根冠比 (0.87) 高于林窗中央 (0.20), 可能是光照和水分共同作用的结果. 林窗中央较强的光照有利于定居后幼苗的生长, 株高、基径、总干质量、单株叶面积、相对生长率和净同化率均在林窗中央最大, 实验结束时分别达到 31.48 cm、3.80 mm、2.22 g、174.52 cm²、2.29 ×10⁻³ g·d⁻¹ 和 2.54 ×10⁻⁵ g·cm⁻²·d⁻¹. 幼苗死亡可能与水分胁迫密切相关, 由水分胁迫引起的幼苗死亡率在林冠下最高 (26.88%), 但林冠下由脊椎动物捕食引起的幼苗死亡率较低 (2.93%), 从而使林冠下幼苗的最终存活率最高 (70.19%). 光照是影响绒毛番龙眼幼苗形态学调节的重要因素, 林窗中央不同生长阶段幼苗的比叶面积最低, 但相对生长率和净同化率最大. 水分胁迫和光照在幼苗定居后仍是影响幼苗生物量分配的重要因素, 林窗边缘幼苗的根冠比最高 (0.33).

关键词 林窗 光照梯度 绒毛番龙眼 幼苗生长 西双版纳季节雨林

文章编号 1001-9332(2008)02-0238-07 **中图分类号** Q948 **文献标识码** A

Effects of forest gap on the seedling growth of a canopy tree species *Pometia tomentosa* in tropical rainforest of Xishuangbanna. YAN Xing-fu^{1,2}, CAO Min¹ (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²College of Life Science and Engineering, Northern University for Nationalities, Yinchuan 750021, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2008, 19(2): 238-244.

Abstract: In this paper, the seedling's early growth and establishment of *Pometia tomentosa*, a canopy tree species in Xishuangbanna tropical seasonal rainforest, were investigated under different illumination gradients (gap center, gap edge, and under canopy). The seedling height, basal stem diameter, total dry mass, leaf area per seedling, and relative growth rate at early stage peaked in gap center, with the values of 24.45 cm, 3.17 mm, 0.79 g, 122.45 cm², and 14.78 ×10⁻³ g·d⁻¹, respectively. The seedlings had a higher root-shoot ratio under canopy (0.87) than in gap center (0.20) due to the influence of both illumination and water. The brighter illumination in gap center facilitated the growth of established seedlings, with the peaks of seedling height (31.48 cm), basal stem diameter (3.80 mm), total dry mass (2.22 g), leaf area per seedling (174.52 cm²), relative growth rate (2.29 ×10⁻³ g·d⁻¹), and net assimilation rate (2.54 ×10⁻⁵ g·cm⁻²·d⁻¹) attained by the end of the investigation. The death of established seedlings might be closely related to water stress. Under canopy, the death rate caused by water stress was the highest (26.88%) but that caused by the predation of vertebrates was the lowest (2.93%), which in final, induced the highest survival rate (70.19%) of the seedlings. Illumination was the important factor affecting the morphological regulation of *P. tomentosa* seedlings. In gap center, the specific leaf area of the seedlings at their different growth stages was the smallest, but their relative growth

^{*}中国科学院重要方向资助项目 (KZCX2-YW-430-03).

^{**}通讯作者. E-mail: caom@xtbg.ac.cn

2007-06-01收稿, 2007-12-13接受.

rate and net assimilation rate were the greatest. The root-shoot ratio of established seedlings peaked at gap edge (0.33), suggesting that water stress and illumination were the important factors affecting the biomass allocation of established seedlings.

Key words: forest gap; illumination gradient; *Pometia tomentosa*; seedling growth; Xishuangbanna seasonal rain forest

林窗是森林中由于老龄树死亡或自然、人为因素导致成熟阶段的林冠树种死亡后在森林中形成的空隙,是广泛存在于森林中的异质性生境结构。充分理解林窗对更新幼苗的影响是退化森林生态系统恢复与重建研究、“天然林保护工程”顺利实施和科学管理森林生态系统的基础^[1]。林窗的形成导致森林微环境的改变,引起诸如光环境、空气温湿度和土壤养分及资源有效性等因子发生变化,增加了森林环境的异质性^[2];林窗内森林地表光照增加、地表温度升高等^[3-5]有利于林窗中幼苗的生长与存活^[6-8]。Brown^[9]报道,林窗中央的幼苗生长最快;林窗中幼苗具有更高的干物质积累量^[10-11]。即使是强耐荫树种的幼苗,其正常生长也需要有林窗形成^[12]。

绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)是我国西双版纳热带雨林中的上层优势树种,植株高约 50 m,是该区沟谷雨林的标志树种,属国家三级保护植物,被列为濒危树种。绒毛番龙眼 千果榄仁 (*Terminalia myriocarpa*)林集中分布于 800 m 以下的沟谷两侧,局部地段可沿沟谷延伸至 1 000 m 左右,在沟谷中呈间断性、曲折走廊状分布。苏文华^[13]报道,绒毛番龙眼种群现存个体的 99.5%是幼苗。这些幼苗以部分休眠或全休眠状态等待多年,以期有机会转入充分生长。可以推断,林窗的形成可能对绒毛番龙眼幼苗生长有重要影响。为此,本文选择林窗中央、林窗边缘和林冠下 3 种森林生境,对移栽的绒毛番龙眼早期幼苗和定居后幼苗的生长进行两个生长季节的持续观测,研究了幼苗生长对不同光照强度和季节性水分状况的反应,探讨这一热带雨林珍稀树种的濒危机制,为该物种的保护和次生林恢复提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究地区位于云南省西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇 (21°50'N, 101°12'E, 海拔 750 m)。该区地处热带北缘,系澜沧江下游、北回归线以南、亚洲大陆向东南亚半岛的过渡地带,属热带季风气候,可分

为雾凉季 (11月至翌年 2月)、干热季 (3—4月)和湿热季 (5—10月),干、湿季分明。年均气温 21.4℃,最热月均温 25.3℃,最冷月均温 15.6℃。年均降水量 1 557 mm,其中干季 (11月至翌年 4月)降水量为 264 mm、雨季 (5—10月)为 1 293 mm,相对湿度 86%。土壤为砖红壤。调查样地位于中国生态系统研究网络 (CERN)西双版纳生态站 1 hm² 定位样地附近的绒毛番龙眼 千果榄仁林内,群落高度约 40 m,结构复杂,分层现象明显,乔木上层高 30 m 以上,主要优势树种有绒毛番龙眼、千果榄仁、云南玉蕊 (*Barringtonia macrostachya*)和大叶白颜树 (*Gironniera subaequalis*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计 在样地中从沟谷到山坡地段 (坡度约 40°)选择 3 个小林窗 (25 ~ 40 m²),每个林窗设置林窗中央 (gap center, GC)、林窗边缘 (gap edge, GE)和林冠下 (under canopy, UC) 3 种不同光照梯度的森林生境。将 LI-190SA 光量子探头 (美国 LI-COR 公司)在晴朗天气分别置于林缘裸地、GC、GE 和 UC 内,测得 3 种生境的光照强度 (PPFD)分别相当于自然全光照 (natural sunlight, NS)的 (7.6 ± 2.4) %、(3.8 ± 1.6) %和 (1.2 ± 0.3) %。在每一生境内分别设置 1 个 1 m × 2 m 的样方,用于幼苗的早期生长实验,为防止脊椎动物取食幼苗子叶,用焊接好的 1 m × 2 m × 1.2 m 的钢筋框罩住样方,牢固埋入地下约 0.2 m,并用钢丝网将钢筋框包围封闭。另设 3 个开放的 1 m × 1 m 的小样方用于幼苗定居后的生长实验。

1.2.2 种子采集及处理 绒毛番龙眼种子于 2005 年 8 月 28 日采自西双版纳州勐仑自然保护区小腊公路 55 km 处的原生绒毛番龙眼 千果榄仁林内。选择结果量较大的成年绒毛番龙眼植株,用高枝剪剪下结有果实 (果皮变黑)的枝条,摘取大小均匀、无病虫害的果实,剥去果皮堆积过夜,与湿沙混匀后,手工搓去种子外部的果肉,清水冲洗净后置于滤纸上,在遮荫环境下晾干种子表面水分,播种于 15.5% NS 的遮荫棚内催芽。

1.2.3 幼苗移栽 2005 年 9 月 12 日 (播种后 2 周),

幼苗长到高约 5 cm 时,选取大小一致的幼苗 10 株连根挖出带回实验室,洗净根系上的泥土,测定幼苗的初始生长量(总干质量)。剩余幼苗移栽于野外样地中 1 m × 2 m 样方的 1 m² 面积内(另外 1 m² 面积内移栽另一树种的幼苗,研究结果另文发表),每一样方移栽幼苗 50 株。

由于定居后的幼苗生长实验周期较长,所以这部分实验所用幼苗的移栽是在 2004 年进行的,2004 年 9 月中旬在林下采挖当年实生苗移栽于各样地的 1 m × 1 m 小样方中,每一小样方移栽幼苗 35 株,生长稳定 1 个月后,选生长基本一致的幼苗 25 株,用永久性塑料标签编号标记。

1.2.4 幼苗生长观测与生长参数计算 生长早期阶段的幼苗在移栽 8 周后,连根挖出带回实验室,洗净根系上泥土,测定幼苗株高、基径、复叶数、主根长和单株叶面积后,分根、茎(含叶轴)和叶分别于 85 烘箱中烘干 48 h 后称量,计算总干质量、根冠比、比叶面积和相对生长率。

从 2004 年 11 月底开始,测定定居后幼苗的株高、基径、复叶数、单株叶面积、最大叶轴长和复叶最多小叶数等,每隔 1~2 个月重复测定 1 次;统计水分胁迫引起的幼苗死亡数、脊椎动物捕食引起的幼苗死亡数和幼苗存活数,分别计算水分胁迫和脊椎动物捕食引起的幼苗死亡率及幼苗存活率。其中水分胁迫和脊椎动物捕食引起的幼苗死亡率以最初统计的幼苗总数为基础计算其累积值,幼苗存活率以现存幼苗数占最初幼苗总数的百分比计算。同时取各样地土样(重复 3 次)带回实验室,于 103 烘箱中烘干 48 h 后称量,测定土壤含水量(以干质量表示)。2005 年 10 月底收获全部现存幼苗,计算幼苗总干质量、根冠比、比叶面积、相对生长率(RGR)和净同化率(NAR)^[14]。

$$RGR = (\ln M_2 - \ln M_1) / (T_2 - T_1) \tag{1}$$

$$NAR = (M_2 - M_1) \times (\ln A_2 - \ln A_1) / (T_2 - T_1) \times (A_2 - A_1) \tag{2}$$

式中: M_2 、 M_1 、 T_2 、 T_1 分别为实验结束和开始时幼苗的总干质量(g)和时间(d); A_2 、 A_1 分别为实验结束和开始时幼苗的单株叶面积(cm²)。

1.3 数据处理

所有实验数据均在 SPSS 12.0 中用单因子方差分析(one-way ANOVA)进行生境间差异性分析。

2 结果与分析

2.1 不同生境的土壤含水量

由图 1 可以看出,2004 年 10 月—2005 年 3 月,绒毛番龙眼幼苗生长的森林生境土壤含水量持续降低,林窗中央(GC)、林窗边缘(GE)和林冠下(UC)的土壤含水量分别从 29.5%、29.8% 和 24.8% 降到 9.6%、11.9% 和 14.1%,随后逐渐升高;GC 和 GE 的土壤含水量均在 2005 年 8 月达到最高,分别为 23.8% 和 23.6%;UC 的土壤含水量在 2005 年 6 月达到最高,为 24.4%。

2.2 不同生境绒毛番龙眼幼苗的早期生长

由图 2 可以看出,GC 中幼苗株高、基径和相对生长率等生长参数最大,UC 最小,GE 中主根长和复叶数最大;GC 中幼苗总干质量显著高于 UC;根冠比在 3 种生境间差异显著($P < 0.01$),其大小顺序为 UC(0.869) > GE(0.772) > GC(0.199);单株叶面积在 GC 最大(122.45 cm²),显著高于 UC(51.87 cm²) ($P < 0.05$);比叶面积在 GC 和 GE 较小,在 UC 最大(334.9 cm² · g⁻¹),各生境间差异不显著;相对生长率在 GC 最大(14.78×10^{-3} g · d⁻¹),UC 最小(3.97×10^{-3} g · d⁻¹),但各生境间差异不显著。

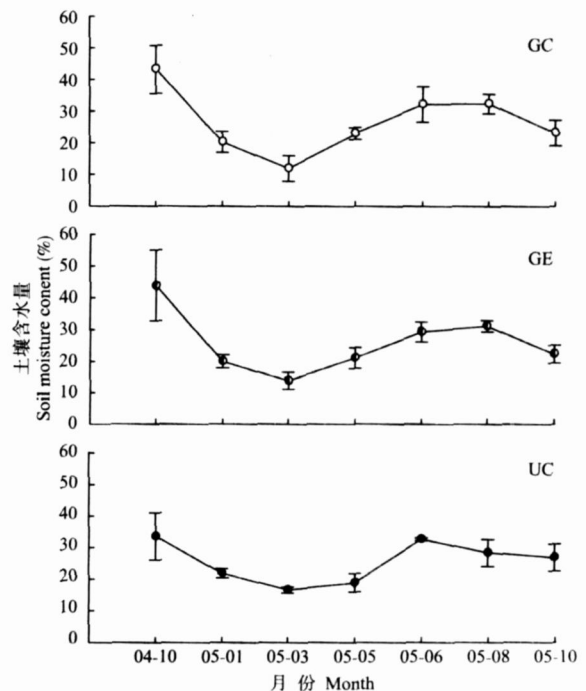


图 1 绒毛番龙眼-干果榄仁林内不同生境的土壤含水量变化
Fig 1 Changes of soil moisture content in different habitats of *P. tamentosa*-*T. myriocarpa* forest
GC: 林窗中央 Gap center; GE: 林窗边缘 Gap edge; UC: 林冠下 Under canopy. 下同 The same below.

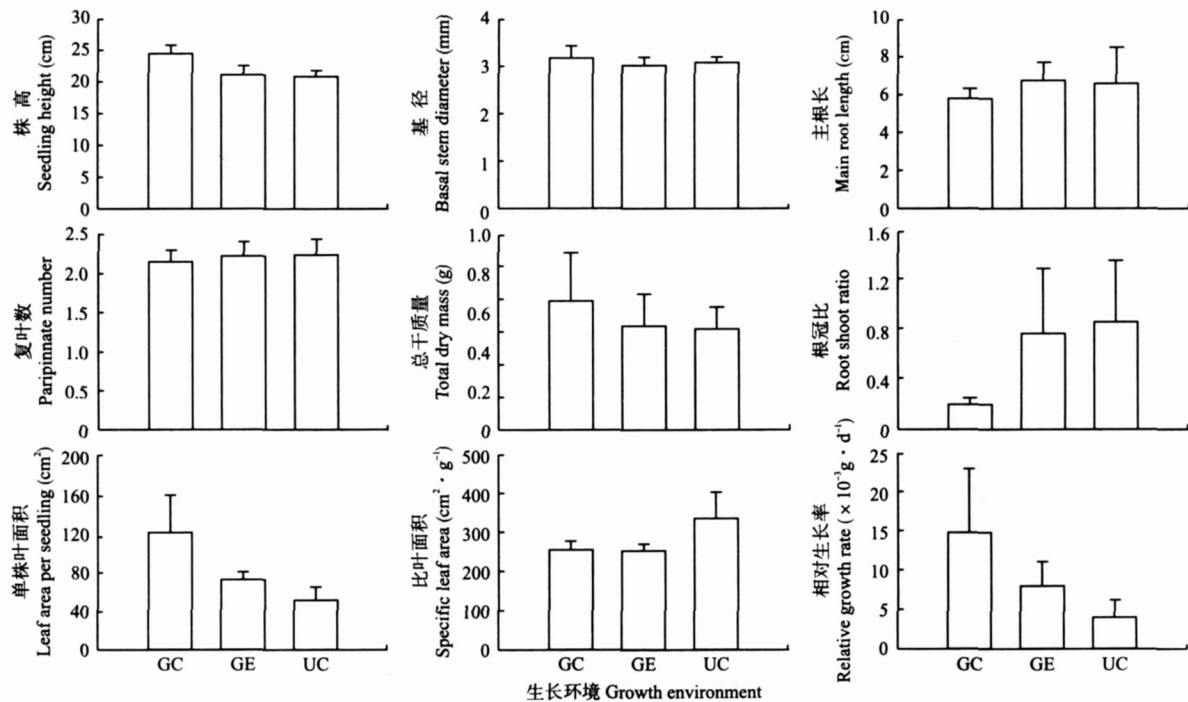


图2 绒毛番龙眼-千果榄仁林内不同生境绒毛番龙眼幼苗的早期生长参数
Fig. 2 Growth parameters of early *P. tomentosa* seedlings in different habitats of *P. tomentosa* – *T. myriocarpa* forest.

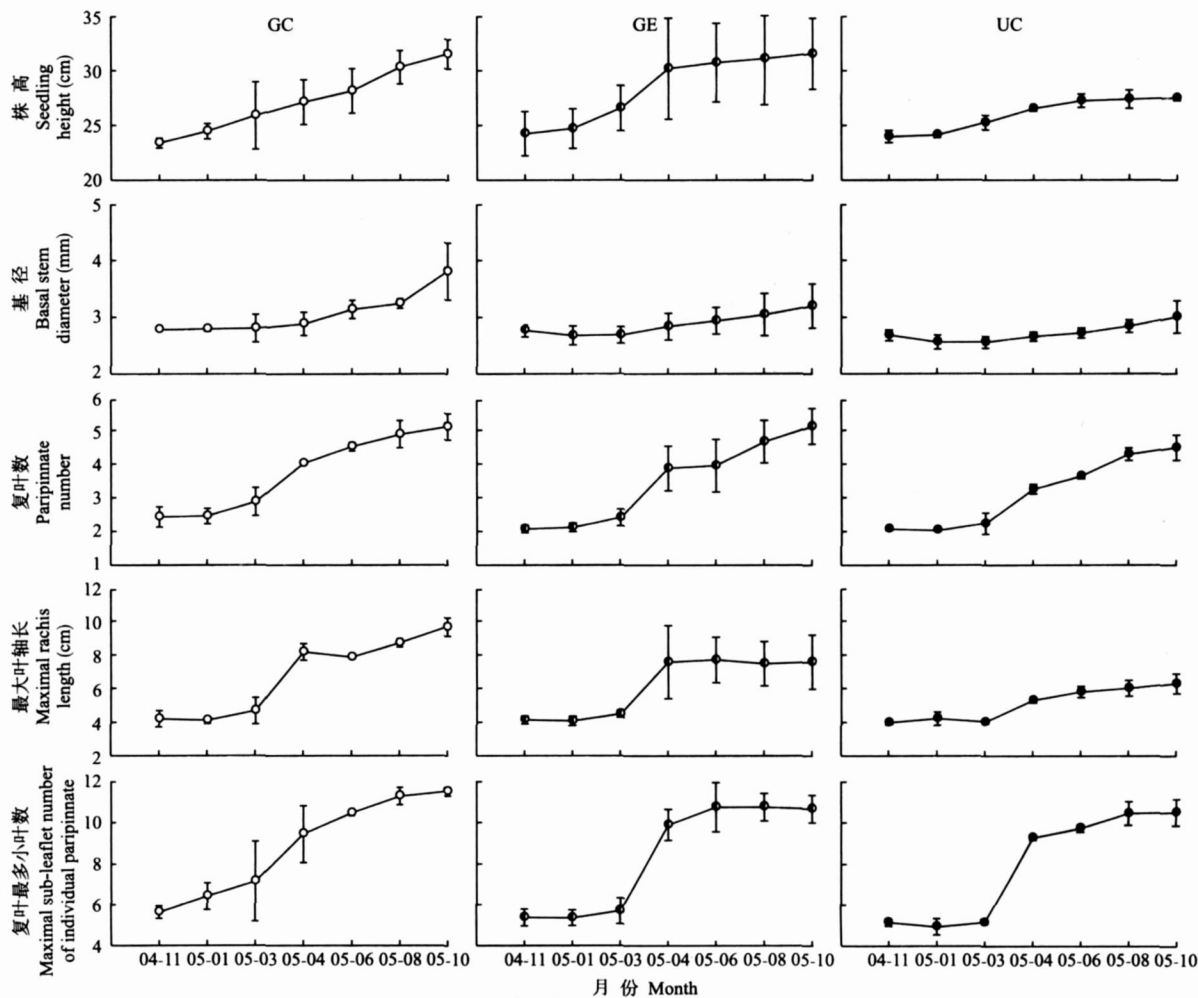


图3 绒毛番龙眼-千果榄仁林内不同生境绒毛番龙眼定居后幼苗的生长动态
Fig. 3 Growth dynamics of established *P. tomentosa* seedlings in different habitats of *P. tomentosa* – *T. myriocarpa* forest.

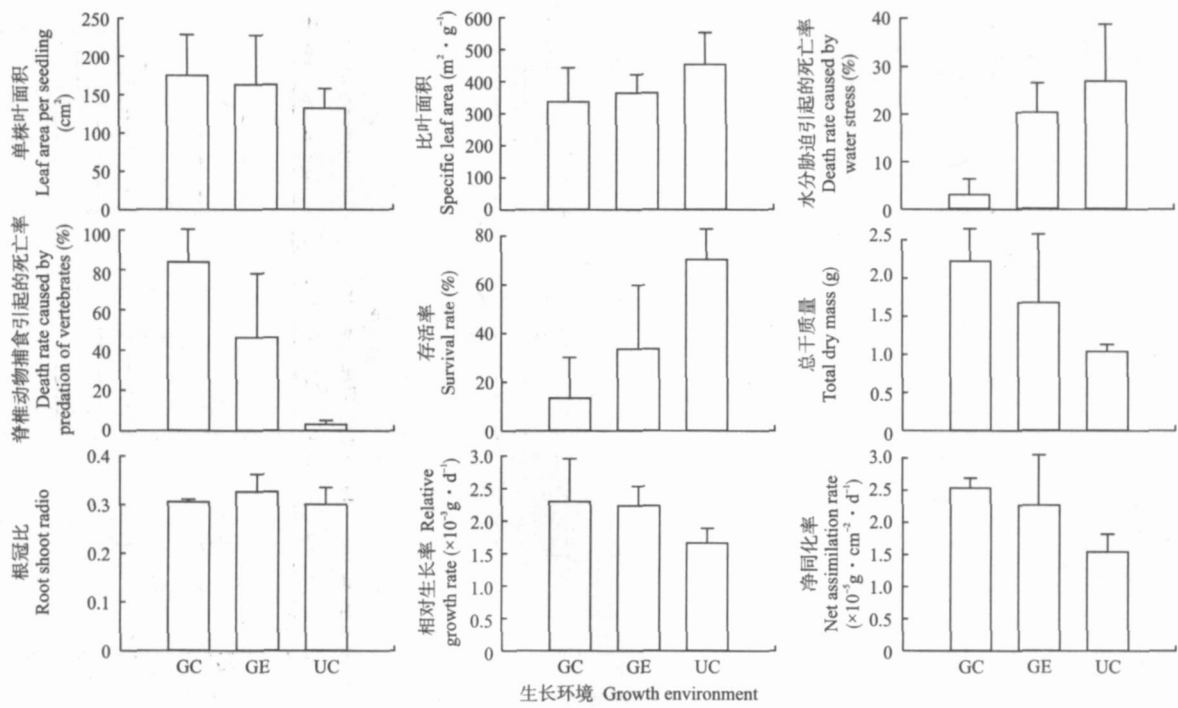


图 4 绒毛番龙眼 千果榄仁林内不同生境绒毛番龙眼定居后幼苗的生长参数
Fig 4 Growth parameters of established *P. tamentosa* seedlings in different habitats of *P. tamentosa* - *T. myriocarpa* forest

2.3 不同生境绒毛番龙眼定居后幼苗的生长

由图 3 可以看出,实验结束时 GC、GE 和 UC 中的幼苗株高分别为 31.5、31.5 和 27.5 cm,其中 GC 和 GE 均显著高于 UC ($P < 0.05$). 从 2004 年 11 月开始,幼苗基径在 GC 中表现出生长优势,直到实验结束;而 GE 和 UC 中的生长趋势表现一致;2005 年 8 月基径在 GC 中显著大于 UC ($P < 0.05$),但实验结束时差异不显著,基径和复叶数在其它时期均是 GC 最大,UC 最小,生境间均无显著差异. 实验开始时 3 种生境幼苗最大叶轴长差异不显著,此后 GC 和 GE 幼苗生长加快,到 2005 年 8 月 GC 幼苗最大叶轴长显著大于 UC ($P < 0.01$). 实验期间幼苗复叶最多小叶数始终是 GC 最多,UC 最少,各生境间无显著差异.

实验开始时,幼苗单株叶面积在 3 种生境 (分别为 57.8、51.4 和 57.1 cm^2) 间无显著差异,到 2005 年 4 月,其在 3 种生境中都有不同程度的负增长,其中 UC 降幅达 35.6% (图中没有给出);实验结束时,各生境间差异不显著 (图 4). 幼苗比叶面积在 GC、GE 和 UC 中随光照强度的减弱逐渐增大,分别为 336.6、364.3 和 453.0 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$,生境间差异不显著. 水分胁迫引起的幼苗死亡率是 GC (3.1%) 显著低于 GE (20.4%) 和 UC (27.0%) ($P < 0.01$);脊椎动物捕食引起的幼苗死亡率在 GC 最高 (83.5%)、UC 最低 (2.9%) ($P < 0.01$);幼苗最终

存活率是 UC (70.2%) 显著高于 GC (13.3%). 3 种生境中的幼苗总干质量、根冠比和相对生长率在 GC 或 GE 最大;净同化率 GC 最大 ($2.54 \times 10^{-5} \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)、UC 最小 ($1.54 \times 10^{-5} \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) ($P < 0.01$).

3 讨 论

3.1 不同生长阶段绒毛番龙眼幼苗对光照的响应

绒毛番龙眼属于耐荫树种. 本研究中 3 种生境的光照强度均没有超过 8%,生境间光照强度的差异则更小,但幼苗能够对这些很小的光照差异做出反应. 幼苗在生长早期阶段对光照反应不太敏感,虽然株高、基径、单株叶面积、总干质量和相对生长率都是 GC 中最大,但差异并不显著,可能与幼苗在最初的生长阶段光合结构尚未完全发育有关. 另据 O sunkoya 等^[15]报道,在幼苗建立后的最初 4 个月内,株高在林窗内和林冠下都与种子质量呈正相关,甚至生长 16 个月后的林下幼苗仍与种子质量存在正相关关系. 绒毛番龙眼种子较大,种子内贮藏有大量营养物质,幼苗在这一生长阶段的营养物质供应可能主要依赖于种子.

定居后绒毛番龙眼幼苗的株高、基径、复叶数、最大叶轴长、复叶最多小叶数和幼苗总干质量均在 GC 最高、UC 最低,说明林窗有利于定居后绒毛番龙眼幼苗的生长. Poorter 等^[11]报道,林窗中央幼苗

生物量积累是林下的 10 ~ 33 倍;刘庆^[16]对丽江云杉 (*Picea likiangensis*) 幼苗生长与存活的研究结果显示,林窗与林冠下幼苗大小和幼苗存活数量差异明显;林窗内各龄级岷江冷杉 (*Abies faxoniana*) 幼苗生物量大于林冠下同龄级幼苗^[1, 17-18]。早期幼苗和定居后幼苗的比叶面积都随光照强度的减弱而增大,净同化率随着光照的减弱逐渐降低,与 Steege 等^[19]的结论一致。因此,尽管幼苗比叶面积在 GC 较低,但其总干质量和相对生长率仍在 GC 最高、UC 最低。

3.2 干旱对绒毛番龙眼幼苗生长的影响

由于幼苗没有足够的时间发育出伸展范围广而且植根于深层土壤的根系系统,木本植物幼苗容易遭受干旱胁迫^[11]。在干旱胁迫下,植物可通过改变生物量在不同器官之间的分配,提高净同化效率抵抗水分胁迫,向根分配更多的生物量可以保证根系对营养和水分的吸收,提高单位叶面积的光合作用能力^[20]。幼苗在 UC 可能遭受更为强烈的干旱胁迫^[21-22],因为在 GC 林冠截留的降雨量较少,而且 GC 较低的根系密度也降低了水分蒸腾损失^[23]。幼苗在干旱胁迫下的叶片脱落可能是一种适应性反应,因而干旱季节 UC 绒毛番龙眼幼苗单株叶面积降幅最大 (35.6%)。绒毛番龙眼幼苗的死亡主要发生在干旱季节,2005 年 4 月水分胁迫引起的幼苗死亡率已很高,幼苗死亡率在 GC、GE 和 UC 分别为 2.2%、13.6% 和 23.1%,这与该时段是西双版纳地区最干旱的季节相吻合;随着雨季的到来,幼苗存活趋于稳定。这一结果与 McLaren 等^[24]和 Bebbler 等^[25]的报道相一致。本研究中幼苗早期阶段生长试验是在 2005 年进行,而在收获幼苗前的 2005 年 9 月,西双版纳地区雨水明显偏少,9 月份的降雨量不足 100 mm,加之夏季强烈的树冠蒸腾,加剧了林冠下幼苗的短期水分胁迫。这也可能是幼苗在早期生长阶段林冠下根冠比最高的原因。另外,干旱胁迫的分布可能随生境的地形特点而有所不同,山脊比低缓山坡更容易遭受干旱胁迫^[26],而本研究的林窗均位于湿润的沟谷底部,林下生境都在山坡上,因此,地形因素也在一定程度上影响了幼苗的生长与存活。

3.3 不同生境绒毛番龙眼幼苗对动物捕食的反应

脊椎动物捕食强烈地影响许多热带树种幼苗的生长与存活。绒毛番龙眼幼苗主要受到松鼠 (*Callosciurus inornatus*)、老鼠 (*Rattus confucianus*) 等小型哺乳动物的捕食,这些动物往往从近地面处将幼苗

茎秆咬断,GC 和 GE 的幼苗比 UC 更易遭受动物捕食。另外,大型哺乳动物挖掘出的土壤可能覆盖个体较小的幼苗,导致幼苗窒息死亡。林窗中倒树的枝条和纵横交错的藤蔓为一些小型哺乳动物提供了庇护,是啮齿类动物的栖息场所,局部区域动物密度较高,增加了林窗内幼苗被动物捕食的机会^[23]。因此,尽管 GC 有利于绒毛番龙眼幼苗的生长,但幼苗在 GC 被动物大量捕食,导致最终存活率是 UC 最高,GC 最低。另外,本研究没有考虑昆虫捕食因素。实际上,昆虫对叶片的捕食也可能对绒毛番龙眼幼苗生长与存活产生一定影响,因为昆虫对叶片的捕食可导致幼苗个体减小、叶片脱落增加、光截获量降低和能量平衡的破坏^[25]。

林窗对幼苗生长与存活的影响除受林窗形成引起的光照、水分和动物捕食等因素影响外,可能还受其它环境因子的影响。彭闪江等^[27]认为,尽管很多研究证明了异质性的林窗环境有利于种子萌发和幼苗定居,但可能忽略了局部微气候变化、根系间竞争和病原体感染对幼苗存活的影响。Bungard 等^[28]强调土壤有效养分是幼苗生长的限制因子之一;王微等^[29]发现,林窗内华西箭竹 (*Fargesia nitida*) 与草本层的结构直接影响亚高山暗针叶林优势种岷江冷杉幼苗的分布格局;林下灌木层竞争对乔木幼苗生长也有重要影响^[30-31]。

参考文献

- [1] Xian J-R (鲜骏仁), Hu T-X (胡庭兴), Zhang Y-B (张远彬), et al. Effects of forest canopy gap on *Abies faxoniana* seedling's biomass and its allocation in subalpine coniferous forest of West Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2007, 18(4): 721-727 (in Chinese)
- [2] Abe S, Masaki T, Nakashizuka T. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, 1995, 120: 21-32
- [3] Liu W-J (刘文杰), Li Q-J (李庆军), Zhang G-M (张光明), et al. Microclimatic characteristics of canopy gaps in *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2000, 24(3): 356-361 (in Chinese)
- [4] Liu Y-H (刘玉洪), Zhang Y-P (张一平), Wang J-X (王进欣), et al. Characteristics of tropical forest gap temperature distribution at wet-hot season in Xishuangbanna. *Journal of Central South Forestry University* (中南林学院学报), 2001, 21(1): 78-81 (in Chinese)
- [5] Zhang Y-P (张一平), Dou J-X (窦君霞), Ma Y-X (马友鑫), et al. Thermal characteristics of different thermal active surfaces of the canopy gap in tropical seasonal rain forests of Xishuangbanna. *Journal of Central South Forestry University* (中南林学院学报), 2001, 21(4): 68-72 (in Chinese)

- [6] Wang W (王 巍), Li Q-K (李庆康), Ma K-P (马克平). Establishment and spatial distribution of *Quercus liaotungensis* Koidz seedlings in Dongling Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2000, **24** (5): 595-600 (in Chinese)
- [7] Guo K (郭 柯). Seedling establishment of *Fagus engleriana*, a dominant in mountain deciduous forests. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14** (2): 161-164 (in Chinese)
- [8] Long C-L (龙翠玲), Yu S-X (余世孝). The temporal and spatial patterns of seedling emergence in gaps of Karst forest in Maolan Nature Reserve, Guizhou Province. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 2007, **29** (5): 569-574 (in Chinese)
- [9] Brown N. A gradient of seedling growth from the centre of a tropical rain forest canopy gap. *Forest Ecology and Management*, 1996, **82**: 239-244
- [10] Ashton PMS, Gunatilleke CVS, Gunatilleke AUN. Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lankan rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 1995 (11): 263-279
- [11] Poorter L, Hayashida-Oliver Y. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2000 (16): 481-498
- [12] Szwagrzyk J, Szewczyk J, Bodziarczyk J. Dynamics of seedling banks in beech forest: Results of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management*, 2001, **141**: 237-250
- [13] Su W-H (苏文华). A preliminary study on the dynamics of *Pometia tomentosa* population in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 1997, **19** (supp.): 92-96 (in Chinese)
- [14] Osumkoya OO, Ash JE, Hopkins MS, et al. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology*, 1994, **82**: 149-163
- [15] Osumkoya OO, Ash JE, Graham AW, et al. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 1993, **9**: 1-18
- [16] Liu Q (刘 庆). Effects of gap size and within gap position on the survival and growth of naturally regenerated *Picea likiangensis* seedlings. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2004, **10** (3): 281-285 (in Chinese)
- [17] Wang B-Y (王博轶), Feng Y-L (冯玉龙). Effects of growth light intensities on photosynthesis in seedlings of two tropical rain forest species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25** (1): 23-30 (in Chinese)
- [18] Tang J-M (汤景明), Zhai M-P (翟明普). Morphological response and biomass allocation of *Schinus molle* seedlings at different habitats in gap. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 2006, **25** (5): 559-563 (in Chinese)
- [19] Steege HT, Bokdam C, Boland M, et al. The effects of man made gaps on germination, early survival, and morphology of *Chlorocardium rodiei* seedlings in Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, 1994, **10**: 245-260
- [20] Wei L-L (韦莉莉), Zhang X-Q (张小全), Hou Z-H (侯振宏), et al. Effects of water stress on photosynthesis and carbon allocation in *Cunninghamia lanceolata* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2005, **29** (3): 394-402 (in Chinese)
- [21] Coomes DA, Grubb PJ. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 2000, **70**: 171-207
- [22] Valladares F, Pearcy RW. Drought can be more critical in the shade than in the sun: A field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 749-759
- [23] Becker P, Rabenold PE, Idol RJ, et al. Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *Journal of Tropical Ecology*, 1988, **4**: 173-184
- [24] McLaren KP, McDonad MA. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 2003, **183**: 61-75
- [25] Bebb DP, Brown ND, Speight MR. Dipterocarp seedling population dynamics in Bornean primary lowland forest during the 1997-8 El Niño-Southern Oscillation. *Journal of Tropical Ecology*, 2004, **20**: 11-19
- [26] Gibbons JM, Newbery DM. Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecology*, 2003, **164**: 1-18
- [27] Peng S-J (彭闪江), Huang Z-L (黄忠良), Zhou G-Y (周国逸), et al. Gap formation characteristics and its effects on sapling composition and diversity in Dinghushan Biosphere Reserve. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2003, **11** (3): 229-235 (in Chinese)
- [28] Bungard RA, Press MC, Scholes JD. The influence of nitrogen on rain forest dipterocarp seedlings exposed to a large increase in irradiance. *Plant, Cell and Environment*, 2000, **23**: 1183-1194
- [29] Wang W (王 微), Tao J-P (陶建平), Hu K (胡凯), et al. Effects of *Fargesia nitida* on structure and spatial pattern of the seedlings of dominant tree species in gaps of *Abies faxoniana* forest. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2007, **43** (1): 1-7 (in Chinese)
- [30] Beckage B, Clark JS, Clinton BD, et al. A long-term study of tree seedling recruitment in Southern Appalachian forests: The effects of canopy gaps and shrub understorey. *Canadian Journal of Forest Research*, 2000, **30**: 1617-1631
- [31] Tabarelli M, Mantovani W. Gap-phase regeneration in a tropical mountain forest: The effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology*, 2000, **148**: 149-155

作者简介 闫兴富,男,1968年生,博士,副教授.主要从事种子生物学和植物生态学教学和研究工作,发表论文 10 余篇. E-mail: xxffyan@126.com

责任编辑 李凤琴