

## 西双版纳热带森林的土壤种子库储量及优势成分<sup>\*</sup>

曹敏 唐勇 张建侯 盛才余

(中国科学院昆明生态研究所, 昆明 650223)

**摘要** 作为西双版纳热带森林土壤种子库生态学系统研究的首次报道, 本文采用野外样带取样与萌发实验相结合的方法, 探讨了当地 1 类季节雨林 (番龙眼、干果榄仁林) 和 3 类次生森林 (山黄麻林、中平树林、半人工林) 的土壤种子库储量及其优势成分。结果发现, 中平树林和山黄麻林的土壤中蕴藏着十分丰富的种子, 在厚度为 10 cm 的表层土壤中, 它们的种子密度分别高达  $29\,945 \pm 2\,267$  粒/m<sup>2</sup> 和  $24\,740 \pm 2\,275$  粒/m<sup>2</sup>。而季节雨林和半人工林土壤种子库中的种子密度仅为  $5\,905 \pm 202$  粒/m<sup>2</sup> 和  $3\,345 \pm 438$  粒/m<sup>2</sup>。草本植物无论是在种类还是个体数量上都是这几类森林土壤种子库的优势成分, 但随着森林演替年龄的增加, 其所占比例有所减少。

**关键词** 热带森林, 土壤种子库, 种子密度, 次生演替

## STORAGE AND DOMINANTS IN SOIL SEED BANKS UNDER THE TROPICAL FORESTS OF XISHUANGBANNA

Cao Min, Tang Yong, Zhang Jianhou, Sheng Caiyu

(Kunming Institute of Ecology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223)

**Abstract** As a preliminary contribution to the systematic study on the ecology of viable soil seed banks under different tropical forests in Xishuangbanna, the present paper examines the store and dominants of viable seeds in the soils of 10 cm depth in a seasonal rain forest characterized by *Pometia tomentosa*, *Teminalia myriocarpa* and three secondary forests respectively dominated by *Macaranga denticulata*, *Trema orientalis* and *Mallotus paniculatus*. The results display that *Macaranga denticulata* forest and *Trema orientalis* forest have the most abundant soil seed banks with the seed densities of  $29\,945 \pm 2\,267$  seeds/m<sup>2</sup> and  $24\,740 \pm 2\,275$  seeds/m<sup>2</sup> (mean  $\pm$  SE,  $n = 20$ ), respectively. The seed density in the soil of seasonal rain forest is  $5\,905 \pm 202$  seeds/m<sup>2</sup>, and *Mallotus paniculatus* forest is only  $3\,345 \pm 438$  seeds/m<sup>2</sup>. Herb is the most dominant proportion in the composition of soil seed banks of these four forest types, which, however, is decreased as forest becomes older in the secondary succession.

**Key words** Tropical forest, Soil seed bank, Seed density, Secondary succession

我国西双版纳热带雨林区具有物种丰富、植被类型多样化、自然景色秀丽及民族文化独特的特点。然而, 经过长期的农业垦殖, 这一地区的热带森林植被已经发生了巨大变化, 当地的森林覆被率已从 50 年代初的 60% 减少到了 90 年代初的 27% 左右。即使在现存的森林植被中, 也有相当面积的森林处于退化及贫化过

\* 中国国家教委及中国科学院留学回国人员资助费支持课题。

1996- 06- 25收稿, 1996- 10- 23修回

程中 (Zhang *et al.*, 1995)。在热带森林遭到破坏 (主要是砍伐、火烧、短期耕种后丢荒) 之后, 我们面对的是大面积的各种次生植被, 因此, 如何改造、管理和合理利用次生植被, 已经成为当地农林业发展中的一个重大问题。土壤种子库是植被潜在的更新能力的一个重要组成部分, 在植被恢复过程中起着重要作用。

土壤种子库 (soil seed bank) 是指由埋藏在土壤中或处于土壤表层的、具有活力 (能萌发) 的种子组成的储存库。由于种子自身的生物学特性或由于种子所处小环境对种子本身造成的生理生态学作用, 使得这些种子暂时处于一种休眠 (dormancy) 或静止 (quiescence) 的状态 (Murdoch *et al.*, 1992), 一旦休眠被打破或小环境发生改变 (如森林中出现林窗、森林被破坏、或由于土壤被翻动使得下面的种子暴露到土壤表面来等), 这些种子就能够迅速萌发和侵占环境条件适合于它们的地段, 甚至在局部地区形成优势种群, 从而对森林的更新过程和植被演替进程产生重大影响。由于土壤种子库与森林生长过程的不同步性, 加之土壤种子库的特殊位置 (处于生态系统的两大子系统——植被系统和土壤系统的接触界面上, 是两者相互作用的重要的功能性纽带之一), 对它的研究将直接涉及植被演替过程中的一些本质性问题, 如次生植被的起源及其扩散潜力, 以及次生植被自身相互替代的内在驱动力等。因此, 土壤种子库生态学已经成为目前国际上植物生态学研究热点之一, 其研究成果不仅能丰富植被演替生态学理论, 而且在实践上能够指导植被恢复和管理过程。作为我国热带森林土壤种子库系统研究的一部分, 本文首次报道了西双版纳热带季节雨林及其它 3 类次生林下土壤种子库的储量、优势成分及垂直分布规律。

## 1 热带森林土壤种子库的研究历史及现状

1933 年 Symington 开创性地报道了马来西亚热带雨林的土壤种子库状况, 在原生的热带雨林的土壤中他惊奇地发现了很多次生树种的种子。从此以后, 一系列的种子库生态学研究就先后在热带亚洲和大洋洲 (马来西亚、泰国、巴布亚新几内亚、澳大利亚) (Graham *et al.*, 1990; Saulei *et al.*, 1988; Putz *et al.*, 1987; Hopkins *et al.*, 1983; Cheke *et al.*, 1979; Liew, 1973; Ng, 1978)、热带美洲 (墨西哥、巴拿马、哥斯达黎加、巴西) (Ellison *et al.*, 1993; Young *et al.*, 1987; Garwood, 1983, 1982; Uhl *et al.*, 1983; Guevara *et al.*, 1972)、热带非洲 (尼日利亚、加纳) (Hall *et al.*, 1980; Keay, 1960) 的热带森林中开展起来, 并相继发表了一些初期研究的学术论文。这些研究成果都揭示了一个普遍的现象, 即在热带森林的土壤中显然存在着一个由具有活力的种子组成的土壤种子库, 并且先锋植物的种子在种子库成分中占有很大的比重, 甚至在一些地上部分没有先锋植物的群落的土壤中也发现了先锋植物的种子 (Whitmore, 1990; Garwood, 1989; Whitmore, 1983; )。在对某些草本植物种子库研究的基础上 (Thompson *et al.*, 1979), Garwood 于 1989 年以种子的萌发行为及种子散布的时间格局为依据, 详细而系统地描述了 5 种基本的热带土壤种子库对策, 即暂时的 (transient)、持久的 (persistent)、假性持久的 (pseudo-persistent)、季节性暂时的 (seasonal-transient) 以及滞后暂时的 (delayed-transient) 种子库 (参阅 Garwood, 1989, Table 1, Fig. 2)。这无疑有助于我们认识土壤种子库的起源及维持机制, 以及它们与森林繁殖格局的关系, 同时也是对热带土壤种子库理论的一大贡献。目前这一领域的研究正集中于探讨种子在不同植被土壤中的生理生态学反应、土壤种子库与种子雨的相互关系以及这两者在森林更新中所起的生态学作用。

我国热带森林土壤种子库生态学的研究还处于起始阶段, 目前还未见这方面的研究报告。但关于某些温带草本植物群落、温带阔叶林、亚热带常绿阔叶林的土壤种子库状况, 已经逐渐有所报道 (安树青等, 1996; 王刚等, 1995; 杨允菲等, 1995a; 杨允菲等, 1995b; 熊利民等, 1991; 王义弘等, 1990)。

## 2 研究方法

### 2.1 研究地点及森林类型

研究场地选在西双版纳热带生态站及其邻近的自然保护区中。经过实地调查, 分别选择了在当地比较具有代表性的原生及次生植被类型作为研究对象。番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、千果榄仁 (*Terminalia myrian-*

capa) 林是典型的季节雨林,也是当地原生植被的代表类型之一 (Zhang *et al*, 1995)。而其它 3 种次生林,即半人工林、中平树 (*Macaranga denticulata*) 林和山黄麻 (*Trema orientalis*) 林,均为季节雨林被砍伐、火烧或短期耕种丢荒后在自然状况下发育起来的次生植被,处于不同的演替阶段。半人工林实际上是以白背桐 (*Allotus paniculatus*) 为优势的次生林,但在其演替后期被人为地引入了部分雨林成分的树种及经济植物,如大叶藤黄 (*Garcinia xanthochymus*)、滇南风吹楠 (*Horsfieldia tetratepala*) 以及芒果 (*Mangifera indica*) 等,但森林的外貌及结构基本未变。这 4 类森林的基本情况见表 1。

表 1 各类森林的基本情况

Table 1 Brief introduction to the forests studied

| 森林类型 | 海拔 (m) | 坡度 (°) | 群落高度 (m) | 群落分层 | 林龄 (a) |
|------|--------|--------|----------|------|--------|
| 季节雨林 | 750    | > 15   | 40       | 5    | > 150  |
| 半人工林 | 600    | 5      | 12       | 3    | 25     |
| 中平树林 | 960    | 10     | 10       | 3    | 9      |
| 山黄麻林 | 620    | 20     | 8        | 3    | 6      |

## 2.2 取样方法

采用样带取样法定距取样。具体步骤是:在不同类型的森林中设置样带,沿样带每隔 1 m 或 2 m (视小地形及森林面积而定)取一组样,每一组样的表面积为  $10 \times 10 \text{ m}^2$ ,由上 (0~2 cm)、中 (2~5 cm)、下 (5~10 cm) 3 层组成,每类森林取 20 组样。土样用小布袋分层装取。取样时间为 1994 年 4 月底 ~ 5 月初。

## 2.3 种子萌发

从野外取回的土样分层置于花盆中萌发。花盆顶部用白布遮盖,防止外来种子污染。适时浇水,定期观测记录种子萌发情况,对已萌发并经种类鉴定后的幼苗进行计数,然后清除。将暂时无法鉴定的幼苗移栽并挂牌标记,直至植株形态能够确认鉴定。待花盆中不再有幼出现,将土样分层取出充分混合搅拌后,再继续萌发试验,持续到不再有种子萌发为止。

# 3 结果与讨论

## 3.1 种子密度

土壤种子库储量是用密度来表达的。这里所说的种子密度是指厚度为 10 cm 的表层土壤中单位面积上所包含的有活力的种子数量。表 2 是这 4 类森林林下的土壤种子库密度。总的说来,中平树林具有最大的土壤种子库储量,其它依次为:山黄麻林 > 季节雨林 > 半人工林。从统计学 (*t* 检验) 的意义上来说,中平树林与山黄麻林两者之间的差异显著 ( $P = 0.048$ );山黄麻林与季节雨林的差异极显著 ( $P = 3.08 \times 10^{-8}$ );季节雨林与半人工林的差异也是极显著 ( $P = 0.005$ )。

表 2 各类森林的土壤样本 (20 个  $10 \times 10 \times 10 \text{ cm}^3$ ) 中萌发的种子数量和密度 (平均值  $\pm$  标准误,  $n = 20$ )Table 2 The number of seeds germinated from 20 samples of  $10 \times 10 \times 10 \text{ cm}^3$  taken from the four forest types and their density (mean  $\pm$  standard error,  $n = 20$ ).

| 森林类型 | 萌发的种子数量 (粒) |        |         |       | 种子密度<br>(粒)/ $\text{m}^2$ |
|------|-------------|--------|---------|-------|---------------------------|
|      | 0~2 cm      | 2~5 cm | 5~10 cm | 合计    |                           |
| 季节雨林 | 616         | 325    | 240     | 1 181 | $5 905 \pm 202$           |
| 半人工林 | 323         | 216    | 130     | 669   | $3 345 \pm 438$           |
| 中平树林 | 1 752       | 2 088  | 2 149   | 5 989 | $29 945 \pm 2 267$        |
| 山黄麻林 | 3 206       | 1 374  | 368     | 4 948 | $24 740 \pm 2 275$        |

从种子库在土壤中的垂直分布来看 (以单位体积土壤中的种子含量计算),上层与中层或下层的种子

储量有着显著差异(中平树林除外)(表 3),也即 0~2 cm 土层的种子显然要比 2~5 cm 或 5~10 cm 深的土层储存的种子多。同样地,各类森林中层(2~5 cm)土壤的种子含量也明显地高于下层(5~10 cm)土壤的种子含量,并且多数都处于非常显著的水平上。中平树林上层与中层土壤种子含量的差异并不显著,这可能与牛群对这类森林的频繁践踏有关。但其中层与下层、上层与下层土壤的种子含量则呈现出十分显著的差异。

表 3 不同类型的森林中土壤种子库垂直分布的差异显著性检验结果

Table 3 Statistic test on the significance of difference in vertical distribution of seeds gem inated from different soil layers

| 森林类型 | 各层土壤种子含量的 t- 检验结果 (P 值)     |           |                             |
|------|-----------------------------|-----------|-----------------------------|
|      | 上层- 中层                      | 中层- 下层    | 上层- 下层                      |
| 季节雨林 | 1.04 × 10 <sup>-6</sup> *** | 0.022 **  | 5.40 × 10 <sup>-8</sup> *** |
| 半人工林 | 2.30 × 10 <sup>-4</sup> *** | 0.008 *** | 5.84 × 10 <sup>-6</sup> *** |
| 中平树林 | 0.106 *                     | 0.002 *** | 3.18 × 10 <sup>-4</sup> *** |

\*: 当  $P > 0.05$ , 差异不显著; \*\*:  $0.05 > P > 0.01$ , 差异显著;

\*\*\*  $P < 0.01$ , 差异非常显著

### 3.2 生活型及优势种类成分

生活型组成及优势种类成分是土壤种子库的重要特征之一。图 1 表明了这 4 类森林的土壤种子库中各生活型的种类百分比。很显然,草本种类无论是在次生林还是在热带季节雨林中都占有较大比例,即使是在草本种类最少的半人工林及雨林中,其比例也几乎达到一半,这一现象与当地雨林地上部分现有植物的生活型组成以高位芽植物(其中主要是大、中、小高位芽植物,主要是乔木)为主(Zhang *et al.*, 1995)的事实恰恰相反,而乔木种类则居第 2 位。另外,随着森林演替年龄的增长,土壤种子库中草本种类的比例有所减小,而灌木和乔木种类的比例则有所增加。总的说来,山黄麻林与中平树林有着相似的图形格式,而半人工林的图形则更接近于季节雨林。

表 4 各类森林土壤种子库样本中萌发的物种数量 (20 个 10 × 10 × 10 cm<sup>3</sup> 样本)

Table 4 Species number of the seedlings gem inated from the soil samples taken from the four forest types (20 samples of 10 × 10 × 10 cm<sup>3</sup> for each forest type)

| 森林类型 | 科  | 属  | 种  |
|------|----|----|----|
| 季节雨林 | 29 | 39 | 49 |
| 半人工林 | 29 | 50 | 58 |
| 中平树林 | 29 | 57 | 66 |
| 山黄麻林 | 23 | 46 | 56 |

然而,生活型个体数量百分比(图 2)与种类百分比(图 1)之间也存在着差异。在前两类次生林中,草本个体所占的比例更大(均达 70% 以上)。而半人工林和季节雨林的草本比例并未明显增加(稳定在 50% 左右)。在半人工林中,由于山黄麻及构树(*Broussonetia papyrifera*)种子的大量出现(各占种子库的 15.6% 和 14.6%),使得乔木所占比例明显增加。在季节雨林中,则是由于长玉叶金花(*Mussaenda elongata*)的大量出现(316 株,占土壤种子库总量的 28.1%)使得灌木个体数量所占比例大大提高。由于采样时间与长玉叶金花种子散布的季节相同,使得季节雨林的土壤种子库储量增加,甚至大于半人工林的土壤种子库储量。

萌发实验的结果显示,次生林土壤种子库中的物种数量大于季节雨林(表 4)。由于季节雨林的地上部分森林成分中含有一些顶级树种,这些种类一般都具有体形较大的种子,并且在种子散布之后能够在林冠的荫蔽下快速萌发(Swaime *et al.*, 1988),种子寿命较短,因此很难驻留在土壤种子库中,这是造成季节雨林土壤种子库物种成分少于次生林的重要原因之一。

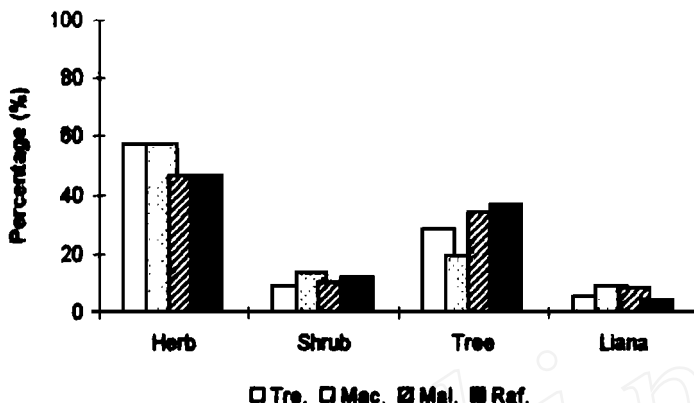


图 1 各类森林土壤种子库中生活型的物种组成

Fig 1 Proportional composition of life forms by species in the soil seed banks of the forests

Tre. 山黄麻林; Mac. 中平树林; Mal. 半人工林; Raf. 季节雨林

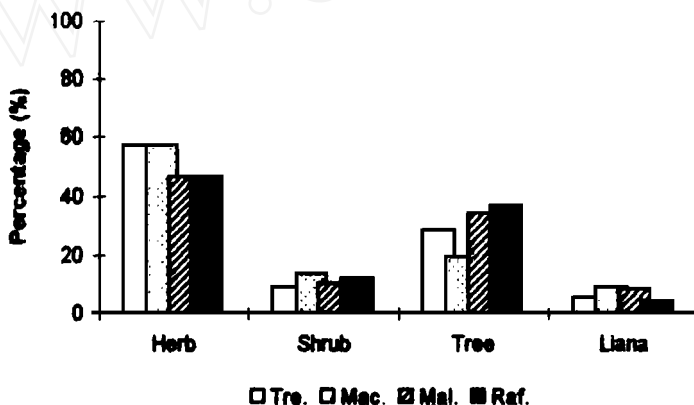


图 2 各类森林土壤种子库中生活型的个体组成

Fig 2 Proportional composition of life forms by individuals in the soil seed banks of the forests

Tre. 山黄麻林; Mac. 中平树林; Mal. 半人工林; Raf. 季节雨林

各类森林土壤种子库的优势成分也具有一定的差别。藿香蓟 (*Ageratum conyzoides*) 在山黄麻林和中平树林的土壤种子库中表现出十分丰富的数量 (分别占这两类森林土壤种子库种子总数的 48% 和 61%, 是较为突出的优势种; 这两类森林的亚优势种分别是飞蓬 (*Conyza canadensis*) (占 16%) 和中平树 (占 7%), 但山黄麻的种子在山黄麻林的土壤种子库中仅占 1%。有趣的是, 中平树和山黄麻在以对方为优势的森林的土壤种子库中分别仅出现 1 粒。半人工林中的优势土壤种子成分是山黄麻, 其种子数量占总数的 16%, 其次是构树 (占 15%)。如上所述, 季节雨林土壤种子库的优势成分是长玉叶金花 (占 27%), 其次是粽叶芦 (*Thysanolaena maxima*) (占 16%)。需要强调的是, 除中平树之外, 上述各优势种子成分的植株在其占优势的土壤种子库的取样点地上部分植株的相应层次中均不属优势成分。

藿香蓟和飞蓬均为一年生小型草本植物, 种子产量高, 种子长度不到 2 mm, 顶端有白色纤细的冠毛, 易于随风散播, 常常在湿润的小生境 (如溪流附近、坡地两侧凹谷的次生林缘及其稀疏的林冠下) 群聚分布。

藿香蓟还能形成单优的群落片段。从它们在种子库中的表现来看,其种子萌发需要较好的光照及水分条件,因此在某些处于演替初期阶段的次生林土壤种子库中,它们以优势种的身份出现是可以理解的。但随着森林演替进程的发展,林冠的重叠郁闭,这些草本种类将逐步失去其优势地位,甚至最终从土壤种子库中消失。山黄麻和中平树在西双版纳都是常见的次生林优势树种,它们通常出现在次生演替的初级阶段(Cao *et al*, 1996),具有某种先锋性质,能在一定时期内形成单优森林(如本实验的样地)。构树系喜光抗旱耐瘠薄土壤的种类,广布于干旱的坡地及村(宅)旁及路边旷地,具有较强的适应能力,在次生林中常以伴生种的身份出现。长玉叶金花是季节雨林的灌木层成分之一(但不是优势种),其种子较小,结实量大,结实的季节性强。粽叶芦不是季节雨林的草本成分,但在其土壤种子库中占有较高比例,推测其来源具有外源性。另外这一事实也解释了某些地段的季节雨林被破坏撩荒之后出现的粽叶芦高草草丛(Zhang *et al*, 1995)的起源。

## 结 论

在本文涉及的4类西双版纳热带森林中,中平树林和山黄麻林具有最大的土壤种子库储量,而这两类森林正好是处于次生演替的初期。季节雨林和半人工林的土壤种子库储量极显著地低于前两类森林,并且半人工林的土壤种子库储量也极显著地低于季节雨林。

除中平树林外,其余3类森林上层土壤(0~2 cm)的种子储量均显著地或非常显著地大于中层(2~5 cm)或下层(5~10 cm)土壤的种子储量。在中平树林中,上层与中层的种子储量无显著差异,这可能与牛群对这一森林的长期干扰有关。

次生林土壤种子库的物种数量大于季节雨林。草本植物无论是在种类数量还是个体数量上都是这几类森林土壤种子库的主体成分,占有十分显著的优势地位。在中平树林和山黄麻林中,藿香蓟(*Ageratum conyzoides*)是绝对的优势成分,其次是中平树(*Macaranga denticulata*)和飞蓬(*Conyza canadensis*)。而在季节雨林和半人工林中,则分别以长玉叶金花(*Mussaenda elongata*)、粽叶芦(*Thysanolaena maxima*)和山黄麻(*Trema orientalis*)占优势。随着演替年龄的增长,草本植物在种子库中所占的比例有所减少。

这些优势成分在它们的土壤种子库取样点的地上部分植被的相应层次中都不是优势种,表明植物群落地上部分的发育与其地下部分的土壤种子库的发育具有明显的不同步性,这一发现将对揭示森林更新及植物群落演替动态的内在潜力产生重要影响。

致谢 部分幼苗标本承陶国达、王洪先生鉴定。

## 参 考 文 献

- 王义弘,张国仓,1990 水曲柳的种子库及其转化条件的初步研究 东北林业大学学报, 18(5): 1  
王刚,梁学功,1995 沙坡头人工固沙区的种子库动态 植物学报, 37(3): 231  
安树青,林向阳,洪必恭,1996 宝华山主要植被类型土壤种子库初探 植物生态学报, 20(1): 41  
杨允菲,祝玲,1995 松嫩平原盐碱植物群落种子库的比较分析 植物生态学报, 19(2): 144  
杨允菲,祝玲,张宏一,1995 松嫩平原两种碱蓬群落土壤种子库通量及幼苗死亡的分析 生态学报, 15(1): 66  
熊利民,钟章成,李旭光等,1991 亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究 见:生态学研究进展 北京:中国科学技术出版社, 120  
Cao M., Zhang J H., 1996 An ecological perspective on shifting cultivation in Xishuangbanna, SW China *Wallaceana*, 78: 21  
Cheke A S., Nanakorn W., Yankoses C., 1979 Domancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand *Biotropica*, 11: 88  
Ellison A M., Denslow J S., Loiselle B A. *et al*, 1993 Seed and seedling ecology of neotropical *Melastomataceae* *Ecol*, 74: 1733

- Garwood N C, 1982 Seasonal rhythm of seed germination in a semideciduous tropical forest In: Leigh Egbert G Jr, Rand A S, Windsor D M, eds The Ecology of a Tropical Forest-- Seasonal Rhythms and Long-Term Changes Washington, D. C. : Smithsonian Institution Press, 173
- Garwood N C, 1983 Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, **53**: 159
- Garwood N C, 1989 Tropical soil seed banks: a review. In: Leck M A, Parker V T, Simpson R L, eds Ecology of Soil Seed Banks San Diego: Academic Press, Inc., 149
- Graham A W, Hopkins M S, 1990 Soil seed banks of adjacent unlogged rainforest types in north Queensland *Australian Journal of Botany*, **38**: 261
- Guevara S, Gomez-Pompa A, 1972 Seeds from surface soils in a tropical region of Vera Cruz, Mexico. *Journal of the Arnold Arboretum*, **53**: 312
- Hall J B, Swaine M D, 1980 Seed stocks in Ghanaian forest soils *Biotropica*, **12**: 256
- Hopkins M S, Graham A W, 1983 The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in north Queensland, Australia *Biotropica*, **15**: 90
- Keay R W J, 1960 Seeds in forest soil *Nigerian Forestry Department Information Bulletin (New Series)*, **4**: 1
- Liew T C, 1973 Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah *Malaysian Forester*, **36**: 185
- Murdoch A J, Ellis R H, 1992 Longevity, viability and dormancy. In: Fenner M, ed Seeds-- The Ecology of Regeneration in Plant Communities Wallingford: CAB International, 193
- Ng F S P, 1978 Strategies of establishment in Malaysian forest trees In: Tomlinson P B, Zimmermann M H, eds Tropical Trees as Living Systems London: Cambridge University Press, 129
- Putz F E, Appanah S, 1987 Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia *Biotropica*, **19**: 326
- Saulei S M, Swaine M D, 1988 Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea *J Ecol*, **76**: 1133
- Swaine M D, Whitmore T C, 1988 On the definition of ecological species groups in tropical rain forests *Vegetatio*, **75**: 81
- Symington C F, 1933 The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya *Malayan Forester*, **2**: 107
- Thompson K, Grime J P, 1979 Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats *J Ecol*, **67**: 893
- Uhl C, Clark K, 1983 Seed ecology of selected Amazon Basin successional species *Bot Gaz*, **144**: 419
- Whitmore T C, 1983 Secondary succession from seed in tropical rain forests *Forestry Abstracts*, **44**: 767
- Whitmore T C, 1990 An Introduction to Tropical Rain Forests Oxford: Clarendon Press, 102
- Young K R, Ewel J J, Brown B, 1987 Seed dynamics during forest succession in Costa Rica *Vegetatio*, **71**: 157
- Zhang J H, Cao M, 1995 Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes - with special reference to some problems in local nature conservation *Biological Conservation*, **73**: 229