

西双版纳热带森林树种幼苗的组成、 空间分布和旱季存活

李晓亮^{1,2} 王 洪¹ 郑 征^{1*} 林露湘¹ 邓晓保¹ 曹 敏¹

(1 中国科学院西双版纳热带植物园,云南勐腊 666303) (2 中国科学院研究生院,北京 100049)

摘 要 林下树种幼苗是森林生态系统的一个重要组成部分,在森林的自然更新过程中发挥着重要作用。于2007年10月底在西双版纳20 hm²热带森林动态监测样地内设置了450个幼苗样方(1 m²),对样方内的树种幼苗(胸径<1 cm)进行了调查,并观测了当年的实生苗(H≤30 cm)在2007~2008年旱季期间的存活变化。结果表明,该区森林林下树种幼苗的组成比较丰富,但个体数在物种间的分布极为不均匀。除4.17%的幼苗个体未鉴定外,调查到的已知树种幼苗共计6 367株,隶属于49科116属161种,并且Simpson、Shannon-Wiener和Pielou指数分别达到了0.69、2.29和0.45。个体数少于5株的幼苗贡献了50.31%的物种数;在1 m²的样方尺度上,幼苗密度和种丰富度两者的平均值分别为(14.15±0.72)株·m⁻²和(3.73±0.10)种·m⁻² (Means±SE, n=450);优势幼苗为望天树(*Parashorea chinensis*)、短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)和假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)等,它们的空间分布格局与地形、海拔和母树分布三者之间存在着密切的相关性;旱季期间,幼苗的死亡比例较大(26.49%),主要集中在优势幼苗。幼苗在干旱胁迫环境下的死亡格局表现出了明显的种间差异:香花木姜子(*Litsea panamanja*)和望天树两优势幼苗的死亡率分别为62.65%和35.87%,而假海桐和蚁花(*Mezzettiopsis creaghii*)等7种优势幼苗的死亡率较低(< 9%),除望天树等13种优势幼苗外,其余692株幼苗(共129种)仅死亡了10.40%,而且有91种幼苗均没有发生死亡。幼苗间的存活差异有待于从种子大小、幼苗的形态和生理特性及其所在空间位置的生境特征等多方面开展深入的研究。

关键词 树种幼苗 组成 空间分布 存活 旱季 西双版纳

COMPOSITION, SPATIAL DISTRIBUTION AND SURVIVAL DURING THE DRY SEASON OF TREE SEEDLINGS IN A TROPICAL FOREST IN XISHUANG-BANNA, SW CHINA

LI Xiao-Liang^{1,2}, WANG Hong¹, ZHENG Zheng^{1*}, LIN Lu-Xiang¹, DENG Xiao-Bao¹, and CAO Min¹

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China, and ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract *Aims* Tree seedlings are a vital component of forest ecosystems because they determine natural regeneration; however, they are poorly understood, especially in tropical areas. Our objectives were to examine the characteristics of seedling composition, spatial distribution of the dominant seedlings and changes in survival of newly established seedlings during the dry season in a tropical forest in Xishuangbanna, China.

Methods In late October 2007, we established 450 1-m² seedling plots in a 20 hm² tropical forest dynamics plot and completed the first survey, in which tree seedlings with *DBH* <1 cm were tagged, measured and identified to species. We re-censused the seedlings in late February and again in early May 2008. We selected newly established seedlings (height ≤30 cm) in 2007 to analyze survival of seedlings during the dry season from 2007 to 2008.

Important findings The plot had relatively high tree seedling richness and differences in numbers of seedlings among species. The 6 367 tree seedlings identified and recorded represented 49 families, 116

收稿日期: 2008-12-24 接受日期: 2009-03-24
基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-430-03)和中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目
马玖和邓云超两位先生参加了幼苗的野外调查,周仕顺先生参加了幼苗的野外鉴定,张文富先生完成了幼苗数据的部分录入,中国科学院西双版纳热带植物园博士研究生胡跃华在R软件做图方面给予了指导,西双版纳热带雨林生态系统研究站提供了大气温度和降雨量的气象数据,在此一并表示衷心的感谢
* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zhengz@xtbg.ac.cn

genera and 161 species (277 other seedlings were unidentified). The seedlings had values of Simpson, Shannon-Wiener and Pielou indexes of 0.69, 2.29 and 0.45, respectively. Species with <5 individuals accounted for 50.31% of the total number of species. At the 1-m² scale, the seedling density and species richness were (14.15 ± 0.72) ind·m⁻² and (3.73 ± 0.10) sp·m⁻² (Mean ± SE, n=450), respectively. Dominant seedlings included *Parashorea chinensis*, *Castanopsis echidnocarpa* and *Pittosporopsis kerrii*, which displayed different spatial distribution patterns closely associated with the topography, altitude and spatial patterns of their parent trees. During the dry season, 26.49% of the seedlings died, mainly dominant species. Mortality patterns varied widely among seedlings, e.g., mortality rates were 62.65% and 35.87% for *Litsea panamanja* and *Parashorea chinensis*, respectively. However, low mortality rates (<9%) occurred in the seven dominant seedlings (*Pittosporopsis kerrii*, *Mezzettiopsis creaghii*, etc.). In addition, except for the 13 dominants (*Parashorea chinensis*, etc.), seedlings of the other 129 species had a combined mortality of 10.40%, and 91 of these 129 species lost no individuals.

Key words tree seedling, composition, spatial distribution, survival, dry season, Xishuangbanna

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2009.04.004

森林的凋落物层(Forest floors)中存在着许多处于受抑制态的树种幼苗群(Streng *et al.*, 1989), 由这些幼苗群组成的林下幼苗库(Seedling banks)是森林生态系统的一个重要组成部分, 它们在物种多样性的维持(Harper, 1977)、群落的演替(Szwagrzyk *et al.*, 2001)以及森林冠层树种受干扰后的前期更新(Advanced regeneration)(Smith & Ashton, 1993)等过程中发挥着重要作用。因而, 林下幼苗库的组成会对森林的自然更新产生重要的影响(Streng *et al.*, 1989; Parent *et al.*, 2003)。西双版纳热带森林群落中存在着非常丰富的树种多样性, 已经有学者开展了该区树种组成的相关研究(李宗善等, 2005; 兰国玉等, 2008), 但目前还未见有关该区林下树种幼苗组成的研究报道, 而且国内相关的研究报道也是很少(Chen *et al.*, 1996), 我们对这方面的认识仍然不是很清楚。研究西双版纳热带森林林下树种幼苗的组成特点, 不仅有利于我们加强对林下幼苗组成的认识, 而且对于深入分析它们在热带森林自然更新过程中的作用和地位都具有重要的意义。

幼苗的空间分布格局对幼苗的自然更新过程会产生重要的影响, 在这种格局和过程的联系中, 一些机制能够促进生物多样性的维持。由于大多数树种的种子散布在母树附近, 使得分布于母树附近的一些树种的同种幼苗的密度可能会很高, 而这些幼苗会因密度制约(Density dependence)而导致大量死亡并且会制约同种幼苗的补充(Density-dependent recruitment), 从而为其他幼苗物种的更新提供了空间, 最终会促进物种的共存

(Janzen, 1970; Connell, 1971)。然而, 这些与幼苗空间分布相关的机制还不能完全地解释其对生物多样性的维持效应, 如Houle (1992)的研究结果就不能支持幼苗的密度制约效应。因此, 在国外, 从较大的空间尺度上(例如巴拿马Barro Colorado Island, BCI, 50 hm²热带雨林样地)开展与林下幼苗相关的生物多样性维持理论的研究成为了当前生态学研究的热点之一。例如, 通过研究幼苗补充和种子雨之间的关联来揭示幼苗的补充限制(Hubbell *et al.*, 1999), 通过研究幼苗存活与不同空间尺度上的幼苗多度和母树的关联来揭示密度制约幼苗死亡与物种共存的关系(Webb & Peart, 1999)以及研究幼苗的密度制约补充与幼苗多样性的关系(Harms *et al.*, 2000)等。而与国外的研究相比, 由于我国大尺度森林动态监测样地最近几年才建立起来, 一些关于较大空间尺度上的幼苗分布及其相关的科学问题(如幼苗的空间分布和生境因子以及种子雨之间的相互关联等)的研究才刚刚起步。西双版纳20 hm²热带森林动态监测样地于2007年建成, 以该样地为基础平台, 分析热带森林树种幼苗在20 hm²尺度上的空间分布规律, 能够为进一步地分析与幼苗相关的生物多样性维持理论及其作用机理提供重要的科学依据。

旱季的干旱胁迫是热带地区一个非常明显的特点, 而且旱季也成为了热带森林林下幼苗存活的一个关键时期, 因为幼苗一旦能够“安全”度过旱季的干旱胁迫, 之后的存活压力就会变得很小, 甚至可以长时间在林下存活。国内外的研究已表明了幼苗在旱季会因干旱胁迫而发生大量的

死亡(Turner, 1990a; Fisher *et al.*, 1991; Veenendaal *et al.*, 1996; McLaren & McDonad, 2003; 闫兴富和曹敏, 2008), 而到了干旱胁迫解除之后的雨季, 幼苗的存活会趋于稳定(McLaren & McDonad, 2003; 闫兴富和曹敏, 2008), 但这些研究往往只局限于少量的幼苗种群, 而对于多个幼苗物种群在干旱环境下的存活表现的研究报道并不是很多(Engelbrecht & Kursar, 2003; Engelbrecht *et al.*, 2005)。研究群落水平上的多种幼苗在旱季干旱胁迫环境下的存活规律具有重要的意义, 因为不同种类幼苗在干旱环境下的存活表现是一种重要的潜在机制, 其不仅会通过决定幼苗种群密度的变化而影响到幼苗库的林分结构(Delissio & Primack, 2003), 进而最终会对未来所建成的植物群落组成产生影响(Easterling *et al.*, 2002), 而且它与土壤水分空间变异的相互联合还会对许多热带森林局部和区域尺度上的物种分布产生重要的影响(Engelbrecht & Kursar, 2003; Engelbrecht *et al.*, 2005)。

鉴于上述的研究意义, 本文的研究目的是: 1)分析热带森林树种幼苗的组成特点, 2)探讨树种幼苗在较大尺度上的空间分布规律, 3)分析幼苗在旱季期间的存活变化规律。

1 材料和方法

1.1 研究区域及样地概况

西双版纳州位于云南省西南部, 地理位置约为 $21^{\circ}09' \sim 22^{\circ}36' \text{ N}$, $99^{\circ}58' \sim 101^{\circ}50' \text{ E}$ 之间, 全州面积为 $19\,690 \text{ km}^2$, 地貌以山原为主, 海拔变化范围为 $550 \text{ m} \sim 2\,429.5 \text{ m}$ 。该区地处热带北缘, 受西南季风影响, 具有明显的干、湿季节变化。全年可以分为雾凉季(11月~翌年2月)、干热季(3~4月)和雨季(5~10月)。年平均气温 21.5°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 $7\,860^{\circ}\text{C}$, 平均最低气温 7.5°C , 年平均降雨量约为 $1\,400 \text{ mm}$, 年相对湿度86%, 全年80%以上的降雨主要集中在雨季, 旱季降雨量稀少。森林植被类型主要有热带雨林、热带季节性湿润林、热带季雨林和热带山地常绿阔叶林(朱华, 2007)。

西双版纳 20 hm^2 热带森林动态监测样地是由中国科学院西双版纳热带植物园和西双版纳州自然保护区管理局参照美国热带森林研究中心(Center for Tropical Forest Science)的样地技术规范于2007年建成, 其是中国森林生物多样性动态

研究网络的重要成员之一, 也是我国目前面积最大的热带森林生物多样性动态监测样地。该样地位于西双版纳州勐腊县补蚌村南贡山东部的斑马山山脚($21^{\circ}36'42'' \sim 21^{\circ}36'58'' \text{ N}$, $101^{\circ}34'26'' \sim 101^{\circ}34'47'' \text{ E}$), 整个样地东西长 500 m , 南北长 400 m , 共划分成了500个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的样方, 每个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的样方再划分为16个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的小样方。样地内的最高海拔为 869.14 m , 最低海拔为 709.27 m , 海拔最大落差达 159.87 m , 样地的地形变化比较复杂, 流经样地的3条溪流沟谷底部平缓, 沟谷两侧坡度较陡。样地的主要植被类型是以望天树(*Parashorea chinensis*)林为主的热带季节雨林, 而且样地内的树种组成比较丰富, 具有胸径 $\geq 1 \text{ cm}$ 的乔木共计 $95\,834$ 株, 种类数达到468种, 隶属于213个属和70个科, 其中优势树种为望天树、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、云树(*Garcinia cowa*)、短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)、蚁花(*Mezzettiopsis creaghii*)、毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)等(兰国玉等, 2008)。

1.2 幼苗样方设置

2007年10月底, 在西双版纳 20 hm^2 热带森林动态监测样地内布设了150个“种子收集器-幼苗样方”的监测单元。监测单元是参考了巴拿马BCI 50 hm^2 热带雨林样地的组合方法, 即每一单元由1个 0.5 m^2 的种子收集器和3个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的幼苗小样方共同组成, 而3个幼苗小样方设置在种子收集器周围三个方向上距收集器 2 m 的位置(Harms *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2005)(图1)。种子收集器的设置原则是尽量使150个种子收集器均匀地覆盖整个 20 hm^2 样地, 并且种子收集器之间的间距在 20 m 以上, 方法主要是用“十字法”将整个样

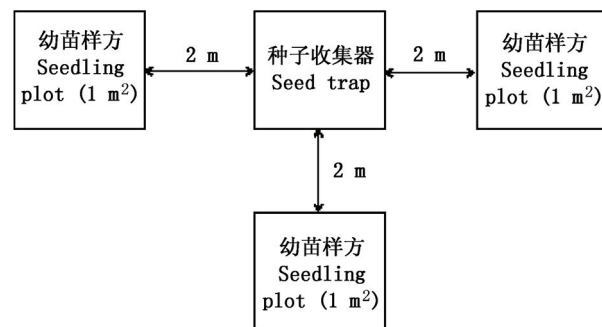


图1 幼苗小样方的设置示意图
Fig. 1 The sketch map for the establishment of seedling plot in each monitoring station

地划分为对称的4块区域,在每一区域内采用“梅花法”以20 m×20 m的样方为基本单位进行相同的布置,种子收集器位于每个20 m×20 m样方内左下角(东南方向)的次级样方10 m×10 m的中心位置。幼苗小样方的四个角用PVC管固定,并用样方绳圈围,整个样地内共设置了450个1 m×1 m的幼苗小样方,它们的分布见图2。

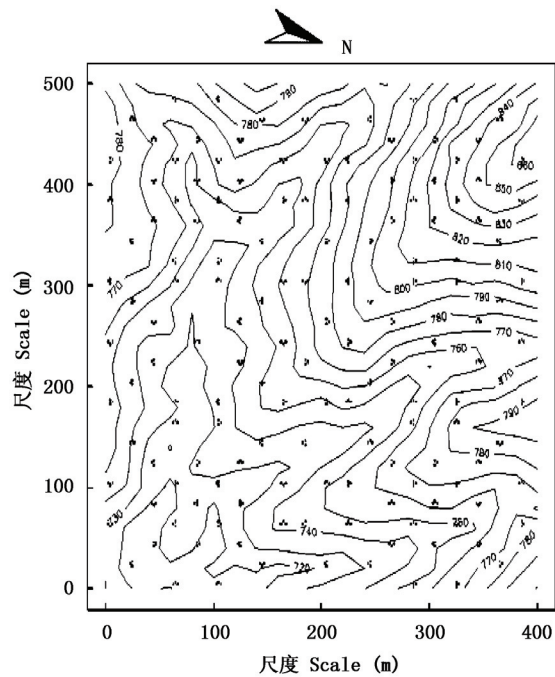


图2 450个1 m²幼苗样方在西双版纳20 hm²热带森林样地中的分布

Fig. 2 The distribution map of 450 1-m² seedling plots in the Xishuangbanna 20 hm² tropical forest plot

1.3 幼苗调查

树种幼苗的调查标准是指胸径小于1 cm的乔木植株,若某幼苗的成年个体兼有乔木和灌木的生活型,也倾向于将其当成树种幼苗。2007年10月底,对每个幼苗小样方中所有树种幼苗用编好号的塑封牌标记,并测量每一幼苗的高度和鉴定种类。对野外不能确定是否为树种幼苗的,则先挂牌标记,待物种鉴定后再确定幼苗的生活型。每3个月对450个样方中幼苗个体的存活和株高等做一次复查。由于幼苗复查的预定时间受到2008年春节的影响,第1和第2次的幼苗复查分别于2008年2月底和5月初完成,因此,2007~2008年旱季共完成了雾凉季(2007年11月~2008年2月)和干热季(2008年3~4月)的两次复查。为尽可能地排除

因年龄结构差异对分析幼苗存活所带来的影响,并结合我们的野外调查经验(高度(H)≤30 cm的幼苗绝大部分都是2007年的实生苗),本文重点将此类幼苗(H≤30 cm)看成2007年的实生苗来分析其在旱季期间的存活变化。

1.4 数据分析

1)采用相对多度和相对频度来计算不同幼苗种类的重要值,即各种幼苗的重要值=相对多度+相对频度(Chen *et al.*, 1996)。其中,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 (Curtis & McIntosh, 1951)。

2)分别统计每个幼苗样方中的树种幼苗个体数和物种数,按下列公式(黄忠良等, 2001)计算每个样方的幼苗密度和种丰富度,然后计算450个样方的幼苗密度和种丰富度的平均值。

$$\text{幼苗密度} = \text{幼苗个体数} / \text{样方面积}(\text{m}^2) \quad (1)$$

$$\text{幼苗种丰富度} = \text{物种数} / \text{样方面积}(\text{m}^2) \quad (2)$$

3)采用以下3个指数来分析树种幼苗的多样性:

Simpson指数(Simpson, 1949):

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (3)$$

Shannon-Wiener 指数(Shannon & Wiener, 1949):

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \quad (4)$$

Pielou均匀度指数(Pielou, 1966):

$$J = H / \ln S \quad (5)$$

式中, S 为物种数, p_i 为第*i*种的个体数占全部物种个体总数的比例。

采用Excel 2003和国际通用统计软件R 2.7.1(<http://www.r-project.org/>)进行数据的分析和绘图。

2 结 果

2.1 树种幼苗的数量与组成

在450个样方中共记录到6 644株幼苗,其中除277株幼苗(4.17%)未鉴定外,已鉴定种类的树种幼苗共计6 367株,其隶属于49个科,116个属和161种, Simpson、Shannon-Wiener和Pielou指数分别为0.69、2.29和0.45。

在重要值前20位的树种幼苗中,不同种类幼苗的个体数量变化比较大(表1)。个体数大于100

表1 西双版纳20 hm²热带森林样地中重要值前20位的树种幼苗
Table 1 Top twenty tree seedlings with the highest importance values in Xishuangbanna 20 hm² tropical forest plot

种名 Species	幼苗数量 No. of seedling	幼苗密度 Seedling density (Mean ± SE, ind. · m ⁻² , n = 450)	幼苗密度的 变异系数 CV (%)	出现的样方数 No. of quadrates presented	相对多度 Relative abundance	相对频度 Relative frequency	重要值 Importance value
望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	3 401	7.56 ± 0.60	169.40	266	53.42	15.83	69.25
短刺锥 <i>Castanopsis echidnocarpa</i>	850	1.89 ± 0.34	382.08	74	13.35	4.40	17.75
假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>	336	0.75 ± 0.07	194.10	170	5.28	10.12	15.40
金钩花 <i>Pseuduvaria indochinensis</i>	99	0.22 ± 0.03	272.37	75	1.55	4.46	6.01
黑毛柿 <i>Diospyros hasseltii</i>	133	0.30 ± 0.12	893.28	46	2.09	2.74	4.83
红光树 <i>Knema furfuracea</i>	92	0.20 ± 0.03	314.13	56	1.44	3.33	4.77
滇毒鼠子 <i>Dichapetalum gedonioides</i>	70	0.16 ± 0.02	298.97	53	1.10	3.15	4.25
染木树 <i>Saprosma ternate</i>	67	0.15 ± 0.02	299.07	53	1.05	3.15	4.20
香花木姜子 <i>Litsea panamanja</i>	84	0.19 ± 0.06	730.26	25	1.32	1.49	2.81
蚊花 <i>Mezzettiaopsis ereaghii</i>	38	0.08 ± 0.01	348.07	36	0.60	2.14	2.74
大萼木姜子 <i>Litsea baviensis</i>	87	0.19 ± 0.14	1 518.57	20	1.37	1.19	2.56
云树 <i>Garcinia cowa</i>	35	0.08 ± 0.01	365.46	33	0.55	1.96	2.51
绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	42	0.09 ± 0.02	490.44	29	0.66	1.73	2.39
钝叶桂 <i>Cinnamomum bejolghota</i>	35	0.08 ± 0.02	412.77	30	0.55	1.79	2.34
椴叶山麻杆 <i>Alchornea tiliifolia</i>	60	0.13 ± 0.04	559.64	23	0.94	1.37	2.31
云南崖摩 <i>Amoora yunnanensis</i>	57	0.13 ± 0.06	1 074.53	20	0.90	1.19	2.09
割舌树 <i>Walsura robusta</i>	49	0.11 ± 0.06	1 167.51	13	0.77	0.77	1.54
勐腊核果木 <i>Drypetes hoaensis</i>	32	0.07 ± 0.02	726.16	17	0.50	1.01	1.51
山木患 <i>Harpullia cupanioides</i>	21	0.05 ± 0.01	535.31	18	0.33	1.07	1.40
密花火筒树 <i>Leea compactiflora</i>	27	0.06 ± 0.02	880.72	14	0.42	0.83	1.25
小计 Sub-total	5 615	—	—	—	88.19	63.72	151.91
其他 141 种 Other 141 species	752	—	—	—	11.81	36.28	48.09
合计 Total	6 367	—	—	—	100.00	100.00	200.00

SE: 标准误差 Standard error CV: 变异系数 Coefficient of variation

株的幼苗有望天树(3 401)、短刺锥(850)、假海桐(336)和黑毛柿(*Diospyros hasseltii*)(133), 其余16种幼苗的个体数变化范围为21~99株, 所统计的20种幼苗个体数占全部幼苗的88.19%。按450个样方的统计, 密度大于 $1 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$ 的幼苗有望天树和短刺锥, 而其他幼苗的密度较低(表1)。对于不同种类的幼苗, 它们的幼苗密度在空间上的变异较大(表1)。望天树的幼苗密度变异系数最低(169.40%), 变异系数较低的幼苗还有假海桐(194.10%)、金钩花(*Pseuduvaria indochinensis*)(272.37%)和滇毒鼠子(*Dichapetalum gelonioides*)(298.97%)等, 而变异系数较高的幼苗为云南崖摩(*Amoora yunnanensis*)(1 074.53%)、割舌树(*Walsura robusta*)(1 167.51%)和大萼木姜子(*Litsea baviensis*)(1 518.57%)。幼苗间出现样方数的差别较大(表1), 望天树和假海桐分布比较广泛, 频度为59.11%和37.78%, 而其他18种幼苗的频度变化范围为16.67%~2.89%。根据重要值这一综合指标来看, 大于5的幼苗为望天树(69.25)、短刺锥(17.75)、假海桐(15.40)和金钩花(6.01), 它们的重要值总和占54.21%, 黑毛柿、红光树(*Knema furfuracea*)、滇毒鼠子和染木树(*Saprosma ternata*)等4种幼苗的重要值均在4~5之间, 总和占9.03%, 而其余幼苗的重要值均低于3(表1)。

2.2 树种幼苗的密度和种丰富度

在 1 m^2 的样方尺度上, 幼苗密度和种丰富度两者的平均值分别达到了 $(14.15 \pm 0.72) \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $(3.73 \pm 0.10) \text{种} \cdot \text{m}^{-2}$ (Mean $\pm$ SE, $n=450$)。

2.3 树种幼苗数量和物种数的关系

仅有1株个体的幼苗达30种, 占有幼苗物种数的18.63%, 有2株个体的幼苗达到23种, 占14.29%, 3株个体的幼苗种数占9.94%, 4株个体的幼苗达7.45%。数量在10株及其以下的幼苗高达121种, 占75.16%, 个体数在11~100株的幼苗共有36种(占22.36%), 个体数大于100株的幼苗仅有4种(2.48%)(图3)。因此, 幼苗的个体数量在物种间分配并不均匀, 个体数稀少的幼苗贡献了大部分的幼苗物种数。

2.4 主要树种幼苗的空间分布

幼苗的空间分布格局与地形有着密切的相关性: 1)幼苗主要分布在沟谷, 如望天树和黑毛柿, 其分布于沟谷的样点所占比例分别为57.89%和78.26% (图4A、4C), 其余幼苗还有金钩花

(52.00%)、蚁花(72.22%)和绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)(58.62%)等; 2)幼苗主要分布于样地的斜坡地段, 如假海桐56.47%的样点分布在斜坡(图4E), 此类幼苗还有红光树(57.14%)、香花木姜子(*Litsea panamanja*)(52.00%)、滇毒鼠子(47.17%)和云树(51.52%)等; 3)幼苗集中分布在样地山脊处及其周围的区域, 而且在较小范围内呈现出斑块状特征, 如短刺锥, 其56.76%的样点分布在山脊(图4G), 其余幼苗还有大萼木姜子(45.00%)等。

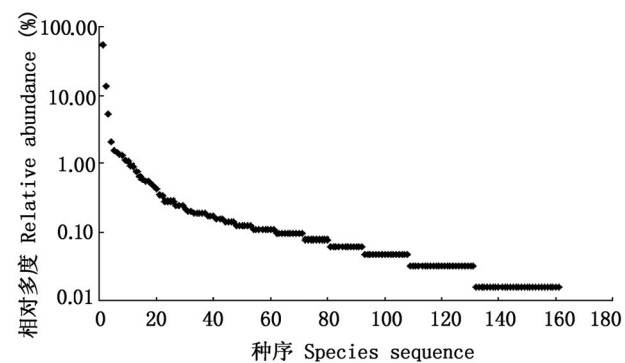


图3 西双版纳20 hm²热带森林样地中树种幼苗的种序图
Fig. 3 Species sequence of the tree seedlings in Xishuangbanna 20 hm² tropical forest plot

幼苗的空间分布格局和海拔间的关联性表现为: 1)幼苗主要分布于海拔800 m以上, 如短刺锥分布在800 m以上的样点占45.95% (图4G), 此类幼苗还有红光树(51.79%)和大萼木姜子(55.00%)等; 2)幼苗大量地分布在海拔800 m及其以下, 而只有少部分出现在800 m以上, 如望天树和假海桐分布在800 m及其以下的样点分别占了93.98%和83.53% (图4A、4E), 其余幼苗还有金钩花(96.00%)、香花木姜子(92.00%)、绒毛番龙眼(86.21%)和染木树(94.34%)等; 3)幼苗只分布于海拔800 m及其以下, 如黑毛柿(图4C), 此外还有蚁花等。

幼苗的空间分布和母树分布之间存在着非常紧密的相关性: 望天树等幼苗集中分布在母树附近, 整体趋势与母树分布保持一致(图4B、4D、4F、4H)。望天树、假海桐、短刺锥和黑毛柿等幼苗的分布样点与最近母树的平均距离分别为 $(12.80 \pm 0.66) (n=266)$ 、 $(14.57 \pm 0.76) (n=170)$ 、 $(11.27 \pm 2.83) (n=74)$ 和 $(13.35 \pm 1.37) \text{ m}$ (Mean $\pm$ SE, $n=46$), 而且它们在距最近母树0~15 m范围内的分布占了很

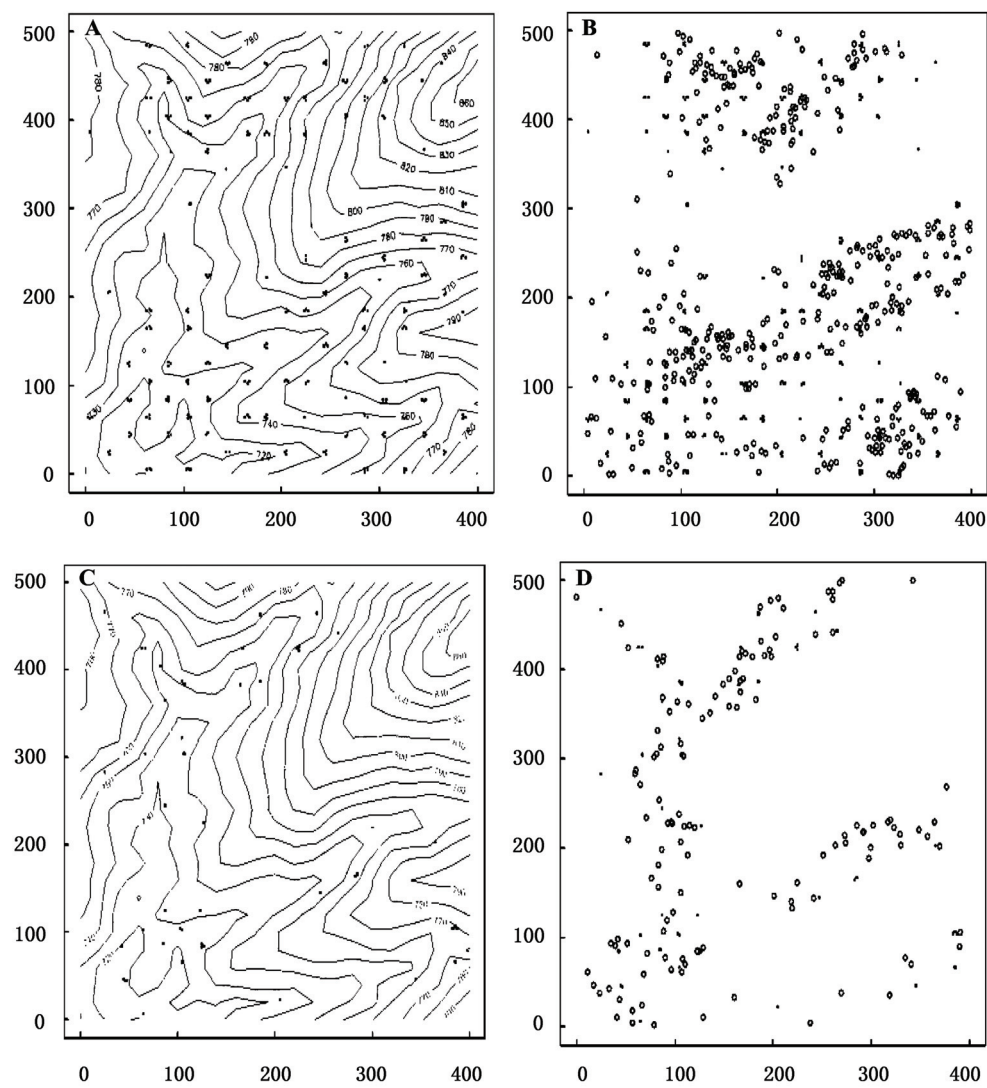


图4 西双版纳20 hm²热带森林样地中4个主要树种幼苗的空间分布格局及其与地形、海拔和母树分布的关系
Fig. 4 Spatial patterns of four main tree seedlings and their associations with the topography, altitude and spatial patterns of their parent trees in Xishuangbanna 20 hm² tropical forest plot
A, B: 望天树 *Parashorea chinensis* C, D: 黑毛柿 *Diospyros hasseltii* E, F: 假海桐 *Pittosporopsis kerrii* G, H: 短刺锥 *Castanopsis echidnocarpa* 4个树种(B、D、F、H)幼苗的母树按胸径依次定义为 ≥ 20 cm, ≥ 20 cm, ≥ 10 cm和 ≥ 20 cm的成年个体 The parent trees of four tree seedlings (B、D、F、H) were defined as those individuals with *DBH* ≥ 20 cm, ≥ 20 cm, ≥ 10 cm and ≥ 20 cm, respectively 空心圆圈为该树种的母树分布, 黑色方块为出现该树种的幼苗的样点分布 Open circles represent the spatial patterns of parent trees, black squares represent seedling plots that presented the conspecific seedlings of the parent trees

大的比例(分别为67.29%、57.06%、90.54%和63.04%)。其余的一些优势幼苗也表现出了同样的分布规律, 如红光树、蚁花、绒毛番龙眼和金钩花等, 它们的分布样点与最近母树的平均距离分别为 (17.62 ± 2.38) ($n=56$)、 (18.36 ± 2.63) ($n=36$)、 (15.49 ± 2.38) ($n=29$)和 (21.67 ± 1.68) m (Mean $\pm$ SE, $n=75$)。

2.5 树种幼苗的旱季死亡
优势幼苗间的旱季死亡率差异很大(表2)。香花木姜子和望天树的死亡率较高, 分别为62.65%和35.87%; 大萼木姜子、绒毛番龙眼、短刺锥和黑毛柿等4种幼苗的死亡率为12%~22%, 而蚁花和假海桐等7种幼苗的死亡率较低(小于9%)。另一方面, 在雾凉季和干热季的两个时间段里, 香花

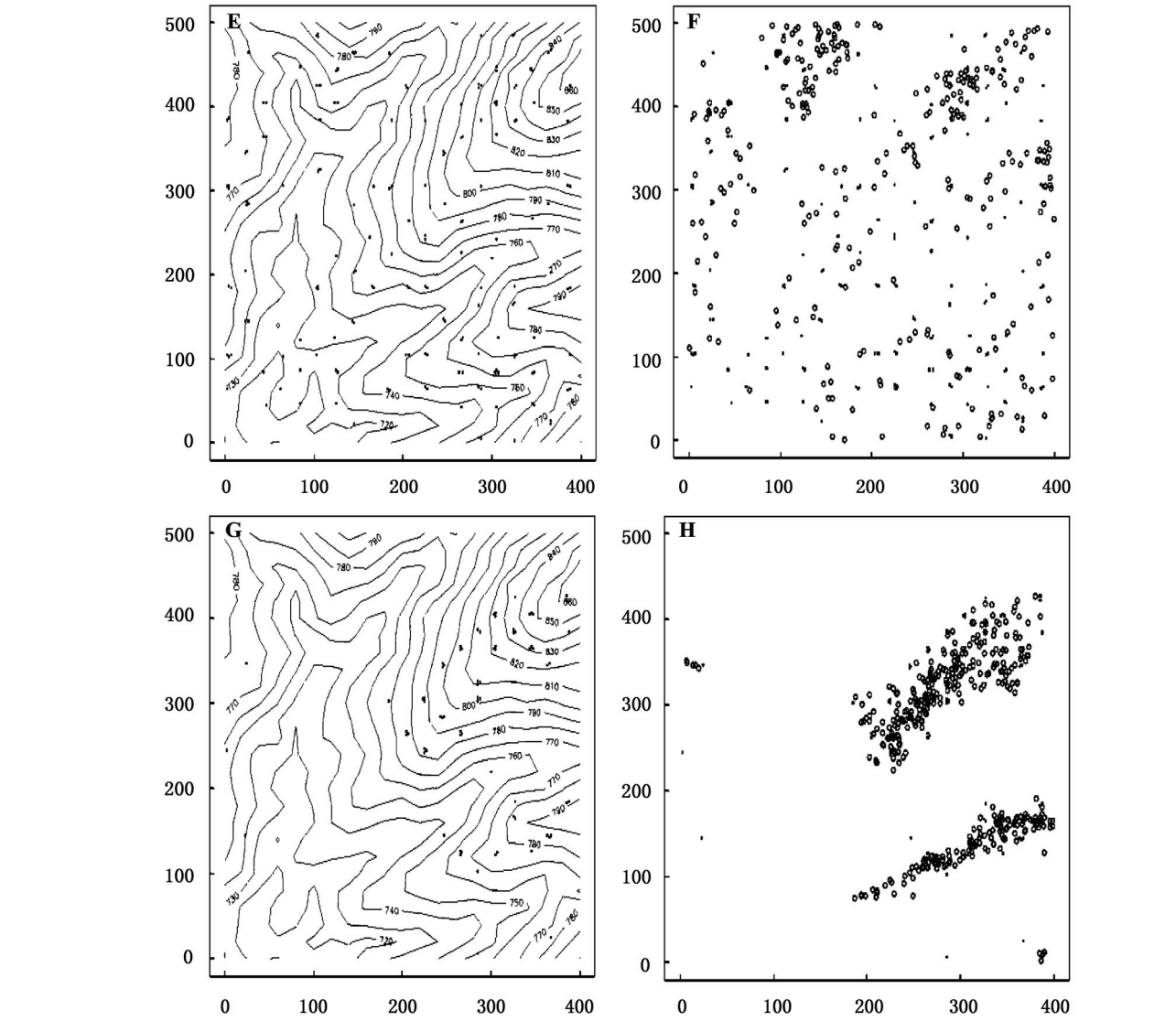


图4 (续) Fig. 4 (continued)

木姜子和望天树的死亡率都较高, 而其他幼苗的死亡率相对较低(表2)。并且, 香花木姜子和望天树幼苗的死亡主要是发生在雾凉季, 它们在雾凉季的死亡量分别占到各自在旱季幼苗死亡总数的86.54%和75.04% (表2)。

除望天树等13种优势幼苗外, 其余129种幼苗在旱季的死亡数较少, 692株幼苗共死亡了10.40%, 其中有91种幼苗均没有幼苗个体发生死亡。全部幼苗在经历旱季后, 死亡数所占比例达到26.49%, 望天树等13种优势幼苗的死亡量为其贡献了95.15% (表2)。

3 讨 论

3.1 树种幼苗的组成特点

本研究对西双版纳热带森林20 hm²面积范围内进行了较多数量样方(450个1 m²)的幼苗取样调查, 并且所出现的个体中有95.83%的已经鉴定出种类, 因此结果应该能够很好地反映出该区热带森林树种幼苗的组成情况。由于国内外学者对树种幼苗调查的标准和取样量不同, 地区之间的结果很难直接进行相对比较。在本研究中, 由于幼苗种丰富度的空间变异不是很大((3.73 ± 0.10)

表2 西双版纳20 hm²热带森林样地中优势树种幼苗的旱季死亡
Table 2 Summary of the death of dominant tree seedlings over the dry season in Xishuangbanna 20 hm² tropical forest plot

种名 Species	2007年的实生苗个体数 No. of seedlings newly established in 2007	幼苗死亡数 No. of dead seedlings		
		雾凉季 Foggy-cool season	干热季 Dry-hot season	旱季(雾凉季+干热季) Dry season
望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	3 339	899 (26.92)	299 (12.25)	1 198 (35.87)
短刺锥 <i>Castanopsis echidnocarpa</i>	734	60 (8.17)	34 (5.04)	94 (12.80)
假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>	254	12 (4.72)	8 (3.31)	20 (7.87)
金钩花 <i>Pseuduvaria indochinensis</i>	71	3 (4.23)	0 (0.00)	3 (4.23)
黑毛柿 <i>Diospyros hasseltii</i>	108	13 (12.04)	3 (3.16)	16 (14.82)
红光树 <i>Knema furfuracea</i>	75	3 (4.00)	0 (0.00)	3 (4.00)
滇毒鼠子 <i>Dichapetalum gelonioides</i>	58	2 (3.45)	1 (1.79)	3 (5.17)
染木树 <i>Saprosma ternate</i>	44	1 (2.27)	0 (0.00)	1 (2.27)
香花木姜子 <i>Litsea panamanja</i>	83	45 (54.22)	7 (18.42)	52 (62.65)
蚁花 <i>Mezzettipsis creaghii</i>	25	2 (8.00)	0 (0.00)	2 (8.00)
大萼木姜子 <i>Litsea baviensis</i>	76	9 (11.84)	7 (10.45)	16 (21.05)
云树 <i>Garcinia cowa</i>	15	0 (0.00)	0 (0.00)	0 (0.00)
绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	31	4 (12.90)	1 (3.70)	5 (16.13)
小计 Sub-total	4 913	1 053 (21.43)	360 (9.33)	1 413 (28.76)
其他种 Other species	692	47 (6.79)	25 (3.88)	72 (10.40)
合计 Total	5 605	1 100 (19.63)	385 (8.55)	1 485 (26.49)

括号里的值表示幼苗的死亡率 Mortality rates of seedlings are in parenthesis

种·m⁻² (Mean±SE, n=450)), 所以我们在统一幼苗高度(H <1 m)的基础上, 采用对450个样本随机等概率抽取一定的样本量(n=80和120)进行统计分析(重复3次)的方法在一定程度上会有很好的代表性, 从而使我们的结果与其他研究之间具有一定的可比性。Chen等(1996)在广东黑石顶亚热带常绿阔叶林80个1 m²的样方中调查到42种树种幼苗(H<1 m), 其明显低于西双版纳热带森林群落80个1 m²样方中的树种幼苗(H <1 m)丰富度((78.00±7.09)种(Mean±SE, n=3)), 而与马来西亚 Pantai Aceh地区的热带雨林中120个1 m²的树种幼苗(H <1 m)丰富度(116种)相比(Turner, 1990b), 西双版纳热带森林中120个1 m²的树种幼苗(H <1 m)丰富度((102.00±2.65)种(Mean±SE, n=3))约略低于其12.07%, 但前者有67%的幼苗样方是设置在林窗下(Turner, 1990b), 林窗下树种幼苗的多样性会高于林冠下的幼苗(何永涛等, 2003)。因此, 我们认为西双版纳热带森林林下树种幼苗的种类组成较为丰富。

在由假海桐和望天树等组成的重要值排序前10位的样地群落树种中(兰国玉等, 2008), 共有5个树种的林下幼苗出现在重要值排序前10位的幼

苗组成中(表1), 这表明了林下幼苗的主要物种成分与样地内主要树种个体的种类组成保持着一定的相似性, 即主要树种的幼苗在林下同样保持着优势地位, 这与Chen等(1996)对广东黑石顶南亚热带自然林下幼苗物种组成的分析所揭示的研究结果相一致。以假海桐、望天树、短刺锥、蚁花和红光树等5个树种为例, 它们在立地群落中占了优势地位, 其重要值分别为25.78、22.36、7.07、6.92和5.12 (兰国玉等, 2008), 同样, 它们的幼苗在林下仍然是占据了优势地位, 其重要值分别为15.40、69.25、17.75、2.74和4.77 (表1), 尤其是作为林冠上层重要值最大而且是整个群落的建群种的望天树(兰国玉等, 2008), 其幼苗在林下仍是占了绝对的优势(表1)。

幼苗密度在1 m²样方((14.15 ± 0.72)株·m⁻², n=450)和优势种群(表1)两种尺度上的空间变异比较大, 其在一定程度上可以反映出微生境空间异质性的存在, 而这种微生境的空间变异会影响到幼苗的存活(Harper, 1977; Baraloto & Goldberg, 2004)。此外, 幼苗密度的空间格局也会影响到幼苗在空间上发生不同的死亡过程。很多学者认为分布于母树周围的幼苗因密度较高会导致幼苗发

生大量的死亡(Janzen, 1970; Connell, 1971; Hammond & Brown, 1998), 然而也出现了不支持这一观点的研究报道(Houle, 1992)。尽管本研究揭示出了幼苗密度存在着较大的空间变异性, 而且优势幼苗的样点分布主要集中于母树附近(图4B、4D、4F、4H), 那么对于高密度分布的幼苗来说, 其在林下的长期存活是否会受母树附近的密度制约而控制的问题, 我们目前尚未清楚。因此, 亟待于开展不同时空尺度上幼苗密度、微生境和幼苗存活三者之间相互关系的研究, 而这方面的研究对于揭示幼苗密度制约机制等在该区热带森林生物多样性维持中所起着的作用将会提供重要的科学依据。

西双版纳热带森林林下存在着较大一部分个体数量稀少的树种幼苗(图3), 尽管它们的个体数非常稀少, 但却是林下幼苗库一个非常重要的组成部分, 因为它们在林下幼苗库的物种多样性构成上发挥了重要作用。然而, 此类幼苗在林下的长期“命运”动态规律以及它们的形成机制等问题更值得关注, 同时也意味着对它们进行长期监测研究显得尤为重要, 研究结果可为这些“稀有幼苗”的有效保护提供一些重要的参考依据。

3.2 树种幼苗的空间分布

大多数树种的种子并不能散布到离母树较远的距离(Janzen, 1970; Connell, 1971; 张健等, 2008), 这会使得母树附近有足够的种源(Seed sources)存在, 进而可以促使幼苗的空间分布格局与母树分布保持一致, 这一规律在本研究中的优势幼苗空间分布格局中得到了很好的体现(图4B、4D、4F、4H), 由此也暗示着这些幼苗的更新在20 hm²热带森林样地内可能不存在着种源的限制, 而且也反映出了母树附近的生境是适合该种幼苗建立的“安全岛”, 因为即便母树附近没有种源限制, 但种源的存在并非就能保证更新能够顺利地进行(Nathan & Muller-Landau, 2000), 还须得取决于生境是否能够满足幼苗的建立(Harper, 1977)。本研究中, 幼苗的空间分布格局还表现出了同地形和海拔之间有着密切的关联性(图4A、4C、4E、4G), 这也就更进一步地说明了母树附近的生境可能并没有限制到同种幼苗的更新。幼苗的建立对生境的依赖性较强, 其对光照和水分等生态因子的需求有特定的适应范围, 只有具备这种条件的地段, 幼苗才能够在此定居。

地形和海拔都是生境异质性的主要来源, 它们会导致光照、温度、水分和土壤养分等生态因子在空间上的变化(Kikuchi, 2001; Takahashi *et al.*, 2003), 而这些生态因子的变化会直接影响到幼苗在空间上的定居和存活。以美国南部新英格兰落叶混交林为例, 其林下幼苗的建立、存活和生长格局反映出了由地形导致的效应: 山脊地段的幼苗容易受到水分限制, 而沟谷里的幼苗却存在着光限制(Frey *et al.*, 2007)。在20 hm²热带森林样地中, 海拔变化较大(最高落差达159.87 m), 地形变化较为复杂, 有3条沟谷常年有水流, 沟谷底部平缓, 而沟谷两侧坡度较陡, 山脊处海拔较高, 这些因素导致了样地内的土壤水分和光照等生境因子异质性的存在, 从而影响了幼苗在空间上的定居, 最终形成了幼苗的分布与地形和海拔之间的相关性格局。例如, 短刺锥幼苗可能适合生长在相对干燥的生境决定了其大部分个体分布在样地的山脊处周围, 望天树幼苗可能适合生长在潮湿的生境决定了其大量地分布于沟谷地段, 而作为森林中下层树种的假海桐, 其幼苗可能更依赖于样地斜坡处的生境。因此, 本研究中的优势幼苗的空间分布主要受到了母树分布和生境异质性的共同影响。

3.3 树种幼苗的旱季死亡

在西双版纳地区, 仅6个月的旱季, 林下树种幼苗的死亡比例就达到了26.49%, 其高于马来西亚热带雨林林下树种幼苗在16个月内的监测结果(19.5%)(Turner, 1990b), 因而, 该区热带森林树种幼苗在旱季干旱环境下的死亡量还是比较大的。

热带森林林下幼苗的死亡是一个非常复杂的生态学过程, 其往往会受多种因素的共同影响。但在旱季期间, 幼苗的死亡主要是由于水分胁迫或干旱能够加剧病原菌、捕食动物等带来的影响(Engelbrecht *et al.*, 2005), 而且对于树种幼苗而言, 其更容易受旱季期间的干旱胁迫影响(Poorter & Hayashida-Oliver, 2000)。在西双版纳地区, 旱季最明显的特点就是降雨稀少和气温较高, 根据西双版纳热带雨林生态系统研究站的气象数据显示(图5), 在幼苗观测期间, 旱季的干旱是非常明显(降雨量仅占全年的15.99%, 月均气温均高于16 ℃), 而且房秋兰和沙丽清(2006)的研究表明了旱季期间热带季节雨林林下土壤含水率

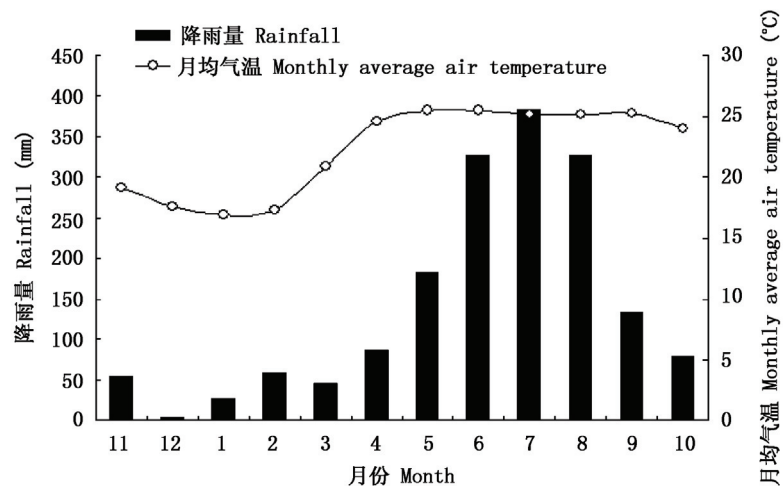


图5 西双版纳热带雨林生态系统研究站2007年11月~2008年10月期间的月降雨量和月均气温的变化
Fig. 5 Monthly variation of rainfall and average air temperature during November 2007–October 2008 in Xishuangbanna Station for Tropical Rain Forest Ecosystem Studies
降雨量和气温数据来源于中国科学院西双版纳热带雨林生态系统研究站 Data of rainfall and air temperature are provided by Xishuangbanna Station for Tropical Rain Forest Ecosystem Studies

在一年之中也是较低的，因此，该区热带森林林下幼苗在旱季是处在干旱胁迫的环境之中，而这种旱季的干旱胁迫已被国内外的很多研究证明了其会引起林下某些幼苗在旱季发生大量死亡 (Turner, 1990a; Fisher *et al.*, 1991; Veenendaal *et al.*, 1996; McLaren & McDonad, 2003; 闫兴富和曹敏, 2008)。然而，在本研究中，从群落水平上来看，却出现了2组受干旱胁迫影响程度截然不同的幼苗群：第1组的特点是幼苗的存活会受到了干旱胁迫的严重影响，这与国内外很多研究所得到的结论相一致。如香花木姜子和望天树(死亡率分别为62.65%和35.87%); 而另一组是受干旱胁迫影响较小的幼苗群，如黑毛柿和短刺锥等幼苗，尤其更为明显地体现在死亡率较低的假海桐和蚁花等优势幼苗(表2)以及均无1株个体发生死亡的91种幼苗群之中，由此表明了这些幼苗在旱季干旱胁迫环境下能够适应并存活下来。因此，在西双版纳热带地区的旱季期间，并不是所有树种幼苗都会受到干旱胁迫的影响，树种幼苗间会对干旱环境表现出不同的存活变化，这同Engelbrecht和Kursar(2003)以及Engelbrecht等(2005)对巴拿马 Buena Vista Peninsula地区热带森林林下幼苗的研究所揭示出的结论相一致。

幼苗在旱季干旱胁迫环境下的存活会表现出明显的种间差异，这主要是由于一些内外因相互

作用的结果：

1) 在内因方面：首先，种子大小是一个重要的因素。相关的研究已表明了大种子萌发的幼苗比小种子的幼苗在干旱环境中更具有优势，大种子的幼苗能够长时间地忍耐干旱胁迫(Leishman & Westoby, 1994; Khurana & Singh, 2000)，这其中包含着很多的机理，但一般认为是大种子储藏丰富的营养物质，其可用于支持幼苗在结构和呼吸作用等方面的改变以适应于干旱胁迫的环境(于顺利等, 2007)。我们在野外观测中发现假海桐的种子较大，营养物质比较丰富，而望天树的种子的营养物质较少，这对于两幼苗旱季存活差异的解释可能会有一定的贡献，但目前还缺乏种子大小这方面具体数据的支持；其次，幼苗间在形态和生理特性上的差异会影响到幼苗的旱季存活。Engelbrecht和Kursar (2003)提出了能够适应旱季干旱胁迫的幼苗群会通过延长根系、落叶和渗透调节(Osmotic adjustment)等多种机制来适应干旱环境。在本研究中受干旱胁迫影响较小的幼苗群中，以假海桐幼苗为例，从其空间分布来看(图4E)，它可能受土壤水分和光照等因子的影响较小(该幼苗能在沟谷、斜坡和山脊处分布)，那么它是否是通过一些正如 Engelbrecht 和 Kursar (2003)所提出的抗旱性策略而适应了干旱胁迫的环境，我们还不清楚。而对于在雾凉季死亡率较

高的望天树和香花木姜子,其原因可能是这两种幼苗在雾凉季前期阶段刚建立,进入雾凉季后,它们还未生长出发达的根系,导致其大量死亡;再者,幼苗种群之间的密度差异也可能导致幼苗间的旱季存活差异。在旱季干旱胁迫环境下,土壤水分的可利用性成为林下幼苗存活的一个重要的限制性因子,幼苗密度较高会促使幼苗产生竞争,最终可能导致密度制约幼苗死亡现象的发生。作为重要值最大的望天树,其较高的死亡率与其较高的幼苗密度可能有一定的关系,尤其体现在雾凉季和干热季的幼苗死亡差异上。在雾凉季前期,因散布的种子萌发导致了望天树幼苗的大量补充,使得幼苗密度很高,进入雾凉季后,较高的幼苗密度可能促使该幼苗发生大量的死亡(26.92%),而到了干热季后,由于密度降低,其对幼苗存活的制约作用可能减弱,幼苗的死亡也就自然减少(8.95%)。香花木姜子的密度并不是很高,但却有着较高的死亡率,这可能是由于该幼苗在某些高密度的样方内发生了密度制约效应。对于其他幼苗来说,它们较低的旱季死亡率可能是由于这些幼苗的密度较低,其还不致于发生强烈的密度制约效应,不过这样的推测仍需做进一步的研究。

2) 在外因方面:首先,干旱会加剧动物、昆虫和病原菌等对幼苗存活所带来的影响。在热带地区,动物和昆虫等在干旱环境中的活动比较频繁。已有研究表明了望天树幼苗较高的死亡率与动物捕食有很大的关系(闫兴富和曹敏, 2008),本研究中的假海桐等幼苗群较低的死亡率是否会与其受动物捕食等影响的程度不大有关,我们目前尚未清楚;其次,幼苗所处空间位置的生境特征(干旱胁迫程度、光照强度、营养状况和地表覆盖物厚度等)也会对幼苗的存活率产生影响。优势幼苗间对生境有着很强的依赖性(图4A、4C、4E、4G),而不同生境特征的差异会影响到幼苗的存活。如在干旱季节,由于坡顶的干旱胁迫程度大于谷底,导致了望天树幼苗的死亡率在坡顶处较高(闫兴富和曹敏, 2008)。幼苗与所处生境的特异化(Habitat specialization)也会影响其在干旱胁迫环境下的适应能力。Engelbrecht等(2005)的研究表明,分布于干旱生境中的幼苗比潮湿生境中的幼苗在旱季干旱胁迫下会具有更高的存活率。短刺锥和望天树在旱季的存活表现有着明显的差异

(表2),这可能同它们与所处生境的特异化有关,两者分别集中地处于较为干旱的山脊和较为潮湿的沟谷地段(图4G、4A),但生境特异化是如何影响幼苗在干旱胁迫下的存活的问题目前还尚未清楚。

在大多数的热带森林地区,一年之中会定期地发生一次或两次明显的旱季干旱(Walsh & Newbery, 1999)。在全球变暖背景下,干旱对森林更新所带来的影响也日益成为人们关注的焦点,作为对环境变化非常敏感的幼苗,其在干旱环境下的存活会影响到群落组成和物种分布(Easterling *et al.*, 2002; Engelbrecht & Kursar, 2003; Engelbrecht *et al.*, 2005)。同其他热带森林一样,在西双版纳热带森林地区,旱季在一年之中是非常的明显。从本研究的结果来看,群落水平和不同空间分布格局两种尺度上的幼苗表现出了明显的旱季存活差异,尤其是旱季的干旱削弱了望天树幼苗的优势地位,其他幼苗能够较好地存活,这些幼苗间的存活差异可能促进了物种的共存。然而,旱季干旱对物种的共存和分布会产生多大的影响等一些问题值得深入研究。

参 考 文 献

Baraloto C, Goldberg DE (2004). Microhabitat associations and seedling bank dynamics in a neotropical forest. *Oecologia*, 141, 701–712.

Chen ZH, Zhang DM, Lin FP (1996). Floristic and ecological studies of natural seedlings in the lower subtropical forest in Heishiding, Guangdong province. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 568–579.

Connell JH (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ, Gradwell GR eds. *Dynamics of Populations*. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, The Netherlands, 298–312.

Curtis JT, McIntosh RP (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476–496.

Delissio LJ, Primack RB (2003). The impact of drought on the population dynamics of canopy-tree seedlings in an aseasonal Malaysian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 489–500.

Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO (2002). Climate extremes: observations, modeling and impacts. *Science*, 289, 2068–2074.

Engelbrecht BMJ, Kursar TA (2003). Comparative drought resistance of seedlings of 28 species of co-occurring

- tropical woody plants. *Oecologia*, 136, 383–393.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA, Tyree MT (2005). Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, 19, 312–321.
- Fang QL (房秋兰), Sha LQ (沙丽清) (2006). Soil respiration in a tropical seasonal rain forest and rubber plantation in Xishuangbanna, Yunnan, SW China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 30, 97–103. (in Chinese with English abstract)
- Fisher BL, Howe HF, Wright SJ (1991). Survival and growth of *Virola surinamensis* yearlings: water augmentation in gap and understory. *Oecologia*, 86, 292–297.
- Frey BR, Ashton MS, Mckenna JJ, Ellum D, Finkral A (2007). Topographic and temporal patterns in tree seedling establishment, growth, and survival among masting species of southern New England mixed-deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, 245, 54–63.
- Hammond DS, Brown VK (1998). Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. In: Newbery D, Brown ND, Prins HTT eds. *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell, Cambridge, UK, 51–78.
- Harms KE, Wright SJ, Calderon O, Hernandez A, Herre EA (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- He YT (何永涛), Li GC (李贵才), Cao M (曹敏), Tang Y (唐勇) (2003). Regeneration in gaps of the middle-mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 1399–1404. (in Chinese with English abstract)
- Houle G (1992). Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology*, 80, 99–108.
- Huang ZL (黄忠良), Peng SL (彭少麟), Yi S (易俗) (2001). Factors affecting seedling establishment in monsoon evergreen broad-leaved forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 9, 123–128. (in Chinese with English abstract)
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, de Lao SL (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science*, 283, 554–557.
- Janzen DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- Khurana E, Singh JS (2000). Influence of seed size on seedling growth of *Albizia procera* under different soil water levels. *Annals of Botany*, 86, 1185–1192.
- Kikuchi T (2001). *Vegetation and Landforms*. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Lan GY (兰国玉), Hu YH (胡跃华), Cao M (曹敏), Zhu H (朱华), Wang H (王洪), Zhou SS (周仕顺), Deng XB (邓晓保), Cui JY (崔景云), Huang JG (黄建国), Liu LY (刘林云), Xu HL (许海龙), Song JP (宋军平), He YC (何有才) (2008). Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: species compositions and spatial distribution patterns. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 287–298. (in Chinese with English abstract)
- Leishman MR, Westoby M (1994). The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions: experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 82, 249–258.
- Li ZS (李宗善), Tang ZW (唐建维), Zheng Z (郑征), Zhu SZ (朱胜忠), Duan WY (段文勇), Song JP (宋军平), Guo XM (郭贤明), Zeng R (曾荣) (2005). Tree species diversity of tropical montane rain forest in Xishuangbanna, Yunnan. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1183–1188. (in Chinese with English abstract)
- McLaren KP, McDonad MA (2003). The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 183, 61–75.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278–285.
- Parent S, Simard MJ, Morin H, Messier C (2003). Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 597–603.
- Pielou EC (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131–144.
- Poorter L, Hayashida-Oliver Y (2000). Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 481–498.
- Shannon CE, Wiener WJ (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, 117.
- Simpson EH (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Smith DM, Ashton PMS (1993). Early dominance of pioneer hardwood after clearcutting and removal of ad-

vanced regeneration. *Northern Journal of Applied Forestry*, 10, 14–19.

Streng DR, Glitzenstein JS, Harcombe PA (1989). Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs*, 59, 177–204.

Szwagrzyk J, Szewczyk J, Bodziarczyk J (2001). Dynamics of seedling banks in beech forest: result of a 10-year study on germination, growth and survival. *Forest Ecology and Management*, 141, 237–250.

Takahashi K, Azuma H, Yasue K (2003). Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, central Japan. *Ecological Research*, 18, 549–558.

Turner IM (1990a). The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 469–478.

Turner IM (1990b). Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica*, 22, 146–154.

Veenendaal EM, Swaine MD, Agyeman VK, Blay D, Abebrese IK, Mulins CE (1996). Differences in plant and soil-water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedlings establishment and survival. *Journal of Ecology*, 84, 83–90.

Walsh RPD, Newbery DM (1999). The ecoclimatology of Danum, Sabah, in the context of the world’s rainforest regions, with particular reference to dry periods and their impact. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B*, 354, 1391–1405.

Webb CO, Peart DR (1999). Seedling density dependence promotes coexistence of bornean rain forests trees. *Ecology*, 80, 2006–2017.

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). Seedling growth and survival of the endangered tree species *Shorea wantianshuae* after a mast-fruiting event. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 55–64. (in Chinese with English abstract)

Yu SL (于顺利), Chen HW (陈宏伟), Li H (李晖) (2007). Review of advances in ecology of seed mass. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 31, 989–997. (in Chinese with English abstract)

Zhang J (张健), Hao ZQ (郝占庆), Li BH (李步杭), Ye J (叶吉), Wang XG (王绪高), Yao XL (姚晓琳) (2008). Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest, Changbai Mountain. *Acta Ecological Sinica* (生态学报), 28, 2445–2454. (in Chinese with English abstract)

Zhu H (朱华) (2007). On the classification of forest vegetation in Xishuangbanna, southern Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 29, 377–387. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 温远光 责任编辑: 李 敏