

热带次生林林窗干热季光照特征初步分析

张一平, 王进欣, 刘玉洪, 马友鑫, 李佑荣

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南昆明 650223)

摘要: 利用西双版纳干热季(3~4月)次生林林窗光照观测资料, 探讨了林窗光照的时空变化特征。结果表明: 由于天气现象(雾)、太阳高度和林窗树木的共同影响, 使得林窗区域光照强度在时空上均存在明显的差异; 上午光照强度的时间变化不明显, 光强高值区在林窗西南侧边缘; 中午受太阳辐射的影响, 各测点光强均迅速上升, 尤以林窗偏东侧林缘最为突出, 实际林窗边缘的光强远远大于扩展林窗边缘; 平均光强最大区域由林窗西南侧向东北侧林缘移动, 而林窗偏西侧受树木遮蔽影响, 光强虽有增加, 但由于实际林窗边缘的高光强维持时间较短, 平均光强较小, 特别是偏西侧的扩展林窗边缘, 遮蔽影响较大, 各时刻的光强均不大, 形成平均光强的低值区; 使得中午林窗区域光照强度不对称性更加显著, 光强水平梯度增大; 下午由于太阳西进, 林窗区域均受到树木遮蔽影响, 光强降低, 水平梯度变化趋于和缓。在西双版纳干热季作为林窗主要热力作用面之一的林窗地表面, 在不同时段其最大光强的数值和出现区域以及高光强维持时期均存在较大差异; 使得林窗区域的光强分布存在时间差异和空间不对称性, 如此的光强分布势必造成林窗不同区域热力作用的不同, 进而导致林窗区域热量传输和热量储存的不同, 产生不同的热力效应。本研究结果可为探讨林窗演替、更新机制及林窗生物多样性的研究提供科学依据。

关键词: 林窗; 光照; 次生林; 热带; 西双版纳

中图分类号: Q948.112+.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2001)01-0001-08

Study on the sun-shine characteristics of the tropical secondary forest gap in the dry-hot season in Xishuangbanna

ZHANG Yi-ping, WANG Jing-xin, LIU Yu-hong,
MA You-xin, LI You-rong

(*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, CAS, Kunming 650223, China*)

Abstract: Light intensity measurements at the secondary forest canopy gap were conducted in Xishuangbanna, Yunnan, in March and April 1999 (dry-hot season). On the basis of this measurement, spatial and temporal variations of light intensity on 8 azimuth in the secondary forest canopy gap were discussed. The results indicated that: Because of the influence of condition of foggy environment and sun-elevation and the tree, spatial and

收稿日期: 1999-06-22

作者简介: 张一平(1957-), 博士, 研究员, 已在国内外发表论文 50 余篇。

基金项目: 中国科学院“九五”重点项目(KZ95Z-S1-101), 中国科学院“院长基金”, 云南省自然科学基金项目(98C098M)。

temporal variations of light intensity is significant in different zone; mainly show that temporal variation of light intensity is not significant in the morning in study site; the west-south zone of gap is source of high light intensity; Because of the influence of radiation, the light intensity significantly increase on all sites, the east edge of gap is dominant, the light intensity of at the edge of gap significantly go beyond one of the edge of extend gap; the maximum mean value of light intensity was shifted to the north-east edge. On the other hand, because of the influence of shade of the edge-arbor, although second-west sites light intensity increase, because high light intensity last for an instant, the mean of light intensity is low, with knobs on second-west sites. The shade of the edge-arbor of gap mightly influence its light intensity, become source of low light intensity; make asymmetry of light is more significant in the gap at noon, at the same time, horizontal gradient become significant, with the sun moved west-ward. Because of the influence of the shade of tree at the edge of gap, spatial variation of light intensity is verge to gentle in study site. The gap ground stand in one of thermodynamic surface in the gap, the number and emerging zone of maximal light intensity and maintaining phase of high light intensity are different; temporal-diversity and spatial-asymmetry is the characteristic of distribution of light intensity, it makes thermodynamic regime is different on different sites, result in difference on caloric transmitting and caloric storing in the gap, finally different thermodynamic-effect was generated. This result will provide secondom of studying forest dynamic and bio-diversity.

Key words: Gap; characteristics of sun-shine; secondary forest; tropical; Xishuangbanna

由于林窗大小和环境变化程度决定林窗发展的方向和速度,直接影响着顶级森林的结构、种类组成和种群动态,对世界范围内各种森林类型的更新和演替均有重要作用^[1],在热带雨林中的作用更加显著和重要^[2],因此,自 80 年代始,作为森林群落演替更新重要内容之一的小尺度林窗干扰(canopy gap disturbance)受到广泛重视。其中林窗及周边热力特征的变化对森林生态环境异质性的影响是目前学者研究兴趣所在^[3~7]。在国内研究刚刚起步,多为综述性和林窗特征的研究^[8~12],林窗与环境关系的研究尚不多^[13,20]。

光照是植物进行光合作用并赖以生长的前提条件,也是影响热带雨林植物生长生存的众多环境因子中最常遇到的限制因子,在森林动态及演替过程中,对树种更新起着重要作用^[21];林窗的产生导致更多的光到达林地表面,这对热带森林的演替和更新将有重大影响^[22];也使林窗内地表面温度、近地层温度等热力特征发生相应的变化^[23],而光照环境和热力特征的改变又将影响土壤理化性质、营养元素分解、土壤微生物活性等的变化,最终影响到林窗及周边各生物学过程的变化^[24~26]。因此研究林窗光照特征有助于理解其小气候形成原因和群落变化规律,对深入研究林窗演替更新机制是必不可少的。

本文根据 1999 年 3、4 月西双版纳地区次生林林窗小气候观测资料,对林窗光照特征进行初步分析,旨在探讨林窗小气候形成机制及其对林窗生物多样性的影响等提供科学依据。

1 样地概况及研究方法

1.1 样地概况

西双版纳位于云南省南部,终年受西南季风控制,属热带季风气候,一年中有雾凉季(11~2月)、干热季(3~4月)、湿热季(5~10月)之分^[29]。与雾凉季相比干热季的雾生成时刻较迟,维持时间较短,一般在夜间 23:00 时之后,才开始起雾,而在上午 10:00 时左右就逐渐消散。

本次观测的样地设在中科院西双版纳热带植物园的次生演替研究长期试验地内(21°54'N, 101°46'E)。是原生植被(热带季节性雨林)被刀耕火种后,撂荒恢复起来的次生林,分布在海拔 580 m 的缓坡低丘顶部(坡向 SE,坡度<2°)。林冠季相变化以干热季稀朗,雨季后期和雾凉季初密集,群落结构复杂,成层现象明显,可划分为乔木层、灌木层、草本层及层间植物 4 个层次^[13];群落高度 10~16 m,枝下高 8~12 m,平均胸径 7.5~8.5 cm。乔木层主要有白背桐(*Mallotus paniculatus*)、大叶藤黄(*Garcinia xanthochymus*)、川楝

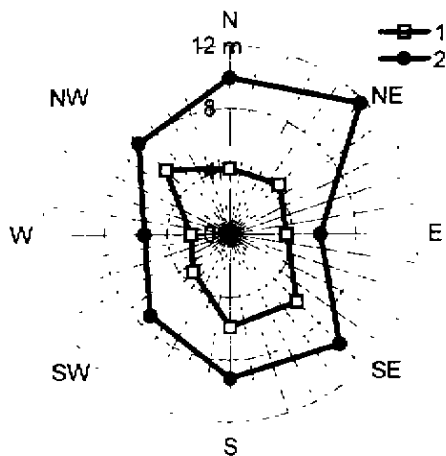


图 1 次生林林窗轮廓

Fig. 1 The out-line of secondary forest gap
N-北, NE-东北, E-东, SE-东南, S-南, SW-西南, W-西,
NW-西北: 1-林窗边缘 The edge of gap; 2-扩展林窗
边缘 The edge of extended gap.

(*Melia toosenden*) 等; 灌木层主要有狭叶楠木 (*Phoebe lunceolata*)、窄序岩豆藤 (*Millettia leptobotrya*)、笔官榕 (*Ficus superba* var. *japonica*)、潺槁木姜子 (*Litsea glutinosa*) 等; 层间植物主要有爪哇下果藤 (*Gouania javanica*) 等; 草本植物及幼苗层主要有马唐 (*Digitaria sanguinalis*)、竹叶草 (*Oplismenus compositus*)^[1] 等。土壤为砖红壤。

1.2 研究方法

本文所选择的林窗(图 1)形成于 1993 年, 在 1998 年 12 月对林窗内的植物进行了清伐。图 1 中的内圈线为实际林窗边缘(林缘树冠垂线处), 外圈线为扩展林窗边缘(林缘树干处)。该林窗为南北向长(约 12 m), 东西向短(约 8 m)的长型林窗, 北侧和东北侧的林冠冠幅较大(约 5 m), 其它各侧冠幅较小(约 1~3 m)。实际林窗面积约 51 m²; 扩展林窗面积约 199 m²。3~4 月为西双版纳干热季, 湿度较小, 树木处于落叶高峰期, 林窗周围的树木叶面积指数较小。

在林窗中沿南-北向、东北-西南向、东-西向、东南-西北向设置的 4 条观测样线, 每条样线设置 7 个观测点, 考虑林窗边缘效应的作用, 观测点为不等距分布, 分别位于林窗中央、林窗边缘树冠冠缘垂直投影处, 林缘乔木根基处、林内。于 1999 年 3 月 6~15 日、4 月 12~13 日、4 月 17

~20 日昼间(8~20 时)正点进行了小气候观测。其中使用 JD-3 数字照度计(上海嘉定学联仪表厂)观测了光照强度, 观测期间天气晴好。以下用 3、4 月的 2 次观测平均值来探讨西双版纳次生森林林窗干热季的光照特征。

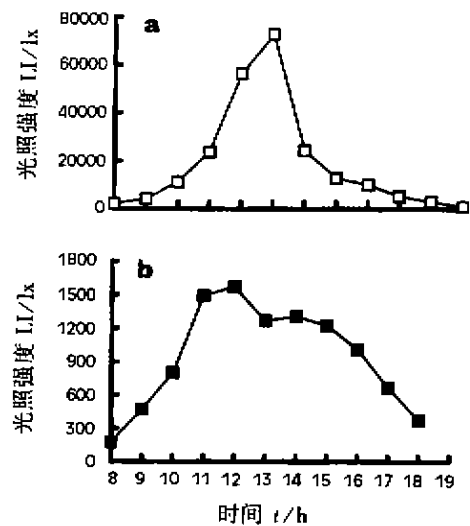


图 2 干热季晴天次生林林窗中央、林内光照强度时间变化

Fig. 2 Temporal variation of light intensity (LI) of the center in secondary forest gap in clear day in dry-hot season
a. 中央 The center; b. 林内 The interior.

2 结果与分析

2.1 林窗中央、林缘、林内光照强度对比

林窗中央和林内(为 4 方位林内观测值的平均值)光照强度时间变化曲线均为单峰型(图 2)。上午 8~10 时虽太阳已升起, 因受雾的影响, 太阳辐射较弱, 光强数值较低; 11 时后雾逐渐消散, 光强迅速升高; 林窗中央的光强变率较大, 可达 $(3.28 \times 10^4 \text{ lx h}^{-1})$, 为林内 $(0.07 \times 10^4 \text{ lx h}^{-1})$ 的 47 倍; 由于林内的光强主要受斜射光线的影响, 其最大值出现在 12 时 $(0.16 \times 10^4 \text{ lx})$; 仅为林窗中央最大光强(13 时, $7.26 \times 10^4 \text{ lx}$) 的 2.2%; 13 时后由于太阳西斜, 林窗中央也受树木遮蔽影响, 光强迅速下降, 其变率为 $4.84 \times 10^4 \text{ lx h}^{-1}$; 而林内光强变化较缓, 变率相对较小, 为 $0.03 \times 10^4 \text{ lx h}^{-1}$ 。15 时后林窗中央的光强变化又趋于和缓。

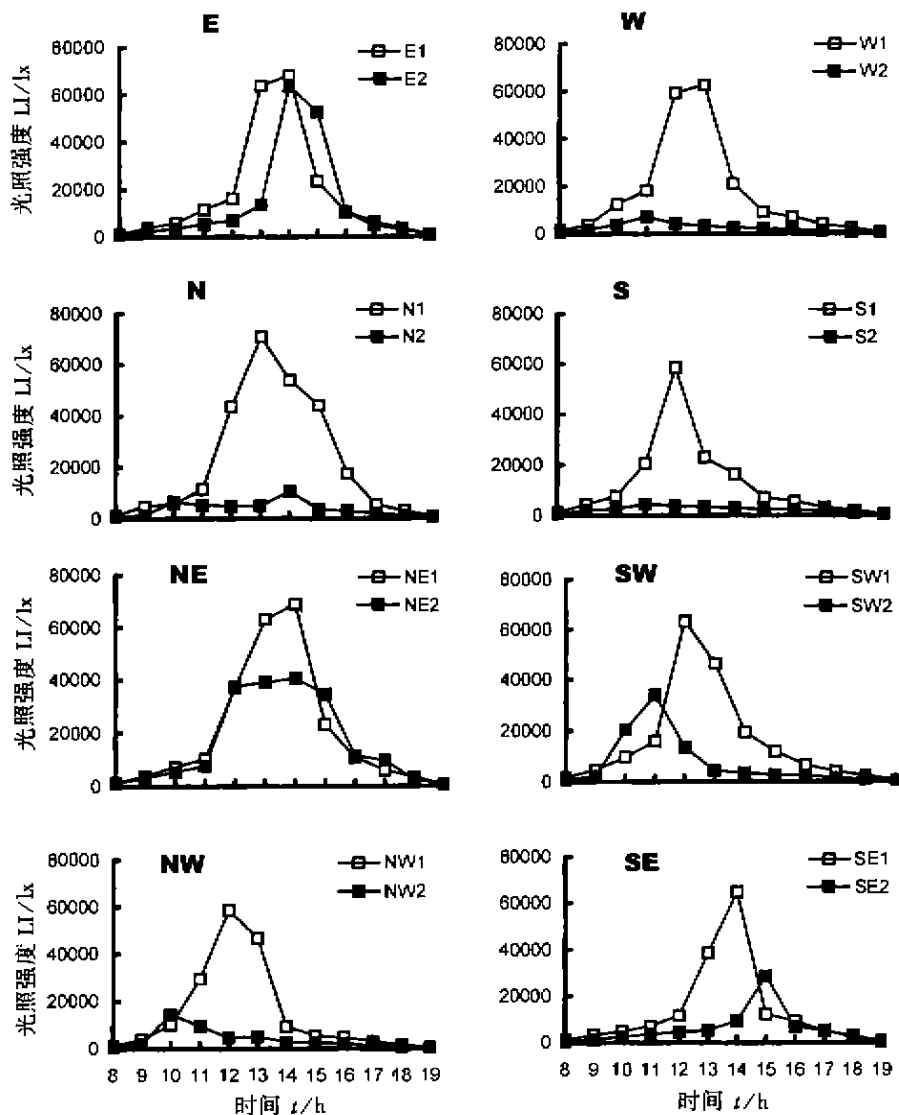


图 3 于热季晴天次生林林窗不同方位光强时间变化

Fig. 3 Temporal variation of light intensity (LI) of the gap in secondary forest on 8-azimuth in clear day in dry-hot season

(图中符号含义同图 1 Figure exhibition is the same as Fig. 1)

林缘各测点光强的变化趋势与中央相似(图 3),均为单峰型。但由于各测点由于遮蔽情况不同,受太阳辐射状况也各异,造成光强变化曲线的峰值及出现时间不尽相同。除东侧和东北侧外,其它测点均表现为实际林窗边缘光强远远大于扩展林窗边缘;实际林窗边缘光强变化明显,特别是雾消散后的 11~13 时,变率最大;各方位测点在中午时分(12~14 时),太阳高度角较大时光强达最大值;其峰值相差不大,基本上在 6.5×10^4 lx 左右,以北测边缘(N1)为最大(7.1×10^4

lx);另外,比较图 3,可见光强高值区范围在林窗北侧边缘(N1)最宽(12~15 时),且大于林窗中央(图 2a,12~13 时),而东南侧边缘(SE1)最窄(13~14 时),显示了由于太阳高度和林窗边缘树木的共同影响,在实际林窗边缘,不同方位光照的最大强度差异较小,但是其时间变化和高光照维持时间均有显著差异。

在扩展林窗边缘,由于处于树干根基处,受树木遮蔽影响不同,不同方位的光强的时间变化和峰值的差异均较大,在偏东侧(E2、NE2、SE2)

和西南侧(SW2)光强峰值较大,其中,以东侧最大,可达 $6.3 \times 10^4 \text{ lx}$,西南侧较小($3.4 \times 10^4 \text{ lx}$),南侧最小($0.4 \times 10^4 \text{ lx}$);同时出现时刻也不相同,以西北侧(NW2)最早(10时),而东南侧(SE2)较晚(15时),两者相差 6 h,充分显示了太阳高度对林窗区域,特别是扩展林窗边缘光照分布的影响;而其它扩展林窗边缘测点,由于受林窗树木的遮蔽影响,太阳直接辐射较小,造成光强的时间变化和强度变化均较小,除西北侧(NW2)个别时刻(10时)之外,光强在 $0.4 \times 10^4 \sim 1.1 \times 10^4 \text{ lx}$ 范围变化。

由以上分析可知,在干热季林窗区域光照强度最大值均在中午出现,不同区域最大光强的数值和高光照维持时间均不同,这可能是造成干热季热带次生林林窗温度最高区域出现在林窗东—东北侧^[20]的原因之一。

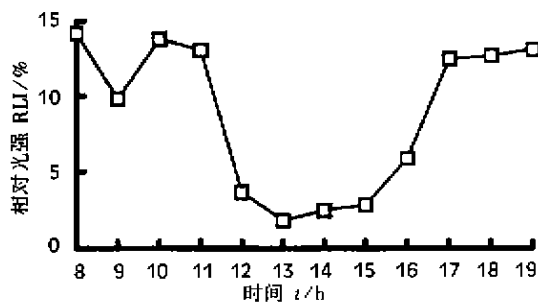


图 4 干热季晴天次生林林内相对光强时间变化
Fig. 4 Temporal variation of relative light intensity (RLI) in secondary forest in clear day in dry-hot season

2.2 林内相对光照强度时间变化特征

从林内相对光强(林内光强 $\times 100$ /林窗中央光强%)时间变化(图 4)可见,晴天林内相对光强的日变化曲线大致呈“V”字型,表现为早晚高,午间低,相对光强数值较小($RLI < 15\%$);上午相对光强约在 $9.8\% \sim 14.2\%$,中午由于有太阳辐射,太阳高度较高,林窗中央光强较大,造成 13 时(太阳高度角最大时)的相对光强达最低(1.8%);其后随着太阳高度角的降低,相对光强逐渐增加,于 19 时达 13.1% 。其原因是:早晚时刻由于太阳高度角较低,日光中直射光比重减小,散射光比重增大,散射光较直射光容易进入林下,造成林内相对光强较大。

2.3 林窗各测点相对光强非对称性特征

林窗各测点的相对光强($RLI = \text{测点光强} \times 100 / \text{林窗中央光强} \%$)(图 5)区域分异显著,表现为不对称性。特别是中午的分异最为明显。林窗偏西侧表现为上午(8~11时)较高($RLI \approx 100\%$),其中西南侧扩展林窗边缘(SW2)、西北侧边缘(NW1、NW2)最大相对光强分别可达(183% , SW2)(148% , NW1)(147% , NW2)。中午(12~15时)、下午(16~20时)相对光强较小($RLI \leq 100\%$);偏东侧表现为相对光强在上午(8~11时)较小($RLI \leq 100\%$),下午(16~20时)次之,中午(12~15时)最大,其中,最大相对光强分别可达(411% , E1)(346% , N1)(283% , NE1)(280% , E2)(271% , NE2)(267% , SE1)(225% , SE2);另外,北侧(N2)、西侧(W2)、南侧(S2)扩展林窗边缘的光强均小于林窗中央($RLI < 100\%$),在 13 时,其相对光强不足林窗中央的 4%。

相对光照的如此变化是由于西双版纳地区干热季上午在 10 时以前受雾的影响,林窗区域各测点的光照强度的时间和空间变化均较小,导致相对光强较小;10 时以后虽然雾散日出,但在太阳辐射影响下,各测点的光照强度均迅速增加,空间差异也不大,同样造成相对光强较小;在中午,林窗偏东侧边缘和南、北侧实际林窗边缘,因受太阳直接辐射较多,光强较高,大于林窗中央,出现较大的相对光强,甚至可达林窗中央的 4.1 倍(E1);与之相反,多数扩展林窗边缘虽然有太阳辐射,但是受到树木的影响,处于荫蔽之中,仅有散射辐射,光强较小,低于林窗中央,出现相对光强的最小值;下午太阳西沉,林窗区域由于树木遮蔽影响,太阳直接辐射减少,各测点间光强的差异和时间变化减小,相对光强变化不大。

2.4 平均光强水平分布特征

分别统计了各测点上午(8~11时)、中午(12~15时)和下午(16~20时)的平均光强,其水平分布特征(图 6)。由于西双版纳地区干热季湿度较小,树木处于落叶高峰期,造成林窗区域的树木叶面积指数较小;加之干热季太阳高度角较大,且雾消退时间较雾凉季提前(在 10 时左右),使得上午光强均值最大区域出现在受日照较多

的林窗西南侧(图 6a)。中午林窗地面受太阳直接辐射影响,各测点光强均迅速上升;并且由于太阳的西斜,直接辐射主要集中在林窗偏东侧,在林窗东侧—东北侧—北侧林缘增值最为突出(图

3),造成中午光强均值最大区域由上午林窗西南侧(图 6a)向北侧—东北侧林缘移动(图 6b),以林窗北侧实际林窗边缘(N1)为最大($LI > 7.1 \times 10^4 lx$);而林窗偏西侧受树木遮蔽影响,光强虽有增

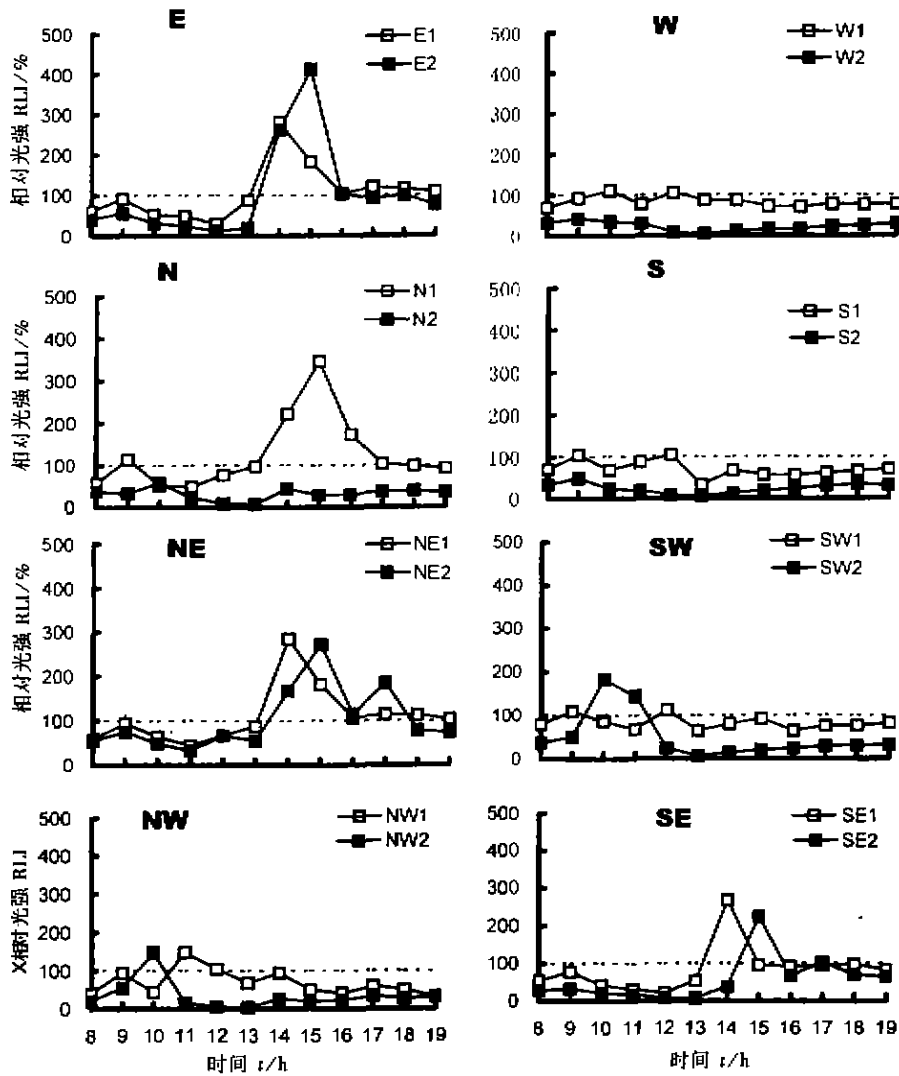


图 5 干热季晴天次生林林窗不同方位相对光强时间变化

Fig. 5 Temporal variation of relative light intensity (RLI) of the gap in secondary forest on 8-azimuth in clear day in dry-hot season

(图中符号含义同图 1 Figure exhibition is the same as Fig. 1)

加,但由于实际林窗边缘的高光强维持时间较短(图 3),平均光强较小,特别是偏西侧的扩展林窗边缘,遮蔽影响较大,各时刻的光强均不大,形成平均光强的低值区;导致中午林窗区域光照强度显著的不对称;同时光强的水平梯度十分明显。下午由于太阳偏西,太阳辐射受树木遮蔽,林窗

内各测点的太阳直接辐射均减少,光强降低,虽然光强均值的最大区域仍在林窗北侧—东北侧林缘,但水平梯度已趋于和缓(图 6c)。

3 小结与讨论

在西双版纳干热季,由于区域性天气现象

(雾)、太阳高度和林窗树木的共同影响,造成上午平均光强最大区域出现在林窗西南侧边缘;在太阳直接辐射较强的中午,林窗地面(特别是林

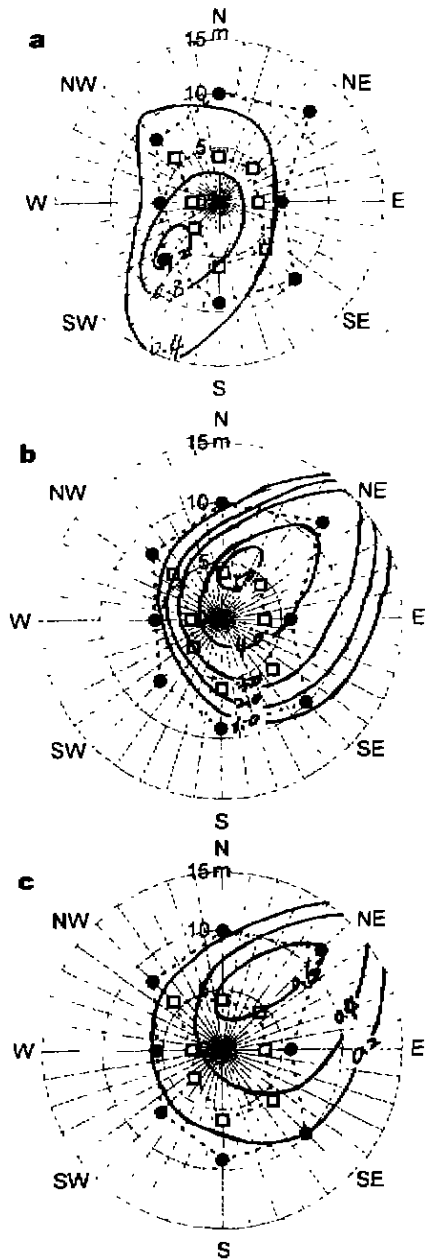


图 6 干热季晴天次生林林窗光照强度均值水平分布

Fig. 6 The horizontal distribution of mean light intensity (MLI) of the gap in secondary forest clear day in dry-hot season

a A. M.; b Noon; c P. M. (图中符号含义同图 1, 单位: 10^4 lx).

窗实际边缘以内区域)在太阳辐射的影响下,光强迅速升高,在北侧~东北侧林缘形成光强最高

值区域,以受太阳直接辐射影响最大的林窗北侧林缘最大,同时也形成较大的光强水平梯度;由于干热季太阳高度角较大,导致大多数方位实际林窗边缘的光强远远大于扩展林窗边缘;下午由于太阳西进,林窗近地面受树木遮蔽影响,光强下降,虽然光强均值最大区域仍在林窗东北侧林缘,但水平梯度变化已趋于和缓。如此看来,在西双版纳干热季作为林窗主要热力作用面之一的林窗地表面,在不同时段其最大光强的数值和出现区域以及高光强维持时间均存在较大差异;造成林窗区域的光强分布存在时间差异和空间不对称性,如此的光强分布势必导致林窗不同区域热力作用的差异,进而导致林窗区域热量传输和热量储存的不同,产生不同的热力效应。光照环境及热力特征的改变增强了林窗微环境的变异性,林窗微环境的变异为植物的侵入、定居提供了许多潜在的生态位,林窗高光照区分布及其动态变化使得林窗生态环境更富于变化,林窗生态环境空间上的异质性和时间上的动态变化,可以满足不同特性物种的生长与更新生活史过程的需要。同时也将影响林窗内种子萌发,幼苗生长、发育,植物种群的分布。众多研究表明林窗环境的异质性在维持森林物种多样性方面扮演着重要的角色^[7, 32, 33]。本研究所得的光照最大区域出现在林窗边缘的结果,为解释林窗边缘生物多样性指数最大的现象^[9, 18]和干热季热带林窗最热区域中午、下午出现在林窗北~东北侧边缘的结果^[20],在光照条件方面提供基础。另外,光照对林窗热力作用的影响机制是林窗小气候形成的物理基础,受林缘冠层结构、林缘乔木高度(H)与林窗直径(D)之比(H/D)、太阳高度角、方位角、天气状况、地表面状况等的影响,对此进行更深入的探讨将是今后的研究重点。

参考文献:

- [1] Platt W J, Strong D R. Special feature-gaps in canopy ecology[J]. *Ecology*, 1989, 70:535
- [2] Denslow, J S. Gap partitioning among tropical rain canopy trees[J]. *Bio-tropica* (supplement), 1980, 12: 47~55
- [3] Sharpe P J H, Walker J, Penridge L K, et al. Spatial consideration in physiological models of tree growth.

- Tree[J]. *Physiology*, 1986, 2:403~421
- [4] Walker J, Sharpe P J H, Penridge I. K. *et al.* Ecological field theory: the concept and field test[J]. *Vegetation*, 1989, 83:81~95
- [5] Mauchamp A, Rambal S, Lebart J. Simulating the dynamic of a vegetation mosaic: a spatialized function model[J]. *Ecological Modeling*, 1994, 71:107~130
- [6] Thiery J M, Herbes J M, Valentin C. A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Nigger[J]. *Journal of Ecology*, 1995, 83: 497~507
- [7] Breshears D D, Myers O B, Johnson S R. *et al.* Differential use of heterogeneous soil moisture by two semiarid woody species. *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*[J]. *Journal of Ecology*, 1997, 85:289~299
- [8] 奚为民, 钟章成. 林窗植被研究进展[J]. 西南师范大学学报, 1992, 17(2):265~274
- [9] 奚为民, 钟章成, 毕润成. 四川缙云山森林群落林窗边缘效应的研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(3):232~242
- [10] 班 勇. 自然干扰与森林林冠空隙动态[J]. 生态学杂志, 1996, 15(3):43~49
- [11] 臧润国, 徐化成. 林隙(GAP)干扰研究进展[J]. 林业科学, 1998, 34(1):90~98
- [12] 臧润国, 刘 涛, 郭忠凌, 高文韬. 长白山自然保护区阔叶红松林林隙干扰状况研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(2): 135~142
- [13] 臧润国, 郭忠凌, 高文韬. 长白山自然保护区阔叶红松林林隙更新的研究[J]. 应用生态学报, 1998, 9(4): 349~353
- [14] 夏 冰, 兰 涛, 贺善安等. 云南亚高山云冷杉林林窗的研究[J]. 植物资源与环境, 1996, 5(4):1~8
- [15] 夏 冰, 邓 飞, 贺善安. 林窗研究进展[J]. 植物资源与环境, 1997, 6(4):50~57
- [16] 国庆喜. 长白山红松林林隙状况与更新研究[J]. 东北林业大学学报, 1998, 26(1):4~7
- [17] 吴 刚. 长白山红松阔叶林林冠空隙特征研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(4):360~364
- [18] 安树青, 洪必恭, 李朝阳等. 紫金山次生林林窗植被和环境的研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(3): 245~249
- [19] 臧润国, 扬彦承, 刘静艳等. 海南岛热带山地雨林林隙及其自然干扰特征[J]. 林业科学, 1999, 35(1): 2~8
- [20] 张一平, 刘玉洪, 马友鑫等. 西双版纳热带次生林林窗干热季气温分布特征的初步分析[J]. 植物资源与环境, 1999, 8(2):7~12
- [21] Chazdon R L, Fetcher N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica[J]. *Journal of Ecology*, 1984, 72:553~564
- [22] Hartshorn G S. Tree falls and tropical forest dynamic [A]. In: P B. Tomlinson and M H. Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. 617~638[C]. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- [23] Canham C D, *et al.* Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests[J]. *Can. J. Forest Res.*, 1990, 20:620~631
- [24] Augspurger C K. Light requirements of neo-tropical tree seeding: a comparative study of growth and survival[J]. *Journal of Ecology*, 1984, 72:777~795
- [25] Canham C D. Growth and canopy architecture of shade-tolerant tree: Response to canopy gaps[J]. *Ecology*, 1988, 69(3):786~795
- [26] Lawton R O & Putz F E. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical lower mountain rain forest[J]. *Ecology*, 1988, 69: 764~777
- [27] Popma J, Bongers F, *et al.* Pioneer species distribution in tree-fall gaps in neo-tropical rain forest: a gap definition and its consequences[J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1988, 4:77~88
- [28] Brown N. The implications of climates and gap microclimate for seeding growth condition in a Bornean lowland rain forest[J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1993, 9:153~168
- [29] 张克映. 滇南气候的特征及其形成因子的初步分析[J]. 气象学报, 1966, 33(2):210~230
- [30] 唐建维, 张建侯, 宋启示等. 西双版纳热带次生林生物量的初步研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(6):489~496
- [31] 唐 勇, 曹 敏, 张建侯等. 西双版纳白背桐次生林土壤种子库、种子雨研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(6):505~512
- [32] Connel J. H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs[J]. *Science*, 1978, 199: 1302~1310
- [33] Denslow J. S. Tropical rain forest gaps and tree species diversity[J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1987, 18:431~451