

濒危树种望天树大量结实后幼苗的生长和存活

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 在云南西双版纳州勐腊自然保护区补蚌村的灰阴河望天树 (*Shorea wantianshuae*) 林, 选择群落结构均一的 100 m × 200 m 区域, 设置 3 条垂直于沟谷并沿谷底到坡顶纵向延伸的 20 m × 100 m 样带 (间隔 50 m), 在每一样带内每隔 20 m 设置谷底、低坡、中坡、次坡顶和坡顶 5 个均匀分布的观测样地, 每一样地内设置两个 3 m × 3 m 的小样方。从 2004 年 12 月初到 2005 年 9 月底每隔 2 ~ 3 个月重复记录幼苗株高、基径和叶片数, 统计幼苗死亡数和被动动物捕食数, 计算幼苗死亡率、动物捕食率和存活率; 同时测定各样地土壤含水量。实验结束收获全部现存幼苗, 测定和计算幼苗单株叶面积、比叶面积、总生物量和根冠比等生长参数。结果表明: 在干旱季节, 从谷底到坡顶, 各样地土壤含水量依次降低, 而幼苗死亡率则依次增大, 这种趋势一直持续到实验结束, 此时幼苗在谷底、低坡、中坡、次坡顶和坡顶的死亡率分别为 55.0 %、54.3 %、39.4 %、35.9 % 和 26.5 %。动物捕食导致望天树幼苗的大量损失, 但各样地间差异不显著, 幼苗的“丢失”也可能是动物捕食的结果。水分胁迫对幼苗生长的影响在干旱季节更为明显, 实验结束时幼苗株高在谷底和低坡较大, 而在坡顶和次坡顶较小, 其它生长参数也都表现出类似的特点, 但在实验结束时这些差异并不显著。该文就各种环境因素对望天树幼苗生长与存活的影响进行了讨论。研究的结果可为探寻望天树的致死原因、有效地保护这一珍稀濒危树种和退化次生林的恢复等提供幼苗生态学方面的理论依据。

关键词 望天树 幼苗 生长与存活 大量结实 西双版纳季节雨林

SEEDLING GROWTH AND SURVIVAL OF THE ENDANGERED TREE SPECIES SHOREA WANTIANSHUEA AFTER A MAST-FRUITING EVENT

YAN Xing-Fu^{1,2} and CAO Min^{1*}

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China, and ²College of Life Science and Engineering, Northern University for Nationalities, Yinchuan 750021, China

Abstract Aims *Shorea wantianshuae* is an endangered tree species of Dipterocarpaceae in Xishuangbanna seasonal rain forest, and is listed in the Plant Red Book under Grade in China. This species regenerates exclusively from seeds. Our objective was to determine the fate of seedlings (including their growth and survival) following a mast fruiting event. Results will be useful in restoring this species and degraded natural forests dominated by it.

Methods In early December 2004, after mast fruiting of *S. wantianshuae*, we established three parallel 20 m × 100 m transects spaced 50 m apart within an area of 100 m × 200 m spanning from valley bottom to ridge top. Each transect was stratified into five contiguous plots of 20 m and near the center of each plot two 3 m × 3 m quadrats were established. We labeled all newly established *S. wantianshuae* seedlings in each quadrat, recorded seedling height, basal stem diameter and number of leaves every 2 - 3 months over a 10-month period and calculated death rate, herbivory rate and survival rate of the seedlings. At the end of the survey, we destructively sampled seedlings and determined leaf areas, total dry weight, root-shoot ratio and specific leaf area.

Important findings Many *S. wantianshuae* seedlings established after the mast-fruiting event did not recruit into its natural population because of high mortality rate and herbivory rate caused by seasonal drought stress, small mammals and other predators. The density of seedlings was as high as 2.76 plants · m⁻² in December 2004 (first census), but was less than 0.26 plants · m⁻² in September 2005 when the study ended. Seedling mortality rate was high during the dry season, particularly after the first two months. The final seedling mortality rate on ridge-top and lower-ridge sites, 55 % and 54 %, respectively, were higher than those on other sites, with a gradually increase from valley bottom to ridge top. Herbivory rate in the first census was low and in 8 of 15 sites no seedlings were gnawed or pulled. At the end of the study, mean seedling height was 17.9, 19.7, 18.4, 13.0 and 12.1 cm in valley-bottom, lower-slope, medium slope, lower-ridge and ridge-top

收稿日期: 2006-11-11 接受日期: 2007-06-09

基金项目: 国家基础研究发展计划重点资助项目 (2003CB415100)

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

sites, respectively; however, no significant differences were observed in seedling height and other growth parameters.

Key words *Shorea wantianshuae*, seedling, growth and survival, mast-fruiting event, Xishuangbanna seasonal rain forest

龙脑香科是在南亚和东南亚占优势的木本植物,该科植物的一个主要特点是周期性地大量结果(Burgess, 1972; Ashton *et al.*, 1988),但在一次大量结果后其幼苗增补并不明显。已有研究证明,在一次大量结果后,幼苗种群数量表现出较大的波动(Ashton *et al.*, 1988)。许多有关热带地区幼苗生长与死亡的研究主要集中于不同强度光照的影响方面,而最近一些研究更多地关注土壤水分对幼苗生长与死亡的重要性。干旱胁迫是造成龙脑香科幼苗死亡的主要原因(Turner, 1990b),是限制幼苗生长的重要环境因子。Moles 和 Westoby (2004)对“幼苗存活”和“萌发”两个关键词的文献进行了综述发现:在所统计的 20 个树种的幼苗死亡原因中,动物捕食(38%)和干旱(35%)排在前两位,而病原菌感染(20%)引起的幼苗死亡率排在第三位。据 Mark 等(1995)报道,林下 *Shorea trapezifolia* 和 *S. megistophylla*(龙脑香科)幼苗的死亡率从山谷到山顶急剧增大,山顶林下幼苗的高死亡率可能与周期性干旱有关。高度耐荫树种的一种适应性机制是植株通过减小根冠比以增加在弱光下对光能的捕获量,特别是在叶片部分分配的干物质量的比例更大;而幼苗比叶面积(Specific leaf area, SLA)和叶面积比率(Leaf area rate, LAR)的增大引起的光能捕获量的增加是以牺牲根系生物量的分配为代价的,根系生物量分配的减少也就意味着幼苗对干旱敏感性的增大(Smith & Huston, 1989),从而加剧干旱胁迫对幼苗生长的影响。

望天树(*Shorea wantianshuae*)是我国重要的珍稀濒危植物,也是我国热带雨林的标志树种之一,属国家一级保护植物(傅立国,1992)。成年望天树植株高约 60 m,主要分布于我国云南和广西热带季节雨林海拔 1 000 m 以下的湿润沟谷(Zhang & Cao, 1995; Cao & Zhang, 1997; Zhu, 1997)。与其它龙脑香科树种一样,望天树的结实性具有明显的大小年现象。2004 年是望天树大量结果的年份,这为我们开展其种子和幼苗生态学方面的研究工作提供了绝好的机遇。望天树种子没有休眠期,在成熟散落后的 1~3 周内萌发形成幼苗,种子散落高峰期从每年的 7 月底到 8 月中下旬(闫兴富和曹敏, 2006),少

数植株可推迟到 9 月。因此,其幼苗种群在 9 月底到 10 月初达到高峰。望天树的开花结实具有明显的大小年现象,而且即使在开花结实的大年,也不是全部成年植株都开花结果,据粗略统计,在开花结实的大年能大量结果的成年植株也只有 1/3 左右(个人观察结果)。有关望天树开花结实的周期性还未见相关报道,但已有研究指出,多数东南亚热带雨林的龙脑香科植物每 2~11 年大量结果 1 次(Ashton *et al.*, 1988)。殷寿华和帅建国(1990)对望天树的种子萌发和幼苗生长进行过野外调查研究,发现望天树种子成熟散落后集中分布于母体植株下很小的范围内,传播距离非常有限,并萌发形成高密度的幼苗种群,而且幼苗在早期发育阶段死亡率很高,因此,望天树种群在自然条件下很难扩展。近年来,由于人类经济活动和农业开发的影响,望天树赖以生存的生境逐渐丧失和破碎化,其种群扩展更加困难,以致陷入濒危的境地。因此,探寻望天树大量结果后幼苗的命运及其幼苗增补对保护这一珍稀濒危树种资源具有重要意义。本研究报道了在不同水分状况的森林生境中,望天树在 2004 年大量结果后当年生幼苗的生长和增补情况以及季节性干旱和动物捕食危害对望天树幼苗生长与存活的影响,以期探寻望天树的致危原因,有效地保护这一珍稀濒危树种提供幼苗生态学方面的理论依据。

1 研究地区自然概况

野外样地设在云南省西双版纳傣族自治州勐腊自然保护区东南部补蚌村的灰阴河望天树林(21°36'N, 101°36'E, 海拔 700~900 m)。该区地处热带北缘,属热带季风气候,干湿季分明,可分为雾凉季(11 月~翌年 2 月)、干热季(3~4 月)和湿热季(5~10 月)3 个阶段。年均气温为 21.4℃,最热月均温为 25.3℃,最冷月均温为 15.6℃。年降雨量为 1 557 mm,其中干季(11 月~翌年 4 月)降雨量为 264 mm,雨季(5~10 月)降雨量为 1 293 mm,相对湿度为 86%,11 月~翌年 2 月 70%以上的日子都有雾;土壤为砖红壤。望天树林乔木上层为望天树、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)和假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)等;灌木层由大量林冠层幼树和灌

木种类组成。层间藤本植物丰富,其中以木质藤本占优势,此外还有附生植物和草本植物层次,群落结构特征资料详见有关文献(朱华,1992,1993)。

2 研究方法

2.1 样地设置

2004 年 11 月底,在勐腊自然保护区补蚌村的灰阴河望天树林,选择望天树集中分布的从山谷底部到山坡顶部(南坡,坡度约 60°)的坡地,在垂直于坡面沿沟谷延伸约 200 m 范围内望天树分布的核心地段设置 3 条相距 50 m 的幼苗样带(从谷底到坡顶纵向延伸,长 100 m,宽 20 m)。在每一样带内,沿山坡从谷底到坡顶每隔 20 m 分别设置谷底(Valley-bottom, VB)、低坡(Lower-slope, LS)、中坡(Mid-slope, MS)、次坡顶(Lower-ridge, LR)和坡顶(Ridge-top, RT) 5 种类型幼苗观测样地。在每一样地内,沿样带中线两侧各设置一个 3 m × 3 m 的样方(样方内及其周围没有林窗),用永久性标桩和样方绳标记,3 条样带共设置样方 30 个,幼苗样方总面积为 270 m²。每隔 2~3 个月定期用环刀分别在每一样地取表面 20 cm 的土壤进行含水量测定(在 105℃ 烘箱中烘至 48 h,烘干前后分别称重,以土壤水分占土壤干重的百分比表示含水量),每一样地重复取土样 3 次,以定期监测样地土壤含水量变化。

2.2 幼苗生长观测

2004 年 12 月初进行第一次幼苗观测记录,对样方内所有望天树当年生实生苗挂牌编号,记录幼苗株高(Seedling height, SH)、基径(Basal stem diameter, BSD)和叶片数(Leaf number, LN)。观测时间为 10 个月,从 2004 年 12 月开始,每隔 2~3 个月重复记录 1 次,记录幼苗生长和死亡情况。根据当月记录的幼苗死亡数、动物捕食数、存活数和最初一次观测时的幼苗数计算幼苗的死亡率、捕食率和存活率。2005 年 9 月底,收获所有现存幼苗,带回实验室洗净根系上的泥土,晾干表面水分后用叶面积仪(Li-3000,美国 Li-Cor 公司生产)测定幼苗的单株叶面积(Leaf area per seedling, LAPS),然后分根、茎(含叶柄)和叶置于 85℃ 烘箱中烘干 48 h 后分别称重。根据以上幼苗生物量数据和叶面积数据计算幼苗总生物量(Total dry weight, TDW)、根冠比(Root-shoot ratio, RSR)和比叶面积。

2.3 数据处理与分析方法

计算同一样带内从谷底到坡顶的各坡位样地的两个小样方的幼苗生长参数,首先以不同样带和不

同坡位为变量用 2 因素方差分析的方法对幼苗的生长与存活进行差异显著性分析,再对不同坡位间差异显著的参数(两个小样方的加权平均数)用单因素方差分析的方法分析不同坡位间幼苗生长与存活的差异显著性。所有统计分析均在 SPSS13.0 中进行。

3 结果与分析

3.1 土壤含水量的变化

在雨季末,土壤干燥往往滞后于雨季结束时间约 1 个月左右,所以在 2004 年 12 月土壤含水量仍很高,此时谷底、低坡、中坡、次坡顶和坡顶的土壤含水量分别约为 28.8%、26.3%、26.8%、23.2%和 25.1%,但在雨季开始时土壤含水量则随雨季的到来很快升高(图 1)。在旱季(12 月~翌年 4 月),谷底的土壤含水量始终在 18.2%以上。例如,在 2005 年 4 月谷底的土壤含水量为 26.2%,显著高于低坡、中坡、次坡顶和坡顶($p < 0.01$),其中坡顶、次坡顶和中坡的土壤含水量随着干旱季节的延长明显降低,其土壤含水量在 2005 年 2 月降到最低值(分别为 16.2%、15.6%和 16.2%),而这一时期谷底和低坡土壤含水量分别为 18.2%和 18.9%。显然,在最干旱的季节,土壤水分胁迫强度随坡位的增加而加强,4 月各样地的土壤含水量除低坡外都有不同程度的回升,可能是进入雾凉季后浓雾带来的降水部分地缓解了土壤的干燥程度(图 1)。

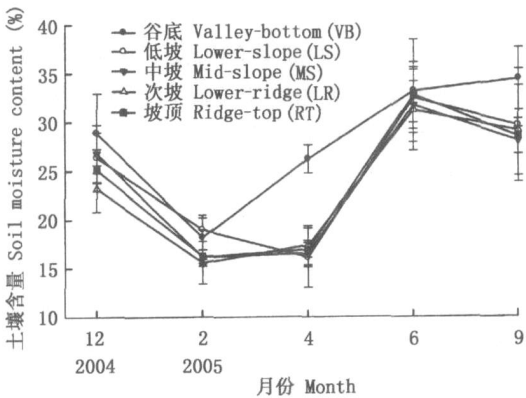


图 1 从谷底到坡顶不同森林生境的土壤含水量(2004.12~2005.9)
Fig. 1 Soil moisture content in different habitats from valley bottom to ridge top in *Shorea wantianshuae* forest (2004.12 - 2005.9)

3.2 幼苗的死亡和动物捕食

2004 年 12 月第一次观测记录时,全部样地共挂牌记录幼苗 744 株,平均 2.76 株·m⁻²,然而到实验结束时能够存活下来的幼苗在全部样地中只有 69

株,不足实验开始时的 10%,平均每平方米幼苗的数量也不足实验开始时的 10% ($0.26 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$)。2005 年 2 月幼苗死亡率在不同坡位样地间并没有表现出显著差异,但从整个趋势看,幼苗死亡率从谷底到坡顶依次增加。双因素方差分析结果表明,从干旱最为严重的 4 月开始直到实验结束,不同坡位显著影响幼苗死亡率 ($p < 0.05$),不同样带间差异不显著,而且不同样带和坡位的交互作用对幼苗死亡率没有显著影响。4 月幼苗死亡率表现为坡顶 >

次坡顶 > 中坡 > 低坡 > 谷底,其中坡顶 (55.0%) 显著高于谷底 (25.9%, $p < 0.05$) 和低坡 (34.2%, $p < 0.05$);到了 6 月,幼苗死亡率仍在坡顶最高,而且显著高于谷底和低坡 ($p < 0.05$),此后幼苗死亡率变化很小 (表 1)。实验结束时,幼苗的最终死亡率在坡顶 (55.0%) 最高,次坡顶 (54.3%) 次之,表现为从沟谷到坡顶依次增大,坡顶幼苗的最终死亡率仍显著高于谷底和低坡 ($p < 0.05$),谷底幼苗死亡率最低 (约 26.5%),还不到坡顶的一半 (表 1)。

表 1 从山谷底部到山坡顶部望天树幼苗的死亡率、动物捕食率、丢失率和存活率 (平均值 $\pm$ 标准偏差)
Table 1 The mortality, herbivory and missing of *Shorea wantianshuae* seedlings grown at different sites from valley bottom to ridge top (mean $\pm$ SD)

生长环境 Growth environment	干旱死亡 Mortality (%)				动物捕食 Herbivory (%)				丢失 Missing (%)				存活 Survival (%)			
	2	4	6	9	2	4	6	9	2	4	6	9	2	4	6	9
坡顶 RT	33.10 ± 15.36	55.02 ± 10.00	55.02 ± 10.00	55.02 ± 10.00	1.67 ± 2.89	6.52 ± 3.03	11.40 ± 7.2	23.06 ± 10.55	0.00 0.00	6.70 ± 5.8	10.22 ± 8.86	13.74 ± 8.18	65.24 ± 18.13	31.77 ± 12.56	23.37 ± 18.89	8.18 ± 8.91
次坡顶 LR	44.62 ± 20.07	51.24 ± 21.95	54.27 ± 17.87	54.27 ± 17.87	3.33 ± 5.77	7.14 ± 3.72	11.69 ± 7.6	20.81 ± 10.18	0.00 0.00	13.30 ± 2.96	17.70 ± 7.41	23.52 ± 5.75	52.05 ± 15.05	28.31 ± 15.5	16.34 ± 3.13	2.50 ± 2.31
中坡 MS	34.23 ± 17.1	39.45 ± 19.14	39.45 ± 19.14	39.45 ± 19.14	1.20 ± 1.06	3.91 ± 2.36	6.37 ± 0.96	17.86 ± 3.77	0.00 0.00	9.53 ± 7.88	15.84 ± 9.9	22.94 ± 11.49	64.47 ± 17.93	46.75 ± 15.9	38.34 ± 14.08	19.75 ± 11.88
低坡 LS	29.30 ± 7.27	34.23 ± 7.73	35.46 ± 4.24	35.88 ± 4.79	0.91 ± 1.57	6.00 ± 5.63	11.85 ± 8.41	23.41 ± 11.24	0.00 0.00	13.38 ± 2.01	17.61 ± 0.66	28.32 ± 8.74	69.79 ± 7.41	46.39 ± 4.33	34.59 ± 7.63	12.39 ± 3.87
谷底 VB	20.59 ± 3.1	25.85 ± 8.57	26.49 ± 10.34	26.49 ± 10.34	4.91 ± 4.36	7.37 ± 2.62	21.21 ± 8.6	29.89 ± 1.39	0.00 0.00	23.95 ± 9.08	24.94 ± 4.3	26.78 ± 4.53	74.49 ± 2.49	44.63 ± 6.86	27.36 ± 3.54	16.84 ± 6.86

RT,LR,MS,LS,VB:见图 1 See Fig. 1 2,4,6,9 代表月份 2,4,6,9 indicates months

2005 年 2 月第一次记录到的动物对幼苗的捕食率很低,3 条样带的 15 个样地中有 8 个样地没有发现幼苗被动物取食现象。随着时间的延续,各样地幼苗的动物捕食率都在逐渐增大,在各样带和各坡位间差异不显著,而总的趋势是山谷底部的幼苗遭动物捕食的数量增加更快 (表 1)。我们在调查过程中发现,大多数遭动物捕食的幼苗是被捕食动物从距地面约 1~2 cm 处咬断而丢弃。值得注意的是,从 2005 年 4 月开始,我们在观测时就发现,在新一轮的幼苗调查中,未能找到最初挂牌标记的全部幼苗,甚至连这部分“丢失”幼苗的标签也未能找到,而且这些“丢失”幼苗的数量随着时间的延续也越来越多 (表 1),从谷底到坡顶幼苗“丢失”率有降低的趋势,而且在 2005 年的 4、6 和 9 月分别在谷底与坡顶间 ($p < 0.05$)、谷底与低坡间 ($p < 0.05$)、谷底与中坡间 ($p < 0.01$) 差异显著。双因子方差分析和单因子方差分析结果都表明,幼苗的最终存活率在从谷底到坡顶不同坡位的样地间均无显著差异,而不同样带间差异显著 ($p < 0.05$),从 3 条样带的幼苗最终存活率平均值看,似乎山谷底部更有利于幼苗的存活。值得注意的是,幼苗最终存活率并不是在谷底最高,而是在中坡最高 (表 1)。

3.3 幼苗的生长

第一次观测时,幼苗株高在从谷底到坡顶的各样地间差异均不显著 (图 2a)。随着干旱季节的延长,谷底和低坡的幼苗生长开始表现出优势,而坡顶和次坡顶幼苗株高生长缓慢,双因素方差分析结果表明,从 2005 年 2 月开始一直到 6 月,坡位始终对幼苗株高具有显著影响 ($p < 0.05$),而在实验结束时株高在从谷底到坡顶的各样地间差异不显著。到 2005 年 2 月,谷底和低坡幼苗的株高 (分别为 16.0 和 16.8 cm) 显著高于次坡顶 (14.5 cm, $p < 0.05$, 0.01),且低坡幼苗株高也显著高于坡顶幼苗 ($p < 0.05$)。在此后的两次观测中,谷底和低坡幼苗株高一直显著高于坡顶幼苗 ($p < 0.05$),但实验结束时各样地间差异不显著 (图 2a)。不同样带对望天树幼苗的基径生长无显著影响;在干旱中期的 2 和 4 月,幼苗基径在部分样地间差异显著 ($p < 0.01$),雨季开始后,各样地间差异不显著。实验结束时,幼苗基径在低坡最大 (2.5 mm),坡顶最小 (1.9 mm),除在低坡显著高于坡顶 ($p < 0.05$) 外,其它样地间均无显著差异 (图 2b)。不同样带对幼苗叶片数无显著影响;坡位仅在最干旱的 4 月对幼苗叶片数有显著影响 ($p < 0.01$),各样地间差异很大 (图 2c)。

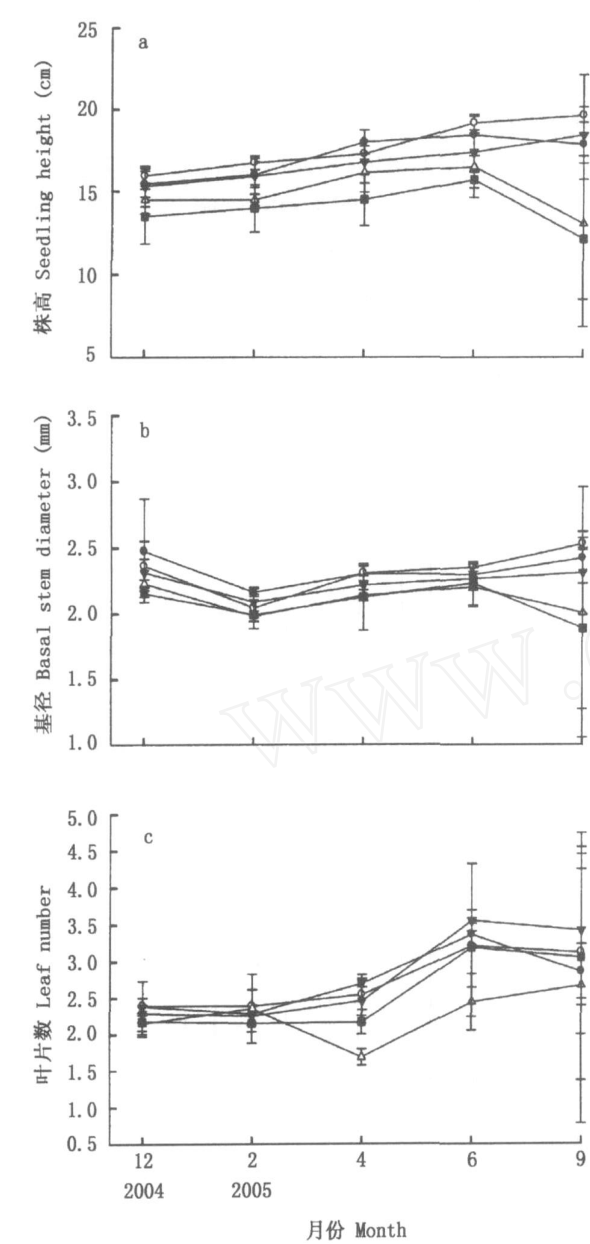


图2 从谷底到坡顶的不同森林生境对望天树幼苗株高、基径和叶片数生长的影响

Fig. 2 Height , basal stem diameter and leaf number growth of the *S. wantianshuela* forest of the *S. wantianshuela* forest
图例见图 1 Legends see Fig. 1

谷底、低坡和中坡幼苗的单株叶面积在 3 条样带间波动很小 ($< 3\text{ cm}^2$),而在坡顶和次坡顶,幼苗单株叶面积在 3 条样带间有很大的波动,而双因素方差分析结果显示,不同样带对幼苗单株叶面积并无显著影响;在从沟谷到坡顶的 5 个样地中,以低坡幼苗的单株叶面积最大 (27.3 cm^2),谷底次之 (24.6 cm^2),次坡顶最小 (19.4 cm^2),其中低坡幼苗单株叶面积显著高于中坡和次坡顶 ($p < 0.05$),其它样地间无显著差异 (图 3a)。与单株叶面积类似,幼苗比

叶面积同样在谷底、低坡和中坡较高,而在坡顶和次坡顶较低,而且在 3 条样带间都有很大波动,其中在低坡 ($111.5 \sim 232.1\text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) 和谷底 ($111.2 \sim 194.9\text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) 幼苗比叶面积波动较大,而双因素方差分析结果显示,不同样带对其并无显著影响。另外,幼苗比叶面积在谷底和低坡都很高 (分别为 159.2 和 $176.6\text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$),但与其它样地间的差异并不显著 (图 3b)。不同样带和坡位对幼苗总生物量和根冠比均无显著影响。其中幼苗总生物量在次坡顶最大,而在坡顶最小 (图 3c);根冠比在坡顶和次坡顶较高,在中坡以下的 3 个样地较低 (图 3d)。

4 讨 论

木本植物幼苗特别容易遭受干旱胁迫,而且幼龄幼苗可能最为敏感,因为这些幼苗没有足够的时间发育出伸展范围广而且分布于深层土壤的根系系统 (Poorter & Hayashida-Oliver, 2000)。从整个实验过程看,望天树幼苗的存活率很低,不论从全部观测样地的幼苗总数 (幼苗总存活率为 9.3 %) 还是从单位面积幼苗数来说,望天树幼苗的最终存活率都很低,这一结果与殷寿华和帅建国 (1990) 报道的结论一致。McLaren 和 McDonad (2003) 发现,幼苗在干旱季节死亡率很高,特别是在雨量明显降低后的第一个月更为明显,随着雨季的到来幼苗存活趋于稳定;干旱胁迫的具体分布可能随生境的地形特点而不同,有研究发现,山脊比低缓山坡更容易遭受干旱胁迫 (Newbery *et al.*, 1996; Gibbons & Newbery, 2003),本研究所测定的各样地土壤含水量的结果也证明了这一点。森林土壤的干燥过程比雨季结束的实际时间有一个滞后期,而热带森林的这一滞后期可能比温带森林更长。因此,2004 年 12 月所测定的各样地土壤含水量仍很高,直到 2005 年 2 月各样地幼苗死亡率一直没有表现出显著差异,但这时已基本表现出从谷底到坡顶幼苗死亡率逐渐增大的趋势,随着干旱胁迫的加剧,这一趋势也越来越明显,幼苗死亡率表现为坡顶 $>$ 次坡顶 $>$ 中坡 $>$ 低坡 $>$ 谷底,而在新的雨季到来以后,幼苗死亡率几乎不再增大,因干旱导致的幼苗死亡率高低的顺序一直保持 2 月时的状态。这一结果可能是干旱胁迫的影响,在干旱季节幼苗大量死亡,而一旦干旱胁迫解除,幼苗死亡数量即停止增加。Turner (1990a) 报道,*Shorea multiflora*、*S. pauciflora* 和 *S. surtisii* 幼苗死亡率都很高 (分别为 72 %、89 %和 93 %),而且导致幼苗死亡的主要原因是干旱胁迫,本研究中望天树幼苗在约

10 个月的生长过程中,死亡率高达 40 %以上,在干旱季节幼苗死亡率更高,特别是在土壤含水量剧烈降低后的前两个月内幼苗死亡更为明显。在不同坡位的样地上,幼苗死亡率分别在第一次和第二次记录时最高,而从第三次记录开始趋于稳定,因为这一季节频繁的大雾天气带来的少量降水可能在一定程度上缓解了幼苗的干旱胁迫,而且此时(5 月上旬)已接近新的雨季。与干旱引起的萎蔫和死亡关系最明显的

实例是 *Parashorea* spp. 幼苗,当然,在其经历干旱的同时还伴随着根钻心虫的爆发性发生 (Bebber *et al.*, 2002),其它有关热带地区植物幼苗的野外研究也发现,幼苗死亡率在干旱季节最高 (Veenendaal *et al.*, 1996)。我们的结果还与 Ashton 等 (1995) 在斯里兰卡热带雨林所观察到的龙脑香科植物幼苗的结果一致,因为坡顶幼苗更容易遭受干旱胁迫的影响 (Ashton, 1992; Gibbons & Newbery, 2003)。

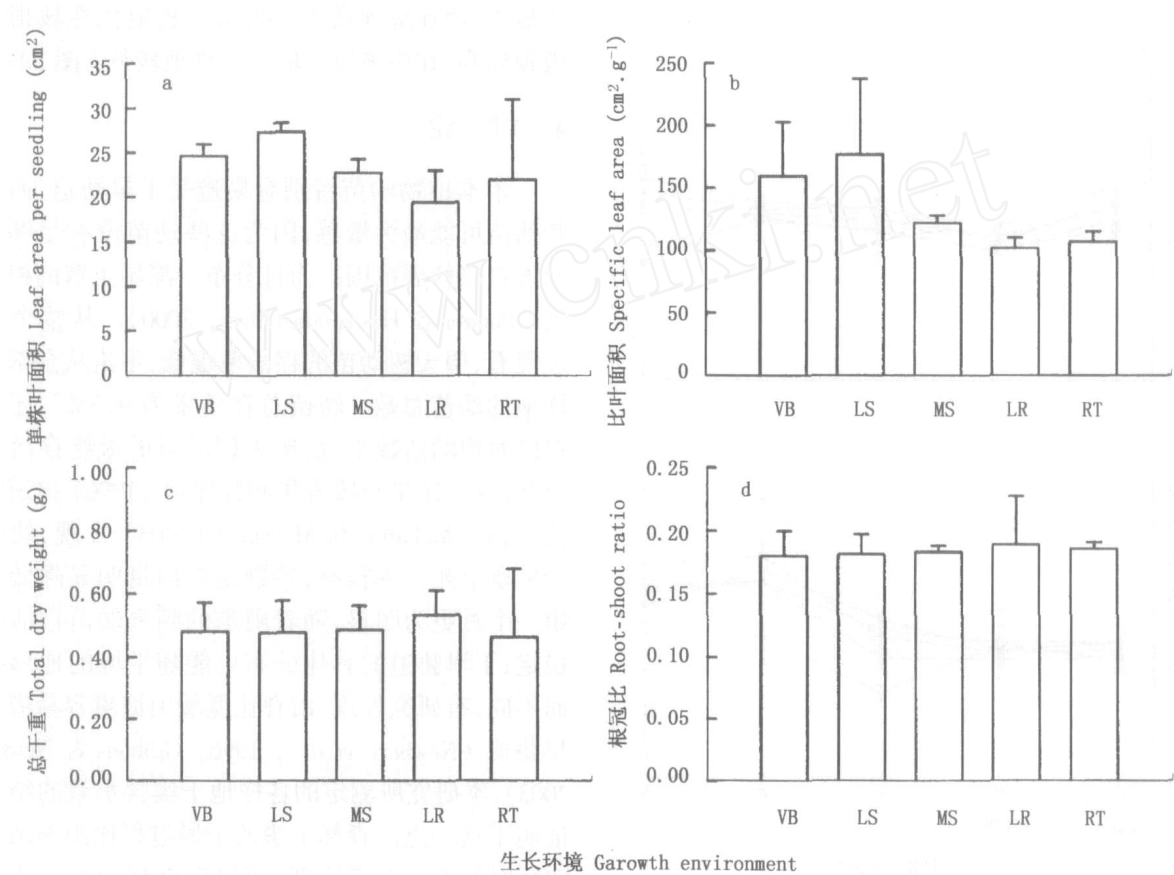


图3 从谷底到坡顶的不同森林生境中望天树幼苗的单株叶面积、比叶面积、总生物量和根冠比
Fig. 3 Leaf area per seedling, specific leaf area, total dry weight and root-shoot ratio of the *Shorea wantianshuae* seedlings in the different habitats of the *S. wantianshuae* forest
VB、LS、MS、LR、RT:见图 1 See Fig. 1

哺乳动物捕食影响温带和热带地区森林树种幼苗的增补 (Holl & Quiroz-Nietzen, 1999),已有研究证明了脊椎动物捕食对热带地区植物幼苗生长与存活的影响 (Osunkoya *et al.*, 1992; Molofsky & Fisher, 1993)。本研究第一次记录到的望天树幼苗的动物捕食率很低,3 条样带的 15 个样地中有 8 个样地没有发现幼苗被动物捕食或拔掉现象,可能与捕食动物的食物供应丰缺、动物种群大小的季节性波动以及动物活动的季节性等有关。影响望天树幼苗生长的动物可能是一些老鼠或松鼠之类的小型哺乳动

物,这些动物将望天树幼苗连根拔掉后吃掉或将其丢弃。我们在野外观测记录过程中经常会在样方附近的凋落物中发现被捕食者丢弃的带有标签的幼苗,在接下来的几次观测中,幼苗被动物捕食的数量越来越大。我们在另一项有关望天树幼苗的野外移栽研究中也发现了类似的动物危害现象 (未发表资料)。Brown 等 (1999) 对大量结果后的 *Parashorea malaanonan* 幼苗进行了监测研究发现,根钻心虫 (*Xyleborus eichhoff*) 危害是导致其幼苗死亡的主要原因,本研究也观察到了很多望天树幼苗死于根钻心

虫危害,最后一次记录还发现,在部分样地上,动物捕食引起的幼苗损失率远远高于干旱引起的幼苗死亡率,表明干旱和动物捕食可能是导致望天树幼苗死亡的两个主要原因。值得注意的是,部分样地的幼苗丢失比例很高,这些幼苗连同捆绑于幼苗茎干上的标签一起丢失,说明这些丢失的幼苗可能被捕食动物携带到其它地方丢弃或吃掉。根据种种迹象,我们推断这些“丢失”的幼苗可能是被捕食动物拔掉后而携带到了样地外的区域,因为只有捕食动物才有可能连同捆绑在幼苗茎干上的标签一起携带到其它地方,而且从谷底到坡顶幼苗丢失率有降低的趋势,这说明潮湿而灌木生长密集的沟谷底部比较适合作为捕食动物的栖息地或活动场所,可能与动物在密集的灌木丛和沟谷附近的洞穴中容易找到安全的隐蔽场所有关。实验结束时,所有样地的望天树幼苗在大量结实后的增补率都很低,甚至很多样地上幼苗增补率为 0,增补率最高的样地也不足实验开始时幼苗的 30%。

Ashton 等(1995)报道,生长于山顶的龙脑香科植物幼苗比低坡地和山谷中的幼苗生长缓慢,因为山顶比低坡地更容易遭受干旱胁迫。本研究中立天树幼苗株高、基径和叶片数在进入干旱季节后很长时间内都没有表现出显著差异,因为在雨季结束后,土壤干燥过程有一个滞后期,从 2004 年 12 月土壤含水量测定结果看,各样地土壤含水量都很高,这就是说,虽然已到了干旱季节,但幼苗的生长并没有受到干旱胁迫的影响。随着干旱季节的延长,各样地间土壤含水量差异增大,从而导致幼苗生长的差异,相对湿润的谷底和低坡幼苗保持相对较快的生长,而坡顶和次坡顶幼苗生长缓慢,幼苗株高的生长在 2005 年 2 月即表现出从谷底到坡顶的显著差异,此后谷底和低坡幼苗的生长优势一直持续到实验结束。与株高相比,幼苗基径和叶片数在各样地间的差异显著性表现有所滞后,直到 2005 年 4 月都表现出与株高基本类似的规律;叶片数在各样地间的差异性更大,这可能与强烈的干旱胁迫引起的幼苗叶片脱落有关,而且在极端干旱的季节,往往伴随着昆虫的爆发性发生,在温带和热带地区的干旱季节都有不少昆虫爆发性发生的实例,昆虫危害可能加剧了干旱胁迫的程度,从而增加了坡顶和次坡顶幼苗叶片的脱落。随着雨季的到来,除株高外,幼苗基径和叶片数在各样地间的生长差异性逐渐消失,雨季充足的水分供应可能在一定程度上补偿了干旱季节造成的生长差异。因此,Wright (1991)认为,水分胁迫

对植物生长的影响可能有季节差异,但并不降低植物的年度生长总量。

在干旱胁迫条件下,幼苗叶片面积有所降低,说明植物能通过其形态学可塑性适应较大范围的水分胁迫(Hibbs *et al.*, 1995)。本研究中望天树幼苗的 *LAPS* 和 *SLA* 都在相对比较湿润的谷底和低坡较高,而在干旱胁迫相对较强的坡顶和次坡顶较低,这一结果正好反映了望天树幼苗的这种形态学可塑性,说明水分胁迫可能是影响 *SLA* 的重要环境因子。另一方面,望天树幼苗的这种形态学可塑性在从谷底到坡顶各样地间的差异显著性并不高,说明样地间土壤水分含量不是决定其形态学可塑性的唯一因素。光照也是影响幼苗 *SLA* 的重要因素(Aranda *et al.*, 2005),*SLA* 的变化可能是植物维持最优捕获光能的自我平衡机制,幼苗 *SLA* 的增大对弱光下植物的生长是有利的,因为同样的干物质具有更大的叶面积可以补偿光合有效辐射的降低(Mitchell & Woodward, 1988)。弱光照可导致幼苗 *SLA* 的增大,但由弱光引起的幼苗 *SLA* 和 *RSR* 的增大可能不足以补偿因干旱胁迫带来的大量水分丧失(Porter & Hayashida-Oliver, 2000)。Reader 等(1993)报道称,在干旱环境中,幼苗根的可塑性可能更为重要,根系生长在幼苗的早期生长过程中具有重要作用,因为根系的快速扩展可使幼苗充分利用土壤环境中的水分,本研究中望天树幼苗的根可能具有这种可塑性,幼苗 *RSR* 在较为湿润的谷底和低坡较小,而在干旱胁迫较强的坡顶和次坡顶较大。Mark 等(1995)也发现,生长于山坡顶部的 *Shorea teapezifolia* 幼苗根生物量是生长于山谷幼苗的 3~5 倍。因此,荫蔽林冠下的植物之所以更容易遭受干旱胁迫可能是其根系系统较小引起的,而不是土壤水分不足的结果(Porter & Hayashida-Oliver, 2000)。水分胁迫对植物生长的影响可能有季节差异,但并不降低植物的年生长总量(Wright, 1991),从生物量测定结果看,本研究的结果与 Wright (1991)的结论一致,望天树幼苗经过约 10 个月的生长后, *TDW* 在不同坡位样地间差异并不显著。

热带森林环境的异质性不是由某一环境因子决定的,而是由众多环境因子共同决定的,幼苗对某一环境因子的反应可能因其它环境因子而改变。因而,在多数情况下幼苗死亡往往是多种环境因子胁迫积累的结果。本研究的设计没有考虑光照对幼苗生长的影响,然而,在热带雨林生境中,光照是最有限的资源条件之一,光照条件的不同可能影响任何

光依赖过程。例如,生长于较强光照下的植物叶片的较高的氮素水平可能引起叶片被动物捕食的增加,而强光下的植物增加了防御动物捕食方面的营养投入,又可能降低叶片被动物捕食的水平(Howlett & Davidson, 2001)。尽管本研究的样地设置尽量避免了林窗的影响,但不同的树种组成、树冠高度和层次的差异以及样地距离林窗的远近都可能引起样地间光照强度的细微差异,而且林下光斑的数目、大小和分布也可能对分布于样地中不同位置的幼苗生长产生影响。望天树开花结实的周期性决定了其幼苗增补的周期性,伴随着大量结果年份的到来,种子散落后在 1~3 周内集中萌发形成大量幼苗。根据 Janzen-Connell 假说,植物种子长距离传播可有效逃避离母体植株较近引起的高死亡率,而传播能力极为有限的望天树种子不可能进行长距离产传播,这就造成幼苗在母体植株附近集中分布(殷寿华和帅建国, 1990)。高密度的幼苗不可避免地导致昆虫或病原菌的集中浸染,从而造成幼苗的大量死亡(Janzen, 1970),因为幼苗在林下的死亡几乎不可避免地与真菌侵害有关(Grime, 1965),而望天树幼苗的死亡是否与病原菌感染有关还有待于深入的研究工作。

在热带雨林中,营养供应和物种间获得营养方式的差异可能影响幼苗的生长与存活。有研究报道,热带森林的山坡顶部比中部和底部营养更为丰富(Ashton, 1992),本研究没有对不同坡位样地的土壤养分状况进行分析,因而没有证据证明不同坡位样地间营养状况的差异对幼苗生长与存活的影响。但大量报道显示,龙脑香科植物根系能形成菌根共生体(Lee & Alexander, 1996; Muthukumar *et al.*, 2003; 石兆勇等, 2003a, 2003b; Tennakoon *et al.*, 2005),幼苗可通过菌丝体与其周围林冠植株建立根系网络联系,而从林冠植株获得水分和营养的供应(Connell & Lowman, 1989; Simard *et al.*, 1997; Bücking & Heyser, 2001)。在营养贫乏的环境中,菌根的形成对龙脑香科植物幼苗的生长与存活更为重要(Turner *et al.*, 1993),而且已有研究证明,望天树幼苗能与多种菌根共生形成菌根共生体(石兆勇等, 2003a, 2003b; Muthukumar *et al.*, 2003)。因此,土壤营养状况的差异对望天树幼苗的生长与存活的影响可能很小,而菌根共生体的形成同样可以缓解土壤水分供应的不足,至于菌根共生体的形成能在多大程度上改善幼苗水分和营养的供应目前仍没有相关的研究证据。尽管本研究中同一坡位的不同样

带间幼苗生长参数差异不显著,但幼苗生长参数在不同样带间的波动表明了影响望天树幼苗生长与存活因素的复杂性。根据本研究的结果,土壤水分胁迫和动物捕食可能是影响其生长与存活的重要环境因子,但就目前的研究现状看,任何一种说法都需要大量实验数据的支持,因为除殷寿华和帅建国(1990)的报道外,还没有见到其它有关望天树幼苗野外生长与存活的研究报道。因此,为了有效保护这一珍稀濒危树种资源,有关其幼苗生长与存活方面的研究仍需做大量工作。

参 考 文 献

- Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos JA (2005). Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, 210, 117 - 129.
- Ashton PMS (1992). Some measurements of microclimate within a Sri Lanka tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 59, 217 - 235.
- Ashton PMS, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN (1995). Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lanka rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 263 - 279.
- Ashton PS, Gvinish TJ, Appanah S (1988). Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into the induction and evolution of mast fruiting in the seasonal tropics. *The American Naturalist*, 132, 44 - 66.
- Bebber D, Brown N, Speight M (2002). Drought and root herbivory in understorey *Parashorea* (Kurz) seedlings (Dipterocarpaceae) in Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 18, 795 - 804.
- Brown N, Press M, Bebbier D (1999). Growth and survivorship of dipterocarp seedlings: differences in shade persistence create a special case of dispersal limitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 354, 1847 - 1855.
- Burgess PF (1972). Studies on the regeneration of the hill forests of the Malay Peninsula —the phenology of dipterocarps. *Malaysian Forester*, 35, 103 - 123.
- Bücking H, Heyser W (2001). Microautoradiographic localization of phosphate and carbohydrates in mycorrhizal roots of *Populus tremula* × *Populus alba* and implications for transfer processed in ectomycorrhizal associations. *Tree Physiology*, 21, 101 - 107.
- Cao M, Zhang JH (1997). Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China. *Biodiversity and Conservation*, 6, 995 - 1006.

- Connell JH, Lowman MD (1989). Low-diversity tropical rainforests: some possible mechanisms for their existence. *The American Naturalist*, 134, 88 - 119.
- Fu LG (傅立国) (1992). *The Red Data Book of Chinese Plants - Rare and Endangered Plants* (Volume I) (中国植物红皮书——稀有濒危植物(第1册)). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Gibbons JM, Newbery DM (2003). Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understorey of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecology*, 164, 1 - 18.
- Grime JP (1965). Shade tolerance in flowering plants. *Nature*, 208, 161 - 163.
- Hibbs DE, Chan SS, Castellano M, Niu C (1995). Response of red alder seedlings to CO₂ enrichment and water stress. *New Phytologist*, 129, 569 - 577.
- Holl KD, Quiros-Nietzen E (1999). The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation*, 87, 391 - 395.
- Howlett BE, Davidson DW (2001). Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forests of Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 285 - 302.
- Janzen DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist*, 104, 501 - 528.
- Lee LS, Alexander JJ (1996). The dynamics of ectomycorrhizal infection of *Shorea leprosula* seedlings in Malaysian rain forests. *New Phytologist*, 132, 297 - 305.
- Mark P, Ashton S, Gunatilleke GVS, Gunatilleke IAUN (1995). Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lankan rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 263 - 279.
- 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.
- Mitchell PL, Woodward FI (1988). Responses of three woodland herbs to reduced photosynthetically active radiation and low red to far-red ratio in shade. *Journal of Ecology*, 76, 807 - 825.
- Moles AT, Westoby M (2004). What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos*, 106, 193 - 199.
- Molofsky J, Fisher BL (1993). Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology*, 74, 261 - 265.
- Muthukumar T, Sha LQ, Yang XD, Cao M, Tang JW, Zheng Z (2003). Mycorrhiza of plants in different vegetation types in tropical ecosystems of Xishuangbanna, Southwest China. *Mycorrhiza*, 13, 289 - 297.
- Newbery DM, Campbell EBF, Proctor J, Still MJ (1996). Primary lowland dipterocarp forest at Danum Valley, Sabah, Malaysia, Species composition and patterns in the understorey. *Vegetatio*, 122, 193 - 220.
- Osunkoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW (1992). Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. *Oecologia*, 92, 569 - 578.
- 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.
- Reader RJ, Jalili A, Grime JP, Spencer RE, Matthews N (1993). A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 323 - 336.
- Simard SW, Perry DA, Jones MD, Myrold DD, Durall DM, Molina R (1997). Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388, 579 - 582.
- Shi ZY (石兆勇), Chen YL (陈应龙), Liu RJ (刘润进) (2003a). Arbuscular mycorrhizal fungi of dipterocarpaceae in Xishuangbanna, Southern Yunnan. *Mycosystema* (菌物系统), 22, 402 - 409. (in Chinese with English abstract)
- Shi ZY (石兆勇), Chen YL (陈应龙), Liu RJ (刘润进), Wang WH (王维华) (2003b). Preliminary research on arbuscular mycorrhizal fungi of Dipterocarpaceae in Xishuangbanna, Southern Yunnan. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 360 - 365. (in Chinese with English abstract)
- Smith T, Huston M (1989). A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio*, 83, 49 - 69.
- Tennakoon MMD, Gunatilleke IAUN, Hafeel KM, Seneviratne CVS, Ashton PMS (2005). Ectomycorrhizal colonization and seedling growth of *Shorea* (Dipterocarpaceae) species in simulated shade environments of a Sri Lankan rain forest. *Forest Ecology and Management*, 208, 399 - 405.
- 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.
- Turner IM, Brown ND, Newton AC (1993). The effect of fertilizer application on dipterocarp seedling growth and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management*, 57, 329 - 337.
- 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.
- Wright SJ (1991). Seasonal drought and the phenology of understorey

- ry shrubs in a tropical moist forest. *Ecology*, 72, 1643 - 1657.
- Yan XF (闫兴富), Cao M (曹敏) (2006). Influence of light and temperature on the germination of *Shorea wantianshuae* (Dipterocarpaceae) seeds. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 23, 642 - 650. (in Chinese with English abstract)
- Yin SH (殷寿华), Shuai JG (帅建国) (1990). Study on fruiting behavior, seedling establishment and population age classes of *Parashorea chinensis*. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 12, 415 - 420. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JH, 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 - 238.
- Zhu H (1997). Ecological and biogeographical studies on the tropical rain forest of south Yunnan, SW China, with a special reference to its relation with rain forests of tropical Asia. *Journal of Biogeography*, 24, 647 - 662.
- Zhu H (朱华) (1992). Studies on the community ecology of *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 14, 237 - 258. (in Chinese with English abstract)
- Zhu H (朱华) (1993). A comparative study of phytosociology between *Shorea chinensis* forest of Xishuangbanna and other closer forest types. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 15, 34 - 46. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 张丽赫

www.cnki.net