

不同光照对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响^{*}

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中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 在不同光照梯度的人工遮荫和森林生境中,研究了西双版纳季节雨林标志树种望天树的种子萌发和幼苗早期生长特征. 结果表明,裸地上的强光照和深度遮荫均不利于望天树种子的萌发,中等程度的遮荫有利于种子萌发. 望天树种子萌发率在林窗中央最大,而且萌发迅速,林窗边缘和林下生境不利于种子萌发. 幼苗株高、基径和单株叶面积等生长指标均在部分遮荫处理条件下最大;幼苗根冠比在裸地上最高,且随遮荫程度的增加而降低;幼苗比叶面积在一定光照强度范围内随遮荫程度的增加而增大,在 3 层遮荫最大. 除幼苗根冠比以外的其它生长参数均在林窗中央最大. 讨论了环境因子(主要是光照强度和光质)对望天树种子萌发和幼苗生长的影响.

关键词 光照梯度 林窗 望天树 种子萌发 幼苗早期生长

文章编号 1001 - 9332(2007)01 - 0023 - 07 **中图分类号** Q945 **文献标识码** A

Effects of light intensity on seed germination and seedling early growth of Shorea wantianshuea. YAN Xing-fu^{1,2}, CAO Min¹ (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2007, 18(1): 23 - 29.

Abstract: With shading experiment, this paper studied the seed germination and seedling early growth of *Shorea wantianshuea*, a representative species in Xishuangbanna seasonal rain forest under different light intensity and forest habitat. The results showed that both 100% light and deepest shading did not facilitate the germination of *S. wantianshuea* seed, while medium shading accelerated the seed germination. Gap center was more appropriate to the seed germination than gap edge and under-canopy. The seeds in gap center had the highest germination rate and rapid germination. Under partially shading, the seedling height, diameter of basal stem, and leaf area per seedling were in their peak, while the root-shoot ratio decreased with increasing shading and achieved its maximum under 100% light. The specific leaf area increased with increasing shading in a certain range, and peaked under 4.2% light. Gap center was beneficial to the early seedling growth, with all growth parameters except root-shoot ratio peaked there. The effects of environmental factors, mainly light intensity and quality, on the seed germination and seedling growth of *S. wantianshuea* were discussed.

Key words: illumination gradient; forest gap; *Shorea wantianshuea*; seed germination; seedling early growth

1 引 言

光照、温度和水分是影响种子萌发的重要环境因子. 在热带季节雨林,季节性温度变化对种子萌发的影响较小. 目前,光照对热带雨林耐荫树种种子萌发的影响还没有一致的结论. Vazquez-Yanes等^[35]认为,光照可能对种子萌发具有重要影响,林窗和林

下环境中光照条件的差异是种子萌发的直接影响因子; Grime等^[15]在光照、部分遮荫和全黑暗 3 种条件下研究了 271 种植物的种子萌发,结果发现,大多数植物的种子萌发率在光照和部分遮荫条件下很高,在黑暗中很低,其中 104 种植物的种子在黑暗中萌发率不超过 10%. Li等^[20]报道了幼苗在林窗中的形成比在林冠下早,种子萌发和幼苗形成与林窗形成与否密切相关. 也有研究认为,林冠下的荫蔽环境能够较好地满足耐荫的热带树种种子萌发和幼苗形成^[32]. Raich等^[31]发现,在 43 个马来西亚龙脑香科

* 国家基础研究发展规划重点资助项目 (2003CB415100).

** 通讯作者. E-mail: caom@xtbg.ac.cn

2006-01-06 收稿, 2006-11-04 接受.

树种中,大多数树种的种子在遮荫和强光下都能很好地萌发,强光下种子萌发比遮荫环境有所推迟.有关西双版纳地区 256 种热带植物种子萌发的研究结果显示,大多数植物种子萌发率在 14 h 光照和全黑暗条件下都很高^[40],绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*) 的种子在光照和黑暗条件下都能很好地萌发,但光照能提高种子萌发的质量^[38]. 热带雨林中通常只有林冠层 1% ~ 2% 的光照能够到达森林地面^[10],因而林下幼苗的生长率很低. 弱光环境中生长的幼苗具有较低的根冠比 (root:shoot ratio, RSR)、较小的比叶质量 (specific leaf mass, SLA) 和较大的叶面积比率 (leaf area ratio LAR), 幼苗净同化率 (net assimilation rate, NAR) 和相对生长率 (relative growth rate, RGR) 的相关性很小. 当光照低于全光照的 10% ~ 15% 时,树种间相对生长率的差异主要由叶面积比率决定,高于这一光照强度时净同化率则是主要的决定因素^[30, 39].

望天树 (*Shorea wantianshuae*) 是我国重要的珍稀濒危植物^[14],也是我国热带雨林的标志树种之一. 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^[9, 42-43]. 殷寿华等^[41]曾对望天树的种子萌发和幼苗生长进行野外调查研究,但有关其种子萌发和幼苗生长的系统研究仍未见报道. 本研究针对光这一重要的环境因子,研究了不同光强的人工遮荫环境和野外生境中望天树种子萌发和幼苗生长的生态学特性,旨在揭示不同光照强度的遮荫处理和森林生境对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响,从种子生物学角度和种子萌发与幼苗生长对生境选择方面探寻望天树群落更新困难甚至陷入濒危的原因,为这一珍稀濒危树种资源的保护和群落更新提供理论依据.

2 研究地区与研究方法

2.1 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), 地处热带北缘,属热带季风气候,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℃. 年降雨量 1 557 mm, 其中干季 (11月至翌年 4月) 降雨量 264 mm, 雨季 (5—10月) 降雨量 1 293 mm, 相对湿度 86%. 土壤为砖红壤. 地带性植被为热带季节性雨林和季雨林. 人工遮荫棚建在中国科学院西双版纳热带植物园沟谷雨林西侧的试验地内;野

外样地设在中国生态系统研究网络西双版纳热带雨林定位样地附近从沟谷到山坡地段 (坡度约 40°) 的绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、千果榄仁 (*Terminalia myriocarpa*) 群落, 群落优势树种为绒毛番龙眼、千果榄仁、云南肉豆蔻 (*Myristica yunnanensis*) 和滇南风吹楠 (*Horsfieldia tetratapa*) 等.

2.2 研究方法

2.2.1 种子采集和处理 望天树种子于 2005 年 8 月 3 日采自西双版纳自然保护区广纳里望天树林的成年植株林冠下. 将野外采集的种子装入通风塑料袋中,在 5 h 内带回中国科学院西双版纳热带植物园,并于当天对种子进行清洗、摘除果翅等处理,置于干净滤纸上吸干表面水分后立即播种.

2.2.2 人工遮荫条件下的种子萌发 遮荫棚用黑色尼龙网眼布搭建,共设置 6 个梯度的光照处理:裸地 (100% 自然全光照 (natural light, NS))、1 层 (37.3% NS)、2 层 (15.5% NS)、3 层 (4.2% NS)、4 层 (1.6% NS) 和 5 层遮荫 (0.6% NS),在每一遮荫棚内,用竹签标定 3 个 1 m × 1 m 的小样方作为每一光照梯度的 3 个重复;每一小样方内播种 30 枚种子 (果实),每一光照梯度处理共用种子 90 枚,全部处理共播种种子 540 枚. 播种时,种子基部朝上,不覆土. 播种后适时浇水,每天观察记录种子萌发情况 1 次 (幼苗用红色竹签标记),以幼苗第一对真叶出现作为萌发标准^[28],测定种子萌发形成的幼苗株高 (cm),持续观测到连续 2 个星期不再有种子萌发生止. 测定后的幼苗留待以后的生长实验用.

2.2.3 森林生境中的种子萌发 在中国科学院西双版纳热带植物园 1 hm² 定位样地附近,从沟谷到山坡地段 (坡度约 40°) 的绒毛番龙眼、千果榄仁群落内,选择 3 个立地条件基本一致的小林窗 (25 ~ 40 cm²),设置林窗中央 (gap center, GC)、林窗边缘 (gap edge, GE) 和林下 (under canopy, UC) 3 种不同光照梯度的森林生境,用 Li-1400 (美国 Li-COR 公司生产) 光量子计在晴朗天气测得林窗中央、林窗边缘和林下的光照分别相当于 (7.6 ± 2.4)% NS、(3.8 ± 1.6)% NS 和 (1.2 ± 0.3)% NS. 每一生境中设置两个 1 m × 1 m 的小样方,每一小样方播种望天树种子 30 枚,3 种生境的 9 块样地共设置 18 个小样方,共播种种子 540 枚. 播种方法、萌发标准和观测记录的方法同上,测定后的幼苗留待以后的生长实验用.

2.2.4 幼苗生长指标测定 将种子萌发后形成的幼苗小心挖出 6 ~ 10 株进行初始生长量测定;以后每

隔 2 周收获幼苗 1 次,共收获 5 次.收获的幼苗带回实验室清洗干净,用滤纸吸干表面水珠后测定记录幼苗株高 (seedling height, SH)、基径 (basal diameter, BSD)、叶片数 (leaf number, LN)、主根长 (tap root length, TRL)、最大叶片长 (leaf length, LL)、单株叶面积 (leaf area per seedling, LAPS) (野外幼苗没有测定叶面积);测定后将幼苗带根、茎 (含叶柄) 和叶片在 85 °C 烘箱中烘干 48 h 后分别称量;根据以上数据计算幼苗总干质量 (total dry mass, TDM)、根冠比、比叶面积 (specific leaf area, SLA) 和相对生长率.

2.3 数据分析

本研究中用于评价种子活力的参数包括种子萌发率、萌发速率系数、萌发指数和幼苗活力指数.望天树每一果实中有 3~4 枚大小不同的种子,在萌发实验过程中都可能萌发,本研究只记录最早出现真叶的一株;因幼苗还要用于生长实验,计算幼苗活力指数的公式中只用了胚轴 (茎) 长,没有计算胚根长.所有实验结果均在 SPSS 12.0 中用单因子方差分析方法进行差异性分析 (幼苗生长实验中除总干重、比叶面积和相对生长率为最后 1 次收获幼苗的数据外,其他生长参数均为 5 次收获幼苗数据平均值;因野外萌发实验中每一生境内只设置 2 个小样方,所以在同一生境内没有进行差异性分析,而且在生境间差异性统计分析时把每一生境内 2 个小样方合并为 1 个样方进行).

分别按以下公式计算有关参数:

1) 萌发率 (germination percent, GP, %) = 萌发种子数 / 试验所用种子总数 × 100;

2) 萌发速率系数 (coefficient of germination rate, CGR)

$$CGR = \left[\sum (t \times n) / \sum n \right] \times 100$$

式中: t 为自萌发实验开始时的天数; n 为在 t 天内萌发的种子数^[8].

3) 萌发指数 (germination index, GI)

$$GI = MDG \times PV$$

式中: MDG 为平均每天种子萌发数,等于萌发实验结束时种子萌发数 / 萌发实验经历的天数; PV 为种子最大萌发数,等于萌发实验期间任意一天中达到的最大萌发数 / 达到这一最大值所需的天数^[11];

4) 幼苗活力指数 (vigor index, VI)

$VI = \text{萌发率} \times (\text{幼苗根的长度} + \text{幼苗茎长度 (cm)})^{[1]}$;

5) 比叶面积 (specific leaf area, SLA)

$SLA = \text{叶片面积} / \text{叶片干质量}$;

6) 相对生长率 (relative growth rate, RGR)

$$RGR = (\ln M_2 - \ln M_1) / (T_2 - T_1)$$

式中: M 为单株幼苗干质量, T 为两次收获幼苗的间隔天数^[17].

3 结果与分析

3.1 望天树的种子萌发

在中等程度遮荫条件下,望天树种子自播种后的第 11 天开始萌发,种子萌发在深度遮荫环境中和裸地上有所推迟,其中裸地上在播种后的第 15 天才开始萌发.各遮荫处理间种子萌发结束的时间差别不大,但种子的最终萌发率差别很大,其中,裸地上种子萌发率显著低于所有遮荫处理 (图 1). 萌发速率系数在裸地上显著高于 1~4 层 ($P < 0.01$) 和 5 层遮荫处理 ($P < 0.05$);萌发指数在 2 层遮荫最大,1 层遮荫次之,二者均显著高于裸地和 3 层以上的各遮荫处理;幼苗活力指数随遮荫程度的增加逐渐增大,在 4 层遮荫最大,显著高于裸地和其它所有遮荫处理 (图 2).

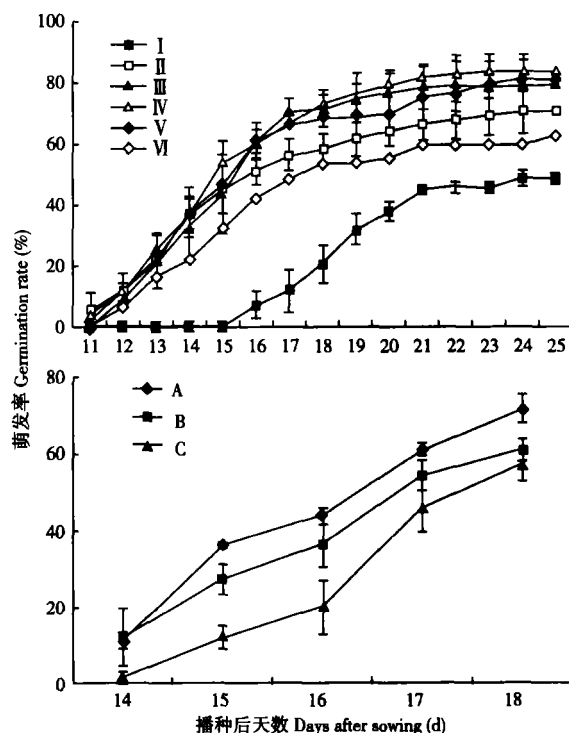


图 1 不同光照梯度和森林生境对望天树种子萌发率的影响

Fig 1 Effects of different light gradients and forest habitats on the germination percentage of *S. wantianshuae* seeds

: 100%自然全光照 100% natural light; : 37.3%自然全光照 37.3% natural light; : 15.5%自然全光照 15.5% natural light; : 4.2%自然全光照 4.2% natural light; : 1.6%自然全光照 1.6% natural light; : 0.6%自然全光照 0.6% natural light. A: 林窗中央 Gap center; B: 林窗边缘 Gap edge; C: 林下 Under canopy. 下同 The same below.

表 1 不同梯度的遮荫处理对望天树幼苗早期生长的影响

处理 Treatment	株高 SH (cm)	基径 BSD (mm)	叶片数 LN	主根长 TRL (cm)	最大叶片长 LL (cm)	总干质量 TDM (g)	根冠比 RSR	单株叶面积 LAPS (cm ²)	比叶面积 SLA (cm ² ·g ⁻¹)	相对生长率 RGR (10 ⁻³ ·g·d ⁻¹)
100%自然全光照 100% natural light	12.45 ±1.23a	2.40 ±0.42a	4.97 ±1.78ab	6.31 ±0.86a	5.76 ±0.90a	0.43 ±0.18a	0.22 ±0.02a	46.09 ±18.88ab	176.10 ±42.91a	22.93 ±3.49a
37.3%自然全光照 37.3% natural light	14.28 ±1.96a	2.75 ±0.45b	4.28 ±1.31a	5.37 ±0.81ab	6.83 ±0.51b	0.51 ±0.19a	0.20 ±0.03a	55.88 ±17.06a	206.25 ±69.48abcd	21.78 ±8.21ac
15.5%自然全光照 15.5% natural light	11.39 ±2.11a	2.23 ±0.31abc	4.66 ±2.28ab	4.62 ±0.81b	7.50 ±1.37bc	0.33 ±0.13a	0.17 ±0.03a	50.42 ±31.35ab	201.27 ±37.77b	17.01 ±7.54abcd
4.2%自然全光照 4.2% natural light	11.50 ±1.06a	2.04 ±0.12ac	3.98 ±3.24ab	4.44 ±0.92b	7.85 ±0.93bc	0.24 ±0.03a	0.19 ±0.02a	38.22 ±9.40b	275.79 ±42.06ac	11.14 ±3.66b
1.6%自然全光照 1.6% natural light	12.24 ±0.42a	2.03 ±0.10ac	4.00 ±2.75ab	4.32 ±0.66b	8.68 ±0.60c	0.31 ±0.08a	0.19 ±0.07a	35.72 ±14.77ab	238.91 ±97.85abc	16.28 ±3.07c
0.6%自然全光照 0.6% natural light	11.55 ±0.87a	1.97 ±0.06ac	4.09 ±3.48b	4.36 ±0.89b	8.22 ±0.24bc	0.35 ±0.22a	0.16 ±0.06a	37.82 ±10.12ab	136.36 ±15.87d	18.08 ±2.38acd

: 100%自然全光照 100% natural light ; 37.3%自然全光照 37.3% natural light ; 15.5%自然全光照 15.5% natural light ; 4.2%自然全光照 4.2% natural light ; 1.6%自然全光照 1.6% natural light ; 0.6%自然全光照 0.6% natural light SH: Seedling height; BSD: Basal stem diameter; LN: Leaf number; TRL: Tap root length; LL: Leaf length; TDM: Total dry mass; RSR: Root-shoot ratio; LAPS: Leaf area per seedling; SLA: Specific leaf area; RGR: Relative growth rate 下同 The same below. 同列不同字母表示差异显著 (P < 0.05) Different letters in the same row meant significant difference at 0.05 level

表 2 不同光照梯度的森林生境对望天树幼苗早期生长的影响

森林生境 Forest habitat	株高 SH (cm)	基径 BSD (mm)	主根长 TRL (cm)	叶片数 LN	总干质量 TDM (g)	根冠比 RSR	相对生长率 RGR (10 ⁻³ ·g·d ⁻¹)
A:林窗中央 Gap center	8.50 ±0.22	1.84 ±0.06	4.60 ±0.29	1.88 ±0.11	0.80 ±0.16	0.22 ±0.03	67.93 ±9.39
B:林窗边缘 Gap edge	7.35 ±0.95	1.81 ±0.13	4.30 ±0.20	1.79 ±0.28	0.60 ±0.10	0.29 ±0.03	54.18 ±8.06
C:林下 Under canopy	7.83 ±0.27	1.77 ±0.06	3.39 ±0.99	1.53 ±0.17	0.47 ±0.14	0.24 ±0.035	3.93 ±6.27

A:林窗中央 Gap center; B:林窗边缘 Gap edge; C:林下 Under canopy. 下同 The same below.

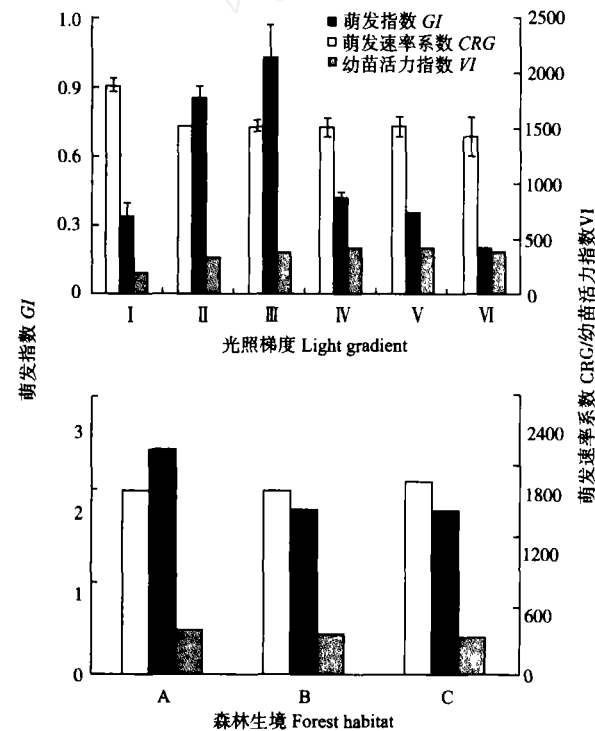


图 2 不同光照梯度和森林生境对望天树种子的萌发速率系数、萌发指数和幼苗活力指数的影响

Fig 2 Effects of different light gradients and forest habitats on the CGR, GI and VI of *S. wantianshunea* seeds

林下种子的萌发比人工遮荫条件下一般推迟 3 d 左右,但萌发结束较早;林窗中央的种子萌发率显

著高于林窗边缘和林下 (图 1). 林下只有 57.2%的种子能够萌发 (图 1),而且其萌发速率系数显著高于林窗中央和林窗边缘 ($P < 0.05$),林窗中央和林窗边缘间无显著差异 (图 2);萌发指数随光照减弱而降低,其中林窗中央和林下生境间差异显著 ($P < 0.01$);幼苗活力指数在各生境间无显著差异 (图 2).

3.2 望天树幼苗的早期生长

幼苗株高在 1 层遮荫最大,5 层遮荫最小,各处理间差异不显著;基径在 1 层遮荫处理最大,而且显著高于其它处理;叶片数在裸地上最大,除 1 层遮荫处理与 5 层遮荫处理间差异显著 ($P < 0.05$) 外,其它处理间差异不显著;裸地上幼苗主根最长,显著高于 2~5 层遮荫处理 ($P < 0.05$);总干质量和根冠比分别在 1 层遮荫处理和裸地上最大,而且各处理间差异不显著;单株叶面积也在 1 层遮荫最大,但仅与 3 层遮荫处理差异显著 ($P < 0.05$);幼苗比叶面积在 3 层遮荫最大,显著高于裸地 ($P < 0.05$)、2 层 ($P < 0.05$)和 5 层遮荫处理 ($P < 0.01$,表 1).

在不同光照强度的森林生境中生长约 55 d 后的望天树幼苗的株高、基径、主根长、叶片数、总干质量、根冠比和相对生长率均没有显著差异,除根冠比外,所有生长参数均在林窗中央最大,而根冠比表现为林窗边缘 > 林下 > 林窗中央 (表 2). 虽然相对生长率在林窗边缘和林下完全相等,甚至株高在林窗边缘更低,但从

主根长、基径、叶片数、总干质量和根冠比等生长参数看,幼苗生长在林窗边缘要优于林下(表2)。

4 讨 论

4.1 光照对望天树种子萌发的影响

本研究表明,望天树种子萌发率在裸地上显著低于5个遮荫处理,而且萌发延迟,说明光照不是种子萌发的限制因子,与Raich等^[31]报道的马来西亚龙脑香科树种的种子萌发结果类似;Kubitzki等^[16]报道称,亚马逊平原的*Cecropias latiloba*和*C. mambanacea*种子在黑暗中也能很好地萌发。遮荫对橡树种子的萌发有利,在完全砍伐后的空旷地上种子萌发率和幼苗成活率较低,而在荫蔽林冠下萌发率较高^[40];Navarro等^[24]发现,落入黑暗的岩石缝中的*Petrocopis grandiflora*和*P. viscosa*种子萌发率很高。光对种子萌发的抑制作用的生态学重要性还不清楚,Fenner^[13]认为,野外高强度的光照常伴随着对幼苗形成构成严重威胁的强烈干旱,光对种子萌发的抑制可使幼苗避开不利于其生长的干旱环境。尽管本研究的遮荫萌发过程中定期浇水,但强光下剧烈的水分蒸发引起的暂时水分亏缺也可能导致种子萌发延迟或脱水死亡。

4.2 自然森林生境不利于望天树种子的萌发

尽管林窗中央的光照强度远远高于人工4层遮荫,但在林窗中央,种子萌发率(70.7%)与人工4层遮荫的种子萌发率(71.7%)基本一致,这可能反映了森林生境和人工遮荫环境的差异。森林生境的光照条件具有变化无常的特点^[7],相对来说,人工遮荫环境的光照比较稳定。已有研究发现,较低的红光/远红光比率可以抑制多种植物种子的萌发^[12]。红光/远红光比率的降低可使种子检测到环境中存在其它植物的存在而推迟萌发,其生态学重要性在于避免种子萌发后形成的幼苗与其它植物之间发生竞争^[29],而且避免了种子在深层土壤中萌发^[6],在深层土壤中萌发形成的幼苗因窒息而死亡的风险可能更高。与林冠遮荫相比,人工遮荫虽然降低了光照强度,但在相同光照强度下,人工遮荫引起的红光/远红光比率的降低相对较小,因而没有表现出对种子萌发的抑制作用。

4.3 人工部分遮荫环境和林窗生境对望天树幼苗生长的影响

根据雨林树种对光照的反应不同,可将其分为先锋树种和顶极树种^[34]。对顶极树种望天树来说,部分遮荫的光照环境最有利于其幼苗生长,幼苗株

高、基径、叶片数和单株叶面积等生长参数均在1层或2层遮荫最大。这与Ashton等^[2,3]的结论一致。植物能根据自身的演替地位和所在的光环境有效地调节光合诱导周期^[17]。Veenendaal等^[36]比较了西非15%树种幼苗的生长发现,幼苗相对生长率在16%~27%全光照环境中最高,高于这一光照强度,幼苗相对生长率降低。望天树幼苗RSR随遮荫程度的降低而增大,可能因为生长在荫蔽环境中的植物分配较多的生物量到叶片而降低了RSR;4层和5层遮荫的幼苗RSR比3层遮荫的幼苗略高,可能是幼苗完成最初的生长后,在深度荫蔽的环境中叶片很少生长的结果。弱光限制热带雨林树种幼苗的生长,很少树种生长在1%~2%全光照的环境中^[41]。因此,大多数热带雨林树种在林窗中实现其更新过程,热带森林林下树种对相对较小的光照变化可以做出积极的反应,从而引起植物碳同化和生长的较大变化^[22-23]。虽然本研究中3种森林生境的光照强度都没有超过8%,但望天树幼苗的生长能够对很小的光照强度变化做出反应,林窗中央的较强光照促进幼苗生长。在森林环境中,林窗边缘和林下可能比林窗中央更容易遭受土壤水分亏缺而抑制幼苗生长,因为林窗中央被林冠截留的降雨量较低,而且林窗中央较低的根系密度也减少了对水分的吸收^[5]。另外,西双版纳地区2005年9月雨水明显偏少(<100 mm),促使林窗边缘和林下环境中水分胁迫加剧,而本研究中野外幼苗正是生长在这一时期。因此,幼苗RSR最大值出现在林窗边缘可能是光照和水分因子共同影响幼苗生长的结果。

4.4 望天树幼苗生长的形态学调节

幼苗形态学方面的生长调节可提高其在荫蔽环境中的光截获量,主要表现为幼苗比叶面积随光照的减弱而增大^[33]。比叶面积的变化可能是植物维持最优捕获光能的自我平衡机制,幼苗比叶面积的增大对生长是有利的,因为具有更大的叶面积可以补偿光合有效辐射的降低^[21]。对不同遮荫处理的望天树幼苗来说,比叶面积在一定范围内随遮荫程度的增加而增大,在3层遮荫最大,4层和5层遮荫幼苗的比叶面积却随遮荫程度增大而降低。因为生长于深度遮荫环境中的幼苗很少或根本没有新叶的产生,原有叶片的成熟增厚使比叶面积没有变化甚至降低,而生长于较强光照环境中的幼苗则可能因产生较多更薄的幼嫩新叶而使比叶面积增大。尽管水分胁迫可能是影响比叶面积的重要环境因子^[37],而且弱光下幼苗比叶面积的增大可能降低其干旱耐

性,但光照仍是引起比叶面积变化的主要因素^[25-26].弱光下树种间相对生长率的差异主要决定于形态学即叶面积比率或比叶面积的差异,而在强光下相对生长率主要决定于生理学即净同化率的差异.Lambers等^[19]发现,比叶面积增加10%可引起净同化率降低4%,净同化率的增加就意味着对光合结构的投资增加,而降低了比叶面积,较低的比叶面积导致植物自疏现象的解除又可能反过来增加净同化率.因此,虽然裸地上和1层遮荫处理的望天树幼苗比叶面积较小,但其仍具有很高的相对生长率和总干质量.

4.5 人工遮荫环境和自然森林生境对望天树幼苗生长影响的差异

已有研究证明,顶极树种没有先锋树种对R/FR比率反应敏感^[18],但Sasaki等^[32]发现,龙脑香科顶极树种上胚轴和下胚轴的伸长受R/FR比率的强烈影响.与自然森林生境相比,在人工遮荫环境中,望天树幼苗生长较快,这种差异可能是光质不同造成的.人工遮荫环境与森林生境光质的差异影响幼苗的多种形态学特征,包括茎的伸长和根冠比等^[32].O sunkoya等^[27]报道了林窗对幼苗生长的促进作用是光照强度增大、光质提高和根系竞争降低共同作用的结果.对热带和温带地区树种幼苗生长的研究结果证明,生长于连续光照环境中的幼苗比生长于光照强度波动环境中的幼苗具有更高的相对生长率^[7],因此,在相同光照强度的人工遮荫环境中,幼苗的生长可能比在自然森林生境中生长得更快.

参考文献

- [1] AbdulBaki AA, Anderson JD. 1973 Relationship between decarboxylation of glutamic acid and vigor in soybean seed *Crop Science*, **13**: 222 - 226
- [2] Ashton PMS 1995 Seedling growth of co-occurring *Shorea* species in the simulated light environment of a rain forest *Forest Ecology and Management*, **72**: 1 - 12
- [3] Ashton PMS, Berlyn GP. 1992 Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade *New Phytologist*, **121**: 587 - 596
- [4] Augspurger CK 1984 Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival *Journal of Ecology*, **72**: 777 - 795
- [5] Becker P, Rabenold PE, Idol JR, et al 1988 Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season *Journal of Tropical Ecology*, **4**: 173 - 184
- [6] Bliss D, Smith H. 1985 Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination *Plant Cell and Environment*, **8**: 475 - 483
- [7] Bloor JM 2003 Light responses of shade-tolerant tropical tree species in north-east Queensland: A comparison of forest and shadehouse-grown seedlings *Journal of Tropical Ecology*, **19**: 163 - 170
- [8] Boscagli A, Sette B. 2001 Seed germination enhancement in *Satureja montana* L. ssp. *montana* *Seed Science and Technology*, **29**: 347 - 355
- [9] Cao M, Zhang JH. 1997 Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China *Biodiversity and Conservation*, **6**: 995 - 1006
- [10] Clark DB, Clark DA, Rich PM, et al 1996 Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: Methods and application in a neotropical lowland rain forest *Canadian Journal of Forest Research*, **26**: 747 - 757
- [11] Czabator FJ. 1962 Germination value: An index combining speed and completeness of pine seed germination *Forest Sciences*, **8**: 386 - 396
- [12] De la Barrera E, Nobel PS 2003 Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis* *Journal of Arid Environments*, **53**: 297 - 306
- [13] Fenner M. 2000 Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities (2nd Ed). Wallingford: CAB International
- [14] Fu L-G (傅立国). 1992 The Red Data Book of Chinese Plants-Rare and Endangered Plants Beijing: Science Press (in Chinese)
- [15] Grime JP, Mason G, Curtis AV, et al 1981 A comparative study of germination characteristics of a local flora *Journal of Ecology*, **69**: 1017 - 1059
- [16] Kubitzki K, Ziburski A. 1994 Seed dispersal in flood plain forest of Amazonia *Biotropica*, **26**: 30 - 43
- [17] Kupperts M, Timm H, Orth F, et al 1996 Effects of light environment and successional status on light fleck use by understory trees of temperate and tropical forests *Tree Physiology*, **16**: 69 - 80
- [18] Kwesiga F, Grace J. 1986 The role of red / far red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade *Annals of Botany*, **57**: 283 - 290
- [19] Lambers H, Poorter H. 1992 Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for ecological causes and consequences *Advances in Ecological Research*, **23**: 187 - 261
- [20] Li QK, Ma KP. 2003 Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* Koidz under mature mixed oak forest overstory and in shrubland *Forest Ecology and Management*, **176**: 133 - 146
- [21] 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
- [22] Mulkey SS, Smith AP, Wright SJ. 1991 Comparative life history and physiology of two understory neotropical herbs *Oecologia*, **88**: 263 - 273
- [23] Mulkey SS, Wright SJ, Smith AP. 1993 Comparative

- physiology and demography of three Neotropical forest shrubs: Alternative shade adaptive character syndromes *Oecologia*, **96**: 526 - 536
- [24] Navaro L, Guitián J. 2003. Seed germination and seedling survival of two threatened endemic species of the northwest Iberian Peninsula *Biological Conservation*, **109**: 313 - 320
- [25] Niinemets Ü, Kull O. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability *Forest Ecology and Management*, **70**: 1 - 10
- [26] Niinemets Ü, Tenhunen JD. 1997. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance *Tree Physiology*, **18**: 681 - 696
- [27] Osunkoya OO, Ash JE, Graham AW, et al. 1993. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia *Journal of Tropical Ecology*, **9**: 1 - 18
- [28] Panmenter NW, Farrant JM, Berjak P. 1984. Recalcitrant seeds: Short-term storage effects in *Avicennia marina* (Forsk.) Vieh. may be germination-associated *Annals of Botany*, **54**: 843 - 846
- [29] Pons TL. 1986. Response of *Plantago* major seeds to the red / far red ratio as influenced by other environmental factors *Physiologia Plantarum*, **68**: 252 - 258
- [30] Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits *Functional Ecology*, **13**: 396 - 410
- [31] Raich JW, Khoon GW. 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest *Journal of Tropical Ecology*, **6**: 203 - 217
- [32] Sasaki S, Mori T. 1981. Growth responses of dipterocarp seedlings to light *Malaysian Forester*, **44**: 319 - 345
- [33] Steege HT, Bokdam C, Boland M, et al. 1994. The effects of man made gaps on germination, early survival, and morphology of *Chlorocardium rodiei* seedlings in Guyana *Journal of Tropical Ecology*, **10**: 245 - 260
- [34] Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forest *Vegetatio*, **75**: 81 - 86
- [35] Vazquez-Yanes C, Smith H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance *New Phytologist*, **92**: 477 - 485
- [36] Veenendaal EM, Swaine MD, Lecha RT, et al. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility *Functional Ecology*, **10**: 501 - 511
- [37] Waring RH. 1991. Responses of evergreen trees to multiple stresses// Mooney HA, Winner WE, Pell EJ, eds. Responses of Plants to Multiple Stresses. New York: Academic Press Inc.
- [38] Wen B (文彬), Yin S-H (殷寿华), Lan Q-Y (兰琴英), et al. 2002. Ecological characteristics of seed germination of *Panetia tomentosa* Guihaia (广西植物), **22**(5): 408 - 412 (in Chinese)
- [39] Wiltzin JF, McPherson GR. 1999. Facilitation of conspecific seedling recruitment of and shifts in temperate savanna ecotones *Ecological Monographs*, **69**: 513 - 534
- [40] Yang Q-H (杨期和), Yang W (杨威), Li X-R (李秀荣). 2001. Primary study on factors affecting the germination of tropical plant seeds *Seed* (种子), (5): 45 - 48 (in Chinese)
- [41] Yin S-H (殷寿华), Shuai J-G (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**(4): 415 - 420 (in Chinese)
- [42] 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
- [43] 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

作者简介 闫兴富,男,1968年生,博士研究生.主要从事种子生物学、植物生态学和森林生态学研究. E-mail: xxffyan@126.com

责任编辑 李凤琴