

# 光对热带雨林冠层树种绒毛番龙眼种子萌发 及其幼苗早期建立的影响<sup>\*</sup>

于 洋<sup>1,2</sup> 曹 敏<sup>1\*</sup> 郑 丽<sup>1,2</sup> 盛才余<sup>1</sup>

(1 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223) (2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘 要** 绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)为西双版纳热带季节雨林标志树种,被列为中国珍稀濒危植物。对其开展种子及幼苗生态学研究可为珍稀濒危树种的保护及当地森林恢复提供科学依据。试验采用遮荫试验和野外试验相结合的方法,研究光对绒毛番龙眼种子萌发及幼苗早期建立的影响。结果表明:在遮荫试验 30% (林窗中心光)、10% (林窗边缘光)和 3.5% (林下光)3 个光处理及森林 3 种生境(林窗中心、林窗边缘和林下)条件下,种子萌发率差异无显著性差异,均达到 95% 以上,且平均萌发周期小于 6 d。3 个光处理下的幼苗生长、生物量分配模式及气体交换参数差异显著。30% 光下绒毛番龙眼幼苗的根重比(*RMR*)和茎重比(*SMR*)最高,10% 和 3.5% 光下幼苗的叶重比(*LMR*)最高,3.5% 光下的叶面积比(*LAR*)显著高于 30% 光下。30% 光下绒毛番龙眼幼苗的最大净光合速率( $P_{nmax}$ )、暗呼吸速率( $R_d$ )和光饱和点( $I_{sat}$ )在 3 个光处理中均最大,光补偿点( $I_{comp}$ )则无显著性差异。绒毛番龙眼幼苗具耐荫性,能够在低光环境下长期存活且能缓慢生长;同时具有适应林窗光环境生长的能力,如高的质量相对生长速率( $RGR_M$ )和高度相对生长速率( $RGR_H$ )。林窗的出现是绒毛番龙眼进行成功更新的必要条件,水分可能是限制其幼苗生境选择的另一环境因子。

**关键词** 幼苗生长 相对生长速率 耐荫性 西双版纳

## EFFECTS OF LIGHT ON SEED GERMINATION AND SEEDLING ESTABLISHMENT OF A TROPICAL RAINFOREST CANOPY TREE, *POMETIA TOMENTOSA*

YU Yang<sup>1,2</sup>, CAO Min<sup>1\*</sup>, ZHENG Li<sup>1,2</sup>, and SHENG Cai Yu<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China, and <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract Aims** *Pometia tomentosa* is the major dominant species in the tropical seasonal rain forests of Xishuangbanna, Southwest China. It is listed in the rare and endangered species in China. Research on seed and seedling ecology of *P. tomentosa* may provide information for rare and endangered species conservation and forest restoration.

**Methods** Shade house and forest experiments were designed to investigate light effects on seed germination and seedling establishment of *P. tomentosa*. Seedling growth, biomass allocation and physiological properties of *P. tomentosa* were examined in neutral density shade houses, which were used to mirror different light levels in centers of forest gaps, at edges of forest gaps and forest understory.

**Important findings** Results showed that final seed germinations in all treatments were greater than 95% and occurred within six days. Seedlings in 30% light treatment had the highest root mass ratio (*RMR*) and stem mass ratio (*SMR*). However, seedlings in 10% and 3.5% light treatments had the highest leaf mass ratio (*LMR*). Seedlings grown in low light environments (such as 10% and 3.5% light treatments) had a higher leaf area ratio (*LAR*) than those in high light (30% light treatment). Seedlings in 30% light treatment had the highest maximum photosynthetic rate ( $P_{nmax}$ ), dark respiration ( $R_d$ ) and light saturation point ( $I_{sat}$ ), but the compensation point ( $I_{comp}$ ) was not significantly different among the three light treatments. Seedlings of *P. tomentosa* were able to grow slowly and survive for a long time; therefore, it is a shade tolerant species. Also, seedlings of shade houses showed increased  $RGR_M$  and  $RGR_H$  in high light comparing with low light. It is concluded that gaps in the forest canopy are probably necessary for successful regeneration of *P. tomentosa*. Soil moisture also may affect the habitat selection of *P. tomentosa* seedlings.

**Key words** seedling growth, relative growth rate, shade tolerance, Xishuangbanna

热带森林中存在两组极端树种,即先锋树种和顶极树种(Swaine & Whitmore, 1988; 曹敏等, 2001)。Swaine 和 Whitmore(1988)认为种子萌发的条件是区分两组树种的标准之一: 顶极树种在林下弱光照下即可萌发, 先锋树种需要强光照条件(如出现林窗)才能萌发。然而目前的研究结果表明: 至少存在着一些先锋树种能够在林下弱光条件下萌发, 未能成功更新是因为林下光环境无法满足幼苗存活和生长的需要(Kyereh *et al.*, 1999)。可见, 种子萌发与幼苗存活在生境选择上存在矛盾(Bazzaz, 1991), 而这种矛盾的存在对于树种更新和森林演替起着关键作用(Schupp, 1995)。

森林群落演替过程中, 植物幼苗对林下荫蔽环境适应能力的差异是重要的更新机制之一。自然光通过林冠的捕获等作用后, 仅有 1% ~ 2% 可被植物利用的光到达林下。热带雨林的林下光环境在时间和空间上有多变性和异质性, 植物能否适应这种多变、异质的荫蔽光环境对植物的生存以及成功更新非常关键(Whitmore, 1996)。判断耐荫性的标准是幼苗是否可以在林下生存, 是否具有较高的幼苗存活率(Whitmore, 1990)。Condit 等(1996)通过对巴拿马热带季节雨林的研究发现: 耐荫树种是一个复杂的功能组, 植物要达到能够繁殖的成熟阶段, 必须进行生物量的积累, 因此相对增长速率也应为判断植物是否具有耐荫性的标准之一。

关于光在树种更新不同阶段的作用, 已展开了大量研究, 如种子萌发(Vázquez-Yanes *et al.*, 1990; Kyereh *et al.*, 1999; McLaren & McDonald, 2003)、幼苗的存活和生长(Augsburger, 1984; Ashton *et al.*, 1995; Bloor & Grubb, 2003; Balderrama & Chazdon, 2005)以及光合等生理过程(Agyeman *et al.*, 1999)等; 采用的主要方法有遮荫试验(Walters & Reich, 1996; Huante & Rincon, 1998; Bloor & Grubb, 2003; Tanner *et al.*, 2005)和野外试验(Dalling *et al.*, 1997; Paz *et al.*, 1999; Dupuy & Chazdon, 2006)。由于遮荫试验的方法被认为缺乏真实性, 因此结合两种方法开展的试验较少(Bloor, 2003)。然而, 两种试验方法的结合有利于更好地解释产生差异的原因, 能够为深入研究提供必要的条件和依据(Webb, 1999)。

云南西双版纳地区位于热带北缘, 干季和雨季的季节性变化明显, 在山地海拔 900 m 以下的沟谷中分布有热带季节雨林(Cao *et al.*, 2006)。绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)是西双版纳热带季节雨林中的标志性树种, 在季节雨林中占有重要的地位(朱

华等, 1998)。绒毛番龙眼虽常见于东南亚的热带雨林(吴征镒, 1980), 但由于近年来橡胶林的大面积种植, 造成西双版纳热带森林严重片断化, 致使此树种在云南南部的热带雨林中数量有限, 因此早在 1989 年就被列为中国珍稀濒危植物(傅立国, 1989)。对绒毛番龙眼实验室种子萌发条件(文彬等, 2002)、幼苗的生理特性(张亚杰等, 2003; 蔡志全等, 2003a, 2003b)、种群的动态(苏文华, 1997a, 1997b)和群落的组成及结构(Cao *et al.*, 1996; 朱华, 1998)已经展开大量的研究, 但对其种子萌发及幼苗早期建立这一决定种群更新的关键阶段, 还缺乏相应的系统研究。本试验采用遮荫试验和野外试验相结合的办法, 研究光对绒毛番龙眼的种子萌发及其幼苗早期建立的影响, 为珍稀濒危树种的保护及当地森林恢复提供科学依据。我们提出以下 3 个问题: 1) 绒毛番龙眼的种子萌发和幼苗建立对光的需求是否一致? 2) 绒毛番龙眼幼苗是否耐荫? 即其幼苗是否能够在弱光环境中存活和生长? 3) 绒毛番龙眼幼苗的生物量分配及其生理特性如何适应不同的遮荫水平?

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

野外试验样地设在西双版纳热带雨林 1 hm<sup>2</sup> 定位样地(中国生态系统研究网络样地之一)及样地附近面积约为 116 m<sup>2</sup> 的林窗内。地理位置为 21°50' N, 101°12' E, 海拔约 750 m。该区属于西南季风气候, 年平均气温为 21.5 °C, 年平均降雨量为 1 557 mm, 全年干湿季明显, 降水集中在雨季(5~10 月), 干季(11~4 月)降雨仅占全年降雨量的 17%。土壤为砖红壤。样地植物群落详细情况请参阅 Cao 等(1996)。

### 1.2 试验材料与方法

种子基本参数的测定: 在种子散布高峰期采集多株母树的成熟种子混合, 剥去果皮, 清洗并晾干表面水分。随机抽取种子 100 粒, 测量每粒种子的重量和大小(重量测定采用 Mettler-Toledo 公司生产的电子天平, 精度 0.01 g; 种子大小测定采用桂林广陆数字测控股份有限公司生产的电子游标卡尺, 精度 0.01 mm)。种子含水量测定参照 Chin 等(1989)方法, 每种 10 粒, 以种子鲜重为基础计算含水量。种子鲜重为(1.82 ± 0.29) g, 种子大小为 20.0 mm × 14.0 mm (长 × 宽), 种子含水量为(47.0 ± 1.2) %。

森林不同生境下的种子萌发试验: 2003 年 8 月末, 在上述选定的样地, 选择林窗中心、林窗边缘和

林下,分别设置 5 个 1 m×1 m 的样方按自然状态投放种子,即将种子埋入土内。每个样方内投放的种子数量按如下方法确定:在母树下随机调查 5 个 1 m×1 m 的样方内散布的种子数,按调查所得平均值投放种子(25 粒)。样方四周以及上方用白色透明尼龙网遮挡,以防动物取食种子。试验期间每天观测种子发芽情况,直至种子腐烂不再萌发为止。

森林不同生境下的幼苗库观测:在 1 hm<sup>2</sup> 定位样地内分别选取位于林窗边缘和林下 2 m×2 m 的幼苗库各 5 个,对样方内绒毛番龙眼幼苗的存活状况进行每月监测,试验开始阶段共计林窗边缘幼苗 110 株,林下幼苗 134 株,2003 年 9 月至 2006 年 9 月持续观测 3 年。

光环境的模拟及种子萌发试验:在中国科学院西双版纳热带植物园内,与森林不同生境内种子萌发试验同时进行。该园位于 21°56′ N, 101°15′ E, 海拔约 580 m。使用不同层数的黑色尼龙网遮荫,分别模拟林窗中心、林窗边缘和林下的光强。于 2004 年 1 月和 7 月中旬的晴天两次进行光强的测定。将 Li-190SA 光量子探头(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) 分别置于全光照裸地、林窗中心、林窗边缘、林下以及 3 种光处理荫棚内,连接 Li-1400 数据采集器(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) 记录光量子密度(PPFD)。每个测定点均放置 3 个光量子探头作为重复,8 00~19 00 每隔 1 min 自动记录 1 次,连续测定 3 d。测定结果为林窗中心、林窗边缘和林下的 PPFD 分别占全光照的(32.5±1.8)%, (12.6±

1.3)% 和(3.0±0.8)%,人工遮荫控制条件下的光照水平分别为全光照的(30.0±1.1)%, (10.0±1.2)% 和(3.5±0.2)%。因此,遮荫控制下的光处理达到了模拟林内不同生境下光照水平的效果。

每个光处理设 3 个重复,共 9 个荫棚(规格为 8 m×8 m×3 m)。荫棚四周封闭至距地面 20 cm 处,保持地表空气流通,使荫棚内外地表温度一致。采用塑料花盆(内径 30 cm、高 23 cm)播种,内装土壤由河沙与林内表层土以 2:1 的体积比混匀而成。每盆散播种子 10 粒,5 个花盆为一组,设 3 组放置于一个荫棚内。则播种数量为 1 350 粒种子(10 粒×5 盆×3 重复×3 荫棚×3 光处理=1 350 粒)。播种后定期浇水,保持种子萌发所需的水分。每天记录种子萌发情况,直至种子两个月内不再萌发为止。

荫棚内种子萌发后一个月,每个荫棚内选取 45 株绒毛番龙眼幼苗随机平均分为 3 组,每组 15 株。将每组幼苗由花盆移栽到同一荫棚内地表设定的 1 m×1 m 样方内,每个荫棚内共 3 个样方,幼苗保证水分供应。每月测量幼苗高度和叶片数,每 6 个月测定幼苗叶面积,连续测定时间为一年。移栽前及移栽 12 个月后分别收获初始生物量和终生物量。幼苗生物量及其分配方法如下,每个光处理下随机抽取 12 株幼苗以水冲刷的方式将幼苗洗净,分为根、茎和叶 3 部分,用 Li-3000 型叶面积仪(Li-Cor, Lincoln, USA) 测每株幼苗叶面积,80 ℃烘干 48 h,分别测定干重(精确度 0.000 1 g, Mettler-Toledo Inc., Switzerland),计算参数列于表 1。

表 1 植物生长变量计算方法及单位  
Table 1 Plant variables for growth and morphological analysis

变量 Variable	计算方法 Calculation	缩写 Abbreviation	单位 Units
质量相对生长速率 Relative mass growth rate*	$(\ln W_2 - \ln W_1) / (T_2 - T_1)$	RGR <sub>M</sub>	g·g <sup>-1</sup> ·mol <sup>-1</sup>
高度相对生长速率 Relative height growth rate*	$(\ln H_2 - \ln H_1) / (T_2 - T_1)$	RGR <sub>H</sub>	cm·cm <sup>-1</sup> ·mol <sup>-1</sup>
叶面积比 Leaf area ratio	Total leaf area / Total seedling dry weight	LAR	cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup>
叶重比 Leaf mass ratio	Leaf dry weight / Total seedling dry weight	LMR	g·g <sup>-1</sup>
根重比 Root mass ratio	Root dry weight / Total seedling dry weight	RMR	g·g <sup>-1</sup>
茎重比 Stem mass ratio	Stem dry weight / Total seedling dry weight	SMR	g·g <sup>-1</sup>
比叶重 Specific leaf weight	Leaf dry weight / Leaf area	SLW	g·cm <sup>-2</sup>

\* 参照 Hunt (1982) 计算, H 为幼苗高度(cm), W 为幼苗干重(g), T 为幼苗收获时间(mo) Calculated according to Hunt (1982). H, seedling height (cm), W, seedling dry weight (g), and T, time of harvest (mo)

幼苗气体交换参数测定:每一光处理下随机选取幼苗 9 株,每株幼苗选取成熟度相近的叶片,用 Li-6400 光合仪(Li-Cor, Lincoln, USA) 测定,测定时使用开放气路,空气流速为 0.5 L·s<sup>-1</sup>,叶温 25 ℃,相对湿度 60%,CO<sub>2</sub> 浓度 360 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。用

800~1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>冷光源诱导 25 min 后测定光合速率(P<sub>n</sub>)对光量子密度的响应曲线(光量子密度在 1 500 到 0 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>范围内由高到低设定 12 个值),每个光强下平衡 200 s 后测定 P<sub>n</sub>,依据 Bassman 和 Zwier (1991) 的方法拟合 P<sub>n</sub>-PFD 曲线方

程求得最大净光合速率( $P_{nmax}$ ), 暗呼吸速率( $R_d$ ) 以及光饱和点( $I_{sat}$ ) 和光补偿点( $I_{comp}$ )。所有测定于2004年7月中旬9:00~12:00进行。

1.3 数据处理与统计分析方法

种子萌发指数参考 Saxena 等(1996), 公式如下:  
(1) 萌发率(Final germination)  
 $FG = \text{萌发种子数量} / \text{试验用种子数量} \times 100\%$ ;  
(2) 平均萌发周期(Mean period of final germination)  
 $MPFG = \sum N_i D_i / FG$ ;  
 $D$  为种子萌发时所用的试验天数,  $N$  为调查时间间隔内种子萌发的数量。  
幼苗死亡率( $M$ ) 的计算参照如下公式:  $M = 1 - (N_t / N_0)^{1/t}$ , 其中  $N_0$  和  $N_t$  分别为单位时间间隔调

查前后幼苗个体数(Swaine *et al.*, 1987)。  
采用方差分析(ANOVA) 和 Duncan 多重检验( $p < 0.05$ ) 方法对不同处理下的种子萌发及幼苗参数进行分析, 采用 Pearson 相关法对不同植物生长参数与耐荫性之间进行相关分析, 分析前对数据进行对数转换, 用 SPSS 12.0 (SPSS Inc. Chicago, Illinois, USA) 分析。

2 结果与分析

2.1 种子萌发特征

无论遮荫试验还是野外试验, 绒毛番龙眼种子均具有高萌发率和短平均萌发周期, 且所有处理间差异不显著(表2), 种子萌发率均达到95%以上且在6d内结束萌发。

表2 遮荫试验与西双版纳热带季节雨林试验绒毛番龙眼种子萌发率及平均萌发周期对比  
Table 2 Final germination percentage and mean period of final germination of seeds of *Pometia tomentosa* under three light levels in shade houses and in a seasonal tropical rainforest of Xishuangbanna, Southwest China

种子萌发特征 Seed germination characteristics	遮荫试验 Shade house experiment			森林试验 Forest experiment		
	30% light	10% light	3.5% light	CG	EG	UF
萌发率 Final germination (%)	0.99 <sup>a</sup> (0.01)	0.96 <sup>a</sup> (0.02)	0.97 <sup>a</sup> (0.02)	0.96 <sup>a</sup> (0.02)	0.97 <sup>a</sup> (0.01)	0.95 <sup>a</sup> (0.02)
平均萌发周期 Mean period of final germination (d)	5.22 <sup>a</sup> (0.63)	4.95 <sup>a</sup> (0.46)	4.98 <sup>a</sup> (0.39)	5.10 <sup>a</sup> (0.31)	4.98 <sup>a</sup> (0.41)	4.96 <sup>a</sup> (0.55)

CG: 林窗中心 Center of forest gap EG: 林窗边缘 Edge of forest gap UF: 林下 Understory of forest 表中数值为平均值, 括号内为标准偏差。相同字母表示不同环境之间数值无显著性差异(ANOVA 和 Duncan's 多重检验,  $p < 0.05$ ) Values are means and values in parenthesis represent standard deviation. Means followed by the same letter are not significantly different between environments (ANOVA and Duncan's multiple range test,  $p < 0.05$ )

2.2 幼苗生长及生物量分配

绒毛番龙眼幼苗生长及生物量分配参数列于表3。幼苗叶面积、高度增量及叶片数增量在30%光处理下最大, 在3.5%光处理下最小; 高光处理(30%)与低光处理(10%和3.5%)间差异显著。随着光照强度的减弱, 幼苗质量相对生长速率( $RGR_M$ )和高度相对生长速率( $RGR_H$ )显著降低, 如30%的 $RGR_M$ 是3.5%的2.4倍, 30%的 $RGR_H$ 是3.5%的2.8倍(表3)。  
不同光处理下绒毛番龙眼幼苗的生物量分配模式不同(表3)。幼苗总干重在高光处理下(30%)显著高于低光处理(10%和3.5%)。30%光水平下幼苗的根重比( $RMR$ )、茎重比( $SMR$ )最高, 叶重比( $LMR$ )最低; 10%和3.5%光水平 $LMR$ 最高,  $RMR$ 最低。

3个光处理下的幼苗叶面积增长变化显著不同(图1)。幼苗生长6个月及12个月后, 30%光下幼苗叶面积均最大, 增长最快, 3.5%光下叶面积最小, 增长最慢。但是, 30%光下幼苗叶面积比( $LAR$ )显

著低于10%和3.5%光下(表3)。  
遮荫试验中3个光处理下幼苗的存活率无显著差异(表3)。3年的幼苗库动态监测显示, 林窗边缘幼苗库的绒毛番龙眼个体数量由最初的110株下降到25株, 幼苗存活率为23%; 而林下由134株下降到54株, 幼苗存活率为40%。

2.3 幼苗气体交换参数

3个光处理下的最大净光合速率( $P_{nmax}$ )和光饱和点( $I_{sat}$ )差异显著(图2), 如: 30%光下幼苗光饱和点大于  $550 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 3.5%光下的光饱和点约为  $350 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。30%光下绒毛番龙眼幼苗的 $P_{nmax}$ 、暗呼吸速率( $R_d$ )和 $I_{sat}$ 显著高于其它处理, 光补偿点( $I_{comp}$ )在3个光处理间无明显差异。

3 讨论

绒毛番龙眼属无患子科(Sapindaceae), 种子具有发育充分的胚(Martin, 1946)以及不透水的种皮(Baskinet *al.*, 2004), 无休眠, 是典型的具有高含

表 3 遮荫试验绒毛番龙眼幼苗大小、生物量分配及存活率 ( $t=12$  months) 参数比较

Table 3 Differences in seedling size parameters, biomass allocation and seedling survival ( $t=12$  months) of *Pometia tomentosa* in shade house

	遮荫试验 Shade house experiment		
	30% light	10% light	3.5% light
a. 幼苗大小参数 Size parameters			
叶面积 Total leaf area (cm <sup>2</sup> )	10 885 <sup>a</sup> (1044)	4706 <sup>b</sup> (256)	867 <sup>c</sup> (97)
幼苗高度增量 Seedling height increment (cm)	127.6 <sup>a</sup> (18.5)	86.9 <sup>b</sup> (17.1)	20.5 <sup>c</sup> (3.9)
叶片数增量 Net leaf gain	14.6 <sup>a</sup> (1.8)	10.8 <sup>b</sup> (1.7)	7.5 <sup>c</sup> (1.4)
b. 生物量分配 Biomass allocation			
总干重 Total dry mass (g)	573.7 <sup>a</sup> (75.7)	149.3 <sup>b</sup> (18.6)	41.8 <sup>c</sup> (8.4)
质量相对生长速率 Relative mass growth rate $RGR_M$ (g·g <sup>-1</sup> ·mol <sup>-1</sup> )	1.07 <sup>a</sup> (0.09)	0.79 <sup>b</sup> (0.07)	0.45 <sup>c</sup> (0.08)
高度相对生长速率 Relative height growth rate $RGR_H$ (cm·cm <sup>-1</sup> ·mol <sup>-1</sup> )	0.24 <sup>a</sup> (0.02)	0.18 <sup>b</sup> (0.01)	0.09 <sup>c</sup> (0.02)
根重比 Root mass ratio $RMR$ (g·g <sup>-1</sup> )	0.25 <sup>a</sup> (0.01)	0.11 <sup>c</sup> (0.02)	0.13 <sup>c</sup> (0.01)
茎重比 Stem mass ratio $SMR$ (g·g <sup>-1</sup> )	0.53 <sup>a</sup> (0.03)	0.43 <sup>b</sup> (0.02)	0.42 <sup>b</sup> (0.03)
叶重比 Leaf mass ratio $LMR$ (g·g <sup>-1</sup> )	0.23 <sup>b</sup> (0.02)	0.47 <sup>a</sup> (0.05)	0.46 <sup>a</sup> (0.03)
叶面积比 Leaf area ratio $LAR$ (cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> )	79.7 <sup>c</sup> (4.6)	120.2 <sup>b</sup> (5.8)	145.7 <sup>a</sup> (7.4)
c. 幼苗存活率			
Seedling survival (%)	77.5 <sup>a</sup> (1.3)	74 <sup>a</sup> (1.5)	71.5 <sup>a</sup> (1.8)

生物量分配数值为 12 株幼苗生长一年后的平均值, 幼苗大小和存活率数值为幼苗生长一年后所有存活幼苗的平均值, 括号内为标准差。相同字母表示不同环境间数值无显著性差异(ANOVA 和 Duncan's 多重检验,  $p < 0.05$ )。Values of biomass allocation are means for 12 seedlings at  $t=12$  months, values of size parameters and seedling survival are means of number of survival seedlings after 1 year. Values in parenthesis represent standard deviation. Means followed by the same letter are not significantly different between environments (ANOVA and Duncan's multiple range test,  $p < 0.05$ )

水量和干燥敏感性的顽拗性种子。具有此类种子的树种适应快速萌发的策略(Kemode & Finch-Savage, 2002)。本试验结果显示, 3 种光处理及各种森林生境条件下, 绒毛番龙眼的种子均具有高萌发速率(> 95%) 和迅速萌发的特征(平均萌发周期小于 6 d)。这种快速萌发更新的策略是植物长期以来对时间和空间各种生态条件充分利用所形成的适应。图 3 显示绒毛番龙眼的种子在西双版纳雨季的末期散布(8 月末至 9 月初), 此期间西双版纳的月平均降水量由 300 mm 迅速下降为 150 mm, 即将进入干旱季。快速萌发的策略能够最大限度地减少种子暴

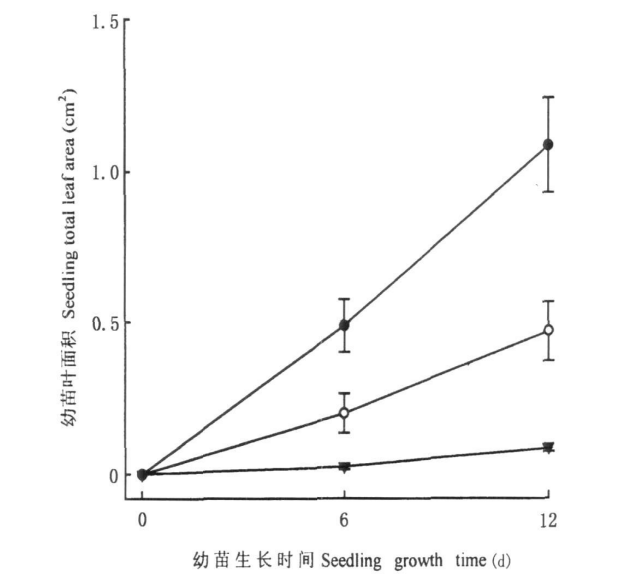


图 1 绒毛番龙眼幼苗叶面积在不同遮荫水平下的叶面积动态对比

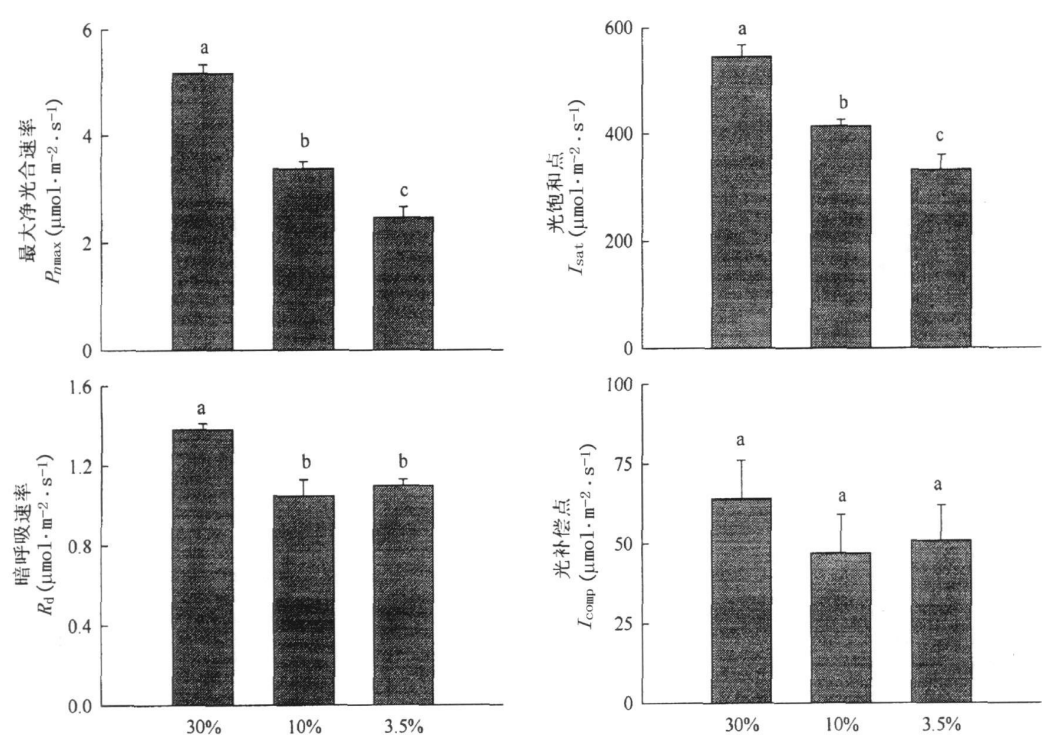
Fig. 1 Comparison of seedling total leaf area dynamics of *Pometia tomentosa* under 30% (●), 10% (○), and 3.5% (▼) light treatments in shade house experiment

图中数值为平均值±标准误差, Values are mean±SE

露给捕食者的时间, 提高种子存活率, 且有利于幼苗在适宜的环境条件下生长更长的时间。

Harper(1977) 认为植物对生境选择的过程, 是环境因子在植物不同的生活史阶段进行筛选的过程, 而种子萌发与幼苗早期建立是最重要的阶段。绒毛番龙眼种子能够在林内各种生境下迅速萌发且保持高萌发率, 因此其幼苗在林内各种生境条件下能否存活及生长决定其种群更新的成败。热带雨林中, 耐荫性不但是区分树种分组的重要标准, 还用于衡量植物在林下存活及生长的能力(Walters & Reich, 2000)。Whitmore(1990) 认为耐荫性包括以下含义: 1) 植物幼苗存活所需的最小有效光合辐射( $PAR$ ), 2) 在最小有效光合辐射条件下幼苗存活的时间长度, 3) 幼苗从幼苗库中释放出来所需要有效光合辐射总量, 因此, 绒毛番龙眼幼苗耐荫性的强弱决定其种群更新。

本试验中, 绒毛番龙眼幼苗能在低光环境下(如林下幼苗库 3 年后幼苗的存活率为 40%) 存活且保持缓慢的生长(表 3), 具有耐荫性。由表 4 可知, 绒毛番龙眼幼苗的耐荫性与  $LAR$  之间存在明显的负相关, 与比叶重( $SLW$ ) 和  $RGR_H$  间无显著相关, 此结果与 Popma 和 Bongers(1988) 对墨西哥 10 个热带雨



遮荫试验不同光处理 Light treatments in shade house

图2 遮荫试验不同光处理绒毛番龙眼幼苗的最大净光合速率、暗呼吸速率、光饱和点和光补偿点  
Fig.2 Maximum photosynthetic rate ( $P_{nmax}$ ), dark respiration ( $R_d$ ), light saturation point ( $I_{sa}$ ) and light compensation point ( $I_{comp}$ ) of *Pometia tomentosa* seedlings grown in different light treatments shade houses  
图中数值为 5 株幼苗(每株一片叶)测定的平均值±标准误差, 相同字母表示不同环境间数值无显著性差异 (ANOVA 和 Duncan's 多重检验,  $p < 0.05$ ) Values are means ( $\pm$  SE) of five seedlings (one leaf per plant). Means followed by the same letter are not significantly different between environments (ANOVA and Duncan's multiple range test,  $p < 0.05$ )

表 4 不同植物生长参数与耐荫性之间的相关性分析  
Table 4 Correlations between shade tolerance ( $RGR_M$  in 3.5%), and various plant characteristics

	30% light	10% light	3.5% light
叶面积比 $LAR$	- 0.66*	- 0.71*	- 0.87**
比叶重 $SLW$	0.45	0.47	0.47
高度相对生长速率 $RGR_H$	- 0.44	- 0.48	- 0.53

采用 Pearson 相关分析方法, 显著性水平: \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$  Pearson product moment correlation coefficient. Significance levels: \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$   $LAR$ : Leaf area ratio  $SLW$ : Specific leaf weight  $RGR_H$ : Relative height growth rate

林树种耐荫性的研究结果一致。本试验中, 低光条件下的绒毛番龙眼幼苗具有较大的  $LAR$ , 而弱光条件下绒毛番龙眼叶片  $SLW$  降低(张亚杰等, 2003), 表明此树种在低光条件下将更多的资源投入到叶片及叶面积生长上, 从而能够有效利用光资源, 利于其在弱光环境中生长; 同时, 弱光环境下绒毛番龙眼幼苗低的暗呼吸速率是其在弱光环境下长期存活的原

因之一(图 2)。30% 生长光强下, 绒毛番龙眼的幼苗具有较高的光合能力(图 2), 在 3 个光处理下生长势最好, 张亚杰等(2003)还发现绒毛番龙眼幼苗在 25% 光下具有较强的对过剩光能的耗散能力, 因此, 绒毛番龙眼幼苗具有在林窗较高光环境下存活及生长的能力。

绒毛番龙眼幼苗能够耐荫, 同时具有适合林窗环境存活生长的能力, 这对于该树种的更新具有重要意义。由于绒毛番龙眼种子个体和重量较大, 散布的距离通常不能远离母树, 在荫蔽的母树下迅速萌发形成幼苗库。苏文华(1997b)通过对绒毛番龙眼幼苗种群的动态研究认为该幼苗表现出“奥斯卡综合症(Oskar syndrome)”习性, 该种群的更新与林窗关系密切。本试验结果显示: 弱光条件下, 绒毛番龙眼幼苗能够存活且保持缓慢生长,  $RGR_M$  和  $RGR_H$  较低; 当幼苗库上方或附近林冠出现林窗时,

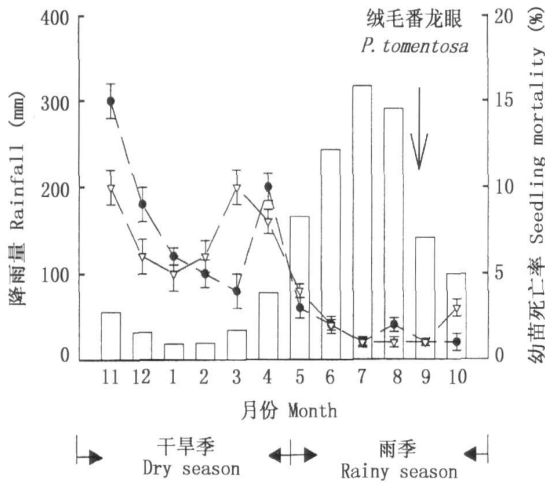


图 3 西双版纳热带季节雨林中绒毛 番龙眼种子散布 (≡)、林窗边缘 (●) 及林下幼苗库 (∩) 幼苗死亡率与月平均降水关系  
Fig. 3 Seedling mortality of seedling bank at edge of forest gap (●), understory forest (∩), and time of seed dispersal in relation to monthly rainfall (≡) for *Pometia tomentosa* in a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, Southwest China

种子散布时间用箭头标出。幼苗死亡率为 2003 年 9 月至 2006 年 10 月 3 年的月平均值, 月平均降水量为近 40 年来西双版纳降水量的月平均值。Time of seed dispersal is designated by arrows. Values of seedling mortality are means for three years monthly mortality from September 2003 to October 2006. Values of monthly rainfall are means for recent 40 years of Xishuangbanna

随着光照强度增加, 幼苗能够加快生长速度,  $RGR_M$  和  $RGR_H$  显著升高; 当林窗逐渐闭合光减弱后, 幼苗又恢复缓慢生长的状态, 说明绒毛番龙眼对热带雨林中微环境在时间和空间上的变化具有良好的适应能力, 这也是其能够成为西双版纳热带季节雨林优势上层树种的原因之一。

通过对西双版纳热带季节雨林林下和林窗边缘绒毛番龙眼幼苗库连续 3 年的每月监测发现, 幼苗干旱季的死亡率显著高于雨季 (图 3), 在遮荫试验 3 个光处理下却未发现同样结果。通过对近 40 年西双版纳热带雨林定位研究站的降水数据分析发现, 该地区每年都会有至少 2 周绝对干旱的时期, 有近 5 个月的时间月平均降水量小于 50 mm。在此期间, 地面蒸发量大于降水量, 造成土壤含水量下降 (张一平, 2002)。遮荫试验中, 由于保证了幼苗水分的供应, 3 种光处理下的幼苗存活率无明显差异, 据此我们推测, 土壤含水量可能是决定绒毛番龙眼幼苗生境选择的另一决定性环境因子, 需要深入研究。

在建立国家保护区及被列为珍稀濒危树种之前, 绒毛番龙眼是当地傣族、基诺族等少数民族喜用的建筑材料之一。因此, 扩大繁育和栽培是人工促进珍稀植物保护与开展森林生态恢复的最直接和有

效的方案。绒毛番龙眼的种子干燥敏感且无休眠, 播种后萌发迅速, 不经过脱水的种子萌发率最高, 因此种子收集后应尽快播种。由本试验可知, 绒毛番龙眼幼苗具有适应相对较高光环境的形态和生理特征。然而当光强超过 50% 时, 会发生明显的光抑制 (张亚杰等, 2003)。因此, 我们建议 30% 左右的光强是进行种子繁育和幼苗栽培的最佳光条件, 同时, 适当的水分条件能够提高幼苗的存活率。

参 考 文 献

Agyeman VK, Swaine MD, Thompson J (1999). Responses of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index. *Journal of Ecology*, 87, 815– 827.

Ashton PMS, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN (1995). Seedling survival and growth of 4 *Shorea* species in a Sri Lankan rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 263– 279.

Augsburger CK (1984). Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance light gaps and pathogens. *Ecology*, 65, 1705– 1712.

Balderama SIV, Chazdon RL (2005). Light-dependent seedling survival and growth of four tree species in Costa Rican second-growth rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 383– 395.

Baskin JM, Davis BH, Baskin CC, Gleason SM, Cordell S (2004). Physical dormancy in seeds of *Dodonaea viscosa* (Sapindales, Sapindaceae) from Hawaii. *Seed Science Research*, 14, 81– 90.

Bassman JH, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *Populus deltoides* clones. *Tree Physiology*, 8, 145– 159.

Bazzaz FA (1991). Habitat selection in plants. *American Naturalist*, 137(Suppl.), 116– 130.

Bloor JMG (2003). Light responses of shade-tolerant tropical tree species in north-east Queensland: a comparison of forest and shade house grown seedlings. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 163– 170.

Bloor JMG, Gnubb PJ (2003). Growth and mortality in high and low light: trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species. *Journal of Ecology*, 91, 77– 85.

Cai ZQ (蔡志全), Cao KF (曹坤芳), Qi X (齐欣) (2003a). Photoinhibition of photosynthesis in leaves of two developing stages of a tropical rainforest canopy tree, *Pometia tomentosa*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 210– 217. (in Chinese with English abstract)

Cai ZQ (蔡志全), Cao KF (曹坤芳), Zheng L (郑丽) (2003b). Photosynthetic induction in seedlings of six tropical rainforest tree species. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学

- 报), 27, 617– 623. (in Chinese with English abstract)
- Cao M (曹敏), Fu XH (付先惠), Yang YG (杨一光), Tang Y (唐勇), He YT (何永涛) (2001). Patch dynamics in tropical forests and the maintenance of tree species diversity. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 8, 172– 179. (in Chinese with English abstract)
- Cao M, Zhang JH, Feng ZL, Deng JW, Deng XB (1996). Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Tropical Ecology*, 37, 183– 192.
- Cao M, Zou XM, Warren M, Zhu H (2006). Tropical forests of Xishuangbanna, China. *Biotropica*, 38, 306– 309.
- Chin HF, Krishnapillay B, Stanwood PC (1989). *Seed Moisture: Recalcitrant vs. Orthodox Seeds*. CSSA Special Publication, Wisconsin, USA.
- Condit R, Hubbell SP, Foster RB (1996). Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 7, 405– 416.
- Dalling JW, Harms KE, Aizprua R (1997). Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copajifera* in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 481– 490.
- Dupuy JM, Chazdon RL (2006). Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 65– 76.
- Fu LG (傅立国) (1989). *The Rare and Endangered Plant in China* (中国稀有濒危树种). Shanghai Education Press, Shanghai. (in Chinese)
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Huante P, Rincon E (1998). Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia*, 113, 53– 66.
- Hunt R (1982). *Plant Growth Curves: the Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, London.
- Kemmode AR, Finch-Savage BE (2002). Desiccation sensitivity in orthodox and recalcitrant seeds in relation to development. In: Black M, Pritchard HW eds. *Desiccation and Survival in Plants: Drying Without Dying*. CAB International, Wallingford, UK, 149– 184.
- Kyereh B, Swaine MD, Thompson J (1999). Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology*, 87, 772– 783.
- Martin AC (1946). The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist*, 36, 513– 660.
- McLaren KP, McDonald 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.
- Paz H, Mazer SJ, Martinez-Ramos M (1999). Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest Psychotria (Rubiaceae). *Ecology*, 80, 1594– 1606.
- Popma J, Bongers F (1988). The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, 75, 625– 632.
- Saxena A, Singh DV, Joshi NL (1996). Autotoxic effects of pearl millet aqueous extracts on seed germination and seedling growth. *Journal of Arid Environments*, 33, 255– 260.
- Schupp EW (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82, 399– 409.
- Su WH (苏文华) (1997a). A preliminary study on the intraspecific and interspecific competitions of canopy populations in tropical rain forest in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 8(Suppl.), 50– 54. (in Chinese with English abstract)
- Su WH (苏文华) (1997b). A preliminary study on the dynamics of *Pometia tomentosa* population in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 4 (Suppl.), 92– 96. (in Chinese with English abstract)
- Swaine MD, Lieberman D, Putz FE (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3, 359– 366.
- Swaine MD, Whitmore TC (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75, 81– 86.
- Tanner EVJ, Teo VK, Coomes DA, Midgley JJ (2005). Pair-wise competition trials amongst seedlings of ten dipterocarp species: the role of initial height, growth rate and leaf attributes. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 317– 328.
- Viquez-Yanes C, Orozco-Segovia A, Rincon E, Sanchez-Coronado ME, Huante P, Toledo JR, Barradas VL (1990). Light beneath the litter in a tropical forest effect on seed germination. *Ecology*, 71, 1952– 1958.
- Walters MB, Reich PB (1996). Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology*, 77, 841– 853.
- Walters MB, Reich PB (2000). Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology*, 81, 1887– 1901.
- Webb EL (1999). Growth ecology of *Carapa nicaraguensis* Aublet. (Meliaceae): implications for natural forest management. *Biotropica*, 31, 102– 110.
- Wen B (文彬), Yin SH (殷寿华), Lan QY (兰芹英), Yang XY (杨湘云) (2002). Ecological characteristics of seed germination and seedling growth of *Alseodaphnophloeos* (Anacardiaceae) in a tropical rain forest in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 13(1), 1– 5. (in Chinese with English abstract)



nation of *Pometia tomentosa*. *Guihaia* (广西植物), 22, 408–412. (in Chinese with English abstract)

Whitmore TC (1990). *An Introduction to Tropical Rain Forest*. Clarendon, Oxford.

Whitmore TC (1996). A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine MD ed. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings*. The Parthenon Publishing Group, International Publishers in Science, Technology and Education, Paris, 3–39.

Wu ZY (吴征镒) (1980). *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing. (in Chinese)

Zhang YJ (张亚杰), Feng YL (冯玉龙), Feng ZL (冯志立), Cao KF (曹坤芳) (2003). Morphological and physiological acclimation to growth light intensities in *Pometia tomentosa*. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 29, 206–214. (in Chinese with English abstract)

Zhang YP (张一平), Dou JX (窦军霞), Ma YX (马友鑫), Liu YH (刘玉洪), Guo P (郭萍) (2002). Characteristics of tridimensional distribution of microclimate in tropical seasonal rain forest canopy gap. *Journal of Fujian College of Forestry* (福建林学院学报), 22, 42–46. (in Chinese with English abstract)

Zhu H (朱华), Wang H (王洪), Li BG (李保贵), Xu ZF (许再富) (1998). Research on the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, South Yunnan. *Guihaia* (广西植物), 18, 371–384. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 温远光 责任编辑: 姜联合