

光和温度对西双版纳地区先锋树种 对叶榕种子萌发的影响

陈 辉^{1,2} 张 霜^{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 100049)

摘要 该研究应用人工气候箱设置不同的光照和温度梯度, 探讨对对叶榕(*Ficus hispida*)种子萌发的影响。结果表明, 荧光灯条件下(红光和远红光比例(R/FR)为4.56, 光量子密度(PPFD)约为90 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 温度对种子萌发速率有显著影响, 而对最终萌发率的影响不显著。对叶榕的种子为光敏性种子, 萌发严格需光, R/FR对种子最终萌发率的影响显著, 较高的R/FR促进种子萌发, 而较低的R/FR抑制种子萌发。光强影响种子的萌发速率, 较弱的光照可以延缓种子萌发, 但并不能完全抑制其萌发。在30 °C条件下, 对叶榕的种子可以在较高的R/FR(0.42)水平下萌发, 但温度为23/20 °C时, 种子对R/FR的要求增高, 0.42的R/FR不能导致种子萌发。说明较低的温度和R/FR都可以显著抑制对叶榕的种子萌发, 而较高的温度和R/FR皆有利于种子的萌发。

关键词 先锋种 对叶榕 光敏性 红光与远红光比例 温度

EFFECTS OF LIGHT AND TEMPERATURE ON SEED GERMINATION OF *FICUS HISPIDA* IN XISHUANGBANNA, SOUTHWEST CHINA

CHEN Hui^{1,2}, ZHANG Shuang^{1,2}, and CAO Min¹

¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China, and ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Aims *Ficus hispida* is a common pioneer tree species in the tropical secondary forests of Xishuangbanna, China. Our objective was to determine effects of light and temperature on seed germination of *F. hispida* to understand its response to forest microenvironments.

Methods Our experiments were carried out in incubator with 14 h light/10 h dark treatments. Experiments to test the effects of temperature on germination were conducted at 35/25, 35/20, 30/20, 25/15 and 30 °C under fluorescent light. Neutral-density black plastic film was used to determine the effect of light intensity on germination at 30 °C. Tests of the effects of R/FR ratio on germination were set at 23/20 and 30 °C, and R/FR ratio gradients were created by filtering incandescent light through 2, 4 and 6 layers of green plastic film.

Important findings The seeds of *F. hispida* were photoblastic, germinating only in light. R/FR ratio significantly influenced seed germination, followed by temperature and light intensity. Germination could be induced by very low PPFD though delayed. Although the final germinations in all temperature treatments under fluorescent light were >96%, mean time to germinate differed among temperature treatments. Seed germination at 0.42 R/FR ratio was inhibited at 23/20 °C, while much higher and earlier germination was recorded at 30 °C. In addition, an R/FR ratio of 0.34 significantly inhibited germination at 30 °C.

Key words pioneer species, *Ficus hispida*, photoblastic, R/FR ratio, temperature

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.05.013

收稿日期: 2008-01-25 接受日期: 2008-05-05

基金项目: 中国科学院重要方向项目(KSCX2-YW-N-066)

项目野外采集工作中得到了马宏、段文学和刘梦华的帮助, 光质测量实验得到西双版纳热带植物园动植物关系研究组的仪器支持, 在此表示感谢
E-mail: chenhui@xtbg.ac.cn

在热带森林演替的动态过程中存在着两组极端的森林树种, 即先锋树种和顶极树种 (Swaine & Whitmore, 1988)。由于它们种子萌发和幼苗定居的特性不同, 使得它们分别出现在森林的不同发育阶段, 正是由于这两组树种在局部范围的相互替代, 形成了由林窗期、建群期和成熟期构成的动态镶嵌过程, 称为森林的生长循环 (Whitmore, 1990; 曹敏等, 2000)。典型的先锋树种只能在林窗内萌发并生长, 从而参与森林的更新过程, 这是由于林窗和林冠下的光、温等环境因子不同所致。在密闭的森林里, 由于林冠郁闭度高, 绝大多数光照被林冠反射或吸收, 林下光很弱, 仅有全光照的 0.1% ~ 1.9% (Bazzaz & Pickett, 1980), 其光质(光谱成分)也会发生变化, 红光 / 远红光 的 比 例 (R/FR) 下降 到 0.25~0.41 (Orozco-Segovia et al., 1993)。光强和光质的变化也会导致林下温度的降低, 而且日变化幅度也相对较小。但在林窗和空旷地, 光照强, 光线中的 R/FR 达 到 1.2~1.3, 明显 高 于 林 下 环 境 (Vázquez-Yanes et al., 1990), 林冠的覆盖度降低也会导致林下的气温升高, 并且温度的日变幅也会加大(Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1982)。

先锋树种的种子萌发主要分为光控萌发和温控萌发(Pons, 2000; Probert, 2000)。光控萌发主要取决于种子内的远红光光敏色素(Pfr)/红光光敏色素(Pr)的水平和比值, Pfr 可以吸收 730 nm 左右的远红光(Far-red light)转化为 Pr, 而 Pr 吸收 660 nm 左右的红光(Red light)转化为 Pfr。不同植物的种子萌发对 Pfr 和 Pr 的水平和比值的要求不同, 也就是说, 不同的R/FR, 会导致种子的萌发率不同(Bewley & Black, 1994; Smith, 2000)。如在墨西哥热带雨林中, *Piper auritum* 和 *Cecropia obtusifolia* 的种子在 R/FR 低于 0.2 时完全不能萌发, 只有当 R/FR 升高时萌发率才会随之提高(Vázquez-Yanes et al., 1990)。莴苣(*Lactuca sativa*)在 R/FR 为 0.4 时萌发率仍低于 10%, 而 R/FR 升高至 0.6 后, 萌发率则迅速升高(Toledo et al., 1990)。然而, Kyereh 等(1999)研究发现, 在西非热带雨林中的先锋树种的种子很少表现出光敏性的特征, 7 种树种中仅有 *Musanga cecropioides* 的种子是严格需光的。在巴拿马BCI (Barro Colorado Island)进行的研究发现, 小种子的萌发(<2 mg)表现出更多的光敏性, 而大种子的萌发则多

为温控萌发 (Pearson et al., 2002, 2003)。Vázquez-Yanes 和 Orozco-Segovia (1982)研究发现, 林窗内的高温及较高幅度的变温环境有利于先锋树种 *Heliocarpus donnell-smithii* 的种子萌发, 而林冠下相对稳定的低温环境则抑制其种子萌发。此外, 低温也会抑制光敏性种子大车前 (*Plantago major*) 在较高的 R/FR 环境中萌发 (Pons, 1986)。

榕属(*Ficus*)植物作为热带地区的关键树种, 为昆虫、鸟类及哺乳动物提供大量的食物和栖息地 (杨大荣等, 1997; Shanahan et al., 2001), 其种类很多, 生态位分化多样, 分布的生境类型繁多 (Janzen, 1979), 仅西双版纳地区就有 67 种榕树 (李延辉, 1996), 但目前有关该地区榕树种子萌发光敏性的研究报道较少。杨期和等(2001)研究认为, 西双版纳地区的多种榕树的种子萌发需光。鉴于对叶榕常常出现在热带森林受干扰后形成的次生环境中(光照强烈), 加之它的种子较小, 因此我们假设它的种子应该是光敏性种子, 其种子萌发严格需光, 较高的 R/FR 能够促进其种子萌发, 反之, 较低的 R/FR 则抑制其种子萌发。林窗中较高的温度对它的种子萌发具有促进作用。为了验证上述科学假说, 本项研究将在人工控制条件下分别探讨光强和光质对这一树种种子萌发的影响; 同时, 研究种子萌发对不同温度梯度的响应, 以揭示光敏性先锋树种的种子萌发特性, 探明这一树种在森林演替过程中的生境选择行为。

1 材料和方法

1.1 实验材料

对叶榕(*Ficus hispida*)是雌雄异株植物, 属于灌木或小乔木, 全年结果, 广布于亚洲和大洋洲的热带地区(吴征镒, 1995), 为热带雨林中的常见先锋树种, 也是该区土壤种子库中的常见种 (Hopkins & Graham, 1983; Tang et al., 2006)。

1.2 实验方法

种子基本参数测定: 在 2007 年 8 月, 采集多株母树的成熟果实, 然后将种子从果实取出后用清水洗净, 黑暗下室温阴干, 随机取 1 000 粒种子, 用 SA210 型电子天平(Scientech, Boulder, Colorado, USA)称量鲜重, 然后在 103 °C 中烘 17 h 后称重(ISTA, 1999), 以鲜重为基础计算含

水量。用电子游标卡尺(桂林广陆数字测控股份有限公司)测量 100 粒种子大小(平均值±标准误差), 精度为 0.01 mm。对叶榕种子的千粒重为 216 mg, 含水量为 7.9%, 长轴为(1.18±0.009) mm, 短轴为(0.69±0.009) mm。

萌发实验: 采用 MGC-350HP-2 型人工气候箱(中国上海一恒科技有限公司)进行光温控制实验, 使用 USB2000 便携式光谱仪(Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA)测量实验中所用光源的光强及光质。光强为 400~700 nm 波长范围内的光量子密度(PPFD)。红光的波长范围为 655~665 nm, 吸收峰为 660 nm; 远红光的波长范围为 725~735 nm, 吸收峰为 730 nm (Vázquez-Yanes & Smith, 1982)。

荧光灯光照条件下(Philips TLD36, 36 W), 将供试种子分别置于 30 °C 恒温及 35/25、35/20、30/20 和 25/15 °C 的变温下萌发(光照 14 h / 黑暗 10 h)。用黑布包裹培养皿, 置于 30 °C 及 30/20 °C 条件下萌发, 作为黑暗处理。用 5 个白炽灯

(Philips ZS230-25, 25 W)水平地悬挂在人工气候箱内提供光源, 并用 2 层、4 层和 6 层的绿色塑料布覆盖培养皿, 以及白炽灯直接照射, 共形成 4 个梯度不同的光质处理; 用一层黑色塑料布覆盖培养皿, 形成中性遮荫条件(30 °C, 光照 14 h / 黑暗 10 h)。23/20 °C 条件下(模拟西双版纳热带雨林林下雨季的地表温), 白炽灯直接照射及用 2 层和 4 层的绿色塑料布覆盖培养皿, 共 3 个光质梯度进行萌发实验(光照 14 h / 黑暗 10 h)。种子播在垫有两层滤纸的培养皿中(d = 9 cm), 加入 5 ml 纯净水, 每个重复 100 粒种子, 每个处理设 3 个重复。黑暗条件下使用绿色安全灯提供照明(Baskin & Baskin, 1998), 以避免红光影响种子萌发, 适量浇水, 每天记录 1 次种子萌发数量, 直到连续 1 周内无种子萌发为止。实验所用光源的光强及光质特征见表 1(R/FR 的设定参照西双版纳热带季节雨林内雨季的光环境特征, 0.34 及 0.42 模拟林下光质, 0.52 和 0.67 则模拟林窗边缘的光质)。

表 1 实验所采用光源的主要光特征
Table 1 Light treatments used in the experiment

| | 安全灯 SL | 荧光灯 FL | 白炽灯 IL | 2 层 2 L | 4 层 4 L | 6 层 6 L | NS |
|--|--------|--------|--------|---------|---------|---------|------|
| 光量子密度 PPFD ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 2.87 | 90 | 16.97 | 7.49 | 3.9 | 2.1 | 2.04 |
| R/FR | 0.05 | 4.56 | 0.67 | 0.52 | 0.42 | 0.34 | 0.58 |

FL: Fluorescent light IL: Incandescent light SL: Safe light
green plastic film 4 L: 4 层绿色塑料布 4 layers of green plastic film

NS: 中性遮荫 Neutral shade 2 L: 2 层绿色塑料布 2 layers of
6 L: 6 层绿色塑料布 6 layers of green plastic film

1.3 数据处理及统计分析

计算光强和 R/FR 时, 由于 USB2000 便携式光谱仪的数据单位为 $\mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{nm}^{-1}$, 因此需要对数据进行量子转换(Quantum integrate):

$$QI = 8.3594 \cdot 10^{-5} \cdot \left(\frac{\lambda_L \cdot S(\lambda_L) + \lambda_H \cdot S(\lambda_H)}{2} + \sum_{\lambda_{L+1}}^{\lambda_{H-1}} \lambda_n \cdot S(\lambda_n) \cdot \Delta\lambda \right)^{1/2}$$

其中 λ 为波长, 单位为 nm; S 为测定的数据; L 为波长范围的下限, H 为波长范围的上限。根据波长范围计算即可得到 PPFD、 QI_R 和 QI_{FR} , 其中 QI_R 和 QI_{FR} 的比例即为 R/FR。

种子萌发参数采用最终萌发率(Final germination, FG)、平均萌发时间(Mean time to germi-

nate, MTG) 和 萌发开始(Germination start, GS)(Tompsett & Pritchard, 1998; 唐占辉等, 2007), 公式如下:

1) 最终萌发率(FG)

$FG = \text{萌发种子数量} / \text{实验用种子数量} \times 100\%$;

2) 平均萌发时间(MTG)

$MTG = \sum Ni \cdot Di / \sum Ni$ 。其中 Ni 表示第 i 天萌发的种子数; Di 表示萌发的天数;

3) 萌发开始(GS)

从实验开始到萌发出 FG 的 1/6 所用的时间。

由于数据呈现非正态分布, 所以采用 SPSS 12.0 软件的非参数分析(Kruskal-Wallis)检验处理间的差别(SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA)。

1) Li-Cor, Inc. (1989). Section IV Li-1800 software. In: *Li-1800 Portable Spectroradiometer Instruction Manual*, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA, 27.

2 实验结果

荧光灯条件下, 对叶榕在各个温度梯度下均有高于96%的萌发率(FG)(图1), 且差异不显著($p > 0.05$), 但平均萌发时间(MTG)差异显著(表2)。在 $35/25^{\circ}\text{C}$ 变温条件下, 种子萌发开始(GS)最早, 萌发也最快。变温幅度最大的 $35/20^{\circ}\text{C}$ 条件下 GS 最晚, 萌发也最慢。温度较低的 $25/15^{\circ}\text{C}$ 的 MTG 分别显著长于 $30/20^{\circ}\text{C}$ 和 30°C 两个处理($p < 0.05$), 后两者的 MTG 差异不明显($p > 0.05$)。

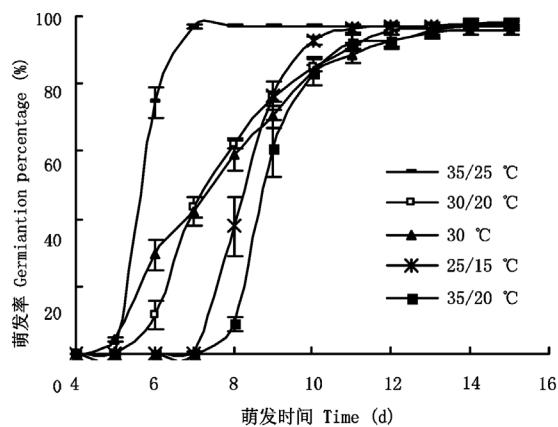


图1 温度对对叶榕种子萌发的影响(平均值±标准误差)
Fig. 1 Effect of different temperature treatments on germination of *Ficus hispida* seeds (mean ± SE)

对叶榕的种子萌发严格需光, 在黑暗中均不萌发。绿色塑料布覆盖后, 光强减弱和R/FR降低(表1), FG 逐渐显著性降低($p < 0.05$)。白炽灯照射及用2层和4层的绿色塑料布覆盖时的 FG 分别为98%、90.67%及76.67%, 当R/FR为0.34时, FG 极低, 仅有7.33%(图2)。绿色塑料布覆盖的层数越多, GS 越滞后, 且 MTG 越长(表2)。黑色塑料布遮荫后, FG 和2层绿色塑料布覆盖下的 FG 无显著差异($p > 0.05$)(图3), 萌发延迟且 MTG 显著延长($p = 0.05$)(表2)。

$23/20^{\circ}\text{C}$ 条件下, 随着光质梯度的下降, FG 显著降低($p < 0.05$), 然而与 30°C 恒温相比, 低温在各R/FR时均显著降低了对叶榕种子的萌发率($p < 0.05$), 尤其是当R/FR为0.42时, 萌发被强烈抑制(图4)。另外, 种子的萌发延缓, R/FR为0.67、0.52、0.42的 GS 较之 30°C 时分别推后了12、

10和18 d, MTG 分别延长了16.6、15.3和13.4 d。

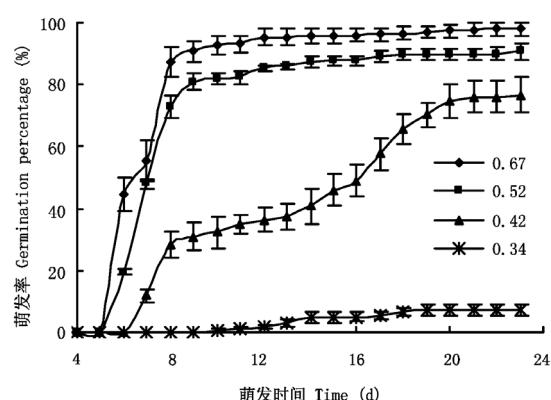


图2 不同红光与远红光比对种子萌发的影响
(平均值±标准误差)
Fig. 2 Effect of different R/FR ratios on germination of *Ficus hispida* seeds (mean ± SE)

3 讨论与结论

在黑暗条件下, 恒温和变温均不能取代光照来启动萌发, 这表明, 温度单因子无法启动种子萌发。控温实验中, 荧光灯光照很强且红光比例较高(表1), 在各个温度梯度下种子萌发率都很高, 这表明, 当光照条件优越时, 对叶榕的种子对温度的适应性较广, 当地热带常见的变温条件均不能降低其萌发率。但是, 大的变温幅度及低温均会显著延迟对叶榕种子的萌发(表2)。同样, *Piper peltatum* 在 $39/25^{\circ}\text{C}$ 的变温环境中萌发速率较之 25°C 恒温时下降了46%之多(Daws, 2002)。萌发延缓可能是种子逃避不利条件的一种适应机制。因为在雨季初期, 降水较少, 温度较高且变温幅度较大(西双版纳热带森林生态研究组, 2002), 新萌发出的幼苗易受到高温及干旱胁迫而死亡(McLaren & McDonald, 2003)。

光控实验中, 随着绿色塑料布的覆盖层数的增加, 种子的萌发率和萌发速率显著降低(图2)。虽然绿色塑料布的覆盖既减弱了光强又降低了R/FR, 但是中性遮荫实验证明R/FR应当是抑制萌发的主要因子, 弱光仅是延缓了种子的萌发。在相似的R/FR条件下, 中性遮荫条件与两层塑料布覆盖时相比种子的萌发率很高且无显著差异(图3), 萌发时间显著延长(表2), 表明对叶榕

种子的萌发所需的光强阈值较低。同为光敏性先锋树种的 *Cecropia obtusifolia* 可以在 $0.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照下萌发(Bliss & Smith, 1985)。因此在6层塑料布覆盖条件下,弱光仅起到延缓萌

发的作用,而0.34的R/FR则是抑制萌发的主要因子。当然,也不排除弱光和低R/FR的交互作用对萌发的影响。

在30 °C恒温、0.42的R/FR条件下,对叶榕种

表2 不同温度或光照条件下对叶榕种子的平均萌发时间和萌发开始时间(平均值±标准误差)
Table 2 Effects of different temperature and light treatments on mean time to germinate (MTG) & germination start (GS) of seeds of *Ficus hispida* (mean ± SE)

| 温度 Temperature | 温度梯度 Temperature gradient | 35/25 °C | 35/20 °C | 30/20 °C | 25/15 °C | 30 °C |
|-------------------|------------------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| | | MTG (d) | GS (d) | MTG (d) | GS (d) | MTG (d) |
| 光 Light | 光梯度 Light gradient | 白炽灯 IL | 2 层 2 layers | 4 层 4 layers | 6 层 6 layers | 中性遮荫 NS |
| | MTG (d) | 6.24 ^a ± 0.04 | 9.56 ^b ± 0.15 | 8.22 ^c ± 0.04 | 8.91 ^d ± 0.15 | 8.38 ^c ± 0.15 |
| | GS (d) | 6 ^a ± 0 | 9 ^c ± 0 | 6.33 ^a ± 0.33 | 8 ^b ± 0 | 6 ^a ± 0 |
| | MTG (d) | 7.49 ^a ± 0.78 | 8.02 ^a ± 0.97 | 12.96 ^b ± 0.18 | 13.85 ^b ± 1.66 | 13.37 ^b ± 0.35 |
| | GS (d) | 6 ^a ± 0 | 6 ^a ± 0 | 7.33 ^b ± 0.33 | 12 ^c ± 0 | 11 ^d ± 0 |

不同小写字母表示差异显著($p<0.05$) Treatments with different letters are significantly different at $p<0.05$ IL、NS: 同表1 See Table 1

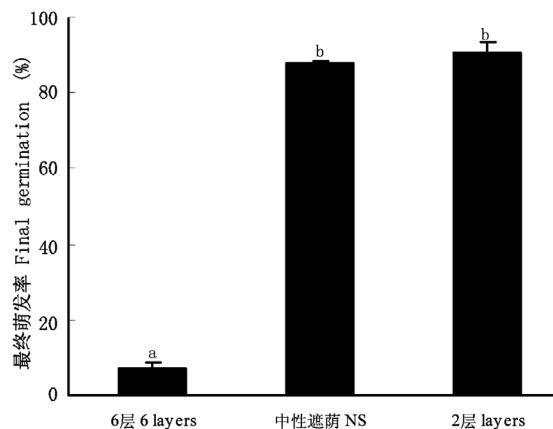


图3 光强与光质对对叶榕种子萌发率的影响
(平均值±标准误差)

Fig. 3 Effect of light density and quality on germination of *Ficus hispida* seeds (mean ± SE)
不同小写字母表示差异显著($p<0.05$) Treatments with different letters are significantly different at $p<0.05$
NS: 同表1 See Table 1

子的萌发率仍然很高(图2),然而,在模拟林下环境的23/20 °C时,其种子萌发显著被低温抑制(图4)。根据Pons (1986)提出的假设,种子之所以可以在较低的 R/FR 时萌发,是因为在较高的温度条件下,种子对Pfr及Pfr/Pr需求的阈值降低,相反,在低温条件下对Pfr和Pfr/Pr的需求增高。而Heschel等(2007)认为光敏色素本身就有感应温度从而调控种子萌发的能力,种子之所以在不同温

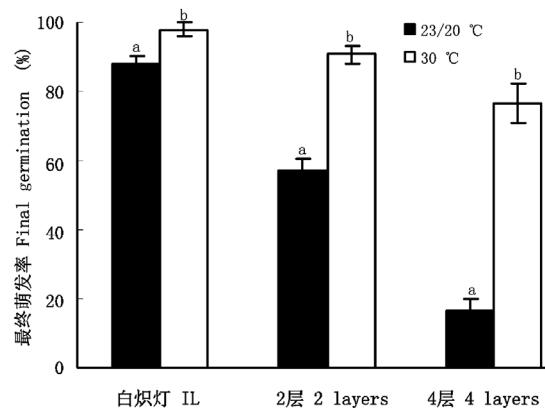


图4 R/FR和温度对对叶榕种子萌发率的影响
(平均值±标准误差)

Fig.4 Effect of temperature and F/FR on the response of *Ficus hispida* seeds to R/FR (mean ± SE)
不同小写字母表示差异显著($p<0.05$) Treatments with different letters are significantly different at $p<0.05$
IL: 同表1 See Table 1

度条件下具有不同的萌发表现,是由于受到不同的基因调控所致。就对叶榕的种子萌发而言,低温影响光敏性的内在生理机制尚不清楚。

与对叶榕相比,中美洲热带雨林的多种先锋种的种子在模拟林下地温(25 °C)条件下,可以在较低的R/FR (0.3)萌发(Vázquez-Yanes & Smith, 1982; Daws, 2002)。其中, *Piper auritum* 在相同的 R/FR 和温度条件下,野外的萌发率甚至略高

于室内控制实验的萌发率(Orozco-Segovia *et al.*, 1993)。这说明在中美洲热带雨林中, 林下低温并不限制种子萌发, 与此不同的是, 在采用模拟西双版纳热带雨林内低温的萌发实验中, 低温明显抑制了先锋树种对叶榕种子的萌发。由此推测, 由于林下稳定的低温在 R/FR 较高(0.42)时对对叶榕种子萌发的抑制, 所以种子才会在林下异质的 R/FR 条件下保持静止状态¹⁾。

本实验结果充分验证了先锋榕树对叶榕的种子为光敏性的科学假设。其种子萌发严格需光, R/FR 是决定萌发的关键因子, 较高的 R/FR 能够促进种子萌发, 较低的 R/FR 则抑制种子萌发。弱光条件能够显著降低种子的最终萌发率和萌发速率, 但是弱光下仍有很高的萌发率, 说明对叶榕种子萌发所需光强的阈值较低, 弱光并不能完全抑制萌发, 只是延缓萌发。温度显著影响种子萌发的速率和种子的光敏性, 低温还可以抑制种子在较高的 R/FR 时萌发。实验结果建议, 随着林窗的出现所导致的光照增强、R/FR 升高、温度升高, 能够刺激对叶榕的种子萌发。

参 考 文 献

- Baskin CC, Baskin JM (1998). *Seeds Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, 16.
- Bazzaz FA, Pickett SAT (1980). Physiological ecology of a tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 287–310.
- Bewley JD, Black M (1994). *Seeds, Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York, 236–246.
- 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.
- Cao M (曹敏), Fu XH (付先惠), Yang YG (杨一光), Tang Y (唐勇), He YT (何永涛) (2000). Patch dynamic 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)
- Daws MI, Burslem DFRP, Crabtree LM, Kirkman P, Mullins CE, Dalling JW (2002). Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, 16, 258–267.
- Heschel MS, Selby J, Butler C, Whitelam GC, Sharrock RA, Donohue K (2007). A new role for phytochromes in temperature-dependent germination. *New Phytologist*, 174, 735–741.
- Hopkins MS, Graham AW (1983). The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. *Biotropica*, 15, 90–99.
- International Seed Testing Association (ISTA) (1999). International rules for seed testing. *Seed Science and Technology*, 27 (Suppl.), 47–50.
- Janzen DH (1979). How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 13–51.
- Kyereh B, Swaine MD, Thompson J (1999). Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology*, 87, 772–783.
- Li YH (李延辉) (1996). *List of Plants in Xishuangbanna* (西双版纳植物名录). Yunnan Ethnic Groups Press, Kunming, 276–284. (in Chinese)
- 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.
- Orozco-Segovia A, Sanchez-Coronado ME, Vázquez-Yanes C (1993). Light environment and phytochrome-controlled germination in *Piper auritum*. *Functional Ecology*, 7, 585–590.
- Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, Dalling JW (2002). Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, 83, 2798–2807.
- Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, Dalling JW (2003). Functional significance of photoblastic germination in neotropical pioneer trees: a seed's eye view. *Functional Ecology*, 17, 394–402.
- 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.
- Pons TL (2000). Seed response to light. In: Fenner M ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* 2nd edn. CABI Publishing, Wallingford, UK, 237–260.
- Probert RJ (2000). The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. In: Fenner M ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* 2nd edn. CABI Publishing, Wallingford, UK, 261–292.
- Shanahan M, So S, Compton SG, Corlett RT (2001). Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews*, 76, 529–572.
- Smith H (2000). Phytochromes and light signal perception

1)未发表资料, 西双版纳热带季节雨林雨季光环境数据, 测定于2007年8月, R/FR变化范围为0.14~0.57, 平均为0.35。于2007年7月, 在季节雨林林下进行对叶榕种子萌发实验, 结果2月内无萌发。

- by plants — an emerging synthesis. *Nature*, 407, 585–591.
- Swaine MD, Whitmore TC (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75, 81–86.
- Tang Y, Cao M, Fu XH (2006). Soil seed bank in a dipterocarp rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica*, 38, 328–333.
- Tang ZH (唐占辉), Sheng LX (盛连喜), Ma XF (马逊风), Cao M (曹敏), Zhang SY (张树义) (2007). The effect of ingestion by bat (*Rousettus leschenaulti*) on seed germination of *Ficus racemosa* and *Ficus hispida* (Moraceae). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 27, 1343–1349. (in Chinese with English abstract)
- Toledo JR, Rincón E, Vázquez-Yanes C (1990). A light gradient for the study of red: far red ratios on seed germination. *Seed Science and Technology*, 18, 277–282.
- Tompsett PB, Pritchard HW (1998). The effect of chilling and moisture status on the germination, desiccation tolerance and longevity of *Aesculus hippocastanum* seed. *Annals of Botany*, 82, 249–261.
- Vázquez-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.
- Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A (1982). Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree *Helicocarpus donnell-smithii* in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiologia Plantarum*, 56, 295–298.
- Vázquez-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.
- Whitmore TC (1990). *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Clarendon Press, Oxford, 23–28.
- Wu ZY (吴征镒) (1995). *Flora Yunnanica* (云南植物志). Science Press, Beijing, 659. (in Chinese)
- Xishuangbanna Tropical Forest Ecology Station (西双版纳热带森林生态研究组) (2002). The climatic characteristic in Xishuangbanna Menglun. *Tropical Plant Research* (热带植物研究), 47, 62–65. (in Chinese with English abstract)
- Yang DR (杨大荣), Li CD (李朝达), Yang B (杨兵) (1997). Studies on animal structure and biodiversity on *Ficus* in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Zoological Research* (动物学研究), 18, 189–196. (in Chinese with English abstract)
- Yang QH (杨期和), Yang W (杨威), Li XR (李秀荣) (2001). Primary studies on the seeds germination of 256 tropical plants, Xishuangbanna. *Seed* (种子), 20(5), 45–48. (in Chinese)

责任编辑: 彭长连 责任编辑: 姜联合