

# 西双版纳季节雨林更新的研究

吴邦兴

向应海

(中国科学院昆明生态研究所, 昆明 650223)

(贵州科学院, 贵阳 550001)

## 摘 要

根据定位试验研究和组成森林树种的生态习性, 对季节雨林的更新进行了研究。结果表明雨林种子年产量高。残落物中、下层至表土 2—4cm 处是种子, 特别优势种种子的贮存库。一年中, 种子萌发、幼苗生长是雨季>雾季>干季, 死亡则是干季>雨季>雾季。1—2 龄苗易死, 多龄苗不易死, 雨季腐烂, 干季干旱缺水致死, 雾季叶锈病是致死的主因。年复一年的种子萌发、幼苗生长、抑制、死亡、残存、补充是该雨林更新的特征。如果除去残落物层或羽蕨层, 保羽蕨层翻土, 除蕨层、残落物层翻土可促进种子萌发, 幼苗生长, 减少死亡, 由此可反映出蕨层, 残落物层, 表土层是影响森林更新的主要生态因子。借助乔木死亡形成林窗而繁衍的种和无须林窗繁衍的种, 其幼苗经干旱后残存, 可发育成顶极种及先锋种的更新苗和小树, 其中顶极种更新苗在更新中起主要作用, 是本雨林与典型雨林共有的特点。根据优势顶极种的更新苗和小树罕见, 而常见顶极种的更新苗和小树相对地多来看, 当优势顶极种消亡后, 整个森林或森林片段将被那些相对多度小的常见顶极种替换, 从而形成循环镶嵌更新。

关键词 季节雨林更新; 西双版纳

Richards 研究表明, 混合雨林任一小面积的优势种组合, 无论时间上空间上都不稳定, 大多是由不同的组合来继承<sup>[2]</sup>。作为热带亚洲雨林北缘部分的两双版纳混合雨林, 由于地处西南季风区, 长期受雨季(5—10 月), 雾季(11—2 月), 干季(3—4 月) 及相应热带砖红壤温度、湿度季节变化的影响, 既具典型雨林的生态外貌, 结构特点, 也具热带东南亚北缘雨林的生态外貌, 结构特点, 季节变化特点和区系特点。具上述特点的两双版纳混合雨林, 任一小面积的优势种组合, 是否如 Richards 所说的由不同的组合来继承, 为此, 我们做了专题研究, 现将结果报道如下:

## 一、研究地点及方法

研究地的森林位于西双版纳大勐龙小街, 距景洪县 45km, 约北纬 21°44', 东经 100°44', 是本区代表性的低丘雨林。组成森林的乔木有 A, B, C 三层<sup>[1]</sup>, 主要树种是箭毒木(*Antiaris toxicaria*)、白榄(*Canarium album*)、龙果(*Pouteria grandifolia*)、大叶桂(*Cinnamomum iners*)、白颜树(*Gironiera subaequalis*)、黄叶树(*Xanthophyllum siamense*)、藤黄(*Garcinia xanthochymus*)、云树(*G. cowa*)、翅子树(*Pterospermum lanceaefolium*)、山油柑(*Acronychia pedunculata*)等组成, 其中白颜树为优势种, 黄叶树为亚优势种。幼树

本文于 1991 年 12 月收到, 1992 年 5 月收到修改稿。

\* 云南省自然科学基金资助项目内容之一。

灌木层 D, 主要是木奶果 (*Baccaurea ramiflora*), 大黄皮 (*Clausena dunniana* var. *robusta*), 野牡丹 (*Melastoma normale*), 楠木 (*Phoebe nanmu*), 白背桐 (*Mallotus paniculatus*), 毛果桐 (*M. barbatus*), 毛叶八角枫 (*Alangium kurzii*)。高草层 E, 主要由 1.5m 高的羽蕨 (*Pleocnemia winnii*) 组成, 郁闭度 0.95。中草层 F, 主要由宽管花 (*Eurysolen gagracilis*), 滇南鳞毛蕨 (*Dryopteris austroyunnanensis*) 组成。低草层 G, 主要由铺地黍 (*Panicum repens*), 爱地草 (*Geophila herbacea*), 杯苋 (*Cyathula prostrata*) 等组成。常见藤本有盾苞藤 (*Neuropeltis racemosa*), 托叶黄檀 (*Dalbergia stipulacea*), 车里马钱 (*Strychnos nigrida*) 等。

研究方法采用定位样方法, 即在林内选取代表各层的地段, 设立 2500 m<sup>2</sup> 定位样地。在样内沿对角线等距安置 25 个 1m<sup>2</sup> 种子收集箱, 每月收集 1—2 次, 区别种类数量, 用解剖法区分可萌发的和不萌发的种子。其次, 在样内不同地点取出 10 个 0.25 m<sup>2</sup> 深至表土 0.1m 的样本, 同样区分种子的种类、数量, 可萌发的和不萌发的。为了判定木本植物种子或果实林窗或林荫下萌发、生长, 做了如下四组试验: 即除去残落物层保存羽蕨层, 除去羽蕨层保存残落物层, 保存羽蕨进行翻土及除去羽蕨和残落物进行翻土。以下简称除残试验, 除蕨试验, 保蕨翻土试验和翻土试验。每组面积 2×4m<sup>2</sup>, 再分成试验与对照, 分别置于林窗和林荫下, 现列表如下:

表 1. 试验地设立概况

Table 1 Outline of arranging experimental plots

名 称	样号	面 积 (m <sup>2</sup> )	试 验	对 照	环 境	处 理 情 况
除残试验	1	2 × 2	1 A	1 B	暗 荫	除残落物, 保蕨
	2	2 × 2	2 A	2 B	荫林窗	
除蕨试验	3	2 × 2	3 A	3 B	荫	除蕨, 保残落物
	4	2 × 2	4 A	4 B	较荫林窗	
保蕨翻土	5	2 × 2	5 A	5 B	较 荫	保蕨, 除残落物, 翻土 30cm
	6	2 × 2	6 A	6 B	稍荫林窗	
翻土试验	7	2 × 2	7 A	7 B	稍 荫	除去一切植物, 翻土 30cm
	8	2 × 2	8 A	8 B	林 窗	

## 二、研究结果

### (一) 种子产量与质量

#### 1. 种子产量、质量及季节分配

森林群落更新的好坏与种子产量、质量及林内光照,空气和林地温度、湿度有关。经3年(1959—1961)统计(图1)表明:雨林年均种子产量为29 880 800万/ha·yr 其中可萌发的占54.08%,不萌发的占45.91%。优势种白颜树种子年均产量为9 452 000万/ha·yr,占雨林年均产量的31.63%,其中可萌发的占优势种种子平均量的49.34%,不萌发的占50.65%,说明优势种直接影响到雨林种子产量和质量。雨林种子(含优势种,下同)降落一年中分配是雨季占年均量的38.34%,雾季占37.32%,干季占24.33%,其中可萌发种子在雾季占24.05%,干季占16.92%,雨季占13.10%,不萌发种子在雨季占25.23%,雾季占13.27%,干季占7.4%。优势种种子雾季占优势种年均量的38.68%,雨季占37.79%,干季占23.52%,其中可萌发的,雾季占20.57%,干季占16.46%,雨季占12.31%,不萌发的,雨季占25.48%、雾季占18.11%,干季占7.0%,表明雨林种子降落有明显的季节性。同时说明雨季和雾季前期种子降落多,不萌发的也多,干季和雾季后期降落少,不萌发的也少,可萌发的则多,可见,干季和雾季是产生质量好的种子的季节,这就为湿热的雨季大量幼苗涌现提供了种源。

另一方面,种子降落还有3个高峰期和3个低谷期。高峰期是3, 8, 1月,低谷期是

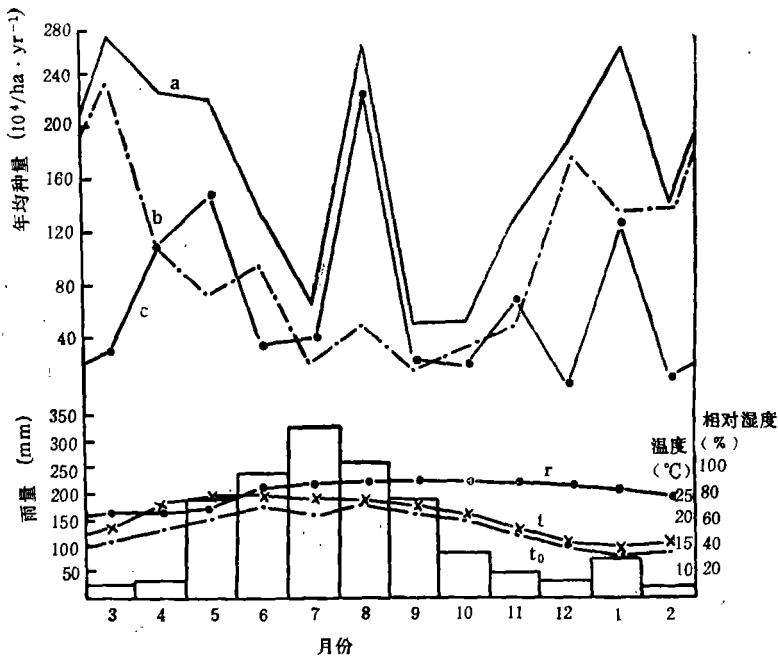


图1 种子降落与气候因子的关系

Fig. 1 Relationship between seedfall and climate factors  
a: 种子降落 b: 好的 c: 坏的 t: 林外温度 t<sub>1</sub>: 林内温度  
r: 相对湿度(%)

7, 9, 2 月, 其中可萌发种子的高峰期是 3, 8, 12 月, 低谷期是 7, 9, 10 月, 不萌发种子的高峰期是 5, 8, 1 月, 低谷期是 6, 10, 12 月, 表现出干季林内、林外温度回升、湿度降低种子降落偏多, 可萌发的多, 不萌发的就少。雨季(7, 8 月)降雨多, 林内外温度高、湿度大, 种子降落量虽多, 但可萌发的少, 不萌发的多。由此看来, 雨季虽温度高湿度大, 但种子质量差, 干季温度偏高湿度偏低, 雾季温度低湿度高是产生种子质量好的条件, 因此, 林内外温度、湿度变幅大小与种子质量好坏相关。

## 2. 土壤中种子贮量与质量

通过对残落物层和表土层样本的统计(表 2), 土壤中种子贮量为 12 292 400 万/ha·yr, 占雨林种子年均量的 2.43%, 其中可萌发的占 22.46%, 不萌发的占 1.18%。优势种种子贮量为 6 103 200 万/ha·yr, 占优势种种子年均量的 1.55%, 其中可萌发的占 41.20%, 不萌发的占 0.79%, 说明土壤是雨林树木种子(特别是优势种种子)良好的贮藏库。这种贮藏库主要指在残落物中、下层至表土 2—4cm 范围内, 此范围温度、湿度和土壤透性变化不大, 其上温度、湿度变化大, 因而可萌发的种子贮藏多, 其下温度、湿度虽变化不大, 但通气不良, 易为嫌气菌分解和土壤动物啃食, 故不萌发的种子多, 可萌发的少。

表 2 雨林土壤中种子贮量和质量

Table 2 Seed storage and its quality in rainforest soil

项 目		土 深 (cm)				1/25m <sup>2</sup>	10 <sup>4</sup> 粒/ha	雨林种量 10 <sup>4</sup> 粒/ha	雨林/土壤 (%)
		0—2	2—3	3—4	4—5				
雨林	总量	3052	11010	10287	6382	30731	12 292 400	29 880 800	2.43
	优	104	1497	130	67	1798	719 200	16 159 600	22.46
	劣	2948	9513	10157	6315	28933	11 573 200	13 721 200	1.18
优势种	总量	1506	5442	5129	3181	15258	6 103 200	9 452 000	1.55
	优	51	135	65	32	283	113 200	4 664 000	41.20
	劣	1455	5307	5064	3149	14975	5 990 000	4 788 000	0.79

## (二) 不同的试验与种子萌发、幼苗生长及死亡的特点

### 1. 种子萌发与幼苗生长

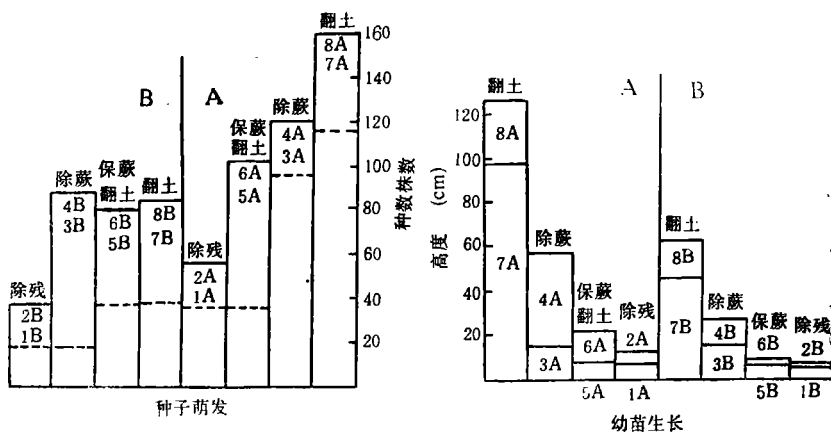


图 2 种子萌发与幼苗生长

Fig. 2 Seed germination and seedling growth.  
---优势种株数 Stems of dominant species

表3 各试验对照样地幼苗涌现、生长、死亡的季节性  
Table 3 Seasonal properties of seedling's emergence, growth and mortality at each plot of test and contrast

项目	样号	种数	各季种数 (%)		各季生长量 (cm)				总计	各季死亡率 (%)			总计	年死亡率 (%)			总计
			月 份				月 份				年						
			3—5				6—9				10—2						
			3—5	6—9	10—2	3—5	6—9	10—2		3—5	6—9	10—2		1959	1960	1961	
试验	1	19	5.20	84.30	10.50	1.20	3.20	1.40	5.80	6.00	5.50	9.30	20.90	24.70	13.15	20.80	58.75
	2	19	0	94.70	5.30	3.70	4.53	3.75	11.98	10.33	13.00	6.20	25.40	10.80	8.14	29.53	44.34
	3	19	4.30	73.70	21.00	3.38	5.75	6.17	15.30	16.00	9.25	4.70	58.10	9.40	6.17	29.95	73.67
	4	24	16.70	58.30	25.00	16.19	23.33	17.98	57.50	2.66	7.63	9.80	15.70	16.50	5.83	20.09	38.03
	5	14	0	71.40	28.60	2.00	3.20	1.40	6.60	2.90	0	0	0	21.30	0	2.90	21.30
	6	12	0	91.60	8.40	1.50	18.60	1.75	21.85	28.30	0	0	0	24.40	0	28.30	24.40
	7	15	0	80.00	20.00	24.32	40.39	32.12	96.83	60.33	4.00	5.80	3.70	7.80	5.10	70.13	16.60
	8	18	0	83.30	16.70	29.75	53.07	44.39	127.21	34.66	3.75	2.00	2.90	5.40	2.60	40.41	10.90
	合计	140	26.20	637.30	135.50	82.04	152.07	108.96	343.07	161.18	43.13	37.80	126.70	120.30	40.99	242.11	287.99
	平均	17.5	8.73	79.66	16.94	10.26	19.00	13.62	42.88	20.15	7.17	6.30	21.11	15.03	6.83	40.35	42.97
对照	1	17	5.90	82.40	11.70	1.33	3.00	1.17	5.50	28.16	23.75	12.80	26.10	23.40	4.60	64.71	54.10
	2	12	0	83.30	16.70	1.40	3.10	1.10	5.60	43.00	37.25	10.80	26.30	28.20	10.00	91.05	64.50
	3	19	5.30	73.70	21.00	4.40	5.50	5.50	15.40	0	0	5.30	0	0	9.80	5.30	9.80
	4	21	0	90.50	9.50	9.75	8.25	8.50	26.50	18.66	28.50	11.80	11.20	18.70	9.00	58.96	38.90
	5	15	0	86.60	13.40	2.40	3.00	1.60	7.00	2.30	0	0	0	11.70	0	2.30	11.70
	6	4	0	75.00	25.00	2.50	2.78	2.50	7.78	13.12	0	0	0	18.80	0	13.12	18.80
	7	19	10.50	68.40	21.00	17.64	11.83	15.83	45.30	15.00	11.30	7.80	18.90	10.10	5.70	34.10	34.70
	8	14	0	78.50	21.50	17.91	23.56	22.19	63.66	14.00	7.75	7.20	12.40	8.30	4.40	28.95	25.10
	合计	12.1	21.70	638.40	139.80	57.33	61.02	58.39	176.74	134.24	108.55	55.70	94.90	119.20	43.50	298.49	257.60
	平均	15.13	7.23	79.80	17.48	7.77	7.62	7.30	22.09	19.18	21.71	7.96	18.98	17.03	7.25	59.60	43.26

图 2 表明: 种子萌发、幼苗生长是林窗>林荫, 试验>对照, 即不论林窗或林荫下翻土后种子萌发的种类及个体数多、生长快, 其次为除蕨, 再其次为保蕨翻土, 除残则萌发少、生长慢。对照是除蕨萌发多、生长列第二位, 翻土萌发排第二, 生长则排在第一, 保蕨翻土的萌发与生长都是第三, 除残萌发少、生长慢。这表明蕨层、残落物层、表土层是影响森林更新的因子, 尽可能地创造对森林更新有利的条件。

## 2. 种子萌发、生长与死亡的季节性

统计(表 3)表明: 不论林窗或林荫, 试验或对照, 种子萌发, 幼苗生长与死亡, 一年中都有 79.66—79.80% 的种出现在雨季的 6—9 月, 16.94—17.48% 的种出现在雾季的 10—2 月, 7.23—8.73% 的种出现在干季的 3—5 月。幼苗生长雨季为 7.62—19.00cm, 雾季为 7.3—13.62cm, 干季为 7.17—10.26cm, 死亡干季为 19.18—20.15%, 雨季为 7.19—21.71%, 雾季为 6.30—7.96%, 说明该雨林的种子萌发, 幼苗生长与死亡季节性明显。年死亡率(见表 3)表明该雨林 1—2 龄苗易死, 多龄苗不易死。虽然种子萌发、幼苗生长总是林窗>林荫, 试验>对照, 死亡则是对照>试验, 但在不同试验和不同林窗及林荫下幼苗死亡(当年及其后 3 年, 下同)不同。规律是除蕨>除残>保蕨翻土>翻土, 对照则是保残>翻土>保蕨>保蕨翻土。显然翻土能促进幼苗生长, 减少死亡。

## 3. 种子萌发、生长、死亡与林内环境

表 4 种子萌发、幼苗生长与林内环境  
Table 4 Relationship between seed germination and seedling growth to environment within forest

环 境		试 验 与 对 照	地面温度 (℃)	地面湿度 (%)	地面光照 (Lu)	蕨 层					
						下			上		
						温 度 (℃)	湿 度 (%)	光 照 (Lu)	温 度 (℃)	湿 度 (%)	光 照 (Lu)
林 窗	林 窗	8 A	13.5	26.0	3750	13.4	83	3750	12.7	90.5	3750
		8 B	13.4	27.3	182.5	12.4	90.5	237.5	12.7	90.5	1900
	较荫林窗	4 A	14.7	27.4	3000	13.2	87.5	3000	13.2	83.0	3000
		4 B	13.8	29.9	205	13.2	93	187	13.6	86	1305
	稍荫林窗	6 A	14.8	26.7	177.5	15.0	94.5	1000	15.5	83.5	5560
		6 B	14.1	29.6	168	14.7	97.5	477.5	15.3	93.5	645
	荫林窗	2 A	14.9	27.2	836.5	13.6	88	939	13.9	87	1350
		2 B	14.8	29.3	60	13.4	89	87.5	13.2	91	836.5
	稍 荫	7 A	13.7	23.4	609	13.9	81.5	609	13.9	81.5	609
		7 B	13.6	27.3	44	13.3	85.5	111.5	13.2	88.5	245
林 荫	荫	3 A	14.9	27.9	545	13.2	85.5	545	13.3	83.5	545
		3 B	13.4	29.3	43	12.4	92.5	37.5	12.6	90.5	492.5
	较 荫	5 A	14.9	23.3	168	14.1	100	125	14.4	93	610
		5 B	13.7	24.8	80	14.1	97	895	14.3	93	500
	暗 荫	1 A	13.6	24.4	107.5	13.7	85.5	109	13.3	86.5	290
		1 B	13.2	26.0	48	13.6	89.5	37	13.4	89.5	37.5

就前叙种子萌发、幼苗生长、死亡与所测光照、温度、湿度及表土湿度的关系(见表4),林内种子萌发、幼苗生长、死亡与林冠透光强度,林内蕨层,残落物层存在或除去,表土层翻动或不翻动及其相应光照、温度、湿度的强弱相关。从种子的萌发、生长、死亡来判定,翻土使种子萌发多、生长快、死亡少,是更新的理想环境;除蕨、保蕨翻土其次;除残最差。

#### 4. 幼苗生长、死亡的生态特点及死亡原因

根据作者的观察,将幼苗分为更新苗,出(涌)现苗及附着苗。

自然条件下,更新苗胚根壮,能穿透枯落物层及表土,苗体壮,顶芽鲜绿,如藤黄、箭毒木和红光树(*Knema furculacea*)等。出现苗是指每年每季或择年出现的苗,一般胚根处于枯落物中、下层,胚轴沿隙缝水平伸出,苗体纤细,如白颜树等;另一类出现苗是指种子同处一果实中,萌发时苗拥挤,胚根不展,发育不良,不久即死去或保其壮者,如龙果等。附着苗是指小而轻的种子处于枯落物上或树皮上,萌发时苗不触及土壤,萌发后不久死亡,如萝藦科、莢竹桃科的某些种,但在树皮上萌发的榕树(*Ficus* spp.)和多数附生蕨类及半寄生植物的苗能正常生长。总之林内以更新苗多,出现苗少,附着苗更少为特点。

经试验证明,翻土以先锋种更新苗为主,初期为禾本科苗,其后先锋种苗大量涌现,苗体壮,根系发达,比其他试验地高。干季表土水分蒸发强,苗枯死多,雨季降水直冲地表,根裸苗伏,虫害多。次年因苗过密而衰弱,一些靠林窗处顶极种苗衰落,顶芽被抑制,另一些先锋种苗健旺。除蕨是以顶极种更新苗为主,其长势不及翻土,但苗体壮,干季因缺蕨层荫蔽,多被灼伤。荫林下苗体弱,雾季时多叶锈病,雨季因生理失调而腐烂致死,如白颜树等。保蕨翻土与除残仍以顶极种更新苗为主,但苗体弱,干季表土水分因蒸发而不足,大多死亡(多为白颜树)。较荫林下幼苗长势差,半木质化。除残,苗体弱、纤细,林地无残落物遮蔽,表土干、湿度变化快,故干季早死,雨季腐烂死亡显著。由此可见,干季缺水、雨季虫啃、腐烂和雾季叶锈病是幼苗致死的主因。遭受上述灾害的侵扰,致使很多幼苗死亡,而最后存活下来的才是真正的更新苗。

#### 5. 幼苗在各试验对照地的反应

据组成该森林的21个种的相对多度在1.1%,存在度在12.5%以上,依据它们在森林中的地位 and 作用,可分为优势顶极种组,常见顶极种组和先锋种组。

优势顶极种组的相对多度为10.5—21.7%,存在度为75%以上,包括:白颜树优势种,其幼苗具大量、广泛、年年出现的特点,更新苗至0.8 m高的小树罕见。黄叶树亚优势种,幼苗择年出现,广布稀落,更新苗少,小树难寻。常见顶极种组的相对多度为1.1—10.5%,存在度为12.5—37.5%,包括大叶桂,幼苗择年广泛出现,局部量大,更新苗至小树少而稀。龙果的出现苗少,但年持续量大,更新苗至小树不难寻。白榄的出现苗局限,更新苗至小树难寻。翅子树的幼苗年年出现,涌现苗少而广布,更新苗少,但能成小树。盾苞藤的出现苗少,更新苗多,能成小藤本。藤黄、云树、木奶果和箭毒木的出现苗局限在母树的四周,年年出现,更新苗至小树量少。山油柑、滨木患、楠木和大黄皮的出现苗少,广布。更新苗至小树普遍。铺地黍、杯苣和爱地草系林下草本,林荫下无残落物处可出现、生长。在林窗或稍荫林下翻土或类似阳光充足处,铺地黍不仅出现,还可局部形成片段。先锋种组的相对多度为1.5%,存在度为12.5%以下,包括白背桐、毛果桐和毛叶八角枫等,其幼

苗局限在林窗和稍荫林下翻土或类似的环境,出现苗多,年年出现,更新苗至小树量中等。上述情况说明:从相对多度大的优势顶极种,进入 0.8m 高的小树罕见,而相对多度小的常见顶极种,小树相对地多来看,当优势顶极种消亡后,补缀单位将是那些须一定荫蔽条件,相对多度小并具小树的常见顶极种来继承。

### 参 考 文 献

- [1] 吴邦兴,1988,西双版纳季节雨林的外貌与结构特点,云南植物研究,10 (1) 1—10。  
[2] Richards, P. W. 1952, The tropical rain forest. Cambridge University Press 41—49.

## REGENERATION STUDY ON THE SEASONAL RAINFOREST IN XISHUANGBANNA OF YUNNAN

Wu Bang-xing

(Kunming Institute of Ecology, Academia Sinica, Kunming 650223)

Xian Ying-hai

(Guizhou Academy of Sciences, Guiyang 550001)

### Abstract

This paper deals with the regeneration of seasonal rainforest based on permanent research and ecological requevalence of floristic composition. The result showed that the rainforest has higher annual output of seed and a storage pool of seed from mid-below layer of litter to the upper layer of soil at 2—4cm in depth. The seed germination, seedling growth is good in rainy season, death of seedling is caused by dry drought, rainy rot die and insect rat-bit, foggy leaf rust respectively. One or two year seedlings die easier than old seedlings. The cyclical seed germination, seedling growth, suppressing, dying, survive and recruitment year after year are characteristics of local rainforest regeneration. It can gradually increase seed germination, seedling growth when removing the litter and fern (*Pleocnemia*) layers, retaining fern and turn up soil 30cm or remove fern, litter and turn it up 30cm and is beneficial to regeneration. Above mentioned result indicates that the three layers are main ecological factors.

Many extreme shade tolerant species appear to regenerate without forest gaps, those light demanding species are absolutely dependent on gaps for their regeneration these seedlings need to pass drought and suppressive phases and then, develop into climax or pioneer real regenerative seedlings and saplings, among them seedlings of climax species are playing an important role in regeneration, are common features of rainforest. The seedlings and saplings of dominant species rare, and the seedlings and saplings of frequent species relative more, this forest will be replacing those frequent species with small relative abundance, it has been forming cyclical mosaic regeneration.

**Key words** Regeneration of seasonal rainforest, Xishuangbanna