

西双版纳热带季节雨林四种珍稀濒危树种 种子萌发对脱水和光的响应

于 洋^{1,2}, 曹 敏^{1,*}, 盛才余¹, 唐 勇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 绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、琴叶风吹楠 (*Horsfieldia pandurifolia*)、箭毒木 (*Antiaris toxicaria*) 和思茅木姜子 (*Litsea pierrei* var. *szemois*) 是西双版纳热带季节雨林乔木层的优势树种, 也属于珍稀濒危物种。实验研究了 4 个树种的种子在经过不同脱水水平、人工遮荫条件下的不同光照水平以及热带季节雨林之林下和林窗的萌发特性。结果显示, 脱水对于种子萌发特征具有显著影响, 绒毛番龙眼和琴叶风吹楠经 48h 的连续脱水后丧失了萌发能力, 箭毒木和思茅木姜子具有较强的脱水耐性, 经 96 h 的连续脱水后仍具有较高的种子含水量, 且种子萌发率分别为 15% 和 33%。干旱季散布的种子比雨季散布的种子具有更强的脱水耐性。遮荫及森林种子萌发试验中, 除绒毛番龙眼外, 其它 3 个树种的种子萌发率以及平均萌发周期在不同光水平或生境下差异显著。琴叶风吹楠和思茅木姜子在 30% 的光照以及林窗中心的萌发率要显著低于低光处理 (10% 和 3.5% 光照) 和林下, 而箭毒木在 30% 和 10% 光水平以及林窗中心获得较高萌发率。雨季传播的具有干燥敏感性的种子, 可以减少种子由于干燥而引起的死亡。试验结果可以为 4 种珍稀濒危植物的保护和人工繁育提供一定理论依据。

关键词 顶极树种 种子脱水实验 遮荫试验 种子含水量 干燥敏感性

文章编号: 1000-0933 (2007) 09-3556-09 中图分类号: Q145 Q945 Q948 文献标识码: A

Effect of dehydration and light on the germination of four rare and endangered tree species from a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China

YU Yang^{1,2}, CAO Min^{1,*}, SHENG Cai-Yu¹, TANG Yong¹

1 Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (9) 3556 ~ 3564.

Abstract: *Pometia tomentosa*, *Horsfieldia pandurifolia*, *Antiaris toxicaria* and *Litsea pierrei* var. *szemois* are dominant climax tree species in the tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China. They are also listed as rare and endangered tree species in China. The seed germination ability of the four species was tested in response to different levels of dehydration, while their germination behavior was studied under different light regimes in shade houses, in the forest understory and in a forest gap. Seeds of *P. tomentosa* and *H. pandurifolia* lost their germination ability after 48 hours of continuous dehydration treatment, whereas *Antiaris toxicaria* and *L. pierrei* var. *szemois* showed strong dehydration tolerance and were able to maintain high seed moisture content after 96 hours of dehydration with a final germination percentage of

基金项目: 云南省自然科学基金资助项目 (2005C0058M) ; 国家“973”资助项目 (2003CB415100)

收稿日期: 2006-10-25 ; 修订日期: 2007-03-30

作者简介: 于洋 (1978 ~) 男, 辽宁人, 博士生, 主要从事森林生态学研究. E-mail: yuyang@xtbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caom@xtbg.ac.cn

致谢: 西双版纳热带雨林生态系统定位研究站提供降水数据, 刘梦楠先生和李绍安先生在野外试验中给予帮助, 特此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by the Yunnan Province Natural Science Foundation (No. 2005C0058M) and the National 973 Programme (No. 2003CB415100)

Received date 2006-10-25 ; **Accepted date** 2007-03-30

Biography: YU Yang, Ph. D. candidate, mainly engaged in forest ecology. E-mail: yuyang@xtbg.ac.cn

15% and 33% , respectively. In general , dry season dispersed seeds were more resistant to dehydration than rainy season dispersed seeds. In the shade house and forest experiments , all species , except *P. tomentosa* , showed significant differences in germination under different light regimes and in different places in the forest. Final germination percentage of *H. pandurifolia* and *L. pierrei* var. *szemois* were very low under high light conditions (30% of full sunlight and in the centre of the forest gap) but were high under more shaded conditions (10% and 3.5% of full sunlight in the shade house) and in the forest understory. In contrast , *A. toxicaria* exhibited higher germination rates in 30% and 10% light in the shade house and at the center of the forest gap. It appears that , for the desiccation sensitive seeds , a wet season dispersal strategy may have the advantage of minimizing losses from seed desiccation and subsequent death in dry conditions. This study may provide useful information for the conservation and propagation of the four rare and endangered species.

Key Words : climax tree species ; seed dehydration experiment ; shade house experiment ; seed moisture content ; desiccation sensitivity

种子萌发是植物生活史的关键阶段 ,在森林恢复过程中决定着树种分布及其丰富度^[1,2]。热带森林中的顶极树种多产生顽拗性种子 (recalcitrant seed) ,种子个体较大、含水量较高 ,常具有干燥敏感性 (desiccation sensitivity)^[3,4]。干燥敏感性的种子常采用快速萌发的繁殖策略 ,这种繁殖策略不但能够最大限度地减少暴露给捕食者的时间 ,提高种子存活率 ,而且还有利于幼苗在适宜的环境条件下生长更长的时间^[5]。但是 ,干燥敏感性种子之所以能够快速萌发是以对干燥环境的敏感为代价的^[5] ,同时快速萌发的繁殖策略还存在着一定的潜在风险 ,即一旦种子散落后外界环境条件发生突然变化 ,易造成当年种子群体的全部死亡 ,导致更新的失败^[6]。

种子散布后即受到如光照、温度等环境因子的作用^[7]。光影响着种子的萌发 ,是热带森林演替过程中促进物种替代的最重要的生态因子^[8]。Kyereh 等^[9]采用遮荫和森林萌发试验相结合的方法 ,研究了光对加纳热带森林中优势树种种子萌发的影响 ,并认为光对种子萌发的影响主要体现在高光条件下种子温度升高导致种子含水量下降 ,进而影响种子的萌发。在季节性明显的热带地区 ,林内的光环境随着季节的不同而显著变化 ,这种生境条件下 ,树种产生干燥敏感性种子的频率应较低^[5] ;然而实际出现的频率要高于预期^[4,6] ,这是因为植物能够有效地利用时间和空间等生态条件 ,如通过调整种子成熟和散布的时间与雨季到来的时间同步等 ,从而提高种子的存活率^[10]。

云南西双版纳地区位于热带北缘 ,干季、雨季的季节性变化明显 ,在山地海拔 900m 以下的沟谷中分布有热带季节雨林^[11]。琴叶风吹楠 (*Horsfieldia pandurifolia*) (渐危种)和思茅木姜子 (*Litsea pierrei* var. *szemois*) (濒危种)属于微域分布植物 ,仅零星分布于西双版纳及其附近地区的热带雨林中 ,箭毒木 (*Antiaris toxicaria*) (稀有种)和绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*) (渐危种)是西双版纳热带季节雨林中的标志性树种 ,虽常见于东南亚的热带雨林^[12] ,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 ,致使这两个树种在云南南部的热带雨林中数量有限 ,箭毒木更是桑科 (Moraceae)见血封喉属 (*Antiaris*)中唯一分布于我国境内的物种^[13] ,因此这 4 个树种早在 1989 年就被列为中国珍稀濒危植物^[13]。对珍稀植物生态学以及生物学特性基本情况的了解 ,是研究种群结构、群落生态和濒危机制 ,从而进行有效保护的最基本条件。本文通过测定西双版纳热带季节雨林内不同生境的光水平 ,结合森林种子萌发试验、人工遮荫模拟森林光环境以及实验室脱水试验 ,研究了季节雨林内 4 个珍稀濒危树种种子的生物及生态学特性与光因子之间的关系 ,为森林恢复过程中有效保护珍稀濒危树种及其人工繁育提供相关的理论依据。提出以下 3 个问题 : (1) 延长脱水时间是否能够降低 4 个树种的种子萌发率 ? (2) 种子萌发对不同的光水平以及森林林下和林窗中心的响应是否不同 ? (3) 这 4 个树种的种子是否具有休眠性。若有休眠性 ,根据 Baskin 和 Baskin^[14]划分的种子休眠类型 ,它们属于那一类休眠种子 ?

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 1hm² 定位样地 (此为中国生态系统研究网络样地之一) 及样地附近面积约为 116m² 的林窗内。地理位置为 21°50′N ,101°12′E 海拔约 750m。该区属于西南季风气候 ,年平均气温 21.5℃ ,年平均降雨量为 1557mm ,全年干湿季分明 ,降水集中在雨季 (5~10 月份) ,干季 (11 月~翌年 4 月份) 降雨仅占全年降雨量的 17%。土壤为砖红壤。样地植物群落的详细情况参阅 Cao 等的研究^[15]。

1.2 试验材料与方法

(1)种子基本参数的测定 选取绒毛番龙眼、琴叶风吹楠、箭毒木和思茅木姜子种子作为试验材料。在种子散布的高峰期 ,各树种均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。每种随机抽取种子 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 0.01g ,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 0.01mm)。种子含水量测定参照 Chin 等^[16]的方法 ,每种 10 粒 ,以种子鲜重为基础计算含水量。各树种种子测量结果列于表 1。

表 1 西双版纳热带季节雨林 4 个试验树种及种子基本信息

Table 1 Seed characteristics and life form of the four studied tree species from a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna ,SW China					
试验树种 Species	散布时间 (月份) Dispersal period (Months)	种子大小 Mean seed size 长 × 宽 length × width (mm)	种子鲜重 ^① Seed fresh mass (g / seed)	种子含水量 ^② Fresh seed moisture content (%)	群落地位 ^③ Forest stratum
绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	8~9 (Aug—Sep)	20.0 × 14.0	1.82 ± 0.29	46 ± 1	CT/ST
琴叶风吹楠 <i>Horsfieldia pandurifolia</i>	5~6 (May—Jun)	33.2 × 19.2	5.91 ± 0.73	25 ± 2	ST
箭毒木 <i>Antiaris toxicaria</i>	5~6 (May—Jun)	18.1 × 13.9	2.03 ± 0.23	44 ± 1	CT/ST
思茅木姜子 <i>Litsea pierrei</i> var. <i>szemois</i>	10~11 (Oct—Nov)	18.0 × 13.4	2.65 ± 0.09	51 ± 1	ST

① 为 100 粒种子鲜重的平均值 ± 标准误 Mean ± SE of 100 seed ;② 为 10 粒种子含水量 ± 标准差 Mean ± SD of five lots of 10 seeds ;③CT : 冠层树种 canopy tree ;ST : 亚冠层树种 Subcanopy tree

(2)种子脱水处理及人工控温萌发试验 用变色硅胶对种子进行脱水处理 ,脱水时间梯度分别为 0、6、12、24、48、72、96 h 和 120 h。每个树种在各个梯度所用的种子数量为 60 粒。将脱水处理后的 30 粒种子置于培养皿中 (以琼脂为培养基) ,每皿 10 粒 ,3 组重复 ,置于人工气候箱 (MGC-300H 智能型) 内进行萌发试验。将萌发条件控制为 30℃ 恒温 ,光照强度为气候箱内全光照 (30μmol/ (m²·s)) ,光照周期设为 14h 全光与 10h 黑暗交替 ,这与当时当地的自然光周期基本吻合。空气相对湿度设为 75% (有光照) 与 90% (黑暗) 交替。每天观测种子发芽情况 ,直至种子 2 个月内不再萌发为止。每个树种经脱水处理的另 30 粒种子用于种子含水量的测定 ,每 10 粒一组 ,3 组重复。

(3)森林不同生境下的种子萌发试验 在上述选定的季节雨林样地 ,选择林窗中心和林下 ,每个树种分别设置 5 个 1m × 1m 的样方 ,按自然状态投放种子 ,即不将种子埋入土内。每个样方内投放的种子数量按如下方法确定 :在各树种母树下随机调查 5 个 1m × 1m 的样方内散布的该树种种子数 ,按调查所得平均值投放种子 (绒毛番龙眼 25 粒 ,琴叶风吹楠 20 粒 ,箭毒木 24 粒 ,思茅木姜子 15 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。

(4)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进行。该园位于 21°56′N ,101°15′E 海拔约 580m。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 ,从 8 00 到 19 00 每隔 1min 自动记录 1 次 ,连续测定 3d。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% ± 0.8% ,人工遮荫控制条件下的光照水平分别为全光照的

30% ± 1.1% ,10% ± 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

每个光处理设 3 个重复 ,共计 9 个荫棚 (规格为 8m × 8m × 2.5m)。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 1 组 ,每个树种设 3 组放置于一个荫棚内。则每个树种的播种数量为 1350 粒种子 (10 粒 × 5 盆 × 3 重复 × 3 荫棚 × 3 光处理 = 1350 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 2 个月内不再萌发为止。

1.3 数据处理与统计分析方法

种子萌发指数参考 Saxena 等^[7] ,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)

$$MPFG = \sum N_i D_i / FG$$

- (3) 萌发速率 (Rate of germination)

$$RG = \sum N_i / D_i$$

式中 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。

采用方差分析方法 (ANOVA)对不同处理下的种子萌发参数进行分析 ,所用分析软件为 SPSS12.0 (SPSS Inc. Chicago , Illinois ,USA)。

2 结果

2.1 种子脱水耐性及脱水对种子萌发的影响

4 个树种种子的初始含水量从 25% 到 51% 不等 (表 1) ,脱水耐性有较大差异 (图 1)。在脱水处理 24h 后 绒毛番龙眼的种子含水量迅速下降 ,从最初的 46% 下降到 11% ,之后该种的种子含水量下降较为缓慢 ;琴叶风吹楠和箭毒木种子含水量的下降速率表现中等 ,在经前 24h 脱水后二者的种子含水量下降了近 1/3 ,经过 96h 脱水后 ,琴叶风吹楠种子含水量从 25% 下降到 7% ,箭毒木从 44% 下降到 21% ;而思茅木姜子的种子含水量下降最为缓慢 ,经 96h 脱水后 ,种子含水量从 51% 仅下降到 42% 。所以 ,从 4 个树种的种子含水量下降趋势 ,可以将它们的种子脱水耐性划分为高、中、低 3 种类型 ,即思茅木姜子种子具有高的脱水耐性 ,琴叶风吹楠和箭毒木种子具有中等的脱水耐性 ,而绒毛番龙眼种子为低脱水耐性。

脱水对于种子萌发具有显著影响 (图 2)。绒毛番龙眼的种子在经过 12h 脱水后萌发率迅速下降为 0。琴叶风吹楠和箭毒木在经 24h 的脱水处理后种子的萌发率虽有所下降 ,但变化不大。而脱水时间超过 24h 后 种子的萌发则迅速下降。思茅木姜子种子在经短时间 (如 6 ~ 24h)的脱水处理后 ,种子萌发率较脱水前显著提高。随着脱水时间的增加 ,种子萌发率则持续下降。

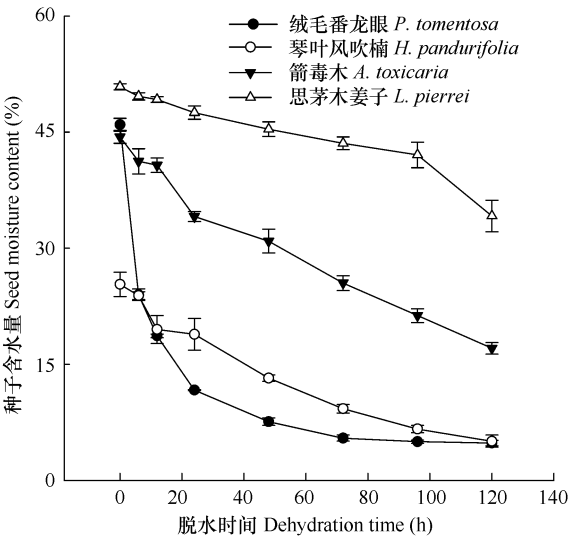


图 1 西双版纳热带季节雨林 4 个树种种子的脱水曲线

Fig. 1 Seed dehydration curves of four tree species from a seasonal tropical rain forest in Xishuangbanna , SW China

图中数据为 3 个重复 (每重复 10 粒种子)的平均值 ± 标准误

Data are mean ± SE of three lots of 10 seeds for each species

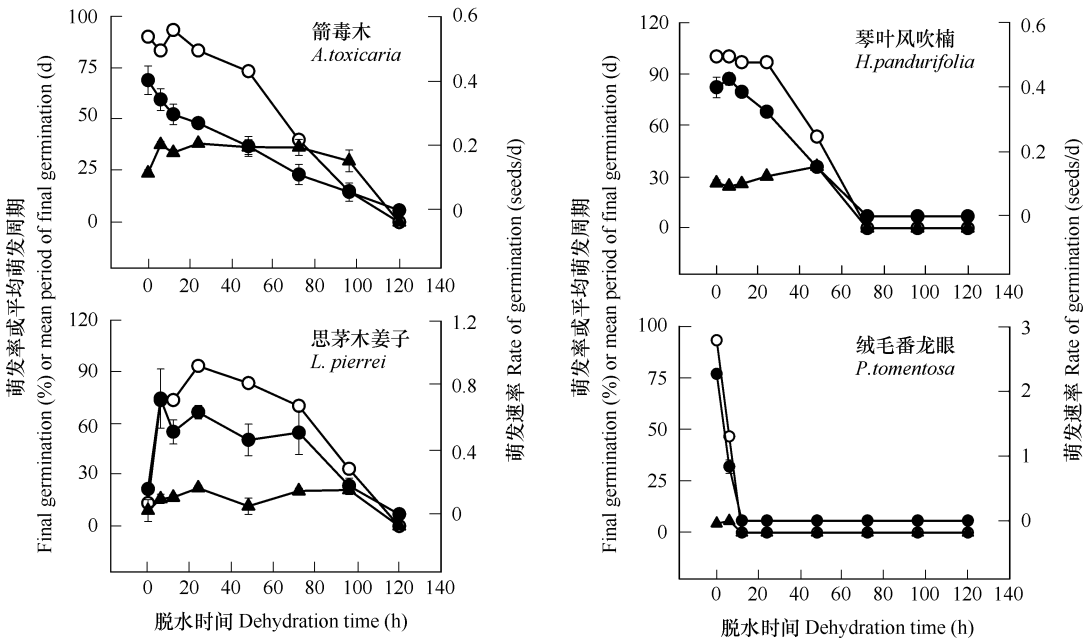


图2 西双版纳热带季节雨林四个树种经过0到120h脱水处理后的种子萌发率(—○—),平均萌发周期(—▲—)和萌发速率(—●—)

Fig. 2 Seed final germination percentage (—○—), mean period of final germination (—▲—) and rate of germination (—●—) after 0 to 120 hours of dehydrations of four tree species from a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China

图中数据为3个重复的平均值±标准误 Data are mean ± SE of 3 lots of 10 seeds for each species

2.2 林窗中心及林下的种子萌发

同一树种在森林不同生境下种子萌发表现不同(表2)。绒毛番龙眼在林窗中心和林下均具有较高的种子萌发率(>90%),且差异不显著。思茅木姜子和琴叶风吹楠在林下的萌发率显著高于林窗中心,箭毒木的萌发率在林窗中心高于林下。不同树种在同一生境下的种子萌发表现也不相同,但是无论在林窗中心还是林下,绒毛番龙眼的种子萌发率均高于其它3个树种。

表2 4个树种在西双版纳热带季节雨林林窗中心(CG)和林下(UF)以及遮荫试验3个光水平下的种子萌发率和平均萌发周期

Table 2 Final germination percentage and mean period of final germination of four tree species under three light regimes in shade houses and at the center of a forest gap (CG) and forest understory (UF) in a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, SW China

试验树种 Species	种子萌发率 Final germination percentage (mean ± SE) (%)				
	森林试验 Forest		遮荫试验 Shade house		
	CG	UF	30%	10%	3.5%
绒毛番龙眼 <i>P. tomentosa</i>	96 ± 2 ^{Aa}	95 ± 2 ^{Aa}	99 ± 1 ^{Aa}	96 ± 2 ^{Aa}	97 ± 2 ^{Aa}
琴叶风吹楠 <i>H. pandurifolia</i>	17 ± 4 ^{Bc}	28 ± 6 ^{Ab}	7 ± 1 ^{Bc}	68 ± 6 ^{Ab}	62 ± 5 ^{Ab}
箭毒木 <i>A. toxicaria</i>	74 ± 4 ^{Ab}	40 ± 5 ^{Bb}	56 ± 5 ^{Ab}	65 ± 4 ^{Ab}	37 ± 5 ^{Bbc}
思茅木姜子 <i>L. pierrei</i>	21 ± 5 ^{Bc}	54 ± 5 ^{Ab}	0	50 ± 3 ^{Ac}	33 ± 1 ^{Bc}

试验树种 Species	种子平均萌发周期 Mean period of final germination (mean ± SE) (d)				
	森林试验 Forest		遮荫试验 Shade house		
	CG	UF	30%	10%	3.5%
绒毛番龙眼 <i>P. tomentosa</i>	5 ± 1 ^{Ac}	5 ± 1 ^{Ad}	5 ± 1 ^{Ab}	5 ± 1 ^{Ac}	5 ± 1 ^{Ad}
琴叶风吹楠 <i>H. pandurifolia</i>	34 ± 1 ^{Ab}	32 ± 1 ^{Ab}	40 ± 2 ^{Aa}	33 ± 2 ^{Bb}	28 ± 2 ^{Bc}
箭毒木 <i>A. toxicaria</i>	25 ± 2 ^{Abc}	19 ± 1 ^{Ac}	48 ± 2 ^{Aba}	44 ± 1 ^{Bb}	49 ± 2 ^{Ab}
思茅木姜子 <i>L. pierrei</i>	207 ± 2 ^{Aa}	206 ± 1 ^{Aa}	0	72 ± 3 ^{Aa}	72 ± 3 ^{Aa}

不同的大写字母表示同一树种在遮荫试验不同光水平下或者森林试验林窗中心和林下的种子萌发特征差异显著 ($P < 0.05$);不同的小写字母表示不同树种在遮荫试验同一光水平下或者森林试验同一生境条件下的种子萌发特性差异显著 ($P < 0.05$) Different capital letter indicates a significant difference among three light regimes or between CG and UF for final germination percentage of the same species ($P < 0.05$); Different lowercase letter indicates a significant difference among four species under the same light regime or at the same habitat in the forest ($P < 0.05$)

4 个树种在同一生境结束萌发的时间不同 (表 2)。无论在林窗中心还是林下 4 个树种的平均萌发周期差异显著。例如 绒毛番龙眼在 1 周内即可结束萌发 ,思茅木姜子则需要约 7 个月的时间 ,这与种子的脱水耐性密切相关。而同一树种在不同生境下的萌发周期差异不明显。

2.3 不同光处理的种子萌发特性

表 2 的结果显示 除绒毛番龙眼外 ,其它 3 个树种的种子萌发率在 3 个光处理间差异显著。琴叶风吹楠和思茅木姜子的种子萌发率在 30% 光水平下显著低于 10% 和 3.5% 光水平 ,箭毒木的种子萌发率在 30% 和 10% 光水平下显著高于 3.5% 光水平 ,绒毛番龙眼的种子萌发率在 3 个光水平下无显著性差异且均 >95%。在同一光照水平下 ,不同树种的种子萌发率显著不同。例如 ,绒毛番龙眼的种子萌发率总是最高 ,思茅木姜子在 30% 光处理下未萌发 ,而在 10% 和 3.5% 光水平下 4 个树种均能萌发。

不同光处理下的绒毛番龙眼在相同的时间内 (约 5d)就结束种子萌发 ,而琴叶风吹楠、箭毒木和思茅木姜子在不同光处理下的平均萌发周期显著不同 (表 2)。同一光水平下 ,平均萌发周期从小到大的顺序均为 绒毛番龙眼 < 琴叶风吹楠 < 箭毒木 < 思茅木姜子 (30% 光水平下思茅木姜子未萌发)。

对比遮荫试验和森林萌发试验发现 除绒毛番龙眼外的其余 3 个树种的平均萌发周期在两个试验中差异显著 ($P < 0.05$) ,如 遮荫试验中思茅木姜子的平均萌发周期在 10% 和 3.5% 光水平下为 72 d ,在林窗中心和林下约为 207 d (近 7 个月) ,而琴叶风吹楠和箭毒木的在遮荫试验中的平均萌发周期也显著高于森林内部相同光环境 (即 30% 林窗中心 3.5% 林下)。

3 讨论

3.1 种子的休眠性

Baskin 和 Baskin [14]以种子是否具有透水性的种皮 ,胚是否发育完全和结束萌发的时间 (30d)为标准 ,将种子划分为生理休眠 (physiological dormancy)、形态休眠 (morphological dormancy)、形态生理休眠 (morpho-physiological dormancy)、物理休眠 (physical dormancy)和综合休眠 (combinational dormancy) 5 种休眠类型。在非洲热带森林中 ,樟科 (Lauraceae)的两个顶极树种 (*Beilschmiedia kweo* 和 *Ocotea usambarensis*)的种子持续萌发时间分别为 3 个月和 7 周 ,表明至少部分顶极树种的种子具有休眠性 [18]。Baskin 和 Baskin [19]对 1098 种热带地区的顶极树种种子休眠性的研究结果显示其中 42.7% 的树种具有不同休眠类型的种子 ,Sautu 等 [4]在巴拿马热带季节雨林中也发现 48% 的顶极树种的种子具有不同类型的休眠。

除箭毒木外 ,本试验的其他 3 个树种的种子休眠性未见报道。绒毛番龙眼属无患子科 (Sapindaceae) ,本科植物的种子具有不透水的种皮或果皮 [20] ,绒毛番龙眼的种子在 1 周时间内即结束萌发 ,符合 Baskin 和 Baskin [14]划分的无休眠种子的标准 ,属无休眠种子。肉豆蔻科 (Myristicaceae)风吹楠属 (*Horsfieldia*)的植物具有尚未完全发育的胚 [21] ,本属植物的种子具有形态休眠或形态生理休眠 [20]。种子具有未完全发育的种胚并且萌发时间小于 30d 的为形态休眠 ,大于 30d 的为形态生理休眠 [14] ,琴叶风吹楠种子的平均萌发周期小于 30d (图 2) ,属于形态休眠。箭毒木为桑科植物 ,桑科植物种子的胚发育完全并具有透水的种皮 ,应产生无休眠或生理休眠的种子 [20] ,箭毒木种子萌发时间小于 30d ,属于无休眠种子 ,与 Ng [21]的结果一致。木姜子属 (*Litsea*)的植物具有透水性的种皮 [20, 22]以及完全发育的胚 [23] ,产生无休眠或具生理休眠的种子 [14] ,思茅木姜子种子萌发时间小于 30d ,属于无休眠种子。

3.2 种子的干燥敏感性

Tweddle 等 [3]报道在热带雨林中 52% 的顶极树种产生干燥敏感性的种子 ,并且这些种子同时具有干燥敏感性和无休眠性的频率很高。本试验中的 4 个树种均为季节雨林中的顶极树种 ,产生干燥敏感性的种子 (图 2) ,除琴叶风吹楠外 ,其它 3 种均为无休眠种子 ,支持 Tweddle 等 [3]的结论。

4 个树种的种子均具有较高的萌发速度 (图 2) ,通过迅速萌发的方式能够减少种子被捕食的数量 ,从而使其幼苗能够获得最长的生长时间 [3, 24]。然而 ,快速萌发也将整个更新的幼苗种群完全暴露给幼苗捕食者 ,一旦环境条件发生突变或者被捕食者大量取食 ,意味着有可能导致更新失败。本试验中 ,琴叶风吹楠的种子

即具有干燥敏感性,同时具有休眠性,这种策略是树种对于整个种子和幼苗阶段生物进化压力的折中选择^[4]。

3.3 光对种子萌发的影响

高光条件下会导致种子温度升高,种子含水量下降,进而影响种子萌发率^[9]。本试验中,绒毛番龙眼的种子萌发率在所有光处理下(包括人工遮荫试验和野外种子萌发试验)均大于95%且全部种子在1周时间内萌发;思茅木姜子在高光条件(30%)下不能萌发,而林窗中心的种子萌发率显著低于林下(表2)。

红光(R)/远红光(FR)(R/FR)值的改变可能会抑制种子的萌发^[25],森林试验中,并未测量林下以及林窗中心的R/FR值,光经过林冠到达林下后,R/FR值由1.2降低到0.2,因此林下的R/FR值低于林窗中心^[26]。本试验的结果显示2个树种在林下的萌发率显著高于林窗中心;1个树种在林窗中心的萌发率显著高于林下;1个树种在两种生境条件下无显著性差异(表2),可见R/FR值的改变对本试验的4个树种的种子萌发无影响,与Kyereh等^[9]的研究结果一致。

3.4 季节性降水与种子散布及萌发的关系

热带季节雨林中,季节性降雨对种子萌发有重要影响^[2,24]。Sautu等^[4]通过对100种巴拿马热带季节雨林树种的种子研究发现,大部分产生顽拗性种子的树种选择在雨季散布种子。图3显示了4个树种种子散布的时间和西双版纳近40a月平均降雨量的关系,绒毛番龙眼在8月底~9月初散布种子,此时降雨高峰期刚过,为雨季末期;琴叶风吹楠和箭毒木在5~6月份散布种子,这段时间是雨季初期,降雨量比干旱季大幅度增加,但是距雨季降水的高峰期还有一段时间;思茅木姜子在10月底~11月初散布种子,此时为干旱季初期,月平均降雨量已经降到100mm以下,并且在随后的6个月里降水更为缺少。

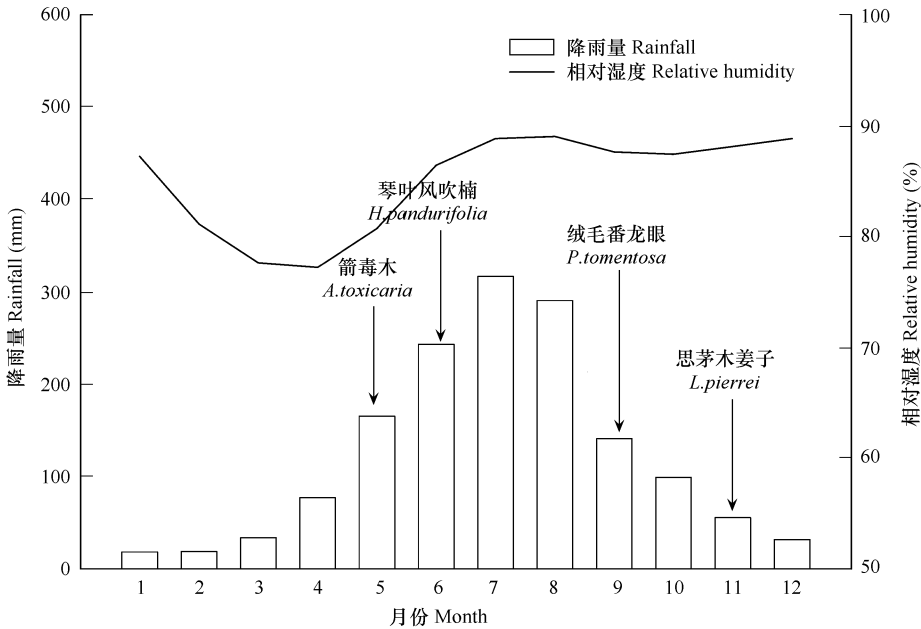


图3 西双版纳热带季节雨林4个树种种子散布时间与西双版纳月平均降雨量关系

Fig. 3 Time of seed dispersal in relation to monthly rainfall of four tree species from a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China 种子散布时间用箭头指出,月平均降雨量和平均空气相对湿度为西双版纳近40a降雨量和空气湿度的月平均值 Time of seed dispersal is indicated by arrows; The monthly rainfall and monthly relative humidity are the means of recent 40 years in Xishuangbanna

4个树种种子散布的时间存在着雨季末期、雨季初期和干旱季初期差异,同时脱水耐性也有低、中、高之分,通过对比发现,种子散布时间和种子脱水耐性存在一定联系:雨季末期散布的绒毛番龙眼,种子脱水耐性低;雨季初期散布的琴叶风吹楠和箭毒木,种子具有中等的脱水耐性;而干旱季初期散布的思茅木姜子,种子具有高的脱水耐性。表2显示,除绒毛番龙眼外的3个树种在遮荫试验和森林试验中平均萌发周期显著不

同 ,季节性降水是造成这种差异的主要原因。雨季初期散布的琴叶风吹楠和箭毒木种子具有中等的脱水耐性 ,能够保证种子在降水高峰到来时具有较高的存活率 ,但是遮荫试验中对种子采取规律性的浇水 ,没有体现自然降水增减的变化 ,从而造成琴叶风吹楠和箭毒木在遮荫试验中的平均萌发周期大于森林试验 ,思茅木姜子在干旱季初期散布种子 ,高的脱水耐性有助于种子经过 6 个月的干旱季后保持一定的存活率 ,遮荫试验我们保证了种子萌发的水分条件 ,而森林种子萌发过程中没有浇水 ,导致干旱季森林土壤水分由于降水的缺少而干燥 ,因此森林试验中思茅木姜子的种子平均萌发周期显著高于遮荫试验。上述结果表明季节性降水对于种子的散布和萌发具有重要影响。具有较强干燥耐性种子的树种选择在干旱季传播 ,而干燥耐性相对较差的树种选择雨季传播种子 ,体现了植物对时间和空间等生态条件充分利用的能力。

3.5 有关人工繁育的建议

扩大繁育和栽培是人工促进珍稀植物保护的最直接和有效的方案。对于自然状态下种子萌发率较低或者萌发时间较长的树种 ,可以预先处理种子 ,从而获得最大的种子萌发率或缩短种子萌发的时间 ,为合理安排繁育幼苗的时间和空间创造便利条件。预先处理要综合考虑种子的萌发特性、休眠性和干燥敏感性等各方面因素 ,例如 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 ,琴叶风吹楠和箭毒木在雨季初期的 5 ~ 6 月份散布种子 ,在一定时间内能够保持较高的种子萌发率 ,若育苗的时间和空间有限 ,综合考虑种子萌发周期和脱水耐性等因素 ,要先对琴叶风吹楠种子进行处理 ,刚刚散布的思茅木姜子种子萌发率低 ,可先将其种子进行一定程度的脱水处理 ,并保证苗床的土壤湿度在一定水平 ,这样能够显著提高种子的萌发率 ,缩短繁育时间。此外 ,在 10% 光水平下 4 个树种都能获得较高的种子萌发率 ,因此种子萌发时要注意将遮荫水平控制在最优光强下进行。

References :

[1] Grubb P J. The maintenance of species-richness in plant communities :the importance of the regeneration niche. *Botanical Review* ,1977 ,52 :107 — 145.

[2] Garwood N C. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama :A community study. *Ecological Monographs* ,1983 ,53 (2) :159 — 181.

[3] Tweddle J C ,Dickie J B ,Baskin C C , *et al.* Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology* ,2003 ,91 (2) :294 — 304.

[4] Sautu A ,Baskin J M ,Baskin C C , *et al.* Studies on the seed biology of 100 native species of trees in a seasonal moist tropical forest ,Panama , Central America. *Forest Ecology and Management* ,2006 ,234 :245 — 263.

[5] Kermode A R ,Finch-Savage B E. Desiccation sensitivity in orthodox and recalcitrant seeds in relation to development. In :Black M ,Pritchard H W. eds. *Desiccation and Survival in Plants :Drying Without Dying* ,Wallingford :CAB International ,2002. 149 — 184.

[6] Pritchard H W ,Daws M I ,Fletcher B J , *et al.* Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical African dryland trees. *American Journal of Botany* ,2004 ,91 (6) :863 — 870.

[7] Vázquez-Yanes C ,Orozco-Segovia A. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* ,1993 ,24 :69 — 87.

[8] Whitmore T C. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In :Swaine M D ,ed. *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedling*. Paris :Parthenon Publishing Group ,1996. 1 — 39.

[9] Kyereh B ,Swaine M D ,Thompson J. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology* ,1999 ,87 (5) :772 — 783.

[10] Dickie J B ,Pritchard H W. Systematic and evolutionary aspects of desiccation tolerance in seeds. In :Black M ,Pritchard H W ,eds. *Desiccation and Survival in Plants :Drying Without Dying* ,Wallingford :CAB International ,UK ,2002. 239 — 259.

[11] Cao M ,Zou X M ,Warren M , *et al.* Tropical forests of Xishuangbanna ,China. *Biotropica* ,2006 ,38 (3) :306 — 309.

[12] Wu Z Y. *Vegetation of China*. Beijing :Beijing Science Press ,1980.

[13] Fu L G. *The Rare and Endangered Plant in China*. Shanghai :Shanghai Education Press ,1989.

[14] Baskin J M ,Baskin C C. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* ,2004 ,14 :1 — 16.

[15] Cao M ,Zhang J H ,Feng Z L , *et al.* Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna ,South-West China. *Tropical Ecology* ,

1996 , 37 : 183 — 192.

[16] Chin H F , Krishrapillay B , Stanwood P C. Seed Moisture : Recalcitrant vs. Orthodox seeds. Wisconsin , USA : CSSA special publication , 1989.

[17] Saxena A , Singh D V , Joshi N L. Autotoxic effects of pearl millet aqueous extracts on seed germination and seedling growth. Journal of Arid Environments , 1996 , 33 (2) : 255 — 260.

[18] Msanga H P. Seed Germination of Indigenous Trees in Tanzania. Edmonton , Canada : Canadian Forest Service , Northern Forestry Centre , 1998.

[19] Baskin C C , Baskin J M. Seed dormancy in trees of climax tropical vegetation types. Tropical Ecology , 2005 , 46 (1) : 17 — 28.

[20] Baskin C C , Baskin J M. Seeds. Ecology , Biogeography , and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego , California , USA : Academic Press , 1998.

[21] Ng F S P. Manual of Forest Fruits , Seeds and Seedlings. Kuala Lumpur : Forest Research Institute Malaysia , 1992.

[22] Baskin J M , Baskin C C , Li X. Taxonomy , anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. Plant Species Biology , 2000 , 15 : 139 — 152.

[23] Martin A C. The comparative internal morphology of seeds. The American Midland Naturalist , 1946 , 36 : 513 — 660.

[24] Daws M I , Garwood N C , Pritchard H W. Traits of recalcitrant seeds in a semi — deciduous tropical forest in Panama : Some ecological implications. Functional Ecology , 2005 , 19 : 874 — 885.

[25] Pons T L. Seed response to light. In : Fenner M. ed. Seeds : The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 2nd edition. Wallingford : CAB , International , UK , 2000. 237 — 260.

[26] Smith H. Light quality , photoperception , and plant strategy. Annual Review of Plant Physiology , 1982 , 33 : 481 — 518.

参考文献：

[12] 吴征镒 , 中国植物志. 北京 : 科学出版社 , 1980.

[13] 傅立国 , 中国珍稀濒危植物. 上海 : 上海教育出版社 , 1989.