•研究报告•

西双版纳望天树林种子雨9年动态

窦丽娜^{1,2} 张文富¹ 邓晓保¹ 曹敏^{1*} 唐勇¹

1 (中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 种子雨是森林生态系统过程的重要组成部分。虽然国内外已有部分关于种子雨的研究, 但多数集中在温带和亚热带地区, 热带地区种子雨的长期监测研究仍显不足。为全面了解热带森林种子雨输入的数量动态和物种组成的长期规律, 本文对我国西双版纳望天树(*Parashorea chinensis*)林群落水平上9年(2008年5月至2017年4月)的种子雨输入进行了研究。9年共收集到木本植物的种子226种8,993,224粒, 其中大型种子(I-1型) 77种9,779粒; 中型种子(I-2型) 61种24,237粒; 小型种子(I-3型) 72种83,399粒; 粒状微小种子(II-1型) 13种1,215,235粒; 粒状极小种子(II-2型) 1种7,244,667粒; 细丝状种子(II-3型) 2种415,907粒。种子雨输入量排名前10位的优势种贡献了70%以上的种子数量。各类型种子的种子雨输入量均具有年际波动, 呈“大小年”的交替变化, 间隔期为1–2年, 物种组成也呈现一定的年际差异。持续9年的监测中, 每类型种子至少观察到了1次大年结实事件。

关键词: 热带森林; 种子雨; 物种组成; 年际动态; 大年结实

Nine-year seed rain dynamics in *Parashorea chinensis* forest in Xishuangbanna, Southwest ChinaLina Dou^{1,2}, Wenfu Zhang¹, Xiaobao Deng¹, Min Cao^{1*}, Yong Tang¹

1 CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Seed rain patterns are a crucial influence on plant regeneration. Although it is very challenging to understand the dynamics of seed rain, long-term monitoring of seeds can provide useful insights. In this study, we monitored seed rain patterns of forests dominated by *Parashorea chinensis* in Xishuangbanna, Southwest China for nine years. We recorded 8,993,224 seeds belonging to 226 species, between May 2008 and April 2017. We categorized seeds of 77 species as large, 61 species as medium, 72 species as small, 13 species as tiny, 1 species as infinitesimally grainy seed and 2 species as filamentous. More than 70% of all seeds belong to the top 10 dominant species. Seeds of all types showed pronounced inter-annual variation for both seed number and species number. At least one mast seeding was observed for each of the seed type during nine years.

Key words: tropical forest; seed rain; species composition; inter-annual variation; mast seeding

种子雨是在特定的时间和空间内从母株上散落的种子(Harper, 1977), 是植物种群扩散的重要途径之一(Fenner & Thompson, 2005), 同时也是森林幼苗库和土壤种子库的主要种子来源, 它直接影响到植物种群的数量变化、群落的物种配置、分布格局以及整个群落的更新过程(Nathan & Muller-

Landau, 2000), 对于预测森林群落的变化规律具有重要意义。多年生植物生活史中开花结果的次数、间隔的时间以及种子产量的变化反映了植物重要的生殖对策进化过程(Janzen, 1976; Kelly, 1994; 陈波等, 2003)。树木的开花结实规律及其影响因素的研究对于认识森林群落演替和种群动态、物种与环

收稿日期: 2018-04-04; 接受日期: 2018-05-15

基金项目: 国家重大科学研究计划(2014CB954100)和中国科学院“一三五”专项(2012XTBG-T01)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: caom@xtbg.ac.cn

境因子的相互作用等均有重要意义(徐亮等, 2004)。

以往的研究发现, 森林中有很多树种并非每年都会开花结实、散布种子。种子产量在年际间的同步变异现象称为植物的大年结实(mast seeding) (Kelly, 1994), 它广泛存在于很多植物种类中(Kelly & Sork, 2002)。大年结实是指种子产量年际间的显著差异, 而不是指种子产量长期观测的平均值波动(Pearse et al, 2016), 这种年际间的变化对种群、群落和生态系统的过程都有深刻的影响(Wright et al, 1999), 甚至还会影响部分动物的种群动态(Ostfeld et al, 1996; Jensen et al, 2012)。

大多数树种结实数量会在种群水平上表现出较大的年际变化(Herrera, 1998; Ishihara & Kikuzawa, 2009; Rapp et al, 2013), 且大量结实现象存在不同的间隔期, 一般出现在少量结实后的一至多年, 包括热带和温带的森林树种、草本植物等在内的许多植物都具备这样的特性(Schnurr et al, 2002; Shalom et al, 2012)。前期研究发现, 东南亚的热带雨林每隔3–8年就会有1次大量结实事件发生(Appanah, 1985, 1993; Ashton et al, 1988; Curran et al, 1999)。例如, 印度尼西亚婆罗洲的热带雨林10年中出现过3次大量结实事件(Breareley et al, 2007)。马来西亚低地雨林中的龙脑香科植物在1–11年期间, 会间隔期不规则地出现大年开花和大年结实同步的现象(Sun et al, 2007)。中国西双版纳热带季节雨林的望天树(*Parashorea chinensis*)也具有明显的大年结实现象(殷寿华和帅建国, 1990; 闫兴富和曹敏, 2008)。在亚热带和温带森林中, 许多树种也会每隔几年产生大量种子, 而其他年份没有或很少有种子产生, 如在我国台湾福山的亚热带季节雨林中, 种子雨输入量也呈现明显的“大小年”波动现象, 周期为1–5年(Chang-Yang et al, 2016)。浙江古田山的亚热带常绿阔叶林在4年的观测期中, 种子雨输入量呈现U型变化趋势, 且第一年种子雨数量最大(杜彦君和马克平, 2012)。美国密歇根州温带森林种子产量出现大年的周期一般是3–5年(Norton & Kelly, 1988; McEuen & Curran, 2004)。新西兰南岛的茛木(*Dacrydium cupressinum*)林在33年的观测期间随机地出现了15个种子大年(Norton & Kelly, 1988)。

大年结实被认为是调节捕食者种群数量(Silvertown, 1980; Kelly, 1994; 谢宗强等, 1998; Kelly & Sork, 2002)、提高植物授粉效率、促进种子散布

和增大被取食后存活概率的一种适应策略(Kelly & Sork, 2002; 孙明洋等, 2011)。然而, 对于造成森林树种大年结实的近因(proximate factor)和终极原因(ultimate factor), 目前还存在较大争议。但捕食者饱食假说(predator satiation)和传粉效率假说(pollination efficiency)在几个树种的种子大年结实研究中已得到印证(Ashton et al, 1988; Breareley et al, 2007; Pearse et al, 2016), 所以这二者可能是较容易被接受的解释。当然, 植物的大年结实现象应该是生物与非生物因素相互作用的结果, 但在群落水平上, 我们仍然希望通过长期监测数据, 呈现不同森林类型种子雨动态的基本规律。

由于西双版纳的望天树林受到季风影响, 每年都要经历一个相对长的旱季, 并且其中有部分树种具有集中结实现象, 如望天树种群每隔3–4年出现一次集中结实现象(殷寿华和帅建国, 1990), 因此, 我们提出如下科学假设: 此类森林的种子雨总输入量和优势种种子雨输入量在一定程度上具有年际变化, 而在部分优势树种集中结实的年度, 群落水平上种子雨输入量的动态特征更为突出。因此, 本研究基于西双版纳补蚌20 ha大样地种子雨9年的监测数据, 试图阐明西双版纳望天树林中种子雨输入数量和物种组成的长期动态变化规律, 丰富我们对热带季节雨林生态系统过程的理论认识, 为今后深入揭示其驱动机制提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

西双版纳傣族自治州位于云南省西南部(21°08′–22°36′ N, 99°56′–101°50′ E), 其东部、南部与老挝接壤, 西部与缅甸毗邻。该区是横断山系南端无量山脉和怒山山脉的余脉, 地貌以山原为主, 海拔变化范围为491–2,429 m(兰国玉等, 2008)。气候类型属于热带季风气候(Cao et al, 2006; Zhu, 2006), 雨季和旱季交替明显(朱华等, 2001)。年均温在21℃左右, 年降水量1,500 mm左右, 全年可分为旱季(11月到翌年4月)和雨季(5–10月), 全年80%以上的降水集中在雨季, 旱季降水量稀少。森林类型主要为热带季节雨林、热带季雨林和热带山地常绿阔叶林等(Zhu, 2006)。

1.2 研究样地

研究样地位于西双版纳傣族自治州勐腊县补

蚌村南贡山东部斑马山脚(101°34'26"—101°34'47" E, 21°36'42"—21°36'58" N), 海拔为709.27–869.14 m。样地面积为20 ha (400 m × 500 m), 被划分成500个20 m × 20 m的样方, 每个样方再划分为16个5 m × 5 m的小样方。整个样地向西偏斜19°, 地形变化较为复杂, 流经样地的3条溪流沟谷底部平缓, 沟谷两侧坡度较陡。样地中沟谷底部以及两侧坡面是热带季节雨林, 林冠上层高达50–60 m, 以望天树为主, 中下层优势种为绒毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)、番龙眼(*Pometia pinnata*)、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、云树(*Garcinia cowa*)、蚁花(*Orophea laui*)等(Cao et al, 2008)。样地山脊部分为山地常绿阔叶林, 主要树种为短刺锥(*Castanopsis echinocarpa*)等, 乔木的上层高度约20 m, 树木胸径为25–50 cm (Cao et al, 2008; 兰国玉等, 2008)。

1.3 种子雨收集器的布置

参考巴拿马BCI 50 ha热带森林动态监测样地的种子雨收集器布置方法(Harms et al, 2000; Wright et al, 2005), 在西双版纳蚌望天树林20 ha动态监测样地内设置了150个种子雨收集器(图1)。设置时尽量使这些收集器均匀地覆盖整个样地, 相互之间的距离在20 m以上, 主要运用“十字法”将整个样地划分为对称的4块区域, 每一区域内采用“梅花法”以20 m × 20 m的样方作为基本单位进行相同的布置。种子雨收集器位于每个20 m × 20 m的样方内左

下角的次级样方10 m × 10 m的中心位置。

1.4 种子雨的收集

从2007年11月21日开始种子雨收集, 一直持续至今。每2周对150个种子收集器内的凋落物进行收集、分类。将果实、种子与枯枝落叶等分开, 以每个种子收集器为单位进行人工分拣(分拣时不考虑动物粪便中的种子), 肉眼观察果实和种子的大小、形状、颜色、成熟度等, 并根据果实和种子的形态特征分成以下5类: (1)成熟完好的果实或种子; (2)成熟被害果实或种子; (3)未成熟完好果实或种子; (4)未成熟被害果实或种子; (5)含有种子的果实碎片。分别对各类型的果实和种子计数, 如收集到的是果实, 则按照该物种野外大量采集果实样本所得的种子平均数进行换算记录。选取完好的果实或种子作为标本请专家进行种类鉴定。鉴定后使用信封分装种子, 放置烘箱65°C连续烘干48 h, 取出后迅速用电子天平称量干重, 记录并保存。

为保持数据的完整性, 本项研究中只使用了2008年5月1日(雨季初期)至2017年4月30日(旱季末期)期间的种子雨数据, 且只计数木本植物(乔木、灌木、木质藤本)成熟完整的种子。

1.5 种子的分级

到目前为止, 科学界尚未给出统一的种子大小的分类系统。针对不同的森林类型和研究目标, 对种子大小的分类依据也不同, 因为不同植物的种子

图1 种子雨收集器的设置。(A)种子雨收集器结构示意图;(B)种子雨收集器在样地中的分布, 横坐标、纵坐标分别指20 ha大样地的宽度和长度。

Fig. 1 Seed trap units setting. (A) Schematic of seed trap; (B) Distribution of seed traps in the plot; X- and Y-axes represent the width and length of the 20 ha plot, respectively.

大小、形状、质量等性状差异较大。这暗示着不同种子传播的生态学策略不同:大种子一般为重力传播或动物传播,而极小种子一般为风播。在物种丰富的森林中,研究群落水平上的种子雨动态、种子扩散等现象时,如果种子形态大小、传播方式等差异过大,直接进行种子数量的对比就没有太大的生态学意义。例如,番龙眼的种子体型巨大,为20.0 mm × 14.0 mm (于洋等, 2007), 千粒重为1,936 g (文彬等, 2002), 而大叶钩藤(*Uncaria macrophylla*)的种子则极为细小, 千粒重仅0.025 g (马信祥等, 1998), 团花(*Neolamarckia cadamba*)种子的千粒重也仅为0.04–0.05 g (朱先成等, 2005)。这两类种子差异很大, 因此它们的种子数量不具有可比性。并且根据种子重量和大小, 推测上述两类种子的散布策略也是不一样的:前者主要是靠重力传播和动物传播, 而后者主要是靠风播。

Willson等(1990)将种子的主要传播方式分为三级, 即动物传播(animal dispersal)、风传播(wind dispersal)和独立传播(“unassisted” dispersal); Smythe (1970)在对BCI样地中结实季节性和种子扩散的研究中发现, 能够被食果类动物取食吞咽的种子长度很少超过1.5 cm, 所以使用1.5 cm作为长度界定值, 将种子划分为3种类型: > 1.5 cm、< 1.5 cm和一些依靠风传播的种子。

在参考上述种子分级方法的基础上, 结合研究区域的实际情况, 我们提出了适合于本样地的种子分级新方案, 并根据种子长度对其进行分类比较, 以增加种子数据的可比性。根据样地中收集到的种子大小情况, 将种子分为两大类:一类是可以目视直接计数的种子, 体型相对较大、数量相对较少;另一类是难以目视计数的种子, 体型小、数量巨大, 只能在解剖镜下通过少量取样计数之后, 按比例估算种子的总量。具体方案如下:

(I)可以计数的种子(countable seeds), 包括: (I-1)大型种子(large-sized seeds), 种子长度 ≥ 1.5 cm, 多为可被大型动物取食和散布的种子; (I-2)中型种子(medium-sized seeds), 0.7 cm $\leq$ 种子长度 < 1.5 cm, 主要被小型哺乳动物(如啮齿类等)取食和散布, 长度很少超过1.5 cm; (I-3)小型种子(small-sized seeds), 0.2 cm $\leq$ 种子长度 < 0.7 cm, 多为鸟类传播的树种种子, 如粉绿野桐(*Mallotus garrettii*)、中平树(*Macaranga denticulata*)等。

(II)难以计数的种子(uncountable seeds), 包括: (II-1)粒状微小种子(tiny grainy seeds), 长度 < 0.2 cm, 如部分榕属植物(*Ficus* spp.)、海桐叶柃(*Eurya pittosporifolia*)等; (II-2)粒状极小种子(infinitesimally grainy seeds), 风播, 仅团花一个种; (II-3)细丝状种子(filamentous seeds), 风播, 仅包括八宝树(*Duabanga grandiflora*)和大叶钩藤两个种。

1.6 数据处理和分析

采用变异系数(CV)评估种子雨输入量的年际变异 CV_{years} , 即收集到的种子总数的标准偏差除以平均值即为各类种子的年际变异系数($CV_{\text{years}} = SD/\text{mean}$) (Kelly, 1994)。按照种子分级方式, 分别计算各类种子的年际变异系数, 同时计算所有物种的年际变异系数。

采用R 3.4.2 (R Core Team, 2016)和SigmaPlot进行数据的分析、统计和绘图。

所有植物拉丁名参照*Flora of China* (Editorial Committee of Flora of China, 1989–2013)。

2 结果

2.1 种子雨输入量和物种数量

在2008年5月1日至2017年4月30日的9年时间里, 共收集到成熟完整种子的木本植物(乔木、灌木、木质藤本) 226种8,993,224粒(不包括未鉴定物种以及草本植物的成熟完整种子4,491粒、成熟果实65个)(表1)。在可计数的种子(I型)中, 大型种子(I-1型)的输入量最少, 为9,779粒, 小型种子(I-3型)的输入量最多, 为83,399粒。在难以计数的种子(II型)中, 粒状极小种子(II-2型, 即团花)的输入量最大, 细丝状种子(II-3型)的输入量最少(表1)。

观察物种数量可以发现, 可计数的种子(I型)的物种数量最多, 达210种(占总物种数的92.9%); 而难以计数的种子(II型)物种数仅16种(占总物种数的7.1%)。综合两大类种子可以看出, 虽然可计数的种子雨输入量仅占种子总输入量的1.31%, 远远小于难以计数的种子雨输入量, 但其物种数量远远超过难以计数的种子物种数。

从种子输入的年际差异来看, 在I型种子中, 中型种子(I-2型)的年际变异系数最大, 小型种子(I-3型)的年际变异系数最小(表1)。II型种子输入的年际变异系数整体较I型种子高, 且变异系数普遍偏大(表1)。从物种水平上来看, 仅有5个物种种子雨的年

表1 西双版纳望天树林9年中采集到的全部成熟完整种子个体数、种子密度和物种数量

Table 1 Number of seeds, seed density and number of species during 9 years in *Parashorea chinensis* forest, Xishuangbanna

种子类型 Seed type	种子数 No. of seeds	种子密度 Seed density (seeds·m ⁻² ·yr ⁻¹)	物种数 Species	年际变异 系数 CV _{years}
I-1	9,779	14.5	77	0.35
I-2	24,237	35.9	61	0.50
I-3	83,399	123.6	72	0.28
小计 Subtotal	117,415	174.0	210	0.24
II-1	1,215,235	1,800.3	13	0.72
II-2	7,244,667	10,732.8	1	0.81
II-3	415,907	616.2	2	0.73
小计 Subtotal	8,875,809	13,149.3	16	0.69
总计 Total	8,993,224	13,323.3	226	0.68

I-1: 大型种子; I-2: 中型种子; I-3: 小型种子; II-1: 粒状微小种子; II-2: 粒状极小种子; II-3: 细丝状种子。
I-1, Large-sized seeds; I-2, Medium-sized seeds; I-3, Small-sized seeds; II-1, Tiny grainy seeds; II-2, Infinitesimally grainy seeds; II-3, Filamentous seeds.

际变异低于0.5, 其余物种种子雨的年际变异均大于0.5, 有122个物种达到了2.0以上(图2), 整个样地种子雨输入总量年际变异系数的中位数为1.59。

2.2 种子雨输入量的年际动态

6种类型的种子雨输入量在9年间均呈现明显的年际变化, 相邻年份的种子雨输入量差距明显, “大小年”交替出现, 间隔期为1–2年, 且9年中至少观察到了1次大量结实事件(图3)。

大型种子(I-1型)除第1年(2008–2009年度)种子雨输入量较小外, 随后5年都呈现为种子大年与小年交替出现的现象, 但最后3年的种子雨输入量相对较为稳定, 种子雨输入量的最大值出现在第3年(2010–2011年度), 为1,800粒, 这一年为假海桐、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)、望天树、番龙眼、华马钱(*Strychnos cathayensis*)、望谟崖摩(*Aglaia lawii*)的种子大年。第6年(2013–2014年度)种子雨输入量出现了最小值, 为577粒。中型种子(I-2型)除第7年(2014–2015年度)种子雨输入量偏小外, 其余年份也为种子大年与小年交替出现, 最大值出现在第8年(2015–2016年度), 为5,548粒, 这一年为短刺锥、

图2 226个物种2008–2017年种子雨输入量年际变异系数频率分布图

Fig. 2 Frequency histogram of coefficients of annual variation in seed rain input (number of species) for 226 species during 2008–2017

图3 2008–2017年间6种类型种子雨输入量的年际变化。6种类型种子的含义同表1。

Fig. 3 Variations in the annual input for six types of seeds during 2008–2017. Seed types are the same as in Table 1.

毛叶岭南酸枣(*Spondias lakonensis* var. *hirsuta*)、酸苔菜(*Ardisia solanacea*)的种子大年。小型种子(I-3型)前6年基本符合种子“大小年”交替出现的规律,但最后3年趋于平稳,种子输入量最大值发生在第3年(2010–2011年度),为13,849粒,这一年逢小萼菜豆树(*Radermachera microcalyx*)、狭叶一担柴(*Colona thorelii*)、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)、云南黄杞(*Engelhardia spicata*)、浆果乌柏(*Balakata baccata*)的种子大年。而后一年种子雨输入量迅速下降,成为此类型种子输入量的最小年(图3)。在这3类种子(I型种子)中,有些物种在小年中甚至没有收集到成熟完整的种子。

粒状微小种子(II-1型)前5年的输入量呈现U型变化,即第1年(2008–2009年度)和第5年(2012–2013年度)的种子雨输入量高于中间3年,而第6–9年的种子雨输入量呈现高低交错式的动态,第7年(2014–2015年度)种子雨输入量达到峰值,这一年假斜叶榕(*Ficus subulata*)和青藤公(*F. langkokensis*)为种子大年。粒状极小种子(II-2型)只有团花一个种,其第一年的种子雨输入量异常高,随后趋于减少,

到第9年(2016–2017年度)达到最低值。细丝状种子(II-3型,仅包括八宝树和大叶钩藤两个种)种子雨输入量整体呈现M型变化:第3年(2010–2011年度)和第7年(2014–2015年度)的种子雨输入量出现高峰,因为在这两年中同时收集到了数量较多成熟果实和种子,第5年(2012–2013)的种子雨输入量为低谷(图3)。

从物种数量来看,可计数的种子(I-1型、I-2型、I-3型)的物种数量变化具有显著的年际变化(图4)。大型种子(I-1型)的物种数量的最高值出现在第5年(2012–2013年度),为49种,最低值出现在第4年(2011–2012年度),为33种。另外,物种数量的变化除了第2年(2009–2010年度)之外,其余年份与种子雨输入量的变化基本一致。中型种子(I-2型)、小型种子(I-3型)的物种数量都在第1年(2008–2009年度)出现最大值、第3年(2010–2011年度)出现最小值。粒状微小种子(II-1型)的物种数在第1年(2008–2009年度)出现最大值后一直趋于减少,第9年(2016–2017年度)达到了最小值(图4)。其中有10种(占此类种子总物种数的77%)为榕树。粒状极小种子(II-2型)

图4 2008–2017年间4种类型种子雨物种数量的年际变化。因II-2和II-3型种子仅分别包括1种和2种,故在此未列出。6种类型种子的含义同表1。

Fig. 4 Annual dynamics in the species numbers of four types of seeds during 2008–2017. Because the seed types of II-2 and II-3 only include one and two species, respectively, they are not shown here. Seed types are the same as in Table 1.

每年都可以收集到成熟的果实; 细丝状种子(II-3型)的八宝树仅在第4年(2011–2012年度)、第7年(2014–2015年度)、第8年(2015–2016年度)和第9年(2016–2017年度)收集到成熟果实, 大叶钩藤每年都能收集到成熟果实或成熟完整的种子。但因为这两类种子的物种数过少, 故没作物种数量动态图。

2.3 种子雨输入量排名前10位的优势种

大型种子(I-1型)的输入量排名前10位的物种分别为假海桐、云树、南酸枣等10种, 共收集到种子6,986粒, 占此类型种子雨总量的71.44% (表2); 2010–2011年度此类型种子雨输入量达到最大值时(1,800粒) (图3), 就是由于假海桐、望天树、番龙眼、华马钱、南酸枣和蒙自黄檀(*Dalbergia henryana*)等6个物种大量结实造成的。

中型种子(I-2型)的种子雨输入量排名前10位的物种为短刺锥、阔叶风车子(*Combretum latifolium*)、宽药青藤(*Illigera celebica*)等10种, 共收集到种子18,804粒, 占此类型种子雨总量的77.58% (表2); 2015–2016年度此类型种子雨输入量达到最大值时(5,548粒) (图3), 主要是因为当年短刺锥大量结实, 贡献了3,487粒种子(占此类型种子雨输入总量的69.87%), 同时毛叶岭南酸枣、酸苔菜等物种也产生比邻近几年更多的种子, 其他种子雨输入量升高的年度也是由于输入量前10位的物种中有部分时逢种子雨大年。

小型种子(I-3型)的种子雨输入量排名前10位的是小萼菜豆树、狭叶一担柴、滇缅斑鸠菊(*Vernonia parishii*)等10种, 共收集到种子70,234粒, 占此类型种子雨总量的84.21% (表2); 2010–2011年度此类型种子雨输入量达到高峰值时(13,849粒) (图3), 输入量前10位的物种中有5个物种(小萼菜豆树、狭叶一担柴、千果榄仁、云南黄杞和浆果乌桕)时逢种子雨大年。其余年份均至少有两个种有爆发式的种子大年, 才导致此类型种子数量居高不下。而种子雨输入量相对较小的几年(图3), 明显是很多物种的小年, 如大果褐叶榕(*Ficus pubigera* var. *maliformi*)除了第1年(2008–2009年度)、第5年(2012–2013年度)、第6年(2013–2014年度)外, 其余年份均收集不到成熟完整的种子, 西桦(*Betula alnoides*)仅有第1年(2008–2009年度)、第2年(2009–2010年度)、第7年(2014–2015年度)、第9年(2016–2017年度)收集到大量成熟完整种子, 其余年份极少甚至无法收集到成

熟完整的种子。

难以计数种子(II型种子)中的粒状微小种子(II-1型)的输入量排名前10位的优势种为假斜叶榕、青藤公等10种, 共收集到1,214,750粒种子, 占此类种子雨总量的99.96% (表2); 此类型种子雨输入量的高峰值(2014–2015年度) (图3)就是假斜叶榕和青藤公大量结实导致的; 另一个种子雨输入量的峰值(2008–2009年度) (图3), 时逢假斜叶榕、劲直榕(*F. stricta*)、羊乳榕(*F. sagittata*)、水同木(*F. fistulosa*)等7个物种的种子大年。粒状极小种子(II-2型, 即团花)的输入量第1年(2008–2009年度)为最大值(图3)。细丝状种子(II-3型)的输入量在第7年(2014–2015年度)因八宝树的大量结实而达到了峰值(图3)。

3 讨论

需要强调的是, 在不同自然森林研究的种子雨数据对比中, 有几个因素在影响着结果。首先是监测频率, 也就是每个年度的种子雨收集频率(有的研究可能每年收集6次、有的可能是12次、有的可能是24次等), 监测频率的不同可能会导致种子雨数据没有可比性。其次是监测的种子类型, 有的包括I型和II型的所有种子; 有的只包括I型种子; 或者有的排除了II-2和II-3型种子, 即粒状极小种子和细丝状种子, 这会导致种子雨的数量极大地减少。第三, 收集的植物生活型的不同, 也会导致结果没有可比性, 例如有的只监测乔木, 有的监测乔木和灌木, 有的监测乔木、灌木和藤本, 有的监测乔木+灌木+藤本+草本, 这些数据同样没有可比性。另外, 监测的年度时间长短不一样, 结果也可能不一样, 因为很多植物种类的结实有大小年之分。因此, 对不同研究之间的种子雨数据比较是十分困难的。下文的比较, 因监测时长、地点和森林类型的数据与本项目的实验设计差异巨大, 数据没有直接的可比性, 结果仅具有参考意义。

3.1 同一研究样地、不同监测年度种子雨的差异

李晓亮(2009)^①在同一样地对16个优势树种监测1年的研究表明, 种子雨密度为 $21.9 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$, 而我们从中抽取了与其研究相同的16个树种9年的监测数据, 计算出年平均种子密度是18.3

① 李晓亮 (2009) 望天树(*Parashorea chinensis*)林优势树种种子雨和乔木幼苗动态的初步研究. 硕士学位论文, 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊。

表2 4种类型种子的种子雨输入量前10位的优势物种
Table 2 Top 10 dominant species with the most abundant seed input for four seed types

种子类型 Seed type	总数量 No. of seeds	密度 Density (seeds·m ⁻² ·yr ⁻¹)	占有物种种子数量的百分比 % of all species
I-1 大型种子 Large-sized seeds			
假海桐 <i>Pittosporopsis kerrii</i>	1,629	2.4	
云树 <i>Garcinia cowa</i>	1,316	1.9	
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	951	1.4	
贵州香花藤 <i>Aganosma breviloba</i>	616	0.9	
望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	527	0.8	
番龙眼 <i>Pometia pinnata</i>	484	0.7	
华马钱 <i>Strychnos cathayensis</i>	413	0.6	
蒙自黄檀 <i>Dalbergia henryana</i>	404	0.6	
望谟崖摩 <i>Aglaia lawii</i>	325	0.5	
微花藤 <i>Iodes cirrhosa</i>	321	0.5	
合计 Total	6,986		71.44
I-2 中型种子 Medium-sized seeds			
短刺锥 <i>Castanopsis echinocarpa</i>	6,041	8.9	
阔叶风车子 <i>Combretum latifolium</i>	2,662	3.9	
宽药青藤 <i>Illigera celebica</i>	1,318	2.0	
多花瓜馥木 <i>Fissistigma polyanthum</i>	1,779	2.6	
毛叶岭南酸枣 <i>Spondiaslakonensis</i> var. <i>hirsuta</i>	1,734	2.6	
海南破布叶 <i>Microcos chungii</i>	1,243	1.8	
酸苔菜 <i>Ardisia solanacea</i>	1,192	1.8	
细毛润楠 <i>Machilus tenuipilis</i>	1,118	1.7	
岭南臭椿 <i>Ailanthus triphysa</i>	787	1.2	
羽叶金合欢 <i>Acacia pennata</i>	930	1.4	
合计 Total	18,804		77.58
I-3 小型种子 Small-sized seeds			
小萼菜豆树 <i>Radermachera microcalyx</i>	20,972	31.1	
狭叶一担柴 <i>Colona thorelii</i>	13,803	20.4	
千果榄仁 <i>Terminalia myriocarpa</i>	6,903	10.2	
云南黄杞 <i>Engelhardtia spicata</i>	6,213	9.2	
浆果乌柏 <i>Balakata baccata</i>	5,460	8.1	
滇斑斑菊 <i>Vernonia parishii</i>	5,436	8.1	
翅果麻 <i>Kydia calycina</i>	4,581	6.8	
西桦 <i>Betula alnoides</i>	3,381	5.0	
羽叶白头树 <i>Garuga pinnata</i>	1,891	2.8	
大果褐叶榕 <i>Ficus pubigera</i> var. <i>maliformis</i>	1,594	2.4	
合计 Total	70,234		84.21
II-1 粒状微小种子 Tiny grainy seeds			
假斜叶榕 <i>Ficus subulata</i>	495,753	734.4	
青藤公 <i>Ficus langkokensis</i>	392,351	581.3	
劲直榕 <i>Ficus stricta</i>	119,718	177.4	
羊乳榕 <i>Ficus sagittata</i>	112,407	166.5	
水同木 <i>Ficus fistulosa</i>	73,401	108.7	
滇南新乌檀 <i>Neonauclea tsaiana</i>	9,857	14.6	
海桐叶铃 <i>Eurya pittosporifolia</i>	5,816	8.6	
垂叶榕 <i>Ficus benjamina</i> var. <i>benjamina</i>	2,657	3.9	
棒果榕 <i>Ficus subincisa</i>	2,020	3.0	
大果榕 <i>Ficus auriculata</i>	770	1.1	
合计 Total	1,214,750		99.96
II-2 粒状极小种子 Infinitesimally grainy seed			
团花 <i>Neolamarckia cadamba</i>	7,244,667	10,732.8	
合计 Total	7,244,667		100.00
II-3 细丝状种子 Filamentous seeds			
八宝树 <i>Duabanga grandiflora</i>	194,928	288.8	
大叶钩藤 <i>Uncaria macrophylla</i>	220,979	327.4	
合计 Total	415,907		100.00

粒·m⁻²·yr⁻¹, 低于前者1年观测种子雨密度。由于本研究使用了9年的数据, 因此, 我们认为本项研究数据的代表性相对更加全面, 这也说明短时期(1-2个年度)对种子雨的监测很难完整地反映森林群落种子雨的整体状况。

3.2 不同森林类型种子雨的差异

种子雨的输入量在不同类型的森林群落间存在较大差异。在泰国南部的热带低地常绿雨林为期1年的研究中, 共收集到40个物种的种子雨, 密度为355.7粒·m⁻²·yr⁻¹, 该研究同时包括木本植物和草本植物的种子以及*Melastoma malabathricum*的微小种子(Sritongchuay et al, 2014)。对哥斯达黎加热带云雾林为期1年的研究中, 共收集到136个物种, 种子雨的密度为5,717.1粒·m⁻²·yr⁻¹ (Sheldon & Nadkarni, 2013)。在我国贵州梵净山亚热带常绿阔叶林中, 刘济明和钟章成(2000)共收集到13个物种的种子雨, 成熟有效种子雨的密度为268.9粒·m⁻²·yr⁻¹, 其中草本植物为193.2粒·m⁻²·yr⁻¹。同以上热带、亚热带森林相比, 本研究具有更多的物种数(226种)和更高的种子雨密度(13,323.3粒·m⁻²·yr⁻¹)。这一方面可能与种子采集的频率、是否包括难以计数的种子(即II型种子)等有关, 另一方面也可能与监测年限也有关系。但总体来说, 长期的动态监测可以有效避免种子雨输入量和物种数量的大小年对平均值的影响, 更能全面和真实地反映样地种子雨的客观动态规律。

3.3 年际变异

西双版纳望天树林的种子雨输入量和物种数量年际间变化呈现明显的“大小年”现象(图3, 4)。从种子类型来看, II型种子年际变异系数均大于I型种子, 说明小型种子的年际变异更大, 这可能是由于繁殖策略和散布方式等的不同。从物种水平来看, 绝大部分物种种子雨年际变异大于0.5, 甚至有122个物种变异系数大于2.0。杜彦君和马克平(2012)认为, 如果变异系数大于0.5, 说明年际变异很大; 如果变异系数大于1.0, 意味着标准偏差已经大于平均值。总体看来, 西双版纳望天树林的种子雨输入量年际变异系数的中位数相比巴拿马BCI样地(1.01)要高(Wright et al, 2005), 但低于古田山样地(1.79)(杜彦君和马克平, 2012)。Kelly和Sork (2002)认为热带地区气候波动小、物种高产后可以短时间内恢复可利用的资源, 因此应该存在较少的大年结

实物种和大年结实现象, 种子产量年际变化相对来说应该更加稳定。仅从古田山、西双版纳、巴拿马BCI样地种子雨的变异系数来看, 高纬度地区的种子产量变异要大于低纬度地区。当然, 目前也存在相反的趋势, 如Koenig和Knops (2000)的研究结果表明, 较低纬度地区的种子产量在种间的年际变化比高纬度地区更高。因此需要开展更多样地、更长时间的种子雨观测才能获得相对更加可靠的结论。

3.4 种子雨数量和物种数量的关系

Sheldon和Nadkarni (2013)的研究表明, 种子数量和物种数量呈现相似的格局, 即种子雨数量大的, 物种数量也多(林冠和林下的植物都表现出这一规律)。陕西辽东栎(*Quercus liaotungensis*)群落的种子雨密度与物种丰富度也呈显著的正相关(Deng et al, 2014)。但在本研究中, 除I-2、I-3型种子的种子雨输入量和物种数量关系符合这一规律, 其余4类种子的种子雨输入量和物种数量均无此关系, 尤其是I-1型种子, 在6类种子中物种数量最多, 但种子雨输入量却是最少; II-1型种子物种数量在II型种子中最多, 但种子雨输入量却不是最多的。因为Sheldon和Nadkarni的研究未考虑灰尘型种子(dust seeds), 故这里不比较II-2和II-3型种子。

3.5 种子雨输入量的优势种和地上植被重要值优势种的关系

对于I-1、I-2、I-3、II-1型种子来说, 种子雨输入量前10位的优势种贡献了超过70%的种子总量(表1, 2), 且种子雨输入量较多的5个物种(假海桐、望天树、短刺锥、云树、番龙眼)同时也是地上植被重要值排名靠前的优势种(兰国玉等, 2008)。这与来自美国夏威夷热带森林(Drake, 1998)、泰国热带常绿雨林(Sritongchuay et al, 2014)和巴拿马BCI样地(Muller-Landau et al, 2002)的研究结果相似, 即地上植被优势种贡献了大部分的种子雨输入量。但是, 哥斯达黎加南部的热带雨林(Holl, 1999)、浙江天童常绿阔叶林(杨庆松等, 2011; 雷霄等, 2015)的种子雨输入量优势种和地上植被优势树种的相关性并不是特别明显。而哥斯达黎加热带云雾林(Sheldon & Nadkarni, 2013)、非洲西部的热带森林(Hardesty & Parker, 2003)和广西喀斯特季节雨林(李冬兴, 2014)^①的种子雨输入量的优势种和地上植被的优势种完全不同, 其原因尚待深入探讨。

① 李冬兴 (2014) 弄岗北热带喀斯特季节性雨林种子雨及幼苗更新动态监测研究. 硕士学位论文, 广西师范大学, 南宁.

3.6 影响大年结实因素

种子产量会直接影响整个群落的更新扩散过程(Nathan & Muller-Landau, 2000), 种子雨数量在一定程度上反映了植物种类在群落中的繁殖能力(杨允菲和祝廷成, 1989)。西双版纳望天树林的种子雨含有丰富的种子数量和物种数量, 并且大多数种类呈现明显的大年结实现象, 说明此类森林树种的种子存在多样化的更新策略。由于森林类型不同, 物种对于环境的适应策略不同(Baskin & Baskin, 1998; Ceccon & Hernández, 2009; Kushwaha et al, 2011), 因此各物种的结实策略和成因也可能并不一致(Fretwell, 1972; 杨小飞等, 2010; Martínez-Garza et al, 2011), 从而使得物种数量和种子雨的动态规律呈现不一致的格局。

影响植物大年结实因素很多, 包括生物因素和非生物因素, 对此也存在一些假说(Pearse et al, 2016), 例如捕食者饱和假说(植物大量产生种子使得捕食者食物饱和, 增加其他种子存活的机会)和传粉效率假说(低的传粉效率会出现在植物开花量小的时候)(Pearse et al, 2016)。此外, 种子大年结实还受到气候因素的影响, 例如, 夜晚温度下降2℃的情况持续3天以上可能会引发龙脑香科植物的种子大年结实(Ashton et al, 1988), 厄尔尼诺和拉尼娜现象也会影响种子的大年结实(Wright et al, 1999; Brearley et al, 2007; Chang-Yang et al, 2016)。西双版纳受到强烈的季风影响, 这种周期性的旱季、雨季交替可能也会导致某些树种种子的大年结实。也就是说, 在长期的进化过程中, 季节性的气候变化也可能导致了树种繁殖策略的多样性, 在时间和空间上形成循环镶嵌的格局, 有利于森林中的树种(同时也包括传粉者、种子捕食者和散布者等)在资源利用等方面的均衡分配, 这是形成树种共存的重要机制之一。本文的主要目的是呈现种子雨的年际动态格局, 对于导致这一格局的生态学机制, 目前还缺乏系统的实验观测和实证数据支撑, 尚需今后积累更多的生物数据和环境数据进一步开展专题研究。

综上, 望天树林的种子雨输入量和部分类型种子的物种组成呈现明显的“大小年”现象, 且在9年中呈现较大的起伏式交替动态。可计数的I型种子在物种数量上占绝对优势(占总物种数量的92.92%)。望天树林的种子雨和物种数量丰富, 地上植被中的部分优势种和常见种均有丰富的种子产生。

致谢: 感谢王洪高级工程师、谭运洪高级工程师等对种子标本的鉴定, 云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站对野外种子采集工作的支持和宋晓阳博士、胡跃华博士在数据分析时给予的帮助。

参考文献

- Appanah S (1985) General flowering in the climax rain forests of Southeast Asia. *Journal of Tropical Ecology*, 1, 225–240.
- Appanah S (1993) Mass flowering of dipterocarp forests in the aseasonal tropics. *Journal of Biosciences*, 18, 457–474.
- Ashton PS, Givnish TJ, Appanah S (1988) Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: New insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *The American Naturalist*, 132, 44–66.
- Baskin CC, Baskin JM (1998) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier Science & Technology Books, San Diego.
- Brearley FQ, Proctor J, Nagy L, Dalrymple G, Voysey BC (2007) Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology*, 95, 828–839.
- Cao M, Zhu H, Wang H, Lan GY, Hu YH, Zhou SS, Deng XB, Cui JY (2008) Xishuangbanna Tropical Seasonal Rainforest Dynamics Plot: Tree Distribution Maps, Diameter Tables and Species Documentation. Yunnan Science and Technology Press, Kunming.
- Cao M, Zou X, Warren M, Zhu H (2006) Tropical forests of Xishuangbanna, China. *Biotropica*, 38, 306–309.
- Ceccon E, Hernández P (2009) Seed rain dynamics following disturbance exclusion in a secondary tropical dry forest in Morelos, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 57, 257–269.
- Chang-Yang CH, Sun I-F, Tsai C-H, Lu C-L, Hsieh C-F (2016) ENSO and frost codetermine decade-long temporal variation in flower and seed production in a subtropical rain forest. *Journal of Ecology*, 104, 44–54.
- Chen B, Song YC, Da LJ (2003) A review on mast seeding studies. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14, 117–120. (in Chinese with English abstract) [陈波, 宋永昌, 达良俊 (2003) 植物大年结实研究概述. *应用生态学报*, 14, 117–120.]
- Curran LM, Caniago II, Paoli GD, Astianti D, Kusneti M, Leighton M, Nirarita CE, Haeruman H (1999) Impact of El Niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo. *Science*, 286, 2184.
- Deng L, Zhang WH, Guan JH (2014) Seed rain and community diversity of Liaotung oak (*Quercus liaotungensis* Koidz) in Shaanxi, Northwest China. *Ecological Engineering*, 67, 101–111.
- Drake DR (1998) Relationships among the seed rain, seed bank and vegetation of a Hawaiian forest. *Journal of Vegetation Science*, 9, 103–112.
- Du YJ, Ma KP (2012) Temporal and spatial variation of seedfall

- in a broad-leaved evergreen forest in Gutianshan Nature Reserve of Zhejiang Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 717–728. (in Chinese with English abstract) [杜彦君, 马克平 (2012) 浙江古田山自然保护区常绿阔叶林种子雨的时空变异. *植物生态学报*, 36, 717–728.]
- Editorial Committee of Flora of China (1989–2013) *Flora of China*. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Fenner M, Thompson K (2005) *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fretwell SD (1972) *Populations in a Seasonal Environment: Monographs in Population Biology*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hardesty BD, Parker VT (2003) Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology*, 164, 49–64.
- Harms KE, Wright SJ, Calderon O, Hernandez A, Herre EA (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Herrera CM (1998) Population-level estimates of interannual variability in seed production: What do they actually tell us? *Oikos*, 82, 612–616.
- Holl KD (1999) Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31, 229–242.
- Ishihara MI, Kikuzawa K (2009) Annual and spatial variation in shoot demography associated with masting in *Betula grossa*: Comparison between mature trees and saplings. *Annals of Botany*, 104, 1195–1205.
- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7, 347–391.
- Jensen PG, Demers CL, McNulty SA, Jakubas WJ, Humphries MM (2012) Marten and fisher responses to fluctuations in prey populations and mast crops in the northern hardwood forest. *The Journal of Wildlife Management*, 76, 489–502.
- Kelly D (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 465–470.
- Kelly D, Sork VL (2002) Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 427–447.
- Koenig WD, Knops JMH (2000) Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: A global perspective. *The American Naturalist*, 155, 59–69.
- Kushwaha C, Tripathi S, Singh K (2011) Tree specific traits affect flowering time in Indian dry tropical forest. *Plant Ecology*, 212, 985–998.
- Lan GY, Hu YH, Cao M, Zhu H, Wang H, Zhou SS, Deng XB, Cui JY, Huang JG, Liu LY, Xu HL, Song JP, He YC (2008) Establishment of Xishuangbanna tropical forest dynamics plot: Species compositions and spatial distribution patterns. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 32, 287–298. (in Chinese with English abstract) [兰国玉, 胡跃华, 曹敏, 朱华, 王洪, 周仕顺, 邓晓保, 崔景云, 黄建国, 刘林云, 许海龙, 宋军平, 何有才 (2008) 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. *植物生态学报*, 32, 287–298.]
- Lei X, Yang QS, Liu HM, Xing JZ, Wang XH (2015) Character of seed rain of species with different dispersal modes in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang Province. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, (2), 122–132. (in Chinese with English abstract) [雷霄, 杨庆松, 刘何铭, 邢九州, 王希华 (2015) 浙江天童常绿阔叶林不同传播方式物种种子雨的基本特征. *华东师范大学学报(自然科学版)*, (2), 122–132.]
- Liu JM, Zhong ZC (2000) Nature of seed rain, the seed bank and regeneration of a *Castanopsis fargesii* community on Fanjing Mountain. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 402–407. (in Chinese with English abstract) [刘济明, 钟章成 (2000) 梵净山栲树群落的种子雨、种子库及更新. *植物生态学报*, 24, 402–407.]
- Ma XX, Cheng BQ, Xu Y, Wang J (1998) Study on the medicinal use species of *Uncaria* and their seeds' propagation. In: *Tropical Plant Conservation and Utilization* (eds. Cheng BQ, Ma XX), pp. 129–132. Yunnan University Press, Kunming. (in Chinese) [马信祥, 程必强, 许勇, 王坚 (1998) 药用钩藤种类及繁殖研究. 见: 程必强, 马信祥 编, 热带植物保护与利用, 129–132页. 云南大学出版社, 昆明.]
- Martínez-Garza C, Osorio-Beristain M, Valenzuela-Galván D, Nicolás-Medina A (2011) Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 262, 2207–2218.
- McEuen AB, Curran LM (2004) Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. *Ecology*, 85, 507–518.
- Muller-Landau HC, Wright SJ, Calderón O, Hubbell SP, Foster RB (2002) Assessing recruitment limitation: Concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In: *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (eds Levey DJ, Silva WR, Galetti M), pp. 35–53. CABI Publishing, London.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278–285.
- Norton DA, Kelly D (1988) Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: The importance of economies of scale. *Functional Ecology*, 2, 399–408.
- Ostfeld RS, Jones CG, Wolff JO (1996) Of mice and mast: Ecological connections in eastern deciduous forests. *BioScience*, 46, 323–330.
- Pearse IS, Koenig WD, Kelly D (2016) Mechanisms of mast seeding: Resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist*, 212, 546–562.
- Rapp JM, McIntire EJB, Crone EE (2013) Sex allocation, pollen limitation and masting in whitebark pine. *Journal of Ecology*, 101, 1345–1352.
- R Core Team (2016) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing,

Vienna, Austria.

- Schnurr JL, Ostfeld RS, Canham CD (2002) Direct and indirect effects of casting on rodent populations and tree seed survival. *Oikos*, 96, 402–410.
- Shalom L, Samuels S, Zur N, Shlizerman L, Zemach H, Weissberg M, Ophir R, Blumwald E, Sadka A (2012) Alternate bearing in *Citrus*: Changes in the expression of flowering control genes and in global gene expression in on-versus off-crop trees. *PLoS ONE*, 7, e46930.
- Sheldon KS, Nadkarni NM (2013) Spatial and temporal variation of seed rain in the canopy and on the ground of a tropical cloud forest. *Biotropica*, 45, 549–556.
- Silvertown JW (1980) The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, 14, 235–250.
- Smythe N (1970) Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist*, 104, 25–35.
- Sritongchuay T, Gale GA, Stewart A, Kerdkaew T, Bumrungsri S (2014) Seed rain in abandoned clearings in a lowland evergreen rain forest in Southern Thailand. *Tropical Conservation Science*, 7, 572–585.
- Sun I-F, Chen Y-Y, Hubbell SP, Wright SJ, Noor NSM (2007) Seed predation during general flowering events of varying magnitude in a Malaysian rain forest. *Journal of Ecology*, 95, 818–827.
- Sun MY, Ma QL, Tian SL, Wang JD, Lu JQ (2011) Effects of seed productivity on dispersal of nuts of *Quercus variabilis* by rodents. *Acta Theriologica Sinica*, 31, 265–271. (in Chinese with English abstract) [孙明洋, 马庆亮, 田澍辽, 王建东, 路纪琪 (2011) 种子产量对鼠类扩散栓皮栎坚果的影响. *兽类学报*, 31, 265–271.]
- Wen B, Yin SH, Lan QY, Yang XY (2002) Ecological characteristics of seed germination of *Pometia tomentosa*. *Guihaia*, 22, 408–412. (in Chinese with English abstract) [文彬, 殷寿华, 兰芹英, 杨湘云 (2002) 绒毛番龙眼种子萌发生态特性的研究. *广西植物*, 22, 408–412.]
- Willson MF, Rice BL, Westoby M (1990) Seed dispersal spectra: A comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 1, 547–562.
- Wright SJ, Carrasco C, Calderon O, Paton SR (1999) The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80, 1632–1647.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderon O, Hernandez A (2005) Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, 86, 848–860.
- Xie ZQ, Chen WL, Hu D, Zhu RG (1998) The fruiting characteristics of an endangered plant, *Cathaya argyrophylla* and the impact of animal on fruits. *Acta Phytocologica Sinica*, 22, 319–326. (in Chinese with English abstract) [谢宗强, 陈伟烈, 胡东, 朱日光 (1998) 濒危植物银杉的结实特性及动物对果实的危害性. *植物生态学报*, 22, 319–326.]
- Xu L, Bao WK, He YH (2004) Morphological characters and geographical variation of cones and seeds of four *Cupressus chenggiana* S. Y. Hu populations. *China Journal of Applied and Environmental Biology*, 10, 707–711. (in Chinese with English abstract) [徐亮, 包维楷, 何永华 (2004) 4个岷江柏种群的球果和种子形态特征及其地理空间差异. *应用与环境生物学报*, 10, 707–711.]
- Yan XF, Cao M (2008) The endangered causes and protective strategies for *Shorea wantianshuae*, a tropical rain forest tree species in Xishuangbanna. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology*, 35, 187–191. (in Chinese with English abstract) [闫兴富, 曹敏 (2008) 热带雨林濒危树种望天树的致死原因及保护策略. *福建林业科技*, 35, 187–191.]
- Yang QS, Ma ZP, Xie YB, Zhang ZG, Wang ZH, Liu HM, Li P, Zhang N, Wang DL, Yang HB, Fang XF, Yan ER, Wang XH (2011) Community structure and species composition of an evergreen broadleaved forest in Tiantong's 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China. *Biodiversity Science*, 19, 215–223. (in Chinese with English abstract) [杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 张志国, 王樟华, 刘何铭, 李萍, 张娜, 王达力, 杨海波, 方晓峰, 阎恩荣, 王希华 (2011) 浙江天童20 ha常绿阔叶林动态监测样地的群落特征. *生物多样性*, 19, 215–223.]
- Yang XF, Tang Y, Cao M (2010) Diaspore traits of 145 tree species from a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, SW China. *Acta Botanica Yunnanica*, 32, 367–377. (in Chinese with English abstract) [杨小飞, 唐勇, 曹敏 (2010) 西双版纳热带季节雨林145个树种繁殖体特征. *云南植物研究*, 32, 367–377.]
- Yang YF, Zhu TC (1989) Preliminary study on seed rain of herbaceous plant community. *Chinese Bulletin of Botany*, 6, 48–51. (in Chinese) [杨允菲, 祝廷成 (1989) 草本植物群落种子雨的初步研究. *植物学通报*, 6, 48–51.]
- Yin SH, Shuai JG (1990) Study on fruiting behavior, seedling establishment and population age classes of *Parashorea chinensis*. *Acta Botanica Yunnanica*, 12, 415–420. (in Chinese with English abstract) [殷寿华, 帅建国 (1990) 望天树种子散布、萌发及其种群龄级配备的关系研究. *云南植物研究*, 12, 415–420.]
- Yu Y, Cao M, Zheng L, Sheng CY (2007) Effects of light in seed germination and seedling establishment of tropical rainforest canopy tree, *Pometia tomentosa*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 1028–1036. (in Chinese with English abstract) [于洋, 曹敏, 郑丽, 盛才余 (2007) 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. *植物生态学报*, 31, 1028–1036.]
- Zhu H (2006) Forest vegetation of Xishuangbanna, South China. *Forestry Studies in China*, 8, 1–58.
- Zhu H, Li YH, Xu ZF, Wang H, Li BG (2001) Characteristics and affinity of the flora of Xishuangbanna, SW China. *Guihaia*, 21, 127–136. (in Chinese with English abstract) [朱华, 李延辉, 许再富, 王洪, 李宝贵 (2001) 西双版纳植物区系的特点与亲缘. *广西植物*, 21, 127–136.]
- Zhu XC, Tao YQ, Yang J (2005) *Anthocephalus chinensis* seedlings and afforestation. *Practical Forestry Technology*, (2), 19–20. (in Chinese) [朱先成, 陶永强, 杨军 (2005) 团花育苗与造林. *林业实用技术*, (2), 19–20.]

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 黄祥忠)