

环境因子对龙脑香科幼苗的生长和存活的影响研究进展

闫兴富^{1,2}, 曹敏^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 北方民族大学生命科学系, 银川 750021)

摘要: 就光照、水分、动物捕食和菌根共生体对龙脑香科(Dipterocarpaceae)植物幼苗生长与死亡的影响进行了综述, 并对未来研究的发展方向作一展望。光照是影响龙脑香科植物幼苗生长和存活的最重要的资源条件, 林窗中的较强光照有利于幼苗的生长与存活。引起龙脑香科植物幼苗死亡的主要原因是干旱; 脊椎动物捕食增加龙脑香科植物幼苗的死亡, 昆虫对幼苗叶片捕食造成的死亡只发生在叶片大量损失或幼苗较小的情况下。龙脑香科植物幼苗能通过与其真菌形成共生体从成年植株获得营养和水分供应而生长, 尤其在资源亏缺的条件下更为明显。

关键词: 龙脑香科; 幼苗; 生长与存活; 光; 干旱; 动物捕食; 菌根; 综述

中图分类号: Q948.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2007)01-0086-07

Impacts of Environmental Factors on Growth and Survival of Dipterocarpaceae Seedlings: Recent Advances

YAN Xing-fu^{1,2}, CAO Min^{1*}

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

2. Department of Life Science, Northern University for Nationalities, Yinchuan 750021, China)

Abstract: Progress in the study of the influences of light, water, herbivory and fungal symbiont on the growth and survival of Dipterocarpaceae seedlings is briefly summarized, and the prospects in the future are also discussed. Light is the most important resource condition influencing the growth and survival of Dipterocarpaceae seedlings and the higher irradiance in canopy gaps is beneficial to seedling growth and survival. The death of Dipterocarpaceae seedlings is closely linked to the drought and greatly increased by the vertebrate herbivory, but only a high proportion of foliar herbivory caused by insects could result in the death of seedlings, especially small individuals. Dipterocarpaceae seedlings have the ability to establish the fungal symbiont, which helps them to absorb nutrients and water from mature plants and benefits to their growth, especially in the extreme deficiency of resources.

Key words: Dipterocarpaceae; Seedlings; Growth and survival; Light; Drought; Herbivory; Mycorrhiza; Review

龙脑香科(Dipterocarpaceae)是东南亚热带雨林中最重要的一个科,也是热带森林中最具生态和经济价值的木本植物科,属古热带成分,分布于亚洲及非洲热带地区。随着国际木材贸易对高质量龙脑

香科树种木材的需求增加,大面积的原生龙脑香林遭到砍伐,适宜其更新的生境遭到严重破坏;我国是龙脑香科植物的分布北界,产5属13种,仅分布于西藏东南部、云南西南至东南部、广西及海南^[1],

收稿日期: 2005-12-29 接受日期: 2006-09-27

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(973计划, 2003CB415100)资助

* 通讯作者 Corresponding author

而且多数种类已陷入濒危状态。木本植物的幼苗形成是森林更新过程中的一个重要限制因子,而且对成年植株的空间分布具有决定性作用^[2],龙脑香科植物的结果具有明显的大小年现象,一般每 2–11 a 大量产生一次种子,但种子大年后的幼苗补充并没有优势,而且幼苗在林下因受多种环境因子的限制,生长极为缓慢,甚至大量死亡。因此,龙脑香科植物幼苗阶段是其种群更新过程中最具决定性的阶段。本文从光照、水分、动物捕食和真菌共生体等方面,综述了环境因子对龙脑香科植物幼苗生长与存活的影响以及幼苗对环境因子的反应,目的在于推动我国龙脑香科植物的生态学和保护生物学等领域的工作,为保护该科一些珍稀濒危植物提供幼苗生态学方面的理论依据。

1 光对幼苗生长和存活的影响

光是影响树木生长的最重要的因素之一,而且是野外条件下植物生长率的良好预测者^[3]。在热带雨林中,林窗对很多树种的更新有非常重要的影响,龙脑香科植物幼苗的存活能力与光环境存在多大的相关性吸引了众多研究者的兴趣,因为这一问题与森林更新和森林微气候密切相关。龙脑香科植物的生理学特点和耐荫能力变化范围很大,不同树种的幼苗对光照的反应可能存在很大差异^[4],例如,Sasaki 和 Mori^[5]报道 4 种盆栽龙脑香科植物幼苗的生长随散射光的增强而加快,但 Gong^[6]发现,森林中的光照强度对幼苗高生长没有影响。总的来说,光照有利于龙脑香科植物幼苗的生长和存活。有研究表明,生长于荫蔽林冠下的龙脑香科植物幼苗的死亡率每年大约是 15%^[7],Turner^[8]报道,在林下生长的 *Shorea curtisii* 幼苗只有最初的 7% 能够存活,但幼苗在林窗中生长 1 a 后仍具有很高的存活率 (28%);山谷中和山坡上的一年生幼苗在林窗中的存活率都显著高于林下^[9]。对西双版纳地区望天树(*Shorea wantianshuea*)种群动态的研究指出,种群在幼龄阶段由于竞争和林冠的郁闭而出现较高的死亡率^[10],*Shorea curtisii* 种子 1 a 后仅有 1% 以幼苗的形式存在于林下,但在 20%–40% 全光照的林窗中则有约 4% 以幼苗形式存在^[8]。Tuomela 等^[11]报道了龙脑香科植物幼苗的存活在林窗中比非林窗中高 33%。

龙脑香科植物幼苗的生长随光照的增强而增大^[12–13]。Tuomela 等^[11]提出了有关林窗与龙脑香科植物幼苗生长关系的 3 个假设:1) 林窗有利于龙脑香科植物幼苗的生长;2) 龙脑香科植物幼苗的生长依赖于林窗的大小,在相对较小的林窗中生长最快;3) 龙脑香科植物幼苗的生长对林窗大小的依赖与物种无关。Brown^[14]研究表明,林窗中央附近的龙脑香科植物幼苗生长最快,在没有树冠遮荫的环境中,*Shorea robusta* 幼苗的生长几乎是林下幼苗的 4 倍^[15]。Kuusipalo 等^[16]报道,林窗中自然更新的龙脑香科植物幼苗的基径生长比林下幼苗快,林窗中幼苗茎的横断面积占全部幼苗茎的横断面积的 77%,而在非林窗中仅占 20%^[11];而且生长于林窗中央的幼苗比林窗边缘和林下幼苗具有更高的干物质积累量^[17–18]。荫蔽环境中的幼苗高度在 1 a 内仍与种子重量存在相关性,在利用种子贮藏的营养完成最初的生长后,大多数树种的幼苗在荫蔽环境中很少生长,只产生很少新叶或不产生新叶,而且叶片在完成最初的伸展生长后就基本保持稳定大小^[19]。另一方面,正如 Tuomela 等^[11]的假设一样,龙脑香科植物幼苗在相对较小的林窗中生长最快,较大林窗不利于龙脑香科植物幼苗的生长。尽管龙脑香科植物属于顶极树种,但不同树种的幼苗对光照的反应存在着较大差异。Brown 和 Whitmore^[7]报道,大林窗的形成导致 30% 的龙脑香科植物幼苗死亡,说明幼苗耐受突然和急剧的光照强度变化的能力可能是决定幼苗生长和存活的重要选择压力。

龙脑香科树种对不同光照条件的适应已有不少报道^[20],幼苗形态学方面的调节可提高其在荫蔽环境中的光截获量,例如叶片较宽而薄,单位面积叶绿素含量较高等^[19]。林下植物分配较高比例的干物质到地上部分,尤其是叶片的干物质所占比例更高,而且具有较大的比叶面积(Specific leaf area, SLA)和叶面积比率(Leaf area ratio, LAR),SLA 的变化可能是植物维持最优捕获光能的一种自我平衡机制^[21]。SLA 的增大有利于植物在弱光下增加捕获光能,但较大的 SLA 引起单位体积的叶片面积较高,可能会增加幼苗对干旱胁迫的敏感性,因为在干旱季节幼苗的上述形态学特征(根部分配的生物量较低)意味着吸收水分的能力减弱,而且通过蒸腾作用丧失的水分增加。

2 水分对幼苗的影响

木本植物的幼苗特别容易遭受干旱胁迫,而且幼龄的幼苗可能最为敏感,因为这些幼苗没有足够的时间发育出范围广大而深的根系系统^[18]。尽管 Becker 等^[22]认为根系较浅的龙脑香科植物能利用夜间被深根系植物带到上层土壤的水分而维持正常水分供应,而且 Delissio 等^[23]报道,龙脑香科植物幼苗比非龙脑香科植物幼苗受干旱的影响较小,但是多数研究认为,龙脑香科植物的幼苗阶段对干旱反应的敏感性是影响其分布的最关键因素。Turner^[8]报道,引起龙脑香科植物幼苗死亡的主要原因是干旱,象厄尔尼诺现象形成的强烈干旱还会引起成年植株的大量落叶和死亡^[24]。与干旱引起的萎蔫和死亡关系最明显的实例是柳安属(*Parashorea*)幼苗,当然,在其经历干旱的同时还伴随着根钻心虫(*Xyleborus Eichhoff*, 鞘翅目, 小蠹科)的爆发性发生^[25]。Turner^[8]报道了林下生长的 3 种龙脑香科树种的幼苗死亡率分别达到了 72% (*Shorea multiflora*)、89% (*S. pauciflora*) 和 93% (*S. surtisii*)。Mark 等^[26]指出,土壤水分含量的差异是生长于山谷顶部的 *Shorea teapezifolia* 幼苗比山坡中部和沟谷底部幼苗存活率低的重要原因。我们对西双版纳地区望天树幼苗生长与死亡的研究表明,林下幼苗在不到 1 a 的时间内死亡率最高达 36.6%,而山坡上林下幼苗的死亡率更高(56.7%,未发表资料),这可能是高度荫蔽的林下环境中强烈干旱胁迫的结果,旱季的 2 月和 4 月两次土壤含水量测定结果显示,山坡上林下样地的土壤含水量(14.1%)远远低于沟谷附近的林下样地的土壤含水量(19.2%)。随着世界范围内干旱发生得日益频繁和剧烈,干旱将成为引起龙脑香科植物幼苗死亡的最重要原因和限制其更新的关键因子。另外,干旱还可能加剧一些诸如病原菌、动物捕食、种间竞争和光照等非干旱因素对幼苗生长的影响,因为这些非干旱因素,特别是光照、动物捕食和病原菌等都可能随干旱状况的不同而改变。

龙脑香科植物幼苗可能通过地上部分和地下部分的干物质分配和提高水分利用效率而降低其对干旱的敏感性^[27]。例如,遭受水分胁迫的幼苗表现为将相对较多的干物质分配到侧根,而侧根干重/根总干重的增加常伴随着根系吸收面积的增加和与根系接触的土壤总体积的增加,二者增加可能在

干旱条件下,特别是在叶片面积减小的情况下对植物的生长更为有利。有研究证明,在林下生长受抑制的龙脑香科植物幼苗具有较低的根/冠比^[5],且叶面积较大,但这些特点可能使幼苗对土壤水分胁迫和强光照相当敏感。Burslem 和 Grubb^[28]还发现, *Hopea griffithii* 和 *Vatica maingayi* 幼苗在干旱胁迫条件下叶面积和 SLA 的降低。SLA 可通过调节水分利用效率影响幼苗的水分关系,SLA 的降低意味着单位面积叶片中参与同化 CO₂ 的叶肉面积的增加,而水分利用效率是以植物单位数量的水分消耗所同化的 CO₂ 量来测度的,因此幼苗 SLA 的降低提高了水分的利用效率^[28]。

3 动物与昆虫捕食对幼苗生长与存活的影响

森林更新是一个受多种因素影响的过程,这一过程不仅受植物生长和繁殖的直接影响,而且受诸如动物与昆虫捕食等因素的间接影响。通过捕食可调节树种间对更新微环境的竞争而改变了树种间的竞争关系,从而强烈地影响幼苗的补充^[29]。

3.1 脊椎动物捕食

脊椎动物捕食对很多热带树种幼苗有很大影响,哺乳类的捕食者强烈地影响幼苗的形成。同一树种幼苗的死亡率在排除与不排除哺乳动物捕食情况下显著不同,没有排除哺乳动物捕食的幼苗死亡率较高^[30]。Turner^[8]也报道,因小型哺乳动物的捕食作用, *Shorea curtisii* 幼苗在最初 2 个月内死亡率高达 60%,老鼠和松鼠之类的小型哺乳动物可能将幼苗连根拔掉,吃掉残留于幼苗上的子叶而把幼苗的茎干抛弃。Turner^[8]还报道了排除哺乳动物捕食的 *S. curtisii* 幼苗 6 个月后仍有 60% 存活,而不排除哺乳动物捕食只有大约 25% 的幼苗存活到 6 个月。我们在西双版纳地区进行的望天树幼苗野外移栽研究也表明,林窗中的幼苗因啮齿类动物捕食死亡率最高超过 90%(未发表资料)。另有大量研究证明,其它非龙脑香科的热带雨林树种幼苗也同样因脊椎动物捕食而大量死亡^[31]。例如,我们在西双版纳热带雨林进行的绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)幼苗的动物捕食研究表明,所有林窗中的幼苗因哺乳动物捕食而损失均超过 85%,其中一个林窗中的幼苗全

部被哺乳动物从距地面 2 cm 左右的部位咬断而丢弃,而且这些被咬断的幼苗通常不能再生出新的萌芽(未发表资料)。林窗可能为小型哺乳动物提供了庇护场所,而增加了局部区域的动物密度,从而增加了林窗中种子和幼苗被啮齿类动物的捕食率。幼苗死亡主要由脊椎动物挖掘而吃掉种子或新形成的肉质子叶而引起^[30],大型哺乳动物挖掘出的土壤还可能覆盖那些个体较小的幼苗,从而导致被覆盖幼苗的窒息死亡。

3.2 昆虫捕食

昆虫捕食引起的植物叶面积损失依赖于很多因素,其中包括叶片的防御机制、叶片营养状况、叶片伸展速率和草食动物的丰富度及其行为等^[31]。中等程度的叶片捕食对已定居耐荫树种幼苗的生长和死亡只有很小的影响,例如,Becker^[32]报道,只有在去除全部叶片的情况下,才能引起 *Shorea spp.* 幼苗死亡的增加,即使一次性去除植株叶片面积的 25%,也不增加 *S. leprosula* 幼苗的死亡率;Turner^[8]也报道,*Shorea multiflora* 和 *S. pauciflora* 幼苗叶片遭受昆虫大面积捕食后的死亡率并不高。虽然叶片损失对大多数龙脑香科植物幼苗的影响相对来说不太严重^[32-33],但也有研究证明昆虫对叶片的捕食改变了幼苗间的竞争关系,而且可能引起母体植株周围幼苗的大量死亡^[34-35],因为母体植株周围的幼苗密度更大,容易遭受昆虫的捕食。大量叶片遭昆虫捕食造成幼苗植株生长缓慢,这样就会延长幼苗停留在较小个体水平上的时间,因而已经遭受昆虫捕食的植株对再次捕食敏感的时间也就更长,一旦再次遭受昆虫捕食就更容易死亡。

昆虫捕食对幼嫩叶片的危害远不仅限于叶面积的损失,因为叶片遭受昆虫捕食危害后不可能再恢复生长到原来的大小。尤其在高度荫蔽的环境中,叶片损失对幼苗特别有害,因为与生长于强光下的幼苗相比,其每一片叶都是光合叶面积的很大一部分^[29]。多数昆虫捕食造成的叶片损失对幼苗死亡的影响可能是间接的,不是捕食本身导致了幼苗的死亡,而是通过引起幼苗个体的减小或通过增加叶片的脱落、降低光截获量和破坏能量平衡等引起幼苗死亡^[25]。昆虫对叶片的捕食引起幼苗个体的减小可导致:1) 幼苗被凋落物或动物挖掘出来的土壤完全覆盖的可能性增大;2) 维持生存所必需的营养物质贮藏减少,不足以维持到再被其它动物挖掘出

来。也有研究认为,昆虫捕食改变了其它胁迫因素对植物生长和存活的影响。对热带森林树种的幼苗来说,昆虫捕食可能受多种因素影响,*Shorea leprosula* 幼苗在林冠下和林窗中叶片的捕食率分别是 39.2%和 29.1%^[36],可见,昆虫捕食能增加热带雨林林冠下幼苗的死亡率。对望天树幼苗生长与存活的野外观察研究的结果显示,在干旱季节后期,一些钻心虫的危害也可直接导致其幼苗的死亡(未发表资料)。

3.3 幼苗对捕食的防御性反应

植物可能通过降低叶片营养价值或产生一些化学防御性物质而降低其叶片对捕食者的适口性。例如,龙脑香科植物通常具有高浓度的树脂^[37]和酚类物质^[38]。Howlett 和 Davidson^[31]认为,强光下的成熟叶片可能比荫蔽环境下具有更好的防御动物捕食的机制。人工模拟昆虫捕食的研究结果表明,强光下生长的 *Shorea leprosula* 幼苗的叶片因机械损伤引起酚类物质浓度增加 55%,但没有发现弱光下生长的幼苗的酚类物质浓度增加^[39]。

植物资源在地上和地下部分的分配在一定程度上反映了捕食对植物的影响。在幼苗“等待”林窗形成期间,资源优先分配到对捕食反应不敏感的地下部分,这样可能为植物因捕食或机械损伤而损失叶片的恢复提供能量来源^[40-41]。较大比例的资源分配到地下部分可以降低植物组织因捕食而损失的风险,因为地上部分更容易被动物所危害;另一方面,地上部分因捕食所损失组织的恢复依赖于地下部分,因为地下贮藏的资源可运输到地上部分而实现地上部分的重建。另外,植物还能加快叶片的生长速度而缩短叶片对捕食反应敏感的时间。

4 菌根共生体对幼苗生长和存活的影响

菌根是生态系统的重要组成部分,具有促进植物对营养的吸收和生长发育、提高植物的抗逆性、改善植物根际环境的功能。大多数热带雨林树种可形成菌根,幼苗的形成和存活成功与否依赖于其被菌根真菌感染的程度。很久以前人们就知道龙脑香科植物具有与菌根形成共生体的能力,植物生长在很大程度上依赖于与其共生的菌根这一观点已被广泛接受^[42],而且菌根共生体已被认为是龙脑香科

植物在东南亚占优势的主要原因。最近一项研究结果表明,在我国西双版纳地区的各种植被类型的 103 种代表植物中,只有 18% 不与菌根形成共生关系^[43]。另有研究报道,分布于西双版纳地区的 17 种龙脑香科树种都可形成丛枝菌根,其中感染率最高的望天树达 40%^[44]。大部分龙脑香科植物与菌根真菌的共生没有特异性,例如,与 *Shorea leprosula* Miq. 共生的菌根可达 25 种之多,每一幼苗个体在任何时间都可能有 5 种菌根与之共生^[45]。

菌根共生体是决定生态系统多样性的潜在因素,对植物群落的结构和功能具有调节作用。龙脑香科之所以成为优势类群与其新萌发的幼苗具有形成菌根的能力有关,幼苗通过菌丝体与其周围林冠植株建立根系网络联系,而从林冠植株获得水分和营养的供应。Simar 等^[46]认为,早期幼苗迅速与成年植株的菌根系统联系起来有利于幼苗从母体植株获得碳素供应,碳素从母体植株向幼苗的转移可促进母体植株树冠下幼苗的存活,幼苗的存活和生长依赖于通过与其共生的真菌获得营养物质的能力,这类母体植株对生长在荫蔽环境中的幼苗具有有效的保育作用,但这种营养物质转移的数量是否具有生态学意义还存在很大争议^[47]。但已有研究证明,土壤营养对 *Shorea* spp. 幼苗生长的影响与菌根的形成有关,非施肥条件下的 *Shorea* spp. 幼苗根系形成菌根共生体的水平比施肥的幼苗高^[48],说明在营养贫乏的环境中,菌根的形成可能对幼苗的生长更为重要,因此,龙脑香科植物可能只在资源极端亏缺时才对资源增加做出强烈反应,而且菌根感染在这一环境条件下对幼苗的生长更重要^[48]。Colpaert 等^[49]发现,菌根形成与幼苗高生长直接相关,菌根共生体可能刺激幼苗净光合作用的增加而促进幼苗生长,已有研究报道菌根共生体可以在自然生长的植株间建立有利于光合产物双向转移的特殊联系^[46,50]。另外,幼苗还可能通过菌根共生体得到较多的水分供应而促进生长^[51]。根部接种菌根孢子的 *Shorea pinanga* 幼苗的株高、基径、叶片数、茎干鲜重和干重增长加快,而且接种孢子的幼苗存活率比不接种的幼苗存活率高^[49]。幼苗在干旱环境中死亡率的不同可能是菌根感染特异性导致的干旱抵抗性差异的结果^[52],而且已有研究证明,在文莱热带石楠林的龙脑香科树种间存在诱导木质部栓塞形成的水分胁迫程度的差异^[53]。

5 其它影响因素

其它影响龙脑香科植物幼苗生长和存活的因素还有营养物质供应水平^[28,48]、海拔高度^[54]、距离母体植株的远近^[55]和幼苗个体的大小^[8,23]等,这些因子相互作用共同影响幼苗的生长和存活。光照可影响动物对幼苗的捕食,因为草食动物更倾向于选择在光照条件较好的环境中活动,生长于空旷地上的幼苗叶片比林下幼苗被动物捕食的比率更高^[31]。菌根感染水平与幼苗生长环境的光照强度^[51]和光合作用能力密切相关^[56],而且这些真菌在很大程度上具有生态特异性。有研究认为,生长于林冠下荫蔽环境中的叶片具有较低的渗透调节能力^[57-58],因此,在荫蔽条件下干旱的出现可能使植物面临在耐荫性和耐旱性之间选择的困境。另外,干旱季节往往伴随着昆虫的爆发性发生,在温带地区和热带地区的干旱季节都有不少昆虫爆发性发生的实例。

6 结论和展望

龙脑香科植物的种子较大,自然传播距离非常有限,新形成的幼苗往往分布于母树周围很小的面积范围内,而且幼苗密度很大^[9,12]。森林中的光照环境对龙脑香科植物幼苗的生长具有重要影响,林窗的形成影响了林内的土壤水分状况及格局,林窗中的光照环境有利于龙脑香科幼苗的生长与存活,探讨龙脑香科植物幼苗的生长与存活在不同光照强度和水分供应状况下的形态学和生理学响应仍是未来研究工作的一个重要方向,在森林保护和恢复工作实践中应该尝试对较大个体的成年植株有计划地择伐(尤其植株一次大量结果后进行择伐效果更好),以有效地改善林内的光照、水分和热量条件,从而有利于幼苗的生长与存活。动物捕食对龙脑香科植物幼苗的补充构成了严重威胁。扩大自然保护区的范围和规模能为流动性捕食动物的自由活动提供较大而完整的森林景观^[59],可能会降低动物对幼苗的捕食危害,这种推测尚需大量的研究工作提供支持。菌根共生体的形成是龙脑香科树种成功更新的关键,强烈影响幼苗的生长与存活。加强龙脑香科植物幼苗共生菌根菌的种类鉴定、共生理和人工接种菌根菌孢子等方面的研究将是未来这一领域的重要发展方向,同时,在森林恢复和保护实践中进行根系菌根菌的人工接种将是一项值得尝

试的辅助性措施。

参考文献

- [1] Tong S Q (童绍全), Tao G D (陶国达). Dipterocarpaceae [A]. In: Li X W (李锡文), Li Y H (李延辉), Tong S Q (童绍全), et al. Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 50(2) [C]. Beijing: Science Press, 1990. 114-131. (in Chinese)
- [2] Rey P J, Alcántara J M. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment [J]. *J Ecol*, 2000, 88:622-633.
- [3] Wright E F, Coates K D, Canham C D, et al. Species variability in growth response to light across climatic regions in northeastern British Columbia [J]. *Can J For Res*, 1998, 28:871-886.
- [4] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings [J]. *Oecologia*, 1997, 109:41-48.
- [5] Sasaki S, Mori T. Growth responses of dipterocarp seedlings to light [J]. *Malay For*, 1981, 44:319-345.
- [6] Gong W K. Studies on the natural regeneration of a hill dipterocarp species *Hopea pedicellata* [J]. *Malay For*, 1981, 44:357-369.
- [7] Brown N D, Whitmore T C. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? [J]. *Philos Troy Soc (B)*, 1992, 335:369-378.
- [8] Turner I M. Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest [J]. *Biotropica*, 1990, 22:146-154.
- [9] Itoh A. Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two Bornean rainforest emergent species [J]. *J Trop Ecol*, 1995, 11:517-527.
- [10] Zhao X N (赵学农), Cao M (曹敏), He A J (和爱军). Preliminary studies on the population dynamics of *Shorea chinensis* [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, 1990, 12(4):405-414. (in Chinese)
- [11] Tuomela K, Kuusipalo J, Vesa L, et al. Growth of dipterocarp seedlings in artificial gaps: an experiment in a logged-over rainforest in South Kalimantan, Indonesia [J]. *For Ecol Manag*, 1996, 81:95-100.
- [12] Ashton M S. Seedling growth of co-occurring *Shorea* species in the simulated light environments of a rain forest [J]. *For Ecol Manag*, 1995, 72:1-12.
- [13] Zipperlin S W, Press M C. Photosynthesis in relation to growth and seedling ecology of two dipterocarp rain forest species [J]. *J Ecol*, 1996, 84:864-876.
- [14] Brown N. A gradient of seedling growth from the centre of a tropical rain forest canopy gap [J]. *For Ecol Manag*, 1996, 82:239-244.
- [15] Rautiainen O, Suoheimo J. Natural regeneration potential and early development of *Shorea robusta* Gaertn. f. forest after regeneration felling in the Bhabar-Terai zone in Nepal [J]. *For Ecol Manag*, 1997, 92:243-251.
- [16] Kuusipalo J, Jafarsidik Y, Ådjers G, et al. Population dynamics of tree seedlings in a mixed dipterocarp rainforest before and after logging and crown liberation [J]. *For Ecol Manag*, 1996, 81:85-94.
- [17] Ashton M S, Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N. Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Lankan rainforest [J]. *J Trop Ecol*, 1995, 11:263-279.
- [18] Poorter L, Hayashida-Oliver Y. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in Bolivian moist forest [J]. *J Trop Ecol*, 2000, 16:481-498.
- [19] Argsperger C K. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival [J]. *J Ecol*, 1984, 72:777-795.
- [20] Clearwater M J, Susilawaty R, Effendi R, et al. Rapid photosynthetic acclimation of *Shorea johorensis* seedlings after logging disturbance in Central Kalimantan [J]. *Oecologia*, 1999, 121:478-488.
- [21] Osunkjoya O O, Ash J E, Graham A W, et al. Growth of tree seedlings in tropical rain forests of North Queensland, Australia [J]. *J Trop Ecol*, 1993, 9:1-18.
- [22] Becker P, Sharbini N, Yahya R. Root architecture and root: shoot allocation of shrubs and saplings in two lowland tropical forests: implications for life-form composition [J]. *Biotropica*, 1999, 31:93-101.
- [23] Delissio L J, Primack R B. The impact of drought on the population dynamics of canopy — tree seedlings in a seasonal Malaysian rain forest [J]. *J Trop Ecol*, 2003, 19:489-500.
- [24] Williamson G B, Ickes K. Mast fruiting and ENSO cycles — does the cue betray a cause? [J]. *Oikos*, 2002, 97:459-461.
- [25] Bebbler D, Brown N, Speight M. Drought and root herbivory in understorey *Parashorea* Kurz (Dipterocarpaceae) seedlings in Borneo [J]. *J Trop Ecol*, 2002, 18:795-804.
- [26] Mark P, Ashton M S, Gunatilleke C V S, et al. Seedling survival and growth of four *Shorea* species in a Sri Laankan rainforest [J]. *J Trop Ecol*, 1995, 11:263-279.
- [27] Turner I M. The seedlings survivorship and growth of three *Shorea* spp. in a Malaysian tropical rain forest [J]. *J Trop Ecol*, 2001, 6:469-478.
- [28] Burslem D F R P, Grubb P J. Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore [J]. *Biotropica*, 1996, 28:636-648.
- [29] Pacala S W, Crawley M J. Herbivores and plant diversity [J]. *Amer Nat*, 1992, 140:243-260.
- [30] Osunkjoya O O, Ash J E, Hopkins M S, et al. Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests [J]. *Oecologia*, 1992, 91:569-578.
- [31] Howlett B E, Davidson D W. Herbivory on planted dipterocarp seedlings in secondary logged forests and primary forests of Sabah Malaysia [J]. *J Trop Ecol*, 2001, 17:285-302.
- [32] Becker P. Effects of insect herbivory and artificial defoliation on survival of *Shorea* seedlings [A]. In: Sutton S L, Whitmore T C,

- Chadwick A C. Tropical Rain Forest: Ecology and Management [C]. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. 241–252.
- [33] Blundell A G, Peart D R. High abscission rates of damaged expanding leaves: field evidence from seedlings of a Bornean rain forest tree [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87:1693–1698.
- [34] Blundell A G, Peart D R. Selective drought mortality of dipterocarp trees: no correlation with timber group distributions in Borneo [J]. *Biotropica*, 1998, 30:666–671.
- [35] Webb C O, Peart D R. Seedling density dependence promotes co-existence of Bornean rain forest trees [J]. *Ecology*, 1999, 80: 2006–2017.
- [36] Massey E P. Environmental impacts on tropical rainforest Dipterocarpaceae tree seedling regeneration [D]. Sheffield: University of Sheffield, UK, 2002.
- [37] Messer A, McCormick K, Sunjaya H H H, et al. Defensive role of tropical tree resins: antitermitic sesquiterpenes from Southeast Asian Dipterocarpaceae [J]. *J Chem Ecol*, 1990, 16:3333–3354.
- [38] Waterman P G, Ross J A M, Bennett E L, et al. A comparison of the floristics and leaf chemistry of the tree flora in two Malaysian rain forests and the influence of leaf chemistry on populations of colobine monkeys in the Old World [J]. *Biol J Linn Soc*, 1988, 34: 1–32.
- [39] Massey F P, Press M C, Hartley S E. Long- and short-term induction of defences in seedlings of *Shorea leprosula* (Dipterocarpaceae): support for the carbon: nutrient balance hypothesis [J]. *J Trop Ecol*, 2005, 21:195–201.
- [40] Clark D B, Clark D A. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest [J]. *Oikos*, 1989, 55: 225–230.
- [41] Canham C D, Kobe R K, Latty E F, et al. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves [J]. *Oecologia*, 1999, 121:1–11.
- [42] Ingleby K, Munro R C, Noor M, et al. Ectomycorrhizal populations and growth of *Shorea parvifolia* (Dipterocarpaceae) seedlings regenerating under three different forest canopies following logging [J]. *For Ecol Manag*, 1998, 111:171–179.
- [43] Muthukumar T, Shi L Q, Cao M, et al. Mycorrhiza of plants in different vegetation types in tropical ecosystems of Xishuangbanna, Southwest China [J]. *Mycorrhiza*, 2003, 13:289–297.
- [44] Shi Z Y (石兆勇), Chen Y L (陈应龙), Liu R J (刘润进), et al. Preliminary research on arbuscular mycorrhizal fungi of Dipterocarpaceae in Xishuangbanna, Southern Yunnan [J]. *Acta Phytocool Sin (植物生态学报)*, 2003, 27:360–365. (in Chinese)
- [45] See L S, Alexander I J. The dynamics of ectomycorrhizal infection of *Shorea leprosula* seedlings in Malaysian rain forests [J]. *New Phytol*, 1996, 132:297–305.
- [46] Simard S W, Perry D A, Jones M D E T, et al. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field [J]. *Nature*, 1997, 388:579–582.
- [47] Robinson D, Fitter A. The magnitude and control of carbon transfer between plants linked by a common mycorrhizal network [J]. *J Exp Bot*, 1999, 50:9–13.
- [48] Turner I M, Brown N D, Newton A C. The effect of fertilizer application on dipterocarp seedling growth and mycorrhizal infection [J]. *For Ecol Manag*, 1993, 57:329–337.
- [49] Colpaert J V, van Laere A, van Assche J A. Carbon and nitrogen allocation in ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* L. seedlings [J]. *Tree Physiol*, 1996, 16:787–793.
- [50] Bücking H, Heyser W. Microautoradiographic localization of phosphate and carbohydrates in mycorrhizal roots of *Populus tremula* × *Populus alba* and implications for transfer processed in ectomycorrhizal associations [J]. *Tree Physiol*, 2001, 21:101–107.
- [51] Tennakoon M M D, Gunatilleke I A U N, Hafeel K M, et al. Ectomycorrhizal colonization and seedling growth of *Shorea* (Dipterocarpaceae) species in simulated shade environments of a Sri Lankan rain forest [J]. *For Ecol Manag*, 2005, 28:399–405.
- [52] Becker P, Lye O C, Goh F. Selective drought mortality of dipterocarp trees: No correlation with timber group distributions in Borneo [J]. *Biotropica*, 1998, 30(4):666–671.
- [53] Tyree M T, Pantiño S, Becker P. Vulnerability to drought-induced embolism of Bornean heath and dipterocarp forest trees [J]. *Tree Physiol*, 1998, 18:583–588.
- [54] Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Ashton M S, et al. Seedling growth of *Shorea* (Dipterocarpaceae) across an elevational range in Southwest Sri Lanka [J]. *J Trop Ecol*, 1998, 14:231–245.
- [55] Takeuchi Y, Kenta T, Nakashizuka T. Comparison of sapling demography of four dipterocarp species with different seed-dispersal strategies [J]. *For Ecol Manag*, 2005, 208:237–248.
- [56] Harley J L, Smith S E. *Mycorrhizal Symbiosis* [M]. London: Academic Press, 1983, 483.
- [57] Uemura A, Ishida A, Nakano T, et al. Acclimation of leaf characteristics of *Fagus* species to previous-year and current-year solar irradiance [J]. *Tree Physiol*, 2000, 20:945–951.
- [58] Niinemets Ü. Climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs at the global scale [J]. *Ecology*, 2001, 82:453–469.
- [59] Hartshorn G H, Bynum N. Tropical forest synergies [J]. *Science*, 1999, 286:2093–2094.