

## 热带湿润森林种子及幼苗生理生态学研究 (综述)\*

陈章和

(华南师范大学生物系)

### 摘 要

本文讨论了热带湿润森林种子的寿命、休眠及萌发, 幼苗的生长发育; 种子幼苗形态及其与森林环境的关系。

热带湿润森林种子大多数是短命种子, 在成熟后迅速萌发, 不存在或存在很短的休眠期, 延迟萌发或休眠常见于先锋种或林窗适应种, 或具硬种皮(果皮)的种。

种子小, 出土萌发, 幼苗具叶状子叶, 最初幼苗小, 常是先锋种及林窗适应种的特征。而种子大, 留土萌发(出土萌发时子叶肥厚肉质), 最初幼苗大, 常是成熟森林种的特征。

幼苗在荫蔽下, 能处于部分休眠或全休眠状态, 一旦光增加, 又能开始生长。利用这种特性, 人工控制条件, 有可能贮存大量幼苗, 起到一个幼苗库的作用。

**关键词:** 种子; 幼苗; 生理生态学; 热带湿润森林

### 引 言

热带森林种子及幼苗生理生态学研究, 对热带森林更新及管理有很大意义。本文力图对世界湿润热带地区森林种子寿命、休眠、萌发及幼苗生长发育等方面的工作作一综述, 以期对在我国深入进行这方面的工作有所帮助。

### 一、种子的寿命及贮存

热带湿润森林种子大部分是短命种子, 这些种子较大, 含水量高, 不存在或存在很短的休眠期, 难以贮存<sup>[42, 62]</sup>, 因此被称为“难对付的种子”(recalcitrant seed)<sup>[44]</sup>。

\*作者于1987年9月至1988年11月在法国Laboratoire Associé N° 218 Taxonomie et Ecologie Des Flores Tropicales, CNRS 进修期间, 得到Maury-Lechon 博士的指导和提供学习、工作条件及查阅资料的方便, 特此致谢。

如青皮 (*Vatica mangachapoi*) 种子在室温, 自然通风条件下 6 天, 萌发率降至 50% 以下, 12 天降至零<sup>[2]</sup>。 *Hopea iriana*, *H. forbesii* 和 *Anisoptera thurifera* 种子, 萌发率 10 天降至 50%, 20 天为零<sup>[23]</sup>。

许多学者对短命种子的寿命与含水量的关系进行了研究<sup>[2, 24, 28, 48, 55]</sup>, 表明这些种子一般不能忍受较多的失水, 随着种子含水量下降, 活力也下降, 甚至完全丧失。如 *Vatica umbonata* 种子的活力, 随着含水量下降而下降, 当含水量下降至 50% (以鲜重为基础, 新鲜种子含水量 75%) 以下, 活力完全丧失<sup>[28]</sup>。目前已研究的所有龙脑香科种子都不能忍受低于 20—30% 的含水量 (干重为基础)<sup>[62]</sup>。因此, 尽可能保持较高的含水量, 成了延长“难对付的种子”寿命的重要方法。许多实验表明, 在一定条件下, 保持种子较高的含水量, 能明显地延长种子的寿命。*Shorea talura* 种子贮存于密闭袋子里, 含水量保持在 50% 以上, 贮存至 88—122 天, 萌发率仍保持 90% 以上, 而在开口的袋子里贮存相同时间, 含水量为 25—30%, 萌发率为 0—21%<sup>[48]</sup>。

也有的结果表明, 在一定范围内, 种子含水量下降, 而活力不受影响; 在达到一定限度时, 含水量继续下降, 则活力亦迅速下降。P. B. Tom Psett (1984) 研究了南洋杉属 (*Araucaria*) 9 个种种子活力及含水量的关系, 认为每个种都有最低安全含水量, 据此, 他把 9 个种分为三类, 最低安全含水量分别为 25—40%, 12% 和 2%。而且, 不同类贮存的温度也应不同。在热带雨林种子中, 也有这种情况。如 *Shorea* 属的几个种, 含水量低于 35—40% (鲜重为基础), 萌发率下降 (呈线性关系), 保持 40% 的含水量, 贮于 21°C, 能获得较好的效果<sup>[55]</sup>。

热带森林短命种子的寿命不但受失水量的影响, 也可能与失水速度有关, 但这方面的研究较少。

J.M. Farrant 等 (1985) 研究了不同失水速度下 *Avicennia marina* 种子活力的变化, 认为种子的活力取决于水分丧失速度而不是绝对含水量。

Tadaatsu (1986) 也对一种草木植物的种子作了不同干燥速度的研究, 表明干燥快对种子有破坏作用。

种子的寿命与温度的关系, 一般说来, 较低温度能减低种子的代谢, 抑制真菌的破坏, 有利于寿命的维持。因此, 常用低温贮存温带种子及其他常规种子。某些热带短命种子在较低的温度下也能延长寿命。如 *Shorea talura* 种子贮于 4°C 一个月, 萌发率增至 100%, 随着贮于 4°C 时间的延长, 萌发速度加快<sup>[48]</sup>。但热带森林短命种子对低温十分敏感, 且不同种间差异很大。如有的龙脑香科种子能在 4°C 下贮存至少 1 至 2 个月<sup>[48]</sup>, 另一些则不能忍受低于 10°C 的温度<sup>[62]</sup>, 一些甚至不能忍受低于 15°C 的温度<sup>[48]</sup>。贮存温度和时间也很有关系, 如 *Symphonia globulifera* 和 *Cedrela odorata* 种子, 于 5°C 下贮存一个星期, 萌发不受影响, 但 4 个星期, 尤其 6 个星期后, 许多种子不能萌发<sup>[12]</sup>。*Calamus manan* 种子则不能在 10°C 下超过 2 个月<sup>[38]</sup>。

有的龙脑香科种子, 其最佳贮存温度为 20—25°C (因种而异), 如 *Shorea roxburghii*, 贮于 21°C, 7 个半月后, 萌发率仍达 90%<sup>[8]</sup>。*Shorea almon*, *S. robusta* 等的种子贮于 21°C 也较贮于较低温度好<sup>[55]</sup>。

气体条件也影响种子的寿命。干燥种子处于较低的代谢水平, 贮存过程中不需氧气, 外界的氧气对种子不利<sup>[26, 45]</sup>。Roberts (1980) 和 Whitmore (1984) 认为, 目前

贮存难对付的种子较成功的办法是维持恒定的湿润环境及适度通气。

目前对热带森林种子的试验,有各种不同的结果。有的在通气的容器中种子活力维持最久<sup>[16,52,55]</sup>,而有的则在密闭的容器中贮存最好<sup>[36,48]</sup>,有的则差别不明显<sup>[14]</sup>。这可能与不同的通气条件导致种子含水量不同有关。

Villiers 提出假说,在种子充分吸水后低温贮存过程中,对伤害有修复机能,但这是一个耗氧过程,因此种子充分吸水后低温贮存需要通气条件<sup>[45]</sup>。

改变贮存气体条件,可以延长种子寿命。Maury-Lechon 等<sup>[33]</sup>。利用氮气、真空及正常空气贮存 *Shorea parvifolia* 和 *Dipterocarpus humeratus* 的种子,指出氮气是最好的条件。K.B.Shrestha 等也把 *Pinus radiata* 种子贮于氮气、二氧化碳、真空和空气中,最好的气体条件是氮气,其次是二氧化碳,空气最差<sup>[51]</sup>。

Maury-Lechon 等还尝试把 *Symphonia globulifera* 非常小的幼苗贮于低温(15°C)中。在贮存期,幼苗生长很慢。2.5 个月后,移至 25°C 时,迅速重新生长,生长完全正常<sup>[81]</sup>。但当贮存期超过一年后,死亡率很高<sup>[7]</sup>。幼苗阶段是植物一生中对外界条件敏感的阶段,温度控制不好,易造成伤害,因此这种方法实际应用更不容易。

Ng 提出了生产上种子连续供应的对策,即维持一个原始林作为种质区(germplasm),对该区有关的树木的物候进行细心的研究,从而在苗圃用种时能收集到新鲜的种子。他还认为,从长远看,应建立种子林或种子园,使其起活的种子库的作用<sup>[37]</sup>。

## 二、种子的休眠及萌发

C.V'azquez-Y'anes 等<sup>[59]</sup>把热带湿润森林种子的萌发分为两类:一类是迅速萌发,在森林地面上迅速形成部分休眠或全部休眠的大量幼苗;二是延迟萌发和被迫休眠。

第一类包括森林中大多数种类,如在马来西亚,Ng (1980) 研究了 335 种森林木本植物种子的萌发,快速萌发占 65%。在巴西, Macedo (1977), 研究了 37 种木本植物种子,发现在人工条件下,萌发时间短于 2 个月,在野外则稍长些<sup>[59]</sup>。Augspurger (1984) 研究了 Barro Colorado (Panama) 18 种种子, 16 种为迅速萌发<sup>[17]</sup>。Alexandre (1980) 研究了非洲象牙海岸 61 种种子, 79% 为迅速萌发<sup>[59]</sup>。Gilbert (1952) 研究了扎伊尔 10 个乔木种, 9 个为迅速萌发<sup>[59]</sup>。

Ng (1980) 认为,在迅速萌发和延迟萌发两个极端间,是萌发时间介于二者之间的种,呈连续分布,很难绝然划分出不同的类型,但从总体上看,种数随寿命呈指数下降(图 1)。

有的研究者认为,快速萌发不等于没有休眠<sup>[39]</sup>,有的还有后熟过程<sup>[48]</sup>。

延迟萌发的种主要是先锋种、适应林窗的种及具硬种皮(果皮)的种等。延迟萌发及休眠主要是为了渡过不利于种子萌发或幼苗生长的时期(或者说等待有利于种子萌发及幼苗生长的时期)。因此,随着森林成熟度的降低及森林环境季节性的加强,延迟萌发及休眠种的比例增加。

硬种皮(果皮)的种多具被迫休眠的特性,常见于豆科植物。由于种皮的限制,不能立即萌发而处于休眠状态,种子仍保持活力。人为划破种皮,种子能立即萌发。这些

种子落到地面上，透性会逐步降低。在机械障碍打破以前，透性降低，可能对种子的活力起保护作用。机械障碍作用的原因有：不透水；不透气(氧气)；对胚具机械作用<sup>[4, 13]</sup>。

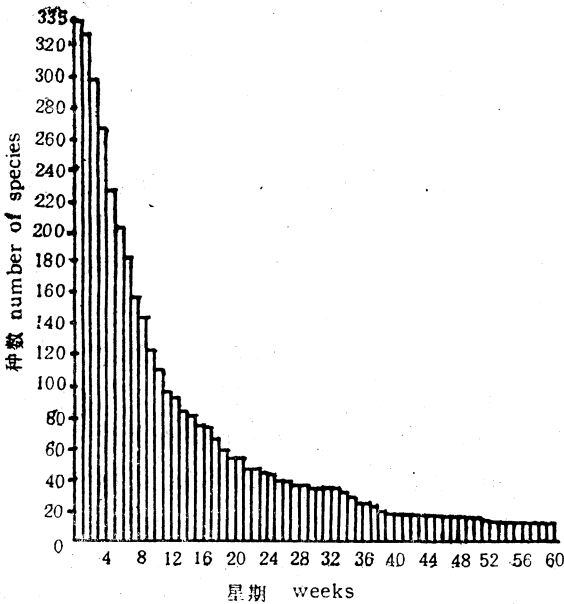


图1 335种马来西亚乔木种子在适于萌发的条件下，能保持种子活力(包括已萌发的种子)的种数与时间的关系(引自Ng, 1980)

Fig.1 Relationship between the number of species with viable seeds(including the seeds germinated) and time, under conditions suitable for germination, for 335 tree species in Malaysian forests (From Ng, 1980)

在荫蔽下处于休眠状态而保持活力，光照是这些种子萌发的主要条件。

温度的波动对一些先锋树种种子的萌发，也可能起诱导作用，因为在林窗下，光的增加也伴随着温度变幅的增大。如 *Heliocarpus donnell-smithii* 种子的萌发，为高温、温周期及预热所促进<sup>[5, 7]</sup>。

对热带森林土壤种子库的研究表明，土壤中主要是先锋植物及适应林窗的树种的种子<sup>[10, 21]</sup>，许多种在取样地中并不存在。A.S.Cheke等(1979)的研究认为，土壤种子库中种子的量比当年种子雨的量多得多，说明先锋种的种子能在原始林土壤中积累，这些种子在荫蔽下休眠，等待林窗的出现。

一些种的延迟萌发是由于有后熟期，落下时并不完全成熟，因而不能立即萌发。如 *Dianella ensifolia* 和 *Asclepias curassavica*<sup>[19]</sup>。

有的短命种子，成熟后寿命仅有几天，但在成熟前采收，在贮存期让其完成成熟过程，人为给一个后熟期，则能贮存一段时间。如果种子质量不受影响，这对某些种子的运输有实际意义<sup>[18]</sup>。

不同萌发速度的生态学意义：热带湿润森林中的大部分种，特别是最上层及主要层的树种，种子萌发迅速，不存在明显的休眠，这和较稳定的森林环境相适应。在季节性明显的环境中，快速萌发的种子的成熟也和雨季相一致<sup>[8]</sup>。在适于萌发及幼苗生长的条件下，延迟萌发，会增加被动物及昆虫采食及真菌侵袭的机会。这些种子较大，肉质肥

森林先锋树种或适应林窗树种的种子，当落到林内，光或温度波动不足时，便处于休眠状态。C. V'azquez-Y'anes等对墨西哥森林一些先锋树种的种子萌发进行了研究，指出一些先锋植物的种子的萌发为光所诱导<sup>[60]</sup>，并进一步指出是由红光与远红光的比例决定<sup>[56, 58]</sup>。Aminuddin Bin Monanad等(1982)把几种先锋乔木的种子，置于不同的光条件下萌发：空旷、适度荫蔽(用棕榈叶遮盖)，重荫蔽(在 *Eusideroxylon zwageri* 林下，模拟荫蔽的森林条件)。这些先锋植物种子在全光和适度荫蔽下能萌发，在重荫蔽下萌发受抑制。在重荫蔽下的种子，于2、4、6个月后移至全光照下，有的种的种子不能萌发(丧失活力)有的种子则能萌发。表明能萌发的种子，

厚，被采食率相当高。Ng (1976) 认为，迅速萌发的种子常在母树周围形成密度很大的幼苗，吸引采食者，以便使偶然传播较远的少量个体有更好的机会逃避被采食。迅速萌发也被其他研究者解释为逃避采食的机理<sup>[25]</sup>。Fenner (1985) 则从自然选择的角度说明热带雨林种子迅速萌发的生态学意义。他认为，热带雨林种子传播性差，常在母树周围形成稠密的种群，自然选择有利于早萌发的个体生存下来。

### 三、幼苗的生长发育

种子萌发后，下胚轴及胚根伸长（下胚轴或不伸长），当主根长到一定长度，长出次级根。根长至一定程度，地上部分开始出现。F. Corbineau 等 (1985) 观察了 *Cedrela odorata* 幼苗的发育情况，最初 3 天，下胚轴伸长比胚根慢得多，在 15°C 下，下胚轴的伸长始终（一周内）比根慢，而在 20—35°C 时，下胚轴的长度最终达到或超过根的长度。表明较低的温度对下胚轴的生长不利；相反，较高的温度有利于下胚轴的生长。

根系和地上部分的生长似乎具有一定的比例。笔者观察了 *Quercus pedunculata* 幼苗的生长，在最初期，根系生长占优势，体现在最先生长，重量较大。随后，地上部分逐渐超过地下部分，并随着生长进程，差异逐渐增大。39 和 47 天的幼苗，地上部分 / 地下部分（干重比）分别为 1.2 及 1.4，98 天为 2.6（未发表）。Fenner (1985) 认为，地上部分与地下部分之比和种子大小有关，大的种子（不同种比较）倾向于有较高的比值，表明这些种最初优先的是要获得光而不是矿物质。E. E. G. Oboho 等 (1985) 对同一种种子比较也表明，小种子的幼苗，地上部分 / 地下部分值最低。

地上与地下部分比值和光条件有关。Sasaki 等 (1981) 的实验说明，当相对光强为 35—60 % 时，幼苗最重、最高，但地上部分 / 地下部分值随光增加而下降，在相对光强 50—70 % 下生长的幼苗，较适于移植。

当幼苗长出最初 2 片叶（或子叶叶状）后，常出现一个形态“停滞期”。停滞期有持续 1 个多月的，也有长达几个月的，因种而异。子叶肉质肥厚的幼苗，停滞期较长，而叶状子叶、最初幼苗较小的种类，停滞期则较短。

停滞期的幼苗，营养状态可能正处于转换阶段，即由异养状态向自养状态过渡。叶状子叶的幼苗，在停滞期形成顶端分生组织<sup>[47]</sup>。

热带雨林林下的幼苗，最初若干年中，生长极为缓慢<sup>[3, 44]</sup>，因而被称为部分休眠或全休眠幼苗<sup>[5, 9]</sup>。这可能受幼苗内部生长节律所调节，这种节律是长期适应雨林下荫蔽环境所形成的。已有研究表明，这些种的种子，在荫蔽下萌发率及幼苗生存率较空旷处高。有的也可能是由于光照不足而被迫处于休眠状态。许多工作者研究了幼苗生长与光条件的关系<sup>[9, 20, 29, 35, 49, 50]</sup>。Liew That Chim 和 Wong Fung On (1973) 研究了马来西亚 Sabah 原始龙脑香林的幼苗生长，指出大约 40 % 的幼苗实际上处于休眠状态，在一年内高度没有增加。其他幼苗高生长也仅 2.5—7.6 cm。98 % 的幼苗都能对光的增加作出反应，光增加多（林窗较大），幼苗高生长也较多。较大的幼苗比较小的幼苗对光增加的反应更显著。也有许多成熟森林种的幼苗，适度荫蔽下生长最好<sup>[35, 49]</sup>。

自然状态下幼苗的死亡率一般很高。死亡的原因很多，主要有病害、机械伤害，动物及昆虫采食等。Gong Wooi Khoo (1981) 研究了龙脑香林幼苗死亡率。死亡率

最高为 10—20 cm 高度期。 *Hopea pedicellata* 幼苗 2 年后的生存率为 75.9%，叶子被采食是死亡的一个重要原因（被食叶面积平均为 5.7%），光（空旷、光斑、阴暗）不影响生存率。Liew That Chim 等(1973)的结果：4 年后幼苗生存率为 0.8%—16.9%。

种子、幼苗形态特征与环境的关系：种子大小、幼苗大小及形态和母树生长的森林环境密切相关。密林生境的种子一般比疏朗生境的种子大，耐荫种和成熟森林种的种子比先锋种的种子大<sup>[17, 18, 32]</sup>。在热带雨林中，大种子（果实）常占优势。如马来亚森林，种子长度大于 1 cm 者占 75%<sup>[38]</sup>。

Augsburger (1984)认为，种子大小不总是可以作为耐荫性的指标；他对中美洲 18 种森林乔木幼苗研究后发现，耐荫性和种子重量不相关，而和种的演替阶段有关。演替阶段后期的种，倾向于有较耐荫的幼苗，而与其种子重量无关<sup>[17]</sup>。

Fenner (1985)认为，大的种子似乎是对抗干旱的一种适应，因为它使幼苗有能力更快地生长根系，以达到较湿的土层。Baker (1972)对加利福尼亚 2490 个种观察后认为，干旱生境的种子较重<sup>[17]</sup>。因此，不同的生境类型，其种子大小的适应方式可能不完全相同。

在热带森林里，种子大小除了和耐荫性或演替阶段有关外，还和植物本身大小有关。对鼎湖山 60 种植物种子（果实）<sup>[1]</sup>的大小的统计结果为：乔木种子（果实）平均长为 12.6 mm，大乔木格木 (*Erythrophleum fordii*)、椎树 (*Castanopsis chinensis*)、乌榄 (*Canarium pimela*)、生虫树 (*Cryptocarya concinna*) 等的种子长都大于 15 mm；小乔木为 7.8；灌木 7.4；木质大藤本和乔木的种子大小相当，小木质藤本的和灌木的相当。L.L.Rockwood (1985)对南美热带森林 365 种（8 科）种子重量分析表明，不同生活型种子重量有以下顺序：乔木 > 灌木 > 草本。附生植物种子有的很小，有的则等于或大于灌木种子，草质藤本种子和草本的相当，而木质藤本的和乔木的相当。S.A.Foster 等 (1985) 也认为在同一生活型里，高大者比矮小者种子大。

种子大小，决定了最初幼苗的大小（最初大小即幼苗由种子贮存物提供所能达到的大小），小种子最初幼苗小，大种子最初幼苗大<sup>[38, 47]</sup>。种子大小还和萌发方式及幼苗形态有关（表 1）。小种子常为出土萌发，形成叶状子叶的幼苗，而大种子多为留土萌发，

表 1 马来亚森林乔木种子大小的频度分布及种子大小与出土萌发的关系（引自 Ng, 1978）

Table 1 Frequency distribution of seed sizes in a survey of Malayan forest trees and the relationship between seed size and epigeal germination (from Ng, 1978)

大小级 Size class	长度 Length in cm	种数 Number of species	出土萌发 Species with epigeal germination	
			种数 Number	% Percentage
1	<0.3	13	13	100
2	0.3—1.0	39	31	79
3	1.0—2.0	74	48	65
4	2.0—3.0	43	23	53
5	3.0—4.0	19	9	47
6	4.0—6.0	18	10	55
7	6.0—8.0	3	0	0
总数 Total		209		

出土萌发时常形成肉质肥厚子叶的幼苗。因而，和种子的分布相应，从荫蔽环境到疏朗环境，留土萌发及出土萌发形成肉质肥厚子叶的幼苗比例减少，而出土萌发具叶状子叶的幼苗比例增加（表2）。先锋树种一般为出土萌发具叶状子叶类型。

表2 子叶形态与环境的关系

(引自Rousteau, A., 1983)

Table 2 Relationship between cotyledon morphology and environment

(From Rousteau, A., 1983)

环境 Environment	叶状子叶% Percentage of foliac- eous cotyledons	出土萌发、子叶肥厚% Percentage of epigeal ger- mination and succulent cotyledons	留土萌发、子叶肥厚% Percentage of hypogeal germination and succ- ulent cotyledons
密林 Dense forest	38.59	21.05	40.35
疏林 Clear forest	63.15	5.26	31.57
空旷环境 Open environment	81.81	0	18.18

种子及幼苗的这些特点，是长期适应环境的结果。小的种子，贮存物不多，常为出土萌发，幼苗子叶叶状，能较快地利用光能，因此常和疏朗的环境相联系。在荫蔽下，它们很易饿死，并且更易于被真菌感染<sup>[38]</sup>。而大的种子，贮存物较多，其子叶常作为贮存器官，因而多为留土萌发。幼苗能在林冠荫蔽下坚持较长时间等待林冠中出现林窗。在等待时，尽管林下荫蔽及潮湿，也不易被真菌所感染<sup>[38]</sup>。出土萌发、肉质肥厚子叶的幼苗更加不耐干燥<sup>[47, 30]</sup>，因而更适应于森林下的荫湿条件。

由于热带湿润森林种子具有萌发迅速、寿命短难于贮存（土壤种子库及人土贮存）和传播性差等特点，给林业生产带来很大困难，也使热带森林的保护更加重要。热带湿润森林被砍伐破坏，一方面使种子来源消失，一方面种子萌发及幼苗生长的条件被破坏，自然恢复更加困难，一些种甚至会消失。从这个意义上，热带湿润森林更加不耐干扰破坏，更应注意保护。

目前对种子贮存的工作，主要围绕控制贮存时的物理因子（含水量、温度、气体条件等），仍未能给生产和科学研究以满意的方法。Ng (1974) 提出的活的种子库对策，在实际应用上可能起到一定的作用。但是，热带湿润森林物种多样性高，种的多度不会很大（某些单优、少优林例外），因此要保持某种一定数量的个体，常需较大面积，这也给保护及采种带来较大困难。特别对某些珍稀树种，个体少，结果不多，情况更是如此。因此对种子贮存及萌发的研究仍有待于深入。

热带湿润森林种子能迅速萌发，在荫蔽下形成部分休眠或全休眠幼苗，利用这一特点，人工控制苗圃的条件，有可能较长时间地贮存大量幼苗，起一个幼苗库的作用，这在生产上将较大的应用意义。因此，加强对幼苗生理生态学研究，如幼苗生长发育规律，生长控制等的研究，是十分必要的。

## 参 考 文 献

- [1] 宋绍敦、易敬度, 1985: 鼎湖山木本植物种子和幼苗形态图谱。海南人民出版社。  
[2] 张志权、胡玉佳, 1984: 青皮种子生物学特性研究。生态科学, 2:55-59。

- [ 3 ] 胡玉佳, 1982: 海南岛的无翼坡垒林. 热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 251—271.
- [ 4 ] 傅家瑞, 1985: 种子生理. 科学出版社.
- [ 5 ] Alexandre, D. Y., 1980: Caractère saisonnier de la frutification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire, Rev. Ecol. (Terre et vie), 34:335—350.
- [ 6 ] Aminuddin Bin Mohamad & Ng, F. S. P., 1982: Influence of light on germination of *Pinus caribaea*, *Gmelina arborea*, *Sapium baccatum* and *Vitex pinnata*, The Malaysian Forester, 45(1): 62—68.
- [ 7 ] Bras, P., et Maury-Lechon, G., 1986: Graines forestières tropicales de type fortement hydraté; la conservation et ses effets, exemple du *Symphonia globulifera* L.f. de Guyane française, Bois et forêts des tropiques, 212: 35—46.
- [ 8 ] Bras, P., 1985: Graines tropicales de type fortement hydraté: la conservation et ses effets (mémoire de 3e année, présenté à l'Ecole Nationale des Ingenieurs et des Techniciens des Eaux et Forêts ENITEF).
- [ 9 ] Carlos, C. Tomboc et Romeo M. Basada, 1978: White lauan (*Shorea contorta*) in the open and under second-growth forest canopy, Sylvatrop Philipp. For. Res. J., 3(4): 205—210.
- [ 10 ] Cheke, A. S., Nanokorn, W. and Yankoses, C., 1979: Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in Northern Thailand, Biotropica, 11(2):88—95.
- [ 11 ] Corbineau, F., Defresne, S. et Côme, D., 1985: Quelques caractéristiques de la germination des graines et de la croissance des plantules de *Cedrela odorata* L. (*Méliacées*), Boiset forêts des tropiques, 207: 17—22.
- [ 12 ] Defresne, S., 1982: Principales caractéristiques de la germination des graines et du développement des plantules de deux espèces tropicales: *Symphonia glbulifera* L. f. et *Cedrela odorata* L. (Mémoire Pour DEA, présenté à l'Université Pierre et Marie Curie).
- [ 13 ] Dent, T. V., 1948: Seed storage with particular reference to the storage of seed of Indian forest plants, Indian forest Records, 7(1).
- [ 14 ] Divingracia I. Peregrino, 1979: Influence of storage condition on longevity of tanguile (*Shorea polysperma* (Blanco) Merrill) seeds, Sylvatrop Philipp. For. Res. J., 4(3):147—150.
- [ 15 ] Estrada, A., et al., 1984: Observation on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico, Biotropica, 16(4):315—318.
- [ 16 ] Farrant, J. M., et al., 1985: The effect of drying rate on viability retention of recalcitrant propagules of *Avicennia marina*, South African Journal of Botany, 51(6): 432—438.
- [ 17 ] Fenner, M., 1985: Seed ecology, London, New York, Chapman and Hall.
- [ 18 ] Foster, S. A., & Janson, C. H., 1985: The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants, Ecology, 66(3): 773—780.
- [ 19 ] Garrard, A., 1955: The germination and longevity of seeds in an equatorial climate, Gardens Bull. Sing., 14:534—545.
- [ 20 ] Gong Wooi Khoon, 1981: Studies on the natural regeneration of a hill Dipterocarp species *Hopea pedicellata*, The Malaysian Forester, 44(2&3):357—369.
- [ 21 ] Hall, J. B., & Swaine, M. D., 1980: Seed stocks in Ghanaian forest soil, Biotropica, 12(4): 256—263
- [ 22 ] Hawkes, J. G., 1980: Genetic conservation of "Recalcitrant species"—An overview, Crop genetic resources, the conservation of difficult material, proceedings of an international workshop held at the University of Reading, U. K., 8—11 Sept. 1980, Edited by Lyndsey A. Withers & J. T. Williams, 83—92.
- [ 23 ] Johns, R. J., 1987: The natural regeneration of *Anisoptera* and *Hopea* in Papua New Guinea, Proceedings of the third round table conference on Dipterocarps, Edited by A. J. G. H. Kostermans, 213—233.
- [ 24 ] Jurnalís Kamil, 1979: Investigation on Cinnamon seed for reforestation program, Biotrop special publication No. 4.
- [ 25 ] Leite, A. M. C., & Rankin, J. M., 1981: Ecologia de sementes de *Pithecolobium racemosum* Ducke, Acta Amazonica, 11(2):309—318.
- [ 26 ] Lela V. Barton, 1961: Seed preservation and longevity, Plant science Monographs, Edited by Professor Nicholas polumin.
- [ 27 ] Liew That Chim & Wong Fung On, 1973: Density, recruitment, mortality and growth of Dipterocarp seedlings in virgin and loggedover forest in Sabah, The Malaysian Forester, 36(1): 3—15.



- [ 28 ] Mahdi, A., 1987: Germination of fruits of *Vatica umbonata*. Proceedings of the third round table conference on Dipterocarps, Edited by A. J. G. H. Kostermans, 293—303.
- [ 29 ] Manokaran, N., 1982: Survival and growth of rotan sega (*Calamus caesius*) seedlings at 2 years after planting III group-planted in poorly drained soil, *The Malaysian Forester*, 45 (1): 36—48.
- [ 30 ] Maury-Lechon, G., 1978: Dipterocarpaceés: du fruit à la plantule (thèse pour obtenir le grade de docteur es sciences naturelles, présentée à l' Université Paul Sabatier de Toulouse).
- [ 31 ] —., Corbineau, F., et Côme, D., 1980: Données préliminaires sur la germination des graines et la conservation des plantules de *Symphonia globulifera* L. f. (Guttifère), *Bois et forêt des teopiques*, 193:35—40.
- [ 32 ] —., et Poncy, O., 1986: Dynamique forestière sur 6 hectares de forêt dense humide de Guyane française, à partir de quelques espèces de forêt primaire et de cicatrization, *Mémoire de museum national d' histoire naturelle, nouvelle, série A, Ecologie*, 132:211—242.
- [ 33 ] —., Aisyah M. Hassan & Domingo R. Bravo, 1981: Seed storage of *Shorea parvifolia* and *Dipterocarps humeratus*, *The Malaysian Forester*, 44(2&3):267—280.
- [ 34 ] —., and Noraini, M. T. (in press), Juvenile stages of tropical trees: ecological significance of their ontogenesis and role in the forest dynamism, contribution to IUBS-UNESCO. MAB International Workshop on Reproductive Ecology of Tropical Forest plants, BANGI, Malaysia, 8—12 June, 1987.
- [ 35 ] Mori, T., 1980: Growth of Rotan manan (*Calamus manan*) seedlings under various light conditions, *The Malaysian Forester*, 43(2):187—192
- [ 36 ] Mori, T., Zollfatah Bin H. A. B., et al., 1980: Germination and storage of Rotan manan (*Calamus manan*), seeds, *The Malaysian Forester*, 43(1):44—55.
- [ 37 ] Ng, F. S. P., 1974: Seeds for reforestation: a strategy for sustained supply of indigenous species, *The Malaysian Forester*, 37(4):271—277.
- [ 38 ] —., 1976: Strategies of establishment in Malayan forest trees, *Tropical trees as living systems*, Edited by P. B. Tomlinson and Martin H. Zimmermann, 1978, 129—162.
- [ 39 ] —., 1980: Germination ecology of Malaysian woody plants, *The Malaysian forester*, 43(4): 406—437.
- [ 40 ] Oboho, E. E.G., & Ali, J. Y., 1985: Preliminary investigation of the effect of seed weight on early growth characters of some savanna species, in proceedings, 15th Annual Conference of the Forestry Association of Nigeria, Yola, 25—29 Nov. 1985, Edited by Okojie, J. A., and Okoro, O. O..
- [ 41 ] Okada, Tadaatsu, 1986: Studies on green panic seed: X effects of seed drying methods on their germination, *J. JPN. Soc. Grassl. Sci.*, 31(4):365—370.
- [ 42 ] ORSTOM-CTFT, 1985: Etude de la germination et de la conservation des semences d'essences forestières d'intérêt économique, rapport de recherche, pp429.
- [ 43 ] Richards, P. W., 1952: *The Tropical Rain Forest*.
- [ 44 ] Roberts, E. H., 1973: Predicting the storage life of seeds, *Seed Sci. & Technol.*, 1:499—514.
- [ 45 ] —., & King, M.W., 1980: Storage of recalcitrant seeds, proceedings of an international workshop held at University of Reading, U. K., 8—11 Sept. 1980, Edited by Lyndsey A. Withers and J. T. Williams, 39—45.
- [ 46 ] Rockwood, L. L., 1985: Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in neotropical forests, *Biotropica*, 17(1):32—39.
- [ 47 ] Rousteau, A., 1983: 100 plantules d'arbres guadeloupéens, aspects morphologiques et écologiques, thèse pour obtenir du diplôme de docteur de 3e cycle, présentée à l'Université Pierre et Marie Curie.
- [ 48 ] Sasaki, S., 1980: Storage and germination of Dipterocarp seeds, *The Malaysian Forester*, 43(3): 290—380.
- [ 49 ] —., & Mori, T., 1981: Growth responses of Dipterocarp seedlings to light, *The Malaysian Forester*, 44(2&3):319—345.
- [ 50 ] —., & Ng, F. S. P., 1988: Physiological studies on germination and seedling development in *Intsia Palembanica* (Merbau), *The Malaysian Forester*, 44(1): 43—59.
- [ 51 ] Shrestha, K. B., Shepherd, K. R. and Turnbull, J. W., 1985: Controlled atmosphere storage for *Pinus radiata* seed, *Common weath forestry review*, 64(2): 141—150.
- [ 52 ] Tang, H. T., 1971: Preliminary tests on the storage and collection of some *Shorea* species seeds, *The Malaysian Forester*, 34(2):84—89.

- [ 53 ] Tompsett, P. B., 1982: The effect of desiccation on the longevity of seeds of *Araucaria hu-  
nsteinii* and *A. cunninghamii*, *Annals of Botany*, **50**(5):693—704.
- [ 54 ] —., 1984: Desiccation studies in relation to the storage of *Araucaria* seed, *Annals of Applied  
Biology*, **105**(3):581—586.
- [ 55 ] —., 1985: The influence of moisture content and storage temperature on the viability of *Shorea  
almon*, *Shorea robusta*, and *Shorea roxburghii* seed, *Canadian Journal of Forest Research*, **15**  
(6):1074—1079.
- [ 56 ] Vázquez-Yánes, C., 1980: Light quality and seed germination in *Cecropia obtusa* and  
*Piper auritum* from a tropical rain forest in Mexico, *Phyton*, **38**(1):33—35.
- [ 57 ] —., 1981: Germinación de dos especies de Tiliaceas arbóreas de la vegetación secundaria tropical:  
*Belotia campbellii* y *Heliocarpus donnell-smithii*, *Turrialba*, **31**(1):81—83.
- [ 58 ] —., & Orozco Segovia, A., 1982: Germination of the seeds of a tropical rain forest shrub,  
*Piper hispidum* SW. (*Piperaceae*) under different light qualities, *Phyton* (Buenos aires), **42**(2):  
143—149.
- [ 59 ] —., 1983: Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world:  
review. Proceedings of an international symposium held in Oxatepec and Los Tuxtlas, Mexico, e  
June 29 to July 6, 1983. Edited by Medina E.; Mooney, H. A.; Vázquez-Yánes, C., Th  
Hague, Netherlands; Dr. W. Junk Publishers, 1984, 37—50.
- [ 60 ] —., 1984: Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical un reflejo de su  
ambiente, *Ciencia*, **35**:191—201.
- [ 61 ] Whitmore, T. C. 1978: Gaps in the canopy, tropical trees as living systems, Edited by P. B.  
Tomlinson and Martin H. Zimmermann, 639—655.
- [ 62 ] —., 1984: Tropical rain forests of the Far East (2nd edition), 76—88.
- [ 63 ] —., & Bowen, M. R., 1983: Growth analysis of some *Agathis* species, *The Malaysian Forest-  
er*, **46**(2):186—196.
- [ 64 ] —., & Gong Wooi Khoon, 1983: Growth analysis of the seedlings of balsa, *Ochroma lagopus*,  
*New Phytol.*, **95**:305—311.

## PHYSIO-ECOLOGY OF THE SEEDS AND THE SEEDLING IN TROPICAL HUMID FORESTS (REVIEW)

Chen Zhanghe

(*South China Normal University*)

### Abstract

Longevity, dormancy and germination of the seeds, development of the seedlings, and morphology of the seeds and the seedlings and their adaptative importance are discussed.

Most of the seeds in tropical humid forests are short-lived. Germination happens when seeds are ripen, with no or very short dormancy. Delayed germination or dormancy occurs generally in the seeds of the pioneer or gap-adapted species, or species with hard-coat.

Small seeds, epigeal germination, seedling with foliar cotyledons, small initial seedling are usually characteristics of pioneer and gap-adapted species, and big seeds, hypogeal germination (or epigeal germination but with succulent cotyledons), big initial seedling, are generally characteristics of species of mature forests,

Seedlings of species of mature forests can survive as partial or complete dormancy under shade condition, when light increases, they can begin or increase their growth. This character may be useful in conserving seedlings by controlling nursery conditions and keep a seedling bank.

**Key words:** Seed; Seedling; Physio-ecology; Tropical humid forest