

不同光照和营养条件下两种不同寿命热带先锋种的对比研究

王辉^{1,2}, 蔡志全², 蔡传涛², 张硕新^{1*}

(1. 西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; 2. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要: 探讨了热带次生演替早期阶段短命先锋种山黄麻(*Trema tomentosa*)和长命先锋种中平树(*Macaranga denticulata*)在两种光照(4% 和 20% 的全光照)和营养梯度(低肥和高肥)下, 叶片和细根营养物质含量、非结构性碳水化合物含量、生物量分配模式以及形态结构特征的差异。结果表明:(1)两种先锋种叶片和细根氮、磷含量随着光照和营养的增强显著上升, 并且山黄麻叶片和细根氮、磷含量要显著高于中平树。(2)山黄麻各器官淀粉和总非结构性碳水化合物(TNC)浓度在高光下低于中平树, 但在低光下高于中平树。(3)山黄麻和中平树的叶片都是可溶性糖的主要存储器官, 而淀粉和TNC则主要储存在根中, 并且淀粉都是二者TNC库最主要的组成形态和成分。(4)山黄麻拥有更高的根生物量比、细根生物量比、根冠比、比叶面积、叶面积比、比细根长、比细根表面积及更小的细根直径等更强大的资源捕获能力的结构和生物量分配特征。总之, 与长命先锋种中平树相比, 短命先锋种山黄麻有着更适合快速生长的结构和生物量分配特征、更高的组织营养物质含量、更低的非结构性碳水化合物浓度, 因而具有更高的生长速率, 能够在次生演替的早期阶段占领统治地位, 为以后的次生演替创造条件。

关键词: 山黄麻; 中平树; 形态; 生物量分配; 非结构性碳水化合物

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2008)02-0134-08

A Comparative Study of Two Tropical Pioneer Species with Different Lifespan under Different Light and Nutrient Conditions

WANG Hui^{1,2}, CAI Zhi-Quan², CAI Chuan-Tao², ZHANG Shuo-Xin^{1*}

(1. College of Forestry, North West Agriculture and Forest University, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: We compared the contents of nitrogen, phosphorus and carbohydrates in seedlings of a short-lived pioneer species, *Trema tomentosa*, and a long-lived pioneer species, *Macaranga denticulata*, by an experiment of two light levels (4% and 20% of full sunlight) and two nutrient levels (low and high). Some morphological traits and biomass allocation patterns of the two species were also examined. The results showed that: (1) The nutrient concentrations of the two species increased with the increasing of light and nutrient availabilities, *T. tomentosa* exhibited higher concentrations of nitrogen and phosphorus in leaves and fine roots than *M. denticulata*. (2) The concentrations of starch and total non-structure carbohydrate (TNC) in seedlings of *T. tomentosa* were lower than in those of *M. denticulata* when grown in high light while the opposite was true when in low light treatments. (3) For two species, most soluble sugar stored in leaves while most starch and TNC stored in roots and starch is the most major component of non-structure carbohydrates. (4) The seedlings of *T. tomentosa* had higher root mass ratio, root crown mass ratio, fine root mass ratio, leaf area ratio, specific leaf area, specific fine root length, specific fine root surface area and thinner fine root diameter than *M. denticulata*. In conclusion, compared with the long-lived pioneer *M. denticulata*, the short-lived pioneer, *T. tomentosa*, had higher tissue nutrient contents, lower tissue non-structure carbohydrate concentrations, favorable allocation patterns and morphological traits, which facilitate the resource capture and consequently contribute to the dominance in the early stage of secondary succession.

Key words: *Trema tomentosa*; *Macaranga denticulata*; Morphological traits; Biomass allocation; Non-structural carbohydrate

收稿日期: 2007-08-30, 修回日期: 2008-03-12。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30500065)。

作者简介: 王辉(1982-), 男, 硕士研究生, 从事植物生态学研究(E-mail: wanghuixtb@126.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: sxzhang@nwsuaf.edu.cn)。

先锋种是指需要强光照才能存活和生长的种类^[1]。先锋树种通常在演替早期出现,生活在开阔地和大林窗环境中^[2]。由于先锋种的存在改变了生境的微气候因子,同时土壤有机物质和营养物质含量也会由于重新开始的物质循环而逐渐得到提高^[2],先锋种的存在为不能在裸地环境下很好存活的耐荫树种的定居创造了条件。根据幼苗建成、生长的需光性以及植株寿命,先锋种通常可以分为短命先锋种(寿命小于30年)和长命先锋种(寿命大于30年)^[3,4]。先锋种在人为和其他自然干扰后植被的次生演替过程中扮演非常重要的角色^[5,6]。短命先锋种山黄麻(*Trema tomentosa*)和长命先锋种中平树(*Macaranga denticulata*)都是在刀耕火种以及其他干扰过后的次生演替中出现的先锋种,它们常常形成和其他阳性杂草(如飞机草*Eupatorium oratum*、白茅*Imperata cylindrica*等)混杂的单优群落^[5,7]。然而,作为一个重要的生态功能类群,不同先锋种之间在寿命、生长速率以及植株成年个体特征等方面都存在着很大的差异^[8]。山黄麻生长十分迅速,在林窗中成功定居后的一年中就能长到6 m,并在未来的几年中达到20 m^[9],而中平树的生长相对较慢,五龄林的群落高度仅为6~8 m^[7]。植物的生长是光合、呼吸消耗、生物量分配等一系列综合作用的结果,因而生物量的分配模式^[10]、植物体各器官的结构特征^[11]、体内营养物质含量水平^[12]等都是能够反映植物潜在生长速率特征的指标。光照^[13]和土壤环境中的营养条件^[12,14]对植物的生长以及组织营养物质含量都有着显著的影响。但到目前为止,光照和养分对树种生长差异影响的研究主要集中在先锋种和耐荫种或者速生树种和慢长树种之间^[13,15,16],关于不同寿命的先锋种之间的对比研究还很少^[17]。我们以山黄麻和中平树为研究对象,通过在不同的光照和施肥处理下对两种不同寿命的先锋种在体内营养物质含量、生物量分配特征以及结构特征方面进行对比研究和探讨:①在不同环境条件下,短命先锋种山黄麻和长命先锋种中平树生长差异的内在机制以及山黄麻在次生演替早期阶段占领竞争优势的原因;②山黄麻和中平树对光照和养分异质性生境的响应策略。其研究结果可为当地热带森林的保护管理和可持续利用提供生态学基础。

1 材料和方法

1.1 自然概况

本试验在中国科学院西双版纳热带植物园进行。该园位于21°56'N,101°15'E,海拔约600 m,属北热带西南季风气候,一年中有明显的干季(11~4

月)和雨季(5~10月)之分。西双版纳地区年均气温21.7 °C,年均降水量为1500 mm(其中雨季占85%左右)。

1.2 试验材料及处理

本研究选用两种不同生活史类型的先锋种,短命速生先锋种(short-lived pioneer)山黄麻(*Trema tomentosa*)和长命速生先锋种(long-lived pioneer)中平树(*Macaranga denticulata*)作为研究对象。于2006年8月从野外挖回根系完整、大小基本一致的一年生两种植物的幼苗(山黄麻株高15.6 ± 4.2 cm,中平树株高22.4 ± 5.3 cm),种植在口径30 cm、深23 cm的花盆中,盆土为森林表土(10 cm),在20%全光照的荫棚中进行缓苗2~3个月。于2006年11月上旬分别将每种植株的幼苗随机分成4组,每组8~10株进行光照和施肥处理。试验设置两个梯度的光照(全光照的4%和20%)和两个梯度的肥料(10 g/盆和25 g/盆)进行交叉处理,4种处理分别为:低光低肥(LL),低光高肥(LH),高光低肥(HL)和高光高肥(HH)。光强是通过不同层数的黑色遮阳网覆盖的荫棚形成。施肥处理采用有效成分为45%的氮磷钾复合肥(N:P:K=1:1:1)溶解后稀释成浓度为0.5%的肥液进行浇灌,每10 d一次,共分10次施入。除雨天外,每周浇水2~3次,每次1000 mL/盆,使盆土保持饱和田间持水量水平,随时除虫除草。

1.3 测定指标及方法

2007年1月上旬开始测定。测定时随机选取每个处理组5~6株个体,在自来水下小心冲洗掉盆中的泥土,保持细根的完整。放在阴凉处风干根系和叶片表面的水分,然后装入自封袋带回实验室进行分析处理。在实验室中将植株分割成叶片、茎、粗根(直径>2 mm)以及细根(直径<2 mm)4部分,并将细根进一步切成4~5 cm长的小段,在300 dpi的分辨率下进行扫描(根系不相互重叠)(HP 3500c),然后再利用扫描得到的图片在DT-Scan(WINR HIZO software, Regent Instruments, Quebec, Canada)中计算细根的平均直径(D)、细根总长度和细根总表面积,同时扫描叶片和测定叶面积。在进行以上测定后尽快将材料在100 °C下杀青1 h,然后在70 °C下烘干至衡重后计算各器官的生物量。

在以上测定的基础上计算下列生物量分配特征和结构特征指标:叶生物量比(leaf mass ratio, LMR, 叶重/植株总重, g·g⁻¹)、茎生物量比(stem mass ratio, SMR, 茎重/植株总重, g·g⁻¹)、根生物量比(root mass ratio, RMR, 根重/植株总重, g·g⁻¹)、细根生物量比(fine root mass ratio, FRMR, 细根重/植株

总重, $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)、根冠比 [root mass/crown mass ratio, R/C, 根重/(茎重 + 叶重), $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$]、比叶面积(special leaf area, SLA, 总叶面积/总叶重, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)、叶面积比 (leaf area ratio, LAR, 总叶面积/植株总重, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)、细根直径(fine root diameter, D, mm)、细根密度(fine root density, RD, 细根重量/细根体积, $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)、比细根长(special fine root length, SRL, 细根总长/细根重, $\text{cm} \cdot \text{g}^{-1}$)、比细根表面积(special fine root surface area, SRSA, 细根总表面积/细根重, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)等。

叶片和细根全氮含量采用凯氏定氮法, 全磷含量采用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消煮, 钒钼黄比色法, 淀粉和可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法^[18]进行, 每个处理重复 4 次。由于低光低肥处理下山黄麻部分生物量太少而未能测定非结构性碳水化合物的含量。

相对生长速率(relative growth rate, RGR)的测定参照 Poorter^[19]的方法: $RGR = [\ln(W_2) - \ln(W_1)]/\text{time}$ 。 W_1, W_2 分别为第一次和第二次测定时植株的干重。由于苗木数量较少的原因, 本研究仅探讨了高光低肥环境下两个先锋种的生物量和高度的相对生长速率。

1.4 统计分析

光照和营养处理对生物量分配以及形态特征的影响采用二元方差分析(two-way ANOVA), 两个树种之间的比较采用一元方差分析。高度和生物量的相对生长部分的数据进行了对数转换。用 SAS 8.1

进行所有统计分析, 制图在 SigmaPlot 10.0 中进行。

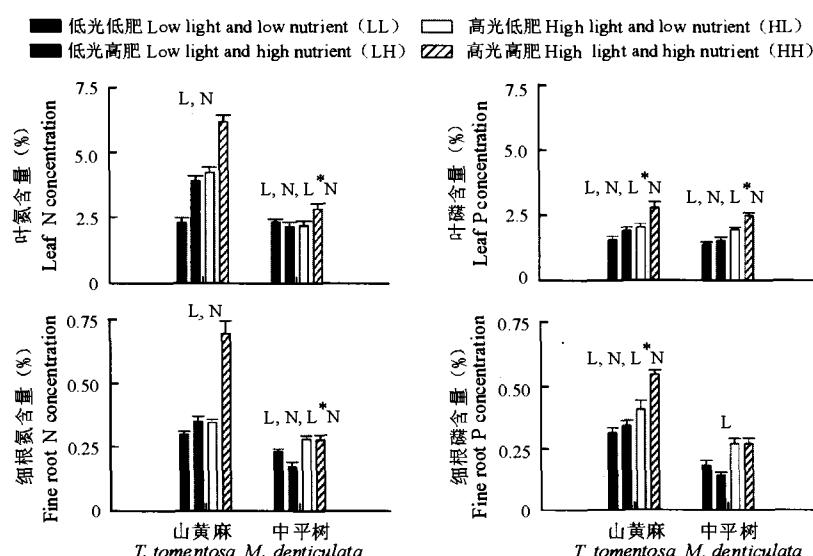
2 结果和分析

2.1 不同光照和养分条件下两种先锋种叶片和细根营养物质含量

4 种处理下, 短命先锋种山黄麻的叶片和细根的氮、磷含量均显著高于长命先锋种中平树($p < 0.01$) (图 1), 光强的升高显著增加了两种先锋种叶片和细根营养物质含量($p < 0.05$)。土壤营养的有效性增加显著提高了山黄麻叶片和细根的氮、磷含量以及中平树叶片、细根氮含量(图 1)。中平树叶片氮磷含量、细根氮含量以及山黄麻叶片、细根磷含量对光照和营养交互作用的响应都达到显著水平($p < 0.05$) (图 1)。

2.2 不同光照和养分条件下两种先锋种非结构性碳水化合物的浓度和分配

高光下, 山黄麻各器官淀粉和总非结构性碳水化合物含量水平(TNC)显著低于中平树($p < 0.05$), 但在低光下高于中平树($p < 0.01$) (图 2)。山黄麻根和茎可溶性糖在两种光强下都小于中平树, 但叶片可溶性糖含量要显著高于中平树(图 2)。随着光照的增强, 山黄麻各器官可溶性糖变化不大($p > 0.05$), 但淀粉和总非结构性碳水化合物含量显著下降($p < 0.0001$)。高光增加了中平树各器官可溶性糖、茎部淀粉和 TNC 以及叶片 TNC 水平($p < 0.05$), 但降低了根部淀粉含量($p < 0.01$)



L, N, L*N 分别表示光照、营养及光照和营养的交互作用显著

Significant treatment effects are indicated by L (light), N (nutrition) and interactions between light intensity and nutrition addition (L^*N) for each species at the level of $p < 0.05$

图 1 不同光照和营养环境下两个先锋种幼苗叶片和细根氮磷含量

Fig. 1 The nitrogen and phosphorus contents of leave and fine root in seedlings of two pioneer species under different light and nutrition treatments

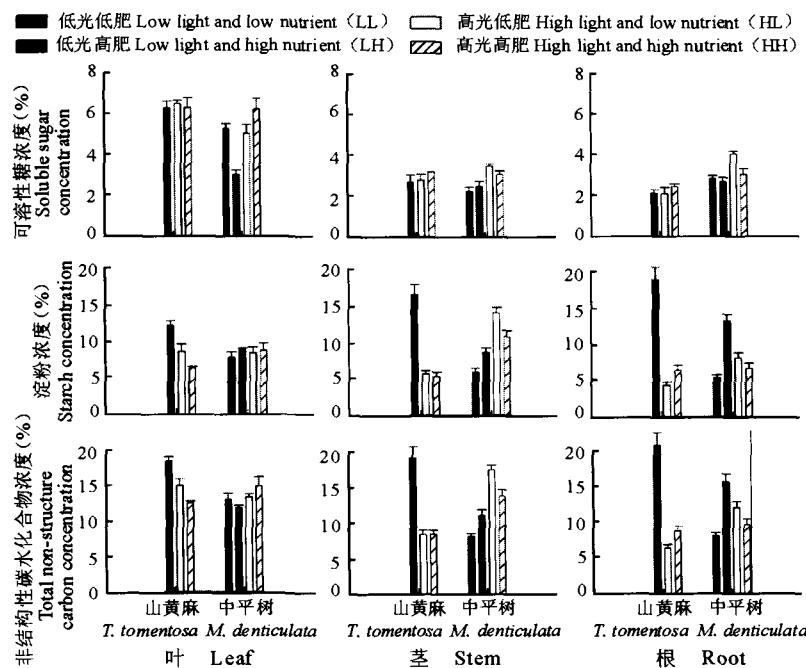


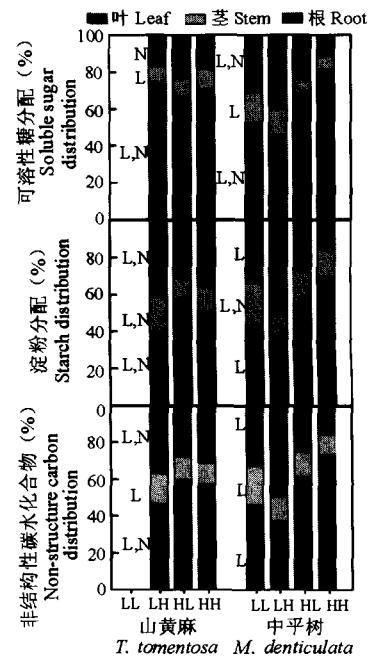
图2 不同光照和营养环境下两个先锋种幼苗不同器官非结构性碳水化合物浓度
Fig. 2 The concentration of non-structure carbohydrates in different organs in seedlings of two pioneer species under different light and nutrient treatments

(图2)。随营养有效性的增强,山黄麻各器官可溶性糖、叶片淀粉和TNC都保持不变,但根、茎部位的淀粉和TNC含量水平的增加达到极显著水平($p < 0.0001$);中平树叶片和茎部的淀粉及TNC水平都保持不变,但其根部的淀粉和TNC含量的增加都极显著($p < 0.0001$),而叶片和细根可溶性糖水平则显著降低($p < 0.01$) (图2)。

从储量上来说,分配到山黄麻叶片的可溶性糖占总储量的72%以上,高于中平树($p < 0.05$),而茎部淀粉、TNC以及根部存储的可溶性糖储量在二者之间的差异不大(图3)。光照和施肥处理对山黄麻各器官淀粉以及TNC的分配都有着显著的影响,而中平树淀粉和TNC在各器官的分配主要是受光照控制的,并且对两个先锋种来说淀粉是TNC库最重要的组分(图3)。

2.3 不同光照和养分条件下两种先锋种生物量分配

在4个处理下,与中平树相比,山黄麻有着高的根生物量比、根冠比、细根生物量比($p < 0.01$)、相似的茎生物量比($p = 0.49$),以及较小的叶生物量比($p = 0.02$) (图4)。山黄麻除SMR在高光下有所下降($p = 0.041$)外,光照对山黄麻生物量分配特征指标的影响不大。在高光下,中平树LMR显著升高($p < 0.0001$),SMR、RMR以及R/C则显著降低($p < 0.01$),FRMR在光照处理之间的差异不显著($p = 0.131$)。两个种的SMR对营养添加的响应均不显著($p > 0.05$),随着营养有效性的提高,中平树



L, N, L*N 分别表示光照、营养及光照和营养的交互作用显著;
横坐标上的 LL, LH, HL, HH 分别代表处理组的低光低肥、低光高肥、高光低肥和高光高肥
Significant treatment effects are indicated by L (light), N (nutrition) and interactions between light intensity and nutrition addition (L*N) for each species at the level of $p < 0.05$; The letters LL, LH, HL and HH in the abscissa is the short form of low light low nutrient treatment, low light high nutrient treatment, high light low nutrient treatment and the high light high nutrient treatment

图3 不同光照和营养环境下两个先锋种幼苗非结构性碳水化合物在不同器官中的分配状况

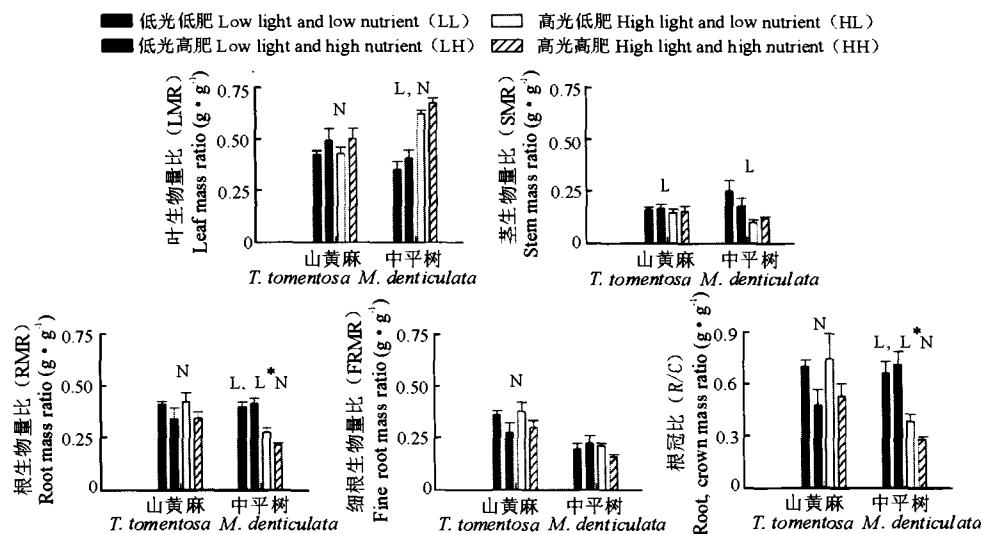
Fig. 3 The allocation of non-structure carbohydrates in different organs in seedlings of two pioneer species under different light and nutrient treatments

仅 LMR 显著增加($p = 0.018$)，而山黄麻除 LMR 升高外($p = 0.009$)，RMR、R/C 以及 FRMR 均显著下降($p < 0.01$)，表明山黄麻生物量分配特征对营养物质的有效性表现出较大的可塑性。光照和营养的交互作用仅对中平树的根生物量比和根冠比有着显著的影响($p < 0.05$)。

2.4 不同光照和养分条件下两种先锋种形态结构特征和相对生长速率

山黄麻较中平树有更适合快速生长的结构特

征，如：山黄麻有着更大的叶面积比、比叶面积、比细根长、比细根表面积和更小的细根直径($p < 0.0001$)，但细根密度在二者之间的差异不显著($p > 0.05$)（图 5）。随着光照的增强，两个先锋种的 LAR 和 SLA 均显著降低，但 SRSA 在光照之间没有显著的差异（图 5）。随光照的增强，山黄麻的细根直径显著增加，细根密度和比细根长却降低，而中平树的细根直径、RD 以及 SRL 对光照的响应均不显著($p > 0.05$)，山黄麻形态特征对光照梯度表现出较

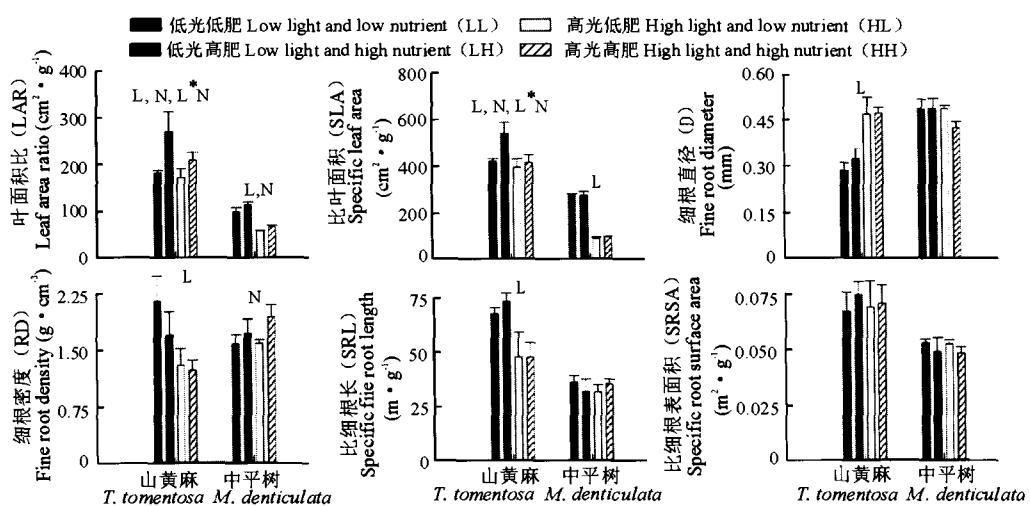


L, N, L*N 分别表示光照、营养及光照和营养的交互作用显著

Significant treatment effects are indicated by L(light), N(nutrition) and interactions between light intensity and nutrition addition (L*N) for each species at the level of $p < 0.05$

图 4 不同光照营养条件下两个先锋种幼苗生物量分配特征

Fig. 4 The biomass allocation in seedlings of the two pioneer species under different light and nutrition treatments



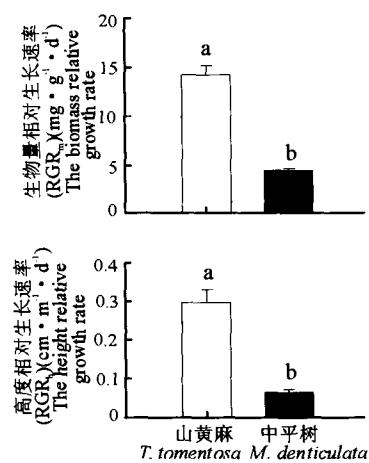
L, N, L*N 分别表示光照、营养及光照和营养的交互作用显著

Significant treatment effects are indicated by L(light), N(nutrition) and interactions between light intensity and nutrition addition (L*N) for each species at the level of $p < 0.05$

图 5 不同光照和营养条件下两个先锋种幼苗的形态特征

Fig. 5 The morphological traits in seedlings of two pioneer species under different light and nutrition treatments

大的可塑性。随着营养物质有效性的提高,山黄麻和中平树的 LAR 显著升高,但细根直径、SRL 和 SRSA 在营养梯度之间的差异不显著。高肥处理增加了山黄麻的 SLA ($p = 0.002$),但对中平树的 SLA 影响不显著 ($p = 0.062$)。养分显著增加了中平树的 RD ($p = 0.015$),但对山黄麻的 RD 影响不显著 ($p = 0.125$) (图 4)。光照和营养的交互作用仅对山黄麻的 SLA 和 LAR 有着显著的影响。在高光低肥环境下,不论是单位生物量的相对生长速率 (RGR_m) 还是单位高度的相对生长速率 (RGR_h),山黄麻均显著高于中平树 ($p < 0.0001$) (图 6)。



树种间不同字母表示数据差异显著
The means with different letters between species are significantly different ($p < 0.05$)

图 6 高光低肥下两个先锋种幼苗生物量和高度相对生长速率

Fig. 6 The mass- and height-based relative growth rate (RGR_m and RGR_h) in seedlings of two pioneer species under high light and low nutrient treatment

3 讨论

3.1 两种先锋种的形态特征、生物量分配以及组织营养特征与相对生长速率

研究结果表明,山黄麻具有较大的 SLA、LAR、SRL、SRSA,较小的细根直径以及较高的组织营养物质含量水平。SLA 被认为是低光条件下不同树种生长差异的一个主要因素^[19]。虽然短命先锋种山黄麻的 LMR 在高光下要小于长命先锋种中平树,但无论在高光还是低光下,山黄麻单位叶面生物量投资所形成的有效光合面积(SLA)以及光合组织与非光合组织的比例均要显著大于中平树,表现出更强的地上资源获取能力,与其相对较高的生长速率相一致。除了地上较高的资源获取能力外,速生树种常常同时具有较强的地下资源捕获能力来维持地上结构快速生长所需的营养和水分消耗^[20]。山黄麻较

大的 SRL、SRSA、FRMR,以及高光环境下更大的 RMR、R/C,更小的 RD 等特征,增加了单位生物量投资所能开拓的土壤空间,表现出更强的地下资源捕获能力。但其粗根生物量却并没有显著升高,与其地上部分适合快速生长的结构特征相一致。Portsmouth 和 Niinemets^[12]研究表明,植物体的相对生长速率与其体内的营养物质含量水平是密切相关的,在 Shaver 和 Chapin III^[21]的研究中,营养物质的添加显著提高了各种组织氮磷含量的水平,也极大地促进了植株个体生物量的显著增加。另外, *Betula pubescens* 在贫瘠环境中的良好表现是与其强大的营养物质捕获能力和其较高的叶片氮含量相伴的^[12]。与之相似,本实验中山黄麻的叶片和细根营养物质(N,P)含量都要显著高于中平树,因而山黄麻可能具有更高的光合同化和代谢能力,从而拥有更高的生长速率。但在高光下,各组织的营养物质浓度水平却要低于低光环境,这可能是因为低光环境限制了植株营养生长导致营养物质在组织体内累积的缘故。

3.2 两种先锋种的 TNC 水平、储量与相对生长速率

植物的生长速率可能会随其碳水化合物浓度和库的增加而降低^[22],这种假设在热带湿性和干性森林中被发现与可溶性糖的含量是相关的,但与淀粉和 TNC 关系不大^[22]。Poorter 和 Bergkotte^[23]发现 24 种草本植物其 RGR 与其体内可溶性糖含量呈负相关,而 Myers 和 Kitajima^[24]发现 7 种热带树木幼苗的相对生长速率与其 TNC 库的大小呈负相关,但与其可溶性糖或淀粉水平没有关系。虽然关于植物生长速率与 TNC 及其组分之间关系的研究有着不同的结论,但相对生长速率和碳水化合物的存储都是物种耐荫体系的一部分,它们应该是密切相关的^[22]。在热带湿性森林中,木本植物的 TNC 含量和库随着树种需光性的增强而降低^[22],表明存储物质对于在持续荫蔽环境中繁殖的种类尤其重要。在我们的研究中,山黄麻较中平树具有更强的需光性^[25],因而可能有着较低的 TNC 储量。高光下,山黄麻各器官淀粉和 TNC 含量都显著低于中平树,但在低光环境中则要显著高于中平树,这可能是因为生长和存储的碳水化合物直接对资源的分配形成竞争^[26]。在低光环境下,光照严重限制了山黄麻的生长,因而碳水化合物在植物体内得到累积^[27]。随光照的增强,山黄麻各器官可溶性糖保持不变,但淀粉和 TNC 显著下降;随营养有效性的增强,各器官可溶性糖以及叶片淀粉和 TNC 都保持不变,但根和茎

的淀粉及 TNC 显著升高,中平树在各环境梯度下各器官的淀粉和可溶性糖也始终都有相同的变化模式(图 3)。这就表明,TNC 的储量主要是受存储形式的淀粉含量控制的,与前人的研究结果一致^[27-29]。但对常绿树种 *Linum suffruticosum*^[30] 和 *Cerotoria siliqua*^[31] 的研究表明,其体内可溶性糖是 TNC 库的主要组成部分,这些种类具有较高的将可溶性糖作为碳水化合物存储形式的能力。Cuzzuol 等^[32]指出,在充足氮肥处理下的 *Vernonia herbacea* 体内可溶性糖含量会较氮素供应受限的个体有很大的下降。但我们仅发现在高光环境下中平树根和茎的可溶性糖在高肥处理组下要小于低肥组,而山黄麻并没有类似的现象。这些不同的结果可能与 TNC 受树种的不同生物学特征^[30]、不同的生长季节^[33]、不同器官^[28]、不同环境条件^[22]以及个体发育的不同阶段^[34]等多种因子的影响相关。

综上所述,与长命先锋种中平树相比,短命先锋种山黄麻具有较高的叶片和细根营养物质含量,较低的非结构性碳水化合物浓度水平,较高的根生物量比、根冠比、比叶面积、叶面积比、比细根长、比细根表面积以及更小的细根直径等适于快速生长的结构和生物量分配特征。这些特征能够使短命先锋种山黄麻达到很高的生长速率,使其在演替的早期阶段在群落中占据优势地位而取得竞争优势。

致谢:本研究在野外测定中得到了马宏、李建梅和蒋春平的帮助,碳水化合物和营养元素的分析工作得到了薛亮、黄海、陈杰的大力帮助,在此一并深表感谢!

参考文献:

- [1] Swaine M D, Whitmore T C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests[J]. *Vegetation*, 1988, 75: 81–86.
- [2] Vazquez-Yanez C. *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae): A promising neotropical tree for site amelioration of deforested land [J]. *Agrofor Syst*, 1998, 40: 97–104.
- [3] Finegan B. *Bases Ecologicas para la silvicultura. Tema 1. V Curso Internacional Sobre Silvicultura Manejo de Bosques tropicales* [M]. Turrialba, Costa Rica: CATIE, 1992.
- [4] Turner I M. *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest* [M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2001.
- [5] 冯志立, 唐建维, 郑征, 宋启示, 曹敏, 建侯, 解继武. 西双版纳演替早期阶段次生山黄麻群落生物量动态研究[J]. 植物生态学报, 1999, 18: 1–6.
- [6] Chazdon R L. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances[J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2003, 6: 51–71.
- [7] 唐建维, 张建侯, 宋启示, 曹敏, 冯志立, 党承林, 吴兆录. 西双版纳次生林群落生物量的初步研究[J]. 生态学杂志, 1998, 22: 489–498.
- [8] Haffenden A. *Pioneer species ecology: coexistence and ecological difference amongst contrasting species* [D]. Gwumedd, UK: School of Environment and Natural Resources, University of Wales Bangor Gwumedd, UK, 2006. 1–20.
- [9] Brokaw N V L. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest[J]. *Ecology*, 1985, 66: 682–687.
- [10] Tilman D. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities* [M]. Princeton NJ: Princeton University Press, 1988.
- [11] Raaijmakers D, Lambers H. Response to phosphorus supply of tropical tree seedlings: a comparison between a pioneer species *Tapirira obtuse* and a climax species *Lecythis corrugata* [J]. *New Phytol*, 1996, 132: 97–102.
- [12] Portsmuth A, Niinemets Ü. Interacting controls by light availability and nutrient supply on biomass allocation and growth of *Betula Pendula* and *B. pubescens* seedlings[J]. *For Ecol Manage*, 2006, 227: 122–134.
- [13] Poorter L. Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition [M]. In: Burslem D F R P, Pinard M A, Hartley S E eds. *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2005. 35–64.
- [14] Fetcher N, Haines B L, Cordero R A, Lodge D J, Walker L R, Fernandez D S, Lawrence W T. Response of tropical plants to nutrients and light on a landslide in Puerto Rico[J]. *J Ecol*, 1996, 84: 331–341.
- [15] Raaijmakers D, Boot R G A, Dijkstra P, Pot S, Pons T. Photosynthetic rates in relation to leaf phosphorus content in pioneer versus climax tropical rainforest trees[J]. *Oecologia*, 1995, 102: 120–125.
- [16] Portsmuth A, Niinemets Ü. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance [J]. *Funct Ecol*, 2007, 21: 61–77.
- [17] Selway N G, Anten N P R, Oomen R J, Matthies M, Werger M J A. Above-ground biomass investments and light interception of tropical forest trees and lianas early in succession[J]. *Ann Bot*, 2007, 99: 141–151.
- [18] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 西安:世界图书出版社, 2000. 145–148.
- [19] Poorter L. Growth responses of 15 rain forest species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits[J]. *Funct Ecol*, 1999, 13: 396–410.
- [20] Reich P B, Tjoelker M G, Walters M B, Vanderklein D W, Buschena C. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light[J]. *Funct Ecol*, 1998, 12: 327–338.
- [21] Shaver G R, Chapin III F S. Response to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra: nutrient accumulation and growth[J]. *Ecology*, 1980, 61: 662–675.
- [22] Poorter L, Kitajima K. Carbohydrate storage and light require-

- ments of tropical moist and dry forest trees species [J]. *Ecology*, 2007, 88:1000–1011.
- [23] Poorter H, Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate [J]. *Plant Cell Environ*, 1992, 15: 221–229.
- [24] Myers J A, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest [J]. *J Ecol*, 2007, 95:383–395.
- [25] 冯志立, 郑征, 唐建维, 宋启示, 张建侯. 西双版纳次生白背桐群落生物量研究 [J]. 植物生态学报, 2005, 24:238–242.
- [26] Chapin III F S, Schulze E D, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1990, 21: 423–447.
- [27] Wyka T. Effects of nutrients on growth rate and carbohydrate storage in *Oxytropis sericea*: a test of the carbon accumulation hypothesis [J]. *Inter J Plant Sci*, 2000, 163:381–386.
- [28] Würth M K R, Pelaez-Riedl S, Wright S J, Körner C H. Non-structural carbohydrate pools in tropical forest [J]. *Oecologia*, 2005, 143:11–24.
- [29] Lusk C H, Piper F I. Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate-storage patterns in a temperate rainforest [J]. *Funct Ecol*, 2007, 21:78–86.
- [30] Palacio S, Maestro M, Montserrat-Martí G. Seasonal dynamics of non-structure carbohydrate in two species of Mediterranean sub-shrubs with different leaf phenology [J]. *Environ Exp Bot*, 2007, 59:34–42.
- [31] Diehl S, Kull U, Diamantoglou S. Incorporation of ^{14}C photosynthate into major chemical fractions of leaves and bark of *Veratoria siliqua* L. at different seasons [J]. *J Plant Physiol*, 1993, 141: 657–662.
- [32] Cuzzuol G R F, Carvalho M A M, Zaidan L B P. Growth, photosynthate partitioning and fructan accumulation in plants of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby under two nitrogen levels [J]. *Braz J Plant Physiol*, 2005, 17:401–410.
- [33] Newell E A, Mulkey S S, Wright S J. Seasonal patterns of carbohydrate storage in four tropical tree species [J]. *Oecologia*, 2002, 131:333–342.
- [34] Olano J M, Menges E S, Martinez E. Carbohydrate storage in five resprouting Florida scrub plants across a fire chronosequence [J]. *New Phytol*, 2006, 170:99–106.