

文章编号:1000-5641(2015)02-122-11

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

雷 霄^{1,2}, 杨庆松^{1,2}, 刘何铭^{1,2}, 邢九州^{1,2}, 王希华^{1,2}

(1. 华东师范大学 生态与环境科学学院, 上海 200241;

2. 华东师范大学 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241)

摘要: 为了研究不同传播方式物种种子雨的基本特征,以浙江天童常绿阔叶林 20 hm² 动态监测样地的种子雨为研究对象,分析了种子雨的密度、物种组成以及种子限制的强度. 结果表明: (1)种子雨收集器共收集到种子 136 38 粒,隶属于 28 科 66 种,种子雨密度为 146 粒/m²; (2)样地内有 56% 的物种未收集到种子,因此种子雨与可繁殖个体物种组成的相似性较低且受不同传播方式影响,风力传播的相似性系数极值($R_{\max}$)最大且距种子收集器距离(d)最远(风力传播: $R_{\max}=0.226, d=20$ m;重力传播: $R_{\max}=0.077, d=9$ m;鸟类传播: $R_{\max}=0.094, d=13$ m),证明通过风力传播的种子在远距离传播上更有优势; (3)样地内存在一定程度的种子限制,有 43 个物种的种子只在很少的(<10)收集器中出现. 对于较为优势的物种而言($IV \geq 1$),传播方式可能是影响种子限制的主要因素. 另外,群落中通过风力传播的物种种子限制很可能仅仅是由于可繁殖个体的缺少造成的,而通过重力和鸟类传播的物种存在很高的种子限制可能是因为种子的低产量以及种子扩散能力的不足.

关键词: 种子雨; 传播方式; 种子限制; 天童; 常绿阔叶林

中图分类号: Q944 **文献标识码:** A **DOI:**10.3969/j.issn.1000-5641.2015.02.015

Character of seed rain of species with different dispersal modes in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang Province

LEI Xiao^{1,2}, YANG Qing-song^{1,2}, LIU He-ming^{1,2},

XING Jiu-zhou^{1,2}, WANG Xi-hua^{1,2}

(1. School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China;

2. Tiantong National Station of Forest Ecosystem, Chinese National Ecosystem Observation and Research Station, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

Abstract: To reveal the character of seed rain of species with different dispersal modes, we explored the seed rain in a 20 hm² evergreen broad-leaved forest dynamic plot in Tiantong from Oct. 2012 to Sept. 2013, then analyzed the density and species composition of seed rain and seed limitation (measured by the proportion of plots that seeds were not dispersed in). The results were showed as follows: (1) A total of 13,638 seeds were collected belonging to 66 species and

收稿日期: 2014-04

第一作者: 雷霄,男,硕士研究生,研究方向为植被恢复生态学. E-mail:634939115@qq.com.

通信作者: 王希华,男,教授,博士生导师,研究方向为植被生态学. E-mail:xhwang@des.ecnu.edu.cn.

28 families. The density of seed rain was 146 seeds/m² during the twelve-month period (total trap area = 93.5 m²); (2) 56% of tree species were not found in seed traps which contributed to generally low species similarity between seeds and adult plants. Different dispersal modes also affected the Jaccard similarity coefficient (R). The extreme R coefficient ($R_{\max}$) while the maximum distance from the seed collector (d) were caused by wind (Anemochory; $R_{\max}=0.226, d=20$ m; Gravity; $R_{\max}=0.077, d=9$ m; Zoochory; $R_{\max}=0.094, d=13$ m), which indicated that the seeds dispersed by wind had an advantage in long-distance dispersal; (3) More than 60% of species were distributed among no more than ten seed traps during a year, which exhibited seed limitation in plot. As far as the relatively dominant species ($IV \geq 1$) were concerned, dispersal mode could have a great impact on seed limitation. When it comes to anemochory species, it was possible that their seed limitation was just the result of lacking in individuals, and a severe seed limitation in gravity and zoochory species could be attributed to low productivity and incapacity in dispersal.

Key words: seed rain; dispersal mode; seed limitation; Tiantong; evergreen broad-leaved forest

0 引言

种子传播是植物群落更新过程中一个重要的生态学过程. Chambers 将种子传播分为种子前传播 (pre-dispersal) 和种子后传播 (post-dispersal)^[1,2]. 种子前传播主要指植物的果实或者种子依靠重力、风力、弹力以及其它外力散布到地表的过程, 我们把这一过程形象地称为种子雨^[3]. 种子限制 (seed limitation) 是指种子未能到达所有适宜其萌发的更新地点^[4-6], 群落中的种子限制一方面由于母树本身数量的缺少以及较低的种子产量; 另一方面是由于种子雨的扩散限制, 这种限制受到植物的物候、果实或种子特征 (如种子的大小、果实的类型和开裂方式) 等自身特性和传播媒体 (如风、重力、动物等) 以及地形条件的影响^[7,8].

在植物群落更新过程中, 种子雨作为繁殖体的主要来源^[7], 其空间分布对于种子萌发以及幼苗定居等一系列生态学过程产生决定性的影响, 并进一步影响群落组成^[9]、物种多样性^[10,11] 以及植被动态^[12-14] 等. 种子雨空间分布格局受到生物因素和环境因素的影响^[10,15]. 生物因素包括群落因子、种子重量和种子传播方式等; 环境因素包括地形、坡位、坡向、风速、风向^[16-18] 等. 这些因素都造成了种子雨在空间上常常呈现聚集分布^[13]. 由于种子的定居受个体密度的制约, 这种聚集分布会降低幼苗的萌发率, 促进物种的共存并维持群落的多样性.

本文通过研究样地内种子雨的密度、种子雨物种组成与群落物种组成的相似性以及种子限制的强度, 来了解种子雨的空间分布特征, 旨在揭示亚热带常绿阔叶林不同传播方式物种种子雨的基本特征, 以期进一步了解该森林系统的结构和功能, 也为亚热带常绿阔叶林的保护和恢复研究提供参考.

1 研究区域概况

1.1 研究区域概况

天童常绿阔叶林动态监测样地位于浙江省宁波市鄞州区天童国家森林公园的核心区域. 该地属于典型的亚热带季风气候, 年平均降水量为 1 374.4 mm, 由于台风和梅雨季节的影响, 每年春末和夏初有两个降雨高峰. 年平均温度为 16.2 °C, 最热月是 7 月份, 最冷月是

1 月份^[19]. 整个监测样地呈长方形, 东西长 500 m, 南北宽 400 m, 最低海拔 304.26 m, 最高海拔 602.89 m, 平均 447.25 m, 地形较为复杂. 监测样地内 $DBH \geq 1$ cm 的木本植物共有 152 种. 其中, 常绿树种 73 种, 分别占总重要值、总多度和总胸高断面积的 80.32%、91.31% 和 69.43%; 落叶树种 79 种, 分别占总重要值、总多度和总胸高断面积的 19.72%、8.69% 和 30.57%^[20].

1.2 研究方法

1.2.1 种子雨收集器设置

在天童动态监测样地内共计均匀设置了 187 个种子雨收集器(见图 1), 为了尽量减少样地外围植被的影响, 在样地内靠近边缘 40 m 范围内未设置收集器. 种子雨收集器由 75 cm×75 cm 的 PVC 管和 1 mm 网目的尼龙网组成, 收集器的平均高度为 0.6 m 左右, 平均深度 0.33 m, 按照收集器中尼龙网的实际长度(71 cm×71 cm)计算, 将每个收集器的有效面积为 0.5 m².

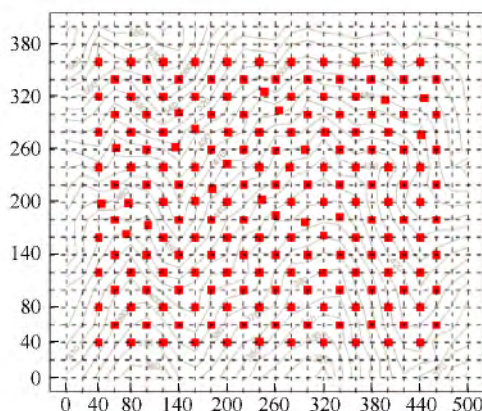


图 1 种子雨收集器位置示意图

Fig. 1 Seed traps in the 20 hm² Tiantong dynamic plot

1.2.2 种子雨收集与分类

在 2012 年 10 月初将原有收集器内的凋落物和种子清空, 从 10 月份开始收集, 每半个月收集一次, 如遇特殊天气可适当推迟收集日期, 但一般不超过 3 d. 将收集的凋落物和种子按收集器编号装入布袋带回. 截止到 2013 年 9 月 14 日, 共收集 12 个月, 累计 24 次. 种子收集回来后, 将布袋放入烘箱内, 在 65℃ 下烘干 48 h 至恒重, 随后将烘干后的种子进行物种鉴定并计数, 如收集器内收集到的是果实, 则按照物种平均每个果实所含种子数进行换算并记录^[8,21,22]. 参照植物志中记录的果实及种子的特征并结合野外实地观察, 确定每个物种主要的传播方式(见表 3).

1.2.3 物种可繁殖个体径级的确定

由于样地内许多小径级的个体还不具有繁殖能力, 为了排除这部分群落因子的影响, 从 2013 年 5 月至 10 月, 不定期的对样地内木本植物进行抽样调查, 观测并记录已开花、结实个体的径级, 确定不同生活型物种的最小繁殖径级. 根据观测结果, 把 $DBH \geq 15$ cm 的大乔木、 $DBH \geq 5$ cm 的小乔木以及 $DBH \geq 1$ cm 的灌木个体定义为可繁殖个体.

1.3 数据处理

种子雨密度 D 的计算: $D = \text{种子个数} / \text{收集器数} / 0.5 \text{ m}^2$ ^[4,23]; 种子限制 (seed limitation) $SL = 1 - a/n$ (a : 收集到该物种种子的收集器数; n : 收集器总数)^[24]. 将种子雨按照母树的重要值 ($IV = (\text{相对多度} + \text{相对胸高断面积}) / 2$)^[20] 分为两类 ($IV \geq 1$; $IV < 1$), 分别对两种类型中不同传播方式的种子限制进行单因素方差分析 (ANOVA), 并对不同传播方式物种种子雨密度和繁殖个体的胸高断面积进行 Pearson 相关性检验. 以上分析用 SPSS 18.0 软件完成. 将种子雨按照传播方式和生活型进行分类, 并使用 R 3.0.2 软件分别计算距收集器不同距离 (d) 的 Jaccard 相似性系数 R , 来表示种子雨与群落内可繁殖个体物种组成之间的相似性: $R = C / (A + B + C)$; 公式中, A 为仅在样地内出现物种数, B 为仅在种子雨收集器中出现物种数, C 为共有物种数^[16].

2 结果和分析

2.1 种子雨概况

种子雨收集器共收集到 76 个物种, 其中 3 种鉴定到科 (27 粒), 7 种未能鉴定 (41 粒). 已鉴定物种种子共收集到 13 638 粒, 隶属于 28 科 66 种, 种子雨密度为 $146 \text{ 粒} / \text{m}^2$ (样框有效面积为 93.5 m^2). 从种子的传播方式来看 (见表 1), 通过鸟类传播、重力传播、风力传播和弹力传播的物种数有明显的差异, 分别占种子物种总数的 60.61%、22.73%、15.15% 和 1.52%. 而从种子个数来看, 收集器中除了弹力传播的种子数较少只有 9 粒, 其余 3 种传播方式重力传播、风力传播和鸟类传播收集到的种子数差异不大, 分别占总数的 32.06%、31.20% 和 36.68%. 风力传播物种的种子雨密度与繁殖个体胸高断面积之间的 Pearson 相关系数为 0.734, 为显著相关 ($p = 0.023 < 0.05$). 相反, 重力和鸟类传播的物种无明显相关性.

表 1 天童 20 公顷动态监测样地不同传播方式物种的种子雨概况 (2012.10—2013.9)

Tab. 1 Seed rain in the 20 hm^2 Tiantong dynamic plot from Oct. 2012 to Sept. 2013, grouped by different dispersal modes

	物种数/种	百分比/%	种子数/粒	种子雨密度/(粒· m^{-2})	百分比/%
重力传播	15	22.73	4 372	46.75	32.06
风力传播	9	15.15	4 255	45.5	31.20
弹力传播	2	1.52	9	0.096	0.07
鸟类传播	40	60.61	5 002	53.49	36.68
合计	66	100.00	13 638	145.836	100.00

样地内群落的组成与收集器中种子雨的组成有一定的相似性, 种子收集器中的 66 个物种在样地内均有记录, 占样地总物种数的 43.40%. 从传播方式来看, 收集器中收集到的通过风力传播的物种占样地内该传播方式的物种比例最大, 达 83.30%, 而重力传播的物种仅占 44.10%, 鸟类和弹力传播共占 40.00%. 在不同的生活型中, 种子雨收集器中出现的大乔木物种占样地物种比例最大, 为 53.20%, 其次是小乔木和灌木, 分别占 44.10% 和 23.10% (见表 2).

样地内收集到物种的收集器数与物种数呈明显的对数关系 ($y = -2.925 \ln x + 9.429 4$, $R^2 = 0.699 9$), 有很大一部分物种的种子 (43/66), 只在很少 (< 10 个) 的收集器中出现, 且大多数种子雨收集器中只能收集到 2—7 个物种 (见图 2), 样地内还有 34 个收集器未收集到种子. 不同物种之间的种子限制也存在很大差别 ($0.994 7 \geq SL \geq 0.593 6$). 在母树重要值 $IV \geq 1$ 的物种当中, 种子限制受到种子传播方式的影响, 风力传播的物种种子限制显著小于

重力传播和鸟类传播($F=0.297, p=0.002; F=0.278, p=0.003$);而在母树重要值 $IV<1$ 的物种当中,种子限制在不同的传播方式之间没有显著的差异性(见表 4).

表 2 收集器中不同传播方式以及不同生活型种子雨物种数和样地内所有 $DBH\geq 1$ cm 的物种数

Tab. 2 Number of species collected in the seed rain and number of all species with $DBH\geq 1$ cm in the plot, grouped by dispersal mode and growth form

Grouping	Mode	种子雨物种数/种	样地内 $DBH\geq 1$ cm 物种数/种	百分比/%
传播方式	重力	15	34	44.10
	风力	9	12	83.30
	鸟类 & 弹性	42	106	40.00
生活型	大乔木	42	79	53.20
	小乔木	15	34	44.10
	灌木	9	39	23.10

表 3 天童 20 hm² 动态监测样地收集到的 66 个物种的基本信息

Tab. 3 Basic informations of all 66 species within the 20 hm² Tiantong dynamic plot

物种		科	生活型	果实类型	扩散方式	扩散单位	种子个数	种子限制
枫香树	<i>Liquidambar formosana</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	tree	蒴果	重力	果实	2 867	0.91
毛脉槭	<i>Acer pubinerve</i>	槭树科 Aceraceae	tree	翅果	风力	种子	2 077	0.59
木荷	<i>Schima superba</i>	山茶科 Theaceae	tree	蒴果	风力	种子	1 584	0.44
细枝枥	<i>Eurya loquaiana</i>	山茶科 Theaceae	stree	浆果	鸟类	果实	957	0.70
冬青	<i>Ilex chinensis</i>	冬青科 Aquifoliaceae	tree	核果	鸟类	果实	802	0.73
南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i>	漆树科 Anacardiaceae	tree	核果	重力	种子	481	0.65
四川山矾	<i>Symplocos setchuensis</i>	山矾科 Symplocaceae	stree	核果	鸟类	果实	421	0.81
马银花	<i>Rhododendron ovatum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	stree	蒴果	重力	果实	392	0.99
小果冬青	<i>Ilex micrococci</i>	冬青科 Aquifoliaceae	tree	核果	鸟类	果实	349	0.96
山矾	<i>Symplocos sumuntia</i>	山矾科 Symplocaceae	stree	核果	鸟类	果实	337	0.91
枳椇	<i>Hovenia acerba</i>	鼠李科 Rhamnaceae	tree	核果	鸟类	种子	323	0.94
格药枥	<i>Eurya muricata</i>	山茶科 Theaceae	shrub	浆果	鸟类	果实	320	0.99
虎皮楠	<i>Daphniphyllum oldhami</i>	虎皮楠科 Daphniphyllaceae	tree	核果	鸟类	果实	313	0.75
云山青冈	<i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>	壳斗科 Fagaceae	tree	坚果	重力	种子	308	0.83
雷公鹅耳枥	<i>Carpinus viminea</i>	桦木科 Betulaceae	tree	坚果	风力	种子	221	0.80
化香树	<i>Platycarya strobilacea</i>	胡桃科 Juglandaceae	tree	坚果	风力	种子	189	0.97
长叶石栎	<i>Lithocarpus harlandii</i>	壳斗科 Fagaceae	tree	坚果	重力	种子	174	0.91
刺楸	<i>Kalopanax septemlobus</i>	五加科 Araliaceae	tree	核果	鸟类	果实	168	0.97
南天竹	<i>Nandina domestica</i>	小檗科 Berberidaceae	shrub	浆果	鸟类	果实	163	0.96
浙江柿	<i>Diospyros glaucifolia</i>	柿树科 Ebenaceae	tree	浆果	鸟类	果实	139	0.94
三角槭	<i>Acer buergerianum</i>	槭树科 Aceraceae	tree	翅果	风力	种子	118	0.94
木蜡树	<i>Toxicodendron sylvestre</i>	漆树科 Anacardiaceae	stree	核果	鸟类	果实	114	0.98

续表 3

	物种	科	生活型	果实类型	扩散方式	扩散单位	种子个数	种子限制
香桂	<i>Cinnamomum subavenium</i>	樟科 Lauraceae	tree	核果	鸟类	果实	78	0.81
小叶青冈	<i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	壳斗科 Fagaceae	tree	坚果	重力	种子	73	0.95
红枝柴	<i>Meliosma oldhamii</i>	清风藤科 Sabiaceae	tree	核果	鸟类	果实	72	0.96
野漆树	<i>Toxicodendron succedaneum</i>	漆树科 Anacardiaceae	tree	核果	鸟类	果实	68	0.94
浙江新木姜子	<i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	樟科 Lauraceae	tree	核果	鸟类	果实	63	0.92
油柿	<i>Diospyros oleifera</i>	柿树科 Ebenaceae	tree	核果	鸟类	果实	63	0.96
青钱柳	<i>Cyclocarya paliurus</i>	胡桃科 Juglandaceae	tree	坚果	风力	种子	51	0.95
大青	<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	马鞭草科 Verbenaceae	shrub	核果	鸟类	果实	41	0.92
木犀	<i>Osmanthus fragrans</i>	木犀科 Oleaceae	tree	核果	鸟类	果实	39	0.90
黄丹木姜子	<i>Litsea elongate</i>	樟科 Lauraceae	tree	核果	鸟类	果实	37	0.93
糙叶树	<i>Aphananthe aspera</i>	榆科 Ulmaceae	tree	核果	鸟类	果实	29	0.96
大叶冬青	<i>Ilex latifolia</i>	冬青科 Aquifoliaceae	tree	核果	鸟类	果实	27	0.98
榉树	<i>Zelkova schneideriana</i>	榆科 Ulmaceae	tree	坚果	重力	种子	21	0.97
茶	<i>Camellia sinensis</i>	山茶科 Theaceae	shrub	蒴果	重力	种子	19	0.99
粉叶柿	<i>Diospyros glaucifolia</i>	柿树科 Ebenaceae	tree	浆果	鸟类	果实	15	0.99
光叶山矾	<i>Symplocos lancifolia</i>	山矾科 Symplocaceae	tree	核果	鸟类	果实	13	0.97
米槠	<i>Castanopsis carlesii</i>	壳斗科 Fagaceae	tree	坚果	重力	种子	12	0.96
山鸡椒	<i>Litsea cubeba</i>	樟科 Lauraceae	tree	核果	鸟类	果实	12	0.96
白背叶	<i>Mallotus apelta</i>	大戟科 Euphorbiaceae	shrub	蒴果	重力	种子	11	0.95
黄檀	<i>Dalbergia hupeana</i>	豆科 Leguminosae	tree	荚果	弹力	种子	9	0.96
杨梅叶蚊母	<i>Distylium myricoides</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	tree	蒴果	弹力	种子	9	0.98
腺叶桂樱	<i>Laurocerasus phaeosticta</i>	蔷薇科 Rosaceae	tree	核果	鸟类	果实	8	0.98
狗骨柴	<i>Diplospora dubia</i>	茜草科 Rubiaceae	shrub	浆果	鸟类	果实	5	0.99
西川朴	<i>Celtis vanderwoetiana</i>	榆科 Ulmaceae	tree	核果	鸟类	果实	4	0.98
披针叶茴香	<i>Illicium lanceolatum</i>	八角科 Illiciaceae	stree	聚合果	重力	种子	4	0.98
椴木	<i>Aralia chinensis</i>	五加科 Araliaceae	shrub	浆果	鸟类	果实	4	0.99
栲树	<i>Castanopsis fargesii</i>	壳斗科 Fagaceae	tree	坚果	重力	种子	3	0.98
油桐	<i>Vernicia fordii</i>	大戟科 Euphorbiaceae	tree	核果	重力	种子	3	0.98
华东楠	<i>Machilus leptophylla</i>	樟科 Lauraceae	tree	核果	鸟类	果实	3	0.98
薄叶山矾	<i>Symplocos anomala</i>	山矾科 Symplocaceae	stree	核果	鸟类	果实	3	0.99
苦槠木	<i>Fraxinus insularis</i>	木犀科 Oleaceae	tree	翅果	风力	种子	2	0.989
锐角槭	<i>Acer acutum</i>	槭树科 Aceraceae	tree	翅果	风力	种子	2	0.99
华东野胡桃	<i>Juglans cathayensis</i> var. <i>formosana</i>	胡桃科 Juglandaceae	tree	核果	重力	种子	2	0.99

续表 3

物种		科	生活型	果实类型	扩散方式	扩散单位	种子个数	种子限制
光叶石楠	<i>Photinia glabra</i>	蔷薇科 Rosaceae	stree	梨果	鸟类	果实	2	0.99
细叶青冈	<i>Cyclobalanopsis myrsini folia</i>	壳斗科 Fagaceae	tree	浆果	重力	种子	2	0.99
杭州榆	<i>Ulmus changii</i>	榆科 Ulmaceae	tree	翅果	风力	种子	2	0.99
赛山梅	<i>Styrax confusus</i>	安息香科 Styracaceae	stree	核果	鸟类	果实	2	0.99
窄基红褐柃	<i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	山茶科 Theaceae	shrub	浆果	鸟类	果实	2	0.99
樟	<i>Cinnamomum camphora</i>	樟科 Lauraceae	tree	核果	鸟类	果实	1	0.99
刺叶桂樱	<i>Laurocerasus spinulosa</i>	蔷薇科 Rosaceae	tree	核果	鸟类	果实	1	0.99
皱柄冬青	<i>Ilex kengii</i>	冬青科 Aquifoliaceae	tree	核果	鸟类	果实	1	0.99
迎春樱	<i>Cerasus discoidea</i>	蔷薇科 Rosaceae	stree	核果	鸟类	果实	1	0.99
四照花	<i>Cornus kousa</i> subsp. <i>chinensis</i>	山茱萸科 Cornaceae	tree	核果	鸟类	果实	1	0.99
赤楠	<i>Syzygium buxi folium</i>	桃金娘科 Myrtaceae	shrub	浆果	鸟类	果实	1	0.99

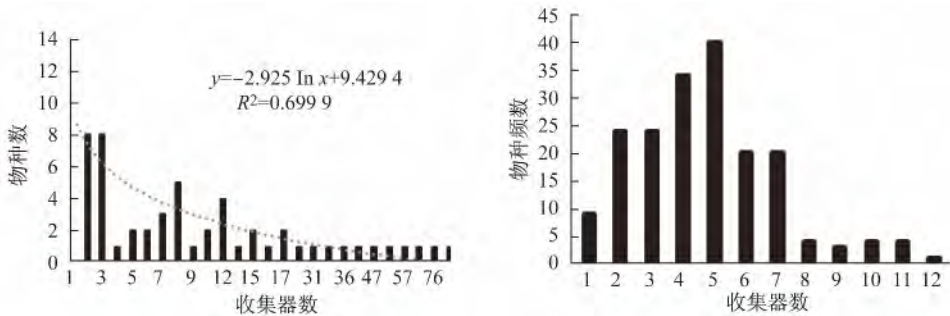


图 2 收集器中种子雨收集情况

Fig. 2 Number of species collected in the seed rain arriving in seed traps

表 4 天童 20 hm² 动态监测样地不同传播方式物种种子限制

Tab. 4 Seed limitation of species in the 20 hm² Tiantong dynamic plot, grouped by different dispersal modes

传播方式	重要值≥1 的物种数	种子限制	重要值<1 的物种数	种子限制
风力传播	3	0.61±0.15a	6	0.97±0.02a
重力传播	9	0.91±0.10b	7	0.98±0.02a
鸟类传播	8	0.89±0.10b	33	0.96±0.06a

注:数据为均值±SD;同一列不同字母表示存在显著性差异($p<0.05$)

2.2 种子雨与群落物种组成的比较

如图 3 所示,种子雨物种组成与可繁殖个体物种组成的相似性系数 R 随着与收集器距离的增加呈先增大后减小的趋势,在 7 m 和 8 m 处达到极值 $R_{\max}=0.1287$,随后逐渐减小.

如图 4 所示,不同传播方式和生活型的种子与可繁殖个体物种组成的相似性系数 R 受不同传播方式的影响.风力传播物种的相似性系数极值($R_{\max}$)最大且距种子收集器距离(d)最远(风力传播: $R_{\max}=0.226, d=20$ m;重力传播: $R_{\max}=0.077, d=9$ m;鸟类传播: $R_{\max}=0.094, d=13$ m).但是就总体而言,3 种传播方式的种子与可繁殖个体的物种组成相似性都较小.可繁殖个体的生活型对于种子的传播也有影响,在各生活型中大乔木的相似性系数极

值($R_{\max}$)最大($R_{\max}=0.215\ 5$, $d=9\ \text{m}$),其后是小乔木($R_{\max}=0.062\ 9$, $d=9\ \text{m}$)和灌木(没有呈现出明显的极值)。

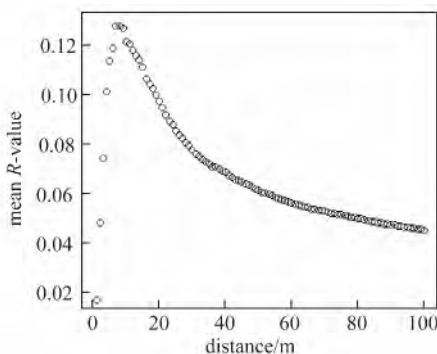


图3 收集器种子雨物种组成与不同半径(1—100 m)范围内可繁殖个体物种组成的相似性系数 R

Fig. 3 Similarity in species composition between species in the seed rain and species occurring within different radii (1–100 m) from each seed trap. Similarity was measured with the R -value

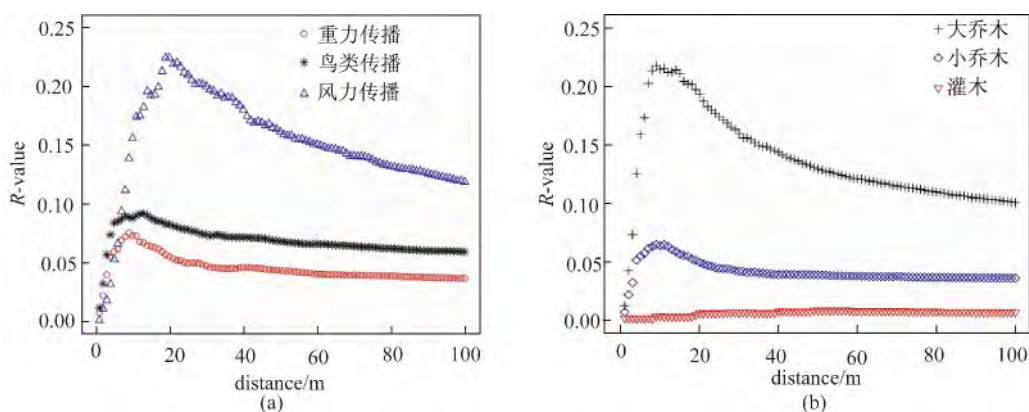


图4 收集器中不同传播方式(a)和生活型(b)种子雨物种组成与不同半径(1—100 m)范围内可繁殖个体物种组成的相似性系数 R

Fig. 4 Similarity of species composition between species in the seed rain and species occurring within different radii (1–100 m) from seed trap. Species grouped according to dispersal mode (a) and growth form (b) are shown. Similarity was measured with the R -value

3 讨 论

通过一年的种子雨调查发现,天童常绿阔叶林种子雨密度为 $146\ \text{粒}/\text{m}^2$,明显小于同纬度的古田山常绿阔叶林($471\ \text{粒}/\text{m}^2$)^[21]、贵州亚热带常绿阔叶林($682\ \text{粒}/\text{m}^2$)^[25]以及低纬度地区的热带雨林($5\ 713\ \text{粒}/\text{m}^2$)^[26],这可能是因为天童常绿阔叶林当年种子产量相对较低。其中,样地中超过 60% 的种子来自种子数最多的 5 个物种,分别是枫香树(*Liquidambar formosana*)、毛脉槭(*Acer pubinerve*)、木荷(*Schima superba*)、细枝桉(*Eurya loquaiana*)和冬青(*Ilex chinensis*),说明大多数的种子都来自于少数的物种。尽管物种间的种子雨密度存在较大的差异,但以传播方式划分,不同传播方式的种子雨密度没有很大差异(见表 1)。

样地内有 56% 的物种未收集到种子, Campbell 和 Peart 等在 Borneo 热带森林样地的

研究也得到类似的结果^[27]. 这些结果可能是因为大多数物种或个体并不是每年都会有种子产生^[28]. 例如, 印度尼西亚婆罗洲(Borneo)热带雨林植物在 10 年中, 有 3 次大开花和大结实(masting)事件, 期间至少 40% 的龙脑香科树种和至少 18% 的其他树种同时开花、结实, 表明种子的产量确实存在很大的年际变异并且同种母树个体结实具有同步性^[27]. 因此, 延长收集年限可能会收集到更多物种的种子. 例如, BCI 样地的研究发现, 在 10 年的种子雨收集集中, 只有 21% (54/260) 的物种未收集到种子^[29]; 另外, 在多度小的物种(稀有种)中, 仅有 15 个物种收集到了种子. 因此, 群落本身物种丰富度较高也是造成这种结果的可能原因之一.

天童常绿阔叶林的研究表明通过风力传播的种子有更远的传播距离: 收集器收集到的风力传播物种占可繁殖个体物种的比例(83.30%)大于重力传播(44.10%)以及鸟类和弹力传播(40.00%) (见表 2), 这与长白山样地的结果一致^[22]; 与重力传播相比, 风力传播的物种与可繁殖个体物种组成的相似性系数极值更大, 且距收集器距离更远, 证明通过风力传播的物种有更大的比例传播到更远距离的收集器内.

物种的生活型也是影响种子传播距离的重要因素之一. 在种子散布过程中, 植株的高度对于种子传播有很大的影响^[22]. 例如, Muller-Landau 等通过逆向建模的方法发现, 在种子传播过程中, 可繁殖个体的高度与种子传播距离有显著的正相关性^[30]. 对于乔木种而言, 由于可繁殖个体通常较为高大, 所以种子散布的距离较远, 而对于灌木种而言, 可繁殖个体较为矮小, 因此种子散布的距离较近, 这可能是样地中灌木种 R 值较低的原因(见图 3). 在森林中种子通过风力传播的距离要比其它传播方式更远^[31,32], 而传播距离对于植物生活史的后续阶段也有影响, 例如, 距离母树较近的种子会受到母树病原体、特异性害虫及其它方式的影响而很难萌发和定居^[15]. 因此深入研究种子的传播距离以及种子雨与其它生活史阶段的关系对于了解森林动态是很有意义的.

收集到的物种中有超过 60% 的物种在少于十个收集器中出现(见图 1), 表现出了很强的种子限制. 与同属中亚热带常绿阔叶林的古田山样地相比, 种子限制强度基本相同^[21]. 在 BCI 热带雨林样地的研究也有类似的结论(超过 50% 的物种在少于 6 个收集器中出现)^[29]. 种子限制可能跟物种的传播方式以及物种的重要值有关. 对于较为优势的物种而言($IV \geq 1$), 传播方式可能是影响种子限制的主要因素(见表 4). 研究发现, 风力传播的物种可繁殖个体的胸高断面积与种子雨的密度显著相关, 表明物种间的种子雨变异能够由繁殖个体的胸高断面积来解释^[21]. 因此, 群落中通过风力传播的物种种子限制很可能是由于繁殖个体的缺少造成的, 而通过重力和鸟类传播的物种存在很高的种子限制可能仅仅是因为种子的产量低或者种子扩散能力的不足. 在物种丰富度较高的植物群落中, 种子限制是影响物种共存的一种机制^[22]. 群落中高强度的种子限制会降低对劣势物种的排除速率, 从而有利于物种多样性的维持^[29].

目前只收集了一年的种子, 随着收集时间的延长, 收集到的种子会包含更多的物种. 对于样地内未收集到种子的物种, 其原因可能是由于母树的个体数较少、果实和种子的产量较低以及传播能力的不足, 导致样地内存在一定程度的种子限制^[25]. 未来可通过分子生物学技术对天童常绿阔叶林种子雨和其后续生活史阶段进行深入的比较研究, 以此来揭示在群落水平上的种子雨传播、种子萌发、幼苗定居以及幼树生长等不同生活史阶段对于森林更新的影响.

[参 考 文 献]

- [1] 陈波,宋永昌,达良俊.植物大年结实研究概述[J].应用生态学报,2003,14:117-120.
- [2] CHAMBERS J C, MACMAHON J A. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1994, 25(1): 263-292.
- [3] HARPER J L. Population Biology of Plants[M]. London: Academic Press, 1977.
- [4] MULLER-LANDAU H C, DALLING J W, HARMS K E. Seed dispersal and density-dependent seed and seedling mortality in *Trichilia tuberculata* and *Miconia argentea* [J]// LOSOS EC, CONDIT R, LARANKIE J V. Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Network of Large-Scale Tropical Forest Plots, 2003: 340-362.
- [5] MULLER-LANDAU H C, HARDESTY B D. Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples and future directions[D]. UK: Cambridge, 2005: 267-309.
- [6] MULLER-LANDAU H C, WRIGHT S J, CALDERON O, et al. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest[J]. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 653-667.
- [7] DALLING J W, SWAINE M D, GARWOOD N C. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest[J]. Ecology, 1998, 79(2): 564-578.
- [8] WRIGHT S J, MULLER-LANDAU H C, CALDERON O, et al. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest[J]. Ecology, 2005, 86(4): 848-860.
- [9] MATTHIESSEN B, HILLEBRAND H. Dispersal frequency affects local biomass production by controlling local diversity[J]. Ecology Letters, 2005, 9(6): 652-662.
- [10] JANZEN D H. Herbivores and number of tree species in tropical forests[J]. The American Naturalist, 1970, 104: 521-528.
- [11] HARMS K E, JOSEPH WRIGHT S, CALDERON O, et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest[J]. Letters to Nature, 2000, 404(6777): 493-495.
- [12] NATHAN R. Long-distance dispersal of plants[J]. Science, 2006, 313(5788): 786-788.
- [13] NATHAN R, MULLER-LANDAU H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2000, 15(7): 278-285.
- [14] SWAMY V, TERBORGH J, DEXTER K G, et al. Are all seeds equal spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest[J]. Ecology Letters, 2011, 14(1): 195-201.
- [15] JANZEN D H. Seed predation by animals[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1971(2): 465-492.
- [16] 沈泽昊,吕楠,赵俊.山地常绿落叶阔叶混交林种子雨的地形格局[J].生态学报,2004,24(9):1981-1987.
- [17] SHEN Z H, TANG Y Y, LV N, et al. Community dynamics of seed rain in mixed evergreen broad-leaved and deciduous forests in a subtropical mountain of central China[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49(9): 1294-1303.
- [18] 于顺利,郎南军,彭明俊,等.种子雨研究进展[J].生态学杂志,2007,26(10):1646-1652.
- [19] 王樟华,王希华,沈国春.台风干扰对天童常绿阔叶林凋落物量的影响[J].华东师范大学学报:自然科学版,2014(1):79-89.
- [20] 杨庆松,马遵平,谢玉彬,等.浙江天童 20 hm²常绿阔叶林动态监测样地的群落特征[J].生物多样性,2011,19(2): 215-223.
- [21] DU Y J, MI X C, LIU X J, et al. Seed dispersal phenology and dispersal syndromes in a subtropical broad-leaved forest of China[J]. Forest Ecology and Management, 2009, 258(7): 1147-1152.
- [22] LI B H, HAO Z Q, BIN Y, et al. Seed rain dynamics reveals strong dispersal limitation, different reproductive strategies and responses to climate in a temperate forest in northeast China[J]. Journal of Vegetation Science, 2011, 23(2): 271-279.
- [23] CLARK J S, MACKLIN E, WOOD L. Stages and spatial scale of recruitment limitation in southern Appalachian forests Ecological Monographs[J], 1998, 68(2): 213-235.
- [24] MULLER-LANDAU H C, WRIGHT S J, CALDERON O, et al. Assessing recruitment limitation: concepts, meth-

- ods and case-studies from a tropical forest [J]. CABI Publishing, 2002:35-53.
- [25] 刘济明, 钟间成. 梵净山栲树群落的种子雨、种子库及更新[J]. 植物生态学报, 2000, 24(4): 402-407.
- [26] DRAKE D R. Seed dispersal of *Metrosideros polymorph* (Myrtaceae) - a pioneer tree of Hawaiian lava flows[J]. American Journal of Botany, 1992, 79: 1224-1228.
- [27] PEART D R. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment[J]. The Journal of Ecology, 1989: 236-251.
- [28] 杜彦君, 马克平. 森林种子雨研究进展与展望[J]. 生物多样性, 2012, 20(1): 94-107.
- [29] HUBBELL S P. Seed predation and the coexistence of treespecies in tropical forests[J]. Oikos, 1998, 35: 214-229.
- [30] TRAVESET A. Influence of mode of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus* [J]. Evolutionary Ecology, 1994, 8(6): 618-627.
- [31] GREENE D F, JOHNSON E A. Long-distance wind dispersal of tree seeds[J]. Canadian Journal of Botany, 1995, 73(7): 1036-1045.
- [32] HOULE G. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North-America[J]. Journal of Ecology, 1992, 80: 99-108.

(责任编辑 张 晶)

(上接第 97 页)

- [34] GEVERTZ D, TELANG A J, VOORDOUW G, et al. Isolation and characterization of strains Cvo and Fwko B, two novel nitrate-reducing, sulfide-oxidizing bacteria isolated from oil field brine[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2000, 66(6): 2491-2501.
- [35] 魏利, 王艳君, 马放, 等. 反硝化抑制硫酸盐还原菌活性机理及应用[J]. 哈尔滨工业大学学报, 2009, 41(4): 85-88.
- [36] HUBERT C, VOORDOUW G. Oil field souring control by nitrate-reducing *Sulfurospirillum* spp. that outcompete sulfate-reducing bacteria for organic electron donors[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2007, 73(8): 2644-2652.
- [37] MOHANAKRISHNAN J, GUTIERREZ O, SHARMA K R, et al. Impact of nitrate addition on biofilm properties and activities in rising main sewers[J]. Water Research, 2009, 43(17): 4225-4237.
- [38] 孙远军, 卢士强, 邵一平, 等. 几种不同稳定剂抑制河底泥释磷效果的初步研究[J]. 上海环境科学, 2014, 33(1): 1-5, 10.
- [39] YAMADA T M, SUEITT A P, BERALDO DAS, et al. Calcium nitrate addition to control the internal load of phosphorus from sediments of a tropical eutrophic reservoir: Microcosm experiments[J]. Water Research, 2012, 46(19): 6463-6475.

(责任编辑 张 晶)