

植物天然更新过程中种子和幼苗死亡的影响因素

彭闪江^{1,2}, 黄忠良^{1*}, 彭少麟³, 欧阳学军¹, 徐国良¹

(1. 中国科学院华南植物研究所鼎湖山树木园, 广东肇庆 526070; 2. 佛山市环境保护研究所, 广东佛山 528301; 3. 中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650)

摘要: 植物天然更新包括有种子搬运、种子库动态、种子萌发和幼苗定居等过程。从种子生产到幼苗定居的更新是植物生活史中最为敏感的阶段之一, 多种因素的影响种子和幼苗的命运。其中包括: (1) 动物取食或病原体侵袭。种子在扩散和搬运过程中, 易被小哺乳动物或无脊椎动物取食。蛀虫也可以使种子失去萌芽能力。病原体感染种子和幼苗, 容易引起种子和幼苗的死亡。(2) 异质生境的影响。在不同生境中, 光照条件、土壤水分和化学成分等因子的组合严重影响种子和幼苗的命运。(3) 干扰的影响。小尺度和大尺度的干扰都可以影响到植物更新时种子和幼苗的命运。林窗作为特殊的干扰体系, 为不同种类植物提供了更新的机会。(4) 繁殖体特征。种子大小、质量和保护色等特征影响种子和幼苗在更新过程中的生存。种子休眠期间, 由于生理衰老和腐烂的原因使种子失去活力而不能萌发。(5) 密度和距离制约。母株附近由于密度竞争的影响, 种子和幼苗死亡率都较高。

关键词: 更新; 种子取食; 死亡; 幼苗定居; 密度制约; 异质生境; 距离制约

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142 (2004) 02-0113-09

Factors influencing mortality of seed and seedling in plant nature regeneration process

PEN G Shan-jiang^{1,2}, HUANG Zhong-Liang^{1*}, PEN G Shao-lin³,
OU YANG Xue-jun¹, XU Guo-liang¹

(1. Dinghushan Arboretum, South China Institute of Botany, Academia Sinica, Zhaoqing 526070, China;
2. Foshan Institute of Environmental Protection, Foshan 528301, China; 3. South China
Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Associated with the species dispersal, plant nature regeneration processes include seed removal, seed bank dynamics, seed germination and seedling establishment. The stage from seed production to seedling colonization is the most sensitive stage in plant life history. After seed dispersal, numerous biotic and abiotic factors influence seed fates and seedling mortality. Factors including the following: (1) Seeds may be predated by small mammals other invertebrates. Insects and pathogen can make seed viability lost by attracting seed. Insects also can influence seedling survival by attracting the leaf and bud of seedling. (2) Heterogeneous environment. The combination of environment factors such as light, soil moisture and chemical composition, greatly affects seed fates. (3) Effect of disturbance. Disturbance can affect the fate of seeds and seedling in their regeneration process. As a special disturbance regime, canopy-gap provides opportunity of regeneration for many plant species. (4) The characteristics of progeny.

收稿日期: 2002-07-09 修订日期: 2003-01-20

基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (39899370); 中日国际合作项目 (990823); 中国科学院重大项目 (KZ951-B1-110) 资助。

作者简介: 彭闪江 (1978-), 男, 湖南邵阳人, 硕士生, 从事保护及环境生态学方面的研究。*为通讯联系人

Many species take the advantage in offspring regeneration with larger seed bank or larger seed size. Physiological senescence and seed decay in seed dormancy affect seeds mortality and survival of seedlings. (5) Effects of distance-dependent and density-dependent. Seedling and seed near around parent tree show higher mortality rate because of density competition.

Key words : regeneration ; seed predation ; mortality ; seedling colonization ; density-dependent ; heterogeneous habitat ; distance-dependent

植物更新是森林群落动态的重要组成部分,因为它确保了森林群落在火灾、砍伐、病害或其它干扰后维持森林所需要的物种组成。大多数植物的更新从种子开始,具有活力的种子在适宜的环境中,萌发成幼苗完成定居过程。幼苗是植物生活史中对环境条件反映最为敏感的时期。幼苗生长发育为成年植株,需要不断同外界的不利因素做抗争,不同的植物种类因为不同的生活史策略而产生不同的命运。在此过程中,多种生物或非生物因素影响物种更新过程中种子活力和幼苗存活。是何种原因与机制决定植物成功度过这个敏感阶段,这涉及到植物生活史策略问题,是目前植被生态学和种群生态学的研究热点之一。

目前,国内外对于物种更新过程的研究较多,但其中不乏争议之处。本文试图对影响植物更新过程中种子和幼苗死亡机制的研究进行综述,并对相关研究的一些观点进行评述。

1 动物对种子和幼苗的取食

植物的繁殖体在生命周期中总是面临各类生物的取食风险。动物取食种子的强度是植物生命周期中萌发速度、土壤种子库产生的主要选择压力,但不同种类种子被取食率不同。Kollmann (1995) 研究发现,欧洲甜樱桃 (*Prunus avium*) 种子的 87% 被啮齿类动物取食, 单子山楂 (*Crataegus monogyna*) 的种子有 59% 被啮齿类动物取食。Jorge 等 (1999) 在西班牙南部研究了欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的种子取食和扩散, 其球果在成熟期被交嘴鸟 (*Loxia curvirostris*) 取食比例超过 80%, 另一种鸟 (*Carduelis spinus*) 在较开阔的生境中, 对扩散前的种子取食率可达 51%。种子被取食压力所表现的强度一般不会因种子收获的数量而改变, 因而表现了时空上的一致性。究其原因, 可能是种子在扩散前后受到取食者的压力都很强, 啮齿类和鸟类都能取食种子, 因而种子最终逃

离取食的概率很低。研究还发现, 种子取食过程一般受微生境的影响 (Vander, 1993; Myster 等, 1993)。Kollmann 等 (1996) 的研究表明, 啮齿类动物的取食强度在开阔生境中, 比在处于演替中段的植被或是灌草层中要大; 鼠类对地表种子的捕食率比在土层内的种子要高。但似乎还没有一致的格局来反映微生境对种子取食的影响。Whelan 等 (1991) 就指出, 种子被取食强度在植被下要比在开阔地上高出一倍。种子被取食水平因空间不同而异, 如在有无幼苗的生境中, 种子被取食水平差异非常大。

动物取食种子的研究中, 对于蚂蚁的生态作用研究较多 (Gorb 等, 1995, 1999; Brandon 等, 1999; Wolff 等, 1999)。蚂蚁的作用比较复杂, 它既是植物种子的取食者, 又作为植物种子的扩散者对植物群落的演替和更新动态起重要的作用。因为取食的蚂蚁通过 (搬运) 短距离扩散种子的方式, 可能将种子搬运到适宜的生境中, 或者允许更多的种子储存在土壤种子库, 等待适宜的萌发时机 (Tony 等, 1999)。这种扩散策略使种子逃避同母株的竞争和密度制约性的捕食, 有利于种群更新。

动物对种子的伤害行为会影响幼苗的生存。据研究, 受动物伤害过的种子 (种子的胚乳或外壳留有明显的咬过的痕迹) 萌发后的幼苗在 21 个月内死亡的速度, 是其它幼苗死亡率的两倍 (Steven 等, 2001)。动物取食幼苗影响物种更新的研究比较少。对于具有种子库的物种来说, 幼苗被取食或虫食可能是幼苗死亡的主要因子。在温带草原, 软体动物、昆虫和小哺乳动物等功能群动物取食幼苗是引起幼苗致死的主要原因。而其它的无脊椎动物可能造成对幼苗的损伤, 限制幼苗的活力。Harper (1977) 就发现芥属 (*Capsella*) 幼苗遭受蜗牛的攻击, 如果幼苗的生长点未被蜗牛触动, 幼苗则可以恢复正常生长。而早熟禾属 (*Poa*) 的幼苗在蜗牛咬后植株容易倒伏而死亡。食叶昆虫主要是它的幼虫取食减少幼苗的叶面积, 而降低植物进行光合

作用的能力, 或导致幼苗落叶使幼苗死亡。不同植物遭受取食的频率是不同的, 温带草原软体动物类可能具有喜欢取食个体较大的幼苗倾向 (Hulme, 1994)。

受边缘的影响, 动物和植物之间的相互作用本身对幼苗的定居具有潜在的间接的生物效应。例如昆虫可能直接对边缘效应引起的气候梯度产生反应, 这些直接和间接的反应导致了昆虫群落组成沿森林边缘的变化, 导致昆虫取食幼苗的速度差异, 从而影响着群落演替或植被更新 (Didham 等, 1996)。

2 病原体和化学他感作用影响种子和幼苗命运

植物病害亦是种子和幼苗死亡的重要因素。种子受病害的影响可能是真菌等微生物引起种子霉烂, 特别是在潮湿的环境中。吴大荣等 (2001) 的研究发现闽楠种子在野外的发芽率仅为 12%, 原因就是受病原体感染后, 种子霉烂失去萌芽力。病原体对幼苗的影响主要是感染幼苗嫩叶, 使叶片脱落, 从而失去光合作用的能力。孙书存等 (2000) 在研究辽东栎 (*Quercus Liaotungensis*) 种子库动态时, 也发现真菌感染和蠕虫侵害引起种子的腐烂比率占 12.5%, 是除动物捕食外影响种子命运的第二重要因素。

适于林冠下生长的幼苗在林窗中易遭受病原体的侵蚀, 此时幼苗的最大致死因素是病原体引起的病害。Carol (1984) 对九种植物的幼苗存活原因进行研究时发现: 荫蔽条件下, 6 种植物早期幼苗死亡归因于病原体侵蚀, 这种对病原体的感染并不受种子大小决定。在种子扩散范围内, 随着同母株距离的增加, 由病原体引起的死亡呈现从高到低的比例。所以, 幼苗与母树以及同胞之间的竞争假说, 有时并不能很好解释幼苗的致死原因, 相反, 诸如真菌和食根的线虫动物, 对于早期幼苗生长和定居时对叶片的感染, 造成叶片脱落或对叶片的损伤, 可能是幼苗死亡的真正原因 (Sebastien 等, 1999)。可能母株是病原体和侵害小动物源, 离母株的距离愈近, 病原体和侵害小动物的密度愈大, 因而受感染的机会愈大。

化学他感作用主要影响幼苗存活, 对植物种子影响不大。在杜鹃花科 (Ericaceae) 和岩高兰科 (Empetraceae) 的 2 个属中, 已经发现化学他感作用潜在阻止幼苗的成功进入和定居 (Erik 和 Walk-

erf, 1999)。有证据表明, 在狭叶山月桂 (*Kalmia angustifolia*) 林冠下, 由于化学他感作用所释放的毒素使黑云杉 (*Picea mariana*) 幼苗生长受到阻碍 (Mallik, 1995)。桉树林下和竹林内, 幼苗的种类和密度均很少, 被认为是化学他感作用的影响。当然, 在形成普适的理论之前, 还需要更多的研究来探讨植物化学他感作用影响幼苗定居的潜在机制。

3 异质生境对种子和幼苗生存的影响与植物种群的更新

种子到达安全的地点后, 能否成功定居很大程度上取决于生境条件、群落内部条件或植被发育的反馈效应。如果种子扩散到适宜的生境中并萌发, 幼苗成活和成功定居的机会便大, 从而能够顺利完成种群更新的过程。相反, 如生境不适宜, 特别是对于刚萌发的幼苗, 死亡率会较高。异质生境可能增加幼苗更新和定居的生态位, 但即使在成功定居以后, 幼苗的早期生长还是受环境变化的影响, 包括光照条件、水分条件以及密度制约的影响 (Adrienne 等, 1999)。

3.1 凋落物的影响

叶片凋落物通过对微气候、营养循环和化学他感作用的影响, 或通过叶片的物理障碍来影响种子和幼苗的存活 (Jane 等, 1992; Faith, 1998)。凋落物通过阻止种子到达土壤表面, 而减少其萌发可能性和幼苗定居机会。在热带森林内, 叶片凋落物的不同厚度形成各异的微生境条件, 适合各种植物生长。因此, 林内凋落物的数量和分布影响种子存活直至幼苗的定居格局。在除去森林地被物后, 由于没有凋落物的阻隔, 种子直接接触地面, 有利于种子吸收水分, 所以萌发率较高。在土壤表层萌发的幼苗根系直接接触土壤, 养分和水分的供给比在凋落物上层萌发的幼苗丰裕, 因此幼苗死亡的机会下降, 定居成功率增加 (黄忠良等, 2001)。

3.2 微气候的影响

幼苗定居时, 经常受到由于局部微气候引起植被下层组成变化的影响, 温度的经常波动和降雨量的变化会影响种子的萌发, 或引起幼苗生长减慢或死亡。在这种环境下的种子易腐烂。黄忠良等发现南亚热带常绿阔叶林中的锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 和荷木 (*Schima superba*)、黄果厚壳桂

(*Cryptocarya concinna*) 群落幼苗死亡数同降雨量有关, 干季的降雨量是幼苗成功定居的限制因子(黄忠良等, 2001)。Tom 等(1988)对沙地植物的研究也表明地区的降雨量影响幼苗的定居。幼苗对光照条件的要求决定其是否能在已有相对耐荫能力较强物种存在的生境中定居和存活。例如, 纸皮桦(*Betula papyrifera*)是一种不耐荫的植物, 不能生长和定居在铁杉(*Tsuga canadensis*)林内(Hong 等, 1999)。光照还通过影响土壤水分条件而间接影响幼苗的生长和定居。土壤水分是幼苗生长成活的关键因子, 在光照强度大的森林中, 由于蒸发量大, 土壤含水量较低, 森林内的幼苗在冬季干旱时容易大量死亡。由 Silvertown (1981b) 所记载的九种多年生的沙漠草本植物的幼苗生存曲线发现, 幼苗的死亡率在第一年高于 80%, 其主要的致死原因是气候的干燥。而在温带和寒带地区的初龄幼苗的死亡, 主要的可能是由霜冻和冰雪等气候因素引起叶片凋落物通过对微气候、营养循环和化学他感作用的影响, 或通过叶片的物理障碍来影响植物定居(Jane 等, 1992)。

3. 4 林下层对种子和幼苗命运的影响与森林的更新

林下的灌草层就是一种重要的生态学滤筛, 林冠下幼苗要想长大成成年个体, 就必须突破林下的灌草层。目前, 生态学家们在群落水平上研究了外界环境对种子命运和幼苗定居的决定作用。然而, 在郁闭的森林中, 传递给种子和幼苗的环境条件会受到生物因素的影响, 特别是已经定居林下层植物。某种程度上林下层植物可以改变微生境的条件, 如温度、土壤湿度以及凋落物的分布。林下层对幼苗出现和定居的干预不仅直接与其进行资源竞争, 而且间接影响种子捕食者的行为, 从而对幼苗的定居产生影响(Denslow 等, 1991)。因此, 灌草层是森林更新过程的第一个潜在障碍。这种障碍可能是非特异性的, 仅仅调节幼苗库的密度或是影响不同植物种类的生存与出现, 以此控制幼苗库组成和空间结构。Lisa 等(1999)的研究证明, 蕨类作为重要的林下层植物, 就扮演着滤筛的角色。一方面, 蕨类减少林冠下透过的太阳光, 以及减少林冠下红光/远红光比。另一方面, 与没有蕨类覆盖的生境比较, 蕨类底层有较厚的凋落物覆盖, 使得种子萌发不易穿透土壤和凋落物层, 这种障碍的结果使种子在凋落物层腐烂可能性增加, 另外可能的结果是萌发后的种子消耗更多的储存养分, 幼苗生

长受到限制。

3. 5 异质环境的影响

微生境异质能增加幼苗定居的生态位, 其对物种更新的重要性得到了广泛的认同(Veblen, 1989; Andrew 等, 1997)。Andrew 等(1997)发现异叶铁杉(*Tsuga heterophylla*)幼苗定居对于 10 cm 尺度上微生境的异质性非常敏感。林冠下和林窗的生境异质性, 主要体现在光照和微气候的变化, 是引起幼苗小尺度分布格局的重要原因之一。由生境边缘引起的空间异质性对物种更新影响比较复杂, 例如森林边缘引起微气候梯度变化, 使植物在边缘的生长或定居相应发生变化, 从而改变边缘植被的组成结构。此外, 笔者认为, 微地形对种子的局部扩散影响较大, 由于重力和水流等的影响, 种子往往集中在坑、沟、洼内, 使得幼苗在初期呈块状分布的现象十分明显。

4 干扰对植物更新过程中种子和幼苗存活的影响

干扰在塑造植物群落组成时扮演着重要的角色。干扰的特征, 包括大小、时间尺度、频度和强度, 决定了几乎所有类型的植物在受干扰生境中存活的能力。植物对干扰的响应是由它们的生理特征和生活史特性决定的, 植物的繁殖特征, 诸如成熟的时间、扩散能力、繁殖体存活的时间、以及幼苗生长节律对于植物的这种响应特别重要。

4. 1 小尺度干扰

有幼苗定居的土壤表面干扰, 对于植物种子和幼苗动态是一种重要的决定因素。通过小尺度干扰, 改变土壤表面结构和土壤的物理和化学性质, 所形成的环境对一部分种的种子萌发和幼苗生长是适宜的, 但对另一部分种的种子萌发和幼苗生长则是不利环境(Jeanne, 1995)。另外, 风、地表径流水以及动物的活动等小尺度干扰将种子埋葬在比较深的土壤, 也会对物种更新过程产生影响。Nilton 等(1999)研究发现, 被埋葬后的种子 90% 腐烂或者失去生活力。祝宁等(1996)在研究刺五加(*Acanthopanax senticosus*)种子库动态时发现: 在土壤种子库内的刺五加种子, 一部分种子的表皮上发现明显的虫眼, 甚至在种子内发现蚯蚓, 线蚓以及叩头虫的幼虫等动物。另一部分种子由于呼吸作用消耗过多营养, 有许多种子虽表皮光滑饱满, 但已经失去生理活力。如果种子在较深的土壤中萌

发，幼苗很难露出地面，因而死亡率增加。尽管有些物种进化产生深度感应的机制来逃避埋葬的幼苗致死，但大多数的植物种类还不具备这种协同进化机制。目前，野外观察种子在土壤深层萌发及幼苗长出地面的过程非常困难，因此，此种幼苗致死机制尚需进一步研究。

4. 2 大尺度干扰的影响

在热带和温带森林里，巨尺度的干扰（如火灾、大型伐木）以及小尺度的干扰（如动物的活动）都影响着种子和幼苗的存活。伐木后森林结构的变化可能影响动物种群的大小和活动范围，从而影响到动物对种子和幼苗的取食。残留林分的种群结构决定种源成分。所以，在砍伐后的林场，森林管理所涉及的更新，需要精确分析从种子到幼苗定居的过程。由于人工更新的代价巨大，因此森林管理者可以通过变换砍伐森林的方式，使残留的林分可以平衡种子和幼苗捕食、种子雨和种子库以及森林的结构特征带来的影响，创造出更好的幼苗定居和森林更新的条件（Nystrand 等，2000）。特定条件下的森林火灾爆发，可能产生矿质元素丰富的土壤，有利于物种更新，但多数情况中，火灾严重破坏种子库资源，或使得许多植物几年内不能产生种子，不利于植物更新，应严格防止。

人类活动强烈改变自然景观格局和土地利用方式，引起了栖息地破碎化或片断化。由于被取食的风险，生境破碎限制物种潜在的散布和扩散能力，结果导致许多植物种类不能由一个斑块迁移到其它斑块，肉果植物、产粘性种子和依赖于动物传播的种类比较典型。目前，对生境片断化效应的研究多集中在对多样性的影响，而忽略了其对植物更新过程影响与植物策略的研究（Kollmann 等，1999；Jules 等，1999）。

4. 3 林窗干扰体系的影响

林窗是森林动态中重要的干扰体系。林窗可能由细尺度干扰形成，如动物的掘洞、雷击大树枯死等原因，也可能是由粗尺度的事件，如人工砍伐、火灾、暴风雨、虫害、泥石流等原因形成。即使没有外部干扰，由于植物体的死亡，也可能形成大小不一的林窗，或者由于地势的坡度较大，光线可能斜射进入林内，而具有林窗效应。

林窗与非林窗的林地相比，有较少的病原体和树枝残体，种子和幼苗受感染而死亡的几率小。Carol (1984) 研究发现在热带雨林中的植物在林窗中即使幼苗密度很高，幼苗的死亡率也比在林冠

下低，因为林窗内由病原体引起的幼苗死亡大为减少。所以，种子扩散到林窗的好处之一在于减少了早期幼苗定居中病原体引起的死亡，这种假说对于在林冠下由病原体致死的物种更新非常重要。此外，动物的活动频度也是导致林窗效应的因素之一。林窗为果食性动物提供的资源少，也是鸟类栖息、蝙蝠飞行的危险境地，因而降低了种子和幼苗在林窗内的被取食的几率，因此定居在林窗内的幼苗通常比森林底层要多。Schiller (1979) 发现地中海松 (*Pinus halepensis*) 的幼苗在林冠覆被下生存不会超过两年。郁闭度太大使新个体不能获得足够的同已定居个体竞争的资源，从而不利于其进入，而在林窗内可以顺利生长。唐勇等 (1999) 在研究热带森林土壤种子库与地上植被关系时发现，大部分种子来自群落外的先锋植物，这些种子在郁闭的林冠下很难萌发，一旦森林受到干扰出现林窗或开阔地，这些潜在的种子将迅速萌发，参与植被恢复或演替。可见，林窗的出现可以减少种子和幼苗的死亡几率，这种干扰体系在物种与群落更新作用中起着非常重要的作用，对群落结构和动态变化能产生巨大影响。

5 植物繁殖体特征的影响

5. 1 种子大小与质量

种子大小是植物生活史特征中重要的组成部分，它的变化可能影响幼苗生长速度、成年植物个体的大小、植株的寿命、种子萌发、扩散以及种子在土壤不同深度萌发的能力，因而潜在影响幼苗定居和群落更新。因此，种子大小和质量的生态作用对于幼苗成功定居和生存的影响已得到相当多的重视（Westoby 等，1992；Reader，1993；Consuelo，1998；Wendy，2002）。

种子大小对物种更新的影响有正反两方面。对于负面影响，其一是大种子目标大，不易被地表的枯枝落叶和土壤埋藏，而且含储存物质多，因此更易遭受小哺乳动物和鸟类选择性地取食，影响到种群更新。其二是，小种子比大种子更容易扩散，能生活更长时间。正面影响有：大种子储存营养多，萌发后幼苗生长速度快，受环境条件的影响小。许多在实验室或野外进行的研究都肯定这种结论。Reader (1993) 在研究弃耕草地植物种子的结果表明，潜在的幼苗定居直接同种子的大小相关，其机制在于种子大小会影响幼苗的成活率。相应的群落

统计表明, 植物生命早期中大种子的优势主要体现在能减少幼苗对水胁迫或竞争者的郁闭影响。因为大多数物种的幼苗存活与幼苗大小有关——小幼苗死亡率较高, 因此, 种子的大小最终影响幼苗定居成功率。Consuelo (1998) 发现 *Quercus rugosa* 在相同的生境中, 由大种子萌发的幼苗成活率远高于由小种子萌发的幼苗。

种子大小和幼苗定居成功率之间的相关性并非总是成立, 大小差异可能是植物对不同微生境类型的生态适应。在开阔和郁闭生境之间的种子差异, 就很好地反映在种子大小和定居能力之间的权衡。郁闭的生境有更多的叶片凋落物量和低光照度, 幼苗存活和定居可能比在开阔地中的物种需要更多的储存资源, 因此, 郁闭生境下的植物倾向于产生较大的种子。Mile (1973) 的研究也发现, 在林窗和土壤干扰条件下, 种子大小和幼苗存活关系并不成相关性。最初由种子大小产生的幼苗差异由于生长速度不同而消失。另外, 种子大小对幼苗定居的潜在影响, 可能因为密度制约的影响而抵消 (Howell, 1981)。

5. 2 种子数量和种子库

在许多森林群落中, 多数植物能产生数目巨大的种子, 在地表的枯枝落叶层或者土壤中形成种子库。种子库通常被认为是植物特别是木本植物定居过程中具有的一种优势性策略, 因为种子库的存在, 可以减少种子和幼苗的年变化。研究也发现植物种子库策略的不利之处。例如, 种子库的优势只有在种子的远距离扩散才能得到体现 (Murray, 1988; Thompson, 1992)。而且, 种子库内休眠种子的繁殖滞后效应降低了子代的适合度, 留于土壤的休眠种子更易遭受动物的取食或因生理衰老而死亡。要弄清种子库策略究竟具有哪些优势, 需要详细地度量不同空间和时间尺度上的种子输入、密度和时空变化 (Thompson, 1992)。种子库中的种子只有很小的比例最终能萌发生长。因此, 林冠下的灌草层, 很少有乔木种幼苗出现, 且出现的幼苗大部分是耐荫植物种。

5. 3 种子的保护色

种子具有同环境相似的颜色可以避免种子取食者的搜寻, 大多数种子有灰暗的色彩被认为是对种子取食的一种响应。Nystrand 等 (1997) 的实验中, 雀科的鸣禽类在不同的底层搜寻扭叶松 (*Pinus contorta*) 和欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 种子, 便支持这种观点。饶有兴趣的是, 植物的果实却可

能因为相反的原因, 而具有非常明亮的颜色, 以吸引取食果实的动物或种子扩散者。这类植物通过食果动物对种子的传播, 使其在适宜的环境条件下萌发, 从而实现幼苗的成功定居, 完成整个更新过程。

5. 4 种子的休眠与萌发特征对植物成功定居的影响

自然生境中种子最终命运依赖于其捕捉萌发时间的能力, 以完成更新。通过种子休眠来调节种子萌发时间, 以度过不良环境或对付不可知的干扰因素, 是植物生活史特性的重要策略 (Meyer 等, 1997; Anderson 等, 1998)。在干燥地区及降雨量差异很大的气候区, 许多植物都具有高度休眠的特性。即使在最稳定的环境中, 植物的种子也可具有休眠期。在东非的干季中, 对普通的草本植物的萌发调查表明, 32 个物种中的 14 个种类不能从种子萌发 (Fenner, 1980c)。这种休眠可能是阻止种子因偶然在旱季出现的降雨而萌发的一种协同的生态适应。缺少休眠的物种可能在扩散到不利于萌发的环境中萌发, 对幼苗的定居产生不良影响, 从而影响植物更新。在不利条件下, 植物采取了停止萌发保存种子活力的生活史策略, 等待林窗出现带来适宜的定居条件。生存力保持长的种子对于繁殖后代也是植物的一种策略, 因为有时等待适宜萌发并成功定居的时间非常漫长 (Allen 等, 1998)。植物的休眠对植物更新也有不利的一面。作为最易被取食阶段——种子形态的时间长, 可能遭受高比例的取食, 使其成为幼苗的几率变小。

6 密度与距离制约的影响

6. 1 密度制约

植物产生的种子密度经常时空变化较大, 导致种内幼苗的竞争而影响幼苗的定居。如果幼苗每年都在相同的位置定居, 显然由密度制约引起的竞争将会变得异常激烈。当种子萌发的时空差异很大时, 则可以忽略密度制约引起幼苗死亡的影响。因此, 逃逸假说预测: 母株附近种子的时空变化差异影响幼苗生存和分布格局 (Janzen, 1971c)。所以, 同邻近植物 (包括同胞的幼苗和其它种植物) 之间的密度性制约竞争, 使幼苗在此生长期承受很高的死亡率, 通常认为是幼苗存活的最大威胁。例如, Miles (1973) 观察了七种沙地多年生的草本植物群落幼苗动态后发现, 由幼苗的高密度引起的致死率很高, 特别是在郁闭的植被中。杨允菲等研

究了松嫩平原的碱蓬 (*Suaeda glauca*) 幼苗种群动态, 在 6~7 月高温多雨季节, 碱蓬幼苗生长迅速, 幼苗个体对光照条件等资源竞争使弱小的苗株死亡, 这些研究都支持密度制约影响幼苗动态 (杨允菲等, 1995)。当然, 密度的影响可能随着时间而改变, 例如, 取食者的密度发生变化或者气候发生变化, 都可以导致幼苗之间或幼苗与母树之间的竞争强度发生变化。

密度制约机制影响植物更新过程有时并非十分明显。Houle (1992) 发现糖槭 (*Acer saccharum*) 的种子多度与扩散后种子捕食及幼苗存活没有表现出正相关。仅在第一年, 幼苗的高死亡率和幼苗的多度呈现某种相关性, 扩散后的种子和幼苗死亡没有空间上的联系。这种关系表明种子扩散、生境资源、动物对种子和幼苗的取食、病原体的攻击以及幼苗的竞争之间的作用格局非常复杂。高的种子或幼苗密度和高的种子及幼苗的致死率上表现出不一致的相关性, 便不能支持密度制约假说 (Houle, 1992)。事实上, 最开始的“风险传播” (spreading of risk) 和异质种群 (meta-population) 理论的复杂关系被忽略, 这种空间关系的相互作用足以在缺少密度制约的情况下来调节种群。因此, 植物更新的最优时间取决于种群大小和密度致死之间的一种复杂的作用格局, 这种格局如何影响种群内的更新程度应该得到更多的关注 (John 等, 2000)。

6. 2 距离制约

Janzen (1970) 和 Connell (1971) 首先分析扩散同种子存活之间的空间联系, 认为动物取食、病原体感染、幼苗竞争或种子取食者受距离制约影响, 发生在母株附近的频度较高。所以远离母株的种子与附近的种子相比较, 其成功萌发和生存机率较大, 使得繁殖体存活率随着距离的增加而提高。Janzen (1970) 在研究热带森林植物更新格局时, 提出逃逸假说来解释距离制约的影响: 因为种子密度很高, 则吸引啮齿类动物、昆虫和病原体增多。幼苗密度很高时, 可能吸引草食动物活动或者增加幼苗竞争。所以种子取食者、昆虫、病原体和食叶动物出现机率随离母株距离减少而增加, 导致繁殖体 (种子和幼苗) 在母株附近的高死亡率。因此, 他认为: 定居应该出现在远离母株的生境。Didier (1999) 的研究发现在母树附近种子萌发率低和幼苗数量少, 王巍等 (2000) 的研究也发现辽东栎的坚果下落后, 被动物取食和搬运的量, 并且在树

冠下的坚果被食率较高, 这些结果都支持 Janzen-Connell 的距离制约假说。

Hubbell (1980) 对距离效应持有不同观点。他认为: 实际的种子和幼苗存活率应该总是呈现下降的趋势, 因为在母树附近, 即使种子和幼苗生存率很低, 但对极高的种子密度来说, 仍是微不足道的。大多数与扩散和萌发相联系的过程受密度制约影响, 种子密度将随着种子源距离而持续下降。在野外环境中, 这种下降变化不仅仅与种子源距离相关, 生境异质性对此过程有着特殊的影响。例如, 由鸟类和啮齿类动物调节的种子雨, 在郁闭的植被条件下就比在开阔的生境中密度高, 这些条件综合起来改变了理论上期望的幼苗存活 (Hubbell, 1980)。这些因素对于理解植物的繁殖体扩散, 或是更新过程的空间格局非常重要。

还有不同观点认为, 距离效应可能是通过影响林下植被层的组成和腐殖质的特性, 对幼苗产生间接影响。例如, 通常林下层生长着非常丰富的蕨类和苔藓, 它们可以在林冠下获得光照和其它营养条件, 而又不受母树的根系统的影响, 但是苔藓等植物的存在, 对林下植被层的幼苗生长和定居有阻碍作用, 或是阻碍了种子的萌发 (Brian 等, 2000)。也有研究认为, 生境内幼苗的大量死亡, 可能不受种内植物之间距离的影响。Takashi 等 (1998) 发现距离和死亡率之间无对应关系, 而可能是种子的种皮特征吸引了取食者的到来。因此, 观察到的距离效应引起幼苗的高致死率, 反映的是种子特性和扩散类型的不同, 即植物的生活史策略的问题。可见, 幼苗和母树以及距离制约之间的相互关系非常复杂。另外, 不同的植物与母树或同胞之间的竞争能力差异较大。许多先锋植物的幼苗生长很难超过子叶期, 可能的原因就是由于幼苗在郁闭的植被类型中受到母株效应的限制。

对于土壤种子库的种子, 与母树的距离对其萌发的影响很小 (Steven 等, 2001)。种子保存在母株附近通过直接 (母株和同胞竞争) 或间接 (频度或密度制约和病原体) 的方式增加了种内竞争, 因而远距离扩散可能更有利于种间竞争。另一方面, 距母株愈远, 种子数量愈少, 这种机制使得种子扩散距离在森林更新过程中非常重要, 当母株出现低密度或聚集型分布, 具有远距离扩散能力的种子易于到达适宜的生境成功萌发。

7 结 语

种子是森林中植被更新的基础, 种子经过种子扩散, 输入到种子库, 再萌发生长成幼苗补充到植物群落中, 完成从潜在种群到现实种群的动态过程。关于植物天然更新过程的影响因素, 下列几点已取得共识。依赖种子的天然更新成功必须满足 2 个条件: (1) 足够的种子; (2) 种子必须萌发在适宜微生境中。因此, 更新过程中种子和幼苗的死亡主要受两方面因素的影响: 一是环境条件异质性; 二是植物子代本身的生物学特性, 包括种子的大小和质量、寿命、休眠特点以及幼苗的生长习性等。

实际研究所探讨物种更新过程中种子和幼苗的死亡机理, 生态学者们研究对象的范围很广, 包括热带雨林、亚热带常绿阔叶林以及温带草原, 因而忽略了植物物种之间可能存在的差异, 这样做出的结论不一定是可靠的。例如, 温带和热带以及亚热带植物度过幼苗生长时期是其赢得林冠生态位的主要瓶颈, 而寒带植物更新并非如此。因此, 不同生态系统之间以及物种之间的差异也是影响森林演替、更新与多样性的重要因素。未来的研究, 有必要在研究各物种、种群与群落的基础上, 整合不同时空尺度上的植物更新过程中种子和幼苗存活的影响因素, 以彻底地研究不同生态系统中植物群落的天然更新过程。

参考文献:

王 巍, 马克平, 刘灿然. 2000. 东灵山落叶林中辽东栎种子雨的研究 [J]. 植物学报, **42** (2): 195 - 202.

孙书存, 陈灵芝. 2000. 东灵山地区辽东栎种子库统计 [J]. 植物生态学报, **24** (2): 215 - 221.

吴大荣, 王伯荪. 2001. 濒危树种闽楠种子和幼苗生态学研究 [J]. 生态学报, **21** (11): 1 751 - 1 760.

杨允菲, 祝 玲, 张宏一. 1995. 松嫩平原两种碱蓬群落种子库动态和幼苗死亡分析的初步研究 [J]. 生态学报, **15** (1): 66 - 71.

祝 宁, 郭维明. 1996. 生境异质性对刺五加种子萌发的影响及其种子库动态 [J]. 生态学报, **16** (4): 407 - 413.

唐 勇, 曹 敏, 张建侯, 等. 1999. 西双版纳热带森林土壤种子库和地面植被的关系 [J]. 应用生态学报, **10** (3): 279 - 282.

黄忠良, 彭少麟, 易 俗. 2001. 季风常绿阔叶林幼苗定居的影响因素的研究 [J]. 热带亚热带植物学报, **9** (2): 123 - 128.

Adrienne BN, Chazdon RL, Silvia V, *et al.* 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests [J]. *Ecology*, **80** (6): 1 908 - 1 926.

Allen PS, Meyer SE. 1998. Ecological aspects of seed dormancy loss [J]. *Seed Science Research*, **8**: 183 - 191.

Andrew NG, Thomas AS. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps [J]. *Ecology*, **78** (8): 2 458 - 2 473.

Anderson. L, Milberg P. 1998. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection [J]. *Seed Science Research*, **8**: 29 - 38.

Brandon TB, Schooley RL. 1999. The ants of southern Sonoran desert: community structure and the role of trees [J]. *Biodiversity and Conservation*, **8**: 643 - 657.

Brian B, James MC, Barton DC, *et al.* 2000. A long-time study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, **30**: 1 617 - 1 631.

Carol KA. 1984. Seedling survival of tropical tree species interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens [J]. *Ecology*, **65** (6): 1 705 - 1 712.

Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees [A]. In: Den Boer PJ, Gradwell G (eds). Dynamics of populations [C]. PUDOC, Wageningen: 298 - 312.

Consuelo B. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae) [J]. *American Journal of Ecology*, **85** (1): 79 - 87.

Denslow JS, Newell E, Ellison M. 1991. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings [J]. *Biotropica*, **23**: 225 - 234.

Didham RK, Ghazoul J, Stork NE, *et al.* 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach [J]. *Trends Ecological Evolution*, **11**: 255 - 260.

Didier J. 1999. Fruit consumption seed dispersal and seed fate in the vine *Strychnos erichsonii* in a French Guiana forest [J]. *Revolution Ecology*, **54**: 315 - 326.

Erik TN, Walker JF. 1999. Inhibition of seedling survival under *Rhododendron maximum* (Ericaceae): could allelopathy by a cause [J]. *American of Journal of Botany*, **86** (11): 1 597 - 1 605.

Faith KH. 1998. Forest leaf litter quantity and seedling occurrence along an urban-rural gradient [J]. *Urban ecosystem*, **2**: 263 - 278.

Fenner, M. 1980c. Germination tests on thirty-two East African weed species [J]. *Weed Research*, **20**: 135 - 138.

Gorb SN, Gorb EV. 1995. Removal rates of seeds of five

- mymecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (hymenoptera Formicidae) [J]. *Oikos*, **73**: 367 - 374.
- Corb SN, Corb EV. 1999. Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe [J]. *Oikos*, **84**: 110 - 118.
- Harper JL. 1977. Population biology of plants [M]. New York: Academic press USA.
- Hong SH, David JM. 1999. The effects of seed dispersal on the simulation of long-term forest landscape change [J]. *Ecosystems*, **2**: 308 - 319.
- Houle G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of northeastern North America [J]. *Journal of Ecology*, **80**: 99 - 108.
- Howell N. 1981. The effect of seed size and relative emergence time on fitness in a natural population of *Impatiens capensis* Mieb [J]. *American Middle Naturalist*, **105**: 312 - 320.
- Hubbell SP. 1980. Seed predation and co-existence of tree species in tropical forests [J]. *Oikos*, **35**: 214 - 229.
- Hulme PE. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores [J]. *Journal of Ecology*, **82**: 873 - 880.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests [J]. *American Naturalist*, **4**: 501 - 528.
- Jane M, Carol KA. 1992. The effects of litter on early seedling establishment in a tropical forest [J]. *Ecology*, **73** (1): 68 - 77.
- Janzen DH. 1971b. Seed predation by animals [J]. *Annual Review Ecological System*, **2**: 465 - 492.
- Jeanne CC. 1995. Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herb-field communities [J]. *American Journal of Botany*, **82** (3): 421 - 433.
- Jorge C, Gomez JM, Daniel G, et al. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain [J]. *Plant Ecology*, **145**: 115 - 123.
- John MK, Barlow ND. 2000. The effects of density-dependence and local dispersal in individual-based stochastic meta-populations [J]. *Oikos*, **88**: 282 - 290.
- Jules ES, Rathcke BJ. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old growth forest fragments [J]. *Conservation Biology*, **13**: 784 - 793.
- Kollman J. 1995. Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland [J]. *Ecology*, **2**: 213 - 222.
- Kollman J, Schill H. 1996. Spatial patterns of dispersal seed predation and germination during colonization of abandoned grasslands by *Quercus petraea* and *Corylus avetana* [J]. *Vegetatio*, **125**: 193 - 205.
- Kollmann J, Schneider B. 1999. Landscape structure and diversity of fleshy-fruited species at forest edges [J]. *Plant Ecology*, **144**: 37 - 48.
- Lisa OG, Bazzaz EA. 1999. The fern understory as ecological filter: growth and survival of canopy-tree seedlings [J]. *Ecology*, **80** (3): 846 - 856.
- Mallik AU. 1995. Conversion of temperate forests into health-role of ecosystem disturbance and ericaceous plants [J]. *Environmental Management*, **19**: 675 - 684.
- Meyer SE, Allen PS, Beckstead J. 1997. Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance [J]. *Oikos*, **78**: 475 - 485.
- Miles J. 1973. Early mortality and survival of self-sown seedling in Glenfeshis Inverness-shire [J]. *Journal of Ecology*, **61**: 93 - 98.
- Murray KG. 1988. Asian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants [J]. *Ecological Monographs*, **58**: 271 - 298.
- Myster RW, Pickett STA. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on post-dispersal tree seed predation in old fields [J]. *Oikos*, **66**: 381 - 388.
- Nilton CC, Vinicius AO, Emygdio LA. 1999. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis Aurita*) in southern Brazil [J]. *Revolution of Ecology*, **54**: 225 - 234.
- Nystrand O, Granstrom A. 2000. Predation on *Pinus sylvestris* seeds and juvenile seedling in Swedish boreal forest in relation to stand disturbance by logging [J]. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 449 - 463.
- Nystrand O, Granstrom A. 1997. Post-dispersal predation on *Pinus sylvestris* seeds by *Fringilla* spp: ground substrate affects selection for seed color [J]. *Oecologia*, **110**: 353 - 359.
- Reader RJ. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species [J]. *Journal of Ecology*, **81**: 169 - 175.
- Schiller G. 1979. Factors involved in natural regeneration of Aleppo pine [M]. Dissertation University of Tel-Aviv, Tel-Aviv, Israel. (In Hebrew, with English summary).
- Sebastien B, Gignoux J, Menaut JC. 1999. Seed shadows, survival and recruitment: how simple mechanisms lead to dynamics of population recruitment curves [J]. *Oikos*, **86**: 320 - 330.
- Silvertown JW. 1981b. Seed size, lifespan and germination dates as co-adapted features of plant life history [J]. *American Naturalist*, **118**: 60 - 64.
- Steven WB, Molly AH. 2001. Ignorant seed predators and factors affecting the seed survival of a tropical palm [J]. *Oikos*, **93**: 32 - 44.
- Takashi M, Tanaka MS, et al. 1998. The seed bank dynamics of *Cornus controversa* and their role of in regeneration

(下转第 124 页 Continue on page 124)

Y. Ling et Y. L. Chen in Fl. Reip. Popul. Sin. 74: 63. 1985.

山东: 蒙山, 山坡草丛。2002 年 8 月 10 日, 李法曾, 020810。

分布: 安徽、四川。山东为首次记录。

9 莎草科 Cyperaceae

9. 1 短尖飘拂草

Fimbristylis makinoana Ohwi in Journ. Jap. Bot. 14: 578. 1938; J. Tang et F. Z. Wang in Fl. Reip. Popul. Sin. 11: 98. 1961.

山东: 艾山, 生水边湿地。2002 年 7 月 11 日, 李法曾, 1323。

分布: 黑龙江、江苏北部。山东为首次记录。

10 禾本科 Gramineae

10. 1 虬子草

Leptochloa panicea (Retz.) Ohwi in Bot. Mag. Tokyo 55: 311. 1941; S. L. Chen in Fl. Reip. Popul. Sin. 10 (1): 56. 1990.

山东: 济南千佛山, 生山坡草丛。2002 年 10

月 8 日, 李法曾, 02108。

分布: 陕西、河南、江苏、安徽、浙江、台湾、福建、江西、湖北、湖南、四川、云南、广西、广东等省区; 南北两半球热带和亚热带。山东为首次记录。

10. 2 宽叶野青茅 (变种)

Deyeuxia arundinacea (L.) Beauv. var. *latifolia* (Rendle) P. C. Kuo et S. L. Lu in Fl. Reip. Popul. Sin. 9 (3): 209. 1987.

山东: 艾山、昆嵛山, 生山坡草丛。1986 年 9 月 25 日陈汉斌, 86211; 2002 年 9 月 29 日, 李法曾, 3084, 3027。

分布: 河北。山东为首次记录。

10. 3 糙毛野青茅 (变种)

Deyeuxia arundinacea (L.) Beauv. var. *hirsuta* (Hack) P. C. Kuo et S. L. Lu. in Fl. Reip. Popul. Sin. 9 (3): 210. 1987.

山东: 崂山、沂山, 生山坡草丛, 1985 年 10 月 13 日, 陈汉斌, 85433; 1989 年 10 月 15 日, 樊守金, 89544。

分布: 东北、华北各省区; 朝鲜。山东为首次记录。

(上接第 121 页 Continue from page 121)

[J]. *Seed Science Research*, **8**: 53 - 63.

Thompson K. 1992. The function ecology of seed-banks [A]. In: Fenner M (Ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*[C]. Wallingford, U K, CAB International, 231 - 258.

Tom J, Jonget DP, Klinkhamer GL. 1988. Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth[J]. *Journal of Ecology*, **76**: 393 - 402.

Tony DA, Denham AJ. 1999. The role of ants and mammals in dispersal and post-dispersal seed predation of the shrubs *Greville* (Proteaceae) [J]. *Plant Ecology*, **144**: 201 - 213.

Vander WSB. 1993. A model of caching depth: implication for scatter hoarders and plant dispersal [J]. *American*

Naturalist, **141**: 217 - 232.

Veblen. 1989. Tree regeneration response to gaps along a transandean gradient[J]. *Ecology*, **70**: 541 - 543.

Westoby M, Jurado E, Leishman M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**: 831 - 840.

Wendy P. 2002. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant; consequences for seedling establishment[J]. *Ecology*, **83**(3): 794 - 808.

Whelan CJ, Willson MF, Tuma CA, et al. 1991. Spatial and temporal patterns of post-dispersal seed predation[J]. *Canadian Journal of Botany*, **69**: 428 - 436.

Wolff A, Debussche M. 1999. Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession [J]. *Oikos*, **84**: 443 - 452.