

鼎湖山锥栗种子扩散过程中死亡因素分析

杜彦君^{1,2}, 彭闪江³, 徐国良¹, 黄忠良^{1*}

1. 中国科学院华南植物园鼎湖山森林生态系统定位研究站, 广东 肇庆 526070;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 佛山市环境监测中心站, 广东 佛山 528000

摘要:研究了锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 种子扩散过程中死亡的主要因素。实验分为无处理组、鸟类取食组、排除鸟类取食组、排除哺乳动物组和种子袋法。结果表明, 扩散前种子主要受栗实象甲 (*Curculio davidi*) 取食和病原体感染, 其取食率在鼎湖山 3 种林型之间显示了较大差异。排除实验的研究表明, 锥栗种子在扩散后承受啮齿类、鸟类等动物取食和病原体感染致死的巨大压力, 其中无覆盖处理实验组的种子取食平均比例高达 93.3%, 鸟类对种子取食率约为 80%, 排除鸟类实验组中的种子平均取食率为 92.4%, 非哺乳动物对种子的取食在 3 个林型有差异, 但不是显著性的。因此, 巨大的种子死亡或丧失是锥栗自然更新率非常低的主要原因。

关键词: 锥栗; 种子取食; 病原体; 种子命运

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1672-2175 (2006) 06-1284-05

种子扩散后被鸟类、昆虫和啮齿类捕食, 被病原体侵染, 是导致其死亡的主要因素, 也是植物更新 (recruitment) 的关键过程, 决定了植物的丰富度和分布格局^[1-8]。Jorge 等^[9]发现欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的球果在成熟期被交嘴鸟 (*Loxia curvirostra*) 取食比例超过了 80%, 黄雀 (*Carduelis spinus*) 对扩散前的种子取食可达 51%。Hulme 的研究表明地中海灌丛中马哈利樱桃 (*Prunus mahaleb*) 种子取食达到了 30%^[10]。另外, Kirkpatrick 和 Bazzaz^[11]研究发现, 四种早期演替的一年生植物的种子被许多真菌选为定居点, 真菌对种子发芽和幼苗建立起负面影响。同样, 孙书存等^[12]在研究辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 的种子扩散动态时, 也发现真菌感染和蠕虫侵害引起种子的腐烂比率为 12.5%, 是除动物捕食外影响种子死亡的主要因素。因此, 种子命运及其对植物自然更新的影响的研究正逐步得到学者们的重视。但是, 以前的研究还缺乏系统地对不同林型下种子死亡因素的对比分析, 对锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 种子在自然条件下死亡因素的分析也很少。

锥栗 (*Castanopsis chinensis*) 是亚热带地带性森林重要建群种和优势种之一, 对亚热带常绿阔叶林的形成贡献极大, 而且为众多附生植物提供优良栖息生境及以巨大的种子产量为多种动物提供食物来源, 使之成为本区影响生物多样性的关键种。但有关研究发现, 林下锥栗幼苗极少见, 表明这一树种的天然更新不良, 正处于衰退的境地^[13]。

本文以锥栗种子为研究对象, 分析动物取食、病原体两种因素对其死亡的影响, 探讨锥栗由建群种沦为衰退种的原因及其自然更新不良的机制, 从而对优势种锥栗的恢复提供科学依据。

1 研究地概况

本实验在鼎湖山自然保护区内的季风常绿阔叶林、针阔混交林和马尾松林内进行。鼎湖山位于广东省中部, 毗邻珠江三角洲, 居北纬 23°09'21" ~ 23°11'30", 东经 112°30'39" ~ 112°33'41"。全区总面积 1155 hm², 为大起伏丘陵, 呈东北—西南走向。山峰海拔一般为 450 ~ 600 m, 最高峰鸡笼山海拔 1000.3 m, 坡度平均为 30° ~ 45°。鼎湖山土壤由砂岩、砂页岩发育而成, 从低到高海拔依次分布有赤红壤、黄壤和山地灌层草甸土。本区属亚热带湿润季风型气候, 水热条件丰富。年太阳总辐射约 4665 MJ·m⁻²·a⁻¹, 年平均日照时数约 1433 h, 年平均气温 20.9℃, 最冷月 (1月) 和最热月 (7月) 的平均气温分别为 12.6℃ 和 28.1℃, 其年平均降雨量达 1927 mm, 但分布不均, 其中 3 ~ 8 月的湿季降雨量占全年的 75% 以上, 而 12 月到次年 2 月仅占 6%。年蒸发量 1115 mm, 年相对湿度 81.5%^[14]。

2 实验方法

2.1 扩散前种子取食实验

种子受重力等影响而脱离母树之前发生的取食称为扩散前种子取食。由于受总苞保护, 主要危害因子为昆虫和病原体。鼎湖山马尾松林没有锥栗母树, 所以只从季风常绿阔叶林和针阔混交林内的

基金项目: 国家重大基金项目 (30590382); 广东省科技计划项目 (2005B33301)

作者简介: 杜彦君 (1981 -), 男, 硕士研究生, 从事生物多样性研究。E-mail: yanjundul981@gmail.com

*通讯作者, E-mail: huangzl@scbg.ac.cn

收稿日期: 2006-08-14

不同母树上取锥栗种子, 统计受昆虫及病原体侵害的种子数目。

2.2 扩散后的种子取食实验

2.2.1 排除实验

锥栗种子离开母株后还会受到哺乳动物和鸟类等的取食, 称为扩散后取食。扩散后取食实验采用排除法进行^[10, 15-17], 排除实验在3种林型内进行, 共分4个组, 每组30个重复, 每个重复用种子50颗。具体设计如下: 第1组: 无处理组 (Open treatment group, OP组), 种子自然放置在母树附近和远离母树 (>20 m) 的位置, 不采用网格覆盖; 第2组: 鸟类取食组 (PB组, Predation by birds experiments), 设置30个平台, 平台高度可以防止鼠类等哺乳动物取食种子, 只有鸟类可以取食; 第3组: 排除鸟类取食组 (Exclusion birds group, EB组), 网格大小为1 mm×1 mm, 网格折成碟形, 前留一出口, 哺乳动物可以取食, 但可排除鸟类对种子的取食; 第4组: 排除哺乳动物取食实验 (EM实验, Exclusion small mammals experiments), 用网箱覆盖种子。网箱网格大小1 cm×1 cm, 可以排除哺乳动物对种子的捕食。实验时期从2001年2月至2001年7月。

2.2.2 病原体实验

病原体对种子的影响实验采用种子袋法 (Seed bag method)。将种子用尼龙袋 (网格大小为1 mm×1 mm) 包装好, 每袋30粒, 共60袋, 其中30袋种子用灭菌丹 (Caoton) 溶液消毒, 排除真菌等病原体对种子的影响, 其它30袋不作消毒处理以作对照。由于马尾松林没有锥栗, 所以实验只在季风常绿阔叶林和针阔混交林进行。将种子袋埋藏于10~15 cm深度的土壤, 每月一次定期抽出种子袋, 观察袋中种子的情况, 如果只出现空壳或者内种皮, 表明种子已经萌发; 如果种子有虫眼, 表明被昆虫或其幼虫捕食; 如果种子霉烂, 可能是病原体的影响或者生理衰老。统计数据后, 再将种子袋埋于土壤中。实验时间从2001年11月—2002年6月。

3 结果与分析

3.1 扩散前种子死亡因素分析

3.1.1 果实象甲取食

从母树上共采到锥栗种子721颗, 其中307颗带有蛀孔, 受害比例为42.5%。经孵化检验幼虫为栗实象甲 (*Curculio davidi*), 季风林的总体取食率低于混交林, 其中针阔混交林内样点1种子取食率高达46.6%, 季风常绿阔叶林内样点2种子取食率只有27.7% (图1)。

3.1.2 种子扩散前的病原体感染

从图2可以看出, 在种子从母树脱落以前, 不

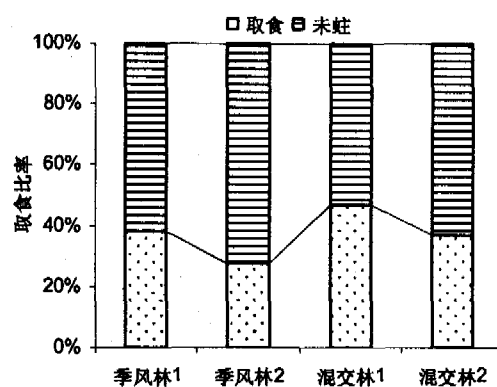


图1 不同试验地点扩散前种子取食比例的比较

Fig. 1 Comparison of pre-dispersal seed predation percentages in different sites (Seeds from mother tree)

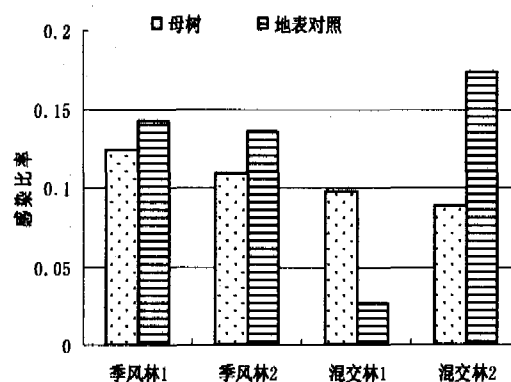


图2 锥栗种子受病原体感染比例

Fig. 2 Ratio of seed mortality caused by pathogen in different sites before seed dispersal

同取样地点的锥栗种子感染病原体的比例差异较明显。针阔混交林锥栗母树种子受病原体感染比例平均为0.094, 而季风常绿阔叶林被感染比例稍微高于针阔混交林, 平均为0.116。地面对照实验中, 季风林和混交林感染病原体的种子比例分别平均为0.139和0.1。

3.2 扩散后种子死亡因素分析

3.2.1 无覆盖处理种子取食状况

无覆盖处理 (OP) 实验中, 锥栗种子随机放置地面, 所有取食者都可对其进行危害, 因而消失的速率非常快。实验开始两周后, 在马尾松林、针阔混交林和季风常绿阔叶林内种子取食 (含搬运) 的比例分别高达91.7%、94.7%和94%。到第3周, 实验种子几乎全被动物搬运或者取食 (图3)。

3.2.2 鸟类对锥栗种子的取食格局

从图4中可以看出, 季风林鸟类对锥栗种子的取食速度较混交林、马尾松林的要高。在实验初期, 鸟类对锥栗种子的取食的速率相对较快, 在75 d后则速度趋于缓慢, 经过105 d后种子数量不再发生变化。残留在实验平台里的种子, 均已霉烂发黑。

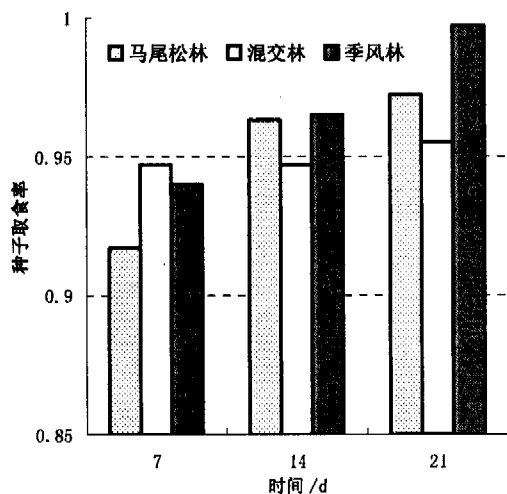


图3 无覆盖处理种子取食比例

Fig. 3 Ratio of seed predation in open treatment group experiment

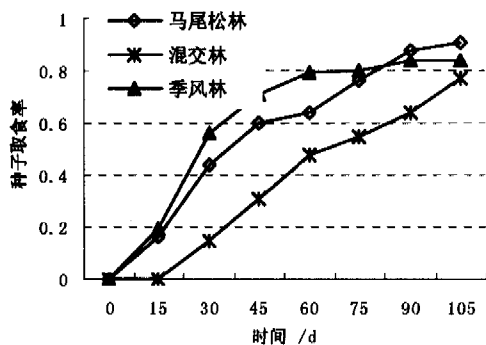


图4 鸟类取食种子比例

Fig. 4 Ratio of seed predation by birds

3.2.3 非鸟类动物取食锥栗种子时空格局

在排除鸟类实验中,混交林和马尾松林林地的取食率要高于在季风林中的种子取食(搬运)率,而马尾松林和混交林内的累积的种子取食率相近(图5)。从实验开始至取食率稳定,大约经历90 d的时间,锥栗种子在季风林、混交林和马尾松林的种子取食率分别平均为0.916、0.923和0.934,三

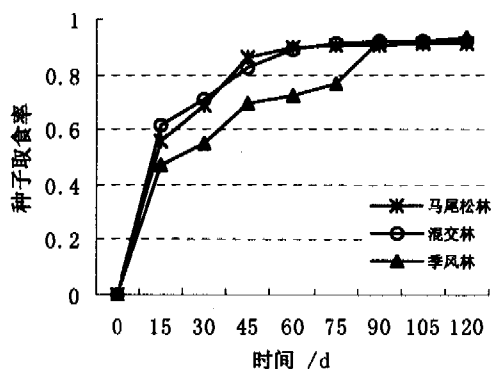


图5 排除鸟类实验中种子的取食比例

Fig. 5 Seed predation proportion in bird-exclusion experiment

者差异不显著(t 检验, $P > 0.05$)。

3.2.4 非哺乳动物取食种子的变化

在排除哺乳动物等对种子的取食与搬运实验中(见图6),季风林、混交林和马尾松林的种子经过45 d的时间受损率就分别达到了0.55、0.745和0.77,种子消耗的速度非常快。在整个试验过程中,3个样地之间没有显著性差异(t 检验, $P > 0.05$)。

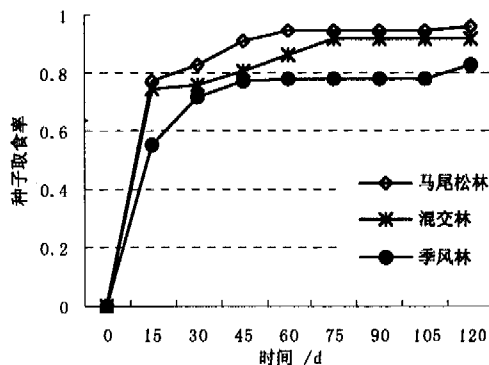


图6 排除哺乳类动物实验中种子的取食比例

Fig. 6 Seed predation proportion in mammal-exclusion experiment

3.2.5 病原体感染对锥栗种子死亡的影响

种子埋土实验表明,在季风常绿阔叶林和混交林,未经消毒的锥栗种子在开始的1~2个月内,种子因感染而引起的死亡比例都较小。埋土时间到4~5月的时候,有活力的种子仍在一半以上。随着时间的推移感染率都有增加的趋势,至第6个月时趋于稳定。在消毒处理的种子埋土实验中,第1个月内,没有锥栗种子出现霉烂情况,半年之后,被病原体感染的比例平均在20%左右,远低于未消毒组(见图7和图8)。

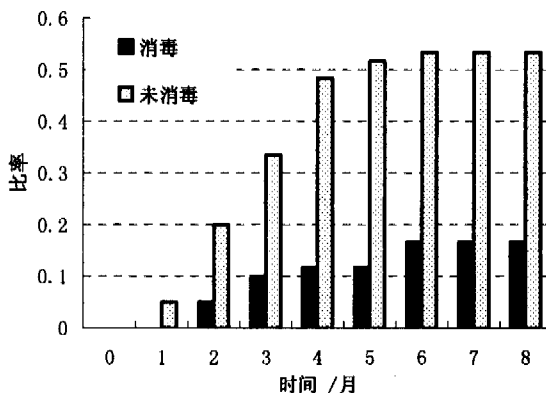


图7 季风林埋土种子被感染比例

Fig. 7 Ratio of seed mortality caused by pathogens in soil of evergreen broad-leaved forest

4 讨论

4.1 病原体侵染

从母树上收集的锥栗种子即有发生霉变的情况,一般都位于锥栗种子的果蒂,这是由于栗实象

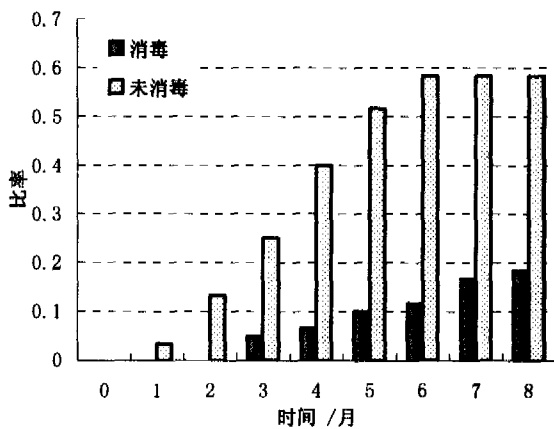


图8 混交林土壤种子被感染比例

Fig. 8 Ratio of seed mortality caused by pathogens in soil of mixed forest

甲雌成虫交配后,在果蒂附近咬一深入子叶的产卵孔,然后产卵其中,该入口是真菌和细菌等病原体入侵的通道。

季风常绿阔叶林种子被病原体感染比例之所以高于混交林,除了季风林湿度较大的原因外,可能也与季风林锥栗母树较多,侵染锥栗种子的特定病原体数目多有关^[18]。扩散前病原体对种子的感染比例平均为17.5%,结果高于王巍^[19]在东灵山测得的辽东栎(*Quercus liaotungensis*)种子扩散前感染率(3.6%)。这也可能与鼎湖山的湿度大于东灵山有关。

4.2 动物取食

一般引起扩散前的种子死亡主要有两种原因:授粉失败或遗传原因引起的种子败育及动物的取食。扩散前的种子检测实验表明,锥栗种子扩散前也受到这两种情况的影响。锥栗种子扩散前呈现的高死亡率,其主要原因之一可能是具有较大的柔荑花序,受昆虫光顾的目标大,使得种子扩散前的被昆虫取食现象严重。这种倾向也反映在其它许多的植物种类中,例如浅叶伐塞利阿花(*Phacelia linearis*)^[20]、延胡索(*Corydalis ambigua*)^[21]。

排除实验广泛地应用在蚂蚁、啮齿类等动物对种子取食和分布的影响研究中^[10, 15-17]。季风林鸟类对锥栗种子的取食速度较混交林、马尾松林的要高,因为季风林内鸟类的活动受人为干扰相对少,而且鸟类种类多,可能影响到对锥栗种子的取食动态。Kollman^[22]研究发现欧洲甜樱桃(*Prunus avium*)和单子山楂(*Crataegus monogyna*)的种子在扩散过程中,承受着较大的啮齿类取食压力,其比例分别为87%和59%。鼎湖山锥栗种子体积较大,种子内含有丰富的营养物质,据测定,锥栗种子含淀粉40%~60%,糖份10%~20%,蛋白质6%~7%,氨基酸4.14%~4.39%,脂肪3%~7%^[23],因此易被啮齿类动物发现并取食。研究结果表明,哺乳类(主要是

啮齿类)对锥栗种子的扩散后取食强度要高于鸟类对种子的取食。总之,即使排除哺乳类和鸟类其中一类动物对种子的取食,种子扩散后受到的取食压力依然很大。因此,锥栗实现更新过程中,巨大的种子丧失是其自然更新率非常低的原因。

5 结论

林下锥栗幼苗极少见,其天然更新不良,处于衰退的境地,可能与种子扩散过程中死亡因素有关。尽管3种林型内哺乳动物、鸟类等对锥栗种子取食率有差异,但是,取食率均很高。高的种子死亡率,导致可进入种子库的种子很少。进入种子库的种子,又有一部分被病原体侵染,可萌发的种子比例很少,导致林下层幼苗很少。但是,由于近年鼎湖山旅游业的发展,导致栖息地丧失和生境片段化,导致了许多的哺乳动物、鸟类等动物的濒危甚至灭绝,这对种子的取食将产生严重影响。啮齿类、取食锥栗种子的鸟类等任何一种动物一旦遭到灭绝,可能会对锥栗种群的更新带来影响。

参考文献:

- [1] JANZEN D H. Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest [J]. *American Naturalist*, 1971, 105: 97-112.
- [2] LOUDA S M. Predation in the dynamics of seed regeneration[C]// LECK M A, PARKER V T, SIMPSON R L. *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego: Academic Press, 1989: 25-59.
- [3] CRAWLEY M J. Seed predators and plant population dynamics[C]// FENNER M. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford, UK: Commonwealth Agricultural Bureau International, 1992: 157-191.
- [4] HULME P E. Postdispersal seed predation by small mammals [J]. *Symposium of the Zoological Society of London*, 1993, 65: 269-287.
- [5] MANSON R H, OSTFELD R S, CANHAM C D. The effects of tree seed and seedling density on predation rates by rodents in old fields [J]. *Ecoscience*, 1998, 5: 183-190.
- [6] WENNY D G. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree [J]. *Ecological Monographs*, 2000, 70: 331-351.
- [7] NATHAN R, CASAGRANDE R. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond [J]. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 733-746.
- [8] MITSCHUNAS N, WAGNER M, FILSER J. Evidence for a positive influence of fungivorous soil invertebrates on the seed bank persistence of grassland species [J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 791-800.
- [9] JORGE C, GOMEZ J M, DANIEL G, et al. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain [J]. *Plant Ecology*, 1999, 145: 115-123.
- [10] HULME P E. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrub lands [J]. *Oecologia*, 1997, 111: 91-98.

- [11] KIRKPATRICK B L, BAZZAZ F A. Influence of certain fungi on seed germination and seedling survival of four colonizing annuals [J]. Journal of Application Ecology, 1979, 16: 515-527.
- [12] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎种子库统计[J]. 植物生态学报, 2000, 24(2): 215-221.
SUN Shucun, CHEN Lingzhi. Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling mountain region[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(2): 215-221.
- [13] 孔国辉, 叶万辉, 黄忠良, 等. 鼎湖山亚热带常绿阔叶林定位研究(I): 锥栗、黄果厚壳桂群落组成及其对区域物种库的贡献[J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 1998, 8: 1-6.
KONG Guohui, YE Wanhui, HUANG Zhongliang, et al. Long-term monitoring of the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan biosphere reserve (I): Species composition of *Castanopsis chinensis*, *Cryptocarya concinna* community and its contribution to the species pool[J]. Tropical and Subtropical Forest Ecosystem, 1998, 8: 1-6.
- [14] 王铸豪, 何道泉, 宋绍敦, 等. 鼎湖山自然保护区的植被[J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, 1: 77-141.
WANG Zhuhao, HE Daoquan, SONG Shaodun et al. The vegetation of Dinghushan Biosphere Reserve[J]. Tropical and Subtropical Forest Ecosystem Research, 1982, 1: 77-141.
- [15] HULME P E. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1998, 1: 32-46.
- [16] MANSON R H, STILES E W. Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields[J]. Oikos, 1998, 82: 37-50.
- [17] SCHWANTES B, CASPER B B. Differential post-dispersal seed predation in disturbed and intact temperate forest[J]. American Midland Naturalist, 1995, 134: 107-116.
- [18] JANZEN D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests[J]. American Naturalist, 1970, 4: 501-528.
- [19] 王巍, 马克平, 刘灿然. 北京东灵山落叶阔叶林辽东栎种子雨[J]. 植物学报, 2000, 42(2): 195-202.
WANG Wei, MA Keping, LIU Canran. Seed Shadow of *Quercus liaotungensis* in a Broad-leaved Forest in Dongling Mountain[J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(2): 195-202.
- [20] ECKHART V M. The effects of floral-display on pollinator visitation vary among population of *Phacelia linearis* (Hydriogylaceae) [J]. Evolution Ecology, 1991, 5: 370-384.
- [21] OHARA M, HIGASHI S. Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (Papaveraceae) [J]. Oecologia, 1994, 98: 25-30.
- [22] KOLLMAN J. Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland[J]. Ecoscience, 1995, 2: 213-222.
- [23] 彭闪江, 徐国良. 鼎湖山锥栗种子特征及其对动物取食格局的影响[J]. 生态环境, 2005, 14(4): 493-497.
PENG Shanjia, XU Guoliang. Seed traits of *Castanopsis chinensis* and its effects on seed predation patterns in Dinghushan Biosphere Reserve[J]. Ecology and Environment, 2005, 14(4): 493-497.

Analysis of seed death of *Castanopsis chinensis* in the dispersal process in Dinghushan biosphere reserve

DU Yanjun^{1,2}, PENG Shangjiang³, HUANG Zhongliang¹, XU Guoliang¹

1. Dinghushan Forest Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing, Guangdong 526070, China;

2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China;

3. Foshan Environmental Monitoring Centre, Foshan, Guangdong 528000, China

Abstract: Major factors caused seed death of *Castanopsis chinensis* in the dispersal process were studied. The experiments included Open treatment group, Predation by birds experiments, Exclusion birds group, Exclusion small mammals experiments, and seed bag methods. The results showed that seeds were mainly predated by *Curculio davidi* and infected by pathogens, and the ratio of predation among three forest types had an obvious difference. The exclusion experiments suggested that seeds endured great pressure after dispersal by animal predation and pathogen infection. In Open treatment group (OP) experiment, ratio of seed predation was up to 93.3%, while it was 92.4% in the Exclusion birds group (EB), but the seed predation rate by birds was only 80%. There was a difference between seed predation by non-mammals of three forest types, but it was not significant. So great seed death rate is the major reason caused *Castanopsis chinensis* recruitment limitation.

Key words: *Castanopsis chinensis*; seed predation; pathogen; seed fate