

湖北三峡大老岭自然保护区光叶水青冈群落种子雨10年观测：种子雨密度、物种构成及其与群落的关系

许 玥¹ 沈泽昊^{1*} 吕 楠^{1,2} 唐圆圆^{1,3} 李道新⁴ 王功芳⁴ 谭家林⁴ 刘益平⁴

¹北京大学城市与环境学院, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; ²中国科学院生态环境中心, 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100875; ³香港大学土木工程系, 香港九龙; ⁴湖北三峡大老岭自然保护区, 湖北宜昌 443000

摘 要 种子雨是植物种子扩散的起点, 对群落更新及种群动态起着关键作用。该文以三峡大老岭自然保护区内一片面积为 1.3 hm² 的光叶水青冈(*Fagus lucida*)群落固定样地为研究对象, 运用分层随机设计, 在10个不同的地形部位放置了100个种子雨收集框, 自2001年起进行种子雨观测, 对该群落种子雨的数量与物种多样性的年际动态、种子雨和群落物种构成的关系等进行了统计分析。结果表明: 1)过去10年间, 共收集到来自48种木本植物的60 926粒种子, 种子雨的多年平均密度为(82.9 ± 61.5) seeds·m⁻²·a⁻¹ (mean ± SD), 平均物种丰富度为(16.7 ± 5.5) species·a⁻¹ (mean ± SD)。2)种子生产的种间差异极为显著, 种子量排名前三的植物贡献了累计种子雨总量的70%。3)群落种子雨的密度和物种丰富度在10年中基本同步, 均呈现显著的周期性波动, 并出现了3个大年。乔木和灌木种子雨密度的年际波动无显著相关性, 但物种数变化显著正相关; 4)种子雨与样地群落共有种为23种, 分别占种子雨和群落中木本植物种数的47.92%和54.76%, 但这些共有种贡献了种子总量的96.22%, 表明扩散限制在研究群落中十分显著。与国内其他森林群落种子雨研究结果相比, 该研究群落的种子雨密度明显较低。

关键词 光叶水青冈群落, 年际变化, 种子雨, 种子雨密度, 物种构成, 木本植物

Ten years' observation of seed rain in a *Fagus lucida* community in Dalaoling Nature Reserve in the Three Gorges: seed rain density, species composition and their correlation with the community

XU Yue¹, SHEN Ze-Hao^{1*}, LÜ Nan^{1,2}, TANG Yuan-Yuan^{1,3}, LI Dao-Xin⁴, WANG Gong-Fang⁴, TAN Jia-Lin⁴, and LIU Yi-Ping⁴

¹Key Laboratory for Earth Surface Processes of Ministry of Education, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China; ²State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100875, China; ³Department of Civil Engineering, University of Hong Kong, Kowloon, Hong Kong, China; and ⁴Dalaoling Natural Reserve at the Three Gorges, Hubei Province, Yichang, Hubei 443000, China

Abstract

Aims Our objective was to analyze the temporal dynamics of the number and species composition of the seed rain of a *Fagus lucida* community and determine the relationship of species composition between seed rain and the community.

Methods For ten years, we studied the seed rain in a 1.3 hm² plot in the Dalaoling Nature Reserve of the Three Gorges Region, using 100 seed traps at ten different topographic positions.

Important findings A total of 60 926 seeds from 48 woody species fell into the traps, the average seed rain density was (82.9 ± 61.5) seeds·m⁻²·a⁻¹ (mean ± SD) and the average species number was 16.7 ± 5.5 (mean ± SD) per year. The interspecific difference of seed production was striking, with the top three species having contributed 70% of the total seeds. The interannual variation of seed rain density and species richness was synchronic, both revealed periodic fluctuations including three mast years. There was no correlation of seed rain density between trees and shrubs, but a significant positive correlation was found in species richness of these two life forms. There were 23 woody species shared by the seed rain and the community, accounting for 47.92% of the species richness in seeds and 54.76% in the community. However, the 23 species contributed 96.22% of the total seed rain, indicating that dispersal limitation occurred in this community. Compared with other forest community types in

China, the seed rain density of this community is significantly lower.

Key words *Fagus lucida* community, interannual variability, seed rain, seed rain density, species composition, woody plant

种子雨是在特定时间和空间从母株上散落的种子群(Harper, 1977), 是对植物的繁殖体(包括种子和果实)扩散的形象描述。种子雨是植物繁殖体的主要来源。种子的生产、扩散与萌发更新构成植物生命史循环的关键环节(Wang & Smith, 2002); 并被认为是群落更新的重要限制因素(Tilman, 1997; Nathan & Muller-Landau, 2000; Turnbull *et al.*, 2000; Holyoak & Loreau, 2006)。种子扩散的生态功能主要有 3 个方面(Howe & Smallwood, 1982; Wenny, 2001): 1) “逃逸”效应, 即Janzen-Connell假说, 使种子远离母株, 以避免与母株相关的取食者和专性病原菌; 2)减轻“竞争”效应, 即减轻母株与后代之间及同种后代之间的竞争; 3)定向扩散效应, 即有更多的机会到达适宜种子萌发和幼苗定居的安全地点。因此, 种子雨的数量特征、物种构成及其时空动态, 对于理解植物种群更新和群落的结构与动态具有关键意义(Young *et al.*, 1987; Denslow & Diaz, 1990; 王刚和梁学功, 1995; 班勇和徐化成, 1996; Nathan & Muller-Landau, 2000; Levine & Murrell, 2003)。

尽管种子雨是植物群落生态学长期关注的问题, 但过去大量的研究集中于特定物种的种子扩散时空特征、定量描述及其生态与进化效应(Howe & Smallwood, 1982)。针对群落多物种的种子雨研究从 20 世纪 80 年代才开始(Levine & Murrell, 2003; 于顺利等, 2007)。森林群落具有复杂的物种结构、空间格局和动态, 不同物种的结实量往往具有不同的季节和年际变化特征(Howe & Smallwood, 1982; Herrera *et al.*, 1998), 其成因涉及物种属性(Guterman, 1994; Wenny, 2001)、种间相互作用(Thompson & Willson, 1979; Jordano, 1995)和气候变化(Brearely *et al.*, 2007)等方面。而由于工作量和 技术限制, 已有的研究较多关注于群落种子雨的数量特征和物种构成动态(Martinez-Ramos & Soto-Castro, 1993; Hardesty & Parker, 2002; Shen *et al.*, 2007), 或针对特定扩散机理, 如种子的动物扩散(Ballardie & Whelan, 1986; Izhaki, 1987)、种子的长距离风扩散(Okubo & Levin, 1989; Bullock &

Clarke, 2000), 以及群落种子雨与土壤种子库、现存群落之间的结构关联性等方面(Holl, 1999)。

随着数据积累, 种子雨观测在揭示群落更新机制方面取得了重要的进展, 如种子生产的大小年节律及其对动物捕食饱和的影响等(Norton & Kelly, 1988; Koenig & Knops, 2000; Liebhold *et al.*, 2004)等。近年来, 随着巴拿马巴洛科罗拉多岛BCI热带雨林样地群落种子雨观测方法的推广(Condit, 1998), 关于生境异质性对种子扩散格局的影响, 及扩散限制对群落构建的作用等方面的研究(Ehrlén & Eriksson, 2000)也对新的群落学说, 如中性理论、meta群落模型等提供了重要的证据。然而, 由于早期种子雨观测的时间和空间尺度普遍较小, 对不同植物群落类型的异质生态空间中种子扩散机制和物种策略的深入探讨亟待更多的数据积累来支撑。

群落种子雨研究的野外工作量大, 种子种类鉴定存在一定困难, 尤其是不易定量评价不同来源的种子贡献和不同个体的种子去向, 因此, 关于群落种子雨的长期研究, 特别是森林群落种子雨的研究迄今仍很少见于国内外文献(于顺利等, 2007)。自 2001 年起, 我们对长江三峡大老岭自然保护区一个常绿落叶阔叶混交林群落的种子雨进行了持续的定位观测(Shen *et al.*, 2007)。本文利用过去 10 年的观测数据, 对这一群落种子雨的数量和物种构成及其动态进行了初步分析, 并比较其与所在植物群落的关系, 主要探讨以下 3 个问题: 1) 在 10 年时间尺度上, 群落种子雨的数量、物种多样性及相关统计特征; 2) 群落不同结构成分对种子雨年际动态节律的贡献; 3) 种子雨的物种构成及其与现存群落的关系。

1 研究区域和研究方法

1.1 研究地概况

种子雨观测地点在湖北省宜昌市大老岭自然保护区内。大老岭位于三峡的西陵峡北岸, 地理位置为 110°52′–111°01′ E, 31°01′–31°08′ N, 属大巴山脉东端的荆山余脉。该地为亚热带湿润季风气候。据太平溪气象站(海拔 75 m)的观测资料, 多年平均气温 16.7 °C, 7 月平均气温 27.3 °C, 1 月平均气温 5.5

℃, 多年平均最低气温-2.0 ℃。平均年降水量1 000–1 500 mm, 以春夏季降水为主。该区地带性土壤为红壤, 海拔960–1 600 m的地段为山地黄棕壤。

观测样地选择在大老岭南坡海拔1 300–1 495 m之间的一片成熟的天然次生林内, 群落类型为以光叶水青冈(*Fagus lucida*)为优势种的常绿落叶阔叶混交林。主要的伴生种包括吴茱萸五加(*Acanthopanax evodiaefolius*)、石灰花楸(*Sorbus folgneri*)、短柄栲栎(*Quercus serrala* var. *brevipetiolata*)和四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)等落叶树种, 以及粉白杜鹃(*Rhododendron augustinii*)、尖叶山茶(*Camellia cuspidata*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、叶萼山矾(*Symplocos phyllocalyx*)、交让木(*Daphniphyllum macropodum*)和宜昌润楠(*Machilus ichangensis*)等常绿树种。

1.2 研究方法

1.2.1 样地植物群落调查

在光叶水青冈群落内设置一个投影面积为1.3 hm²的多边形样地, 用经纬仪(BDT-2L, 新北光大地测量仪器有限公司, 北京)结合激光测距仪(DISTO D5, Leica, USA)精确测量样地边界。在样地内选择不同的坡向、坡位、坡度地形部位组合, 设置10个种子雨收集地点(Shen *et al.*, 2007)。在每个地点以20 m × 20 m的样方调查群落乔木层物种结构, 记录所有胸径>2.0 cm的植株的胸径、高度和株数。样方群落调查在2001年完成。

1.2.2 种子雨观测

从2001年起, 在每个20 m × 20 m样方内随机布设5个种子雨收集框, 总共50个种子雨收集框。从2003年起, 每个地点增加到10个收集框, 合计100个种子雨收集框。每个种子雨收集框面积为1 m², 用6号粗铁丝围成圆框, 下面用孔径为1 mm的塑料窗纱围成深0.6 m的口袋, 底部封口, 将种子雨收集框支起, 至口部中心距地高1 m处, 并保持框面水平, 以避免啮齿动物取食收集的种子。

在种子雨期间, 每隔一定时间收集截留的种子, 并清除种子雨收集框内的枯枝落叶等杂物。收集到的种子以种子雨收集框为单位进行物种鉴定和数量记录, 然后将种子装入布袋, 对每个样品依次按年份、种子雨收集框和物种编号。

根据预试验观测, 光叶水青冈群落冠层物种的

种子雨绝大多数从8月初开始, 故种子雨的收集从8月1–3日开始(2001年的观测从9月2日开始), 每3天收集1次种子, 直至种子雨期结束, 当连续5次种子雨记录为0时, 终止观测。

1.2.3 数据分析

1)种子雨密度 D : D (seeds·m⁻²·a⁻¹) = 种子数·样框面积⁻¹·年数⁻¹。

2)种子雨和群落物种构成相似性的Sørensen相似系数(SI) (Magurran, 1988):

$$SI = 2C / (A + B)$$

其中: A 、 B 分别为群落和种子雨中出现的物种数; C 为群落和种子雨之间共有的种数。

3)对群落整体和不同生活型的种子雨密度和物种数量之间作Pearson相关分析。

数据整理和分析分别借助Excel、R等统计软件进行。

2 研究结果

2.1 群落种子雨数量与物种构成

在2001–2010年的10年间, 样地内的100个种子雨收集框共收集到种子60 926粒, 平均密度为(82.9 ± 61.5) seeds·m⁻²·a⁻¹ (mean ± SD)。全部种子属于24科38属48种植物。其中包括壳斗科4属8种, 山茱萸科4属4种, 杜鹃花科和木通科各3属3种, 蔷薇科、忍冬科2属3种等, 有12科均为1属1种。10年贡献种子最多的树种是常绿阔叶大灌木美丽马醉木(*Pieris formosa*), 共计21 780粒, 占种子总量的35.75%。前9种植物在群落中重要值之和为58.6%, 合计贡献了种子总量的95.48% (表1)。

2.2 种子雨密度和物种多样性

种子数量及其物种丰富度存在着极大的空间变异性。以每个种子雨收集框每年的收集量计, 10年间共收集到900个样本, 单元样本种子数量介于0–7 977 seeds·trap⁻¹·a⁻¹ (每年每个种子雨收集框种子量平均值 $\bar{x} = 67.7 \pm 402.3$ (mean ± SD))。其中种子数为0的频度为240, 小于100粒的569次, 大于500粒的仅21次(大于1 000粒的4次)。每年每个种子雨收集框收集的物种数范围从0到7种($\bar{x} = 1.3 \pm 1.1$ (mean ± SD)), 其中物种数为0的共240次, 3种以内共624次, 6种和7种的各一次。

以每个种子雨收集框10年接收的种子总量计, 观测值介于10–11 242粒($\bar{x} = 609.2 \pm 1 595.0$ (mean

表1 群落中重要值和10年种子雨收获前15名的木本植物种

Table 1 Top fifteen woody plant species regarding the importance value in the community and seed rain harvest in ten years

种名 Species name	种子量 Seed number	占总量百分数 Percentage of the total (%)	重要值 Importance value
美丽马醉木 <i>Pieris formosa</i> ¹⁾	21 780	35.748	5.70
光叶水青冈 <i>Fagus lucida</i> ¹⁾	10 674	17.520	31.40
槲木 <i>Aralia chinensis</i> ¹⁾	10 185	16.717	
吴茱萸五加 <i>Acanthopanax evodiaefolius</i> ¹⁾	4 445	7.296	4.76
灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i> ¹⁾	3 500	5.745	2.11
石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i> ¹⁾	3 172	5.206	5.71
雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i> ¹⁾	2 730	4.481	2.93
短柄栲栎 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i> ¹⁾	1 065	1.748	4.39
川鄂山茶萸 <i>Cornus chinensis</i> ¹⁾	622	1.021	
青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	424	0.696	
细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i>	420	0.689	
毛肋杜鹃 <i>Rhododendron augustinii</i> ¹⁾	336	0.551	
茅栗 <i>Castanea seguinii</i> ¹⁾	218	0.358	2.38
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> ¹⁾	162	0.266	3.99
华中五味子 <i>Schisandra sphenanthera</i>	159	0.261	
小果南烛 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i> ¹⁾			4.06
青桐 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>			3.04
华中山柳 <i>Clethra fargesii</i>			3.01
微毛樱桃 <i>Cerasus clarifolia</i>			2.38
宜昌木姜子 <i>Litsea ichangensis</i>			1.98
华中樱桃 <i>Cerasus conradinae</i>			1.40

1) 种子雨和群落的共有种。

1) Shared species by both the community and seed rain.

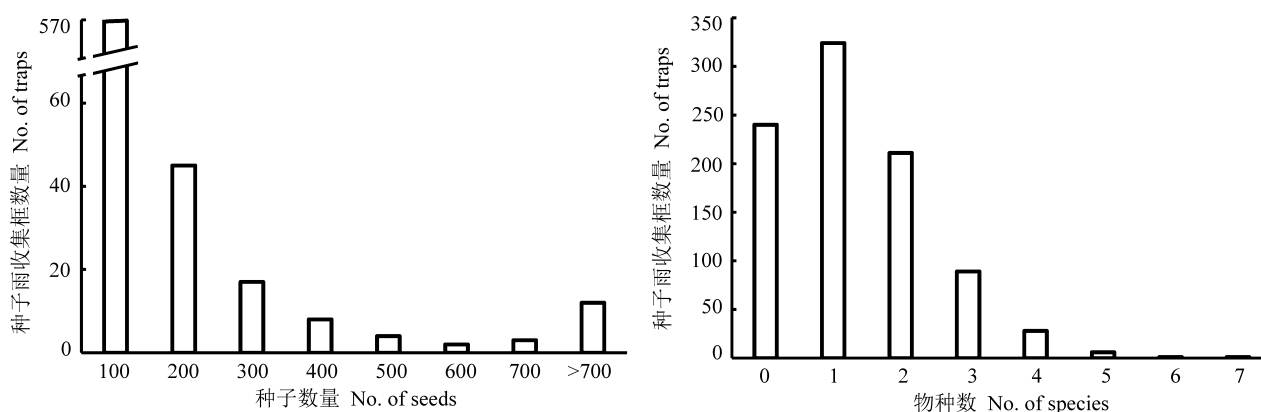


图1 种子雨收集框年记录种子雨密度和物种丰富度的频率分布。

Fig. 1 Frequency distributions of seed rain density and species richness recorded per trap per year.

± SD)), 在100粒以内的种子雨收集框有22个, 超过1 000的仅7个。种子雨收集框10年累计收获种子的物种丰富度在2-10种之间($\bar{x} = 5.6 \pm 1.8$ (mean ± SD)), 其中3-8种的占总种子雨收集框数的95%。

2.3 群落种子雨的年际变化

2.3.1 种子雨密度和物种丰富度年际变化

种子雨密度及其物种丰富度具有显著的年际

波动。以种子雨收集框为单元计, 10年平均种子雨密度为 (82.9 ± 61.5) seeds·m⁻²·a⁻¹ (mean ± SD); 10年累计种子物种丰富度为 $\bar{x} = (16.7 \pm 5.5)$ species·a⁻¹ (mean ± SD)。种子雨密度和物种数在过去的10年里均出现了3个相对的峰值和低谷, 其中物种数的波动更为明显(图3)。种子雨密度及其物种数的年际波动表现出显著正相关($p = 0.035$)。

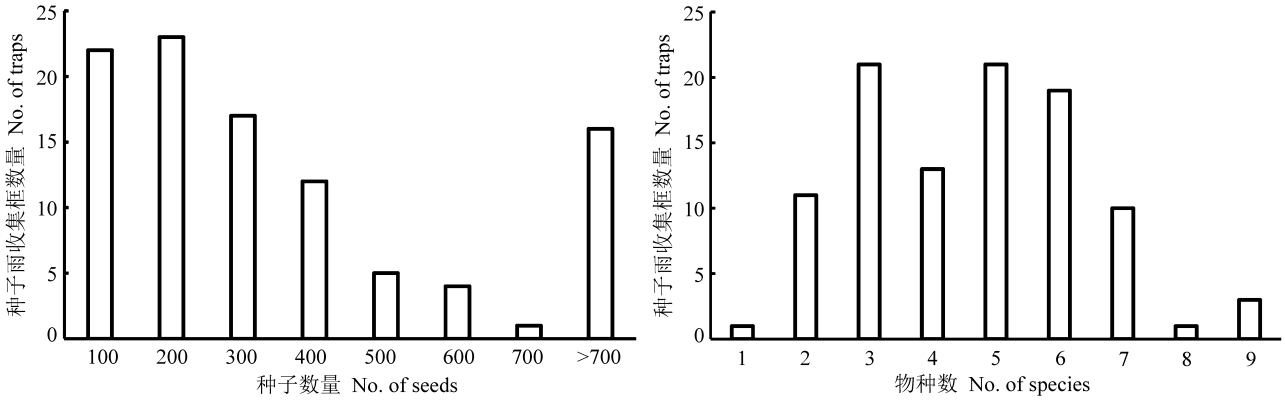


图2 种子雨密度和物种丰富度的10年累计频率分布。

Fig. 2 Ten-year-cumulative frequency distributions of seed rain density and species richness.

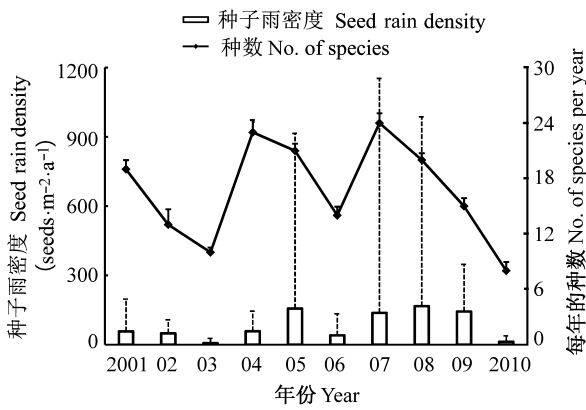


图3 种子雨密度和物种丰富度的年际变化(平均值±标准偏差)。

Fig. 3 Interannual variations of seed rain density and species richness (mean ± SD).

2.3.2 不同生长型物种的种子雨数量

全部种子所属的植物分乔木、灌木和木质藤本三个生长型。这三个生长型的物种生产的种子分别占种子雨总量的36.81%、62.77%和0.42%。乔木种子雨密度介于1.5–110.2 seeds·m⁻²·a⁻¹ ($\bar{x} = 25.0 \pm 32.2$ (mean ± SD)), 物种介于4–17种($\bar{x} = 11.1 \pm 4.2$ (mean ± SD))。灌木种子雨密度为1.8–125.9 seeds·m⁻²·a⁻¹ ($\bar{x} = 39.8 \pm 50.2$ (mean ± SD)), 物种数为1–6种($\bar{x} = 11.1 \pm 4.2$ (mean ± SD))。木质藤本的种子雨少得多, 密度为0–2.1 seeds·m⁻²·a⁻¹ ($\bar{x} = 0.3 \pm 0.6$ (mean ± SD)), 物种数0–2种($\bar{x} = 1.0 \pm 0.8$ (mean ± SD))。

乔木与灌木的种子雨密度无显著相关性, 而物种数之间显著正相关($p = 0.025$); 二者与藤本种子

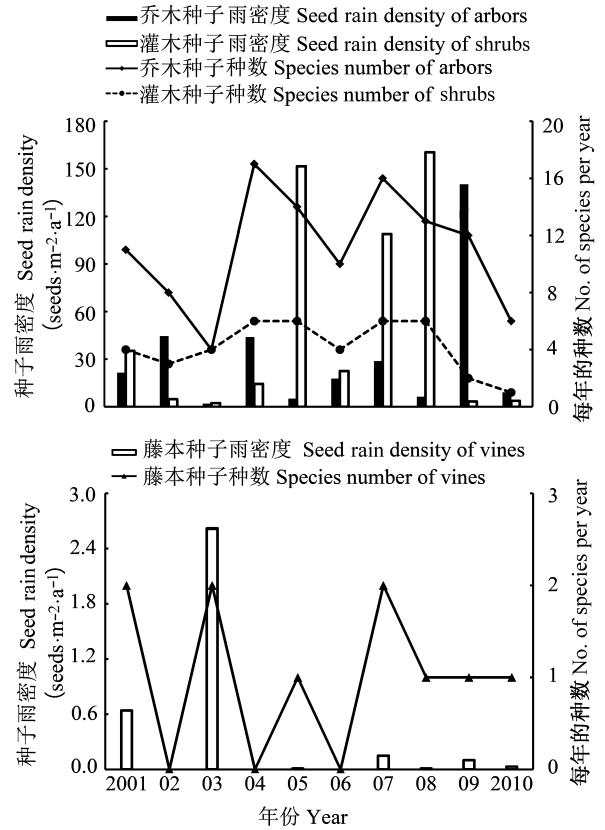


图4 不同生长型植物种子雨密度及物种丰富度的10年变化。

Fig. 4 Ten years' variations of seed rain density and species richness for different growth form plants.

雨之间没有相关性。各生活型物种的种子雨密度与物种数之间均无显著相关性。

2.4 种子雨与群落的物种构成相似性

在收集种子雨的1.3 hm²群落样地中, 共记录到

表2 种子雨和植被物种构成的Sørensen相似系数的年际变化

Table 2 Interannual variations of Sørensen similarity coefficients of species composition between seed rain and vegetation

年份 Year	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	总计 Total
物种构成相似性 Similarity of species composition	0.39	0.33	0.12	0.43	0.32	0.39	0.48	0.29	0.32	0.24	0.51
共有种子百分数(%) Percentage of shared seeds (%)	79.75	98.19	30.34	91.52	97.42	97.97	97.25	97.49	99.65	99.70	96.22

表3 样地内未收集到种子的木本植物的生物学特征

Table 3 Biological characteristics of woody plants without seed collected in the sample plot

植物 Plant species	生活型 Life form	高度 Height (m)	果实类型及所含种子数量 Fruit type and seed number per fruit	果实成熟期 Fructescence	样方内株数 Tree numbers in the plot
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	常绿灌木 Evergreen shrub	3-12	浆果状核果, 1粒 Berrylike drupe with one seed per fruit	2-6月 Feb. to June	1
微毛樱桃 <i>Cerasus clarofolia</i>	落叶小乔木 Deciduous small tree	5-13	核果, 1粒 Drupe with one seed per fruit	6-8月 June to Aug.	5
华中樱桃 <i>Cerasus conradinae</i>	落叶乔木 Deciduous tree	3-12	核果, 1粒 Drupe with one seed per fruit	7月 July	5
青皮木 <i>Schoepfia jasminodora</i>	落叶灌木 Deciduous shrub	2-3	核果, 1粒 Drupe with one seed per fruit	6月 June	1

胸径 $DBH \geq 2$ cm的乔木、灌木和木质藤本95种, 属于35科60属, 而其中的10个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 样方包含了42种木本植物, 属于19科29属。样方群落与10年收集的种子雨计有23个共有种。这些物种构成了种子雨物种总数的47.92%, 贡献了96.22%的种子雨总量, 占群落木本植物种数的54.76%和重要值的73.30%。

比较10年间收集的全部种子与其所在的10个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 群落样方, 两者的物种构成年度相似系数仅为 0.331 ± 0.102 (mean \pm SD), 10年累计种子雨与群落的相似系数为0.51 (表2)。比较全部种子样本、10个群落样方和这些样方所在的 1.3 hm^2 样地的物种构成, 则相似系数分别为: 种子雨:样方= 0.51; 种子雨:样地= 0.47; 样地:样方= 0.46。

3 讨论和结论

3.1 群落种子雨的物种来源

种子的来源和去向是群落种子雨研究的关键问题之一, 它反映了扩散限制和竞争等机理对于群落组建的作用(Ehrlén & Eriksson, 2000), 并有助于预测未来群落物种结构的变化趋势(Nathan & Muller-Landau, 2000)。

在本研究10年种子雨累计记录的48种木本植物中, 有25种未见于种子雨收集框所在的10个植被样方(面积为 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$)。其中有18个物种尽管不见于10个样方, 但存在于 1.3 hm^2 样地内, 因此这些

种子也来源于当地群落。也就是说, 实际来源于群落外的种子仅7种, 占10年种子雨物种总数的14.85%。

逐年来看, 种子雨与群落的物种构成差异很大, 但两者共有种的种子量占种子雨总量的百分比除2003年外均大于80%, 表明绝大部分种子雨还是来自于群落本身, 远距离扩散种的贡献较小。如果以 1.3 hm^2 样地来衡量种子雨的扩散范围, 那么10年间来自群落之外的7种植物一共贡献了种子雨样本总量的2.33%。由此可见, 尽管存在远距离种子扩散的现象, 但是在这一群落中, 种子扩散限制还是非常显著的, 这种情况对山地复杂地形中植物物种多样性的维持具有重要意义。Hardesty和Parker (2002)对西非热带森林的研究也表明, 种子雨和群落的物种构成相似性较低($SI = 0.47$), 但明显高于本研究所获取的各年平均值0.331, 与10年累计值0.51近似。如果考虑不同来源物种贡献的种子量, 那么研究的结果或许又有不同。

3.2 群落种子雨密度与采样设计

单位面积种子数量是群落种子雨的基本统计特征。国内关于森林群落种子雨已有不少研究, 如涉及重庆四面山常绿阔叶林(彭军等, 2000), 贵州梵净山、茂兰常绿落叶阔叶混交林(刘济明, 1999, 2001)和常绿阔叶林(刘济明和钟章成, 2000), 云南五凤山山地针阔混交林(史鸿飞等, 2010), 云南西双版纳季节性雨林和季雨林(唐勇等, 1998), 黑龙江凉

水针阔混交林(刘双和金光泽, 2008), 吉林长白山针阔混交林(张健等, 2008)等, 这些研究报道的群落种子雨密度在237.0–4 923.0 seeds·m⁻²·a⁻¹之间, 但观测时间均少于3年。本研究连续10年的种子雨观测密度平均值为82.9 seeds·m⁻²·a⁻¹, 比国内其他森林群落种子雨研究所得的观测值明显较小。这一差距产生的原因值得探讨。

在采样设计上我们先进行了预实验, 即在2001年对样区进行了全年的种子雨观测, 采样频率为: 3–5月份10天一次, 5–8月份15天一次, 8–12月份3天一次, 最终, 当连续5次的种子收集量为0时, 停止采样。2001年全年的采样结果表明: 该光叶水青冈群落的种子雨期基本上从8月初开始, 一直延续到11月底或12月初。在此以外的其他时间收集到的种子可以忽略。因此自2002年起, 每年的种子雨收集从8月1日开始, 至上述方法确定的种子雨终结时停止。与国内外种子雨相关研究中的实验设计相比较, 有5种因素可能会使得本研究的观测值偏小:

1) 采样时间限制带来的估计误差。根据近期实施的群落物候观察和文献记载(丘华兴和林有润, 1988; 傅书遐, 2001, 2002), 种子雨观测从8月开始可能错过群落中部分植物的种子雨期。样地中有几种植物的种子雨期在8月以前结束(表3), 但树种不多, 且种群数量较小。据估计, 这些树种产生的种子数量仅占总量的0.5%。

2) 种子雨采样空间布局的影响。本研究采用分层随机采样设计, 即兼顾坡向、坡度和坡位3个小地形因子, 选择样地内出现的10种不同地形组合(地点), 在每一地点的20 m × 20 m样方内随机布设种子雨收集框。研究表明, 山地森林群落结构存在着显著的空间异质性, 往往山脊部位群落较为成熟, 林相整齐, 而山谷则多有树倒后形成的林窗(沈泽昊, 2002)。群落种子雨往往受结实母株分布的影响较大, 并形成与小地形相关的格局(Nathan & Muller-Landau, 2000)。种子雨的空间格局及其影响因素也是需要进一步探讨的问题。

3) 其他采样效应。有5种存在于样方内的树木都只有1–2株, 仅仅采样效应即可导致错失其种子雨。此外, 对于一些具有鲜艳种皮的植物(如小花八角枫(*Alangium faberi*)等), 野外观测到它们的种子在扩散前明显被鸟类取食, 有可能导致大部分种子在树上被取食, 这将加剧种子雨的采样效应带来的种

子雨数量的低估。

4) 绝大多数业已发表的种子雨研究是基于短期的种子雨观测数据, 而通常群落种子雨小年的数据往往在种子数量和物种构成上非常不具代表性, 容易被舍弃。因此, 不排除这些短期研究基于群落种子雨大年数据的可能性较大。事实上, 本研究中, 大年的种子雨密度可达130–170 seeds·m⁻²·a⁻¹, 而在某些地形部位上, 种子雨收集框收集的种子雨密度可达到7 977 seeds·m⁻²·a⁻¹。

5) 尽管本研究的样地位于自然保护区内, 但在20世纪70年代经历过林场的择伐。因此, 除十分陡峭的山脊部位之外, 沟谷、侧坡等地势稍缓的地段, 群落的平均株径明显较小。这可能与人为择伐有关, 人为择伐导致群落年龄较年轻, 进而影响了种子雨产量。

综上所述, 本文得到的种子雨密度可能受到实验设计不同因素的影响, 但观测值基本上是可靠的。本文与其他经验研究的观测值差异也反映了群落种子雨自身的时空不确定性及其影响因素的复杂性。种子雨观测中的技术方法问题, 值得进一步探讨。

致谢 国家自然科学基金(30870432和31021001)资助。感谢三峡大老岭自然保护区对本研究野外工作的长期支持; 感谢邓村乡白水头村左文昌先生为收集种子雨所做的长期贡献。

参考文献

- Ballardie RT, Whelan RJ (1986). Masting, seed dispersal and seed predation in the cycad *Macrozamia communis*. *Oecologia*, 70, 100–105.
- Ban Y (班勇), Xu HC (徐化成) (1996). Experimental studies on fate of *Larix gmellini* seeds in the soil in old-growth larch stands. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 16, 541–547. (in Chinese with English abstract)
- Brearely FQ, Proctor J, Suriantata, Nagy L, Dalrymple G, Voysey BC (2007). Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. *Journal of Ecology*, 95, 828–839.
- Bullock JM, Clarke RT (2000). Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 124, 506–521.
- Condit R (1998). *Tropical Forest Census Plots*. Springer, Berlin.
- Denslow JS, Diaz AEG (1990). Seed rain to tree-fall gaps in a neotropical rain forest. *Canadian Journal of Forest*

- Research*, 20, 642–648.
- Ehrlén J, Eriksson O (2000). Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 81, 1667–1674.
- Fu SX (傅书遐) (2001, 2002). *Flora Hubeiensis* (湖北植物志). Hubei Scientific Technology Press, Wuhan. (in Chinese)
- Guterman Y (1994). Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. *The Botanical Review*, 60, 373–425.
- Hardesty BD, Parker VT (2002). Community seed rain patterns and a comparison to adult community structure in a West African tropical forest. *Plant Ecology*, 164, 49–64.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Herrera CM, Jordano P, Guitián J, Traveset A (1998). Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, 152, 576–594.
- Holl KD (1999). Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31, 229–242.
- Holyoak M, Loreau M (2006). Reconciling empirical ecology with neutral community models. *Ecology*, 87, 1370–1377.
- Howe HF, Smallwood J (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 201–228.
- Izhaki I (1987). Plant/frugivore interactions and seed dispersal. *Ecology*, 68, 1129–1130.
- Jordano P (1995). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist*, 145, 163–191.
- Koenig WD, Knops JMH (2000). Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. *The American Naturalist*, 155, 59–69.
- Levine JM, Murrell DJ (2003). The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 549–574.
- Liebhold A, Sork V, Peltonen M, Koenig W, Björnstad ON, Westfall R, Elkinton J, Knops JMH (2004). Within-population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos*, 104, 156–164.
- Liu JM (刘济明) (1999). Preliminary study on the seed rain and seed bank of the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest on Fanjing Mountain. *Journal of South China Agricultural University* (华南农业大学学报), 20(2), 60–64, 95. (in Chinese with English abstract)
- Liu JM (刘济明) (2001). The seed bank and its germinative characters of the *Distylium chinensis* community in Guizhou, Maolan karst forest. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 197–203. (in Chinese with English abstract)
- Liu JM (刘济明), Zhong ZC (钟章成) (2000). Nature of seed rain, the seed bank and regeneration of a *Castanopsis fargesii* community on Fanjing Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 402–407. (in Chinese with English abstract)
- Liu S (刘双), Jin GZ (金光泽) (2008). Spatiotemporal dynamics of seed rain in a broadleaved-Korean pine mixed forest in Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 5731–5740. (in Chinese with English abstract)
- Magurran AE (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Martinez-Ramos M, Soto-Castro A (1993). Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Plant Ecology*, 107–108, 299–318.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*, 15, 278–285.
- Norton D, Kelly D (1988). Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economics of scale. *Functional Ecology*, 2, 399–408.
- Okubo A, Levin SA (1989). A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology*, 70, 329–338.
- Peng J (彭军), Li XG (李旭光), Fu YC (付永川), Liu YC (刘玉成) (2000). Seed rain and seed bank of constructive species in evergreen broadleaved forest at Chongqing Simian Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 11, 22–24. (in Chinese with English abstract)
- Qiu HX (丘华兴), Lin YR (林有润) (1988). *Flora Republicae Popularis Sinicae* (中国植物志). Vol. 24. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Shen ZH (沈泽昊) (2002). A multi-scale study on the vegetation-environment relationship of a mountain forest transect. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 461–470. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH, Tang YY, Lu N, Zhao J, Li DX, Wang GF (2007). Community dynamics of seed rain in mixed evergreen broad-leaved and deciduous forests in a subtropical mountain of central China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49, 1294–1303.
- Shi HF (史鸿飞), Zhang JF (张劲峰), Zhang F (张帆), Li YP

- (李勇鹏), Liu ZJ (刘忠杰), Xue YF (薛阳富) (2010). Study on falling seed rain of subalpine community of *Larix potaninii-Quercus* spp. in Shangri-La and soil seed pool. *Forest Inventory and Planning* (林业调查规划), 35(2), 20–23. (in Chinese with English abstract)
- Tang Y (唐勇), Cao M (曹敏), Zhang JH (张建侯), Sheng CY (盛才余) (1998). Study on the soil bank and seed rain of *Mellotus paniculatus* forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 505–512. (in Chinese with English abstract)
- Thompson JN, Willson MF (1979). Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution*, 33, 973–982.
- Tilman D (1997). Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 81–92.
- Turnbull LA, Crawley MJ, Rees M (2000). Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, 88, 225–238.
- Wang BC, Smith TB (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 379–386.
- Wang G (王刚), Liang XG (梁学功) (1995). The dynamics of seed bank on Shapotou artificially stabilized dunes. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 37, 231–237. (in Chinese with English abstract)
- Wenny DG (2001). Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 51–74.
- Young KR, Ewel JJ, Brown BJ (1987). Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Plant Ecology*, 71, 157–173.
- Yu SL (于顺利), Lang NJ (郎南军), Peng MJ (彭明俊), Zhao L (赵琳), Guo YQ (郭永清), Zheng K (郑科), Zhang LX (张立新), Wen SL (温绍龙), Li H (李晖) (2007). Research advances in seed rain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 26, 1646–1652. (in Chinese with English abstract)
- Zhang J (张健), Hao ZQ (郝占庆), Li BH (李步航), Ye J (叶吉), Wang XG (王绪高), Yao XL (姚晓琳) (2008). Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 2245–2454. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 黄振英 责任编辑: 王 葳