

# 不同空间尺度下的肉果植物扩散过程和机理

彭闪江<sup>1</sup>, 黄忠良<sup>1\*</sup>, 彭少麟<sup>2</sup>, 徐国良<sup>1</sup>

(1. 中国科学院华南植物研究所 鼎湖山树木园, 肇庆 526070; 2. 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

**摘要:** 肉果植物扩散的生态学过程在最近得到生态学者们的广泛关注, 其扩散过程包括果实搬运、果实消耗、种子雨、种子取食、种子库动态、萌发和幼苗定居等。许多过程涉及到果食性动物和肉果植物之间的互惠的协同进化关系。对最近 15a 关于肉果植物扩散的研究论文进行了综述, 探讨在生境、微生境、景观和区域等常用的空间尺度上, 肉果植物扩散和定居过程的格局与机理。

**关键词:** 肉果植物; 生境; 尺度; 种子扩散; 种子雨; 微生境; 景观; 果食过程; 果实搬运; 种子取食

## The processes and mechanisms of the dispersal of fleshy-fruited plants at different spatial scales

PENG Shan-Jiang<sup>1</sup>, HUANG Zhong-Liang<sup>1\*</sup>, PENG Shao-Lin<sup>2</sup>, XU Guo-Liang<sup>1</sup> (1. Dinghushan Arboretum, South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing, 526070, China; 2. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, 510650, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 777~786.

**Abstract:** The processes associated with the dispersal of fleshy-fruited plants have been an important focus of ecological research during the last fifteen years. These processes include fruit removal, fruit consumption, seed dispersal, seed predation, seed bank dynamics, seed germination and seedling establishment. Some of them interfere with the mutualistic interaction of frugivorous animals and fleshy-fruited plants. Although in ecology, the importance of scale has long been recognized and multi-scaled analyses have been increasingly advocated, our knowledge of scaling of plant dispersal is still limited. The central theme of this review is the main processes associated with dispersal and regeneration of fleshy-fruited plants at different spatial scales. About 80 publications from 1988 to 2002 on dispersal of fleshy-fruited species were investigated for the spatial scale of these processes. The different scales commonly refer to microhabitat, habitat, landscape, and region. However, the study of fleshy-fruited species at different scales was not fully balanced, larger scales study were scarce and most studies considered only one scale, paying no attention to the differences in scales.

Transport of seeds by dispersers is the key step in the sequence leading from dispersal to plant recruitment. However, other processes acting both before and after seed dispersal must also be considered, since they influence the ecological patterns of fleshy-fruited plant recruitment.

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

**收稿日期:** 2002-05-25; **修订日期:** 2002-10-16

**作者简介:** 彭闪江 (1978~), 男, 湖南邵阳人, 主要从事保护生态学方面的研究。E-mail: pengsj@scib. ac. cn

**\*通讯作者** Author for correspondence. E-mail: huangzl@scib. ac. cn

**Foundation item:** Supported by the National Natural Sciences Foundation of China (3989370), the International Cooperative Projects of China Japan (990823) and Chinese Academy of Sciences Grants (KZ951-B1-110).

**Received date** 2002-05-25 **Accepted date:** 2002-10-16

**Biography:** PENG Shan-Jiang, Research areas focus on the conservation ecology. E-mail: pengsj@scib. ac. cn

Results of our review showed some tendency in scaling of the main processes of fleshy-fruited plant dispersal and regeneration. Seed dispersal, seed predation and fruit removal by vertebrate animals are strongly determined at the habitat level, and several studies report negative results for contrasts between microhabitat. Germination and seedling establishment, on the other hand, appear to be mainly influenced by differences between microhabitat. The same might be true for seed bank dynamics, although studies on larger scales are scarce. Distribution patterns of fleshy-fruited plants were observed at larger spatial scales. Dispersal of plants in a bio-geographical sense emerges at the landscape, whereas effects of climate and geographical substrate may be most prominent within regional and zonal comparisons.

The main factors determining fleshy-fruited plant processes have been intensively studied in recent decades. Unfortunately, negative results are found in many publications, which makes it difficult to judge the importance of scale to a particular process. Another problem is that different scales have not been equally well studied. No doubt, future research should solve these problems, enabling us to answer more fully the supposed scale dependency of fleshy-fruited plant processes patterns.

**Key words:** fleshy-fruited plants; habitat; scale; seed dispersal; seed rain; micro-habitat; landscape; frugivory; fruit removal; seed predation.

文章编号: 1000-0933(2003)04-00777-10 中图分类号: Q143, Q948 文献标识码: A

植物扩散的研究是恢复生态学和保护生态学不可缺少的组成部分之一,通常定义为不同生物和非生物因子引起的繁殖体(种子、孢子或植物体其它繁殖部分)传播。然而,扩散不仅仅是种子传播的过程,其它相关的扩散过程与因子也会影响到最后分布,例如种子雨、种子取食以及萌发和定居过程。肉果植物以其共同的扩散方式、同动物之间的互惠关系以及相似的生活型特性,引起了生态学家们的广泛关注<sup>[1~4]</sup>。目前,肉果植物扩散与更新的研究比较多,但相对集中在种子扩散、肉果搬运和种子取食等关键过程<sup>[5~8]</sup>。

本文论述的尺度是指在研究某一物体或现象时采用的空间或时间单位。尽管尺度在生态学上的重要性得到认同,多尺度分析也在逐步被提倡,然而,肉果植物扩散和更新的研究仍受到尺度分析的限制。例如,种子雨因受小尺度的机会效应(chance effect)影响而不能反映出一致的分布格局,在大尺度上,统计学的原因使得种子雨没有表现出格局。而在中尺度上,种子雨空间格局受植被结构和景观特征影响的肉果数量决定<sup>[9,10]</sup>。可见,目前的研究尚不清楚种子取食强度在微生境、生境、景观单元和区域尺度上的差异。这些都表明肉果植物扩散过程的研究,所选择的空間尺度对于其空間格局有重要影响及意义。

本文试图通过对肉果植物扩散与更新过程进行综述,分析不同尺度上扩散过程所具有的相似格局或差异,探讨在理解和研究肉果植物扩散和定居时的如何注意和掌握空間尺度,以期对国内相关方面研究有所借鉴和启发。

1 尺度与肉果植物扩散过程

1.1 扩散过程

肉果植物最明显的扩散过程就是肉果搬运和种子扩散,但也必须考虑扩散前后其它的扩散过程和影响因子,其中包括果食性动物种类,果实特征等,这些潜在影响肉果植物丰度和群落分布,也可能影响到和动物之间生态或进化关系。本文中涉及的扩散过程主要是肉果搬运、种子取食、种子雨、种子库动态以及种子萌发和幼苗定居等过程,因为相关研究少的原因,而没有综述授粉、扩散前的种子取食以及肉果数量等内容。

1.2 尺度的定义

尺度、格局与过程是生态学研究的重要问题<sup>[11]</sup>。尺度的定义基础一般是植被结构,因为在多数陆栖生态系統上,优势植被很大程度上决定了生物和非生物之间的相互作用,而且,粗略估计尺度的大小也必须依赖于植被类型。肉果植物扩散中最常用的空間尺度单元,包括有微生境、生境、景观和区域(见表1)。本文论述中最小的尺度为微生境,如苔藓斑块、森林底层倒下的树干,也有人将林窗视为微生境尺度的观

点<sup>[3,12]</sup>。生境可以定义为特殊的植物群落斑块,最小的面积为 1m<sup>2</sup> 到 10000m<sup>2</sup>,主要参照植被特定的粒度 (grain)和植物个体的大小。景观是由不同生态系统组成的、具有重复性格局的异质性地理单元。景观内的元素一般相同,例如具有相同的干扰类型、相似的土地利用方式、土壤理化性质以及相似的植被组成和动物区系等<sup>[13]</sup>。更大的尺度是区域,是由地形和气候特征决定,一般由不同的植物区系组成。

表 1 不同空间尺度上肉果植物的扩散过程

Table 1 Dispersal processes of fleshy-fruited plants in different spatial scales			
尺度 Scale	面积 Area	植被特征 Vegetation traits	扩散过程 Dispersal process
微生境 Micro-habitat	0.01~10(100) m <sup>2</sup>	植株个体	种子库、萌发和定居
生境 Habitat	10~10,000 m <sup>2</sup>	植物群落	种子雨、肉果搬运、取食和演替
景观 Landscape	0.01~1000 km <sup>2</sup>	群落斑块	种子扩散、物种扩散
区域 Region	>10 <sup>3</sup> km <sup>2</sup>	区域植被	植物分布格局

1.3 尺度在肉果植物扩散研究中的重要性

尺度在肉果植物扩散过程中同样扮演重要的作用,因为同一扩散过程在不同尺度上表现了较大的差异,有时甚至呈现负相关关系的格局。例如 Holl 对热带山地林 10 个肉果植物种类的种子取食进行对比研究<sup>[14]</sup>。在隔离乔木下的种子取食远低于较开阔的草地或林下,而相应微生境尺度对种子取食没有太大的影响,在森林和草地边缘不同距离的取食差异很小。因此种子取食应该是由生境而非微生境差异决定的。因此,尺度对肉果植物扩散过程的研究结果是有很大影响的。

2 有关研究的肉果植物物种与研究方法

肉果植物扩散与更新的研究对象范围比较广,其中蔷薇科(*Rosaceae*)的物种占绝大多数,如绒毛蔷薇(*Rosa tomentosa*)、稠李(*Prunus padus*)、黑刺李(*Prunus spinosa*)、马哈利酸樱桃(*Prunus mahaleb*)、单子山楡(*Crataegus monogyna*)、欧洲花楸(*Sorbus aucuparia*)等<sup>[15~17]</sup>。另外,忍冬科(*Caprifoliaceae*)中的种类如棉毛茛 (*Viburnum lantana*)、欧洲茛 (*Viburnum opulus*)、山茱萸科(*Cornaceae*),如灯台树(*Cornus controversa*)、欧洲红瑞木(*Cornus sanguinea*)、樟科(*Lauraceae*)、桑科(*Moraceae*)、茜草科(*Rubiaceae*)、葡萄科(*Vitaceae*)以及桃金娘科(*Myrtaceae*)等科的一些种类,也是生态学者们所偏爱的研究对象<sup>[8,10]</sup>。

研究肉果植物扩散过程的问题,一般采用两种方法,直接描述和野外实验。纯粹的描述法很难区分不同尺度与过程中外界因子扮演的作用,因此,野外实验产生的结果更具有说服力。然而,野外实验中跟踪动物取食果肉之后的种子命运是实验的主要瓶颈,特别是鸟类和蝙蝠引起的肉果搬运和种子扩散过程,跟踪比较困难。

目前实验中对象一般指搬运和扩散过程。常用方法有:(1)直接观察<sup>[18]</sup>。这种方法比较简便,但效率很低。如果观察对象是鸟类取食肉果,则不可能记录鸟类飞离后种子的情况,也无法估计种子的来源。(2)种子捕捉器法<sup>[19]</sup>。这种方法能监测种子扩散后的分布格局,但不能估计出种子来源。(3)金属或同位素示踪法<sup>[20]</sup>。这种方法的对象局限于大种子,研究范围比较局限。(4)综合扩散者运动格局和种子在动物体内滞留时间的模型方法<sup>[21]</sup>,能够估计种子被扩散的距离和确定扩散后的位置,但模型是以许多假说作为前提的,例如,假定动物活动方式的一致性,因此结果有时不能真实反映出植物的扩散格局。(5)基因技术方法<sup>[22]</sup>。可以探测种子和母树的亲缘关系,提供精确的扩散距离和微生境的信息。缺点在于代价昂贵,需要许多相关专家共同来完成,实验过程中检测遗传信息是必须破坏种子,给实验后跟踪种子带来困难。较好的方法是 Levey 采用的荧光微球体法(fluorescent microsphere method),将荧光微球体喷射到肉果表面,可以黏附很长的时间,肉果被取食后,荧光微球体随同种子一同排除体外,因而能跟踪到种子源和储存的位置<sup>[23]</sup>。

3 扩散的空间特征

3.1 果食性动物种类

肉果的丰富性以及容易被动物消化等特征,使其作为动物的食物来源比坚果更为重要。动物取食肉果影响种子抵抗恶劣环境的数量和繁殖能力,影响着肉果植物种群动态和植被结构的组成,在肉果植物和自然植被的种子和幼苗库之间建立了一种动态的链接<sup>[24]</sup>。许多动物将肉果作为一种非排斥性(non-

exclusive)的食物来源,是植物种子、叶片和昆虫等食物的重要补充。少有脊椎动物完全依赖于肉果作为食物来源,这些物种饮食习惯可能从偶尔到专性取食肉果。其中,仅有 17 科(15.6%)属于完全意义上的果食动物,至少有 23 科(21.1%)取食肉果和其它食物的比例相同。完全的果食性哺乳动物是不存在的,其中蝙蝠的 Pteropodids 科和 Phyllostomids 科基本以肉果作为食物来源,其它的食物还包括昆虫和叶片,但占的比例非常小。肉果占灵长类食物比例可高达 91%,是最主要的食物来源<sup>[9]</sup>。

关于肉食性动物种类在不同空间尺度上的差异的研究范围较窄,局限于景观和生境尺度上研究鸟类多度与肉果植物扩散格局的关系。例如果食性鸟类在林窗内多度高于相邻郁闭林冠,可能反映的是生境内昆虫和肉果丰度的差异,其它的果食性动物或种子取食者的空间尺度差异的研究相对较少<sup>[25]</sup>。

3.2 肉果特征

肉果特征可以概括为内外两种特征。外部特征主要指肉果在丰度上的季节变化、短期内的非再生性、异质空间上的聚集性分布等特点,这些影响肉食性动物的多度以及取食行为。肉果的外部特征表现了在生境和景观尺度上的差异,例如,Restrepo 发现肉果丰度沿森林边缘向森林内部的距离梯度而变化,边缘年龄影响这种差异,在幼龄边缘,森林边缘的肉果丰度高于林内,而成年森林边缘肉果丰度的差异很小<sup>[26,27]</sup>。

内部的特征包括肉果大小、肉果数量和果肉所占的比重、营养成分(单位质量中所含的蛋白质、脂类和矿质营养成分)和次生物质含量。研究表明肉果特征是影响肉果植物扩散和动植物互惠关系的重要因素之一<sup>[13,28~34]</sup>。肉果蛋白质含量相对较低,但能量物质(非结构性糖类和脂类)超过其它食物类型。肉果的水分含量非常高,因此,蛋白质/肉果干重的比值也相对较大(见表 2)。这些内部特征决定肉果被动物取食的利益,影响动物在不同尺度中对果肉取食和取食的能源消耗之间的权衡(trade-off),因而影响着种子和肉果的扩散过程,直至肉果植物最终的分布格局。肉果特征与扩散格局的关系已得到较好的阐述,值得关注的领域,是肉果内存在的次生物质对于减少动物取食、影响消化过程等方面的研究<sup>[35]</sup>。

表 2 动物取食肉果同其它食物类型的营养成分的比较

Table 2 Summary of nutrients of different food types consumed by vertebrate frugivores						
食物类型 Food type	水 Water	脂类 Lipids	蛋白质 Protein	矿物质 Minerals	非结构性糖类 Non-structure carbohydrates	
昆虫 Insects	63.7(56.8~70.4)	16.8(9.4~21.2)	68(59.9~75.9)	8.9(3.1~19)	14.9(0.5~20.0)	
种子 Seeds	11(4~12)	4(0.3~3.9)	11(6~14)	2.2(1.1~5.3)	69(61~73)	
新热带区肉果 Neo-tropical fruits	71.3(38~95.2)	18.5(0.7~63.9)	7.8(1.2~24.5)	5.6(1.3~19.4)	67.8(5.6~98.3)	
地中海肉果 Mediterranean fruits	69.9(36.9~90.1)	9(3.7~58.8)	6.4(2.5~22.7)	4.6(1.1~13.1)	80.1(33.2~93.7)	
成熟叶片 Mature leaves	59.4(46.2~76.2)	3.3(0.7~10.7)	12.6(7.1~26.1)	4.9(1.5~11.3)	6.9(1.9~14.7)	
嫩叶 Young leaves	71.9(54~82.3)	3.2(0.7~6.3)	18.2(7.8~36.3)	5.0(3.4~7.5)	15.4(1.8~32.7)	

数据表示每种成分相对干重的百分比的平均值与变化范围,种子的数据指在湿重状况下测定<sup>[9]</sup>Figures are mean and range of % each component relative to dry mass. Data for seeds refer to wet mass

3.3 肉果搬运

肉果搬运是肉果植物扩散和更新中的关键过程,因为种子和幼苗在母树附近的死亡率非常高<sup>[36~39]</sup>。如果肉果不具有明显的颜色特征,则有可能留在母树附近不被动物取食,由于缺少动物搬运过程的种类,一般很难在新的生境中定居。万常春藤(*Hedera helix*)和西洋接骨木(*Sambucus nigra*)等物种就属此例<sup>[17]</sup>。

微生境在影响肉果搬运和取食速度中作用似乎不大,因为我们所参考的文献中涉及这一过程的研究,肉果搬运速度并没有显示较大的差异<sup>[4,24,40]</sup>,仅有 Denslow 的研究发现,大小相似的灌丛中,每天肉果搬运速度从 2~10 厘米/天,表现出非常明显的肉果搬运格局<sup>[36]</sup>。肉果搬运的空间格局可能反映生境之间差异。例如,尽管,林内总的黄果山胡椒(*Lindera benzoin*)肉果在数量上占优势,但肉果搬运速度在林窗内就超过了

森林内部<sup>[7]</sup>。在破碎斑块内,被隔离的灌草层内肉果搬运速度较快<sup>[26]</sup>。取食过程和搬运速度随不同的景观而异,但很少有人区域和生物区系等大尺度上来探讨肉果搬运过程的差异<sup>[41,42]</sup>。

3.4 种子雨和种子扩散

3.4.1 相关的种子扩散模型 风和动物等媒介扩散种子引起种子下落的过程,可形象的描述成种子雨(seed rain)。种子雨的空间格局代表了随后的植物群落建成和组成的平台,因此量化种子雨的格局与决定机制是探讨和研究植物群落组成的重要步骤。一般的,种子分布格局是由扩散媒介和植物个体特征之间的相互作用格局决定的。因此,种子扩散被认为是联系母树和植物子代空间分布格局的关键过程<sup>[16,21,43]</sup>。

肉果植物种子的扩散媒介一般是风和果食性动物。Nathan 提出的模型较好的阐述了在开阔和郁闭的景观类型中风媒肉果植物种子的扩散机制<sup>[44]</sup>。

(1) 对数风剖面模型(The logarithmic wind profile model):

$$D = \frac{U_*}{K(F - W)} \left[ (H - d) \ln \left( \frac{H - d}{e \times Z_0} \right) + Z_0 \right]$$

$D$  为种子扩散的水平距离, $U_*$  是阻力速度, $K$  是常数( $=0.4$ ), $Z$  是高出地表的高度, $Z_0$  和  $d$  是估计参量,表示水平运行为零时的运行距离和高度。 $H$  是种子释放的高度, $F$  代表种子在空中飞行的末速度, $W$  代表种子的垂直方向的平均飞行速度,方向向下时取负值,向上时取正值。

(2) 指数风剖面模型(The exponential wind profile model):

$$D = \frac{U_{Hc} \times Hc}{\alpha(F - W)} \left\{ \exp \left( \frac{\alpha(H - Hc)}{Hc} \right) - \exp(-\alpha) \right\}$$

$H_c$  林冠高度, $U_{Hc}$  是处于林冠时的飞行速度, $\alpha$  为衰减系数(或称林冠系数,随林冠密度增加而增加),其它符号意义同模型 1。

3.4.2 尺度与风扩散种子的扩散格局 在微生境和生境尺度上,风扩散肉果植物种子没有显示较大的变化,而在景观或更大尺度上,这种差异就比较明显。不同的景观结构决定着风向,因而影响肉果植物的种子定居在不同生境中的空间动态<sup>[43,45,46]</sup>。Nathan 的模型就反映了景观尺度上扩散格局的不同。在较开阔的景观中,种子扩散的运动学过程表现为对数的剖面形状(模型 1),其扩散距离主要受灌层影响,而散生的乔木对其影响很小;郁闭景观中(如密林),种子扩散的运动学过程表现为指数形状(模型 2),因而种子扩散距离主要反映的是林冠高度的影响。

3.4.3 尺度与动物扩散种子的扩散格局 在生境尺度上,动物扩散肉果植物种子表现出的空间变化特征强烈依赖于植被结构。例如,鸟类和蝙蝠扩散种子的数量在成熟灌草层内每年的计数可达 300~500 粒/ $m^2$ ,而在开阔的弃耕地上,每年扩散的种子数量仅为 2~3 粒/ $m^2$ <sup>[25]</sup>。可能的原因是在灌层或森林内部提供了鸟类和其它动物的栖息生态位<sup>[9,25,47,48]</sup>。在山脊、山坡和山谷等不同生境的林下层,肉果植物种子扩散形成的种子雨密度差异显著,这种差异也可能是综合考虑了动物扩散者种群密度的结果<sup>[49]</sup>。

种子扩散格局的差异,也反映在微生境尺度上。例如 Holl 的研究表明,动物栖息位置的高度和结构、果期的长短、以及肉果大小都影响种子雨组成和种子扩散,直至影响林冠下种子的分布和植物建成格局<sup>[50]</sup>。Schupp 认为,栖息位置的高度影响种子雨,可能是因为给动物提供更多的取食机会,或者增加了对取食者的保护。这表明更多的幼苗愿意定居在高大的乔木底层,特别是树荫(shade)增加了幼苗萌发和生存的环境<sup>[51]</sup>。

人类活动造成的森林片段化,限制了肉果植物种子潜在的扩散能力,此种情况下,森林内部的鸟类、蝙蝠和昆虫通过扩散种子到附近的破碎生境,联结了残留的森林片段,能促进植被结构和组成的恢复,因而被认为是连结景观元素的最重要的分类单元<sup>[52]</sup>。边缘影响种子扩散,其反馈效应会随着时间的推移而改变边缘本身的位置和结构。特别是在热带生态系统,肉果植物产生巨大数量的肉果被鸟类所食,此种系统中,边缘可能以更复杂的方式影响种子扩散<sup>[26,27]</sup>(见图 1)。

3.5 种子取食数据

肉果植物的种子取食是扩散中研究较多的过程之一,多数研究反映的是啮齿类取食种子的过



程<sup>[25,38,53, 54,55]</sup>。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 的种子被取食率不同。Kollmann 经研究发现,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。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<sup>[25]</sup>。究其原因,是因取食种子的动物类别和数量均较多,包括啮齿类、鸟类、哺乳类和昆虫等都能取食种子,因而扩散前后 肉果植物的种子受到取食者的压力都很强。

生境尺度上的肉果植物的种子取食表现出一致的格局<sup>[16,56]</sup>。例如,在开放生境中啮齿类动物的取食强度,比在处于演替中段的植被或是灌草层中要高;鼠类对地表种子的捕食率比在土层内的种子要高。种子被取食水平因空间不同而异,如在有无幼苗的生境中,种子被取食差异就非常 大。在土壤种子库中的种子,也会受到昆虫的直接取食,但处于较深土壤内的种子被取食率低于土壤表层。

种子取食也可能受微生境尺度差异的影响。但似乎还没有一致的格局来反映微生境对肉果植物的种子被取食的影响。例如,Wherlan 发现,森林底层中在伐木旁边的取食强度是植物活体附近的两倍<sup>[57]</sup>,而 Holl 的研究却发现微生境对种子取食没有影响<sup>[42]</sup>。景观和区域尺度上种子取食强度的研究比较少,仅有 Humle

对不同景观类型中种子取食水平进行了比较,发现演替时期灌层中种子取食速度高于草地中的速度<sup>[53]</sup>。在大洲之间的种子取食强度也有差异,在澳洲、南美洲的取食强度低于北美洲和南非等地<sup>[6]</sup>。

3.6 种子库动态

种子库通常被认为是植物更新过程中具有的一种优势性策略,因为种子库的存在,可以提高种子和幼苗在生境中的存活率。但种子库的优势只有在种子的远距离扩散才能得到体现<sup>[21,58,59]</sup>。肉果植物种子库巨大而且一般的种子不具备休眠特性,因此生态学者们大多认为种子库在肉果植物扩散中作用不大。这种观点也许是错误的,例如,长期存在的针樱桃(*Prunus pensylvanica*)种子库就在森林群落动态中扮演重要作用。Kollmann 的研究也发现土壤种子库对于林窗内的肉果植物群落的早期演替是一种策略,这种策略对于肉果植物种子度过严酷的生存环境以寻机萌发和定居非常重要<sup>[25]</sup>。

肉果植物种子库在生境之间存在差异。例如,在演替的灌丛和草丛中,在河岸林内和山谷以及山脊之间的种子库差异<sup>[60,61]</sup>。灌层中肉果植物种子库数量可以多达 2000 粒/m<sup>2</sup>,而在草地里种子数量要少得多。生物和非生物因子的影响,将种子裸露于土层表面而萌发或者被取食,使得微生境尺度上的肉果植物种子库的动态也存在较大差异。例如,Thompson 研究发现,在林窗和林冠下、在草丛中和苔藓斑块中的种子库密度差异就反映了这种格局<sup>[62]</sup>。

种子库或土壤种子库的研究已有很多<sup>[63, 64]</sup>。但遗憾的是,像 Edward 专门研究肉果植物南部杨梅(*Myrica cerifera*)群落覆盖下的土壤种子库<sup>[60]</sup>的研究很少,也缺少野外实验来集中探讨肉果植物种子库动态及在群落演替中的作用<sup>[65]</sup>。而且,自然状态下观察不同空间尺度对肉果植物种子库动态的影响,以及观察随后的种子萌发、幼苗和幼树的存活过程的研究方法,也没有得到彻底解决。

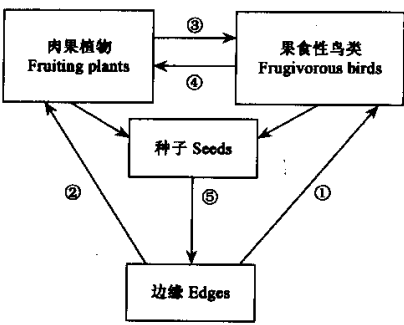


图 1 热带生态系统中边缘与种子扩散之间的相互关系

Fig. 1 Relationship between seed dispersal and edges effect in tropical ecosystems

边缘直接改变微生境条件,改变果食作用的动物栖息(箭头①)和植物生存(箭头②)的生境条件,而影响动物为媒介传播的种子扩散。边缘通过改变果食性动物的资源基础(箭头③)和肉果植物(箭头④),间接影响种子扩散。随着时间推移,种子扩散反过来影响边缘的结构和位置(箭头⑤所示) Edges may influence animal-mediated seed dispersal directly through changes in microclimatic conditions and the distribution of suitable habitats for frugivorous birds (arrow 1) and plants (arrow 2). Alternatively, edges may influence seed dispersal indirectly through changes in the resource base of frugivores (arrow 3) and fruiting plants (arrow 4). Over time, seed dispersal, in return, can affect the structure and location of edges (arrow 5)

3.7 种子萌发与幼苗定居

除母树和种子大小和质量等个体差异影响种子萌发外,其它的非生物因子也影响种子的萌发过程。某些种类的肉果被取食后排出动物体外,可以增加其种子萌发比例,但多数情况下这可能是肉果被搬运到适宜微生境的结果。调查尺度对种子萌发的影响比较困难,一般影响种子萌发主要是微生境尺度上的环境条件,比如光照、水分和温度条件。因此,采取在室内或温室条件下模拟种子萌发可以反映出这种相互作用格局。也可以在微生境中直接统计种子萌发的差异,Gill 发现林窗下的种子萌发比例高于密林灌草层中比例 2~6 倍<sup>[66]</sup>。Rey 研究表明微生境尺度上的温度条件影响齐墩果(*Olea europaea*)解除休眠的时间和萌发,萌发的差异也清楚地体现在灌草层中和开阔的生境,与 Gill 的研究结果相同<sup>[3]</sup>。

多种因素影响肉果植物的幼苗定居,如草食作用、病原体以及与同胞和母树之间的竞争<sup>[2,67,68]</sup>。如果种子扩散到安全地点后,能否成功定居很大程度上取决于微生境条件。如果种子在适宜的微生境中萌发,幼苗成活和成功定居的机会增大。相反,如小尺度上的温度、光照和土壤湿度等条件不适宜,萌发成功机率很小,而且萌发后的幼苗,死亡率会较高。Rey 发现微生境尺度引起齐墩果幼苗死亡的原因依此是:水胁迫(70%),昆虫的取食(10%),真菌感染(5.8%),可见微生境影响最重要,而幼苗密度与其幼苗死亡率无关<sup>[3]</sup>。

由于竞争的差异,幼苗定居在生境尺度上也表现出同样的空间格局。相关研究,一般反映在母树附近幼苗死亡率远高于逃离母树制约的幼苗。这些都支持 Janzen-Connell 的逃逸假说。Herrera 在野外实验中对一种木犀科(*Oleaceae*)植物 *Phillyrea latifolia* 的幼苗存活研究时发现,连同植物物种丰富度、植被覆盖组成,生境类型是影响幼苗定居的主要因素<sup>[19]</sup>。Schupp 发现热带山地雨林中,林窗内幼苗被取食比例 8 倍于郁闭的森林中,这种巨大的差异对于植被动态或森林的演替都是非常重要的<sup>[51]</sup>。

3.8 肉果植物分布

扩散过程的最终结果影响到肉果植物分布格局。在中尺度上,植物的分布在演替的变化中反映出来,部分是由于肉果植物扩散的结果。一般地,肉果植物定居在林内、林缘或灌层边缘比较多,这种生境中为鸟类等扩散动物提供了足够的栖息生态位,而风扩散的肉果植物种类在开阔的生境中较多。大尺度上,植物分布随林窗斑块、森林边缘梯度而变化。主要的原因是景观结构影响扩散者行为,使种子雨组成产生差异,因此而影响植物分布和多度<sup>[69]</sup>。肉果植物分布变化也反映在区域尺度上,主要的影响因子可能是定居位置土壤的理化性质、气候限制和物种本身的历史。例如,由于气候的限制,*Rubus raduloides* (悬钩子属的一种)在相同的区域分布时,仅限于海拔高 100~300m 的位置,气候格局也能解释 *Rubus gratus* (悬钩子属的一种)主要分布在欧洲北部海岸的低地<sup>[70]</sup>。

4 研究展望

本文综述了不同空间尺度下的肉果植物扩散过程的差异与格局,其它影响扩散的因子也不能忽视,如干扰类型、植物的生活史特征以及表现型限制等。另外,扩散过程所反映的空间尺度格局也可能是时间变化的结果,例如动物消化果肉速度随不同的生境类型和肉果丰度而异,丰产年的速度比较低,可能反映的是果食性动物消耗完肉果的一种时间调整<sup>[54]</sup>。Didier 也发现,较大时间尺度上,肉果大小等特征影响种子扩散格局。因此,肉果植物扩散格局可能是综合时间和空间尺度两方面的结果<sup>[39]</sup>。

早期对肉果植物扩散过程的研究,重点放在被假定呈进化关系的果食过程和果实特征方面。随后,更多关于果食格局、果实特征的变化以及描述特殊的植物或群落和果食过程之间的关系得到详细阐述。然而,很少的研究注意到果食作用格局、种子和幼苗死亡以及肉果植物群落的统计格局在不同空间尺度上的差异,而且果食选择的进化顺序、果实成熟时间和运动格局也很少有详细的解释。也很少有研究探讨相同过程在不同空间尺度上的比较,尺度的研究范围不平衡,多集中在微生境和生境尺度上的肉果植物扩散格局,涉及景观和区域的研究很少。另外,可能由于实验设计和统计方法的原因,或是干扰类型、植物生活史策略或遗传特征的原因,一些扩散过程的空间格局产生不一致所引起的争议,对于理解肉果植物扩散格局产生的阻碍因素有待进一步研究。

植物扩散生态学研究在国内外已经引起广泛的关注。然而,国内的研究,对象多集中在自然更新率低

的物种或其它坚果植物<sup>[71,72]</sup>, 肉果植物扩散过程的相关研究相对较少<sup>[55,73,74]</sup>。肉果植物扩散过程与不同空间尺度下的扩散格局方面的研究, 对于探讨动植物之间的互惠的协同进化关系、肉果植物与生物多样性的相互关系有着不可替代的作用, 因此, 有必要加强在这方面的工作。

## References:

- [1] Garcia-Fayos P, Verdú M. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub, *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica*, 1998, **19**: 357~366.
- [2] Myster R W. Seed predation, disease and germination on landslides in Neotropical lower montane wet forest. *Journal of Vegetation Science*, 1997, **8**: 55~64.
- [3] Rey P J, Alcantara J M. Recruitment dynamics of fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, 2000, **88**: 622~633.
- [4] Sallabanks R. Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn *Gratia monogyna* (Rosaceae). *Oecologia*, 1992, **91**: 296~304.
- [5] Chavez-Ramirez, Slack R D. Effects of avian foraging and post-foraging behavior on seed dispersal patterns of *Ashie juniper*. *Oikos*, 1994, **71**: 40~46.
- [6] Hulme P E. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics*, 1998, **1**: 32~46.
- [7] Moore L A, Jillson M F. The effect of microhabitat, spatial distribution and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. *Canadian Journal of Zoology*, 1982, **60**: 7~560.
- [8] Nilton C C, Vinicius A O and Emydio L A. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis Aurita*) in southern Brazil. *Revolution of Ecology*, 1999, **54**: 225~234.
- [9] Jordano P, Schupp E W. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, 2000, **70**(4): 591~615.
- [10] Masaki T, Kominami Y and Naksahizuka T. Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology*, 1994, **75**(7): 1903~1910.
- [11] Levin S M. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, **73**(6): 1943~1967.
- [12] Veblen T T. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology*, 1989, **70**(3): 541~543.
- [13] Wu J G. *Landscape ecology: patterns, process, scale and hierarchy*. High Education Press. 2000, 2~18.
- [14] Holl K D, Lulow M E. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica*, 1997, **29**: 459~466.
- [15] Jordano P. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and ST. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology*, 1995, **76**(8): 2627~2639.
- [16] Kollman J, Schill H. Spatial patterns of dispersal seed predation and germination during colonization of abandoned grasslands by *Quercus petraea* and *Corylus avetana*. *Vegetation*, 1996, **125**: 193~205.
- [17] Kollman J, Schneider B. Landscape structure and diversity of fleshy-fruited species at forest edges. *Plant Ecology*, 1999, **144**: 37~48.
- [18] Wenny D W, Levey D J. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 1998, **95**: 6204~6207.
- [19] Herrera C M, Jordano P, Lopez-Soria L, et al. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 1994, **64**(3): 315~344.
- [20] Mack A L. Distance and non-randomness of seed dispersal by Dwarf Cassowary (*Casuarius bennetti*). *Ecography*, 1995, **18**: 286~295.
- [21] Murray K G. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependence plants. *Ecological Monographs*, 1988, **58**: 271~289.
- [22] Dow B D, Ashley M V. Micro-satellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology*, 1996, **5**: 615~627.
- [23] Levey D J, Sargent S. A simple method for tracking vertebrate-dispersed seeds. *Ecology*, 2000, **81**(1): 267~274.
- [24] Schupp E W, Fuentes M. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 1995, **2**: 267~275.
- [25] Kollman J, Pirl M. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in scrubland-grassland transition. *Acta Oecologica*, 1996, **17**: 313~329.
- [26] Restrepo C, Gomez N and Heredias S. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a



- Neotropical montane forest. *Ecology*, 1999, **80**: 668~685.
- [27] Restrepo C, N, Vargas A. Response of understory birds to anthropogenic edges in a Neo-tropical montane forest. *Ecological Applications*, 1999, **8**: 170~185.
- [28] Andrew L M. Did fleshy fruit pulp evolve as a defense against seed loss rather than as a dispersal mechanism? *Journal of Bioscience*, 2000, **25**(1): 93~97.
- [29] Corlett R T. Characteristics of vertebrate-dispersed fruits in Hong Kong. *Journal of Tropical Ecology*, 1996, **12**: 819~833.
- [30] Fuentes M. Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western European bird-dispersed plants. *Ecography*, 1992, **15**: 177~183.
- [31] Herrera C M, Jordan P, Guitian J, *et al.* 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*, 1998, **152**(4): 576~594.
- [32] Miguel V, Fayos P G. The effects of deceptive fruits on pre-dispersal seed predation by birds in *Pistacia lentiscus*. *Plant Ecology*, 2001, **156**(2): 245~248.
- [33] Jordano P. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist*, 1995(a), **145**: 163~191.
- [34] Wendy P. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant: consequences for seedling establishment. *Ecology*, 2002, **83**(3): 794~808.
- [35] Cipollini M L, Levey D J. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypothesis and implications for seed dispersal. *American Naturalist*, 1997, **150**: 346~372.
- [36] Denslow J S. Fruit removal rates from aggregated and isolated bushes of red elderberry, *Sambucus pubens*. *Canadian Journal of Botany*, 1987, **65**: 1229~1235.
- [37] Englund R. Fruit removal in *Viburnum opulus* copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperate shrub. *Oikos*, 1993, **67**: 503~510.
- [38] Sargent S. Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). *Ecology*, 1990, **71**: 1289~1298.
- [39] Didier J. Fruit consumption, seed dispersal and seed fate in the vine *Strychnos erichsonii* in a French Guiana forest. *Revolution Ecology*, 1999, **54**: 315~326.
- [40] Gryj E O, Dominguez C A. Fruit removal and post dispersal survivorship in the tropical dry forest shrub *Erythroxylum havanense*, ecological and evolutionary implications. *Oecologia*, 1996, **108**: 368~374.
- [41] Guitian P. Latitudinal variation in the fruiting phenology of a bird-dispersed plant (*Crataegus monogyna*) in western Europe. *Plant Ecology*, 1998, **137**: 139~142.
- [42] Holl K D, Lulow M E. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica*, 1997, **29**: 459~466.
- [43] Greene D F, Johnson E A. Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Canadian Journal of Botany*, 1995, **73**: 1036~1045.
- [44] Nathan R, Henry S H Chave J, *et al.* Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forest and open landscapes. In: Levery eds *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution and conservation*. CAB. International Press, Oxfordshire, UK, 2001.
- [45] Greene D F, Johnson E A. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology*, 1996, **77**: 595~609.
- [46] Julliot C. Impact of seed dispersal of red howler monkeys *Alouatta seiculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 1997, **85**: 431~440.
- [47] Milton S J, Dean W R & Klotz S. Thicket formation in abandoned fruit orchards: processes and implications for the conservation of semi-dry grasslands in central Germany. *Conservation Biology*, 1997, **6**: 109~116.
- [48] Shigeo I, Nakashizuka T. Spatial and temporal dispersal of *Kalopanax pictus* seeds in a temperate deciduous forest, central Japan. *Plant Ecology*, 1998, **135**: 243~248.
- [49] Bette A L, Blake J G. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology*, 1999, **80**(1): 330~336.
- [50] Holl K D. Do bird perching structures elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration Ecology*, 1998, **6**: 253~261.
- [51] Schupp E W. Seed and seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos*, 1988(a), **51**: 71~78.
- [52] Jorge G G, Guevara S and Sosa V. Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 2000, **14**(6): 1693~1703.
- [53] Hulme D. Pre-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 1997, **111**: 91~98.

- [54] Salvador M, Montana C. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology*, 2000, **146**: 221~229.
- [55] Zhang Z B, Wang F S. Effect of rodent predation on seedling survival and recruitment of wild apricot. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(11), 1761~1768.
- [56] Myster W, Pickett T A. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on post-dispersal tree seed predation in old fields. *Oikos*, 1993, **66**: 381~388.
- [57] Whelan C J, Whillson M F and Tuma C A. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany*, 1991, **69**: 428~436.
- [58] Thompson K. The function ecology of seed-banks. In: Fenner, M. Ed. *Seeds; the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK, CAB International. 1992, 231~258.
- [59] Bohumil L, Peter P. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*; the role of heterocarpy. *Journal of Ecology*, 2001, **89**: 159~165.
- [60] Edward, R C, Young D R. Spatial/temporal variations in shrub thicket soil seed bank on an Atlantic coast barrier island. *Journal of Ecology*, 1998, **85**(12): 1739~1744.
- [61] Bakker J P, Bakker E S and Rosen E. Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 1996, **7**: 165~176.
- [62] Thompson K A. Green A M jewels. Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland. *Functional Ecology*, 1994, **8**: 29~35.
- [63] Dalling J W, Denslow J S. Soil seed bank composition along a forest chrono-sequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science*, 1998, **8**: 477~488.
- [64] Kjellsson G. Seed banks in Danish deciduous forests; species composition, seed influx and distribution patterns in soil. *Ecography*, 1992, **15**: 86~100.
- [65] Masaki T H, Shibata T and Nakashizuka M T. The seed bank dynamic of *Cornus controversa* and their role in regeneration. *Seed Science Research*, 1998, **8**: 53~63.
- [66] Gill D S, Marks P L. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs*, 1991, **61**: 183~205.
- [67] Crawley M J. *Plant Ecology*. Blackwell Science. Oxford, 1997.
- [68] Debussche M, Isemann P. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos*, 1994, **69**: 414~426.
- [69] Hass C A. Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on agricultural landscape. *Conservation Biology*, 1995, **9**: 845~854.
- [70] Weber H E. *Rubus*. *Gustav hegi*. In: Conert H. J. ed. *Illustrierte Flora von mitteleuropa* Blackwell Bertin 1995, 284~395.
- [71] Wang W, Ma K P, Liu C R. Seed shadow of *Quercus liaotungensis* in a Broad-leaved forest in Dongling mountain. *Acta Botanic Sinica*, 2000, **42**(2): 195~202.
- [72] Sun S C, Chen L. Z. Seed demography of *Quercus Liaotungensis* in Dongling mountain region. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000, **24** (2), 215~221.
- [73] Zhang Z B, Wang F S. Effect of rodent predation on seed dispersal and survival of wild apricot (*Prunus armeniaca*). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (5), 839~845.
- [74] Liu Y, Chen J, Bai Z L, *et al.* Seed dispersal, seed predation, and seedling spatial pattern of *Garcinia cowa* (Guttiferae). *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26** (4), 427~434.
- [75] Wu D R, Wang B S. Seed and seedling ecology of the endangered *Phoebe bournei* (Lauraceae). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21** (11), 1751~1760.

#### 参考文献:

- [13] 邬建国. 景观生态学——格局、过程、尺度与等级. 北京: 高等教育出版社, 2000. 2~18.
- [55] 张知彬, 王福生. 鼠类对山杏种子存活和萌发的影响. 生态学报, 2001, **21**(11): 1761~1768.
- [71] 王巍, 马克平, 刘灿然. 北京东灵山地区落叶阔叶林中辽东栎种子雨. 植物学报, 2000, **24** (2): 215~221.
- [72] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎种子库统计. 植物生态学报, 2000, **24** (2): 215~221.
- [73] 张知彬, 王福生. 鼠类对山杏种子的扩散及存活作用的研究. 生态学报, 2001, **21** (5): 839~845.
- [74] 刘勇, 陈进, 白智林, 等. 小叶藤黄种子传播、种子被捕食及幼苗空间分布格局. 植物生态学报, 2002, **26** (4): 427~434.
- [75] 吴大荣, 王伯荪. 濒危物种闹楠种子和幼苗生态学研究. 生态学报, 2001, **21** (11): 1751~1760.