

地中海沿岸沙丘微生境对幼苗出现时空格局的影响

于顺利¹, Marcelo Sternberg³, 蒋高明¹, Pua Kutiel²

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态实验室, 北京 100093; 2. 巴依兰大学, 以色列; 3. 特拉维夫大学, 以色列)

摘要:实验样地设在地中海沿岸沙丘, 选择了 3 个不同的微生境代表: (1) 稳定沙丘上的开阔地片段, (2) 稳定沙丘上的灌丛下区域, (3) 不稳定沙丘的路径区域; 从 2001 年 11 月至 2002 年 4 月的整个生长季节, 每一个微生境出现的幼苗在 4 个日期被监测, 并在每一个取样日把每一株幼苗鉴定、计数后, 用剪刀把地上部分移去; 研究调查了 3 种微生境幼苗出现的时空分布格局, 并分析了雨量与幼苗出现数量的关系。结果发现: 在地中海沿岸沙丘生态系统, 幼苗出现在时间上具有明显的分布特征, 大多数幼苗出现在第一观测期, 整个生长季幼苗都不断出现, 但幼苗出现的数目却逐渐下降; 各功能群的幼苗占幼苗总数的比例分别为: 1 年生阔叶草 47.4%, 多年生阔叶草 2.5%, 豆科植物 17.0%, 菊科植物 14.5%, 1 年生禾草为 11.7%, 多年生禾草为 1.9%, 十字花科植物 3.7%, 伞形科植物 1.4%。在空间上, 总幼苗密度、物种丰富度和物种多样性等显示出重要的微生境差异, 开阔地区域具有最大的幼苗密度、物种丰富度和物种多样性; 3 个微生境的幼苗出现不是同步的, 微生境影响种子萌发的时间分布格局, 灌丛下种子萌发具有滞后现象; 大多数功能群的幼苗密度分布基本上具有显著的微生境差异, 主要物种的幼苗分布也具有显著的微生境差异。雨量和萌发的幼苗数量间未发现显著的关系。

关键词:微生境; 幼苗密度; 功能群; 时空萌发格局; 滞后现象; 雨量

The impact of microhabitats on the temporal and spatial patterns of seedling emergence in Mediterranean coastal sand dunes

YU Shun-Li¹, Marcelo Sternberg³, JIANG Gao-Ming¹, Pua Kutiel² (1. Quantitative Vegetation Ecology Laboratory, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, China; 2. Bar-Ilan University, Israel; 3. Tel Aviv University, Tel Aviv, Israel). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1346~1352.

Abstract: Differences in temporal and spatial patterns of seedling emergence were investigated in Poleg Stream Nature Reserve, Israel. Three microhabitats representative of Mediterranean coastal sand dunes were selected: (1) open patches in a stabilized sand dune, (2) shrub understory in a stabilized sand dune, and (3) trail in an unstabilized sand dune. Seedling emergence was monitored in each microhabitat during the growing season between November 2000 and April 2001.

The seedling densities of main species and functional groups at each observation time and over the whole growing season were compared between microhabitats by analysis of variance (ANOVA). Species diversity indices were calculated using Shannon-Weiner index, and H' -diversities of the microhabitats were compared by analysis of variance (ANOVA).

Most of seedlings emerged during the first census. Although germination occurred over the entire growing season, the total number of seedlings decreased gradually with time. All seedlings in three microhabitats belong to 54 genera and 59 species. Overall average seedling density was $1685 \pm 279 \text{ m}^{-2}$. Among three microhabitats, seedling density in the open area

基金项目: 中国科学院重大创新资助项目 (KSCX 1-08-02); 国家重大基础研究与发展计划资助项目 (G1998010100); 芭芭拉·卡特基金资助项目

收稿日期: 2003-06-15; 修订日期: 2003-12-10

作者简介: 于顺利 (1965~), 男, 山东省临朐县人, 博士, 助理研究员, 主要从事植物区系地理以及植物群落学研究。

致谢: 工作完成于以色列巴依兰大学地理系生态实验室, 感谢其提供的一切便利。

Foundation item: Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX1-08-02), the State Key Basic Research and Development Plan of China (No. G1998010100), Babara KORT Fund

Received date: 2003-06-15; **Accepted date:** 2003-12-10

Biography: YU Shun-Li, Ph. D., Assistant researcher, mainly engaged in plant flora distribution, plant geography and plant community etc. E-mail: yushunli2002@yahoo.com or shunliyu@ns.ibcas.ac.cn

Acknowledgements: We thank Mrs and Mr. Kort. The study was finished in the Ecology Lab., Geography Department, Bar-Ilan University.

was highest, at $2635 \pm 612 \text{ m}^{-2}$, while that of the shrub understory was lowest, $1068 \pm 110 \text{ m}^{-2}$. Representation of functional groups among seedlings was as follows: annual forbs 47.4%, perennial forbs 2.5%, legumes 17.0%, compositae 14.5%, annual grasses 11.7%, perennial grasses 1.9%, umbeliferaes 1.4% and crucifers 3.7%.

Microhabitats differ significantly in total seedling densities, seedling species diversity ($P < 0.0001$) and species richness ($P < 0.0001$). The open area generally possessed the greatest species diversity and species richness. Seedling distribution patterns for the main species and most functional groups differed significantly among the three microhabitats. However, no clear differences were observed in the distribution patterns of annual grasses or umbeliferaes between the microhabitats.

Different plant species had different distribution patterns. Seedling densities under the shrubs were lower than those in the open area or the trail area for some species. The seedling densities in the open area were greater than those in the trail and under shrubs for certain species, such as *Trifolium palaestinum*, *Plantago psyllium*, *Arenaria leptocladus*, *Ifloga spicata*, and *Rumex bucephalophorus*. Seedlings of *Polycarpon succulentum* and *Cutandia philistaea* occurred at highest frequencies in the trail microhabitat. In addition, the seedlings of *Anagalis arvensis* were seldom found in the trail and the seedlings of *Vanlantia hispida* and *Fumaria jewdica* were often seen under the shrubs.

Seedling germination differed temporally among the three microhabitats, with shrub understory seedlings lagging behind the others. The seedling number observed at the first census accounted for 72.11% of the whole growing season in the trail microhabitat, 53.02% in the open area and 44.52% under shrubs. No clear relationship was found between seedling number and rainfall.

Key words: microhabitats; seedlings density; temporal and spatial patterns of seedling distribution; lag phenomenon
文章编号:1000-0933(2004)07-1346-07 中图分类号:Q143 文献标识码:A

越来越多的证据表明,生境异质性或微生境能影响群落中植物恢复和补充的各个阶段^[1]。微生境或片段化的生境在非生物因子如土壤的湿度、光强度和养分利用方面和生物因子如种子捕食者、食草动物以及病原体的丰富度等方面都会有差异^[2~4]。物理和生物因子的异质性发生在空间的各个尺度上,但是跨微生境间的极端环境变化,例如从灌丛到开阔地环境的过渡,对脆弱的种子和幼苗阶段来说是尤其重要的^[5]。

萌发策略可被定义为物种、一组物种或功能群对一系列环境因子的反应格局,包括时间上和空间上的分布,它们对植物的移植发育来说是个重要的特性,是更新生态位的组成成分,它们之间的多样性的相互作用决定了当地或某一地区植被的共存格局^[6]。

对于幼苗的萌发格局的研究,有利于更好地理解成年植被的分布格局,研究微生境对幼苗分布的时空格局也有助于理解群落甚至生态系统的物种组成多样性和异质性结构的形成原因,还能够为土壤种子库的研究提供重要的资料,虽然关于地中海地区的其它一些植物群落的幼苗出现进行了一些研究^[7],但关于地中海沿岸沙丘微生境对幼苗出现策略的研究还未见报道。

本研究的主要目的是调查地中海沿岸沙丘群落植物各功能群和主要植物种对不同微生境的萌发反应以及种子随时间推移的萌发生态规律,比较了不同萌发阶段各功能群对微生境的反应,本研究把具有相似的生物学特性对环境具有相似反应的物种划分在相同的功能群中^[8]。

虽然越来越多的研究认为,微生境对植被的恢复起着重要的作用,研究微生境对植物功能群和主要物种的幼苗分布格局的影响具有一定的生态学意义,本文强调的主要问题如下:(1)微生境是否影响幼苗出现的时间分布格局?如何影响?(2)微生境是否影响种子萌发的空间分布格局?如何影响?(3)植物各功能群的萌发是否具有微生境的差异?(4)主要物种的分布格局是否具有微生境的差异?(5)雨量和幼苗出现格局数量是否具有一定的联系?

1 研究方法

1.1 研究地点 本研究的地点位于特拉维夫以北的泊来咯自然保护区(The Poleg Nature Reserve)一个沿岸沙丘上,离海的距离不超过 1 km,海拔为 20~50 m,经度为:34°45',纬度为 32°03'。气候为典型的地中海式气候,年平均降雨量是 600 mm,降雨主要集中在秋季和冬季,一般从 10 月到翌年 5 月份,平均最高温度一般在 7 月份,可达 32℃,平均最低温度在 1 月份,可至 5℃。土壤分布在硅质的岩石上,沙化严重。整个保护区分布有 144 种种子植物,其中 22 种是以色列特有的,整个植被由灌丛(*Retama raetam*, *Pistacia lentiscus*)、多年生草本植物和 1 年生草本植物组成。本自然保护区曾向公众开放,大量的小路径散布在本区域,小路径主要是较多的步行者多年走路以及偶尔的机动车行驶形成的。这些小路的一部分(包括在本研究中监测的)由于自然恢复的月数据一年前已对公众关闭。

1.2 实验设计

首先在本自然保护区选择 4 个地点作为重复,这些地点大约相距 250 m。在每一个地点选择同样的 3 个微生境;在研究区域选择的 3 个不同的微生境代表:① 稳定沙丘上的开阔地片段,生长有较多的草本植物;② 稳定沙丘上灌丛(*Retama raetam*)下区域,灌丛的盖度大约为 85%~90%,地被有较多的凋落物;③ 不稳定沙丘的路径区域。生长有较少的植物个体。在每一个微生境内,随机选择 10 个面积为 25 cm×25cm 大小的小样方,这样共有 120 个小样方(4 个地点×3 个微生境×10 个小样方),设成固定样地。经研究,这 3 种微生境的植物区系具有较大的差异;并且这 3 种微生境在光照、温度和土壤水分湿度以及土壤养分、土壤硬度等方面皆有差异,例如在一个的晴朗的天气的 10:00~14:00,光照状况是路径最高、开阔地次之、灌丛中光线最弱;开阔地和路径温度相差不大,而同一时刻的灌丛下,温度要低,特别是地表温度;一场大雨过后一段时间以后,灌丛下土壤湿度最高,而路径区的土壤最干燥;灌丛下土壤硬度最低,而路径区由于人的践踏导致土壤硬度最高。

1.3 取样

样地观察从 2000 年 11 月~2001 年 4 月的整个生长季节内,分别在 4 个日期监测了 120 个小样方内出现的幼苗数,即:2000 年 11 月 13~15 日,2000 年 12 月 18~20 日,2001 年 1 月 30 日和 2001 年 3 月 4 日。取样时间设计为大约间隔 1 个月,但每次观测要等到雨后数天,因为大多数幼苗出现都在雨后数天发生,所以取样间隔时间略有差异。每次取样,均记录出现幼苗的种类和数目,每次出现的幼苗经鉴定、统计后把地上部分移去。监测直至雨季结束而无新幼苗出现为止。各微生境的幼苗主要来源于埋藏的种子库以及宿根、宿根状茎等,但经过样地外幼苗观察,由种子萌发的幼苗与由根、茎萌发的幼苗相差显著,易于区分。

1.4 功能群的划分

根据植物的生命史和分类学等特性,把所有的幼苗都划分为以下几个功能群:1 年生禾草,多年生禾草,1 年生阔叶草,多年生阔叶草,菊科植物,伞形科植物,十字花科植物,豆科植物;十字花科植物由于在某些微生境如路径区占有优势而被单独列为一类。

1.5 统计分析

利用 Shannon-Weiner 多样性指数计算了各个微生境 120 个小样方的物种多样性指数,每个微生境有 40 个多样性数据,应用方差分析技术比较了 3 个微生境之间的物种多样性差异。并分析了物种丰富度的微生境差异。

应用方差分析技术分别分析了幼苗出现 4 次观测结果的幼苗密度以及幼苗总密度的微生境差异,也比较了每次观测结果各功能群幼苗密度以及整个生长季各功能群幼苗密度的微生境差异。

应用方差分析技术分析了不同微生境主要物种的幼苗密度分布差异显著性。应用诚实重要性差异 (Tukey-HSD)分析各功能群在不同微生境的差异。应用重复测定的方差技术 (SAS 线性模型)分析了各微生境多次观测到的幼苗数量和雨量数据,来估测二者之间的关系。

2 结果

2.1 幼苗的物种组成

在 3 个微生境的所有样方中的幼苗物种属于 54 个属,59 个种。在总的幼苗中,各功能群所占比例分别为:1 年生禾草为 11.7%,多年生禾草为 1.9%,1 年生阔叶草 47.4%,多年生阔叶草 2.5%,菊科植物 14.5%,伞形科植物 1.4%,十字花科植物 3.7%,豆科植物 17.0%。据统计由种子而来的幼苗占绝大多数,约为 94%。1 年生植物的幼苗约占 93%。3 种微生境幼苗的种类有一些相同,但物种组成有差异,即使相同的植物种,在不同的微生境幼苗的密度分布也不同。

在 3 个微生境之间,第 1 次观测结果($p<0.0001$)、第 2 次观测结果($p<0.0001$)和总幼苗的物种多样性($p<0.0001$)都有显著的差异;第 1 次观测结果($p<0.0001$)、第 2 次观测结果($p<0.0001$)、第 3 次观测结果($p<0.0001$)、第 4 次观测结果($p<0.0001$)和总幼苗的物种丰富度($p<0.0001$)也都有显著的微生境差异。

2.2 幼苗的数量和密度

在 120 个小样方中共有 12679 颗幼苗出现,其中第 1 次观察记录为 7133 颗,第 2 次观察为 4262 颗,第 3 次观察为 1113 颗,第 4 次观察为 171 颗。整个沙丘平均幼苗密度为 1685 棵/m²±279 棵/m²,在 3 个微生境中,开阔地区具有最高的幼苗密度为 2635±612 棵/m²,其次为路径区,为 1348±110 棵/m²,最小为灌丛下,为 1068±117 棵/m²。

方差分析结果显示:总幼苗密度、物种丰富度、1 年生禾草、菊科植物、1 年生阔叶草、多年生阔叶草、十字花科植物以及豆科植物等的幼苗密度都显示明显的微生境差异,而多年生禾草和伞形科植物没有显示显著的微生境差异 (图 1)。开阔地区显示最高的幼苗数目和物种数目,其次为路径区,最小的为灌丛下。

2.3 幼苗的时间分布格局

在地中海沿岸沙丘,大多数幼苗出现在第 1 观测期,整个生长季幼苗都持续萌发,但幼苗出现数目从开始到后面的几次观察显著下降 (图 2),各个微生境的幼苗出现格局有所不同 (表 1)。在路径区第 1 次观测的幼苗数目超过整个生长季节幼苗出

现数目的三分之二;在开阔地,超过一半;而在灌丛下,不足一半。

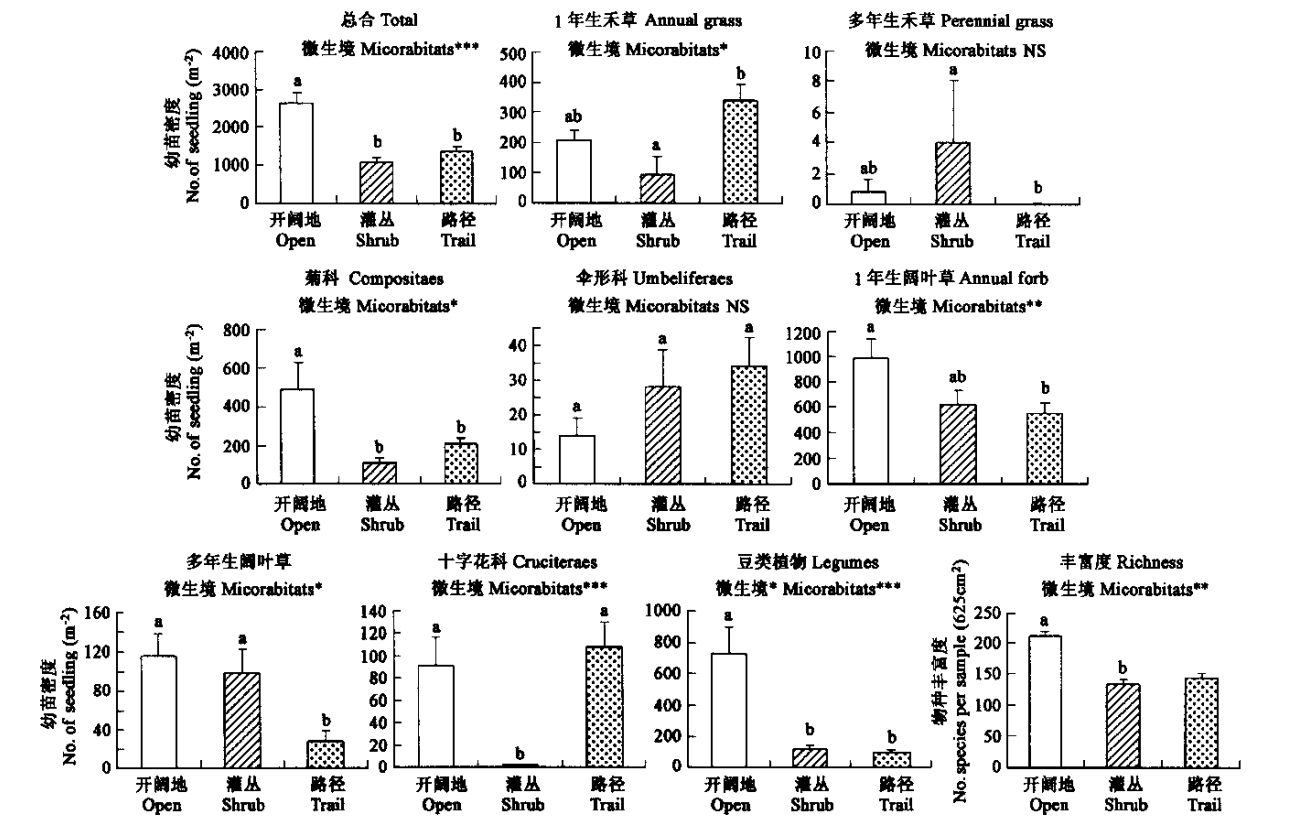


图 1 3 个微生境不同功能群幼苗和总幼苗的密度

Fig. 1 Seedling densities of different functional groups and total seedlings in three microhabitats

表 1 3 个微生境每个幼苗观测期以及总群落出现的幼苗所占百分率					
Table 1 The percentage of seedlings occurred in every observation period in the three microhabitats and the whole sand dune ecosystem (%)					
微生境 Microhabitats	第 1 次幼苗观测 The first seedlings observation	第 2 次幼苗观测 The second seedlings observation	第 3 次幼苗观测 The third seedlings observation	第 4 次幼苗观测 The fourth seedlings observation	总幼苗 Total seedlings
路径 Trail area	72.11	23.04	4.29	0.56	100
开阔地 Open area	53.02	36.13	9.79	1.06	100
灌丛下 Shrub understory	44.52	39.86	12.45	3.17	100
总群落 Total community	56.38	33.39	3.17	1.37	100

各微生境的幼苗出现不是同步的,与其它两种微生境相比灌丛下的幼苗出现有滞后现象,路径区的幼苗出现最快,第 1 次记录的萌发占整个生长季的 72.11%,开阔地区域占 53.02%,而灌丛下仅占 44.52%(表 2)。

2.4 4 次观测幼苗出现的空间分布格局

第 1 次幼苗出现调查 通过方差分析幼苗的第 1 次调查数据,总幼苗密度的分布格局具有显著的微生境差异 ($p < 0.0001$),开阔地区显示最高的幼苗数目和物种丰富度,其次为路径区,最小的为灌丛下;在功能群水平上,除多年生禾草和伞形科植物外其余各功能群的分布格局也显示了显著的微生境差异(表 2)。

第 2 次幼苗出现调查 总幼苗密度的分布格局也具有显著的微生境差异($p < 0.0001$),开阔地区显示最高的幼苗数目和物种丰富度,路径区和开阔地已相差不大;各功能群除了伞形花科、多年生禾草、多年生阔叶草外都显示显著的微生境差异(表 2)。

第 3 次幼苗出现调查 总幼苗密度的分布格局也具有显著的微生境差异($p < 0.0001$),多年生禾草已没有幼苗出现,除了多年生阔叶草和十字花科植物外,其余各功能群在 3 个微生境的分布具有显著的差异(表 2)。

第 4 次幼苗出现调查 总幼苗密度的分布格局也具有显著的微生境差异($p < 0.0001$),多年生禾草和十字花科类植物已没

有幼苗出现,菊科植物、伞形花科植物和豆科植物各功能群在 3 个微生境上的分布没有显著的差异(表 2),而 1 年生禾草、1 年生阔叶草、多年生阔叶草的幼苗分布具有显著的微生境差异(表 2)。

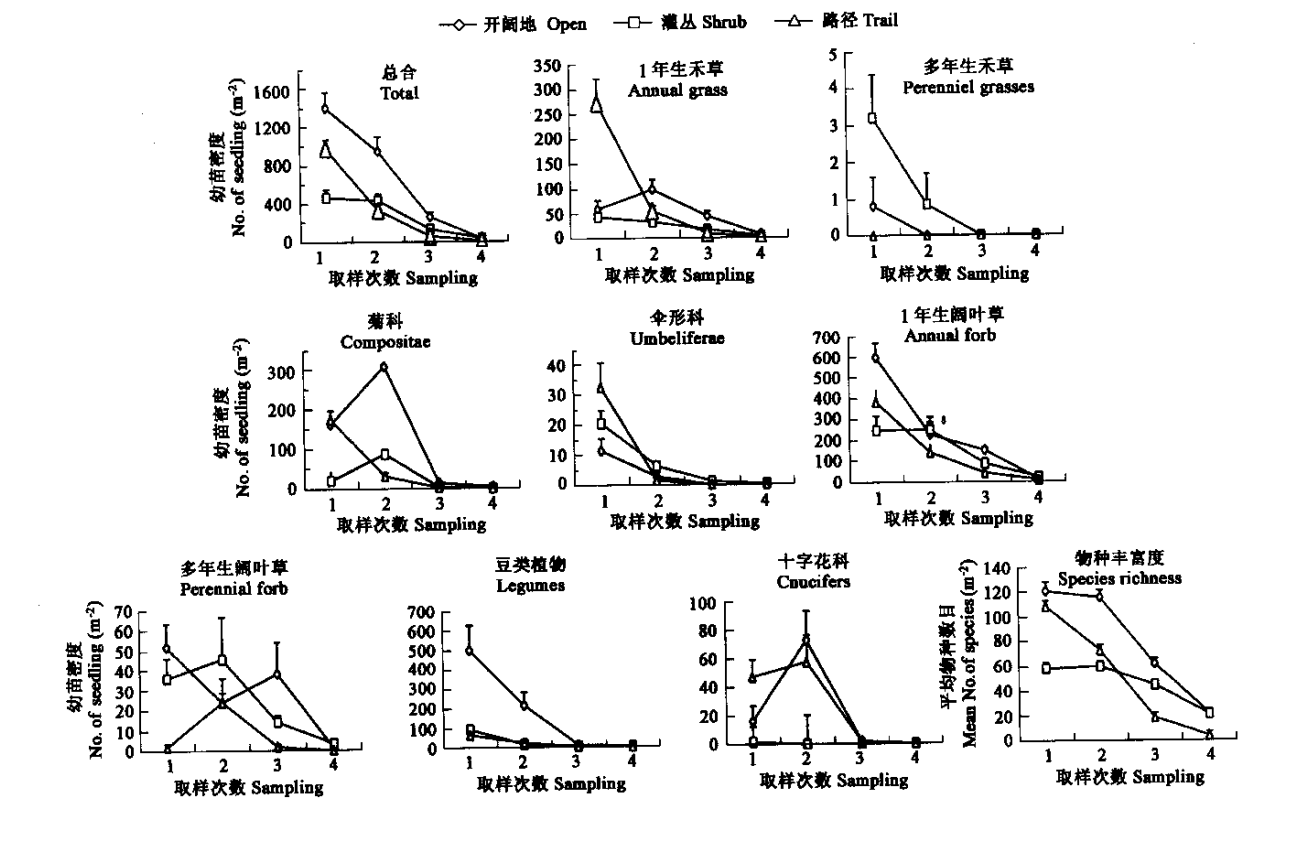


图 2 3 个微生境不同功能群四次观测的幼苗数量变化

Fig. 2 Seedling number change trend of different functional groups in 4 observation times in three microhabitats

表 2 不同观测阶段各功能群和总幼苗的微生境差异方差分析结果

观测次数 Observation times	第 1 次观测		第 2 次观测		第 3 次观测		第 4 次观测	
	The first observation		The second observation		The third observation		The fourth observation	
	<i>F</i> value	<i>p</i> value	<i>F</i> value	<i>p</i> value	<i>F</i> value	<i>p</i> value	<i>F</i> value	<i>p</i> value
功能群 Functional groups								
1 年生禾草 Annual grasses	5.16	<0.0001	2.32	0.0246	2.14	0.0376	2.17	0.0352
多年生禾草 Perennial grasses	1.58	0.1395	1.00	0.4404	—	—	—	—
十字花科植物 Crucifers	4.52	<0.0001	4.52	<0.0001	1.19	0.3111	—	—
菊科植物 Compositae	6.26	<0.0001	2.45	0.0179	5.46	0.0054	3.86	0.0509
伞形科植物 Umbeliferae	2.23	0.0304	1.18	0.3153	3.86	0.0005	1.00	0.4404
1 年生阔叶草 Annual forbs	4.20	0.0002	3.26	0.0026	4.46	0.0001	4.12	0.0003
多年生阔叶草 Perennial forbs	5.65	<0.0001	0.71	0.6798	1.77	0.0916	3.40	0.0016
豆类植物 Legumes	3.37	0.0017	2.81	0.0071	0.95	0.4827	3.06	0.0509
总幼苗 Total seedlings	4.89	<0.0001	7.98	<0.0001	5.23	<0.0001	4.91	<0.0001
物种丰富度 Species richness	8.50	<0.0001	10.75	<0.0001	9.79	<0.0001	8.04	<0.0001

2.5 优势植物种空间分布的微生境差异

优势植物种的幼苗分布也具有显著的微生境差异,例如植物 *Maresia pulchella* 和 *Crepis aculeata* 在开阔地和路径的幼苗密度显著大于灌丛下 ($p<0.0001$; $p<0.0001$);植物 *Plantago psyllium*, *Trifolium palaestinum*, *Arenaria leptocladus*, *Ifloga spicata* 和 *Rumex bucephalophorus* 等在开阔地的幼苗密度显著大于路径区和灌丛下 (F 11.3, $p<0.0001$; F 6.01, $p<0.0001$; F 4.58, $p=0.0002$; F 3.1.3, $p=0.0032$); *Polycarpon succulentum* 和 *Cutandia philistaea* 的幼苗更较多地出现在路径区 (F 17.91, $p<0.0001$; F 9.91, $p<0.0001$),而植物 *Anagalis arvensis* 更较多地出现在开阔地区域和灌丛下 (F 6.11, p

<0.0001); 植物 *Vanlantia hispida* 和 *Fumaria jerdica* 在灌丛下的幼苗密度显著大于开阔地和路径区 ($F 4.69, p<0.0001$; $F 4.68, p<0.0001$)。

2.6 雨量和幼苗出现数量的关系

单向方差分析表明:路径($p<0.0885$)、开阔地($p<0.0716$)、灌丛下($p<0.0542$)每次幼苗出现数目及以上三者之和($p<0.0694$)与每次观测雨量之间没有显著的关系;路径($p<0.3702$)、开阔地($p<0.0716$)、灌丛下($p<0.0542$)每次幼苗出现数目以及3个微生境之和($p<0.0694$)与累积雨量没有显著的关系。

3 讨论

从幼苗来看,1年生植物是地中海沿岸沙丘的主要物种,这些物种的维持依赖于大量土壤种子库的存在以及后来的萌发。由种子萌发而来的幼苗占了绝大多数,由根和根状茎而来的幼苗占了较少的数量。这是植物对地中海式气候的适应,因为在本研究区域雨量集中在11月份至翌年4月份,以后为连续6~7个月的干旱期,大多数植物靠种子渡过不利环境。

通过观察和分析,本实验发现:各功能群的幼苗密度、总植物的幼苗密度(图1)以及一些主要植物的幼苗密度分布都呈现显著的微生境差异。也就是说在不同微生境不仅幼苗的物种组成有差异,而且物种多度也不同,因为幼苗、成年植被和土壤种子库之间具有密切的联系,能够相互影响和相互作用,在成长过程中除了一小部分幼苗由于各种原因死亡外,大多数幼苗均能开花、结果,产生种子,散布在土壤中,形成土壤种子库,这与先前的研究具有相似的结果^[9]。不同的植物如果要在群落中能够存活下去,需要适应不同的环境因子如光照、温度、湿度等^[5],而不同的微生境恰恰在环境因子等方面有所差异,因而造成一些主要物种的微生境分布差异,当然有些植物的生态幅较广,适应不同环境方面的能力较强,因而它们的分布不存在微生境差异;类似地,相同的功能群的植物由于具有对环境适应的相似性,因而微生境也影响主要功能群的分布。

地上植被结构的变异性影响种子的沉积和随后风媒种子的运动,这种运动受风速、风向以及物理障碍物等的影响^[10,11]。植被分布的不均匀,造成地上植被产生种子的不均匀。生境的结构异质性影响种子散布和种子存活的空间格局,这是影响幼苗分布格局的两个关键过程^[1]。实验证明,种子的分布和影响种子分布的过程在时间上和空间上都是异质性的,这对于理解幼苗的分布格局,甚至成年植物种群的分布格局都是非常重要的^[1]。

土壤种子库的片段化可能是植被片段化的主要原因之一^[12]。一般说来,种子在土壤中的水平分布呈现极端的不均匀性,所以很多研究都证明了土壤种子密度的巨大变异和高度异质性^[13],例如很多生态系统如沙漠生态系统^[14]、草地^[15]和森林生态系统^[16]其种子库都具有高度的空间异质性,地中海沿岸沙丘生态系统的种子库也具有高度的异质性^[17],种子分布极不均匀。幼苗的恢复过程和分布格局依赖于种子到达最后地点的格局框架^[4]。

微生境的生物因子和非生物因子存在差异,比如微生境土壤湿度、光照强度和营养元素等非生物因子有所不同,比如灌丛下的微环境更阴湿和具有较低的温度^[5,18],灌丛内部距地面35cm处的光流量减少80%^[5],生物因子如竞争、捕食等也会不同,而环境因子如土壤水分、光、光期影响所调查的几乎所有物种的萌发和生存^[19,20],即使在不同的微生境,其土壤种子库相同,它们的幼苗时空分布格局也会有差异。通过观测发现,地中海沿岸沙丘的3种微生境的环境因子有差异:一是在晴朗天气的10:00~14:00,灌丛下的光照强度明显低于路径区和开阔地,二是灌丛下的地表温度在10:00后明显低于其余两个微生境,这是由于灌丛浓密的盖度造成的,三是灌丛下的土壤湿度由于缺乏光照等原因而在雨后较长的一段时间以后比其它土壤的要湿润,四是灌丛下凋落物较多,从而影响土壤的营养状况,五是灌丛下土壤更松软;另外三者之间生物因子也有差异:地上植被有差异,土壤种子库有差异^[17]等等,因此也就不难理解3种微生境的幼苗出现的时空分布格局和分布状况的差异。

通过对幼苗出现的观测发现,幼苗出现数目从冬季来临开始到春季逐渐下降(图2),说明第1次有效的降雨非常关键,这说明了种子处于休眠状态是由于缺水,一旦种子遇到合适的条件,多数种子就萌发、生长、开发、结果,尽可能地完成其生命周期;在整个生长季节都有种子萌发的现象,这也是植物对当地自然环境长期适应的结果,分散萌发对生命周期短的植物来说,更增加了植物产生后代的几率。对地中海草地生态系统的研究也发现有相似的结论^[7],原因大概如下:①由于在灌丛下的起始雨被截留而导致较干旱的微环境^[21]以及路径区能够获取更多的太阳光和路径区由于微环境地势较低而留存较多的雨量等原因,在路径区第一次观察的幼苗密度显著大于开阔地区和灌丛下,各个微生境的萌发不是同步的,灌丛下幼苗出现有滞后现象,种子休眠具有较晚的释放。这是本实验观察到的新结论。②灌丛下光线更暗淡,且具有较低的温度^[18]。③3个微生境种子组成的差异,因为不同的植物在土壤中的生存和幼苗出现条件会有不同。

优势植物种的生命史和形态对不同的微环境来说是非常重要的特性,因而各功能群植物在不同微环境具有不同的分布格局,十字花科植物在灌丛下就很少见,而在路径和开阔地具有较高的密度,尤其在路径区,在秋天的第1场有效雨后,十字花科植物占有明显的优势;对1年生植物来说,路径区的密度比其它两个微生境都较高,这可能由于路径区常被干扰,一些多年生植物不能生存,另对多年生禾草和伞形科植物来说,其分布没有微生境差异。

在干旱气候的地中海地区,雨量具有不可预测性,为了适应这种气候,很多植物种子具有双面下注(Bet-hedging)策

略^[22],部分种子通过休眠渡过不利时期。雨量是关系种子萌发的一个重要因子,分析了每次雨量与幼苗出现数目、累积雨量和累积幼苗出现数量之间的关系,发现每次雨量与幼苗出现数目之间没有明显的关系,但 p 值虽然大于 0.05,但接近 0.05,说明雨量对打破种子的休眠是很重要的,足够的雨量可打破大多数种子的休眠。分析也说明:累积雨量和累积幼苗出现数量之间也没有显著的关系。

4 结论

- (1)不同微生境的幼苗密度、物种多样性和物种丰富度都具有显著的差异。
- (2)除了多年生禾草和伞形科植物外,其余各功能群的幼苗密度也显示显著的微生境差异。
- (3)各微生境除了植物种的组成有所差异外,较多的优势种的幼苗密度也具有显著的微生境差异。
- (4)不仅每次观测的幼苗密度呈现显著的微生境差异,大多数功能群也显示明显的微生境差异。
- (5)不同微生境幼苗的出现不是同步的,灌丛下幼苗出现有滞后现象。

References:

[1] Russell S K, Schupp E W. Effects of microhabitats on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos*, 1998, **81**: 434~443.

[2] Fowler N L. What is a safe site? neighbor, litter, germination date and patch effects. *Ecology*, 1988, **69**: 947~961.

[3] Schupp E W. Seed-seedling conflict, habitats choice and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 1995, **82**: 399~40.

[4] Schupp E W, Fuentes M. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 1995, **2**: 267~275.

[5] Alpert P & Mooney H A. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. *Vegetatio*, 1996, **122**: 83~93.

[6] Lavorel S, Debussche M, Lebreton J D, *et al.* Seasonal patterns in the seed bank of Mediterranean old-fields. *Oikos*, 1993, **67**: 114~128.

[7] Russi L, Cocks P S, Roberts E H. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology*, 1992, **29**: 763~771.

[8] Gitay H, Noble I R. What are functional types and how should we seek them? In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I, eds. *Plant Functional Types: Their relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 3~193.

[9] Grime J P. Seed banks in ecological perspective. In: Leck, M. A. , V. T. Parker and R. L. Simpson eds. *Ecology of soil seed bank*. San Diego: Academic Press, 1989. XVI~XXI.

[10] Augspurger C K, Franson S E. Input of wind-dispersed seeds in light-gaps and forest sites in a neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology*, 1988, **4**: 239~252.

[11] Wilson M F, Crome F H. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 1989, **5**: 301~308.

[12] Kemp P R. Seed bank and vegetation processes in deserts. In: Leck M A, Parker V T, Simpson R L, eds. *Ecology of soil seed banks*. San Diego: Academic Press, 1989. 257~282.

[13] Kigel J. Seed germination in arid and semiarid regions. In: Kigel J, Gali G, eds. *Seed Development and Germination*. New York: Marcel Dekker Inc. , 1995. 645~699.

[14] Reichman J. Spatial and temporal variation of seed distribution in Sonoran desert soils. *Journal of Biogeography*, 1984, **11**: 1~11.

[15] Thompson K. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acid grassland. *Journal of Ecology*, 1986, **74**: 733~738.

[16] Ido Izhaki, Gidi Ne'eman. Soil seed banks in Mediterranean pine forest. In: Ne'man G, Traubaud L, eds. *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutica Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Leiden: Backhuys Publishers in Netherlands. 2000. 167~181.

[17] Yu S L, Sternberg M, Jiang G M, *et al.* Heterogeneity in soil seed banks in a Mediterranean coastal sand dune. *Acta Botanica Sinica*, 2003, **45**(5): 536~543.

[18] Shumway S W. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia*, 2000, **124**: 138~148.

[19] Gutterman Y. *Seed germination in desert plants*. Springer, New York, 1993.

[20] Baskin C, & Baskin J M. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, California: Academic Press, 1998.

[21] Tielbrger K, Kadmon R. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 2000, **81**(6): 1544~1553.

[22] Thomas P. Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. *The American Naturalist*, 1993. **142**: 474~487.