

山地常绿落叶阔叶混交林种子雨的地形格局

沈泽昊, 吕楠, 赵俊

(北京大学环境学院生态学系、北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

摘要:种子雨是森林群落更新繁殖体的主要来源。而地形对植被空间格局异质性的影响机制之一,就是作用于种子雨的空间分布。为了在亚热带山地常绿落叶阔叶混交林群落中检验这一假设,在湖北宜昌市大老岭国家森林公园内、海拔 1300~1495m 之间的一片天然次生林内进行野外比较观测实验。选择 10 个不同的地形部位,在每一点设置重复(5 个)的种子雨收集器,在种子雨期间定期收集并记录种子雨的种类及数量。2001、2002 年的观测数据分析表明:(1)种子雨密度和物种丰富度在不同地形坡位、坡形上差异显著,都沿山脊-山坡-山谷梯度和凸坡-平坡-凹坡梯度而减小;(2)种子雨的密度和物种丰富度受坡向和坡度的影响不显著;(3)种子雨和乔木层物种构成的相似性与坡位和坡形呈显著的正相关;与坡度呈不显著的负相关,与坡向值间存在非线性关系;(4)地形影响种子雨扩散的可能机制包括,影响不同种类母树的分布及其密度格局,影响不同坡位或坡形上分布的母树种子生产的强度和节律,影响风力的方向和大小的分布,从而形成水平方向种子流的源-汇分化。

关键词:种子雨;地形;密度;多样性;相似性

The topographic pattern of seed rain of a mountain mixed evergreen and deciduous forest community

SHEN Ze-Hao, LÜ Nan, ZHAO Jun (Department of Ecology, College of Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(9): 1981~1987.

Abstract: Seed rain is the primary origin of regenerative propagators of forest communities. Just by affecting the spatial distribution of seed rain as one of the underlying mechanisms, topography has influences on the spatial heterogeneity of vegetation. To test the hypotheses on account of the mountain mixed evergreen broadleaved and deciduous forest community in subtropical region, we conducted a field comparative measurative experiment from 2001. We set 5 repeated seed-collection traps randomly at each of 10 selected topographic positions in a natural secondary forest dominated by *Fagus lucida* between 1300m~1495m in elevation, which belongs to the National Dalaoling Forest Park. We investigated the canopy structure of the community above each group of seed traps, and collected seeds every two days during the seed rain period. The analyses on the data of 2001~2002 showed: (1) The density and species richness of seed rain were distinctly varied between both slope positions and slope shapes, showing a decreasing trend along the gradient of ridge-side slope-valley bottom vertically, and convex-plain-concave horizontally. (2) The exposure and gradient of slope did not show distinct effects on the density and species richness of seed rain. (3) There was a distinct positive correlation between the similarity index of species composition between seed rain and arbor species of community, and slope position and slope shape, a non-distinct negative correlation between that and slope gradient, and a non-linear relationship between that and slope exposure. (4) Through following aspects the topography may have distinct effects on the process of seed dispersal: the distribution of different tree species and their spatial patterns of density, the strength and temporal rhythm of seed production on different slope positions and shapes, the spatial pattern of wind strength and direction. The topographical effects induced a horizontal source-sink differentiation of seed flux.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30000024)

收稿日期:2004-03-27; **修订日期:**2004-07-03

作者简介:沈泽昊(1968~),男,博士,副教授,主要从事植物生态学,景观生态学研究。

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30000024)

Received date: 2004-03-27; **Accepted date:** 2004-07-03

Biography: SHEN Ze-Hao, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant ecology and landscape ecology.

Key words: seed rain; topographic pattern; density; species composition; diversity

文章编号: 1000-0933(2004)09-1981-07 中图分类号: Q149, Q948, S718.5 文献标识码: A

种子扩散是植物种群动态中一个重要的生态学过程。植物通过不同方式的种子扩散改变其种群格局和分布范围,并为随后的一系列生态过程提供模板,如竞争和交配行为等^[1, 2]。种子扩散由于在种群动态、基因多样性维持、物种特化和生物多样性保护中的重要意义而被广泛关注^[3]。群落的物种多样性及其动态不仅取决于种内与种间竞争,还依赖于种源的散布和更新的成功。生境中一个物种的缺乏可能不是生境选择或种间排斥的结果,而是因为其繁殖体不能够到达该生境。生殖限制(colonization limitation)或扩散限制(dispersal limitation)已被证明是决定群落演替动态、群落多样性和构成,以及冰川消失后群落长期动态的重要因子^[4]。

种子扩散过程既受扩散方式、株高、种实大小及种实产量等母株自身的传播特性制约,又受风、动物、流水及由地形产生的环境空间异质性的影响^[5]。Kareiva 提出,空间是生态学理论的最后前沿^[6]。空间格局与动态已经成为当前种群生态学研究的热点领域,人们对空间生态学的关注为种子扩散提供了新的研究方法。Janzen 和 Connell 的相关假说最先从种子存活率的角度阐述植物更新与种子扩散在空间上的关系^[7, 8]。目前一些理论生态学家已经开始探讨与多样性格局密切相关的扩散过程和生境异质性的地位。与光、热、水、营养物质等一样,空间也被视为一种重要的资源^[4, 9, 10]。

地形是环境时空异质性的主要来源之一。不仅导致了光、热、水、养分等生境条件的空间再分布,也对景观中的物质(如水土)、能量(如风)和繁殖体流产生影响^[11, 12]。这些因素必将显著作用于植物种子扩散过程。如重力作用下,沟谷生长的植物种子雨很难分布到更高的坡位;不同地形部位风力的大小与方向的差异,对不同大小和形态与结构的种子传播也可能带来明显不同的后果。

但是,扩散对于某个阶段种子数量和格局的贡献并不能够反映它对下一个阶段种群格局的贡献,所以从整体上评价扩散对于种群过程的意义必需包含种群过程的不同阶段^[13],如种子扩散沉降和种子萌发、幼苗生长等一系列生态过程。本研究着重评价种子雨的空间异质性,并试图检验以下假设:森林群落的种子雨存在与地形变化相关的空间格局,并成为地形控制植被空间分异的途径之一。

2 样地概况

本研究的野外工作地点在湖北宜昌市大老岭国家森林公园内,该区域自然环境情况见文献^[14]。观测样地选择大老岭南坡海拔 1300~1495m 之间(亮垭)的一片成熟的天然次生林内。由于地形比较陡峭,这一森林片段在 20 世纪 60 年代国营林场建立以来一直没有被砍伐。其群落类型为以亮叶水青冈(*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 folgeri*)、短柄栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)和四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)等落叶树及粉白杜鹃(*Rhododendron augustinii*)、尖叶山茶(*Camellia cuspidata*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、茶条果(*Symplocos phyllocalyx*)、交让木(*Daphniphyllum macropodum*)、宜昌楠(*Machilus ichangensis*)等常绿树种。

3 研究方法

3.1 野外调查取样

3.1.1 种子雨观测实验设计 用径粗 6mm 的粗铁丝围成面积 1m² 的圆框,下面用孔径 2mm 的塑料窗纱围成深 0.6m 的口袋,底部封口。将样框支起至口部中心距地高 1m,使口部水平。

种子雨的观测从 2001 年 9 月 2 日开始,收集频率为:2001 年 9~12 月,2d/次;2002 年 1~2 月,10d/次;2002 年 3~4 月,15d/次;2002 年 5~7 月,10d/次。2002 年 7 月初结束第一年的观测。因第 1 年观测发现种子雨为单峰形式,在冬季结束,故第 2 年的观测从 2002 年 8 月 4 日开始,每 2 天收集 1 次种子,至 2002 年 12 月 1 日,连续 5 次种子雨记录为零时停止。

考虑地形的坡向、坡位、坡度方面的梯度变化,选择了 10 种地形组合部位,在每一地点随机布设 5 个 1m² 的重复样框,标记样框顺序号,依次序进行种子雨收集(表 1)。取样地点坡向、坡度采用罗盘实测;坡形和坡位根据目测划分为坡位:1 谷底,2 坡脚,3 坡中部,4 坡脊,5 坡顶;坡形:1 凹坡,2 平坡,3 凸坡。

在种子雨期间每隔 1 天观察取样 1 次,并清除样框内的枯枝落叶。

3.1.2 群落乔木层调查 在整个取样区域范围内调查并记录全部的乔木种类。在各种子雨收集地点,以 10m×10m 的样方调查群落乔木层物种结构,记录所有胸径>2.5cm 的植株的胸径、高度和株数。

3.2 数据分析

种子雨密度 $d(\text{粒}/\text{m}^2) = \text{种子数}(\text{粒}) / \text{样框面积}(\text{m}^2)$

种子雨物种丰富度 $r(\text{种}/\text{m}^2) = \text{物种数}(\text{种}) / \text{样框面积}(\text{m}^2)$

群落乔木层与种子雨物种构成的相似性(Jaccard 系数 R)

$$R = C / (A + B + C)$$

式中, A 为仅在乔木层出现种数, B 为仅在种子雨中出现种数, C 为共有种数。

3.3 差异检验

由于种子雨的收集样框按地形部位集中设置,所以样本的分布呈聚集格局,其概率分布曲线不能以正态分布拟合。因此本文中对样本组间差异的显著性检验采用非参数方法,即:多个独立样本的 Kruskal Wallis 检验^[15]。根据不同的地形因子将样本分组,检验样本的组间差异。Kruskal Wallis 的计算基于秩数据,其原假设和对立假设分别是:

- H_0 若干样本来自大小没有明显差异的总体;
- H_1 若干样本来自大小有明显差异的总体。

计算统计量 H ,从卡方分布表查得检验的临界值,如果 $H > \chi^2_{\alpha[k-1]}$,则可拒绝原假设,即证实 k 个总体大小有差异,本文中 k 值均为 3。

本检验过程通过数学统计软件 Spss11.0 实现。

4 结果与分析

4.1 不同地形部位种子雨组成及各种的密度

种子雨组成主要是群落优势种和常见的伴生种,10 个取样点种子雨的物种构成及各个种的种子雨密度见表 2。2001 年和 2002 年,群落乔木种种子雨平均密度分别为 18.44 粒/ m^2 和 31.96 粒/ m^2 ;两年均值为 25.20 粒/ m^2 。包含的物种数分别为 15 种和 10 种,两年累计出现 19 种。种子雨密度及其物种构成表现了很明显的年际变化。各样点的种子雨物种构成差别也很大。表现了种子雨时空格局的强烈异质性。

表 1 10 个种子雨收集地点的地形特征

Table 1 The micro-topographic characteristics of 10 sites of seed rain collecting

样点 Site	样地 Name of site	样框数 No. of Posi- plot	坡位 tion	坡形 Shape	坡度 Slope	坡向 Direc- tion
S ₁	顶峰 Peak	5	5	3	20.5	SW
S ₂	北坡山脊 South ridge	5	4	3	23.5	N
S ₃	北坡沟槽 Northward valley	5	3	1	33.9	N
S ₄	东坡 Eastern slope	5	3	2	45.2	E
S ₅	东槽 Eastern valley	5	3	1	34.5	E
S ₆	北坡平脊 Northward horizon ridge	5	3	3	13.0	N
S ₇	东南宽谷 Southward valley	5	2	1	20.0	SE
S ₈	东南槽谷 Southeast valley	5	1	1	20.0	SE
S ₉	东南坡 Southeast slope	5	3	2	33.5	SE
S ₁₀	东南山脊 Southeast ridge	5	4	3	33.4	SE

表 2 10 个样点种子雨的密度及物种构成

Table 2 The mean density and species composition of seed rains on 10 collecting sites

种名 Species		种子雨密度 Density of seed rain (seeds/ m^2)										合计 total
		S ₁	S ₂	S ₃	S ₄	S ₅	S ₆	S ₇	S ₈	S ₉	S ₁₀	
巴东栎 <i>Quercus engleriana</i>			3.4						0.1			3.5
灯台树 <i>Cornus controversa</i>						0.9						0.9
短柄 栎 <i>Quercus serrata</i> var. <i>brevipetiolata</i>		27.3	12.5				0.2				0.3	40.3
华中山柳 <i>Clethra fargesii</i>		0.1		0.1	0.3	1.1		0.2		0.1	0.6	2.5
交让木 <i>Hamamelis mollis</i>						0.1						0.1
亮叶水青冈 <i>Fagus lucida</i>		27.6	16.8	33.7	2.9		13.1	0.5		1.2	95.8	
毛肋杜鹃 <i>Rhododendron augustinii</i>							0.2					0.2
茅栗 <i>Castanea seguinii</i>					14.0				3.3		0.3	17.6
美脉花楸 <i>Sorbu caloneura</i>											0.2	0.2
青稠 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>										0.2		0.2
青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>								0.5				0.5
山茱萸 <i>Fructus Corni Macrocarpium officinale</i>						1.1			0.6			1.7
石灰花楸 <i>Sorbus folgneri</i>		1.0	0.4		11.9					0.2	17.6	31.1
四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>						0.3			0.2	0.3		0.8
吴茱萸五加 <i>Acanthopanax evodiaefolius</i>		44.6	4.7	0.3			2.0					51.6
五裂槭 <i>Acer oliverianum</i>			0.6	0.5	0.4			1.2		0.1	0.1	2.9
细枝枹 <i>Eurya loquaiana</i>								0.1				0.1
小果南烛 <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>lanceolata</i>			0.2									0.2
锥栗 <i>Castanea henryi</i>			0.5				1.3					1.8
2001 年	密度合计 Sum of density	89.8	14.0	14.6	10.6	7.0	7.0	4.2	2.6	1.8	32.8	
	种数 Species number	4	4	3	3	5	2	5	4	5	4	15
2002 年	密度合计 Sum of density	111.4	64.2	54.6	48.4	0.0	26.6	0.8	5.8	0.0	7.8	
	种数 Species number	4	7	2	4	0	5	1	1	0	3	10
两年平均密度	Average density	100.6	39.1	34.6	29.5	3.5	16.8	2.5	4.2	0.9	20.3	25.2
种数合计	Sum of species number	5	8	4	5	5	6	5	4	5	7	19

10 个样点之间,平均种子雨密度值的差异很大,从 0.9 粒/ m^2 到 100.6 粒/ m^2 。种子雨密度的种间差异也很显著,亮叶水青冈、吴茱萸五加、短柄 栎、石灰花楸、茅栗居前 5 位,其种子雨密度之和占全部种子雨密度总和的 93.81%。

4.2 种子雨密度的地形格局

为了研究坡位、坡形、坡向、坡度 4 种地形因子对种子雨密度空间分布的影响,分别以这 4 种因子为分类变量,将十个取样地点的 50 个样框分组统计,按地形因子逐一检验不同类别间种子雨密度是否存在显著差别。

4.2.1 不同坡位的种子雨密度 根据坡位将样本点分为顶脊(S_1, S_2, S_6, S_{10})、山坡(S_3, S_4, S_9)和山谷(S_5, S_7, S_8)3 组。3 个坡位 2001 年、2002 年和两年平均的种子雨密度差异显著性检验表明(表 3):2001 年,各组在 0.05 显著性水平上差异不显著,而 2002 年差异非常显著($p < 0.001$)。两年平均结果则表明:不同坡位之间种子雨密度存在显著差异,大小顺序:顶脊 $>$ 山坡 $>$ 山谷(图 1)。

4.2.2 不同坡形的种子雨密度 根据坡形将样本点分为凸(S_1, S_2, S_6, S_{10})、平(S_4, S_9)、凹(S_3, S_5, S_7, S_8)3 组,比较不同坡形上种子雨的密度。结果同样表明(表 3),2001 年在 0.05 显著性水平上差异不显著,2002 年差异非常显著($p < 0.001$)。不同坡形之间种子雨密度的两年平均值存在显著差异,其大小顺序:凸 $>$ 平 $>$ 凹(图 1)。

4.2.3 不同坡向的种子雨密度 根据取样点的坡向样本点分为阳坡($S_1, S_2, S_8, S_9, S_{10}$)、阴坡(S_3, S_6, S_7)和半阴半阳坡(S_4, S_5)3 组。2001 年、2002 年和两年平均结果都表明,在 0.05 显著性水平上,坡向对种子雨密度分布的影响不显著,阴坡、阳坡以及与半阴半阳坡之间种子雨密并无差异。

4.2.4 不同坡度的种子雨密度 图 2 显示了 2001 年、2002 年及两年平均的种子雨密度随样点坡度的变化。在 20° 附近有一些明显的高值,对应于顶脊坡位。2001 年、2002 年及两年平均的种子雨密度与坡度的 Pearson 相关系数分别为 -0.030 , -0.081 和 -0.108 ,虽有负的相关关系,但统计检验均不显著($N=50$)。表明种子收集样框地点的坡度对种子雨密度没有显著的影响。

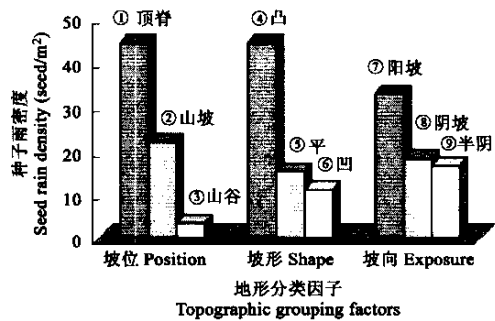


图 1 2001、2002 年平均种子雨密度的地形格局

Fig. 1 The average contrasts of seed rain density between the classes of slope position, shape and direction in 2001 and 2002

表 3 按 3 类地形因子划分组间种子雨密度差异的 Kruskal Wallis 检验

Table 3 Kruskal Wallis Test of the seed rain density between the sample groups sorted with 3 topographic factors

年份 Year	分组因子 Grouping factor					
	坡位 Position		坡形 Shape		坡向 Exposure	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
2001	5.216	0.074	4.759	0.093	0.088	0.957
2002	20.043 **	0.000	12.615 **	0.002	0.986	0.611
平均 Average	18.869 **	0.000	13.012 **	0.001	0.406	0.816

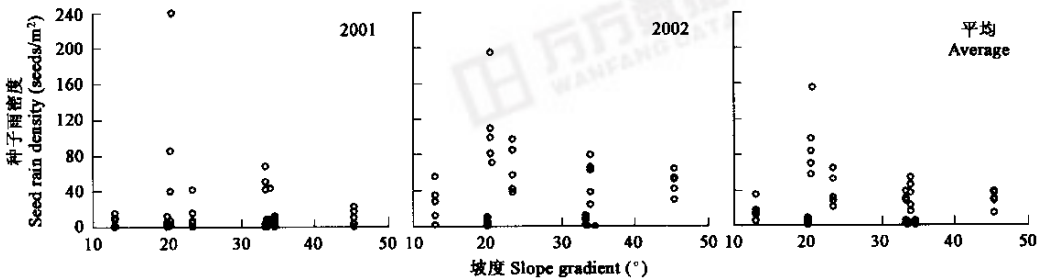


图 2 坡度与种子雨密度的相关性

Fig. 2 Correlation between the density of seed rain and slope gradient

4.3 种子雨物种丰富度的地形格局

4.3.1 种子雨物种丰富度与坡位、坡形和坡向的关系 统计每个地形点上 5 个重复样框中种子雨的物种构成。各样点之间和同一样点两年间种子雨的物种数都存在差别,其中 S_5, S_9 两点的样框 2002 年没有收集到种子雨。由于不同物种有不同的种子结实量和结实周期,两年种子雨累计出现的物种更能代表不同样点种子雨的物种组成。两年累计结果减小了各点间物种丰富度的差别(表 4)。

按上述方法对样点分组,分析坡位、坡形、坡向与种子雨物种丰富度的关系。每组物种数采用组内各样点全部样框中两年累

积出现的物种数。Kruskal Wallis 检验的结果表明(表 4):

- (1)坡位因子 不同坡位的种子雨物种丰富度差异显著,大小顺序:顶脊>山坡>山谷。
- (2)坡形因子 不同坡形的种子雨物种丰富度差异显著,大小顺序:凸>平>凹。
- (3)坡向因子 不同坡向的种子雨物种丰富度无差异显著。

4.3.2 种子雨物种丰富度与坡度的关系 图 3 显示了在坡度梯度上种子雨物种丰富度的变化,两年累积的物种丰富度与坡度之间呈负相关关系,但相关性并不显著($R^2=0.0013$),表明坡度对种子雨的物种丰富度无显著影响。

4.4 种子雨与群落冠层的物种相似性

计算各组样本的种子雨物种组成与其上层乔木物种组成相似性的 Jaccard 系数 R_{s-c} ,以之测度种子雨水平扩散的强度。10 个样点上 R_{s-c} 的最大值为 0.52,最小值为 0,表明种子雨降落过程中的侧向扩散过程非常明显,并存在空间差异(表 5)。

分别按坡位、坡形、坡度、坡向将 10 个样点分组,分析 R_{s-c} 值与这些地形因子的关系。图 4 表明,随着坡位升高,种子雨的物种构成与群落冠层的物种构成相似性增大($R^2=0.206, p<0.05$);同样,从凹坡到平坡到凸坡,种子雨和群落冠层的物种构成相似性上升($R^2=0.523, p<0.05$);随着坡度增大,两方面的物种构成相似性有减小的趋势,但统计相关性并不显著($R^2=0.060$);坡向的情况有所不同,随着坡向由北坡(阴坡)转向东坡(半阴坡)再转向南坡(阳坡),种子雨与群落冠层的物种构成相似性先减小后增大,表现了一种非线性关系,这种变化似乎与坡向与主导风向间的差异有关。因为大老岭地区的主导风向为东南风和西北风,可能在东、西方向的风力较大,导致侧向扩散更显著。

5 讨论

种子雨扩散包括 1 次和 2 次扩散两个阶段。1 次扩散指植物种子成熟后由重力、风、水、动物等外力携带或果实爆裂、喷射,离开母树运动,并最终降落地面的过程。2 次扩散是指种子在土壤表面的水平运动和向土壤深层的垂直运动过程。本文研究是针对地形对种子 1 次扩散过程的影响。母树的空间分布是导致种子雨的格局差异的主要原因之一^[16],因此地形通过影响森林群落的空间异质性,而导致种子雨数量和构成在空间分布上的非随机性;另一方面,地形带来地表能量流动的差异,如风、水流的强度和方向,作用于不同形态特性的种子,从而形成不同的种子雨分布格局。Wagner 发现风播(通常轻而小,或具翅)的种子对林窗植被演替产生明显的影响^[17]。

种子雨的密度取决于成熟母树的密度,和种子雨下落过程中的侧向扩散程度。对同一地区植物群落结构地形格局的研究发现,沿山脊线和凸坡部位林窗干扰更少,林相更整齐,群落更成熟,而沟谷两侧刚好相反。因此成熟母树的密度沿山脊-山坡-山谷、凸-平-凹坡降低可能是种子雨密度表现出相同梯度的原因之一。坡向与种子雨密度的不相关反映坡向对成熟母树密度没有显著影响。而坡度与种子雨密度的负相关关系可能因为陡坡上树木密度较小,但由于种子雨样框口部水平设置,不显著的关系表明,坡度对投影面积上的树木密度及种子雨密度的影响可能不显著。

种子雨的物种丰富度同样遵循沿山脊-山坡-山谷、凸-平-凹坡的地形梯度减小的特点,其原因可能有 3 方面:①在同样的地形梯度上,群落冠层的物种丰富度存在相似的规律;②冠层物种丰富度不存在类似的梯度;但在凸坡或较上坡位,植物结实的种类较多,而在下坡位由于光照等生境条件的影响,平均每年结实的种类较少;或③存在某种外在动力,使种子雨在降落过程中,有向凸坡和上坡位集中的趋势。然而,沈泽昊等对同一地区的研究发现,群落乔木层的 α 多样性通常在上坡位较小,中下坡位较大^[9]。图 4 也表明群落冠层种数与种子雨种数之间只存在不显著的负相关,故第 1 种可能不成立。而重

表 4 按 3 类地形因子划分组间种子雨物种丰富度差异的 Kruskal Wallis 检验

Table 4 Kruskal Wallis Test of the seed rain species richness between the sample groups sorted with 3 topographic factors

	分组因子 Grouping factor		
	坡位 Position	坡形 Shape	坡向 Exposure
χ^2	14.920 **	15.233 **	1.158
P	0.001	0.0001	0.560

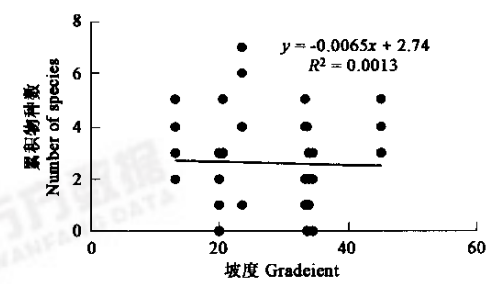


图 3 坡度与种子雨物种丰富度的相关性
Fig. 3 Correlation between the species richness of seed rain and slope gradient

表 5 10 个样点种子雨和群落乔木层的物种组成及其 Jaccard 系数 R_{s-c}
Table 5 The species compositions of seed rain and canopy and their Jaccard coefficient R_{s-c}

样点 Site	S ₉	S ₂	S ₆	S ₁	S ₁₀	S ₈	S ₃	S ₄	S ₅	S ₇
A	5	4	5	4	5	12	8	7	6	4
B	0	3	2	2	3	1	2	4	5	5
C	5	5	4	3	4	3	2	1	0	0
R_{s-c}	0.5	0.42	0.36	0.33	0.33	0.19	0.17	0.08	0	0

A: 仅见于乔木层 Only in canopy; B: 仅见于种子雨 Only in seed rain; C: 种子雨和乔木层共有 Common in seed rain and canopy

力的影响使得种子向凸坡或上坡位集中的可能性也难以成立。因此,种子雨物种丰富度沿坡位或坡形梯度变化的特征,有可能与不同坡位上树种的种子生产的节律差异有关。

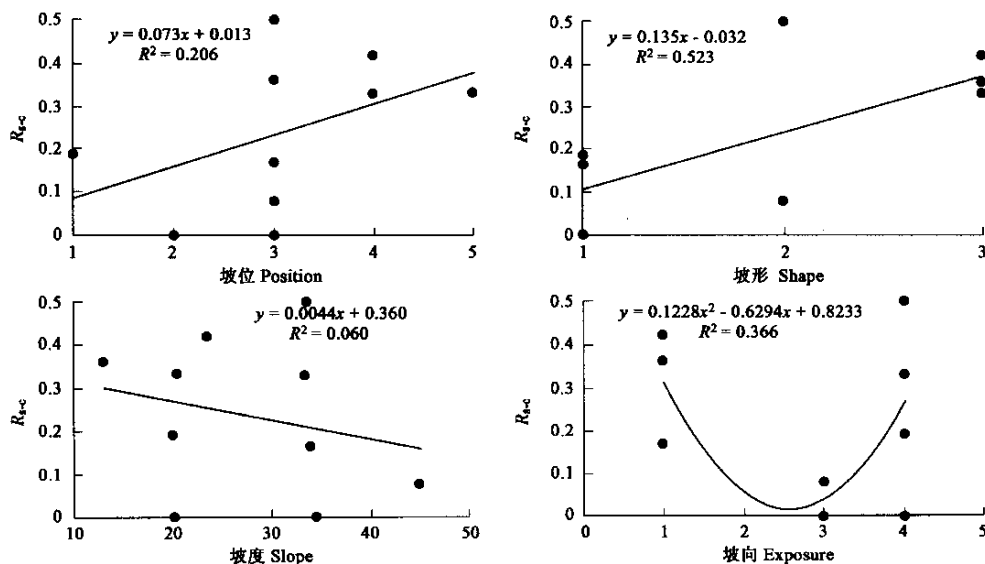


图4 种子雨和群落冠层物种构成的相似性与地形要素的关系

Fig. 4 The effects of topographic factors on the similarity of species composition between seed rain and the canopy of community

样框内收集到的种子来源于当地和周边的树木产生的种子雨。由于种子雨在下落过程中可能存在侧向的扩散,种子雨和群落冠层物种构成的相似性 R_{sc} 越大,说明当地树木对种子雨的贡献越大; R_{sc} 越小则说明周边扩散的种子雨贡献越大。图4显示, R_{sc} 沿山脊-山坡-沟谷,或凸坡-平坡-凹坡的梯度减小,及其与坡向的非线性关系表明,在山地种子扩散过程中,存在由正地形(高坡位、凸坡)向负地形(低坡位、凹坡)的净传输过程,这可能是垂直方向的重力作用与水平方向风力作用的综合结果。因此,本文数据的分析结果表明,在种子传播的第1阶段(种子雨阶段),地形可能通过对风力的影响导致了水平方向种子流的源-汇分化。但不同地形部位风的作用方向与大小,及其对不同类型种子扩散的影响还有待进一步的实验研究加以证实。

6 结语

上述分析表明,山地地形对种子雨扩散过程产生了明显的影响。各个地形因子(坡位、坡形、坡向和坡度)共同起作用。

(1) 种子雨密度受到坡位和坡形的显著影响。种子雨密度顺序:顶脊>山坡>山谷;凸坡>平坡>凹坡。坡向和坡度对种子雨密度分布无显著影响。

(2) 种子雨的物种丰富度受到坡位和坡形的显著影响。种子雨物种丰富度顺序:顶脊>山坡>山谷;凸坡>平坡>凹坡。种子雨的物种丰富度分布与样点坡度和坡向无显著相关性。

(3) 种子雨和群落冠层物种构成的相似性受坡形、坡位的显著影响。其物种构成的相似性与坡位和坡形值显著正相关、与坡度值呈不显著的负相关,与坡向存在非线性相关关系。

(4) 地形通过影响不同种类成熟母树的分布及其种群密度来影响种子雨的空间格局;不同地形部位树木的种子生产强度和年际周期可能存在差别;地形还可能通过风力作用的差异,使群落种子雨的水平扩散方向偏离随机格局,形成从正地形向负地形的种子流。

References:

- [1] Buege D J. The flying sunflower: a seed dispersal project. *Science Activities*, 1999, **35**(4): 10~12.
- [2] Lu C H. Review on the study of relationship between natural regeneration of Korean Pine and animals. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, **22**(1): 49~53.
- [3] Kisdi E. *Dispersal: Risk spreading versus local adaptation*. The American Naturalist, 2002.
- [4] Tilman D and Kareiva P, eds. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*, Princeton University Press, 1997.

[5] Han Y Z, Wang Z Q. Spatial pattern of Manchurian ash seed dispersal in secondary hardwood forests. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(1): 51~57.

[6] Kareiva Peter. Space: The Final Frontier for Ecological Theory. *Ecology*, 1994,**75**(1):1.

[7] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 1970,**104**: 501~528.

[8] Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine mammals and in rain forest trees. In: Boer, P.J. and Gradwell, G. R. , eds,*Dynamics of Populations*. PUDOC, 1971. 298~310.

[9] Childress W M. Predicting dynamics of spatial automata models using Hamiltonian equations. *Ecological Modeling*, 1997, **96**: 293~303.

[10] Holmes E E, Lewis M A, Banks J E, *et al.* Partial differential Equations in Ecology: Spatial Interactions and Population Dynamics. *Ecology*, 1994,**75**(1): 17~29.

[11] Formann R T T and Godron M. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons,1986.

[12] Swansond F J, Kratz T K, & Caine N. Landform effects on ecosystem patterns and processes. *Bioscience*, 1988,**38**(2): 92~98.

[13] Harrison M A, *et al.* Dynamical mechanism for coexistence of dispersing species. *Journal of theoretical Biology*, 2001,**213**: 53~72.

[14] Shen Z H, Zhang X S, Jin Y X. The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica*,2000, **42**(10):1089~1095.

[15] Tao S. *Applied Statistics*. Beijing: Chinese Environmental Science Press,1994.

[16] Han Y Z, Wang Z Q. Spatial pattern and process of seed bank of *Fraxinus mandshurica* in secondary hardwood forests. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002,**26**(2): 170~176.

[17] Wagner R H. The annual seed rain of adventives herbs in a radiation damaged forest. *Ecology*, 1965,**46**: 517~520.

[18] Shen Z H. A multiscale study on the vegetation~environment relationship of a mountain forest transect. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**: 461~470.

[19] Shen Z H, Zhang X S and Jin Y X. Spatial pattern analysis and topographical interpretation of species diversity in the forests of Dalaoling in the Three Gorges Region. *Acta Botanica Sinica*, 2000,**42**: 326~433.

参考文献:

[2] 鲁长虎. 动物与红松天然更新关系的研究综述. *生态学杂志*, 2003,**22**(1): 49~53.

[5] 韩有志,王政权. 天然次生林中水曲柳种子的扩散格局. *植物生态学报*,2002,**26**(1): 51~57.

[14] 沈泽昊,张新时,金义兴. 三峡大老岭地区森林植被的空间格局分析及其地形解释. *植物学报*,2000,**42**(10):1089~1095.

[15] 陶澍. *应用数理统计学*. 北京:中国环境科学出版社,1994.

[16] 韩有志,王政权. 天然次生林中水曲柳种子库的空间格局与过程. *植物生态学报*,2002,**26**(2): 170~176.

[18] 沈泽昊. 亚热带山地森林样带植被-环境关系的多尺度分析. *生态学报*,2002,**22**(4):461~470.

[19] 沈泽昊,张新时,金义兴. 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. *植物学报*,2000,**42**(6):620~627.