

长白山阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林种子雨 组成及其季节动态

张 健^{1,2}, 郝占庆^{1,*}, 李步杭^{1,2}, 叶 吉^{1,2}, 王绪高¹, 姚晓琳^{1,2}

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所 沈阳 110016; 2. 中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要: 为了解阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林的种子雨组成及其在时间和空间上的动态变化, 在长白山阔叶红松林 25 hm² 样地内, 设置了 150 个种子收集器, 收集掉落于种子收集器中的果实、种子等。所有收集到的样品分别鉴定其种类并分为成熟种实、未成熟种实、花序和果实或种子碎片及其附属物 4 类, 计算各类别的数量, 而后分别烘干称重。从 2005 年 6 月到 2006 年 11 月, 共收集到隶属 11 科 12 属 20 种的种实及其生殖器官残体。累计收集到 121291 粒种实, 其中成熟种实 23147 粒, 仅占所有种实总个体数的 19.1%。种实数最多的树种是紫椴 (*Tilia amurensis*) 和水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*), 两个树种种实的个体数占总个体数的 90%。对 2006 年 5 月~11 月种子雨季节动态的分析发现: 种实在 7 月中旬至 10 月下旬数量极大, 但主要由未成熟种实组成; 在 10 月中旬出现成熟种实散落高峰, 但未成熟种实仍占一定的比例。按每个收集器收集到的成熟种实数统计, 成熟种实数量在 100~200 之间的收集器数量最多。按每个收集器收集到的树种数统计, 收集器中最多收到的树种数为 7, 树种数为 3 和 4 的收集器个数最多。对 6 个主要树种成熟种实所在收集器的空间分布进行分析发现, 紫椴和水曲柳的成熟种实在整个样地都有分布, 春榆 (*Ulmus japonica*)、糠椴 (*T. mandshurica*)、色木槭 (*Acer mono*) 和假色槭 (*A. pseudo-sieboldianum*) 则只在样地的局部区域收集到成熟种实。成熟种实的空间分布与母树的空间分布大都表现出明显的相关性, 表明这些树种的成熟种实并没有扩散到离母树较远的距离。

关键词: 种子雨; 种子扩散; 阔叶红松 (*Pinus koraiensis*) 林; 长白山

文章编号: 1000-0933(2008)06-2445-10 中图分类号: Q145, Q948, S718 文献标识码: A

Composition and seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest, Changbai Mountain

ZHANG Jian^{1,2}, HAO Zhan-Qing^{1,*}, LI Bu-Hang^{1,2}, YE Ji^{1,2}, WANG Xu-Gao¹, YAO Xiao-Lin^{1,2}

1 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2445 ~ 2454.

Abstract: To explore the composition and spatio-temporal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest, 150 seed traps were set up in a 25 hm² broad-leaved Korean pine mixed forest plot in Changbai Mountain. Seeds, fruits, anthotaxy and other in seed traps were collected, identified, and divided into four types, including mature seeds and fruits, immature seeds and fruits, anthotaxy, and others (e. g., seed capsule and seed

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30570306); 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX2-YW-430); 国家科技支撑计划资助项目 (2006BAD03A09)

收稿日期: 2007-04-05; **修订日期:** 2007-12-20

作者简介: 张健 (1982~), 男, 山西人, 博士生, 主要从事森林生态学。E-mail: jzhang04@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hzq@iae.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30471390), the Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-YW-430), and National Key Technologies R&D Program (No. 2006BAD03A09)

Received date: 2007-04-05; **Accepted date:** 2007-12-20

Biography: ZHANG Jian, Ph. D. candidate, mainly engaged in forest ecology. E-mail: jzhang04@163.com

fragment). They were counted, dried, and weighted by types. From June, 2005 to November, 2006, we collected 47 different types, belonging to 11 families, 12 genus, and 20 species. Total number of seeds and fruits was 121,291, including 23,147 mature seeds and fruits which accounted for 19.1% of the total. *Tilia amurensis* and *Fraxinus mandshurica*, two species with the most seeds and fruits, accounted for 90% of the total. Seasonal dynamics of seed rain from May 2006 to November 2006 were analyzed. We found that: there were the most number of seeds and fruits between 15 July and 25 October, but it was composed of immature seeds and fruits. In the middle of October, mature seeds and fruits reached their peak, but immature seeds and fruits still accounted for high proportion. When analyzing the number of mature seeds and fruits in each seed trap, there were 91 traps that contained 100—200 mature seeds and fruits, and 1 trap without any mature seed or fruit. When looking at the number of species in each seed trap, 7 species were the maximum species found in a trap, and usually 3 or 4 species were found in most of the traps. The spatial patterns of mature seeds and fruits of 6 dominant species were analyzed. We found that: mature seeds and fruits of *Tilia amurensis* and *Fraxinus mandshurica* distributed in the whole plot, while *Ulmus japonica*, *T. mandshurica*, *Acer mono* and *A. pseudo-sieboldianum* distributed in some parts of the plot. There were significant relationships between spatial patterns of mature seeds and fruits, and their parent trees, indicating that their mature seeds and fruits were not dispersed far from their parent trees.

Key Words: seed rain; seed dispersal; broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest; Changbai Mountain

种子扩散是植物更新的关键阶段^[1]。它影响种子密度、被捕食率、种子与母树的距离、种子到达的生境类型以及建成的植株将与何种植物竞争等,从而影响幼苗的存活和建成,最终影响植物种群的生长和繁衍^[2~4]。目前国内外关于种子扩散已有许多的研究,内容涉及种子雨的物种组成、时间和空间动态、扩散距离、物种生物学特性和环境条件对种子扩散的影响、与土壤种子库、幼苗幼树和母树的关系等^[5~12]。

然而,种子扩散的研究仍存在一些问题和不足。种子扩散的研究大多集中于对单个种群、单个季节以及较短距离的扩散,而较少考虑种子散落的生境条件、年季差异和种群内部以及种群之间的相互作用,这样的分析结果用来解释较大空间和较长时间尺度上的扩散过程必定失败^[13]。具体地说:(1)对于单个植株和林分的研究并不能完全反映整个种群的种子扩散格局。当多株母树聚集分布时,存在着较大的自相关尺度,这就造成了种子雨的相互重叠,会使空间格局聚集性增强^[9,14]。(2)大多数林木种子存在着明显的种子丰歉现象,即种子大小年。因此,在同一地点、对于同一个研究对象,适用的时空尺度不同,所得到的结论可能截然相反^[2,15]。(3)如果一个物种的种子扩散是未来该物种种群增长的模式,那么诸多物种的种子扩散就是一个群落动态变化的模式^[16]。种子扩散的研究目前还主要集中在对单个物种种群的研究,从群落动态变化的角度来开展种子扩散过程相关研究还比较欠缺^[13]。

美国热带雨林研究中心(the Center for Tropical Forest Science, CTFS)从 20 世纪 80 年代开始,在巴拿马 Barro Colorado 岛(BCI)的热带雨林建立了一块面积 50 hm²的长期监测样地,对样地内所有胸径 ≥1cm 的木本植物进行了详细准确的调查,之后每 5a 复查 1 次^[17,18]。1987 年在 BCI 样地内设置了 200 个种子收集器,进行种子雨的收集。13a 的研究发现,314 个树种中只有 3 个树种的种子每年在全部种子收集器中出现,88% 的树种的种子没有在所有的收集器中出现,他们认为该森林中的植物普遍存在着种子散布限制,大多数的植物无法将其种子传播到合适的生境^[19]。大样地尺度上种子收集工作的开展,克服了以前研究种子扩散单种群、短时间的不足^[4,13]。通过对从种子扩散到个体定植的整个过程的大范围长期监测,连接了种群和群落维持与更新的各个重要环节^[14,20,21]。

参照 CTFS 热带雨林研究样地的技术规范,中国科学院生物多样性委员会于 2004 年组建了中国森林生物多样性监测网络,在中国从南到北的主要森林类型建立了 4 块 20~25 hm² 的森林样地。长白山阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林样地是该网络中最早建立起来的样地,是这 5 块样地中温带地区唯一的一块,也是目前温带地区面积最大的一块森林样地。

阔叶红松林是长白山地区的地带性植被,对其更新规律的研究可以为阔叶红松林的保护、可持续经营和次生林的恢复提供重要的科学依据。以前对于阔叶红松林更新的研究,主要集中在林隙、干扰等在森林更新中的作用^[22,23],大多数只调查林内幼苗幼树的短期动态变化。而关于种子雨这一森林更新的关键环节的研究则涉及不多,只有对红松(*Pinus koraiensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica* Maxim.)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)和刺五加(*Acanthopanax senticosus*)种子雨的一些相关报道^[9, 24~27]。本研究以长白山阔叶红松林 25 hm²样地为基础平台,通过对样地内 150 个种子收集器所收集到的种子雨进行分类鉴定,并结合木本植物的空间分布格局,分析阔叶红松林种子雨组成及其季节动态。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究地位于长白山自然保护区北坡的阔叶红松林内,地理位置为 42°12' N、128°32' E。研究地区气候属于受季风影响的温带大陆性气候,冬季寒冷而漫长,夏季温暖多雨且短暂^[28,29]。年平均气温为 3.6℃,1 月份(最冷月)平均气温为 -15.6℃,7 月份(最热月)平均气温为 19.7℃;年平均降水量约为 700 mm,且多集中在夏季,约为 480~500 mm,冬季虽然降雪期很长,但降水量并不大。土壤为山地暗棕色森林土^[30,31]。该群落类型以红松、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳和色木槭(*Acer mono*)等为主要建群种,林分结构复杂,多形成复层混交林^[28,29]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地建立

2004 年夏,按照 CTFS 森林动态样地的操作规范,在长白山自然保护区内建立了一块 25 hm² (500 m × 500 m) 的温带阔叶红松林样地。该样地地理位置为 42°23' N、128°05' E,平均海拔为 801.5 m。样地物种组成丰富,垂直结构层次明显,林龄约 300a,主林层高约为 20~26 m,是典型的复层异龄林。利用全站仪把整个样地分成 625 个 20 m × 20 m 的样方,每个 20 m × 20 m 的样方再分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方,调查记录小样方内胸径大于或等于 1 cm 的所有木本植物的种类、胸径、坐标位置,并对其定位挂牌^[18]。第一次的调查结果表明,该研究样地共包括了 38902 棵个体,分属于 18 科 32 属 52 种,包括了阔叶红松林中的大部分树种^[32]。

1.2.2 种子收集器设置

2005 年 6 月,参照 BCI 热带雨林 50 hm²样地种子收集器的设置方法^[18, 19],在长白山 25 hm²阔叶红松林样地内,设置了 150 个种子收集器(图 1)。种子收集器的设置方案采用典型网格和环形结合的方法,该方法的优点是能以最小的路线到达样地内的每一点。在样地的边缘没有设置收集器,以避免边缘效应,保证种实大多都来自于样地内的母树。收集器相对均匀的分布弥补了 BCI 以及许多热带雨林样地只能在小区域内进行种子收集的不足。种子收集器由大小 75 cm × 75 cm 的收集框和网目 1 mm 的尼龙网组成。收集器离地面距离为 1 m,每个收集网面积为 0.56 m²,尼龙网底部离收集框 25 cm。

1.2.3 种子雨的收集、鉴定与分类

种子雨的收集从 2005 年 6 月开始。由于长白山特殊的气候条件,每年到 11 月上旬积雪开始为止,第 2 年 5 月积雪消失后开始新的收集。2005 年共收集 6 次;从

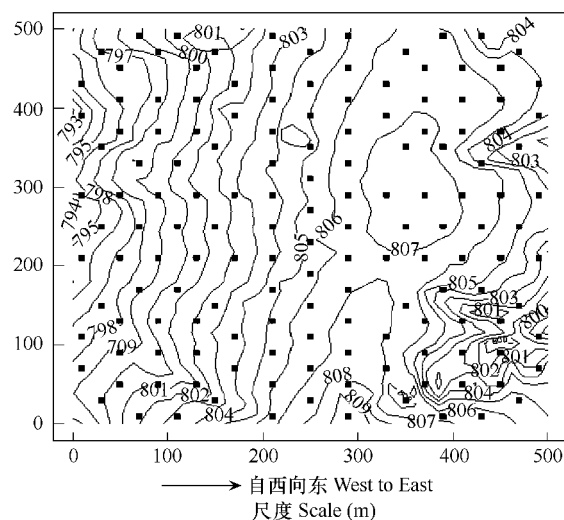


图 1 长白山阔叶红松林 25 hm²样地种子收集器位置图

Fig. 1 The location of 150 seed traps in a 25 hm² broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot, Changbai Mountain. One black square stands for one seed trap. The lines are contour lines of the plot.

2006 年 5 月 1 日到 11 月 8 日,每两周收集 1 次,共收集 12 次。

每次收集全部种子收集器内的花、果实、种子及其碎片,并以一个种子收集器为单位,进行种类鉴定。种类鉴定后的样本分为 4 类:① 成熟种实;② 未成熟种实;③ 果实或种子碎片及其附属物(果皮、种皮、翅等);④ 花序。其中,①~③ 计算其个体数。分类鉴定后,将种子在 80℃ 的烘箱中干燥 12h,然后用电子天秤称量其干重,精确度 0.01g。

1.2.4 数据分析

为了解种子雨在时间上的动态变化,在时间的表示以两周(14 d)为单位,收集日期以日期/月份表示。由于特殊原因(如暴雨等)不能按规定时间收集,导致收集时间上也许不完全相等。在进行时间动态分析时,这些数据都转换为以两周为单位的数据,即:

每两周的种实数量(或重量、树种数) = 实际收集到的种实数量(或重量、树种数)/实际收集天数 × 14。

2 结果与分析

2.1 种子雨的树种组成

从 2005 年 6 月 1 日至 2006 年 11 月 8 日,共收集到 11 科 12 属 20 种的种子及其它生殖器官残体(表 1),包括成熟种实 15 种,未成熟种实 16 种,花序 9 种,翅 2 种,果实或种子碎片及其附属物 5 种。其中,4 种尚未能鉴定其种类。这 4 个种类在科属的相关分析中不再涉及。除桦木科有两个属外,其他 10 个科都仅有 1 个属出现。槭树科槭属有 7 个树种,桦木科桦木属和椴树科椴树属分别有 2 个树种,其余科属都只有 1 个树种。

表 1 长白山阔叶红松林种子雨的种类组成

Table 1 Species composition of seed rain in broad-leaved Korean pine mixed forest plot, Changbai Mountain

物种名 Species	科 Families	成熟种实 Mature	未成熟种实 Immature	花序 Anthotaxy	其他 Other
怀槐 <i>Maackia amurensis</i>	豆科 Leguminosae	1	1	0	1
糠椴 <i>Tilia mandshurica</i>	椴树科 Tiliaceae	1	1	1	0
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	椴树科 Tiliaceae	1	1	1	0
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木科 Betulaceae	0	0	1	0
枫桦 <i>Betula costata</i>	桦木科 Betulaceae	0	0	1	0
毛榛 <i>Corylus mandshurica</i>	桦木科 Betulaceae	0	1	0	0
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	壳斗科 Fagaceae	1	1	1	1
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	木犀科 Oleaceae	1	1	0	0
白牛槭 <i>Acer mandshuricum</i>	槭树科 Aceraceae	1	1	0	0
簇毛槭 <i>Acer barbinerve</i>	槭树科 Aceraceae	1	1	0	0
假色槭 <i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	槭树科 Aceraceae	1	1	0	0
青楷槭 <i>Acer tegmentosum</i>	槭树科 Aceraceae	1	1	0	0
色木槭 <i>Acer mono</i>	槭树科 Aceraceae	1	1	0	0
茶条槭 <i>Acer ginnala</i>	槭树科 Aceraceae	0	1	0	0
拧筋槭 <i>Acer triflorum</i>	槭树科 Aceraceae	0	1	0	0
山丁子 <i>Malus baccata</i>	蔷薇科 Rosaceae	1	0	0	0
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	松科 Pinaceae	1	1	1	2
大青杨 <i>Populus ussuriensis</i>	杨柳科 Salicaceae	0	0	1	1
春榆 <i>Ulmus japonica</i>	榆科 Ulmaceae	1	1	0	0
黄蘗 <i>Phellodendron amurense</i>	芸香科 Rutaceae	0	0	1	0
未知 unknown	—	2	1	1	0
总计	11	15	16	9	5

“0”表示该物种在某一类型中没有出现,“1”表示该物种在某一类型中出现,“2”表示在该物种在某种类型中出现两种子类型,“未知”代表未鉴别出来的物种或者花序,“其他”包括种皮、果皮及其附属物 “0” means that no corresponding type of the species is collected, “1” means that corresponding type of the species is collected, and “2” means that two sub-types of the species are collected; “unknown” in the first row stands for the species or anthotaxy can not identified; “other” in the last row stands for seed capsules and affiliated things

所有种实来自于 16 个树种(表 1),分别为:紫椴、水曲柳、蒙古栎、红松、色木槭、春榆(*Ulmus japonica*)、糠椴(*T. mandshurica*)、怀槐(*Maackia amurensis*)、山丁子(*Malus baccata*)、茶条槭(*A. ginnala*)、白牛槭(*A. mandshuricum*)、假色槭(*A. pseudo-sieboldianum*)、青楷槭(*A. tegmentosum*)、拧筋槭(*A. triflorum*)和毛榛(*Corylus mandshurica*)。这 16 个树种分属于 9 科 9 属。槭树科槭属种类最多,有 7 个树种,椴树科椴树属有 2 个树种,其余科属都只有 1 个树种。

已鉴定的成熟种实来自于 13 个树种(表 1),分别为紫椴、水曲柳、蒙古栎、红松、春榆、糠椴、怀槐、山丁子、白牛槭、假色槭、色木槭、拧筋槭和簇毛槭(*A. barbinerve*)。这些树种分属于 9 科 9 属,其中槭树科槭属种类最多,有 5 个树种。

花序来自于 9 个树种,分别为:紫椴、糠椴、蒙古栎、红松、大青杨(*Populus ussuriensis*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、白桦(*Betula platyphylla*)、枫桦(*B. costata*)和一个未知物种。树种组成上与种实的树种组成有所不同,大青杨、黄檗、白桦和枫桦都只收集到花序而没收集到任何种子或果实,这可能是由于这些树种种实大小小于网目大小。

翅来自于椴树科的紫椴和糠椴。果实或种子碎片及其附属物分别来自于为怀槐、蒙古栎、红松和大青杨 4 个树种。

在上述所有 20 个树种中,有 4 个树种仅收集到花序,3 个树种(拧筋槭、茶条槭和毛榛)仅收集到未成熟种实,12 个树种收集到了成熟和未成熟种实,3 个树种(红松、紫椴和糠椴)成熟和未成熟种实以及花序都收集到。

2.2 种子雨的数量组成

从数量上分析,共收集到种实 121291 粒,其中成熟种实 23147 粒,占有种实总个体数的 19.1%。种实数最多的树种是紫椴,其次为水曲柳。两个树种的个体数占总个体数的 90%。7 种槭树属植物中,色木槭和假色槭数量最多,其他 5 种槭树个体数极少。从重量上分析,种实总重量为 2685.35 g,其中成熟种实总重量为 705.245 g,占 26.3%。与种实数量相同,紫椴和水曲柳的总重量仍然最大,其次是蒙古栎,3 个树种的总重量占有种实总重量的 94.4%。这既与树种的结实量有关,也与种实的大小及单粒重量等有关。

对于成熟种实来说,个体数最多的是紫椴,占成熟种实总数的 69.2%,其次为水曲柳和春榆。蒙古栎、山丁子、假色槭和色木槭等的成熟种实占其总种实的比例都较小,特别是蒙古栎,总种实数为 1721 粒,但仅包含 2 个成熟种实。究其原因,可能与 2006 年 4 月下旬长白山突然的冷空气来临,影响了蒙古栎的开花有关。与蒙古栎不同,春榆和红松等基本上都是成熟种实。从种实总重量上来看,紫椴和水曲柳重量最大,其次是糠椴和红松。单个成熟种实的平均重量从重到轻依次为:蒙古栎、红松、糠椴、拧筋槭和山丁子。

未成熟种实的数量和重量大小的顺序与成熟种实基本相同,只有未成熟的蒙古栎种实在数量和重量上明显多于其成熟种实。

9 种树种的花序总重量为 2745.808 g,花序重量最大的种是蒙古栎,其次是红松和紫椴。

2.3 种子雨的季节动态

从种实的数量随季节的变化来看(图 2a),从 2006 年 5 月 1 日至 11 月 8 日,种实在 7 月中旬至 10 月下旬数量极大,在 8 月上中旬出现第 1 次高峰,主要由未成熟种实组成。在 10 月中旬出现第 2 次高峰,成熟和未成熟种实都占了一定的比例。到 11 月上旬,种实数量迅速下降,但 82.5% 是成熟种实。

种实的重量变化与数量变化的规律基本相同(图 2b)。在 9 月底之前,主要以未成熟种实为主。种实散落的高峰出现在 10 月中旬。不同的是,8 月上中旬种实的重量没有出现特别明显的峰值,这表明该时间段散落的种实大多属于未成熟种实或重量较小的成熟种实。

从树种组成上来看(图 2c),在 5 月 1~15 日共收集到 4 种树种的种实,分别为紫椴、水曲柳、色木槭和山丁子,且都为前一年成熟但翌年散落的种实。5 月下旬到 10 月上旬主要以未成熟种实为主。在 10 月中下旬,成熟和未成熟种实的树种数都达到最大值,且成熟种实的树种数大于未成熟种实,红松和怀槐仅收集到成

熟种实。

分析几个主要组成树种种实数量的季节动态表明:紫椴、水曲柳、色木槭和假色槭 4 个树种的种实成熟期都集中在 10 月,而成熟春榆种实散落高峰在 6 月中下旬。紫椴在 7 月中下旬开始出现种实,但主要以未成熟种实为主,9 月上旬开始出现成熟种实,但未成熟种实仍占较大比例。水曲柳在 6 月中旬开始出现种实,8 月中旬开始出现成熟种实,10 月上旬开始主要以成熟种实为主。蒙古栎在 7 月中旬开始出现种实,在 9 月上中旬达到峰值,但由于气候条件的原因,2006 年几乎没有收集到成熟种实。色木槭从 5 月下旬开始出现种实,但直到 10 月上旬才出现成熟种实,10 月下旬达到峰值。假色槭从 5 月下旬开始出现种实,在 7 月中旬出现一个峰值,但都是未成熟种实,10 月下旬成熟和未成熟种实都出现峰值,且成熟种实数量大于未成熟种实。

2.4 成熟种实的空间分布及其与母树的关系

按每个种子收集器收集到的成熟种实数统计,2005 年 5 月至 2006 年 11 月,成熟种实数量在 100 ~ 200 之间的收集器数量最多,共 91 个,大于 200 的收集器共 39 个,1 个收集器没有收集到任何成熟种实(图 3)。

按每个收集器收集到的树种数统计(图 3),收集器中最多收到的树种数为 7,包括 7 个收集器,树种数为 3 和 4 的收集器个数最多。

通过对 6 个主要树种成熟种实所在收集器空间分布的分析可以看出(图 4),紫椴和水曲柳的成熟种实在整个样地都有分布,春榆、糠椴、色木槭和假色槭则只在样地的局部区域收集到成熟种实。成熟种实的空间分

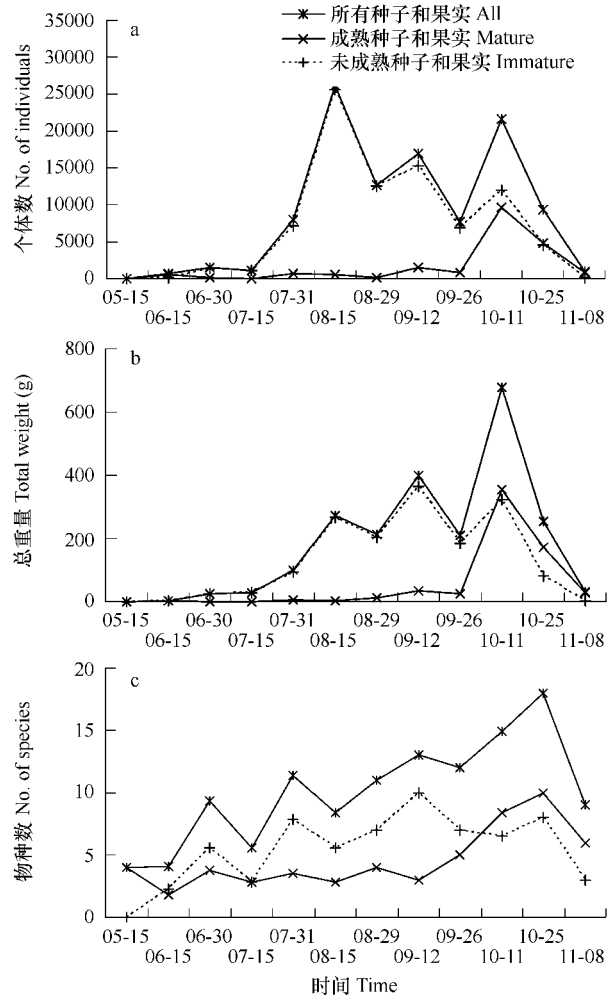


图 2 长白山阔叶红松林种子雨的季节动态

Fig. 2 Seasonal dynamics of seed rain in broad-leaved Korean pine mixed forest, Changbai Mountain

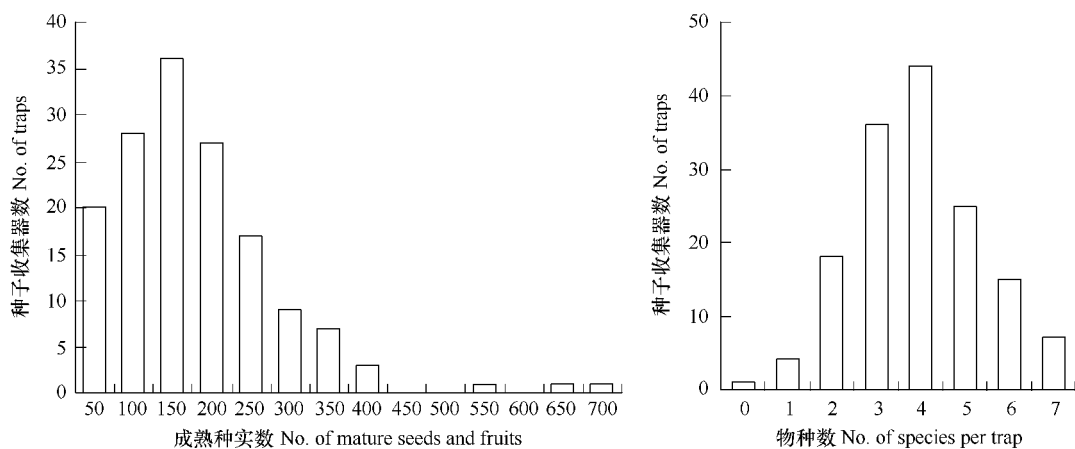


图 3 种子收集器中的成熟种实的数量和树种组成

Fig. 3 Relationships between number of seed traps, and number and species composition of mature seeds and fruits

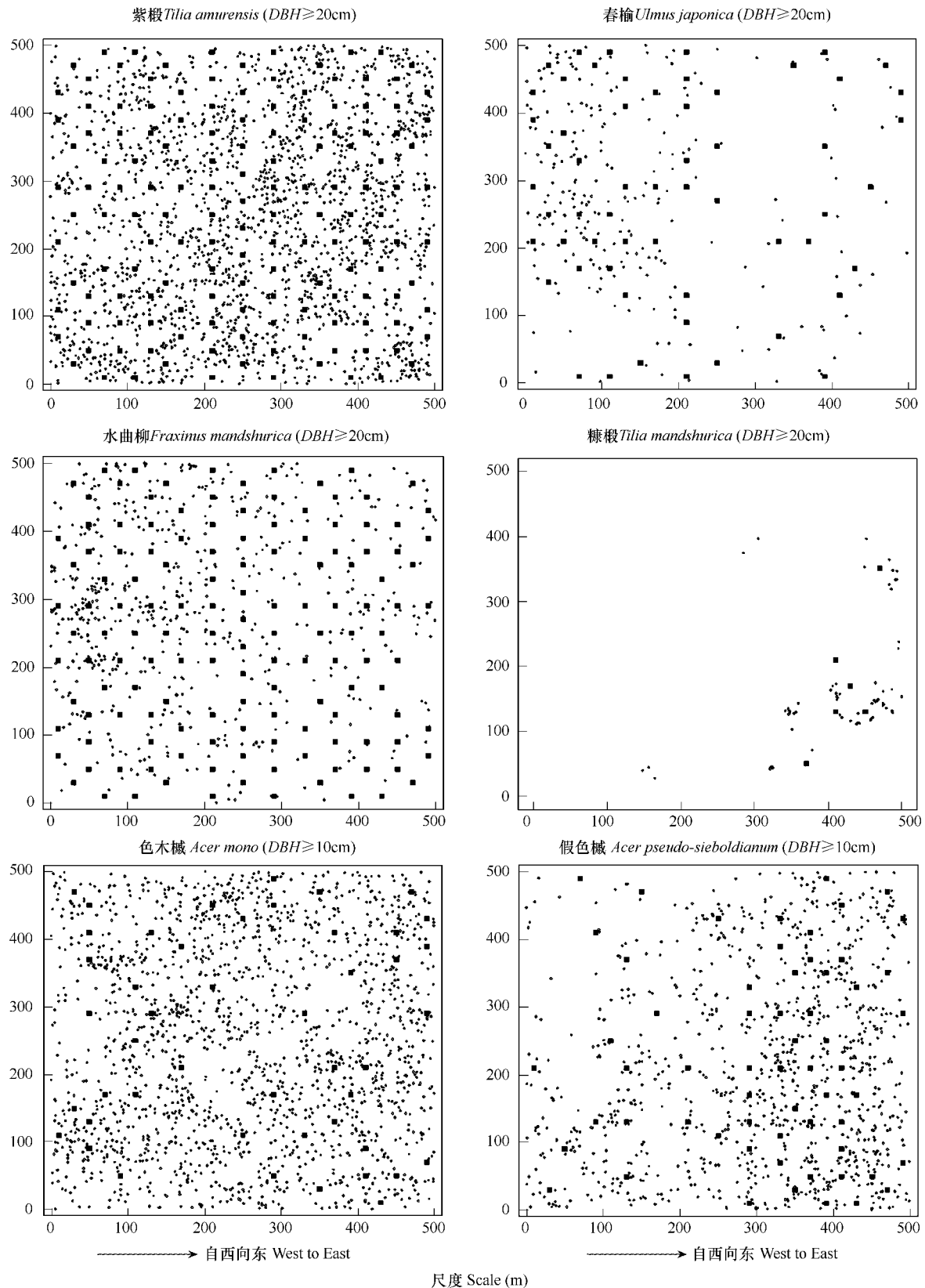


图4 6个主要树种成熟种实的空间分布格局及其与母树的关系

Fig. 4 Spatial patterns of mature seeds and fruits of 6 main species, and the relationships to spatial patterns of their parent trees

黑色方块表示该树种出现成熟种实的收集器的空间分布, 灰色圆点表示该树种母树的空间分布 Black squares stands for seed traps that collected mature seeds and fruits, while gray points stands for the spatial distribution of parent trees

布与母树的空间分布大都表现出明显的相关性。紫椴和水曲柳的母树在整个样地都有分布,春榆、糠椴和假色槭母树的空间分布基本上与成熟种实的空间分布保持一致,色木槭的相关性相对较弱。这表明这些树种的成熟种实并没有扩散到离母树较远的距离。

3 结论与讨论

通过对长白山阔叶红松林 25 hm²样地内 1 年多时间种子雨的收集情况,可以发现:长白山阔叶红松林种子雨的组成种类较为丰富,数量和强度随季节变化明显。除春榆成熟种实在 6 月份散落外,其他几个树种的种实大都集中在 10 月份。

种子雨中共包括 16 个树种的种实,这些树种占样地内胸径 1 cm 以上树种数(52 个)的 30.8%,并且包括了样地内几个主要优势树种(紫椴、蒙古栎、水曲柳、春榆和色木槭)的种子。从所收集到的几个树种种实的数量来看,紫椴、蒙古栎、春榆和色木槭的种实数量基本上与样地内该树种的个体数量成正比。

不同的是,水曲柳在 25 hm²样地内仅有 681 棵胸径 1 cm 以上的个体^[32],但种实量却特别大。这可能与这些树种的生活史对策有关,成熟种子数量并不是水曲柳种群更新的限制因素,环境条件或其他生物学因素也许起着决定性作用。相反,红松在样地内有 2468 棵胸径 1 cm 以上的个体,但收集到的红松种实非常少。而样地内红松的结实量并不少,可能存在两个方面的原因,一是红松种群种实散落持续时间比较长,收集时间还比较短,二是红松种实在母树上就被一些鸟类和啮齿类动物所取食^[24,25,33]。关于水曲柳和红松的种子扩散和更新机制还需要进一步地研究。

对种子雨空间分布格局的分析表明,大多数树种并没有把种子传播到离母树较远的地方。这与许多研究者的结论是一致的^[8,9,34]。例如,韩有志和王政权^[9]对天然次生林中水曲柳种子雨的研究发现,大量的水曲柳种子集中散落在母树附近,扩散到冠幅以外的种子很少。许多的研究表明,散落到母树周围的种实既面临母树和种内之间的竞争,又有来自密度制约和病原体的威胁,很少能够长成大树^[2,9,35]。因此,在阔叶红松林,紫椴、蒙古栎、春榆、水曲柳和色木槭等植物种群更新的限制并不在种源的限制,而可能是由于种子扩散距离的限制,大多数种子都不能逃离密度制约等因素的威胁。另外,紫椴和蒙古栎的种实主要靠重量传播,春榆、水曲柳和色木槭的种实主要靠风力传播。一般说来,风力传播可以把种实传播到较远的距离^[11],现在的分析表明风力传播的后果并没有使种实远离母树,种实传播方式之间的权衡值得进一步探讨。

本研究通过对阔叶红松林种子雨组成及其季节动态的分析,试图能对阔叶红松林的种子扩散过程有一个初步的认识,从而为种子雨的深入研究和相关工作的开展提供一些参考。需要继续对阔叶红松林种子雨的长期监测,调查样地内幼苗幼树的动态变化规律,考虑可能影响种子扩散和更新的相关因素,如动物活动、环境因子的影响。对于阔叶红松林更新的研究大多是将森林更新的几个过程分开进行,这就无法准确地了解森林更新的内在机制。森林更新过程是一个连续的过程,将种子生产、种子扩散、土壤种子库、幼苗幼树、大树整个更新过程相互联系进行系统地研究十分必要,特别是应开展大尺度的长期定位研究,加强对整个群落系统更新的不同尺度的时空分析,以期揭示阔叶红松林更新机制和生态学过程的内在联系。

Reference:

- [1] Howe H F, Miriti M N. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15: 434—436.
- [2] Clark J S, Silman M, Kern R, *et al.* Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 1999, 80(5): 1475—1494.
- [3] Li H J, Zhang Z B. Relationship between animals and plant regeneration by seed II. Seed predation, dispersal and burial by animals and relationship between animals and seedling establishment. *Biodiversity Science*, 2001, 9: 25—37.
- [4] Seidler T G, Plotkin J B. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biol*, 2006, 4(11): e344.
- [5] Fenner M. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed). Wallingford: CABI Publishing, 2000.
- [6] Wang W, Ma K P, Liu C R. Seed Shadow of *Quercus liaotungensis* in a broad-leaved forest in Dongling Mountain. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(2): 195—202.
- [7] Dalling J W, Muller-Landau H C, Wright S J, *et al.* Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of*

- Ecology, 2002, 90(4): 714—727.
- [8] Zhang Y B, Li J W, Zhang H, *et al.* Spatiotemporal patterns of seed dispersal in *Populus euphratica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (8): 1994—2000.
- [9] Han Y Z, Wang Z Q. The pattern of seed dispersal of Manchurian ash in secondary hardwood forests. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26: 51—57.
- [10] Levine J M, Murrell D. Community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 2003, 34: 549—574.
- [11] Nathan R. Long-distance dispersal of plants. *Science*, 2006, 313(5788): 786.
- [12] Liu Z G, Zhu J J, Yuan X L, *et al.* On seed rain and soil seed bank of *Larix olgensis* in montane regions of eastern Liaoning Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27: 579—587.
- [13] Nathan R, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(7): 278—285.
- [14] Wright S J, Muller-Landau H C, Calderon O, *et al.* Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology*, 2005, 86(4): 848—860.
- [15] Burns K C. Scale and macroecological patterns in seed dispersal mutualisms. *Global Ecology & Biogeography*, 2004, 13: 289—293.
- [16] Howe H F, Miriti M N. No question: seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15: 434—436.
- [17] Hubbell S P, Foster R B. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: Diamond J M, Case T J eds. *Community Ecology*. New York, Harper and Row. 1986. 314—329.
- [18] Condit R. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots. Berlin: Springer, 1996.
- [19] Hubbell S P, Foster R B, O'Brien S T, *et al.* Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 1999, 283 (5401): 554—557.
- [20] Dalling J W, Hubbell S P. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 557—568.
- [21] Dalling J W, Muller-Landau H C, Wright S J, *et al.* Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, 2002, 90(4): 714—727.
- [22] Guo Q X, Ge J P, MA C H, *et al.* Gap regime and regeneration of *Pinus koraiensis* in Korean pine-mixed forest at Mt. Changbai. *Journal of Northeast Forestry University*, 1998, 26 (1): 4—7.
- [23] Zang R G, Guo Z L, Gao W T. Gap regeneration in a broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain Natural Reserve. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, 9(4): 349—353.
- [24] Institute of Forest and Soil, Chinese Academy of sciences. Forest of Korean Pine. Beijing: Agriculture Press, 1980.
- [25] Liu Q H. Seeds distribution and regeneration of Korean pine in Korean pine broad-leaved forest. *Acta Phytocologica Sinica*, 1988, 12(2): 134—141.
- [26] Zhu N, Wang Y H. Reproductive ecological studies of *Acanthopanax senticosus* II. Seed dispersal, seed bank and recruitment. *Journal of Northeast Forestry University*, 1992, 20(5): 12—17.
- [27] Ma W L, Jing T, Joni K, *et al.* The dynamics of seed rain and seed bank of *Juglans mandshurica* population in the Changbai Mountain. *Journal of Beijing Forestry University*, 2001, 23(3): 70—72.
- [28] Hao Z Q, Guo S L, Cao T. Plant diversity and distribution patterns in Changbai Mountain. Shenyang: Liaoning Science and Technological Press, 2002.
- [29] Dai L M, Gu H Y, Shao G F, *et al.* Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountain, P. R. China. Shenyang: Liaoning Science and Technological Press, 2004.
- [30] Cheng B R, Xu G S, Ding G F, *et al.* Litterfall and its nutrient content of dominant types of forest ecosystem in Changbai Mountain. *Forest Ecosystem Research*, 1984, 4: 19—24.
- [31] Xu G S, Ding G F, Zhang Y H, *et al.* 1980. A primary study on soil humus and its characteristics in the main forests on northern slope of Changbai Mountain. *Forest Ecosystem Research*, 1980, 1: 215—220.
- [32] Zhang J, Hao Z Q, Song B, *et al.* Spatial distribution patterns and associations of Korean pine (*Pinus koraiensis*) and *Tilia amurensis* in Broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(8): 1681—1687.
- [33] Lu C H. Roles of animals in seed dispersal of Pinus; A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(5): 557—562.
- [34] Liu J M, Zhong Z C. Nature of seed rain, the seed bank and regeneration of a *Castanopsis fargesii* community on Fanjing Mountain, Chongqing.

Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(4): 402—407.

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

参考文献:

- [3] 李宏俊, 张知彬. 动物与植物种子更新的关系 II. 动物对种子的捕食、扩散、储藏及与幼苗建成的关系. 生物多样性, 2001, 9(1): 25~37.
- [8] 张玉波, 李景文, 张昊, 等. 胡杨种子散布的时空分布格局. 生态学报, 2005, 25(8): 1994~2000.
- [9] 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.
- [12] 刘足根, 朱教君, 袁小兰, 等. 辽东山区长白落叶松 (*Larix olgensis*) 种子雨和种子库. 生态学报, 2007, 27: 0579~0587.
- [22] 国庆喜, 葛剑平, 马承慧, 等. 长白山红松混交林林隙状况与更新研究. 东北林业大学学报, 1998, 26(1): 4~7.
- [23] 臧润国, 郭忠凌, 高文韬. 长白山自然保护区阔叶红松林林隙更新的研究. 应用生态学报, 1998, 9(4): 349~353.
- [24] 中国科学院林业土壤研究所. 红松林. 北京: 中国林业出版社, 1982.
- [25] 刘庆洪. 红松阔叶林中红松种子的分布与更新. 植物生态学及地植物学报, 1988, 12(2): 134~141.
- [26] 祝宁, 王义弘. 刺五加生殖生态学的研究 II. 种子扩散、种子库及更新. 东北林业大学学报, 1992, 20(5): 12~17.
- [27] 马万里, 荆涛, Joni Kujansuu, 等. 长白山地区胡桃楸种群的种子雨和种子库动态. 北京林业大学学报, 2001, 23(3): 70~72.
- [28] 郝占庆, 郭水良, 曹同. 长白山植物多样性及其格局. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 2002.
- [29] 代力民, 谷会岩, 邵国凡, 等. 中国长白山阔叶红松林. 沈阳: 科学技术出版社, 2004.
- [30] 程伯容, 许广山, 丁桂芳, 等. 长白山北坡自然保护区主要土壤类型及其基本特征. 森林生态系统研究, 1981, 2: 196~206.
- [31] 许广山, 丁桂芳, 张玉华, 等. 长白山北坡主要森林土壤有机质及其特性的初步研究. 森林生态系统研究, 1980, 1: 215~220.
- [32] 张健, 郝占庆, 宋波, 等. 长白山阔叶红松林主要树种红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681~1687.
- [33] 鲁长虎. 动物对松属植物种子的传播作用研究进展. 生态学杂志, 2006, 25(5): 557~562.
- [34] 刘济明, 钟章成. 梵净山栲树群落的种子雨、种子库及更新. 植物生态学报, 2000, 24(4): 402~407.