DOI: 10.20103/j.stxb.202211043148

王通,郑枭,庞春梅,丁山,宋思婧,余树全.天目山常绿落叶阔叶混交林种子雨特征及其与群落组成的关系.生态学报,2024,44(2):780-792.
Wang T,Zheng X,Pang C M,Ding S,Song S J,Yu S Q.Characteristics of seed rain and its relationship with community composition in the evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest of Tianmu Mountain.Acta Ecologica Sinica,2024,44(2):780-792.

天目山常绿落叶阔叶混交林种子雨特征及其与群落组成的关系

王 通[1],郑 枭[1],庞春梅[2],丁 山[1],宋思婧[1],余树全[1,*]

1 浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安 311300

2 浙江天目山国家级自然保护区管理局, 临安 311311

3 浙江天目山森林生态系统国家定位观测研究站, 临安 311311

摘要:林木种子是森林更新的重要物质基础,其数量多少与组成会对群落动态和生态系统的结构与功能产生深刻影响。为了更好的了解天目山常绿落叶阔叶混交林动态变化,利用种子收集器对天目山常绿落叶阔叶混交林种子雨进行了一年定位监测,分析了种子雨物种组成、季节动态、空间动态、种子性状以及种子雨与群落树种空间关系。结果表明:(1)天目山常绿落叶阔叶混交林种子雨密度为 921.33 粒 m^{-2} a^{-1},一年中每月都能收集到一定数量种子,月平均种子雨密度为 76.78 粒/m^2,种子雨密度最大高峰是在 10 月份,达到 263.78 粒/m^2,种子雨散布具有很大的空间变异,群落种子雨空间分布格局呈聚集分布。(2)一年中共收集到 30 个物种的种子,单粒种子平均重量为 0.065 g,其中小叶青冈重量最大为 0.405 g,最小的为柳杉重量为 0.003 g,不同散布方式和不同果实类型的物种种子重量差异显著,在散布方式中重力散布的种子重量最大,在果实类型中坚果的种子重量最大。(3)植物群落物种对种子雨组成,特别是优势种的物种丰富度有很大贡献,种子不同的散布方式会影响种子雨与母树组成的相似性,风力散布的相似系数的最高值(R_{max})和距种子雨收集器的距离(d)均最大(风力散布:$R_{max}=0.212$,$d=8$ m;动物散布:$R_{max}=0.143$,$d=6$ m;重力散布:$R_{max}=0.100$,$d=7$ m),种子雨密度与周围母树数量在一定范围内呈显著正相关。综上,天目山常绿落叶阔叶混交林种子物种种类丰富,种子雨具有明显的季节动态和空间变异,符合亚热带常绿落叶阔叶混交林种子雨时空动态的典型特征,通过风力散布的种子在远距离传播上有更大的优势。

关键词:天目山;常绿落叶阔叶混交林;种子雨;密度;季节动态;空间分布

Characteristics of seed rain and its relationship with community composition in the evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest of Tianmu Mountain

WANG Tong[1],ZHENG Xiao[1],PANG Chunmei[2],DING Shan[1],SONG Sijing[1],YU Shuquan[1,*]

1 *College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an* 311300, *China*

2 *Management Bureau of Tianmu Mountain National Nature Reserve, Lin'an* 311311, *China*

3 *Forest Ecosystem National Positioning Observation Research Station of Tianmushan Mountain, Lin'an* 311311, *China*

Abstract: Forest seeds are an important material basis for forest regeneration, and their quantity and composition have a profound impact on community dynamics and the structure and function of the whole ecosystem. In order to better understand the dynamic changes of evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, seed collector was utilized to monitor the seed rain in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Tianmu Mountain for one year. The species composition, seasonal dynamics, spatial dynamics, seed characteristics, and the spatial relationship between seed rain and community

基金项目:天目山国家级自然保护区生物多样性长期监测样地建设项目(LZC-FS-2017-26001)

收稿日期:2022-11-04; **网络出版日期**:2023-10-18

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: yushq@ zafu.edu.cn

tree species were analyzed. The results demonstrated that: (1) the seed rain density of evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in Tianmu Mountain was 921.33 seeds m^{-2} a^{-1}, and a certain numb of seeds culd be collected every month in a year, with a monthly average seed rain density of 76.78 seeds/m^2. The maximum seed rain density reached 263.78 seeds/m^2 in October, the seed rain dispersal had great spatial variability and the spatial distribution pattern of community seed rain showed aggregation distribution. (2) In total thirty species of seeds were collected in a year, and the average weight of a single seed was 0.065 g. The maximum weight was found in the *Quercus myrsinifolia*, which weighed 0.405 g, while the minimum weight was found in the *Cryptomeria japonica sinensis*, which weighed 0.003 g. There were significant differences in seed weight among species with different dispersion methods and different fruit types. In the dispersal method, the weight of seeds dispersed by gravity was the largest, while in the fruit type, the weight of nuts was the largest. (3) Plant community species made a great contribution to the composition of seed rain, especially the richness of dominant species. Different dispersal methods of seeds would affect the similarity between seed rain and the parent tree composition, with the highest value of the similarity coefficient (R_{max}) and the distance (d) from the seed rain collector being the largest for wind dispersal (wind dispersion: R_{max} = 0.212, d = 8 m; animal dispersal: R_{max} = 0.143, d = 6 m; gravity dispersion: R_{max} = 0.100, d = 7 m). The seed rain density was significantly and positively correlated with the number of surrounding parent trees within a certain range. In conclusion, the seed species richness of the evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in the Tianmu Mountain were rich. The obviously seasonal dynamics and spatial variability of the seed rain are consistent with the typical characteristics of the spatial and temporal dynamics of the seed rain in subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest. The seeds dispersed by wind have greater advantages in long-distance dispersal.

Key Words: Tianmu Mountain; evergreen deciduous broad-leaved mixed forest; seed rain; density; seasonal dynamic; spatial distribution

种子雨是指种子或果实借重力和外部力量等向地面扩散的一种过程[1]。种子雨通过直接影响林木种子的扩散过程,进而对种子萌发、幼苗定居起着至关重要的作用,最终影响着森林天然更新的质量和群落的结构与功能[2—3]。在森林群落中,种子雨的组成主要由植物群落树种组成结构情况决定[4—5]。种子雨与群落物种关系密切,种子雨会影响群落植被的更替,而植物群落又是种子雨的提供者,因此种子雨和植物群落的组成存在较高的相似性[6]。种子雨也是土壤种子库的重要来源,许多树种的幼苗都是由近期产生的种子所萌发的[7]。因此,对种子雨的研究将有利于探寻森林群落更新机理和动态变化规律[8]。

近年来有关种子扩散对于森林群落功能结构的影响备受关注。目前为止,生态学家对种子雨的有关研究可以归纳为两个方面,一是对单一种群种子雨的研究,主要研究某个物种的种子数量、大小、时空分布等;二是对群落种子雨的研究,主要研究群落内一部分物种乃至所有物种的种子雨特征[9]。由于森林群落层次种子雨的研究存在收集工作量大,特别是每个物种的种子类别鉴别困难等问题,因此关于森林群落层次种子雨的相关研究相比要少于种群水平种子雨的研究[10—11]。

为了更深入理解天目山自然保护区常绿落叶阔叶混交林动态变化,在对天目山常绿落叶阔叶混交林群落组成进行长期定位监测基础上,于 2018 年 9 月至 2019 年 9 月开展了常绿落叶阔叶混交林种子雨监测,以种子雨监测数据为基础,分析天目山常绿落叶阔叶混交林种子雨的物种组成、种子性状变异、时空动态变化特征以及空间分布格局,讨论种子雨与群落物种组成关系,旨在为亚热带常绿落叶阔叶混交林的保护与植被恢复等工作提供借鉴,丰富中国亚热带常绿落叶阔叶混交林的种子雨相关研究。

1　研究地区与研究方法

1.1　研究区概况及样地的建立

浙江省天目山国家级自然保护区地处浙江省杭州市临安区天目山镇,海拔高度 300—1506 m,最高峰仙

人顶海拔 1506 m。保护区内降水量充沛,年降水量 1390—1870 mm,年均气温 8.8—14.8℃[12,13]。保护区内的植物物种多样性丰富,森林植被具有明显的垂直梯度分布特征:在海拔 230—850 m 内为常绿阔叶林,海拔为 850—1100 m 内为常绿落叶阔叶混交林,海拔为 1100—1350 m 内为落叶阔叶林,海拔为 1350—1500 m 内为落叶矮林。

本研究选取保护区内海拔 1066 m 的 1 hm^2(100 m×100 m)常绿落叶阔叶混交林样地进行动态监测(119°25′47.154″E,30°20′22.200″N)。将样地划分成 25 个 20 m×20 m 的样方,以胸径 DBH≥1 cm 为木本植物起测径阶,记录其种名、胸径、树高、枝下高、冠幅及位置坐标等信息,经调查,监测样地内共有 4406 株 DBH≥1 cm 的木本植物,隶属于 39 科 76 属 119 种,样地内主要优势树种为交让木(*Daphniphyllum macropodum*)、细叶青冈(*Quercus myrsinifolia*)、大果山胡椒(*Lindera praecox*)、中国绣球(*Hydrangea chinensis*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*)、青钱柳(*Cyclopedia paliurus*)、柳杉(*Cryptomeria japonica sinensis*)等,样地内物种多样性贡献有很大一部分来自于稀有种和偶见种(样地内株数少于 10 株),这类物种分布占样地内总物种数的 63.03%[14]。群落内重要值排名前 14 位的树种重要值总和占群落总重要值的 75.55%,可以代表群落内基本树种组成结构情况(表 1)。

表 1 样地群落物种基本信息

Table 1 Basic information of species in the sample plot community

物种名 Species	数量 Amount	胸径/cm Diameter at breast height	树高 Height of tree/m	重要值/% Important value
交让木 *Daphniphyllum macropodum*	922	6.37±5.31	4.93±2.43	16.63
细叶青冈 *Quercus myrsinifolia*	291	10.82±10.40	6.03±3.85	8.68
大果山胡椒 *Lindera praecox*	634	1.88±0.54	2.85±0.73	6.79
中国绣球 *Hydrangea chinensis*	524	1.68±0.50	2.39±0.54	6.73
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	149	14.20±10.48	9.01±7.71	6.56
缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*	45	32.87±24.25	17.98±9.49	5.51
青钱柳 *Cyclopedia paliurus*	63	27.80±14.19	15.08±6.60	5.19
柳杉 *Cryptomeria japonica sinensis*	12	54.58±47.78	16.51±13.34	4.83
短尾柯 *Lithocarpus brevicaudatus*	158	8.57±7.07	5.73±3.39	4.02
微毛柃 *Eurya hebeclados*	136	7.07±3.44	5.13±1.57	2.46
红果山胡椒 *Lindera erythrocarpa*	187	2.82±2.51	3.02±1.35	2.45
四照花 *Cornus kousa chinensis*	73	8.78±5.41	5.88±2.37	1.90
宜昌荚蒾 *Viburnum erosum*	115	1.81±0.49	2.91±0.72	1.90
老鸦糊 *Callicarpa giraldii*	110	2.27±1.02	3.2±0.97	1.90

1.2 种子雨动态监测

1.2.1 种子收集器的布置

在 1 hm^2样地内设置 9 个种子雨收集器,为了降低样地外部的植物对样地内种子雨收集器所收集种子种类的干扰,在样地内距离边界 20 m 的范围内不放置种子雨收集器,种子雨收集器由 1 mm 网目的尼龙网和 75 cm×75 cm 规格的 PVC 管构成,样地内种子雨收集器距离地面的高度控制在 0.6 m 左右,每个收集器的有效面积为 0.5 m^2(图 1)。

1.2.2 种子雨收集

种子雨的收集从 2018 年 9 月开始,到 2019 年 9 月结束,每两周收集一次收集器内的种子,将收集器内收集到的种子装入有编号的塑封袋内带回实验室,12 个月累计共收集 24 次,将收集到的种子进行烘干处理,并对种子进行物种鉴定、记数、称重、记录,参考浙江植物志中记录的树种种实特征并结合外业样地实地调查,确定不同物种种实的主要传播途径。

1.3　数据处理

以样地群落物种调查和种子收集器中收集到种子数据为基础,统计群落与种子雨重要值、种子雨密度、相似系数等指标,公式如下:

种子雨密度=种子数量/所在种子收集器面积

群落物种重要值=(相对多度+相对显著度+相对频度)/3

式中:相对多度=(某物种株数/所有物种总株数)×100%;相对显著度=(某物种的胸高断面积/所有物种的胸高断面积)×100%;相对频度=(某物种的频度/所有物种的频度总和)×100%。

种子雨重要值=(相对密度+相对频度)/2

式中:相对密度=(某个物种的个体总数/所有物种的个体总数)×100%,相对频度=(某物种的频度/所有物种的频度总和)×100%。

相似性指数 Jaccard=$C/(A+B-C)$

式中,A 为种子雨收集器中存在的物种数,B 为周围母树中存在的物种数,C 为种子雨收集器和周围母树共有的物种数。

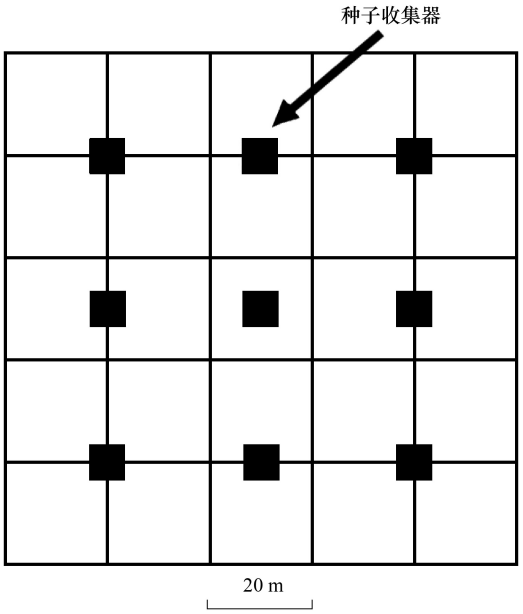

图 1　种子雨收集器位置示意图

Fig.1　Location diagram of seed rain collector

1.4　统计分析方法

对不同时期种子散落密度以及不同类型的种子重量进行单因素方差分析,差异显著度水平为 0.05。对天目山常绿落叶阔叶混交林样地采用方差/均值(C_x)、聚集度指标(I)、Cassie. R. M.指标(C_A)和负二项指数(K)4 种评价方法判断种子雨具体的空间分布类型。将样地内群落树种空间分布位置及种子收集器位置导入地形图,在软件中分析种子雨和周围母树之间空间关系,考虑到能产生种子的母树径级,本文在数据分析时选取了种子收集器周围 DBH≥10 cm 的乔木以及 DBH≥1 cm 的灌木作为参考对象。

对于样地内不同时期收集到的种子数量,先验证样本数据是否符合方差分析要求,若符合,则通过方差分析进行相关的显著性分析,若样本数据不符合方差齐性或正态分布,则通过 Krusal-Wallis 检验进行相关显著性差异分析,差异性分析过程在软件 SPSS 中完成,种子雨与植物群落中母树的空间关系分析用软件 Arcgis 实现。

2　结果与分析

2.1　种子雨产量及组成

2018 年 9 月至 2019 年 9 月,9 个种子雨收集器共收集到种子 4146 粒,种子雨密度为 921.33 粒 m^{-2} a^{-1},隶属于 17 科 25 属 30 种,主要树种种子雨密度分别为:缺萼枫香 464.89 粒/m^2、柳杉 170.67 粒/m^2、交让木 146.44 粒/m^2、枫香(*Liquidambar formosana*)75.56 粒/m^2、小叶白辛树(*Pterostyrax corymbosus*)27.33 粒/m^2。

从表 2 可以看出,种子雨的物种主要分为三种生活型,分别为常绿乔木(EBT)、落叶乔木(DBT)和落叶灌木(DBS),物种数分别为 8 种、15 种、7 种。从物种的果实类型来看,样地内收集到种子的物种果实类型共有 7 种,分别是:核果 13 种、坚果 7 种、球果 4 种、蒴果 3 种、浆果 1 种、翅果 1 种和聚合果 1 种。种子雨散布方式主要有 3 种,其中靠重力散布的物种数最多,有 13 种,其次分别是依靠动物散布的物种 11 种和风力散布物种 6 种。种子的散布单位分为 2 种,其中以种子作为散布单位的物种有 16 种,以果实作为散布单位的物种有 14 种。

表 2 样地种子雨收集器收集到 30 个物种的基本信息

Table 2 The basic information of 30 species was collected by the ground seed rain collector

物种名 Species	科 Families	生活型 Life form	果实类型 Fruit type	主要散布方式 Scattering mode	散布单位 Scattering unit	种子千粒重 Thousand grain weigth/g	种子数量 No.of seeds
缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*	金缕梅科 *Hamamelidaceae*	DBT	蒴果	重力散布	种子	3.174±2.006	2092
柳杉 *Cryptomeria japonica sinensis*	杉科 Taxodiaceae	EBT	球果	风力散布	种子	2.582±2.554	768
交让木 *Daphniphyllum macropodum*	虎皮楠科 Daphniphyllaceae	EBT	核果	动物散布	果实	89.681±31.175	659
枫香 *Liquidambar formosana*	金缕梅科 Hamamelidaceae	DBT	蒴果	重力散布	种子	-	340
小叶白辛树 *Pterostyrax corymbosus*	安息香科 Styracaceae	DBT	核果	动物散布	果实	25.787±6.864	123
青钱柳 *Cyclopedia paliurus*	胡桃科 Juglandaceae	DBT	坚果	风力散布	种子	141.661±57.450	60
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	杉科 Taxodiaceae	EBT	球果	风力散布	种子	6.528±3.195	30
雷公鹅耳枥 *Carpinus viminea*	桦木科 Betulaceae	DBT	坚果	风力散布	种子	9.538±1.032	17
大果冬青 *Ilex macrocarpa*	冬青科 Aquifoliaceae	DBT	核果	动物散布	果实	50.667±28.767	14
灯台树 *Cornus controversa*	山茱萸科 *Cornaceae*	DBT	核果	动物散布	果实	86.334±0.472	8
苦糖果 *Lonicera fragrantissima lancifolia*	忍冬科 *Caprifoliaceae*	DBS	浆果	动物散布	果实	-	6
金钱松 *Pseudolarix kaempferi*	松科 *Pinaceae*	DBT	球果	重力散布	种子	76.667±47.842	5
梾木 *Swida macrophylla*	山茱萸科 *Cornaceae*	DBT	核果	重力散布	果实	-	4
小叶青冈 *Quercus myrsinifolia*	壳斗科 *Fagaceae*	EBT	坚果	重力散布	种子	405.000±21.213	2
锐齿槲栎 *Quercus aliena var. acuteserrata*	壳斗科 *Fagaceae*	DBT	坚果	重力散布	种子	-	2
大果山胡椒 *Lindera praecox*	樟科 *Lauraceae*	DBS	核果	动物散布	果实	-	2
山胡椒 *Lindera glauca*	樟科 *Lauraceae*	DBS	核果	动物散布	果实	-	1
紫楠 *Phoebe sheareri*	樟科 *Lauraceae*	EBT	核果	动物散布	果实	-	1
红果山胡椒 *Lindera erythrocarpa*	樟科 *Lauraceae*	DBS	核果	动物散布	果实	-	1
灰白蜡瓣花 *Corylopsis glandulifera*	金缕梅科 *Hamamelidaceae*	DBS	蒴果	重力散布	种子	-	1
化香 *Platycarya strobilacea*	胡桃科 *Juglandaceae*	DBT	坚果	风力散布	种子	-	1
黄山松 *Pinus taiwanensis*	松科 *Pinaceae*	EBT	球果	重力散布	种子	-	1
宜昌荚蒾 *Viburnum erosum*	忍冬科 *Caprifoliaceae*	DBS	核果	重力散布	果实	-	1
蓝果树 *Nyssa sinensis*	蓝果树科 *Nyssaceae*	DBT	核果	重力散布	果实	-	1
老鸦糊 *Callicarpa giraldii*	马鞭草科 *Verbenaceae*	DBS	核果	动物散布	果实	-	1

续表

物种名 Species	科 Families	生活型 Life form	果实类型 Fruit type	主要散布方式 Scattering mode	散布单位 Scattering unit	种子千粒重 Thousand grain weigth/g	种子数量 No.of seeds
橉木 *Prunus buergeriana*	蔷薇科 *Rosaceae*	DBT	核果	动物散布	果实	-	1
稀花槭 *Acer pauciflorum*	槭树科 *Aceraceae*	DBT	翅果	风力散布	种子	-	1
青冈 *Quercus glauca*	壳斗科 *Fagaceae*	EBT	坚果	重力散布	种子	-	1
细叶青冈 *Quercus shennongii*	壳斗科 *Fagaceae*	EBT	坚果	重力散布	种子	-	1
玉兰 *Magnolia denudata*	木兰科 *Magnoliaceae*	DBT	聚合果	重力散布	种子	-	1
合计 Total							4046

EBT:常绿乔木 Evergreen trees;DBT:落叶乔木 Deciduous trees;DBS:落叶灌木 Deciduous shrub

2.2　种子雨季节动态

从图 2 可以看出,群落种子雨密度呈现单峰型,从 7 月份产生种子,8、9 月份种子雨密度明显上升,到 10 月份达到全年高峰,种子雨密度达到 263.78 粒/m^2,其次在 9 月和 11 月,种子雨密度仍可达 100—150 粒/m^2 之间, 1 月、2 月、3 月、8 月和 12 月份,种子雨密度在 50—100 粒/m^2之间,而 5 月和 6 月是一年中种子雨密度最低时间,平均密度仅为 0.11 粒/m^2。Kruskal-Wallis 检验结果表明不同时间收集到的种子雨密度之间有极显著差异($P<0.01$)。

种子雨收集器中收集到的物种数与种子雨密度的月动态相似,也在 10 月份达到高峰,多达 15 种,9 月和 12 月也有 12 到 14 种,1 月、2 月、3 月和 11 月在 6 到 8 种之间。

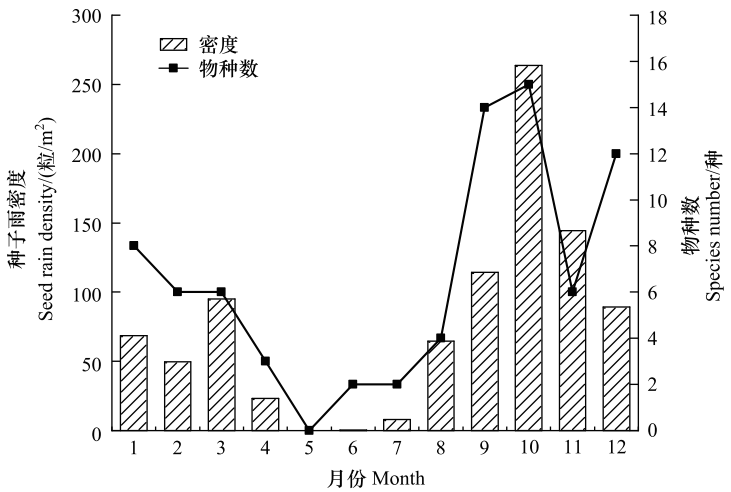

图 2　种子密度和物种月动态变化

Fig.2　Monthly dynamic changes of seed density and species

从图 3 可以看出,4 个主要优势树种在一年中集中散布的时间差异明显。缺萼枫香的种子散布高峰在 10—11 月,8 月和次年 3 月有两个小高峰,呈现多峰型特征,5—6 月份没有收集到缺萼枫香的种子;柳杉的种子在 10 月和次年的 3 月出现两个集中散布高峰,在其他时间几乎没有收集到柳杉种子,呈双峰型特征;交让木的种子散布从 7 月开始增加,一直到次年的 1 月份达到最高峰,除 3—6 月未收集到交让木种子外其它月份均有较多种子散布,呈现平台式单峰型特征;小叶白辛树的种子散布高峰期在 9—10 月,其余月份种子很少或

无种子,呈现集中式单峰型特征。

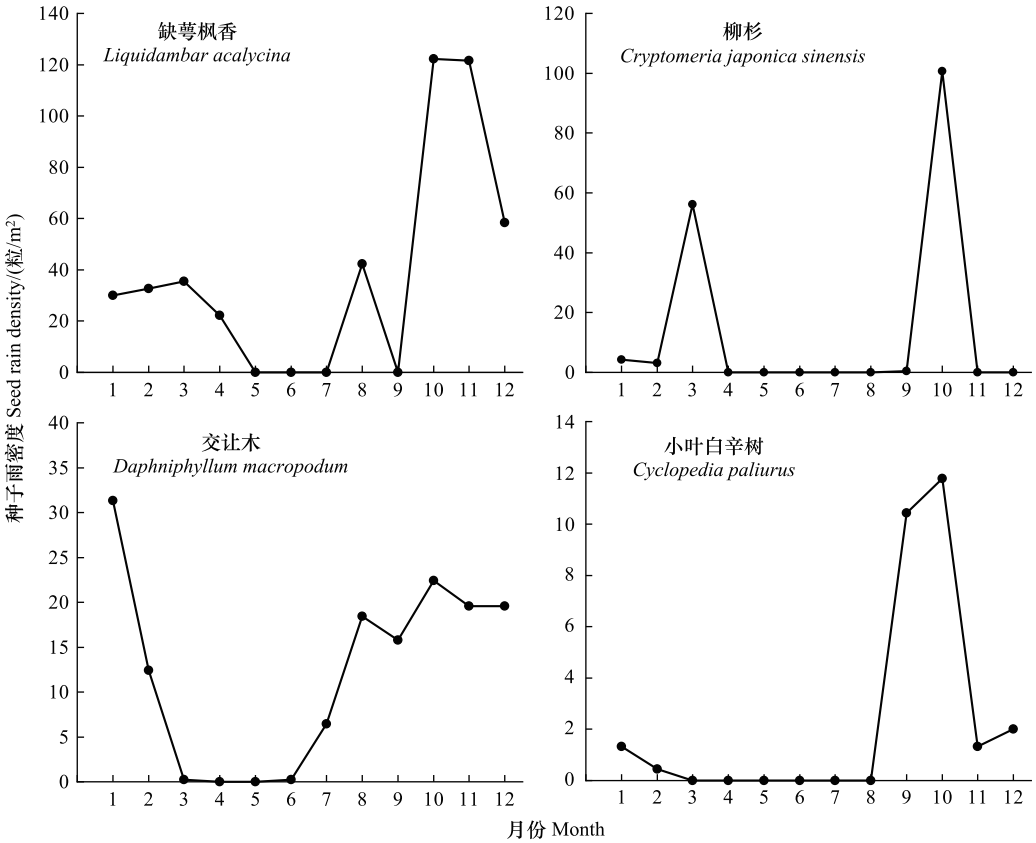

图 3 主要优势树种种子雨的季节动态

Fig.3 Seasonal dynamics of seed rain of main dominant tree species

2.3 种子雨空间分布特征

从表 3 中 4 种空间分布类型评价结果看,不同指标均显示群落与主要优势树种的种子雨分布模式均呈聚集分布,且群落与前 10 个主要树种的 4 个指标都大于临界值,说明种子扩散的聚集程度很高,但不同物种间的指标差异较大,说明物种空间聚集程度差异明显。

2.4 种子雨性状特征

所收集到的 30 个物种种子平均重量为 0.065 g,其中种子重量最大的物种为小叶青冈(*Quercus myrsinifolia*)达 0.405 g,其次青钱柳种子重量为 0.142 g,交让木种子重量为 0.090 g,灯台树(*Cornus controversa*)种子重量为 0.086 g,种子重量最小的物种为柳杉重量达 0.003 g(表 2)。

从图 4 可以看出,不同种子散布单位的物种种子重量没有显著差异($\rho=0.019$, $P=0.781>0.05$),不同种子散布方式的物种种子重量具有显著差异($\rho=0.270$, $P=0.000<0.05$),通过重力散布的种子重量显著大于风力散布的种子;不同果实类型的物种种子重量差异显著($\rho=0.768$, $P=0.000<0.05$),种子重量最大的为坚果,最小的为蒴果;不同生活型的物种种子重量无显著差异($\rho=0.061$, $P=0.368>0.05$)。

2.5 种子雨与群落共有物种关系

种子雨与植物群落共有物种的关系分为 4 种类型:a)植物群落和种子雨均占较大比例;b)植物群落占较大比例,种子雨所占比例较小;c)种子雨占较大比例,植物群落所占比例较小;d)植物群落和种子雨均占比少。种子雨和植物群落共有物种数为 25 种,其中,a 类有交让木 1 种植物,b 类有细叶青冈、大果山胡椒、蓝果树(*Nyssa sinensis*)等 7 种植物,c 类有青钱柳(*Cyclopedia paliurus*)、柳杉、缺萼枫香等 8 种植物,d 类有灰白蜡瓣花(*Corylopsis glandulifera*)、稀花槭(*Acer pauciflorum*)、苦糖果(*Lonicera fragrantissima lancifolia*)等 8 种植

物。表明群落植物的组成对种子雨丰富度有很大的贡献,同时物种重要值排名在群落树种和种子雨之间存在一定程度的分化(图 5)。

表 3　种子雨空间分布特征

Table 3　Spatial distribution characteristics of seed rain

物种 Species	方差/均值 Variance/Mean	分布格局 Distribution pattern	负二项指数 Negative binomial index	分布格局 Distribution pattern	聚集度 Degree of aggregation	分布格局 Distribution pattern	Cassie 指标 Cassie metrics	分布格局 Distribution pattern
缺萼枫香 *Liquidambar acalycina*	539.15	聚集	0.43	聚集	538.15	聚集	2.32	聚集
交让木 *Daphniphyllum macropodum*	105.18	聚集	0.70	聚集	104.18	聚集	1.42	聚集
柳杉 *Cryptomeria japonica sinensis*	323.53	聚集	0.26	聚集	322.53	聚集	3.90	聚集
小叶白辛树 *Pterostyrax corymbosus*	53.60	聚集	0.26	聚集	52.60	聚集	3.85	聚集
青钱柳 *Cyclopedia paliurus*	9.68	聚集	0.77	聚集	8.68	聚集	1.30	聚集
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	5.49	聚集	0.72	聚集	4.49	聚集	1.39	聚集
雷公鹅耳枥 *Carpinus viminea*	9.46	聚集	0.22	聚集	8.46	聚集	4.48	聚集
灯台树 *Cornus controversa*	3.78	聚集	0.32	聚集	2.78	聚集	3.13	聚集
苦糖果 *Lonicera fragrantissima lancifolia*	6.00	聚集	0.13	聚集	5.00	聚集	7.50	聚集
金钱松 *Pseudolarix kaempferi*	1.85	聚集	0.65	聚集	0.85	聚集	1.53	聚集
群落 Community	424.87	聚集	1.09	聚集	423.87	聚集	0.92	聚集

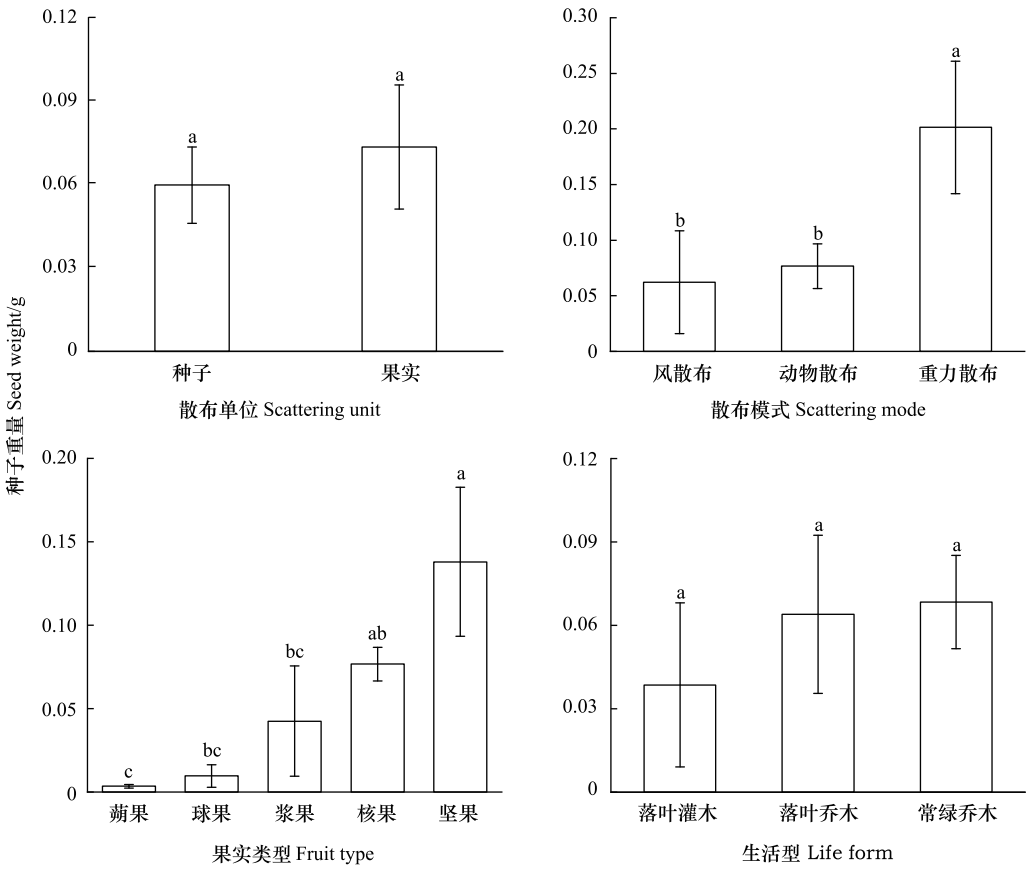

图 4　不同种子散布单位,不同种子散布模式,不同果实类型和不同生活型的物种种子重量比较

Fig.4　Comparison of seed mass between species of different dispersal unit, dispersal mode and fruit type and life form

不同小写字母表示种子不同散布单位,不同散布模式,不同果实类型和不同生活型的种子重量之间差异显著

2.6 种子散布与群落物种空间关系分析

2.6.1 种子雨与群落物种空间关系分析

通过对 9 个种子收集器收集到种子与周围 1—20 m范围内(1256 m^2)不同空间距离内物种分布进行相似分析,从图 6 显示的 Jaccard 系数来看,在 20 m 范围内,种子雨收集到的物种数与收集器周围的母树的 Jaccard 系数大致随着与收集器距离的增加呈快速上升趋势,在 8 m 处达到极值 $R_{max}=0.114$,随后整体呈现小幅下降趋势,但并不明显。同时,图 6 还说明在群落水平上,种子雨收集器收集到的物种与群落物种之间相似系数不高,都在 0.12 以下,且在距离收集器 4 m 内的相似系数更小,在 0.06 以下,表明种子雨收集器能收集到的物种与距离关系不明显。

种子不同的散布方式对种子雨的传播有一定影响,从图 7 可以看出,风力散布的相似系数的最高值($R_{max}=0.212$)和距种子雨收集器的距离($d=8$ m)均最大,其次是动物散布($R_{max}=0.143$, $d=6$ m)和重力散布($R_{max}=0.100$, $d=7$ m),但总的来说,三种散布方式的种子与收集器周围母树物种组成的相似性系数值都较低。不同生活型树种会对种子雨的传播产生影响,常绿乔木的相似性系数极值 $R_{max}=0.167$, $d=6$ m;落叶乔木的相似性系数极大值 $R_{max}=0.100$, $d=5$ m;落叶灌木的相似性系数极大值 $R_{max}=0.037$, $d=3$ m。不同散布单位的种子对种子雨的传播也会产生一定的影响,散布单位为种子的物种的相似性系数极大值 $R_{max}=0.200$, $d=3$ m;散布单位为果实的物种的相似性系数极大值 $R_{max}=0.231$, $d=8$ m。

2.6.2 种子雨与母树相关性分析

对种子雨密度与收集器范围内 1—20 m 的母树个体数量、平均胸径和树高分别进行相关性分析,结果表明(图 8),群落种子雨密度与母树数量呈极显著正相关($P<0.001$),母树的数量增加 1 个单位,种子的密度增加 43.76 粒/m^2,但种子雨密度与母树的平均胸径和树高没有显著关系。

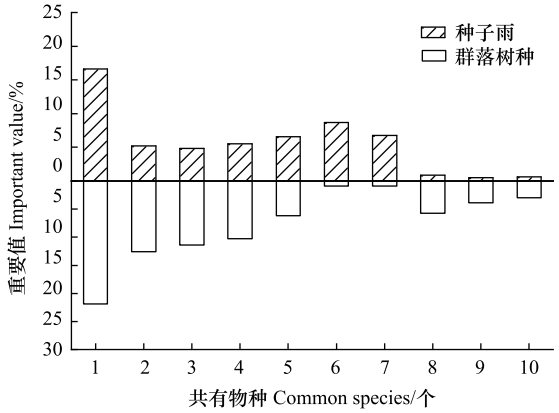

图 5 群落树种与种子雨优势种比较

Fig.5 Comparison of community tree species and seed rain dominant species

1:交让木(*Daphniphyllum macropodum*);2:青钱柳(*Cyclocarya paliurus*);3:柳杉(*Cryptomeria japonica sinensis*);4:缺萼枫香(*Liquidambar acalycina*);5:杉木(*Cunninghamia lanceolata*);6:细叶青冈(*Quercus myrsinifolia*);7:大果山胡椒(*Lindera praecox*);8:小叶白辛树(*Pterostyrax corymbosus*);9:雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*);10:金钱松(*Pseudolarix kaempferi*)

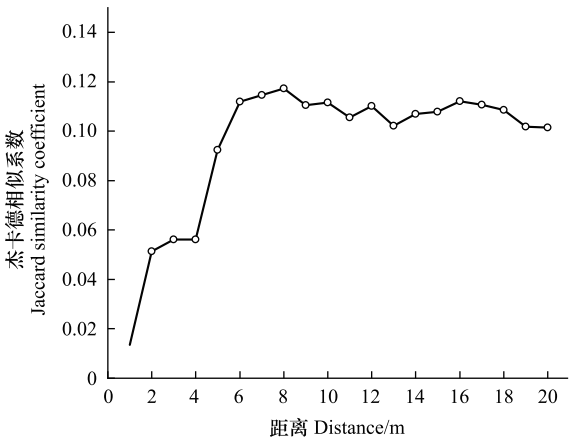

图 6 收集器所收集到的种子物种组成与收集器 1—20m 范围内母树物种组成之间的相似性分析

Fig.6 Similarity analysis between seed species composition collected by the collector and mother tree species composition within 1—20m of the collector

3 讨论

3.1 种子雨产量及组成

样地内不同树种收集到的种子雨数量差别很大,如缺萼枫香收集到的种子多达 2092 粒,而山胡椒(*Lindera glauca*)、紫楠(*Phoebe sheareri*)等 16 个树种仅收集到 1 粒种子,说明样地内植物种类组成比较复杂,且许多偶见树种的存在也增大了群落种子雨结构组成的复杂性[15]。样地中收集到种子数最多的前 3 种物种种子数量占种子雨总数的 84.88%,分别是缺萼枫香、柳杉、交让木,说明大部分的种子来源于一小部分物种。

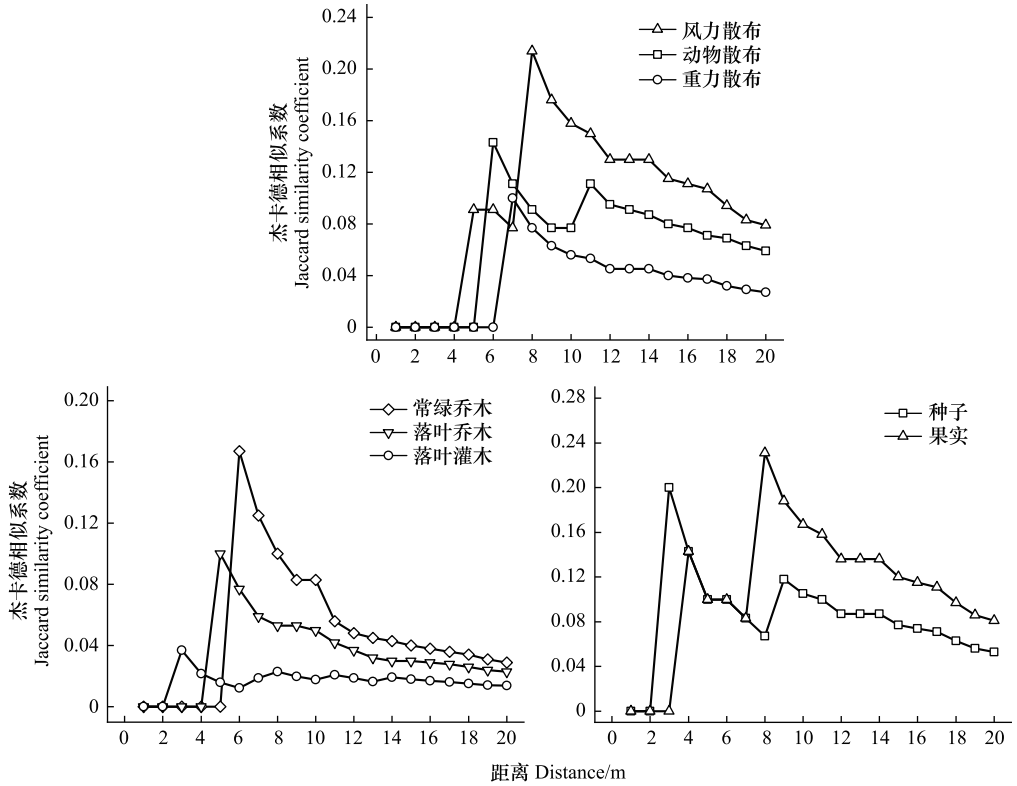

图 7　不同传播方式,生活型和散布单位的种子雨物种组成与不同半径(1—20m)范围内母树物种组成之间的相似性分析

Fig.7　Similarity analysis between seed rain species composition in different modes of transmission, life forms and dispersal units and mother tree species composition in different radius (1—20m)

样地内有约 85%的物种在种子雨收集器中没有收集到相应的种子,产生这种结果的原因和群落中存在很多稀有种和偶见种有关,这一类树种在样地内个体量很少,导致种子收集器很难收集到这类物种的种子[16]。

3.2　种子雨时空动态特征

样地内物种种子雨散布都具有一定规律,种子散布大多都集中在下半年(9—11 月),说明种子雨散布具有一定的季节动态。在为期一年的种子雨调查周期内并非所有的物种都具有共同的季节动态变化[17—18]:缺萼枫香种子散布高峰为 10—11 月,柳杉种子散布高峰为 10 月及次年 3 月,交让木种子散布高峰为 10—12 月及次年的 1 月,小叶白辛树种子散布高峰为 9—10 月。在植物群落中,不同树种种子雨散布的高峰期和持续的时间存在差异的现象使得多数不同物种的种子在不同时间段萌发,这使得植物在幼苗阶段对资源的竞争有所降低,有利于不同物种的共存[19—20]。

研究样地中主要优势种的种子雨空间分布呈现聚集分布,种子围绕母树聚集分布这一现象使得植物群落分布具有较大的空间变异。植物个体之间存在的结实差异所产生的种子限制和不同物种的种子传播能力不同造成的扩散限制是导致种子雨在空间上产生变异的根本因素[21—23]。

3.3　种子性状特征

种子的大小是植物生活史中的关键特征之一[24—25]。植物在进行繁殖的时候,由于可分配资源量的制约,使得植物会在种子的大小和数量之间形成一种竞争,从而导致种子大小产生一定变异。在同一群落内,种子大小变异程度可达 2—5 个数量级,天目山常绿落叶阔叶混交林 30 个木本植物种子重量范围为 0.001—0.42 g,变异达 2 个数量级,低于黄力等有关缙云山常绿阔叶林种子雨研究的 3 个数量级[26]。

不同果实类型的物种种子重量之间存在显著差异,其中果实类型为坚果的种子重量显著大于果实类型为蒴果的种子重量;不同散布方式的物种种子重量间存在较大差异,种子散布方式为重力散布的物种的种子重

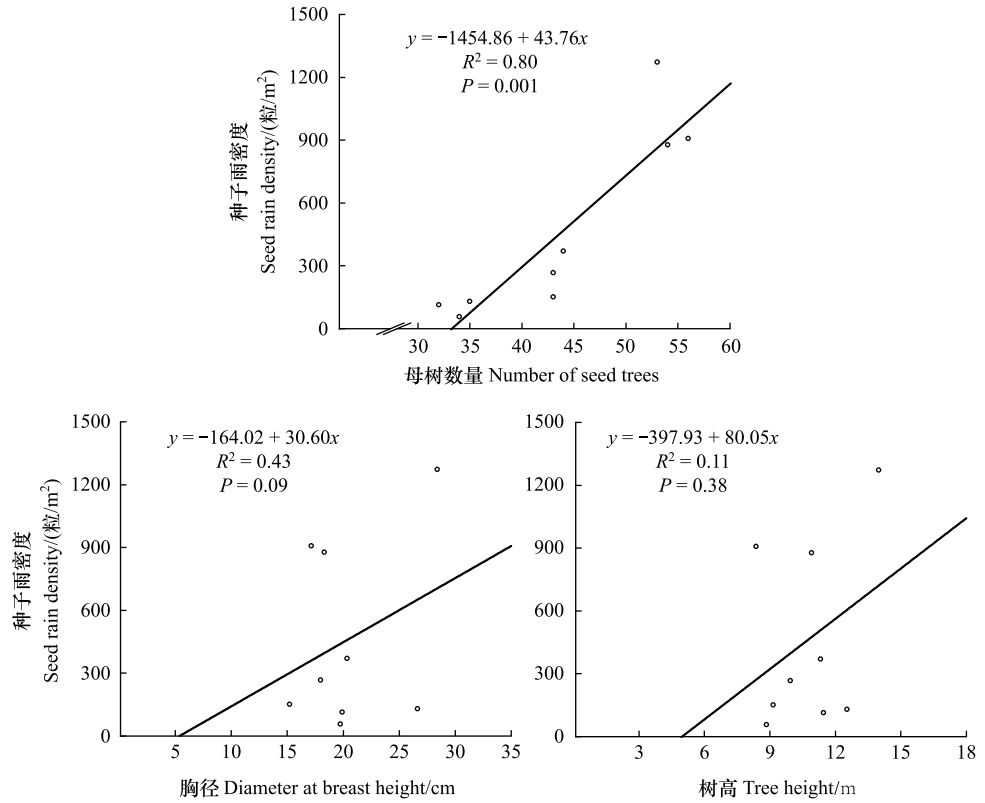

图 8 种子雨密度和收集器 1—20m 范围内母树回归性分析

Fig.8 Regression analysis of seed rain density and mother tree within the range of 1—20m of the collector

量显著大于风力散布的物种的种子重量,说明果实类型和种子散布方式是影响种子大小权衡的重要因素[27—28]。

3.4 种子雨与群落物种组成的关系分析

种子雨的物种结构组成情况主要取决于植物群落的物种结构组成,种子雨的传播限制使不同的物种存在明显的时空分布动态特征[29—30]。本研究中有关共有物种重要值的分析,有些物种如细叶青冈、大果山胡椒、小叶白辛树等在群落和种子雨中的重要值占比差异较大,造成这一结果的原因和样地中母树与种子雨收集器距离,母树的密度以及在样地内的分布情况有关[31]。种子雨与植物群落之间有着密切的关系,种子雨与土壤种子库是植物群落更新演替的关键,同时植物群落又是种子雨的提供者,因此种子雨和植物群落之间的物种组成有较高的一致性[32]。

利用 Jaccard 相似系数对各个收集器所收集到的种子物种组成与收集器 1—20 m 范围内母树物种组成之间的相似性分析,发现相似性系数值在一定范围内上升达到极值而后呈现下降趋势,但就总体而言,相似性系数值较低,这表明植物群落有很强的扩散限制作用[33—34]。此外,群落内种子雨密度和周围母树数量有显著正相关关系,大多数物种的种子由于受到自身重力的影响,种子主要集中降落在林冠下,因此收集器内种子主要来源于其附近的母树[35—36]。

4 结论

天目山常绿落叶阔叶混交林样地种子雨物种组成丰富,在群落水平上种子雨有明显的季节动态,种子散布峰值主要集中在 9—11 月份,群落内种子雨在空间上呈聚集分布,不同果实类型和不同散布方式的物种种子重量有显著差异,种子散布距离主要受散布方式的影响,其中风力散布的物种种子传播距离最远。种子雨

在季节上呈错峰散布会降低不同树种的种子萌发时对资源的竞争,有利于维持群落内的物种多样性,同时种子通过风力传播的物种能在距离母树更远的距离产生幼苗,增加了物种对环境资源的利用率,这对植物的生存繁殖有重要意义。

参考文献(References):

[1] 肖静, 黄力, 杨超, 李笑寒, 吴小琪, 周礼华, 钱深华, 杨永川. 缙云山常绿阔叶林种子雨组成及其时空动态. 林业科学, 2019, 55(7): 163-169.

[2] 陈国兴. 福建(建瓯)赤皮青冈种子雨特征. 福建林学院学报, 2011, 31(2): 161-164.

[3] 杨彬, 王玉, 郝清玉. 木麻黄海防林种子雨的时空动态. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(4): 367-375.

[4] 朱教君, 刘足根, 王贺新. 辽东山区长白落叶松人工林天然更新障碍分析. 应用生态学报, 2008, 19(4): 695-703.

[5] Liu B, Liu Q Q, Zhu C X, Liu Z G, Huang Z J, Tigabu M, He Z M, Liu Y H, Wang Z N. Seed rain and soil seed bank in Chinese fir plantations and an adjacent natural forest in Southern China: implications for the regeneration of native species. Ecology and Evolution, 2022, 12(1): e8539.

[6] Shang Z H, Yang S H, Shi J J, Wang Y L, Long R J. Seed rain and its relationship with above-ground vegetation of degraded *Kobresia* meadows. Journal of Plant Research, 2013, 126(1): 63-72.

[7] Edwards G R, Crawley M J. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. Journal of Ecology, 1999, 87(3): 423-435.

[8] 周丽梦, 周荣飞, 吴梦斯, 叶珍林, 丁炳扬, 骆争荣. 百山祖常绿阔叶林种子雨组成及特点. 植物研究, 2015, 35(1): 84-91.

[9] 杜彦君, 马克平. 森林种子雨研究进展与展望. 生物多样性, 2012, 20(1): 94-107.

[10] 于顺利, 郎南军, 彭明俊, 赵琳, 郭永清, 郑科, 张立新, 温绍龙, 李晖. 种子雨研究进展. 生态学杂志, 2007, 26(10): 1646-1652.

[11] Wandrag E M, Dunham A E, Duncan R P, Rogers H S. Seed dispersal increases local species richness and reduces spatial turnover of tropical tree seedlings. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(40): 10689-10694.

[12] 商侃侃, 陈波, 达良俊. 浙江天目山孑遗落叶阔叶林群落分异格局及其地形解释. 生态环境学报, 2013, 22(2): 213-221.

[13] Bai C, You S X, Ku W P, Dai Q L, Wang Z Y, Zhao M S, Yu S Q. Life form dynamics of the tree layer in evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest during 1996—2017 in Tianmu Mountains, Eastern China. Silva Fennica, 2020, 54(2):14214.

[14] 楼一恺, 范忆, 戴其林, 王铮屹, 库伟鹏, 赵明水, 余树全. 天目山常绿落叶阔叶林群落垂直结构与群落整体物种多样性的关系. 生态学报, 2021, 41(21): 8568-8577.

[15] Piotto D, Craven D, Montagnini F, Ashton M, Oliver C, Thomas W W. Successional, spatial, and seasonal changes in seed rain in the Atlantic forest of southern *Bahia*, Brazil. PLoS One, 2019, 14(12): e0226474.

[16] Shang Z H, Yang S H, Shi J J, Wang Y L, Long R J. Seed rain and its relationship with above-ground vegetation of degraded *Kobresia* meadows. Journal of Plant Research, 2013, 126(1): 63-72.

[17] 窦丽娜, 张文富, 邓晓保, 曹敏, 唐勇. 西双版纳望天树林种子雨 9 年动态. 生物多样性, 2018, 26(9): 919-930.

[18] 刘双, 金光泽. 小兴安岭阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林种子雨的时空动态. 生态学报, 2008, 28(11): 5731-5740.

[19] Brearley F Q, Proctor J, Nagy L, Dalrymple G, Voysey B C. Reproductive phenology over a 10-year period in a lowland evergreen rain forest of central Borneo. Journal of Ecology, 2007, 95(4): 828-839.

[20] Ssali F, Moe S R, Sheil D. Tree seed rain and seed removal, but not the seed bank, impede forest recovery in bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn)-dominated clearings in the African highlands. Ecol Evol, 2018, 8(8): 4224-4236.

[21] Wang J, Hou X, Zhang B, Han N, Feng T, An X L, Chen X N, Zhao J D, Chang G. Long-term effects of climate variability on seed rain dynamics of four Fagaceae sympatric species in Qinling Mountains, China. Biology, 2022, 11(4): 533-546.

[22] Bai Y G, Romo J T. Seed production, seed rain, and the seedbank of fringed sagebrush. Journal of Range Management, 1997, 50(2): 151-155.

[23] 杜彦君, 马克平. 浙江古田山自然保护区常绿阔叶林种子雨的时空变异. 植物生态学报, 2012, 36(8): 717-728.

[24] Wright S J, Muller-Landau H C, Calderón O, Hernandéz A. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. Ecology, 2005, 86(4): 848-860.

[25] Yang Y C, Huang L, Qian S H, Fukuda K. Completing the life history of *Castanopsis fargesii*: changes in the seed dispersal, seedling and sapling recruitment patterns. European Journal of Forest Research, 2015, 134(6): 1143-1154.

[26] 黄力. 缙云山常绿阔叶林种子生态学研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2016.

[27] Ruxton G D, Schaefer H M. The conservation physiology of seed dispersal. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2012, 367(1596): 1708-1718.

[28] Castro-Díez P, Montserrat-Martí G, Cornelissen J H C. Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. Plant Ecology, 2003, 166(1): 117-129.

[29] Chang E R, Jefferies R L, Carleton T J. Relationship between vegetation and soil seed banks in an Arctic coastal marsh. Journal of Ecology, 2001, 89(3): 367-384.

[30] 吴阳, 陈芳清, 张淼, 陈韶华, 刘坤慧, 高伊培. 香溪河消落带不同恢复模式下植物群落的种子雨及其时空变化特征. 应用与环境生物学报, 2016, 22(6): 1000-1007.

[31] Wang Y Y, LaMontagne J M, Lin F, Yuan Z Q, Ye J, Wang X G, Hao Z Q. Similarity between seed rain and neighbouring mature tree communities in an old-growth temperate forest. Journal of Forestry Research, 2020, 31(6): 2435-2444.

[32] Gasperini C, Bollmann K, Brunet J, Cousins S A O, Decocq G, De Pauw K, Diekmann M, Govaert S, Graae B J, Hedwall P O, Iacopetti G, Lenoir J, Lindmo S, Meeussen C, Orczewska A, Ponette Q, Plue J, Sanczuk P, Spicher F, Vanneste T, Vangansbeke P, Zellweger F, Selvi F, De Frenne P. Soil seed bank responses to edge effects in temperate European forests. Global Ecology and Biogeography: a Journal of Macroecology, 2022, 31(9): 1877-1893.

[33] Houle G. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. The Journal of Ecology, 1992, 80(1): 99-108.

[34] 邹莉, 谢宗强, 李庆梅, 赵常明, 李传龙. 神农架巴山冷杉种子雨的时空格局. 生物多样性, 2007, 15(5): 500-509.

[35] 梁新芳. 灵空山油松—辽东栎混交林种子雨特征及其与影响因素相关性研究[D]. 太原: 山西大学, 2017.

[36] Messeder J V S, Silveira F A O, Cornelissen T G, Fuzessy L F, Guerra T J. Frugivory and seed dispersal in a hyperdiverse plant clade and its role as a keystone resource for the Neotropical fauna. Ann Bot, 2021, 127(5): 577-595.