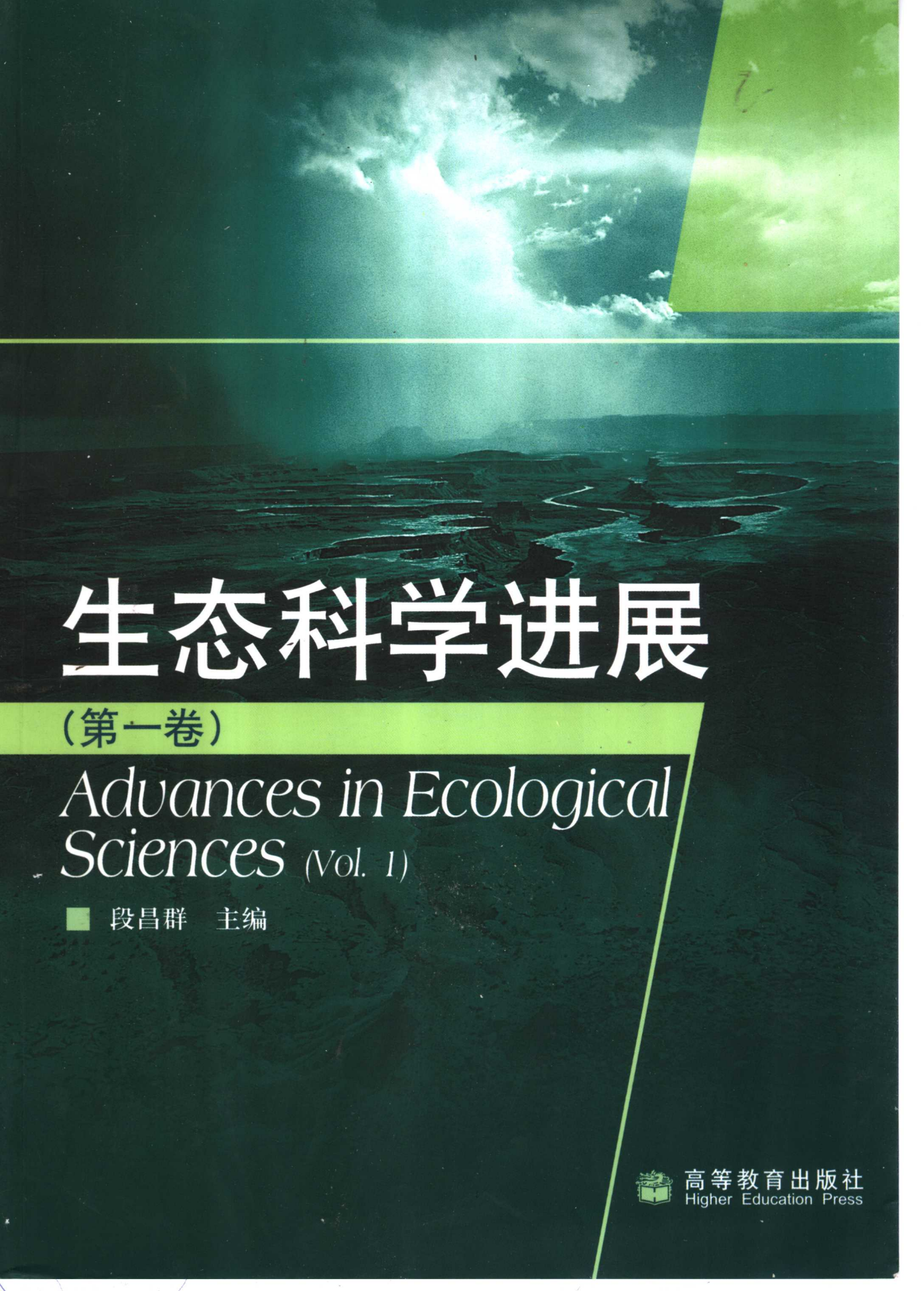




生态科学进展

(第一卷)

*Advances in Ecological
Sciences* (Vol. 1)

■ 段昌群 主编



高等教育出版社
Higher Education Press

生态科学进展

(第一卷)

Advances in Ecological Sciences

(Vol. 1)

段昌群 主编



高等教育出版社
HIGHER EDUCATION PRESS

内容简介

本书从分子生态学、个体与生理生态学、种群与进化生态学、群落与生态系统生态学、污染与恢复生态学等各个层面,收集了国内在生态科学领域研究一线工作者专题评述论文 23 篇,介绍了国内外生态科学基础理论研究和交叉应用领域的最新成果、发展动态和研究进展,是从事生态科学工作的研究人员、高校教师、研究生和高年级本科生及时了解生态科学发展动态的重要资料。

图书在版编目(CIP)数据

生态科学进展. 第 1 卷/段昌群主编. —北京:高等教育出版社,2004. 12
ISBN 7-04-012827-6

I. 生… II. 段… III. 生态学—文集 IV. Q14-53

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2005)第 022767 号

责任编辑 林 琳 封面设计 王凌波
责任排版 杨 明 责任印制 陈伟光

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街 4 号
邮政编码 100011
总 机 010-58581000

购书热线 010-58581118
免费咨询 800-810-0598
网 址 <http://www.hep.edu.cn>
<http://www.hep.com.cn>
网上订购 <http://www.landracom.com>
<http://www.landracom.com.cn>

经 销 北京蓝色畅想图书发行有限公司
印 刷 北京民族印刷厂

开 本 787×1092 1/16
印 张 26.5
字 数 680 000

版 次 2004 年 12 月第 1 版
印 次 2004 年 12 月第 1 次印刷
定 价 48.00 元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题,请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号 12827-00

《生态科学进展》编委会名单

顾问： 吴征镒 张新时 孙儒泳 李文华 蒋有绪
洪德元 冯宗炜 林 鹏 郑光美 张亚平
徐汝梅 宋永昌 钟章成 祝廷成 姜汉侨
王焕校 王如松

主 编： 段昌群

副主编：（按姓氏笔画为序）

马克平 方精云 何大明 张福锁 陈家宽
林金安 祖元刚 陶 澍 康 乐 盛连喜
傅伯杰 彭少麟 葛剑平

编 委：（按姓氏笔画为序）

卜文俊 王仁卿 王凤友 王 刚 王根轩
王德利 叶万辉 叶燎原 龙春林 安树青
严重玲 张一平 张大勇 张金屯 张金池
李 博 李庆军 李冰祥 李金刚 束文圣
吴兆录 杨宇明 杨君兴 杨肖娥 杨 良
杨 劼 杨树华 苏智先 陈小勇 陈同斌
陈桂珠 周 伟 周启星 周浙昆 周 跃
周道玮 岳 明 欧晓昆 胡海清 赵之伟
钟 扬 唐 亚 徐丽华 徐宏发 高玉葆
党承林 常 杰 康慕谊 曹 敏 彭 华
葛 颂 董元华 董 鸣 蒋志刚 蒋国芳
韩兴国 虞 泓 雷富民 熊治廷 薛建辉
潘晓玲

编辑部： 刘嫦娥 常学秀 李俊梅

前 言

作为探讨生物与环境相互关系的一门学科,生态学已有百年的历史。蓬勃发展的生命科学在向宏观和微观两极延伸的过程中,生态学不仅成为宏观生命科学领域最主要的学科,还因在微观层次如分子、细胞等水平上交叉渗透,贯通融合了生物学多个分支学科,成为生命科学领域最活跃、最重要的学科之一。生态学不仅在探索生物生存、适应和进化规律中不断取得突破,而且拓展到对人类生存发展及其资源和环境、乃至地球命运的关心。目前还很少有像生态学那样一个学科,沟通自然界、人类社会和经济运行,在多维视野和多个空间尺度上连接过去、现在和未来,既成为认识自然规律的重要学科,也成为指导人类社会行为准则的一个知识体系,被公认为支撑可持续发展的核心学科之一。

鉴于生态学的重要地位和作用,生态学多年以来热度不减。在国际上,生态学一直是众多高等院校和科研机构优先发展的学科之一。进入新世纪我国高校进行重点学科遴选时,全国设立了9个生态学国家级重点学科点,生态学成为设点最多的学科之一;中国科学院在构建国家知识创新体系时,重组、强化和新设立的以生态研究为重要内容的科研机构达20余个。

随着生态学作用和地位被全社会广泛接受和认同,多种层次的教学和研究普遍展开。为此,迫切需要创办一个连续出版物,定期反映和归纳总结国内外在生态学领域的前沿动态和热点问题,为我国生态学科学研究、人才培养和学科建设及时提供最新信息,并成为展示我国生态学研究水平和特色的窗口。这一提议,得到广泛响应。高等教育出版社的林金安先生对此高度关注,积极推动了这项工作的发展,搭建了一个很好的出版平台。在老一辈德高望重的生态学大师们的指导和关怀下,在诸多学界同仁和专家们的支持和鼓励下,由云南大学牵头组织成立了《生态科学进展》编委会。经过一年多的努力,终于使第一卷书稿问世。该书的组织编写和出版,得到了云南大学生态学国家级重点学科建设、云南生物资源保护与利用国家重点实验室培育基地、国家重点基础研究发展计划项目(2003CB415103)的支持。

应该指出的是,生态学任何一个领域,任何一个问题,都可能是一个古老的问题,也可能是一个常讲常新的问题;同一个问题,往往因研究者研究的角度和方法的不同,获得的理解和认识有较大差异;同时生态学研究具有很强的区域性,此地的热点和前沿未必就是彼地的热点和前沿,此地认识透彻了未必就能替代彼地的研究,从而可比性往往较差,有时甚至相互的认同程度不高。虽经多方征求意见遴选了选题,多位同行专家审稿把关,但随着交稿时间的临近,我愈发不安。好在从不同的角度、不同的层次、不同的区域认识不同或相同的问题,本身就是生态学的重要特色,从而在重点介绍国际生态前沿工作的同时,也注重对我国、乃至不同区域生态学研究工作的综述和评介。如果能做到抛砖引玉,促进学术交流,凸现中国生态学的学术高峰和特色,催生中国生态学的学派发展,本出版物的目的也就达到了。

《生态科学进展》是一个连续出版物,每年一卷。随着它的编辑和出版,更热切期望得到更多生态学前辈和同仁们的关怀和指导,诚恳地希望有更多的老一辈专家和青年学子共同建设这个大家共有的论坛,进入编委会,提供高质量的稿件,为我国生态学的科研和人才培养共同构建一个大家经常想得起、平时用得成的资讯平台。

段昌群

2004 年 11 月 18 日

目 录

种子生态学研究进展	唐安军 龙春林 刀志灵 宋松泉 田美华(1)
种间相互作用与外来入侵种的种群动态	吴晓雯 陆建忠 马志军 陈家宽 李 博(19)
外来入侵种薇甘菊的生态学特性及其防治	余 萍 李鸣光 替启杰(35)
生物入侵的过程、机制及生态学效应	贺同利 王仁卿(53)
生物多样性和生态系统功能关系研究进展	袁建立 王 刚(63)
热带森林林冠水文效应研究进展	王 馨 张一平 刘文杰(85)
流域景观格局变化的生态水文效应	傅伯杰 赵文武 陈利顶 吕一河 张秋菊 杨 柳(99)
中国西南岩溶生态系统的特征、演变与生态恢复	曹建华 李先琨(121)
分子生态学的理论与方法研究进展	雷冬梅 张 莘 宋春敬(135)
植物重金属应激蛋白	柯文山 熊治廷 陈建军 杨金莲(155)
物候对气候变化响应的研究综述	宋福强 张一平(169)
增强 UV-B 辐射的生态效应:	
与气候变化的联合作用	刘 庆 陈劲松 林 波 方 芳 姚晓芹 左园园 李 燕(181)
类黄酮与植物 UV-B 敏感性:生理代谢与生态功能	何丽莲 姚银安 祖艳群 李 元(203)
土壤污染对微生物多样性的影响	林先贵 王发园(215)
水体富营养化生态学机制研究	熊秉红 侯浩波 熊治廷 宋碧玉(243)
污染条件下生物多样性丧失的生态遗传学机制	段昌群 王焕校 姜汉侨(267)
进化生态学——生态学思想与理论的整合	王崇云(291)
云南植被研究概况与进展	金振洲(309)
砷超富集植物研究进展	王宏镔 覃勇荣 束文圣 蓝崇钰 叶志鸿(339)
超蓄积植物根际效应及其	
重金属吸收机理研究进展	徐卫红 熊治廷 王宏信 刘吉振 李仰锐 李文一(355)
植物修复机理研究进展	米玮洁 胡朝华 朱端卫 李 庆 周怀东 李文奇(371)
生态保护工程防治地震滑坡	肖梅玲 叶燎原(403)
恢复生态研究的热点与趋势——近五届国际恢复生态学大会综述	彭少麟(411)

种子生态学研究进展

唐安军¹ 龙春林^{1*} 刀志灵¹ 宋松泉² 田美华²

(1 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204; 2 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊, 勐仑 666303)

Advances in Seed Ecology

TANG An-jun¹ LONG Chun-lin^{1*} DAO Zhi-ling¹ SONG Song-quan² TIAN Mei-hua²

(1 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Mengla 666303, China)

摘 要 种子是植物在长期进化过程中适应环境的产物。在发育过程中, 种子经受了母株所在生境中的各种生态因子的作用; 成熟后, 种子或休眠或萌发。对于休眠类型的划分, 不同的学者虽然有相异的分类, 但都认为种子休眠是植物应对逆境的一种生存对策, 具有重要的生态学意义。最近, 种子休眠类型被分为 5 种基本类型: 生理休眠、形态休眠、形态生理休眠、物理休眠和复合休眠。休眠的种子进入到土壤中, 便形成土壤种子库。研究土壤种子库对于了解当地的生物多样性十分重要。在植物群落的演替和植被恢复与重建等过程中, 土壤种子库起着重要的作用。研究土壤种子库的学者根据各自的实践, 将种子库划分为不同的类型。除了种子本身的生物学特性(如萌发行为)影响种子库的动态变化外, 环境因子和干扰也对其产生影响。某些种子在成熟的过程或成熟后, 有一部分在传播媒介的搬运下, 分布到母株生境以外的地方, 而后在条件适宜的情况下, 萌发成幼苗(种子的萌发也深受生境的影响), 从而扩大了种群的分布范围, 避免了近亲繁殖衰退。从进化生态学的角度而言, 有的种子与其传播媒介在长期的协同进化过程中, 形成了共生关系。此外, 顽拗性种子有着与正常性种子不同的生态特点, 深入研究顽拗性种子与其自然生境的关系, 对种子的长期保存及这类种子在生产上的应用有重要的指导意义。

关键词 种子休眠与萌发; 生态因子; 土壤种子库及其动态; 传播机制; 进化生态学; 协同进化; 顽拗性种子的生态特征

Abstract Seeds are products of the plants which have been adapted to various environments in the

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-SW-117)、交通部西部科技项目(2002 318 767 17)、国家自然科学基金项目(30170102)、云南省自然科学基金项目(2001C0058M)

* 通讯作者: long@mail.kib.ac.cn

course of evolution. Seeds are influenced by different ecological factors that the mother plants occur in natural habitats during seed development. After maturing, some seeds are in the dormant status or germinating. As to types of seed dormancy, although different scholars have different classification, they think that seed dormancy is a strategy to survive in various adverse surroundings, which has ecological significance. Recently, seed dormancy is divided into five types: physiological dormancy, morphological dormancy, morphophysiological dormancy, physical dormancy and combinational dormancy. Once dormant seeds are input into the soil and form the soil seed bank. Studying on the soil seed bank is one of the important supplements of biodiversity. In the course of succession of plant community and vegetation restoration, the soil seed bank plays a vital role. Based on their own studies, the scholars have classified the soil seed banks into different types. Apart from the seed biological characteristics influencing dynamics of the soil seed bank, ecological factors and various disturbing also have effect on it. In the process of maturing and after maturing, some seeds are dispersed to other habitats away from mother plants. Once the environmental conditions are favored, these seeds are about to germinate. Thus, the plant communities are expended their distribution and avoid inbreeding. Considering the evolutionary ecology, some seeds and dispersal media form a mutualism in the course of coevolution. Besides, ecological characteristics of recalcitrant seeds are different from normal ones. Further and extensive study on the relationship between recalcitrant seeds and natural habitats will facilitate long-term storage of these seeds.

Key words types of seed dormancy and germination; ecological factors; soil seed bank and its dynamics; dispersal mechanisms; evolutionary ecology; coevolution; ecological characteristics of recalcitrant seeds

培育和收获种子是人类从事农业的发端,而种子在一切进化中,特别是我们称之为文明的进程中,发挥了重要的作用。在现代,进行种子生物学的研究,自然也是生产实践和植物资源可持续利用的重要基础。

种子是植物界演化的最高阶段,是种子植物生活史中的一个重要的生育期,有更强的抗逆性。由于种子具有非常完善的保护结构和内在多途径的特殊代谢功能,从而能调控其休眠和萌发,以实现种的延续。

不少植物的种子离开母株后,仍需要经过一段时期的休眠(dormancy),在此期间即使遇到了适宜的外界环境条件,也无法进行萌发。已经知道,凡具有活力的种子,在适宜的环境条件(最主要的是水分、温度、光照与氧气)下,只要通过休眠阶段,就可以进入正常的萌发(germination)阶段。在萌发的过程中,如果外界的环境条件适宜,胚就能顺利地突破其外围组织形成幼苗,随后,幼苗也能正常生长;否则,萌发受阻,即使萌发了,幼苗也不能正常地生长。

种子除了在发育成熟的过程中受母株所处的环境条件的影响外,还可能遭遇到传播因子的作用,这种作用或许给种子施加良性影响(如打破原有的休眠,促进萌发),或许造成致命的伤害。因此,除了应研究休眠与萌发的生态因子的影响外,还须从进化生态学的角度,研究种子的传播机制,以便更好地阐释影响种子的外界作用。

由于种子植物的多样性,种子的特性也是多样的,除了正常性种子外,还有顽拗性种子(recalcitrant seed)和中间性种子(intermediate seed)(Roberts, 1973; Ellis *et al.*, 1990)。三大类型的种子成熟后,除了非休眠种子的萌发外,还有一部分留存土壤,构成土壤种子库(soil seed bank)。土壤种子库既受外界生态因子的作用,也受外界干扰的影响,在此过程中,表现出不同时空的动态变化

(Roberto *et al.*, 2000; Gul & Weber, 2001; Mayor *et al.*, 2003; Ellsworth *et al.*, 2004)。

与正常性种子不同的是,顽拗性种子在母株上发育时,不经历或只经历轻微的脱水,其含水量高,成熟后很快萌发;否则,当含水量低于某一临界含水量时,便丧失萌发力(傅家瑞,1991;Berjak & Pammenter, 2001;宋松泉等,2003)。这一比较特殊的现象,引起了学者们的广泛关注。于是,研究顽拗性种子的生态特点,也成了种子生态学的重要内容之一。

综上所述,种子生态学是一门比较复杂的学科,涉及诸多方面,其中的本质与规律有的业已阐明,有的仍处于攻关中。本文拟从种子休眠、萌发、传播、土壤种子库以及顽拗性种子的生态学特征等方面,扼要地进行综述。

1 种子休眠

1.1 种子休眠的生态学意义

种子休眠(seed dormancy)是指具有萌发能力的种子在特定时间段,在适宜萌发的条件下,仍不能萌发的一种特性(Bewley, 1997; Baskin & Baskin, 2004)。种子休眠是植物在长期的系统发育过程中形成的抵抗外界不良环境条件以保持物种不断发展与进化的生态特性,是调节萌发最佳时间和空间分布的一种机制。休眠种子萌发过程中的多态性,或称为萌发异型(germination heteromorphism)是很普遍的,进化稳定对策理论模型预测,当子代的存活率存在着季节性差异时,植物种子萌发多态性是有利的,因为萌发异型允许母株将子代分散在多个季节或多年中萌发,从而减少了子代的生存风险。在不同的生境中,种子休眠的特性不同,因此萌发也存在差异,这样,种子的休眠特性调整了植株的空间分布(唐安军等,2004)。

1.2 种子休眠的类型

的确,种子生物学者需要一个国际上认同的关于种子休眠类型的分级系统。根据休眠的机制可将种子休眠类型分为物理休眠、化学休眠、生理休眠等;根据休眠的程度又可分为浅休眠、中等程度休眠和深休眠等;根据休眠因素所在种子中的解剖位置可分为外源休眠(种壳休眠)、内源休眠(胚休眠)以及二者的各种组合(Lang, 1987;杨期和等, 2003);根据休眠原因的起源,又可分为强迫休眠(条件休眠)和机体休眠(原发性休眠)。强迫休眠(forced-dormancy)也称生态休眠(ecological dormancy),是指种子由于缺乏适当的环境条件而不萌发的现象。机体休眠可分为三组:外部(源)、内部(源)和综合休眠(Khan, 1977; Nikolaeva, 1977, 2001; Baskin & Baskin, 1998)。最近, Baskin 和 Baskin(2004)将种子休眠划分为 5 大类型,即生理休眠(physiological dormancy)、形态休眠(morphological dormancy)、形态生理休眠(morphophysiological dormancy)、物理休眠(physical dormancy)和复合休眠(combinational dormancy),并讨论了休眠的进化趋势。如果休眠的种子不再进入二次休眠,而环境条件满足胚根伸出的需要,那么休眠的种子就会萌发。如果环境条件阻碍萌发,则种子便进入休眠状态。值得指出的是,有的种子的休眠是受内在基因控制的一种数量性状,如野燕麦(*Avena fatua*)(Jana *et al.*, 1988)。

然而,在许多物种的种子中,休眠也并非是其生活史中全或无的特性。大多数浅的生理休眠的种子,在介于休眠与非休眠的对环境的生理响应能力的范围内,将会经历一系列温度驱使的变化(Probert, 2000)。在休眠与非休眠之间,存在这样的过程:种子发育(seed development)→初级休眠的感应(induction of primary, Sp)→成熟的种子(mature seed)→Sc₁→Sc₂→Sc₃→Sc₄→Sc₅→非休眠(Sn)→Sc₅→Sc₄→Sc₃→Sc₂→Sc₁→Ss(次级休眠,secondary dormancy)→Sc₁→……。Sc₁至Sc₅代

表5种过渡的生理阶段。处于5种状态之一的一粒种子,可以认为是条件的或相对的休眠。至于休眠系统的确定,两位学者强调休眠循环是由一系列非深度的生理休眠水平组成的,在这里,他们认为初级休眠、条件休眠和次级休眠不是种子休眠的类型(Baskin & Baskin, 1998, 2004)。

1.3 生境对种子休眠的影响

种子的萌发行为是在其发育过程中决定的。在种子发育的过程中,母株所经受的环境条件强烈地影响到种子的休眠类型和休眠程度(Guterman, 1993)。van der Valk (1978)发现繁缕(*Stellaria media*)的种子深受环境的影响。这一物种在冷期比温暖的时期产生休眠程度高的种子。此外,大多数温带地区的新采集的种子都有典型的浅休,特别是在各种栽培植物如小麦(*Triticum aestivum*)、大麦(*Hordeum vulgare*)、向日葵(*Helianthus annuus*)、莴苣(*Lactuca sativa*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)等植物中,其种子表现出暂时不能萌发的现象,而当经过温度或光照的转换后,则能萌发(Khan, 1977; Koornneef *et al.*, 2002)。

种子休眠在很大程度上还受制于光。光对种子休眠的影响因不同植物而异,因为光的存在而缩短或解除休眠的种子,称为喜光性种子或需光性种子(light-favored seed);相反地,因光的存在而助长或诱导休眠的种子,称为忌光性种子或暗性种子(light-inhibited seed, dark-favored seed);还有一类种子,因其种子萌发不受光影响而称为光中性种子(non-photoblastic seed)(傅家瑞, 1985)。这种具有正常生活力的种子由于光照条件不适宜而不能萌发的现象,称为光休眠(photodormancy)。这样,在母株环境中,随着光照情况(光质与光周期)的改变,将很可能影响到种子的成熟以及成熟种子的萌发行为。但外界条件改变时,如在林子中,由于林冠层吸收了红光,造成透射的红光/远红光比值较低,而不同的林冠密度不同,透光性因而也不同,遮荫越强,发芽率越低,甚至会休眠(Pons, 2000; Baskin & Baskin, 1998)。

另一可能导致种子休眠的重要因素,就是在种子发育时期生境的水分状况。干旱地区或干旱季节成熟的种子,还没见到有关非休眠种子的报道。这与种子以休眠行为抵抗水分不足的逆境条件相关(Thompson *et al.*, 2003)。荒漠中一年生植物种子的萌发行为就是对此观点的证明(Guterman, 1993; 王宗灵等, 1998)。

2 种子萌发

2.1 萌发的概念

自然选择必然使得每一物种响应萌发时的复合的环境因子。当种子经历成熟、传播和休眠阶段,如果遇到适宜的环境条件,它们便进入到萌发阶段。种子萌发是植物生长周期的开端,是植物进入营养生长阶段的关键一步。种子萌发开始于水分吸涨(imbibition),止于胚轴/胚根的伸长生长。萌发完成的一个可见标志通常是包围胚的结构被胚根穿破,这一结果即称之为萌发。它包含了许多事件,如蛋白质水解、亚细胞结构变化、呼吸、大分子物质合成和细胞伸长等(Bewley, 1997)。尽管这些事件都不是萌发所独有的,但它们共同的作用是把一个脱水的几乎检测不到代谢活性的静止胚转变成有旺盛的代谢和生长的植物体。狭义的萌发不包括幼苗生长,即幼苗开始生长时标志萌发已经结束。因此,把萌发等同于幼苗从土壤中冒出是不正确的,因为萌发有时可能在可见到幼苗之前就已经结束了。但种子检测工作者通常这样评价萌发,因为他们关心的是监测有农艺价值的茁壮的植物体的建成。在新生幼苗中发生的主要贮藏物质转化等,也不属于萌发范畴,它们是萌发后事件。

没有任何萌发事件发生的种子被认为处于静止 (quiescent) 状态。静止种子通常含水量较低 (5% ~ 15%), 代谢活性几乎停止。种子的一个显著特性就是在静止状态下通常能够存活很多年, 以后又可以恢复正常的高水平的代谢。静止种子通常只需要在促进代谢的条件下, 如适宜的温度和氧气的存在时, 水化即可萌发 (Bewley & Black, 1994)。

2.2 影响萌发的重要生态因子

种子萌发是一个很复杂的过程, 除受遗传机制控制外, 还受诸多环境因子影响。种子萌发从吸水膨胀开始, 最终发育成幼苗。幼苗按照子叶出土与否, 划分为 2 类, 即子叶出土型和子叶留土型, 前者子叶在地表以上, 后者的子叶埋于土中。在野外条件下, 由于客观条件限制, 一般以幼苗长出地表作为萌发的标准。实际上, 一些种子已经萌发但未能觉察。幼苗在露出地表前养分来源主要依靠种子中贮藏的有机养料, 当具有光合作用后则可自养。

在野外条件下, 除非幼苗长出地表, 否则无法确定种子萌发。因此, 在分析种子萌发的生态原因时, 不妨采用广义的萌发概念, 即认为从胚发育到长成一株独立的幼苗的整个过程。这样的概念就包括了许多过程, 如贮藏物的水解作用、酶的活化与蛋白质的重新合成、功能基因的表达等生理生化过程。

种子萌发始于吸胀。在此时, 如果不能供给充足的水分, 种子萌发将受到抑制, 即使萌发了, 幼苗也因水分匮乏而夭折。文彬等 (2002) 研究发现, 不同的土壤水分条件对坡垒 (*Hopea hainanensis*) 种子的发芽率、胚根和胚芽生长有重要的影响, 不同的土壤含水量对种子萌发效应不同, 当土壤含水量偏离最适条件的程度越大, 则影响越显著。黄忠良等发现亚热带常绿阔叶林中的锥栗 (*Castanopsis chinensis*)、荷木 (*Schima superba*) 和黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 群落幼苗死亡数同降雨量有关, 干季的降雨量是幼苗成功定居的限制因子。Tom 等 (1988) 对沙地植物的研究也表明地区的降雨量影响幼苗定居。李铁华等 (2004) 研究香果树 (*Emmenopterys henryi*) 种子萌发特性后, 发现该种子的感光性与含水量相关, 并且不同含水量的种子对光的感应不同。

光也是影响种子萌发的重要因素。它可以刺激一些种子萌发, 但也可以抑制某些种子萌发, 这与光对种子休眠的影响十分类似。很多植物种子的萌发在较低红/远红光比率的光照下受阻遏, 因为植物色素被转化成钝化形式, 从而阻碍萌发 (Fenner, 1985)。一般地, 红光促进萌发, 而远红光抑制萌发。对大多数种子来说, 萌发对光的需求是与其休眠的打破相联系的 (杨利平等, 2000; 杨期和等, 2003)。当然, 也有植物的种子在光照条件下仍不能萌发, 这可能与种子内部激素水平有关, 如拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) (李凤玲等, 2000)。

温度是另一重要的环境因子。每种植物都有一个生长发育的温度范围, 在其之外种子不能萌发, 而在其中又存在一个最适温度, 对于不同的植物, 种子的三基点温度是不同的, 且最适温度也有所不同。这个温度范围由植物的遗传特性及种子的年龄及其他生态因子的相互作用而决定的 (李博, 2002)。在极端温度下, 绝大多数种子都不能萌发, 而且种子萌发的速度和数量不一定随温度的升高而增加 (Khan, 1977)。

已有证据表明, 土壤中的种子常常因为温度日变化的增大而萌发, 而温度的日变化可因地表植被、枯枝落叶或土壤表面有机层的破坏而增加 (Thompson & Grime, 1979; 孙凡和钟章成, 1997)。此外, 土壤由于其质地的不同而具有不同的生物效应, 这主要与土壤的含水量、营养成分、通透性、酸碱度和其中特定的生物区系等方面有关 (韩清芳等, 2003)。比如, 土壤的含水量直接影响埋于其中的种子的萌发 (文彬等, 2002), 尤其是对土壤种子库中的种子的萌发影响更明显 (Benech-Arnold *et al.*, 2000; Gul & Weber, 2001; Mayor *et al.*, 2003)。

由于植被的作用, 种子在野外林下的萌发率大大地低于实验室条件下的萌发率 (Andrew &

Thomas, 1997)。因此,在大多数群落中种子的萌发取决于植被中空隙的出现及其大小。密闭植被对幼苗出土极不利,这是因为幼苗的竞争力弱,无法得到足够的资源,所以,在此种情况下,种子实生苗的建立是困难的,多数幼苗或新枝是母株无性繁殖的(熊志斌等,2003)。由于某种人为或自然作用的影响而出现的空隙,则为种子萌发而形成的幼苗提供了生存的机会,因为空隙中光、温度、水分等优于密闭的林下空间。空隙中日温差较大,有利于种子休眠的打破,从而萌发。

3 种子传播

在植物与环境长期的相互作用过程中,种子(包括内含种子的果实)与多种外界因素协同进化,产生了一系列适应于传播的机制,并与传播因子形成了复杂的传播体系。自20世纪70年代,种子的传播方式和传播过程就被植物学家和鸟类学家等广泛关注,现在已成为进化生态学(evolutionary ecology)研究的重要内容之一。阐明种子的传播机制无疑会引发对种群更新、群落结构及其演替规律的更深层次的理解,有着理论与实践的双重意义。

3.1 传播因子与协同进化

种子的传播是被动的。种子传播是指种子在某种因子的作用下离开母株而到达适于其生长和繁殖地的过程(Howe & Estabrook, 1977; 李新华等,2001)。可见,成熟的种子欲离开母体,须在一定传播因子的作用下才能完成。传播因子是指使种子脱离母株并扩散到另一生境的一切媒介,如风、水、动物以及人等外在物。种子能否远距离传播,则与其传播体的可动性密切相关。传播体就是一种与母体分离的繁殖结构,是植物侵移和传播的基本单位,如孢子、种子和果实等,它甚至还包括植物体的其他部分,如景天科(*Crassulaceae*)植物的叶子。在长期的历史进化过程中,种子与果实等传播体在形态结构上出现了一定程度的特化,如有的种子和果实外面长有刺毛、倒钩或分泌黏液等以适应传播。同样地,很多传播因子如某些动物也相应地完善其携带种子的结构,以更好地高效地取食种子来满足自身的能量与食物的需要。因此,在环境的作用下,自然界的动植物协同进化(coevolution),甚至有的种类彼此形成了互利共生关系(mutualism)(Guillermo *et al.*, 2000; Moore, 2003)。如果两物种之间的相互依靠是易变的,这才是进化的“上策”;如果两物种之间的关系非常紧密,那么一个物种的衰退,将不可避免地导致另一物种的衰退,甚至有可能灭绝,这是原始的协同进化(Calder & Bernhardt, 1983)。

3.2 传播机制

种子传播在植物的繁殖周期中起着关键作用。因传播因子的多样化,故传播机制也是不同的。依据不同的传播因子可分为多种类型,即重力传播、弹(爆)力传播、风传播、水传播和动物传播等类型。

目前,对种子传播机制的研究主要集中在风传播和动物传播。

3.2.1 种子的风力传播

多种植物的种子是借助风力传播的,它们一般细小而轻,能悬浮在空气中被风力吹送到远处,如兰科(*Orchidaceae*)植物的种子,可被吹送到数千米以外的地方;其次是果实或种子的表面有絮毛、果翅,或有其他有助于承受风力的特殊结构。蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)果实长有降落伞状的冠毛,槭属(*Acer*)、榆(*Ulmus pumila*)等的果实以及松属(*Pinus*)等种子的一部分果皮和种皮延展成翅状,又如酸浆属(*Physalis*)的果实有薄膜状的气囊,这些都是适于风力传播的特有结构。在草原和荒漠常见到的风滚草,种子成熟时,球形的植株于根茎部折断,随风翻滚到较远的生境。值

得注意的是,种子的这些适应结构,是在不同的进化路线上特化的(Howe & Smallwood, 1970)。

Nathan 等(2002)研究了被风远距离传播的机制。他们发现借风传播的树通常较高,结实量极大,传播后的种子存活不但取决于种子的本身特性,而且取决于生境。较轻的种子落得较慢,也更容易被风抬升并吹送到更远的地方,但在其后的生长过程中缺乏竞争力。在随气候变化、生境受干扰以及有害物支配的条件下,远距离传播被认为是物种散布的主要机制。在他们进行计算机模拟中,发现远距离的扩散存在很大的不确定性,但在大规模上显著地影响种群与群落的动态。

3.2.2 种子的动物传播

种子的动物传播是非常复杂的,植物与动物不同的组合而形成独特的体系。目前,研究得较多而充分的有蚁传播、鸟类传播和哺乳类(主要是啮齿类)传播等类型。

(1) 蚁传播

蚁是典型的社会性昆虫,除多数是肉食性的外,也有很多蚁类是植食性的。在大多数生态系统中均有蚁类分布,而且数量众多。由于蚁类数量众多,广泛的分布,以及高效的社会行为,使得其在任何一个生态系统中都和植物建立了密切的关系,植物为蚁提供食物如蜜源;蚁帮助植物传粉和传播种子。这种靠蚂蚁传播种子而得以扩大种群分布范围的植物,称为蚁运植物(myrmecochore)(张智英等,2002;Beattie, 1991)。蚂蚁搬运种子的现象比较普遍,至少在83科植物上被发现(Beattie, 1985)。据已知种类分析,蚁运植物已进化了许多年代,而且是独立进化的。

在长期的进化过程中,许多植物种子附着有称为脂肪体(elaiosome)的结构以吸引蚁类。蚁类将种子搬运到巢后,以脂肪体为食物,去掉脂肪体的种子被遗留在蚁巢,但种子的发芽力并未丧失,从而实现了种子的传播。与飞鸟传播相比,蚁传播有以下特点:①传播距离短。一般情况下,传播距离在几米至数十米范围内;②传播效率高。由于蚁的数量极多且有具有社会性,使得蚁的搬运能力比其他类群都强;③定向性。蚁搬运的种子几乎都被放置在巢中或其废弃物中,通常被埋藏;④广食共生。蚁类一般同时收集多种植物种子,没有固定的专性,而植物也同时依赖多种蚁类传播;当然,也可能存在一对一的共生关系——蚁获得了食物,植物种子得到了传播。一旦某些植物与本地蚁之间的共生关系被入侵种打破,就会有灭绝的危险。

(2) 鸟类传播

很多植物是通过鸟类进行种子传播的。国内外不少学者已分别研究了有关鸟类对红松(*Pinus koraiensis*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、接骨草(*Sambucus chinensis*)、山黄麻(*Trema orientalis*)以及槲寄生(*Viscum coloratum*)和桑寄生(*Taxillus chinensis*)等植物种子的传播作用,表明食果鸟对这些植物的繁殖、更新具有重要意义(Janzen, 1975; Howe & Estabrook, 1977; 李新华等, 2001; 鲁长虎和袁力, 1997)。据统计,在所有动物类群中,食果鸟类是最重要的传播者(Stiles, 1989)。

食果鸟种类虽然很多,但根据其所取食的果实的性质,可将食果鸟分为两大类型,即食干果鸟类和食肉质果鸟类,它们有着不同的传播机制。

食干果鸟类主要是对从种源地取来的果实或种子进行分散贮藏和洞穴贮藏(Janzen, 1971; Sherry, 1982; Smith, 1984)。在食物短缺时,未被重新取食的种子即可能萌发,而起到传播作用。种子能否萌发取决于贮藏点的深度、贮藏点的土壤基质以及种子本身的特性。大多数鸟类对种子进行分散贮藏,此过程主要包括种子选择、种子运输和种子埋藏三个环节,这一过程很好地体现了鸟传播种子能力的长期进化性,如鸦科的加州星鸦(*Nucifraga columbiana*)和蓝头松鸦(*Gymnorhinus cyanocephalus*)等对松子的传播(Janzen, 1971; Smith, 1984; Balda, 1971)。

食肉质果鸟类能否对种子有传播作用取决于鸟类的取食方式。真正的种子传播者是将果实整个吞下,而后经其肠道的作用后吐出或排遗出种子于适宜的生境,让其萌发,而从果肉中获取营养

物质。像食干果鸟类一样,食肉质果实的鸟类对果实也具有选择作用(Sorensen,1981)。选择依赖于鸟类的行为、形态结构、营养需要、可供选择食物的多寡、果期的长短、味、色、丰度、在植株上的着生位置以及营养组成等(Howe,1980;Sorensen,1983;Howe,1982)。研究表明,果实大小与鸟类选择的关系成正相关(Hespenheide,1973),小果实植物吸引的鸟类总数多于大果实植物,中等大小的果实最容易被取食(Kantak,1979)。Herrera的研究指出,被专食鸟类取食的多是大种子且果肉富含蛋白质和脂肪,被鸟类随机取食的多是小种子且果肉缺乏营养;专食鸟所食果实的成熟期长,而非专食鸟所食果实的成熟期一般较短(Herrera,1984)。这也说明了鸟类与其传播对象间是互利共生的。

(3) 哺乳类(啮齿类)传播

哺乳类动物对种子的传播也有较多的研究。许多鸟类传播的果实或种子,哺乳类动物(主要是啮齿类)也对其进行传播,尤其在具有季节性的温带森林,种子生产不规则的热带森林,受降雨条件限制的沙漠等生境里,啮齿类的贮食行为异常发达(Sherry,1982;Smith,1984;van der Pijl,1982)。桑寄生科(Loranthaceae)和槲寄生科(Viscaceae)的植物先前被认为是被鸟专性传播的。Amico和Aizen(2000)研究发现Loranthaceae中的*Tristerix corymbosus*的种子还被有袋类动物*Dromiciops australis*进行高效地传播。*T. corymbosus*的种子呈绿色(颜色常与哺乳动物的传播相联系的)并具有黏性,鸟类或哺乳动物取食种子后,经消化肠道作用后随粪便排出,形成种子线(seed string)。槲寄生植物种子的有效传播不仅包括鸟或哺乳动物的摄取与传输,更独特地表现在种子能被恰当地放置在合适的寄主的树干或树枝上。此研究还发现,在实验的两种动物中,只有*D. australis*对*T. corymbosus*的种子有摄取传播作用,且98%的被食种子完好无损。种子通过有袋类动物的肠道作用后有助于其萌发和吸盘的发育,而通过人工剥除外种皮后的种子,无法吸附寄主,且萌发率极低(10%)。除此之外Amico和Aizen(2000)还进行了更深层次的探讨,发现*D. australis*是Microbiotheridae现存的唯一代表。Microbiotheridae发源于古冈瓦拉大陆,而Loranthaceae的祖先可回溯到白垩纪中期且很可能也起源于古冈瓦拉大陆,*Tristerix*被认为是物种丰富的Loranthaceae中最原始的属之一(Calder & Bernhardt,1983)。由此推测,在7亿多年前,*D. australis*的祖先原来可能就是槲寄生种子的传播者。在安第斯山的热带区发现的古生物化石也表明有袋类动物与槲寄生的互利共生关系在过去更广泛且是非常原始的(Goin,1997)。

在亚马逊流域的热带森林中,棕榈(palm)果实常通过貘(tapir)的摄取而传播。被摄食的棕榈种子随貘远距离运动,而后又被埋在貘的粪便中(这样又避免了寄生虫和其他捕食者的伤害)(Moore,2003)。进而研究貘对棕榈科植物*Attalea maripa*种子进行传播时,还发现一种甲虫(bruchid beetle)也参与作用。在模型模拟中,他认为棕榈种群动态在貘与甲虫作用的自然条件下是复杂的。此外,王直军等(2000)研究西双版纳地区南酸枣与野生动物的关系时,发现仅鹿科动物和犀鸟有传播南酸枣的功能。刘勇等(2002)研究小叶藤黄的种子传播时,发现小叶藤黄与种子传播者、捕食者之间可能有着复杂而和谐的作用网络,如猕猴取食果实实现种子的远距离传播;母株附近的种子和幼苗分布受材小蠹和中华姬鼠的综合作用,等等。几乎所有的研究结果都认为,哺乳类动物对种子的远距离传播有助于种群的扩展、基因流动以及避免近亲繁殖的衰退(Moore,2003;Higgins et al.,2003)。

3.3 远距离传播

当前,远距离传播(long-distance dispersal,LDD)已被列入空间生态学研究的内容之一(Higgins et al.,2003)。适应风力传播的种子,有时也被鸟类远距离传播;反之亦然。

在生态学和生物地理学上,经典的工作都强调远距离传播对有机体的分布和进化的重要作用。

可是,在过去 30 多年来,关于远距离传播的研究被某些生态学家认为是无关的,这是因为地理隔离生物地理学的出现意味着不相连的物种的延伸可以由地理隔离来解释,而不是远距离传播(Nathan *et al.*, 2002)。

现在,尽管重新认识了远距离传播的重要性,但我们对此过程的认识依然甚少(Cain *et al.*, 2000)。早已知道,许多过程能搬运种子,如风力传播(anemochory)、水播(hydrochory)、自发传播(autochory)、寄生传播(ectozoochory)以及动物体内传播(endozoochory)(van der Pijl, 1982)。许多研究者一贯认为,在传播体的形态上与传播复合体间存在联系,因此,传播复合体的典型定义是基于传播体的形态学的。Higgins 等(2003)将形态的传播复合体(morphological dispersal syndromes, MDS)作为一个物种传播的标准方式,而其他的传播因子都被看作是非标准的。虽然传播复合体的概念提供了一个用来描述种子局部传播(local dispersal)的有用的框架,但它重点强调种子大部分被传播的过程。

关于 LDD 的定义有很多,其中一些强调传播的规模而不是传播距离的分布形式。当然,在实际中,传播规模与分布形式不是截然分开的。在 Higgins 等(2003)的研究中,同时考虑与分析了两类传播机制模型——风力传播模型和动物搬运种子模型。在他们的研究中发现,数据的获取与分析方法的选择是关键问题。此类研究案例还有很多(Fridriksson, 1975; Zar, 1999; Jordan, 2001)。

远距离传播(LDD)不仅在传播距离上不同于近距离传播(short-distance dispersal),而且,其机理与结果也不相同。可以认为,远距离传播与正常传播(normal dispersal)以及短距离传播的区别,是传播机理(或模型)和结果的不同。少数物种有两种距离的传播模式,其中之一可能是远距离的。远距离传播的最小距离在定义种群的空间分布模式上是很有作用的,因为这点可以决定 LDD 与短距离传播的结果(Condit *et al.*, 2000)。的确,远距离传播在较大面积的具有适宜生境的景观上,对群落的建成有着极为重要的意义。对于某些物种而言,为避免天敌,远距离扩散是其非常重要的战略,这种战略被生态学家称为进化稳定对策(evolutionarily stable strategy, ESS)。

当然,远距离传播是极其复杂的,尽管对之研究取得了不少成果,一定程度上解释了物种的扩散机制,但是,传播机理似乎因物种而异,此领域的研究者们仍没有达成统一的认识,也没有提出一个普遍的研究模式,用以阐明种子远距离传播的本质和规律,因此,还需要进一步地研究探讨。

4 土壤种子库

土壤种子库(soil seed bank)是指存在于土壤上层凋落物和土壤中的全部有活力的种子的总和。土壤种子库时期是植物种群生活史中的一个阶段,Harper(1977)称之为潜种群阶段。土壤种子库动态的研究对于种群生态对策、物种进化等方面问题的解决具有重要的学术价值,对土壤种子库的组成、数量以及分布的研究,具有重要的理论和实践意义。

4.1 土壤种子库的分类

关于土壤种子库的分类问题,有多种划分的方法,但其共同点,都是依据种子在土壤中存留时间的长短。下面几种分类方法比较具有代表性。

Thompson 和 Grime(1979)将土壤种子库分为 2 大类型,即瞬时土壤种子库(transient soil seed bank)和长久土壤种子库(permanent soil seed bank)。瞬时土壤种子库是指种子在土壤中存活期不超过 1 年,而长久土壤种子库是指种子在土壤中休眠期至少 1 年。种子库中的长久成分包含随时间累积的种群遗传潜能库,借此在自然选择过程中保存其基因型(Grime, 1989)。

Nakagoshi(1985)研究了日本温带森林群落的土壤种子库后,提出了将植物种群的土壤种子库

分为3大类型的观点:①在生长季节种子萌发而不再存留的土壤种子库;②在生长季节因种子萌发而部分存留的土壤种子库;③全年种子数量基本恒定的土壤种子库。

Garwood(1989)以种子的萌发行为以及种子散布的时间格局为依据,从植物本身的物候和种子的生物学特性描述了热带土壤种子库的季节性,并将其分为暂时性(transient)、长久性(persistent)、假长久性(pseudopersistent)、季节暂时性(seasonal-transient)和滞后暂时性(delayed-transient)5种基本类型。每一种种子库类型可以说是一种种子库对策,处于不同环境的同一种类种子可以表现出不同的土壤种子库对策(唐勇等,2000)。

此外,Hodgson等(1995)将土壤种子库分为3大类型:①瞬时土壤种子库,这些种子在土壤内存留不超过1年就萌发;②短期土壤种子库(short-term soil seed bank),种子在土壤中的存留期超过1年,但少于5年;③长期土壤种子库(long-term soil seed bank),种子在土壤中的存留期在5年以上。

以上各种分类方法,都有一定的道理,但可能由于研究者研究地域或研究群落的差别,都有一定的局限性。通过分析这些分类方法,可以看出,种子库随着种子的萌发、死亡或被摄食而形成—个动态的过程。

4.2 土壤种子库的动态变化

4.2.1 季节变化

土壤种子库的组成和大小随时间呈现有规律的变化,尤其是其种类组成和数量具有季节动态(Onaindia & Amezcaga,2000;唐勇等,2000;李伟等,2002;Gul & Weber,2001;Mayor *et al.*,2003)。较多物种的种子散布后,在土壤内存留较短时间就萌发了,而另外一些物种的种子因休眠而留存于土壤。Onaindia和Amezcaga(2000)在研究西班牙北部的 *Pinus radiata* 和 *Larix kaempferi* 两类植物群落时发现,在春季,有着最大的种子库和最高的物种多样性,而且指出季节性变化的原因主要是物种的物候。Mayor等(2003)研究阿根廷西南大草原上的有着不同放牧史的 *Piptochaetium napostaense* 和 *Stipa tenuis* 的种子库后,发现两物种的种子库也存在季节性变化。唐勇等(2000)发现,西双版纳热带森林的种群种子库也存在季节性变化,并认为种子在土壤种子库中的动态与植物繁殖物候密切相关,同时受到环境和传播媒介的影响,相同的种类在不同的环境中,土壤种子库会表现出不同的季节动态。

除了物种的物候导致土壤种子库组成的季节性变化外,种子的萌发特性也强烈影响种子库的组成。热带森林中,顶级树种的种子较大,种子含水量高,常表现出快速萌发,很难进入土壤种子库或仅驻留很短的时间;而先锋种类种子一般较小,种子含水量低,常具有休眠特性,因而能在土壤中长期驻留(唐勇等,2000)。Roberto等(2000)也指出,在草地土壤种子库中,种子群的季节性休眠强烈地影响种子库组成的季节性变化。

4.2.2 年际变化

土壤种子库不仅具有季节动态,而且具有年际变化。主要是由于某些气候因子如降雨量的变化、植被的演替以及植物结实的周期性变化。演替阶段强烈影响种子库的大小。对耕地的研究发现,随着演替的进行,土壤种子库的密度增加(Dessaint *et al.*,1997)。但是,这种增加是有限的,顶级群落的土壤种子库往往变化较小,在顶级群落中种子占优势的物种反而不存在,其原因有二:一是别处群落的植物种子由生物的(如动物)或非生物的(如风)媒介传播而入;另一原因,可能是由演替早期的植被遗存下来的。大量的研究表明,在不同演替阶段,土壤种子库的种子数目与种类组成是不同的(Whitmore,1983;Kalamees & Zobel,1998;唐勇等,2000)。