

鼎湖山锥栗种子特征及其对动物取食格局的影响

彭闪江^{1, 2}, 徐国良^{1, 3*}

1. 中国科学院华南植物园鼎湖山森林生态系统定位研究站, 广东 肇庆 526070; 2. 佛山市环境监测中心站, 广东 佛山 528000;
3. 中国科学院研究生院, 北京 100039

摘要 通过对鼎湖山自然保护区锥栗种子特征的分析及进行种子取食实验, 研究探讨了锥栗种子特征对动物取食格局的影响。结果表明, 锥栗作为鼎湖山季风常绿阔叶林中的重要建群种之一, 其更新困难的主要原因就在于种子扩散后面临巨大的取食压力。动物对种子取食偏爱同种子大小呈现出一定的相关性, 随着种子尺寸增加, 取食率有线性增加的趋势。但是, 锥栗应对动物取食并非完全被动的, 它也发展了一些特有的生活史策略。锥栗种子的颜色与环境凋落物及土壤色相似, 可以减少被取食者发现的机率。更重要的是, 锥栗种子带刺的总苞有良好的保护作用。具总苞的种子取食强度, 显著低于无总苞的种子 ($p < 0.01$)。

关键词: 锥栗; 种子特征; 取食; 扩散

中图分类号: Q944.59

文献标识码: A

文章编号: 1672-2175 (2005) 04-0493-05

植物物种为了适应环境, 在长期的进化过程中形成了各自的繁殖与生活史策略来完成其更新过程^[1, 2]。大多数植物的更新从种子开始, 具有活力的种子在适宜的生境中萌发, 长成幼苗并补充到植物群落中, 完成其从潜在种群到现实种群的动态过程。因此, 种子是植物生活史循环中的基础, 其对物种更新与分布格局的生态学作用已得到越来越多的重视^[3-5]。

锥栗是鼎湖山地带性森林重要建群种和优势种之一, 主要分布在乔木最高层和次高层, 其相对显著度对重要值的贡献率高达 93.43%^[6]。锥栗作为建群种不仅对亚热带常绿阔叶林的形成贡献极大, 而且为众多附生植物提供栖息生境及以巨大的种子产量为多种动物提供食物来源, 是本区生物多样性格局形成的重要因素, 但这一物种的自然更新不良, 正处于衰退的境地^[7]。有关本区锥栗种群更新或群落演替的研究有一些报道, 但主要集中在锥栗种群组成结构与动态变化方面^[6, 7], 或是探讨幼苗萌发与定居的影响因素^[8], 而忽略了生活史循环中种子扩散阶段的研究。本文对锥栗种子特征及其与动物取食的关系进行研究, 分析锥栗种子规避动物取食的生活策略及动物取食对锥栗种群自然更新的严重影响, 这对于探讨锥栗由建群种沦为衰退种的原因及其自然更新不良的机理, 理解森林生态系统生物多样性维持机制等具有重要意义。

1 研究地概况

本实验在鼎湖山生物圈保护区的季风常绿阔

叶林 I 号永久样地和针阔混交林 II 号永久样地进行。鼎湖山位于广东省中部, 毗邻珠江三角洲, 居北纬 23°09'21"~23°11'30", 东经 112°30'39"~112°33'41"。全区总面积 1155 hm², 为大起伏丘陵, 呈东北-西南走向。山峰海拔一般为 450~600 m, 最高峰鸡笼山海拔 1000.3 m, 坡度平均为 30°~45°。鼎湖山土壤由砂岩、砂页岩发育而成, 从低到高海拔依次分布有赤红壤、黄壤和山地灌层草甸土。本区属亚热带湿润季风型气候, 水热条件丰富。年太阳总辐射约 4665 MJ·m⁻²·a⁻¹, 年平均日照时数约 1433 h, 年平均气温 20.9℃, 最冷月 (1 月) 和最热月 (7 月) 的平均气温分别为 12.6℃ 和 28.1℃。其东南濒临太平洋, 西南面朝印度洋, 温暖湿润的季风气候给鼎湖山带来了丰沛的雨量, 其年平均降雨量达 1927 mm, 但分布不均, 其中 3~8 月的湿季降雨量占全年的 75% 以上, 而 12 月到次年 2 月仅占 6%。年蒸发量 1115 mm, 年相对湿度 81.5%^[9]。

2 研究方法

2.1 扩散前种子取食实验方法

种子受重力等影响而脱离母树之前发生的取食称为扩散前种子取食。在不同生境的锥栗母树上和地表随机收集种子 300 颗, 测定每个种子质量和大小 (大小用其纵向和横向最大径之和的平均值表示, 计算公式为 $V = (r+R)/2$, R 、 r 为种子最大截面积的长和宽), 统计经虫蛀的种子数量 (观察虫蛀出孔及在剖开的种子内寻找虫蛀痕), 幼虫经人工孵化后鉴定为栗实象甲^[10]。

基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (39899370); 国家自然科学基金项目 (30470306)

作者简介: 彭闪江 (1978 -), 男, 工程师, 硕士, 主要从事保护生态学、环境监测与环境管理工作。E-mail: fshbpsj@126.com

*通讯作者, E-mail: xugl75@126.com

收稿日期: 2005-01-21

2.2 扩散后的种子取食实验

锥栗种子离开母株后还会受到哺乳动物和鸟类等的取食,称为扩散后取食。实验共分三个组,每组 30 个重复,预先记录锥栗种子大小、质量、色泽级别及种子是否具有总苞特征,每个重复用种子 50 颗。实验在 2001 年与 2002 年 2 月至 6 月进行。具体设计如下:第一组:无处理组(Open treatment group, OP 组),种子自然放置在母树附近和远离母树(>20 m)的位置,不采用网格覆盖;第二组:排除鸟类取食组(Exclusion birds group, EB 组),网格大小为 1 mm×1 mm,网格折成碟形,前留一出口,哺乳动物可以取食,但可排除鸟类对种子的取食;第三组:鸟类取食组(Exclusion mammals group, EM 组)设置 30 个平台,平台高度可以防止鼠类等哺乳动物取食种子,只有鸟类可以取食。种子大小与质量特征对种子取食的影响,仅采用第一组实验;种子色泽和总苞特征对动物取食的影响采用排除实验法进行^[11~14]。

3 结果与分析

3.1 种子大小

3.1.1 种子大小的频度分布

从母树采集未受栗实象甲幼虫取食的锥栗种子大小分布范围为 0.4~1.72 cm,受到侵害的种子大小范围为 0.6~1.6 cm(表 1)。与母树采集的种子比较,地表收集的种子大小范围从 0.75~1.45 cm,主要集中在 0.8~1.3 cm 范围(表 1)。

表 1 受取食与未取食种子大小分布频度比较
Table 1 Frequency of size of invaded or healthy seeds

种子大小 /cm	母树采集种子		地表收集种子	
	频度 (取食)	频度 (未取食)	频度 (取食)	频度 (未取食)
<0.5	0	0.012	0	0
0.5~0.8	0.051	0.098	0.016	0.027
0.8~1.1	0.411	0.508	0.567	0.680
1.1~1.4	0.504	0.303	0.400	0.253
1.4~1.7	0.034	0.054	0.017	0.04
>1.7	0	0.025	0	0

3.1.2 种子大小与扩散前取食率之间的关系

图 1 中可以看出,栗实象甲的取食倾向同种子大小呈现出一定的相关性,母树采集的种子受害率随种子大小的增加呈线性增高($Y_1=0.0872x+0.1064, R^2=0.7707$)。而地表收集种子受害率随种子大小呈现抛物线($Y_2=-0.0516x^2+0.04248x-0.3743, R^2=0.7946$)的变化倾向。

3.1.3 种子大小对扩散后种子取食的影响

OP 组实验结果表明,锥栗种子大小的变化对扩散后的种子取食有影响。随着种子尺寸增加,取

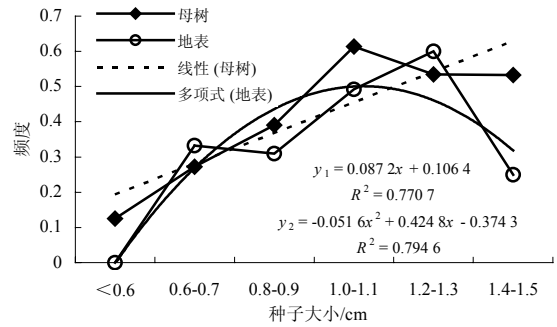


图 1 种子大小与虫害率的关系
Fig. 1 Relationship of seed size and predation

食率有线性增加的趋势(图 2, 线性方程为 $y=1.5286x+90.633, R^2=0.717, P<0.01$)。大种子一般在地表容易被发现,因此相应的取食率要高,大于 1.7 cm 的锥栗种子,被取食率达到 100%,而小于 0.5 cm 的种子,取食率相对低,为 90.1%。

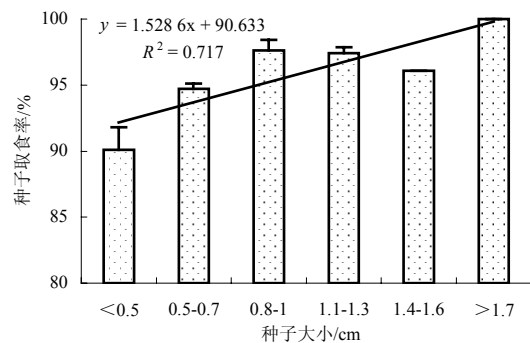


图 2 种子大小对扩散后取食的影响
Fig. 2 Effect of seed size on predation in post-dispersal process

3.2 种子质量

3.2.1 锥栗种子质量分布

从母树采集的种子质量变化非常大,未被取食的种子质量范围是 0.12~2.14 g,经蛀食的种子质量范围从 0.15~1.97 g。从地表收集到的种子都小于 1.5 g,频度分布主要集中在 0.3~0.5 g 和 0.6~0.8 g 两范围(表 2),地表与母树上种子比较,质量较轻,主

表 2 锥栗种子质量频度分布
Table 2 Frequency distribution of *Castanopsis chinensis* seed mass

质量 /g	母树采集种子		地表收集种子	
	虫蛀种子频度	未虫蛀种子频度	虫蛀种子频度	未虫蛀种子频度
<0.3	0.069	0.005	0.204	0.013
0.3~0.6	0.405	0.264	0.423	0.414
0.6~0.9	0.289	0.258	0.169	0.373
0.9~1.2	0.138	0.236	0.118	0.133
1.2~1.5	0.095	0.219	0.086	0.067
>1.5	0.004	0.017	0	0

要是因为锥栗种子脱落的季节为 10 月至 11 月间，正值鼎湖山最干旱的季节，下落的种子很快失水而干燥，种子质量相对较轻。

3.2.2 种子质量与扩散后的动物取食

不同质量的种子在 OP 组实验中，最终的取食率都非常高，不同级别质量之间的取食差异不明显。在 0.9~1.1 g 范围内种子的取食率最高达 98.4%，而在 0.3~0.5 g 范围内的取食率较低，为 93.1% (图 3)。

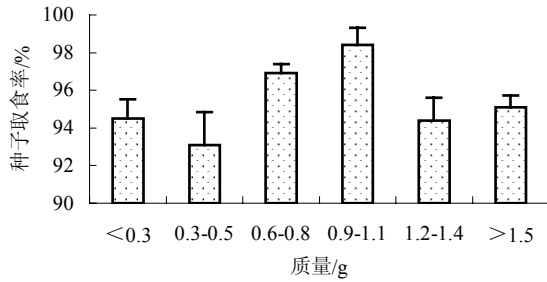


图 3 种子质量对扩散后的种子取食的影响

Fig. 3 Effect of seed mass on predation in post-dispersal process

3.3 种子色泽与动物取食的关系

锥栗种子在成熟过程中由黄色、黄褐色变为黑褐色，根据其变黑外壳占总表面积的比例(0, 0~1/2 ; 1/2~1)分为 I、II 和 III 三级。动物对锥栗种子的取食也受到锥栗种子的颜色的影响。OP 组和 EB 组实验结果表明，种子取食速度受色泽的影响比较小，三个级别的种子存留率差别不大，只有 EM 组的种子存留率差异相对较大 (图 4、图 5 和图 6)。

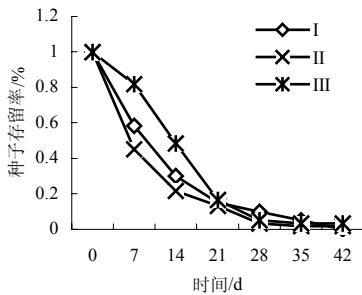


图 4 色泽对 OP 组种子存留率的影响

Fig. 4 Effect of color on the seed survival in OP group

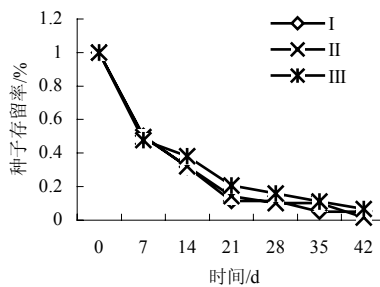


图 5 色泽对 EB 组种子存留率的影响

Fig. 5 Effect of color on the seed survival in EB group

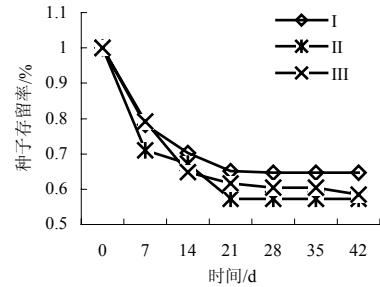


图 6 色泽对 EM 组种子存留率的影响

Fig. 6 Effect of color on the seed survival in EM group

淀粉 40%~60%，糖份 10%~20%，蛋白质 6%~7%，氨基酸 4.14%~4.39%，脂肪 3%~7%，是许多动物所偏爱的食物来源。此外，锥栗种子受害严重还可能与其较大的柔荑花序有关，这种倾向也反映在其它的种类中，如浅叶伐塞利阿花 (Phacelia linearis, Hydrophyllaceae) [15]、东北延胡索 (Corydalis ambigua, Papaveraceae) [16]、茉莉属的一种

3.4 总苞对扩散后种子取食的影响

从图 7 中可以看出，在 OP 组、EM 组和 EB 组实验中，带总苞的种子被取食的速度明显低于不具总苞的种子，原因是锥栗坚果刚刚下落时，种子外面包被的总苞较软，动物取食相对容易。但总苞壳斗在几天后因干燥而变得异常坚硬，特别是总苞上的刺变硬后增加了动物取食难度。

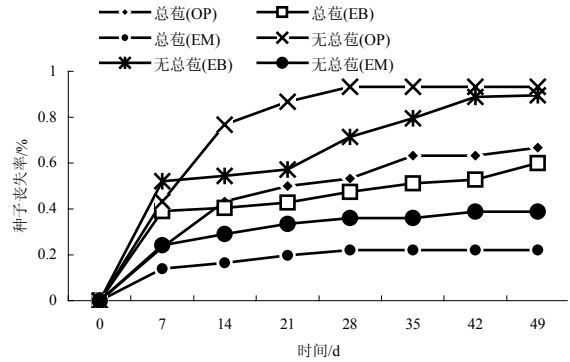


图 7 总苞对种子丧失率的影响

Fig. 7 Effect of involucre on the seed loss

4 讨论

植物的繁殖体种子在其活力周期中面临各类动物的取食风险，尽管种子取食者的影响不足以导致一个物种消亡，但许多研究都证明其对植物种群分布的调节有重要作用。锥栗作为鼎湖山季风常绿阔叶林中的重要建群种之一，其更新困难的主要原因就在于种子扩散后面临的巨大取食压力。这与锥栗种子富含营养物质有关，据测定，锥栗种子含

(Jasminum fruticans, Oleaceae) [17]等。

为逃避取食完成其自然更新，不同的植物种类在长期的进化过程中形成了各自的生活史策略，如种子外被坚硬或包被具刺的总苞，便是对动物取食的一种响应[18]。我们的研究发现，具有带刺的总苞对扩散后种子取食格局有明显影响，具总苞的种子取食的强度，显著低于无总苞的种子 (x^2 检验, p

< 0.01) 这同 Masaki 对灯台树 (*Cornus controversa*) 种子取食规律的研究结果是一致的^[19]。

动物取食种子均有特定的对象,对于太大或太小的种子,它们取食的过程需要较长的时间和能量,这样所获得的净能量便减少。Boman 发现美国东北部的阔叶林内,长度大于 1 cm 的种子被取食的机率高得多^[20],Adler 认为中美洲的托氏地姬鼠 (*Proechimys semispinosus*) 偏好取食大种子^[21],而 Mittelbach 在弃耕地和荒漠^[22]的研究也支持了鼠类通常偏好于取食大种子理论的观点。锥栗种子随着尺寸的增加,受栗实象甲幼虫的取食率有相应增加的趋势,这表明栗实象甲倾向于在较大的锥栗种子内产卵。但由于锥栗种子捕食者群体的多样化,特定大小的种子对某种动物不适合,却可能是另一种捕食者所偏爱的。如小锥栗种子,不是啮齿类和哺乳类动物所偏爱的食物,却是鸟类或者土壤动物其它昆虫所喜爱的取食对象。因此锥栗种子大小对取食强度的响应,还同动物种类和处理种子的能力密切相关。

许多研究发现动物有对质量大种子取食的偏好,但 Blate 发现种子取食者偏好较轻种子^[23],Osunkoya 研究也发现质量小的种子比大的种子有更高的被取食率^[24]。锥栗种子在扩散前受到栗实象甲的取食,但由于发生期较早而不能反映其对质量大小的取食偏好。在扩散后的取食实验中,动物对种子取食也没有出现对质量大小的倾向,较小的种子和较大的种子被取食的比例都很高,这是因为,对锥栗种子取食的动物群 (guild) 种类多,白鹡 (*Lophura nycthemera*) 等鸟类、果子狸 (*Paguma larvata* H.)、野猪 (*Sus scrofa chiredontus* Heude) 和啮齿类动物等都喜以锥栗种子为食,众多取食者势必对种子产生高强度的取食压力。

母树产生不同色泽的种子,隐藏于凋落物中来逃避取食也是对高强度取食压力的一种对策。Getty 将不同色泽的种子提供给麻雀 (*Zonotrichia albicollis*) 取食时,发现鸟类的取食偏好对象是那些最易被察觉而不是营养最丰富的种子^[25]。Gendron 也发现当种子的颜色比较灰暗时,北美鹑会降低其取食和搜寻种子的速度,因而灰暗颜色的种子可以增加种子存活的几率^[26]。鼎湖山自然保护区的锥栗种子颜色主要是灰黄色、黑褐色或者处于两者之间,不同颜色级别对于种子取食的影响差异不大。事实上,三个级别的种子颜色基本与环境色相似,便是锥栗对扩散后的种子取食压力的一种进化或是生活史的响应策略。另外,种子色泽对取食强度的差异影响也同土壤颗粒大小、颜色对取食者习性的影响有关。当种子与土壤颗粒大小及颜色较

为一致时,啮齿类动物对种子的辨认能力迅速下降,因此种子的丧失速度会随着下降。Nystrand 的研究发现,鸟类对不同土壤、不同色泽的种子取食存在差异,只是 *Fringilla coelebs* 比 *Fringilla montifringilla* 更为明显^[27]。这种效应,是否也适合于锥栗种子取食强度和土壤基质性质之间的相互作用格局,仍有待于进一步的探讨。

参考文献:

- [1] 万开元,陈防,李作洲,等.珍稀植物濒危机制及保育策略中的营养条件[J].生态环境,2004,13(2):261-267.
WAN K Y, CHEN F, LI Z Z, et al. The nutrition condition of endangered mechanism and conservation strategy of rare plants[J]. Ecology and Environmen, 2004, 13(2): 261 - 267.
- [2] 官丽莉,刘菊秀,周小勇.土壤条件与植物响应[J].生态环境,2003,12(4):478-481.
GUAN L L, LIU J X, ZHOU X Y. Soil conditions and plant responses[J]. Ecology and Environmen, 2003, 12(4): 478 - 481.
- [3] CONSUELO B. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q.laurina* (Fagaceae)[J]. American Journal of Ecology, 1998, 85(1): 79 - 87.
- [4] WENDY P. Seed size, number, and habitat of a fleshy-fruited plant: consequences for seedling establishment[J]. Ecology, 2002, 83(3): 794 - 808.
- [5] GREENE D F, JOHNSON E A. Seed mass and early survivorship of tree species in upland clearings and shelterwoods[J]. Canadian Journal of Forest Research, 1998, 28: 1307 - 1316.
- [6] 孔国辉,叶万辉,黄忠良,等.鼎湖山亚热带常绿阔叶林定位研究(I):锥栗、黄果厚壳桂群落组成及其对区域物种库的贡献[J].热带亚热带森林生态系统研究,1998,8:1-6.
KONG G H, YE W H, HUANG Z L, et al. Long-term monitoring of the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in dinghushan biosphere reserve (I): Species composition of *Castanopsis chinensis*, *Cryptocarya concinna* community and its contribution to the species pool[J]. Tropical and Subtropical Forest Ecosystem, 1998, (8): 1 - 6.
- [7] 黄忠良,孔国辉,叶万辉,等.鼎湖山亚热带常绿阔叶林定位研究(II):锥栗、黄果厚壳桂群落种群垂直结构与年龄结构及其动态特征[J].热带亚热带森林生态系统研究,1998,8:7-17.
HUANG Z L, KONG G H, YE W H, et al. Long-term monitoring of the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in dinghushan biosphere reserve (II): Population spatio-temporal pattern and its dynamic significance of *Castanopsis chinensis*, *Cryptocarya concinna* community[J]. Tropical and Subtropical Forest Ecosystem, 1998, 8: 7 - 17.
- [8] 黄忠良,彭少麟,易俗.季风常绿阔叶林幼苗定居的影响因素的研究[J].热带亚热带植物学报,2001,9(2):123-128.
HUANG Z L, PENG S L, YI S. Factors affecting seedling establishment in monsoon evergreen broad-leaved forest[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2001, 9(2): 123 - 128.
- [9] 黄忠良,蒙满林,张佑昌.鼎湖山自然保护区的气候[J].热带亚热带森林生态系统研究,1998,8:134-139.
HUNAG Z L, MENG M L, ZHANG Y C. Climate of Dinghushan

- Biosphere Reserve[J]. Tropical and Subtropical Forest Ecosystem, 1998, 8:134 - 139.
- [10] 徐国良, 彭闪江, 方运霆. 鼎湖山昆虫研究(I): 栗实象甲对锥栗的危害及与空气污染的关系[J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 2002, 9:193 - 196.
- XU G L, PENG S J, FANG Y T. Study on the insects of Dinghushan (I): The damage of *Curculio davidi* on *Castanopsis chinensis* and its relation with air pollution[J]. Tropical and Subtropical Forest Ecosystem, 2002, (9): 193 - 196.
- [11] JORGE C, GOMEZ J. M, DANIEL. G, *et al.* Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain[J]. Plant Ecology, 1999, 145: 115 - 123.
- [12] HULME P E. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1998, 1: 32 - 46
- [13] MANSON R H, STILES E W. Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields[J]. Oikos, 1999, 82: 37 - 50.
- [14] SCHWANTES B, CASPER B B. Differential post-dispersal seed predation in disturbed and intact temperature forest[J]. American Midland Naturalist, 1995, 134: 107 - 116.
- [15] ECKHART V M. the effects of floral-display on pollinator visitation vary among population of *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae) [J]. Evolution Ecology, 1991, 5: 370 - 384.
- [16] OHARA M, HIGASHI S. Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (Papaveraceae)[J]. Oecologia, 1994, 98: 25 - 30.
- [17] THOMPSON J D. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system[J]. Oecologia, 2001: 126: 386 - 394.
- [18] ENGLUND R. Fruit removal in *Viburnum opulus* copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperature shrub[J]. Oikos, 1993, 67: 503 - 510.
- [19] TAKASHI M, TANAKA. M S. The seed bank dynamics of *Cornus controversa* and their roles of in regeneration[J]. Seed Science Research. 1998, 8: 53 - 63.
- [20] BOMAN J S, CASPER B B. Differential post-dispersal seed predation in disturbed and intact temperature forest[J]. The American Midland Naturalist, 1995, 34: 107 - 116.
- [21] ADLER G H. Fruit and exploitation by Central American spiny rats, *Proechimys semispinosus*[J]. Fauna Environment, 1995, 30: 237 - 244.
- [22] MITTELBACH G C, GROSS K L. Experimental studies of seed predation in old-fields[J]. Oecologia, 1984, 65: 7 - 13.
- [23] BLATE G M, PEART D R, LEIGHTON M. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest[J]. Oikos, 1998, 82: 522 - 538.
- [24] OSUNKOYA O O. Post dispersal survivorship of north Queensland rainforest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species[J]. Australian journal of Ecology, 1994, 19: 52 - 64.
- [25] GETTY T, PULLIAM H R. Search and prey detection by foraging sparrows[J]. Ecology, 1993, 74: 734 - 742.
- [26] GENDRON R P. Searching for cryptic prey: evidence for optimal search rates and the formation of search images in quail[J]. Animal Behavior 1986, 34: 898 - 912.
- [27] NYSTRAND O, GRANSTROM A. Post-dispersal predation on *Pinus sylvestris* seeds by *Fringilla spp.*: ground substrate affects selection for seed color[J]. Oecologia, 1997, 110: 353 - 359.

Seed traits of *Castanopsis chinensis* and its effects on seed predation patterns in Dinghushan Biosphere Reserve

PENG Shan-jiang^{1,2}, XU Guo-liang^{1,3*}

1. Dinghushan Forest Ecosystem Research Station, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing 526070, China;

2. Foshan Environmental Monitoring Centre, Foshan 528000, China;

3. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Abstract: Based on the experiments of *Castanopsis chinensis* seed traits and seed predation in Dinghushan Biosphere Reserve, we explored the influences of seed traits on seed predation patterns. Results showed that *Castanopsis chinensis* seed endured a higher predation pressure in pre-dispersal and post-dispersal process. Predators showed a predation preference to definite seed size in dispersal processes. At the same time, *Castanopsis chinensis* also developed some life history strategies to reduce the predation. Above all, sticky involucre significantly reduced the seed predation intensity of post-dispersal ($p < 0.01$). The seed color was similar to the litter and soil, which also helped them escape some predators.

Key words: *Castanopsis chinensis*; seed traits; seed predation; dispersal