

石林地质公园不同群落类型植物果实组成与种子散布特征

俞筱桢^{1,2} 李玉辉^{1*} 杨光荣³

¹云南师范大学旅游与地理科学学院, 昆明 650500; ²黔南民族师范学院旅游与资源环境学院, 贵州都匀 558000; ³石林风景名胜区管理局, 云南石林 652211

摘 要 喀斯特植物群落果实类型和种子散布特征的研究, 对于理解喀斯特植物群落更新与拓展特征, 进而揭示喀斯特石漠化地区恢复植被的自然扩展机制及制定植被恢复规划具有重要意义。该研究以石林地质公园不同群落类型为对象, 研究不同群落的果实类型谱与种子散布谱, 以揭示果实类型与种子散布方式对恢复植被的影响。采用石林地质公园不同群落各1 hm²样地记名计数法调查的维管束物种名录, 依据*Flora of China*对物种果实的描述确定其果实类型; 根据文献、数据库以及果实、种子形态性状确定种子散布方式。结果表明: (1)石林地质公园282种维管束植物共16种果实类型(含孢子), 其中瘦果、蒴果、浆果和核果的物种比例均大于10%。木本植物、草本植物、藤本植物的优势果实类型分别为核果、瘦果和浆果。石林地质公园各群落的木本植物、草本植物和藤本植物的果实类型谱差异不显著。在原生林、次生林、灌丛、灌草丛和人工辅助云南松林不同群落中, 浆果和核果的物种比例减少, 瘦果、颖果和蒴果的物种比例增加。(2)石林地质公园植物种子以动物传播为主, 其次为风传播。在原生林、次生林、灌丛、灌草丛和人工辅助云南松林不同群落中, 风传播的物种比例增加了73%–87%, 动物传播(包括鸟类传播)减少了31%–36%。(3)物种的种子散布方式直接影响到植被恢复物种和恢复策略的选择。基于恢复目标, 选择自然传播能力强的乡土物种或地带性植被关键种, 辅以传播廊道, 有助于喀斯特的植被恢复。

关键词 喀斯特植被; 植被恢复; 果实类型谱; 种子散布谱; 石漠化治理

俞筱桢, 李玉辉, 杨光荣 (2018). 石林地质公园不同群落类型植物果实组成与种子散布特征. 植物生态学报, 42, 663–671. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0242

Fruit types and seed dispersal modes of plants in different communities in Shilin Geopark, Yunnan, China

YU Xiao-Ya^{1,2}, LI Yu-Hui^{1*}, and YANG Guang-Rong³

¹School of Tourism and Geography Science, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China; ²School of Tourism and Resource Environment, Qiannan Normal University for Nationalities, Duyun, Guizhou 558000, China; and ³Administration of the Shilin National Park Management, Shilin, Yunnan 652211, China

Abstract

Aims Fruit types and seed dispersal modes of plants play an important role in forest regeneration and colonization. Exploring characteristics of fruit types and dispersal modes in different plant communities could improve our understanding on the natural expansion mechanism of vegetation restoration, which is helpful for reducing karst rocky desertification. Our objective was to study the effects of fruit types and seed dispersal modes on vegetation restoration in Shilin Geopark, Yunnan, China.

Methods Based on the species list of different communities investigated in Shilin Geopark, the fruit type of species was determined based on *Flora of China*. The seed dispersal mode of each species was determined based on published literature, the Kew Seed Information Database (<http://data.kew.org/sid/>) and the fruit and seed morphological traits.

Important findings 1) In total 16 fruit types (include spore) were observed for the 282 vascular plant species in the communities in Shilin Geopark. Achenes (17.02%), capsules (16.67%), berries (14.18%) and drupes (12.41%) were the most common fruit types. The most abundant fruit types among woody species, herbaceous species and lianas were drupes (31.96%), achenes (25.17%) and berries (40.48%), respectively. The fruit type spectrums of woody plants, herbs and lianas in communities were not significantly different. From zonal forest, secondary forest,

收稿日期Received: 2017-09-26 接受日期Accepted: 2018-05-29

基金项目: 国家自然科学基金(41371514). Supported by the National Natural Science Foundation of China (41371514).

* 通信作者Corresponding author (lyh123zhang@163.com)

shrubland, shrub tussock to *Pinus yunnanensis* plantation forest, the proportions of berries and drupes species decreased significantly, and those of achenes, caryopsis and capsules species increased. 2) The dominant seed dispersal modes of different plant communities in Shilin Geopark were zoochory (47.87%) and anemochorous (33.69%). The seed dispersal mode spectrum of woody plants, herbs and lianas in the communities of Shilin Geopark were not significantly different from each other. From zonal forest, secondary forest, shrubland, shrub tussock to *Pinus yunnanensis* plantation forest, the proportion of zoochory species reduced by 31%–36%, while that of anemochory species increased by 73%–87%. 3) The seed dispersal modes affected species selection and vegetation restoration strategy directly. To restore vegetation quickly and effectively, the species which have natural spread ability should be selected for afforestation plan, and species dispersal corridors are needed.

Key words karst vegetation; vegetation restoration; fruit type spectrum; seed dispersal mode spectrum; control of karst rocky desertification

Yu XY, Li YH, Yang GR (2018). Fruit types and seed dispersal modes of plants in different communities in Shilin Geopark, Yunnan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 663–671. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0242

基于植被恢复的速率、成效与成本的综合考虑,自然恢复在恢复策略的选择中越来越受重视。植物的繁殖体来源直接影响着自然恢复的速率与恢复群落的功能(van der Pijl, 1982; Hughes *et al.*, 1994; 王国宏和周广胜, 2001; 高润宏等, 2005), 而植物的繁殖体来源包括退化植被中的植物残体或种子。植物残体不具移动性, 在严重、反复干扰的环境中植物残体物种数和个体规模有限, 新的种子源尤其是地带性植被的关键种的有无直接决定退化植被恢复的成效; 而依靠生物或非生物因子运移的种子进入退化植物群落, 形成新的群落就成为自然恢复的有效补充(James *et al.*, 2013)。目前大量关于区域植物群落的木本、草本和藤本等植物类群的果实类型谱与种子散布谱及其影响因素的研究结果表明: 群落的果实类型、种子散布受地理和生态因素的限制而表现出差异性, 风传播的植物倾向于生长在相对干旱的生境中, 动物传播的植物则集中在湿润的以木本植物为主的森林中(Dansereau & Lems, 1957; Willson *et al.*, 1990; Guitián & Sánchez, 1992; Westoby *et al.*, 1996; 李娟等, 2013; 蒋裕良等, 2017), 但果实类型谱与种子散布谱对退化植被的镶嵌格局、恢复植被的影响及在植被恢复规划的应用鲜见报道。

喀斯特石漠化治理是过去30余年退化植被恢复的重要领域, 治理结果是在恢复区形成了多种植被类型的镶嵌格局。目前对喀斯特植被恢复的研究, 虽有繁殖体种类、来源与恢复机制的研究报道(刘济明, 2000a, 2000b; 龙翠玲和余世孝, 2007; 杨小飞等, 2010; 俞筱押和李玉辉, 2010; Shen *et al.*, 2013, 2014), 但对繁殖体的散布方式及其在喀斯特石漠化地区植被持续有效恢复中的作用仍缺乏系统研

究。基于云南石林地质公园近40年保护与恢复形成的植被镶嵌格局现状, 选择典型植物群落研究其果实类型谱与种子散布谱, 为喀斯特石漠化地区植被恢复规划的制定提供决策支持。具体分析如下问题: (1)群落的成因类型或恢复方式对群落果实类型谱和种子散布谱的影响; (2)植物群落关键种群的果实类型与散布方式对恢复群落的物种来源与更新策略的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

云南石林地质公园于1931年始建, 位于云南昆明石林彝族自治县境内, 地理位置24.50°–25.05° N, 103.17°–104.67° E, 面积3.5万hm², 海拔1 600–2 300 m; 区内气候为亚热带高原干湿季风气候, 多年平均降水量约960 mm (40年平均), 有明显的干湿季之分(每年5–10月为雨季, 降水量约占全年的80%; 11月至次年4月为旱季), 年平均气温约15.6 °C。常年盛行风向为西南风, 次为南风, 年平均风速3.13 m·s⁻¹ (石林研究组, 1997)。

石林地质公园分布有脊椎动物185种, 其中鸟类87种, 兽类42种(李玉辉, 2006); 本研究样地内蚂蚁有26种(张智英等, 2005), 这些动物类群对植物种子的传播具有重要作用。

研究区植物区系处于中国-日本森林植物亚区与中国-喜马拉雅植物亚区过渡带(金振洲和彭鉴, 1998), 地带性植被为半湿润常绿阔叶林, 以滇青冈林(Form. *Cyclobalanopsis glaucoides*)、黄毛青冈林(Form. *C. delavayi*)为代表。在建立石林地质公园前, 人类活动已严重地扰动了该区域的植被, 生物多样

性面貌发生了根本性变化(李玉辉等, 2005), 除了当地民族村寨的密枝山(风水林)有残存的原生林外, 基本没有地带性植被存在; 建立公园后, 在公园保护地段人类干扰减少, 发育了大面积类型较全的灌草丛、灌丛、次生林等; 同时, 该区存在大面积的人工辅助恢复林, 尤其是20世纪80年代飞播形成的人工辅助云南松林(Form. *Pinus yunnanensis* plantation)。

1.2 数据来源

物种名录数据来自国家自然科学基金项目《喀斯特退化地质生态系统保护地的景观恢复机理研究结题报告》。该项目调查的样地包含原生林(S1)、次生林(S2)、灌丛(S3)、灌草丛(S4)、人工辅助云南松林(S5) 5种群落, 代表着不同的群落成因类型或恢复方式, 每个群落设置了一个100 m × 100 m的样地。

原生林为严格封禁但偶有择伐的滇青冈林, 主要物种为滇青冈、云南木樨榄(*Olea tsoongii*)、清香木(*Pistacia weinmannifolia*)、黄连木(*P. chinensis*)等。次生林为封禁约25年自然恢复形成的团花新木姜子林(Form. *Neolitsea homilantha*), 主要物种为团花新木姜子、毛叶柿(*Diospyros mollifolia*)、云南木樨榄、多脉猫乳(*Rhamnella martini*)等。灌丛为伐后即封禁约15年自然恢复的滇青冈灌丛(Form. *Cyclobalanopsis glaucoides* shrub), 主要物种同原生林。灌草丛为封禁时间约5年的毛枝绣线菊-黄茅灌草丛(Form. *Spiraea martini-Heteropogon contortus* shrub tussock), 主要物种为黄茅、竹叶草(*Oplismenus compositus*)、云南裂稃草(*Schizachyrium delavayi*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)、毛枝绣线菊、毡毛栒子(*Cotoneaster pannosus*)、毛叶柿、白刺花(*Sophora davidii*)等。人工辅助云南松林主要物种为云南松、清香木、铁仔(*Myrsine africana*)、地果(*Ficus tikoua*)、毡毛栒子、云南裂稃草、黄茅、紫茎泽兰等。

1.3 果实类型划分

参考Spjut (1994)的果实类型系统, 依据*Flora of China* (Editorial Committee of Flora of China, 1989–2013)中描述的果实特征确定果实类型; 由于名录中含有蕨类植物, 统计中将孢子视为果实类型。名录中种子植物果实类型有瘦果、蒴果、浆果、核果、颖果、坚果、荚果、蓇葖果、梨果、球果、分果、胞果、翅果、柑果和角果等15类; 除核果、

梨果、柑果和浆果为肉果外, 均为干果。干果进一步分为裂果和闭果, 裂果包括蒴果、荚果、蓇葖果和角果, 闭果包括瘦果、分果、坚果、颖果、翅果和胞果等。

1.4 种子散布方式确定

种子散布方式一般分为动物传播、风传播、自体传播和水传播4种(van der Pijl, 1969, 1982)。动物传播的植物果实类型可以分为肉果和非肉果, 肉果或多或少具有柔软、多汁或多油的果皮或种皮以吸引鸟类或其他食果动物(如蝙蝠), 这种类型的果实通常为动物体内传播, 即种子被完整地吞下并排泄出来。非肉果类则较复杂, 存在两种情形, 一为坚果或坚果状的果实, 如橡果和核桃(van der Pijl, 1969), 被消费者取食而靠偶然的机会实现传播, 如啮齿类贮存的果实而忘记取食(Gómez *et al.*, 2008); 二为种子或者果实具有特殊结构(如黏液、钩刺)附着动物体进行传播, 如鬼针草(*Bidens pilosa*)。风传播物种的传播体具有适应风吹的结构, 包括尘状(如兰科又小又轻的种子)、气球状(如栾树属(*Koelreuteria*)的囊果)、具翅(如槭属(*Acer*))或具冠毛(如蒲公英属(*Taraxacum*)), 石林地质公园入侵植物紫茎泽兰以及人工恢复选用的云南松均属此类。自体传播的植物传播体具有弹射能力(即种子因果实(常为裂果)开裂弹射而实现散布, 如凤仙花属(*Impatiens*))、或因种子太重而掉落地面(如栎属(*Quercus*)), 散布距离一般在几十厘米到几米, 石林地质公园地带性植被建群种滇青冈、黄毛青冈等属此类。水传播的繁殖体能在水中漂浮(如菱属(*Trapa*)), 名录中此类物种很少。

依据国内外已发表的文献(如: van der Pijl, 1969, 1982; Howe & Smallwood, 1982; 郭志文和郑景明, 2017)列举的植物种(属)名和英国邱园皇家植物园种子数据库(<http://data.kew.org/sid/>), 确定名录中植物的种子散布方式; 若文献或数据库无该物种, 则根据该物种的果实性状特征、所在科属与传播机制的关系进行确定。

1.5 数据分析

根据物种的生长型(木本、草本和藤本), 在Excel 2013中对群落的果实类型谱、种子散布谱进行数量统计和比例计算; 选用Kruskal-Wallis非参数ANOVA法检验群落间果实类型谱、种子散布谱的差异性。

2 结果

5个群落共计维管植物282种，其中蕨类15种：原生林中164种，其中蕨类11种；次生林中153种，其中蕨类8种；灌丛中128种，其中蕨类5种；灌草丛中110种，其中蕨类5种；人工辅助云南松林中97种，其中蕨类4种。

2.1 石林地质公园果实类型谱与种子散布谱

名录中282种植物的果实类型谱见表1，种子散布谱见表2。

从表1可以看出，石林地质公园的维管植物果

实类型谱中无明显优势的类型，物种比例≥10%的果实类型有4种，分别为瘦果、蒴果、浆果和核果；而胞果、翅果、柑果和角果均仅调查到1种；蕨类植物共调查到15种，其孢子小而轻。肉果类占30.13%。

97种木本植物计12种果实类型(无分果、胞果、角果和孢子)，肉果类占54.64%；核果为优势果实类型，物种比例≥10%的果实类型还有蒴果和浆果；颖果、翅果、柑果等各仅占1.03%。143种草本植物计12种果实类型(无梨果、球果、翅果和柑果)，肉果类仅占9.09%；瘦果为优势果实类型，物种比例≥10%的果实类型还有蒴果、颖果和孢子。42种藤本

表1 石林地质公园不同生长型维管植物果实类型谱
Table 1 Fruit type spectrum of different growth types vascular species in Shilin Geopark, Yunnan, China

果实类型 Fruit type	木本物种数和百分比 Species No. and percentage of woody plants (%)	草本物种数和百分比 Species No. and percentage of herbs (%)	藤本物种数和百分比 Species No. and percentage of lianas (%)	石林地质公园中物种数及其百分比 Species No. and percentage in Shilin Geopark (%)
瘦果 Achene	6 (6.19)	36 (25.17)	6 (14.29)	48 (17.02)
蒴果 Capsule	14 (14.43)	28 (19.58)	5 (11.90)	47 (16.67)
浆果 Berry	12 (12.37)	11 (7.69)	17 (40.48)	40 (14.18)
核果 Drupe	31 (31.96)	2 (1.40)	2 (4.76)	35 (12.41)
颖果 Caryopsis	1 (1.03)	22 (15.38)	—	23 (8.16)
坚果 Nut	7 (7.22)	13 (9.09)	1 (2.38)	21 (7.45)
荚果 Legume	5 (5.15)	8 (5.59)	7 (16.67)	20 (7.09)
蓇葖果 Follicle	4 (4.12)	3 (2.10)	4 (9.52)	11 (3.90)
梨果 Pome	9 (9.28)	—	—	9 (3.19)
球果 Strobilus	6 (6.19)	—	—	6 (2.13)
分果 Schizocarp	—	3 (2.10)	—	3 (1.06)
胞果 Utricle	—	1 (0.70)	—	1 (0.35)
翅果 Samara	1 (1.03)	—	—	1 (0.35)
柑果 Hesperidium	1 (1.03)	—	—	1 (0.35)
角果 Pods	—	1 (0.70)	—	1 (0.35)
孢子 Spore	—	15 (10.49)	—	15 (5.32)
合计 Total	97 (100.00)	143 (100.00)	42 (100.00)	282 (100.00)

表2 石林地质公园不同生长型维管植物种子散布谱
Table 2 Seed dispersal mode spectrum of different growth types vascular species in Shilin Geopark, Yunnan, China

传播方式 Seed dispersal mode	木本物种数和百分比 Species No. and percentage of woody plants (%)	草本物种数和百分比 Species No. and percentage of herb (%)	藤本物种数和百分比 Species No. and percentage of liana (%)	石林地质公园中 物种数和百分比 Species No. and percentage in Shilin Geopark (%)
动物传播 Zoochory	73 (75.26)	40 (27.97)	24 (57.14)	135 (47.87)
其中：鸟类传播 Birds in Zoonchory	30 (30.93)	11 (7.69)	15 (35.71)	56 (19.86)
风传播 Anemochory	10 (10.31)	75 (52.45)	10 (23.81)	95 (33.69)
水传播 Hydrochory	0 (0.00)	6 (4.20)	0 (0.00)	6 (2.13)
自体传播 Autochory	14 (14.43)	22 (15.38)	8 (19.05)	46 (16.31)
合计 Total	97 (100.00)	143 (100.00)	42 (100.00)	282 (100.00)

鸟类传播对繁殖体的有效长距离传播具有重要意义，故表中单独列出其占全部物种的比例。
The bird mode played an important role in seed long distance dispersal, so species number and its percentage of the bird mode was listed.

植物共7种果实类型(无颖果、梨果、球果、分果、胞果、翅果、柑果、角果和孢子), 肉果类占45.24%; 浆果为优势果实类型, 物种比例 $\geq 10\%$ 的果实类型还有瘦果、蒴果和荚果。

石林地质公园的维管植物种子以动物散布为主, 其次为风传播, 水传播比例最小, 自体传播中等。

石林地质公园木本植物中动物传播的果实类型主要是浆果、核果等, 通过吸引鸟类取食传播; 风传播的10种植物的种子均具翅, 如云南松。草本植物的动物传播主要为附着动物散布, 如具钩刺的倒提壶(*Cynoglossum amabile*)、具腺毛分泌的黏液的豨薟(*Siegesbeckia orientalis*)等; 风传播主要是小而轻的种子(孢子)或者具冠毛(如蒲公英(*Taraxacum mongolicum*))、种毛(如白薇(*Cynanchum atratum*))和具翅的种子; 水传播占4.20%, 如积雪草(*Centella asiatica*)。藤本植物的动物传播主要也为鸟类取食传播, 风传播主要为具冠毛的铁线莲属(*Clematis*)、具

翅的薯蓣属(*Dioscorea*)的物种; 自体传播则主要为蓇葖果、荚果的物种。

2.2 不同植物群落类型的果实类型谱

石林地质公园不同植物群落的果实类型谱见图1。

各群落木本植物果实类型谱不同(图1), 但均以核果为主。原生林核果物种比例为40.98%, 其次为浆果物种占13.11%; 次生林核果物种比例为47.06%, 其次为蒴果物种占13.73%; 灌丛核果物种比例为37.25%, 其次为梨果物种占13.73%; 灌草丛核果物种比例为37.50%, 其次为蒴果物种占21.88%; 人工辅助云南松林核果物种比例为34.62%, 其次为蒴果和梨果物种(各占15.38%)。群落间木本植物果实类型谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.998$)。

各群落草本植物无明显优势的果实类型(图1)。原生林的蒴果物种比例为20.90%, 其次为瘦果物种占17.91%; 次生林的瘦果物种比例为22.67%, 其次

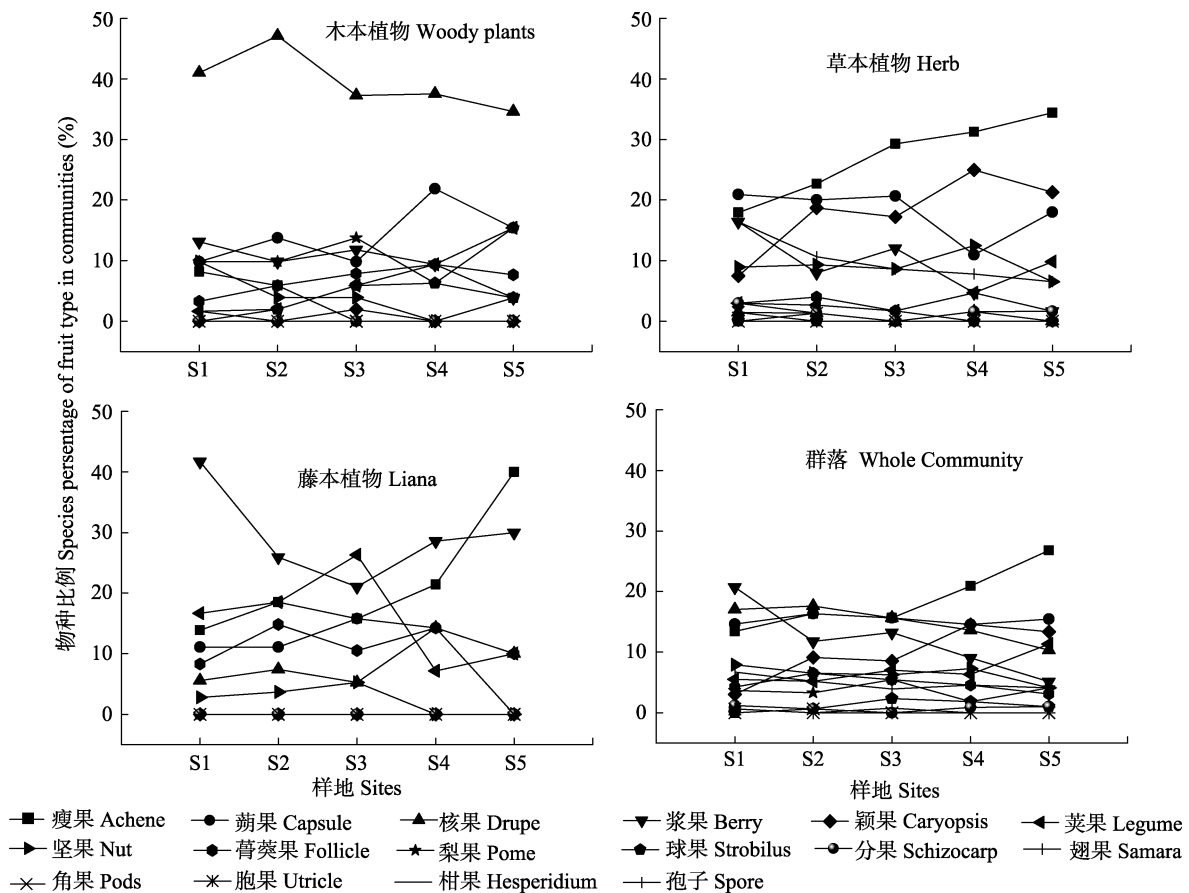


图1 石林地质公园植物群落不同生长型维管束植物果实类型谱。S1, 原生滇青冈林; S2, 团花新木姜子次生林; S3, 萌生滇青冈灌丛; S4, 毛枝绣线菊-黄茅灌草丛; S5, 人工辅助云南松林。

Fig.1 Fruit type spectrums of different growth types vascular species in plant communities in Shilin Geopark, Yunnan, China. S1, Form. *Cyclobalanopsis glaucooides* forest; S2, Form. *Neolitsea homilantha* secondary forest; S3, Form. *Cyclobalanopsis glaucooides* shrubland; S4, Form. *Spiraea martini*-*Heteropogon contortus* shrub tussock; S5, Form. *Pinus yunnanensis* plantation forest.

为蒴果物种占20.00%; 灌丛的瘦果物种比例为29.31%, 其次为蒴果物种占20.69%; 灌草丛的瘦果物种比例为31.25%, 其次为颖果物种占25.00%; 人工辅助云南松林的瘦果物种比例为34.43%, 其次为颖果物种占21.31%。群落间草本植物果实类型谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.975$)。

原生林和人工辅助云南松林的藤本植物具有明显优势果实类型, 次生林、灌丛和灌草丛则无(图1)。原生林的优势果实类型为浆果(41.67%), 人工辅助云南松林为瘦果(40.00%); 次生林的浆果物种比例为25.93%, 其次为荚果物种18.52%; 灌丛荚果物种比例为26.32%, 其次为浆果物种; 灌草丛浆果物种比例为28.57%, 其次为瘦果物种。群落间藤本植物果实类型谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.947$)。

各群落全部物种的果实类型谱中, 没有具明显优势的果实类型(图1)。原生林浆果物种比例为20.73%, 其次为核果物种占17.07%; 次生林核果物

种比例为17.65%, 其次为瘦果和蒴果物种各占16.34%; 灌丛的核果、瘦果和蒴果物种比例各占15.63%; 灌草丛瘦果物种比例为20.91%, 其次为蒴果和颖果物种各占14.55%; 人工辅助云南松林瘦果物种比例为26.80%, 其次为蒴果物种占15.46%。群落间全部物种的果实类型谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.996$)。

2.3 不同植物群落类型种子散布谱

石林地质公园不同植物群落类型的种子散布谱见图2。

各群落木本植物种子均以动物传播为主, 无水传播物种(图2)。原生林63种木本植物中动物传播占82.5% (其中鸟类传播占全部物种的30.2%), 风传播占4.8%, 自体传播占12.7%; 次生林52种木本植物中动物传播占80.8% (其中鸟类传播占全部物种的38.5%), 风传播占7.7%, 自体传播占11.5%; 灌丛52种木本植物中动物传播占69.2% (其中鸟类传播占全部物种的25.0%), 风传播占7.7%, 自体传播占

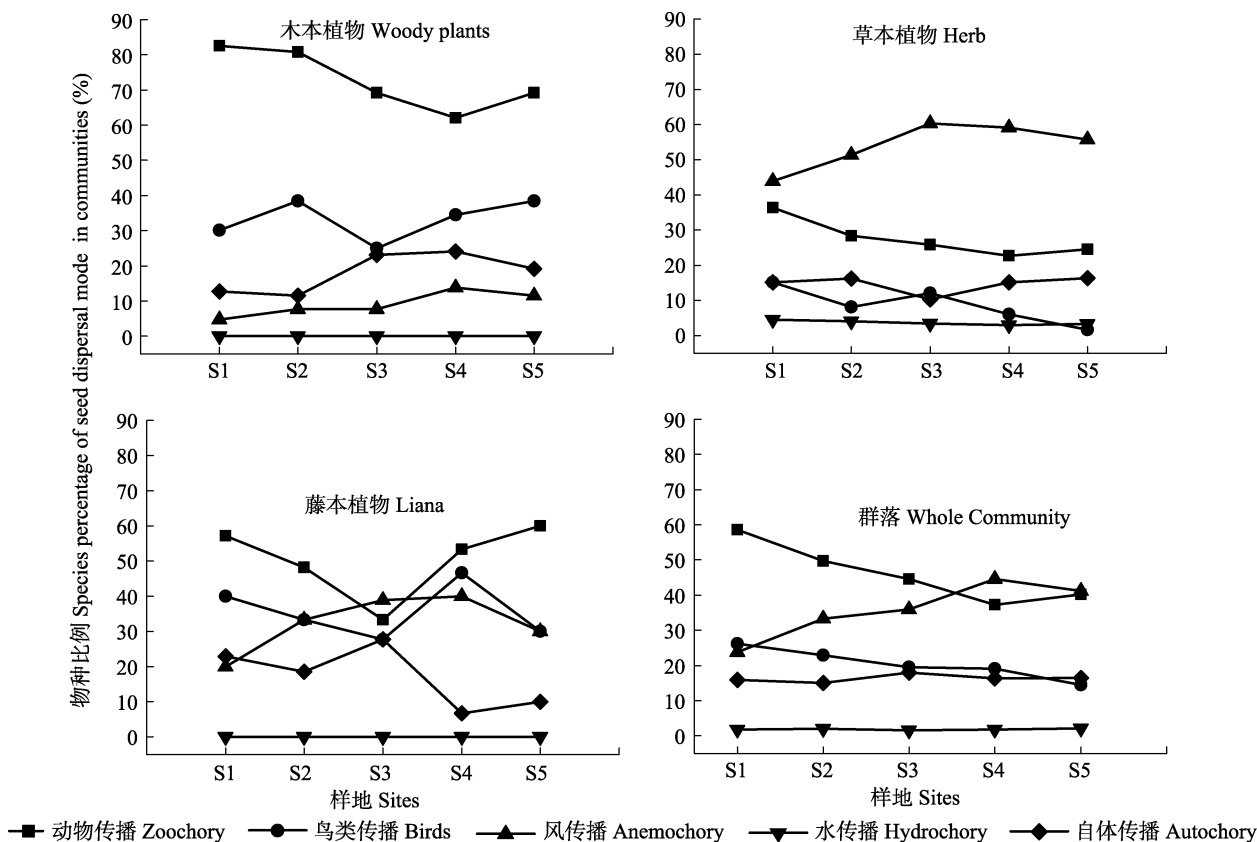


图2 石林地质公园植物群落不同生长型维管束植物种子散布谱。S1, 原生滇青冈林; S2, 团花新木姜子次生林; S3, 萌生滇青冈灌丛; S4, 毛枝绣线菊-黄茅灌草丛; S5, 人工辅助云南松林。

Fig. 2 Seed dispersal mode spectra of different growth types vascular species in plant communities in Shilin Geopark, Yunnan, China. S1, Form. *Cyclobalanopsis glaucooides* forest; S2, Form. *Neolitsea homilantha* secondary forest; S3, Form. *Cyclobalanopsis glaucooides* shrubland; S4, Form. *Spiraea martini*-*Heteropogon contortus* shrub tussock; S5, Form. *Pinus yunnanensis* plantation forest.

23.1%; 灌草丛29种木本植物中动物传播占62.1% (其中鸟类传播占全部物种的34.5%), 风传播占13.8%, 自体传播占24.1%; 人工辅助云南松林26种木本植物中动物传播占69.2% (其中鸟类传播占全部物种的38.5%), 风传播占11.6%, 自体传播占19.2%。群落间木本植物种子散布谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.980$)。

各群落草本植物种子均以风传播为主(图2)。原生林66种草本植物中动物传播物种比例为36.4% (其中鸟类传播占全部物种的15.2%), 风传播占43.9%, 水传播占4.5%, 自体传播占15.2%; 次生林74种草本植物中动物传播为28.4% (其中鸟类传播占全部物种的8.1%), 风传播占51.4%, 水传播占4.0%, 自体传播占16.2%; 灌丛58种草本植物中动物传播物种比例为25.9% (其中鸟类传播占全部物种的12.1%), 风传播占60.4%, 水传播占3.4%, 自体传播占10.3%; 灌草丛66种草本植物中动物传播物种比例为22.7% (其中鸟类传播占全部物种的6.1%), 风传播占59.1%, 水传播占3.0%, 自体传播占15.2%; 人工辅助云南松林61种草本植物中动物传播物种比例为24.6% (其中鸟类传播占全部物种的1.6%), 风传播占55.7%, 水传播占3.3%, 自体传播占16.4%。群落间草本植物种子散布谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.985$)。

各群落藤本植物种子均以动物传播为主, 无水传播物种(图2)。原生林35种藤本植物中动物传播物种比例为57.1% (其中鸟类传播占全部物种的40.0%), 风传播占20.0%, 自体传播占22.9%; 次生林27种藤本植物中动物传播物种比例为48.2% (其中鸟类传播占全部物种的33.3%), 风传播占33.3%, 自体传播占18.5%; 灌丛18种藤本植物中动物传播物种比例为33.3% (其中鸟类传播占全部物种的27.8%), 风传播占38.9%, 自体传播占27.8%; 灌草丛15种藤本植物中动物传播物种比例为53.3% (其中鸟类传播占全部物种的46.7%), 风传播占40.0%, 自体传播占6.7%; 人工辅助云南松林10种藤本植物中动物传播物种比例为60.0% (其中鸟类传播占全部物种的30.0%), 风传播占30.0%, 自体传播占10.0%。群落间藤本植物种子散布谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.995$)。

各群落全部物种的种子散布谱不同(图2)。原生林动物传播物种比例为58.5% (其中鸟类传播占全

部物种的26.2%), 风传播占23.8%, 水传播占1.8%, 自体传播占15.9%; 次生林动物传播物种比例为49.7% (其中鸟类传播占全部物种的22.9%), 风传播占33.3%, 水传播占2.0%, 自体传播占15.0%; 灌丛动物传播物种比例为44.5% (其中鸟类传播占全部物种的19.5%), 风传播占35.9%, 水传播占1.6%, 自体传播占18.0%; 灌草丛动物传播为37.3% (其中鸟类传播占全部物种的19.1%), 风传播占44.5%, 水体传播占1.8%, 自体传播占16.4%; 人工辅助云南松林动物传播为40.2% (其中鸟类传播占全部物种的14.4%), 风传播占41.2%, 水传播占2.1%, 自体传播占16.5%。群落间全部物种种子散布谱差异不显著(Kruskal-Wallis检验, $p = 0.999$)。

3 讨论

3.1 植物群落的物种结构与恢复方式源自植物果实类型和散布方式

退化的植物群落存在较多的生态位空白, 为物种的进入提供了生境。果实或种子作为植物能移动的部分, 其散布方式决定了是否能有效长距离散布(王静和闫巧玲, 2017)以进入新的生境定居。在石林地质公园内, 不同群落的果实类型谱与种子散布谱有差异但不显著, 从原生林到退化灌草丛和人工辅助恢复林, 浆果、核果物种比例显著减少, 而瘦果、蒴果、颖果的物种比例增加; 风传播的物种比例增加了73%–87% (从23.8%到44.5%、41.2%), 动物传播(包括鸟类传播)减少了31%–36% (从58.5%减少到37.3%、40.2%), 说明随着群落的退化, 石林地质公园的生境逐渐旱化。

植被退化过程改变了群落的建群种和外来物种类型, 从而改变了群落果实类型谱和种子散布谱。研究区的植被恢复系列中, 原生林的建群种为自体传播与啮齿类动物传播的物种(如滇青冈、黄毛青冈), 这类物种在距离较远的次生林中缺乏(Shen *et al.*, 2013, 2014), 除了它们是砍伐的主要对象外, 其种子散布距离较短也是重要原因; 同时, 严重片段化的喀斯特植物群落中出现鬼针草、紫茎泽兰、云南裂稈草(Shen *et al.*, 2013, 2014)等, 因附着动物传播或风传播进入林缘。次生林、灌丛甚至灌草丛存在原生林关键种如云南木樨榄、清香木、团花新木姜子等的原因: 一是该物种的种子由鸟类传播, 我们在乃古石林景区、石林火车站等地的石灰岩灌丛

调查中,发现鸟类粪便中含有清香木、云南木樨榄、团花新木姜子等的种子;二是特殊的溶痕生境中残存了该物种的萌生繁殖体(俞筱桢和李玉辉, 2010),干扰退出后生长成熟提供了有性繁殖体,产生实生苗。

3.2 物种果实类型与散布方式影响植被恢复物种与策略选择

种子是植被恢复时最容易获得的种植材料,与其他种植材料相比,一旦条件适宜,种子更容易在恢复点定居、更新和扩展,形成良好的植物群落。因此,喀斯特地区植被恢复的物种与策略选择,不仅涉及植物对喀斯特生境的适应性(郭柯等, 2011; Liu *et al.*, 2011),也需要考虑物种的果实类型与种子散布方式。人工辅助云南松林建群种云南松的种子为风传播,经过30多年的自然拓展,已成为研究区面积最大的植被类型,是群落恢复有效拓展的典范。因此,选择易自然扩散的物种,辅以合理的管理,对区域植被的恢复能起到事半功倍的作用。石林地质公园区是石林县重要的水源区(李玉辉, 2006),其植被恢复应以生态功能良好的地带性植被——亚热带半湿润常绿阔叶林为恢复目标,宜选择以自然传播能力强的乡土种或鸟类传播的原生林关键种(如清香木、云南木樨榄等)作为先锋树种;同时构建传播廊道,辅以适宜的植被管护措施,从而实现植被快速有效地恢复。

参考文献

- Dansereau P, Lems K (1957). The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de L'Institut Botanique Institute of Botany, University of Montreal*, 71, 1–52.
- Editorial Committee of Flora of China (1989–2013). *Flora of China*. Vols. 1–25. Science Press, Beijing; Missouri Botanical Garden Press, St Louis.
- Gao RH, Liu TX, Zhang H, Han Y, Cong L (2005). Study on relationship between planta lignose fruit types and environment succession in Daqing Clough. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 19(7), 174–178. [高润宏, 刘庭玺, 张昊, 韩轶, 丛林 (2005). 大青沟木本植物果实类型组成与环境演变研究. 干旱区资源与环境, 19(7), 174–178.]
- Gómez JM, Puertapiñero C, Schupp EW (2008). Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*, 155, 529–537.
- Gutián J, Sánchez JM (1992). Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio*, 98,

157–164.

- Guo K, Liu CC, Dong M (2011). Ecological adaptation of plants and control of rocky-desertification on karst region of Southwest China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 991–999. [郭柯, 刘长成, 董鸣 (2011). 我国西南喀斯特植物生态适应性与石漠化治理. 植物生态学报, 35, 991–999.]
- Guo ZW, Zheng JM (2017). Predicting modes of seed dispersal using plant life history traits. *Biodiversity Science*, 25, 966–971. [郭志文, 郑景明 (2017). 用植物生活史性状预测种子扩散方式. 生物多样性, 25, 966–971.]
- Howe FH, Smallwood J (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 13, 201–228.
- Hughes L, Dunlop M, French K, Leishman MR, Rice B (1994). Predicting dispersal spectra: A minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, 82, 933–950.
- James JJ, Boyd CS, Svejcar T (2013). Seed and seedling ecology research to enhance restoration outcomes. *Rangeland Ecology & Management*, 66, 115–116.
- Jiang YL, Li XK, Guo YL, Ding T, Wang B, Xiang WS (2017). Diversity of climbing seed plants and their reproductive habit in a karst seasonal rain forest in Nonggang, Guangxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 716–728. [蒋裕良, 李先琨, 郭屹立, 丁涛, 王斌, 向悟生 (2017). 广西弄岗喀斯特季节性雨林藤本种子植物多样性及繁殖习性. 植物生态学报, 41, 716–728.]
- Jin ZZ, Peng J (1998). *Vegetation of Kunming*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. [金振洲, 彭鉴 (1998). 昆明植被. 云南科技出版社, 昆明.]
- Li J, Guo C, Xiao ZS (2013). Fruit composition and seed dispersal strategies of woody plants in a Dujiangyan subtropical forest, Southwest China. *Biodiversity Science*, 21, 572–581. [李娟, 郭聪, 肖治术 (2013). 都江堰亚热带森林常见木本植物果实组成与种子扩散策略. 生物多样性, 21, 572–581.]
- Li YH (2006). *Study on Geopark*. The Commercial Press, Beijing. [李玉辉 (2006). 地质公园研究. 商务印书馆, 北京.]
- Li YH, Feng ZQ, Yu XY, Ma ZP (2005). Eventful changes of the vegetation in Shilin National Park and its significance. *Carsologica Sinica*, 24(3), 46–53. [李玉辉, 冯正清, 俞筱桢, 马遵平 (2005). 云南石林公园植被重大变化与意义. 中国岩溶, 24(3), 46–53.]
- Liu CC, Liu YG, Guo K, Li GQ, Zheng YR, Yu LF, Yang R (2011). Comparative ecophysiological responses to drought of two shrub and four tree species from karst habitats of southwestern China. *Trees*, 25, 537–549.
- Liu JM (2000a). The seed bank of the forest community at the pinnacles of Maolan karst hilly area in Guizhou. *Forest Research*, 13, 44–50. [刘济明 (2000a). 贵州茂兰喀斯特山地顶部森林群落种子库研究. 林业科学研究, 13, 44–50.]

- Liu JM (2000b). The reproductive and regenerative counter-measures of the main woody species in Maolan karst forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(5), 114–122. [刘济明 (2000b). 茂兰喀斯特森林主要树种的繁殖更新对策. 林业科学, 36(5), 114–122.]
- Long CL, Yu SX (2007). Space variation of seed rain and seed bank in gaps of karst forest in Maolan Nature Reserve, Guizhou Province. *Acta Botanica Yunnanica*, 29, 327–332. [龙翠玲, 余世孝 (2007). 茂兰喀斯特森林林隙种子雨、种子库空间变异. 云南植物研究, 29, 327–332.]
- Shen YX, Gao L, Xia X, Li YH, Guan HL (2013). Successional distance between the source and recipient influence seed germination and seedling survival during surface soil replacement in SW China. *PLOS ONE*, 8, e79125. DOI: 10.1371/journal.pone.0079125.
- Shen YX, Liu WL, Li YH, Guan HL (2014). Large sample area and size are needed for forest soil seed bank studies to ensure low discrepancy with standing vegetation. *PLOS ONE*, 9, e105235. DOI: 10.1371/journal.pone.0105235.
- Shilin Research Group (1997). *Study on the Lunan Stone Forest Karst in China*. Yunnan Science and Technology Press, Kunming. [石林研究组 (1997). 中国路南石林喀斯特研究. 云南科技出版社, 昆明.]
- Spjut RW (1994). *A Systematic Treatment of Fruit Types*. New York Botanical Garden, New York.
- van der Pijl L (1969). *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer, Berlin.
- van der Pijl L (1982). *Principles of Dispersal in Higher Plants*. 3rd edn. Springer, Berlin.
- Wang GH, Zhou GS (2001). Correlation analysis on the relationship between plant life form, fruit type and hydrothermic factors in Gansu woody plant flora. *Bulletin of Botanical Research*, 21, 448–455. [王国宏, 周广胜 (2001). 甘肃木本植物区系生活型和果实类型构成式样与水热因子的相关分析. 植物研究, 21, 448–455.]
- Wang J, Yan QL (2017). Effects of disturbance on animal-mediated seed dispersal effectiveness of forest plants: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1716–1726. [王静, 闫巧玲 (2017). 干扰对动物传播森林植物种子有效性影响的研究进展. 应用生态学报, 28, 1716–1726.]
- Westoby M, Leishman M, Lord J, Poorter H, Schoen DJ (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 351, 1309–1318.
- Willson MF, Rice BL, Westoby M (1990). Seed dispersal spectra: A comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 1, 547–562.
- Yang XF, Tang Y, Cao M (2010). Diaspore traits of 145 tree species from a tropical seasonal rainforest in Xishuangbanna, SW China. *Acta Botanica Yunnanica*, 32, 367–377. [杨小飞, 唐勇, 曹敏 (2010). 西双版纳热带季节雨林145个树种繁殖体特征. 云南植物研究, 32, 367–377.]
- Yu XY, Li YH (2010). Characteristics of woody plant regeneration in karren-habitats successional plant communities in Yunnan Shilin karst area of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 889–897. [俞筱桢, 李玉辉 (2010). 滇石林喀斯特植物群落不同演替阶段的溶痕生境中木本植物的更新特征. 植物生态学报, 34, 889–897.]
- Zhang ZY, Li YH, Chai DM, Zhang L (2005). Ant biodiversity in different habitats in Shilin Park, Yunnan Province. *Biodiversity Science*, 13, 357–362. [张智英, 李玉辉, 柴冬梅, 张亮 (2005). 云南石林公园不同生境蚂蚁多样性研究. 生物多样性, 13, 357–362.]

责任编辑: 曹 敏 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答