

植物生长型显著影响三峡大老岭地区木本植物种子质量的海拔格局

李道新¹ 李 果² 沈泽昊^{3*} 徐慎东¹ 韩庆瑜¹ 王功芳¹ 田风雷¹

¹宜昌三峡大老岭国家级自然保护区管理局, 湖北宜昌 443000; ²中国环境科学研究院生物多样性研究中心, 北京 100012; ³北京大学城市与环境学院, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘 要 植物种子质量(大小)是植物的关键生态功能性状, 种子质量的海拔格局研究有助于理解物种分布的环境约束以及植物功能性状之间的相互联系。该研究通过野外收集长江三峡大老岭国家自然保护区内主要木本植物59科87属201种的成熟种子, 并测量其种子质量和长度、厚度值, 分析该地区木本植物种子大小的海拔格局及植物生长型之间的差别。结果表明: 1) 大老岭地区常见木本植物种子质量、长度和厚度值均服从对数正态分布, 质量值变异性最大(跨5个数量级)。种子质量、长度和厚度值之间均显著正相关。2) 乔木和小乔木的种子质量显著大于灌木和木质藤本的种子质量; 常绿阔叶种的种子质量显著大于落叶阔叶和针叶种。全部物种的种子质量随海拔上升而有较小但统计显著的减小趋势。3) 不同生长型和叶性状的木本植物种子质量的海拔格局不一致。群落不同结构组分(按生长型和叶性状分)的木本植物种子质量(大小)海拔梯度格局差异意味着局域群落结构是理解宏观生态格局变异的一个重要方面。

关键词 木本植物; 种子质量; 海拔; 生长型; 三峡大老岭

引用格式: 李道新, 李果, 沈泽昊, 徐慎东, 韩庆瑜, 王功芳, 田风雷 (2017). 植物生长型显著影响三峡大老岭地区木本植物种子质量的海拔格局. 植物生态学报, 41, 539–548. doi: 10.17521/cjpe.2016.0285

Growth-form regulates the altitudinal variation of interspecific seed mass of woody plants in Mt. Dalaoling, the Three Gorges Region, China

LI Dao-Xin¹, LI Guo², SHEN Ze-Hao^{3*}, XU Shen-Dong¹, HAN Qing-Yu¹, WANG Gong-Fang¹, and TIAN Feng-Lei¹

¹Administration of the Dalaoling National Reserve in the Three Gorges, Yichang, Hubei 443000, China; ²Research Center of Biodiversity, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China; and ³College of Urban and Environmental Sciences, Key Laboratory Ministry of Education for Earth Surface Processes, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Seed size is one of the most important characteristics of plant seeds, and has significant implications in plant ecological functions. Exploring the altitudinal pattern of seed size would help to detect environmental constraints on species distribution and understand the linkage between plant ecological function traits.

Methods The present study measured the quantitative features of seed size, including weight of 1 000 grain seeds, lengths of longer and shorter axes, and analyzed the relationships between seed size and altitude, as well as the influence of growth form. Seed samples were all collected from 201 locally common woody plants (belonging to 59 families and 87 genera) in the Dalaoling Natural Reserve in Yichang City, Hubei Province.

Important findings Measured values of the seed mass, the longer axis, and the shorter axis of the 201 woody plant species all follow the lognormal distribution. Measurements of seed mass vary across five orders of magnitude. Significant correlation was found between seed mass, seed length of the longer and shorter axes ($R^2 = 0.755$; 0.819 ; 0.630 , $p < 0.01$). Moreover, seed mass of trees and small trees are significantly heavier than those of shrubs and woody vines. Seed mass values of evergreen broad leaved species are significantly heavier than those of deciduous broad leaved species and needle leaved species. Seed mass of all 201 species shows a slightly but statistically significant decreasing trend with the increase of altitude. In addition, altitudinal patterns of seed mass varied between species with different growth form. Our results indicated the variation of altitudinal trends of seed mass for different structural components of plant communities, implying the local community structure as a critical aspect of variation in macro-ecological patterns.

收稿日期Received: 2016-09-13 接受日期Accepted: 2017-02-28

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn)

Key words woody plant; seed mass; elevation; growth-form; Dalaoling in the Three Gorges

Citation: Li DX, Li G, Shen ZH, Xu SD, Han QY, Wang GF, Tian FL (2017). Growth-form regulates the altitudinal variation of interspecific seed mass of woody plants in Mt. Dalaoling, the Three Gorges Region, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 539–548. doi: 10.17521/cjpe.2016.0285

植物的功能性状与其生活史策略之间的关系是植物生态与进化研究的基本问题(Howe & Smallwood, 1982; Westoby *et al.*, 1992; Moles & Westoby, 2006)。种子大小(size)或质量(mass)是植物的重要生态功能性状, 对物种扩散、种群更新以及群落动态具有关键作用(Salisbury, 1974; Leishman & Murray, 2001; Stevenson *et al.*, 2005), 并对植物群落构建的环境筛选过程与结果具有不可替代的影响(Arssen, 2005; Díaz *et al.*, 2016)。

海拔是山地植被分异的主导环境梯度(Körner, 2007), 也是生物多样性宏观分布格局的重要调控因素(Rahbek, 1997; Körner, 2000)。海拔对植物物种的分布具有多重影响, 能量和降水都具有显著的海拔变化, 因而生态系统的复杂性、功能强度(如植被生产力)、种间相互作用, 也随着植被的海拔带谱显示了梯度变化(Suzuki, 1998; Kitayama & Aiba, 2002); 另一方面, 在山地的海拔梯度上, 各种人类活动、动物觅食和地貌、水文过程对植被产生显著的干扰(沈泽昊等, 2002; Gentili *et al.*, 2013; Montaña-Centellas & Garitano-Zavala, 2015)。物种功能性状沿海拔梯度的变化及其限制因子是理解物种海拔分布的关键。研究表明, 植物的功能性状, 如物候(Fielding *et al.*, 1999; Walker *et al.*, 2014)、年轮宽度(Wang *et al.*, 2005; Sidor *et al.*, 2015)、叶片性状(Singh *et al.*, 1994; 罗璐等, 2011; Jiang & Ma, 2015)等, 都受到海拔梯度的环境变化影响, 并成为物种海拔分布范围阈值形成的非生物(如低温限制)和生物(如种间竞争)机制。众所周知, 种子的生产和萌发更新是植物生命史中对环境变化最为敏感的环节, 往往构成植物分布边界的限制因子。因此, 种子性状, 如大小、数量沿气候梯度的变化应与植物种分布范围存在密切的联系(Moles & Westoby, 2003; Kolb *et al.*, 2006)。

关于植物种子大小的空间格局, 在全球尺度上, Moles等(2004)发现植物区系的种间种子平均大小随纬度增加而减小; 而在种内, 为数不多的研究并没有发现种子大小存在显著的纬度格局(Pieter *et al.*, 2011)。目前, 也有不少研究关注植物种子大小沿海

拔梯度的变化, 例如, Pluess等(2005)发现瑞士阿尔卑斯山海拔梯度上不同植物种子平均质量随海拔上升而增加, 但种内变化不显著; 另一方面, 不同种类植物种子平均质量随海拔上升而减小的现象也曾见报道(Guo *et al.*, 2010; 杜燕等, 2014)。王一峰和岳永成(2014)观测到种内种子大小随海拔上升而增加的现象。Qi等(2015)则发现植物种子质量沿海拔梯度的变化在种间和种内呈现相反的格局。由于针对同一区域大量物种种子质量沿海拔梯度变化的研究迄今还不多见, 且相关结论并不一致, 突显了种子质量海拔格局及其影响因素的复杂性, 全面理解这一格局尚待更多数据检验和机制探讨。

长江三峡周边地区是我国种子植物三大特有中心之一(应俊生和张志松, 1984)。人类活动对植被的干扰历史悠久, 在低海拔地区尤为显著(金义兴等, 1987; 黄真理, 2002)。紧邻三峡大坝的大老岭自然保护区保存着宜昌地区最大面积的天然次生林, 特别是群落类型丰富的阔叶混交林是长江三峡地区重要的生物多样性保护基地(沈泽昊等, 2000)。本文依据大老岭地区的植物分布调查和种子采集数据, 研究木本植物种子大小和质量沿海拔梯度的分布变化, 试图回答以下科学问题: 1)大老岭地区木本植物种子质量和大小有怎样的基本统计特征? 2)海拔梯度上木本植物种子的大小和质量有怎样的变化? 3)海拔和植物生物学性状对种子质量有何影响?

1 材料和方法

1.1 调查地点概况

调查地点在湖北宜昌市三峡大老岭自然保护区(110.91°–111.00° E, 30.86°–31.12° N)。该区处于我国大地貌二级台阶东缘, 为大巴山脉东段的荆山余脉, 最高峰海拔2 008 m。据海拔1 675 m的气象台站观测, 年平均气温16.7 °C, 7月平均气温27.3 °C, 1月平均气温5.5 °C, 年降水量为1 375.4 mm, 四季分配为春季降水25.6%、夏季降水43.9%、秋季降水18.1%、冬季降水12.4%。气候垂直梯度显著, 峡谷低地为雨影区, 海拔每上升100 m, 气温降低0.4–0.6 °C, ≥10 °C积温减少150–160 °C, 降水量增

加10–15 mm, 中山气候凉湿, 风大, 多云雾, 属于山地暖温带湿润气候状况(沈泽昊等, 2000)。

大老岭地区海拔1 200 m以下的植被以次生灌草丛、马尾松(*Pinus massoniana*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)为优势种的亚热带针叶林和针阔叶混交林为主, 其中沟谷残存的地带性常绿阔叶林斑块以青冈属(*Cyclobalanopsis*)、樟属(*Cinamomum*)、山茶属(*Camellia*)植物占优势; 海拔1 000–1 700 m为各类常绿落叶阔叶混交林、针阔叶混交林群落和暖性落叶阔叶林类型, 优势种包括包槲栎(*Lithocarpus cleistocarpus*)、小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)、亮叶水青冈(*Fagus lucida*)、短柄枹栎(*Quercus serrata* var. *brevipetiolata*)、雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)、铁杉(*Tsuga sinensis*)等; 海拔1 500 m以上为暖温性落叶阔叶林, 如锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acutiserrata*)林、针叶林如华山松(*Pinus armandii*)林和针阔叶混交林植被, 还保存了小片以刺叶栎(*Quercus spinosa*)为单优种的硬叶常绿阔叶林(沈泽昊等, 2000)。

1.2 种子采集和测量

本研究集中于不同物种之间种子大小的差别, 不考虑同一种内个体间的差异。对于不同植物种子样品的采集, 选择不同木本植物的种子成熟期, 沿大老岭海拔梯度进行野外踏查。根据每种植物的海拔分布范围, 随机从不少于5株结实个体采集成熟果实或种子, 每种样本量不少于500粒; 野外同时采集植物标本用于物种鉴定。将采集到的果实储藏软化后去皮洗净, 获得干净的种子, 经清洁后在室温下自然通风干燥。共获得201种植物的种子样品, 用于质量和大小测量。对干燥3个月后的供测量种子样品, 每种随机取50粒, 用游标卡尺测其长度(即最长径值)与厚度(即最短径值), 精确到0.01 mm。种子质量测量采用放回重取样(sampling with replacement)方法, 每次随机取100粒种子, 在电子天平下称定质量, 精确到0.01 g; 每次称完后将种子样品放回全部种子后充分混合, 重复取样并称重10次。对于极小的种子采用分析天平称量。所有物种的种子质量数据最后均转化成平均种子质量(mg)。

1.3 数据分析方法

为了反映研究区域种子特征沿海拔梯度的分布, 根据对大老岭地区维管植物海拔分布的前期研究(沈泽昊等, 2001), 得到本研究中201种植物在本

地区的海拔分布范围。在后续分析中, 以每种植物在大老岭的海拔分布范围中点作为其分布海拔高度值。根据《湖北植物志》(傅书遐, 2001–2002)查得不同木本植物的生长型, 分为乔木、小乔木、木质藤本和灌木4类, 并按叶性状分为常绿阔叶、落叶阔叶和常绿针叶3类。

频率直方图显示种子质量、种子长度和厚度3个指标的数值分布均强烈左偏(图1A、1B、1C), 表明数据可能服从泊松分布或对数正态分布。对每个数据进行对数变换, 并利用Kolmogorov-Smirnov检验比较种子3个指标的经验累积频率分布(ECFD)与参数值(即平均值和标准偏差)相同的正态分布累积密度函数(Norm CDF)的一致性(图1D、1E、1F)。结果表明, 对于样本量 $n = 201$ 的种子质量、长度和厚度3个指标, Kolmogorov-Smirnov检验值 D 及其统计显著性检验 p 值分别为, 种子质量: $D = 0.114$, $0.05 < p < 0.10$; 种子长度: $D = 0.139$, $p < 0.05$; 种子厚度: $D = 0.121$, $p < 0.05$, 均服从对数正态分布。故在后续分析中3个种子指标均采用 \log_{10} 转换值。

因此, 采用种子质量和大小测量值的对数变化值进行后续分析, 包括Pearson相关分析、多元线性回归模型和方差分析。多元线性回归模型只以海拔、叶片性状、木本生长型为自变量, 并考虑变量两两之间的交互作用项, 用调整 R^2 和 F 检验值作为模型比较的参数。

各项分析均用统计软件R3.2.5(www.r-project.org)完成。

2 结果

2.1 种子的基本统计特征

本文测定的木本植物种子数据总计201种, 按生长型, 包括: 乔木85种, 小乔木42种, 灌木61种, 藤本植物13种。所测定的种子质量介于0.03–7 870.00 mg (图2), 平均值为178.4 mg; 最大值与最小值之间相差5个数量级。其中, 种子质量介于1.0–500.0 mg的植物种数占到全部统计物种的64.4%。

全部测量种子的长度介于0.82–34.90 mm, 平均值和中位值分别为6.81 mm和5.46 mm, 种子长度的最大值与最小值之间相差2个数量级; 种子厚度介于0.12–27.97 mm; 平均值和中位值分别为4.08 mm和3.05 mm。种子厚度的最大值与最小值之间也相差2个数量级。201种木本植物种子的长度与厚度比

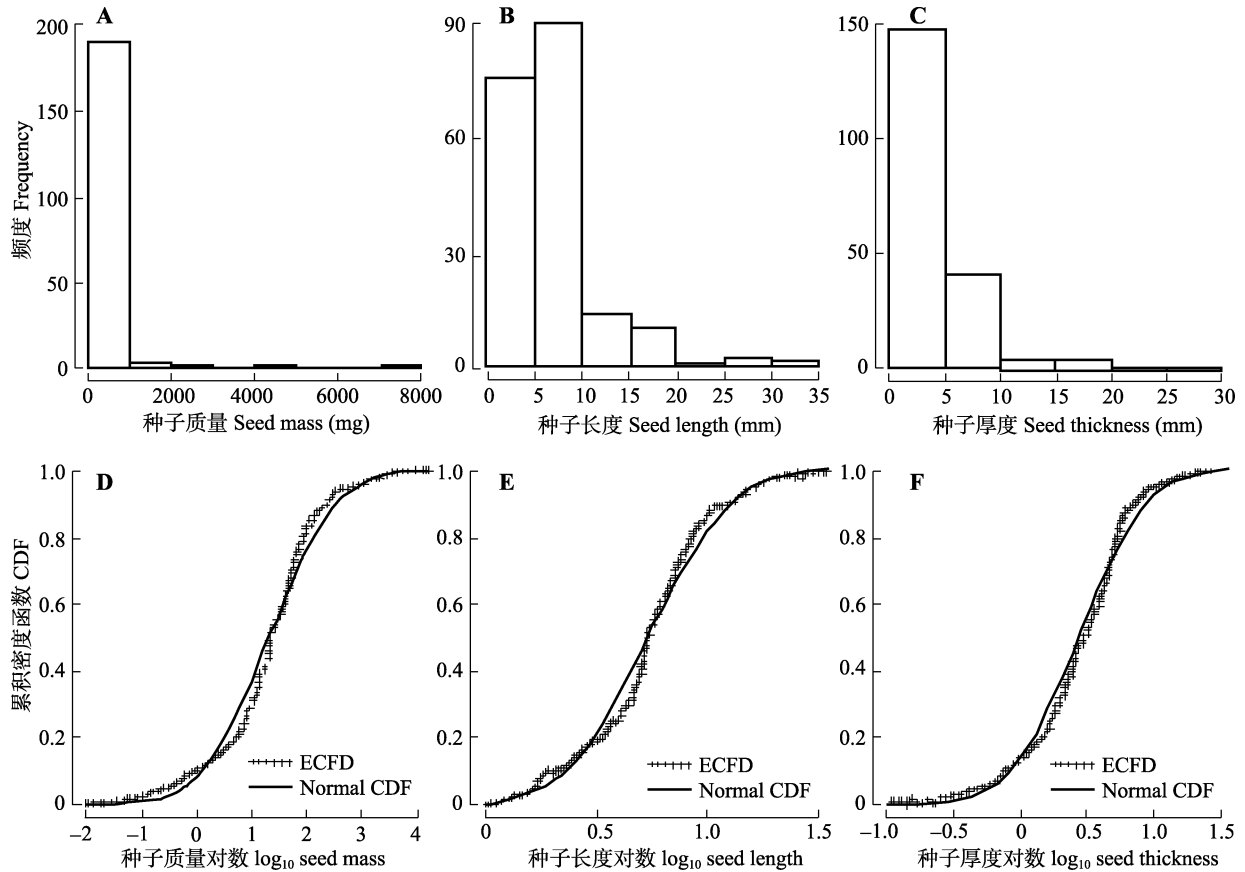


图1 种子质量(A)、长度(B)和厚度(C)值的频率分布直方图及3个指标的对数转换值的经验累积频率分布(ECFD)与正态分布的累积密度函数(Normal CDF)拟合曲线的比较(D, E, F)。

Fig. 1 The frequency distribution of seed mass (A), seed length (B) and thickness (C), and a comparison between the curves of empirical cumulative frequency distribution (ECFD) and cumulative density function (CDF) of normal distribution, for log10-transformed seed mass, seed length and seed thickness (D, E, F).

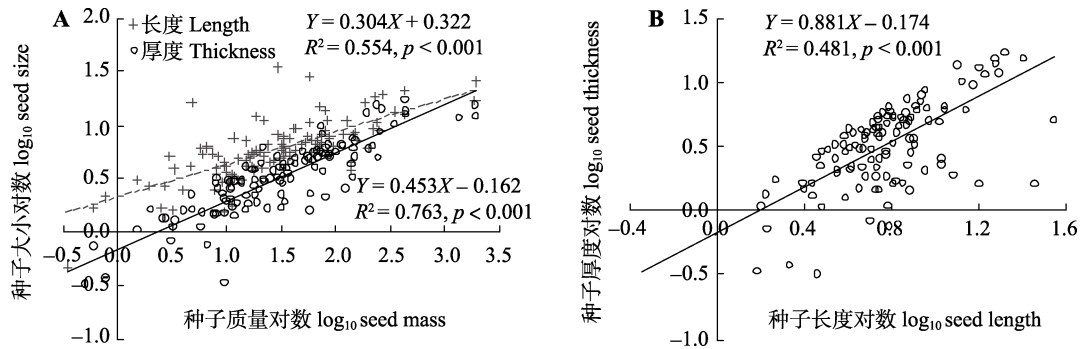


图2 对数转换的种子质量与种子长度、厚度(A)及种子长度与厚度(B)的相关性。

Fig. 2 The correlation between seed mass (mg, log10-transformed) and the length and thickness (mm, both log10-transformed) (A), and the correlation between the length and thickness (B) of seeds.

介于1.005–22.020, 其平均值和中位值分别为2.410和1.653。种子长度与厚度比的最大值与最小值之间相差1个数量级。

大老岭主要木本植物种子质量与种子长度、厚度(对数值)之间均存在极显著($p < 0.001$)的线性相关关系, 相关系数分别为0.744和0.873 (图3A), 因

此, 种子厚度比长度对种子质量的指示性更好。而种子长度与厚度之间也有显著的线性关系($r = 0.694$; $p < 0.001$)(图3B)。

2.2 种子质量与生长型之间的关系

根据F检验结果, 乔木、小乔木、灌木、木质藤本4种生长型植物的种子质量对数值之间存在如下

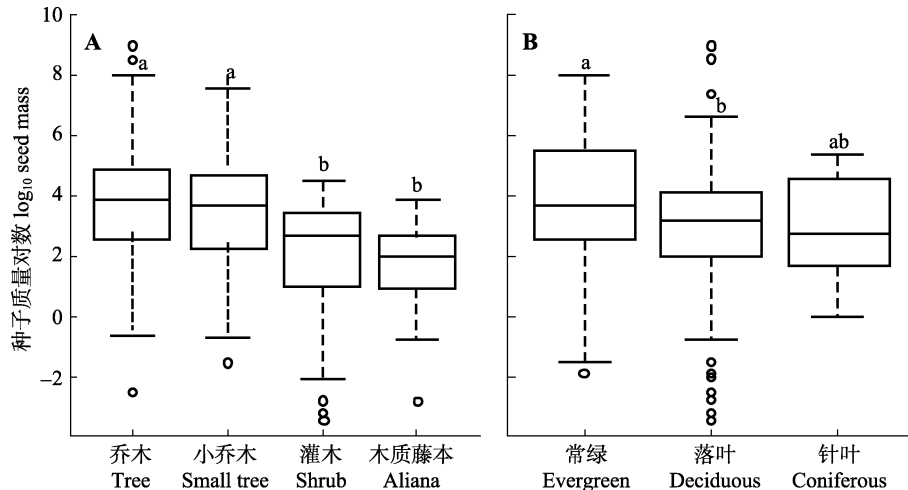


图3 不同生长型(A)和叶片类型(B)的种子质量对数值。a、b代表显著性阈值 $p < 0.05$ 下的不同水平值。

Fig. 3 Seed mass (log10-transformed) of different growth forms (A) and leaf types (B). a, and b indicate significantly different levels with $p < 0.05$.

关系: 乔木和小乔木的种子质量显著大于灌木和木质藤本($p < 0.05$), 但乔木和小乔木之间、灌木和木质藤本之间的种子质量差异并不显著(图3A)。按照叶性把这些物种分成常绿(阔叶)、落叶(阔叶)和针叶三类, 结果常绿阔叶种的种子质量显著大于落叶阔叶种, 但在针叶种与常绿阔叶种、落叶阔叶种之间, 种子质量的差异都不显著(图3B)。

2.3 种子质量的海拔格局

全部201种木本植物的种子质量的对数值与海拔有统计上显著但较弱的负相关关系(图4A)。分为常绿阔叶种、落叶阔叶种和针叶种(图4B、4C、4D)来看, 常绿阔叶种的种子质量对数值与海拔有统计上显著($n = 47$, $p = 0.018$)的负相关关系, 落叶阔叶种与海拔没有显著的相关性($n = 146$), 针叶种种子质量与海拔之间却显著正相关($n = 8$, $p = 0.019$)。但从不同生长型来看, 乔木、灌木和木质藤本种(图4E、4G、4H)种子质量(对数值)与海拔都没有显著的相关关系, 而小乔木(图4F)种子质量对数值与海拔有显著的负相关关系。

2.4 生长型和海拔对植物种子质量的影响

综合考虑不同物种的生长型、叶性状和分布的海拔高度三方面因素, 比较几个不同模型的结果可以发现, 3个因素合计可以解释20%左右的植物种子质量变化, 其中反映物种分布海拔与落叶性的交互作用的模型(M4)最理想(表1)。结合多元线性回归模型和方差分析, 表明生长型对种子质量的影响最大, 占总解释量的67.7%; 其次是物种分布的海拔中点值(代表其生态适宜海拔高度)占总解释量的9.3%;

叶属性效应接近显著, 占解释量的7.9%; 而落叶性与物种适宜海拔的交互作用对植物种子质量的影响显著, 占解释总量的14.9%。但是, 在考虑了交互效应之后, 模型M4中海拔本身的回归系数并不显著。

常绿阔叶种的种子质量大于落叶阔叶种且都显著大于针叶树的种子质量。乔木和小乔木的种子质量显著大于藤本和灌木种的种子质量, 后两者之间差异不显著。常绿阔叶种和落叶阔叶种的种子质量与海拔的相关系数相对于针叶种而言都显著较小(表2)。

3 讨论

种子质量大小是影响植物扩散能力和扩散方式的关键性状, 又与物种萌发率和幼苗补给(recruitment)成功率密切相关, 也是决定物种竞争能力的关键因素(Howe & Smallwood, 1982; Westoby *et al.*, 1992)。因此种子质量大小受到多种生态与进化驱动力的影响, 包括物种竞争与繁殖能力的权衡(Harper *et al.*, 1970; Leishman, 2001; 张世挺等, 2003)。这些影响因素的作用具有不同的时空尺度, 导致即使在局部群落中, 种子质量大小的种间差异也往往达到几个数量级(Hammond & Brown, 1995; Shen *et al.*, 2007)。

本文研究了三峡大老岭地区201种木本植物的种子质量大小, 种数超过了大老岭地区木本植物的一半(沈泽昊等, 2001), 并且包含了不同生长型和落叶性的物种, 因此样本对这一区域木本物种的种子特征与分布具有统计和生物学上的代表性, 这也在

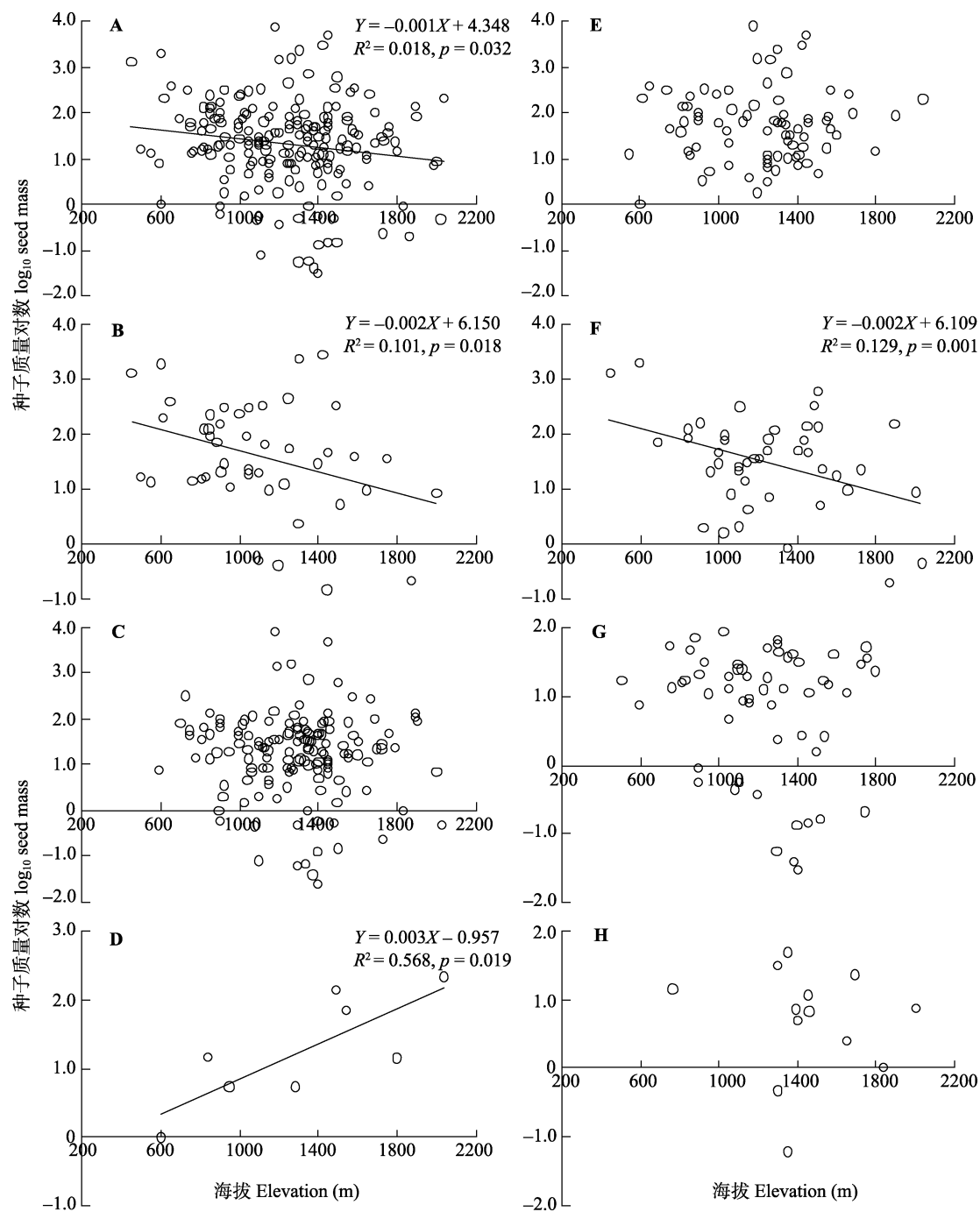


图4 不同生长型植物种组的种子质量对数值的海拔格局。A, 全部种。B, 常绿阔叶种。C, 落叶阔叶种。D, 针叶种。E, 乔木。F, 小乔木。G, 灌木。H, 木质藤本。

Fig. 4 Altitudinal patterns of seed mass (log₁₀-transformed) of different growth-forms of plant species. A, All species. B, Evergreen-broadleaved species. C, Deciduous-broadleaved species. D, Coniferous species. E, Tree. F, Small tree. G, Shrub. H, Liana.

全部种子样品的质量和大小的数值范围跨越多个数量级上有所反映。

关于种子质量大小与植物大小(或高度)的关系, 有研究发现较大个体的植物生产的种子质量较大 (Rockwood, 1985; Rees & Venable, 2007), 但也有针对多年生草本植物的研究得出相反的结果(Bolmgren

& Cowan, 2008)。本文数据在生长型水平上支持这种种子质量大小与植物个体之间的正相关的关系, 乔木种子质量大小大于小乔木, 并都大于灌木和木质藤本种(图3), 但木质藤本植物种子质量小于灌木种子, 其机制还有待探讨。

尽管存在反例(Pluess *et al.*, 2005), 但多数研究

表1 解释种子质量对数值的不同多元线性回归模型比较
Table 1 Comparison of linear regression models for seed mass (log10-transformed)

模型 Model	自变量 Independent variables	自由度 <i>d.f.</i>	<i>R</i> ²	<i>F</i>	<i>p</i>
M1	Elevation, Leaf, GF	194	0.186	8.543	<0.001
M2	Elevation, Leaf, GF, Leaf : GF	191	0.192	6.218	<0.001
M3	Elevation, Leaf, GF, Elevation : GF	191	0.198	6.414	<0.001
M4	Elevation, Leaf, GF, Elevation : Leaf	192	0.216	7.815	<0.001

Elevation, 物种海拔分布范围的中点; GF, 生长型, 包括乔木、小乔木、灌木和木质藤本; Leaf, 叶性状, 包括常绿阔叶、落叶阔叶和针叶。
Elevation, elevation of mid-point of altitudinal species range; GF, growth form, including tree, small tree, shrub and aliana; Leaf, leaf features, including evergreen broad-leaved, deciduous broad-leaved, and coniferous; *d.f.*, degree of freedom.

表2 最优回归模型(M4)的参数估计
Table 2 Parameter estimate for the optimal regression model (M4)

变量 Variables	系数 Coefficients	标准误差 SE	<i>t</i>	<i>p</i>
截距 Intercept	-2.995 8	2.096 4	-1.429	0.155
海拔 Elevation	0.003 0	0.001 5	2.024	0.054
叶-落叶阔叶 Leaf-DB	4.956 2	2.213 7	2.239	<0.050
叶-常绿阔叶 Leaf-EB	7.901 1	2.270 5	3.480	<0.001
生长型-乔木 GF-Tree	2.032 4	0.340 8	5.963	<0.001
生长型-藤本 GF-Liana	0.011 4	0.614 0	0.019	0.985
生长型-小乔 GF-Small tree	1.552 6	0.388 5	3.997	<0.001
海拔:落叶阔叶 Elevation : DB	-0.003 3	0.001 6	-2.047	<0.050
海拔:常绿阔叶 Elevation : EB	-0.005 0	0.001 7	-2.982	<0.010

DB, deciduous broadleaved; EB, evergreen broadleaved; GF, growth form.

发现植物种子质量随海拔上升而减小(Baker, 1972; Bu *et al.*, 2006; 郭淑青, 2007; Guo *et al.*, 2010; Dainese & Sitzia, 2013), 并认为能量是海拔梯度上种间种子质量变化的主要限制因子(Qi *et al.*, 2015)。不过值得注意的是, 这些研究基本针对草本植物群落的物种以及同一分类群内部的物种。在仅有涉及多个生长型大量植物种的种子海拔分布研究中, 分析物种也以草本植物占绝大多数, 并且没有分生长型来分析(杜燕等, 2014; Qi *et al.*, 2015)。因此对木本植物而言, 种子质量的海拔格局及生物与非生物环境因子的相对贡献尚有待进一步研究。同时, 由于草本植物群落往往不足以覆盖研究区域的整体海拔梯度, 因而采样尺度限制有可能对结果显示的海拔格局产生影响。

本研究发现, 全部分析物种的种子质量(对数值)与研究区域2 000 m的海拔范围之间存在一个较弱而统计显著的负相关关系, 但是, 不同的生长型表现了不同的格局, 其中只有小乔木的数据具有统计显著性; 另一方面, 将常绿、落叶和针叶物种分开, 则只有常绿阔叶种反映了统计上显著的种子质量-海拔负相关关系, 针叶种则表现了显著的正相关关系。综合的模型分析表明, 生长型对分析样本

的种子质量的影响大于落叶性和海拔的效应, 而因子交互作用效应的分析显示, 海拔与落叶性之间的交互作用对种子质量存在显著影响。

植物生长型对种子质量的影响在后者沿海拔梯度的变化格局上显示了强烈的效应, 表明物种生产的种子质量大小受到该物种在群落垂直结构中的位置的影响。木本植物不同的生长型决定了其个体获取太阳辐射的强度、时间窗口和总能量, 从而通过影响植物物候, 调控植物在生长和繁殖(包括开花和结实)两方面能量投入的权衡(Castro-Díe *et al.*, 2003; Bolmgren & Cowan, 2008); 另外, 不同生长型的物种处在群落的不同层次, 受到外界生物与非生物干扰的机会类型、频率和强度也都不同, 这些因素共同构成种子质量的生态选择压力与进化驱动力(Harper *et al.*, 1970; Moles & Westoby, 2006)。因此, 植物种间种子质量的变化受到作用于不同时空尺度上一系列因素的影响, 对种子大小变化的空间格局, 如海拔格局, 显然需要一个多因子多尺度的解释框架。

由于部分生物性状受谱系保守性的影响(Garland *et al.*, 1992), 在分析生物物种性状的相关关系时往往采用谱系独立性比较方法。本研究没有开展谱系

独立性对比分析,可能对结论的准确性有一定影响,需要在以后的研究中结合对谱系因素影响的评价做进一步的研究。

4 结论

对三峡宜昌大老岭地区常见木本植物种子大小的海拔格局的初步研究表明,所分析物种的种子质量和大小值均服从对数正态分布,数值变异性的顺序是质量值>种子长度>种子厚度;种子质量、长度厚度之间均存在极显著的相关关系;乔木和小乔木种子质量显著大于灌木和藤本;常绿阔叶种的种子质量大于落叶阔叶和针叶树种。大老岭地区主要木本植物种子的质量与海拔有一个弱而统计上显著的负相关关系,但这种关系在不同生长型和叶性状之间并不一致。种子质量的海拔格局可能受到群落和环境多因素的影响,需要一个多尺度的解释框架。

基金项目 国家自然科学基金(31170449和41371190)。

参考文献

Arssen LW (2005). Why don't bigger plants have proportionately bigger seeds? *Oikos*, 111, 199–207.

Baker HG (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53, 997–1010.

Bolmgren K, Cowan PD (2008). Time-size tradeoffs: A phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, 117, 424–429.

Bu HY, Cu XL, Xu XL, Liu K, Jia P, Du GZ (2006). Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet Plateau. *Plant Ecology*, 191, 127–149.

Castro-Díe P, Montserrat-Martí G, Cornelissen JHC (2003). Trade-offs between phenology, relative growth rate, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecology*, 166, 117–129.

Dainese M, Sitzia T (2013). Assessing the influence of environmental gradients on seed mass variation in mountain grasslands using a spatial phylogenetic filtering approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15, 12–19.

Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Chave J, Wright SJ, Sheremet'ev SN, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS,

Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha MD, Gorné LD (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.

Du Y, He HJ, Zhang ZF, Yang YJ, Li LY, Yang XY (2014). Correlation of seed mass with elevation. *Plant Diversity and Resources*, 36, 109–115. (in Chinese with English abstract) [杜燕, 何华杰, 张志峰, 杨娅娟, 李涟漪, 杨湘云(2014). 种子重量与海拔的相关性分析. 植物分类与资源学报, 36, 109–115.]

Fielding CA, Whittaker JB, Butterfield JEL, Coulson JC (1999). Predicting responses to climate change: The effect of altitude and latitude on the phenology of the Spittlebug *Neophilaenus lineatus*. *Functional Ecology*, 13(Suppl. 1), 65–73.

Fu SX (2001–2002). *Flora of Hubei*. Vol. I, II, III. Hubei Press of Science and Technology, Wuhan. (in Chinese) [傅书遐(2001–2002). 湖北植物志. 第I, II, III卷. 湖北科学技术出版社, 武汉.]

Garland T, Harvey PH, Ives AR (1992). Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41, 18–32.

Gentili R, Armiraglio S, Sgorbati S, Baroni C (2013). Geomorphological disturbance affects ecological driving forces and plant turnover along an altitudinal stress gradient on alpine slopes. *Plant Ecology*, 214, 571–586.

Guo H, Mazer SJ, Du G (2010). Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): Effects of elevation, plant size and seed number per fruit. *Journal of Ecology*, 98, 1232–1242.

Guo SQ (2007). *Relationship Between Seed Size and Climate Along Elevational Gradient on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [郭淑青(2007). 青藏高原东部植物种子大小与海拔及气候关系研究. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州.]

Hammond DS, Brown VK (1995). Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology*, 76, 2544–2561.

Harper JL, Lovell PH, Moore KG (1970). The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 327–356.

Howe HF, Smallwood J (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201–228.

Huang ZL (2002). Biodiversity conservation for the Three Gorges Project. *Biodiversity Science*, 9, 472–481. (in Chinese with English abstract) [黄真理(2002). 三峡工程中的生物多样性保护. 生物多样性, 9, 472–481.]

Jiang Z, Ma K (2015). Environmental filtering drives herb community composition and functional trait changes across an elevational gradient. *Plant Ecology and Evolution*, 148, 301–310.

Jin YX, Zheng Z, Chen ZL, Wang YM, Peng PS, Zhao ZE

- (1987). Studies on the strategies for the impacts of the Three Gorges Project on the valuable and rare plant species in the reservoir region. In: The Leading Group of the Chinese Academy of Sciences of the Project for the Ecology and Environment in the Three Gorges Project eds. *Studies on the Strategies for the Impacts of the Three Gorges Project of the Yangtze River on the Ecology and Environment*. Science Press, Beijing. 114–122. (in Chinese) [金义兴, 郑重, 陈卓良, 王映明, 彭蒲松, 赵子恩 (1987). 三峡工程对库区珍稀植物的影响及对策的研究. 见: 中国科学院三峡工程生态与环境项目领导小组编, 长江三峡工程对生态与环境的影响及其对策研究. 科学出版社, 北京. 114–122.]
- Kitayama K, Aiba S (2002). Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology*, 90, 37–51.
- Kolb A, Barsch F, Diekmann M (2006). Determinants of local abundance and range size in forest vascular plants. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 237–247.
- Körner C (2000). Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 513–514.
- Körner C (2007). The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 569–574.
- Leishman MR (2001). Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos*, 93, 294–302.
- Leishman MR, Murray BR (2001). The relationship between seed size and abundance in plant communities: Model predictions and observed patterns. *Oikos*, 94, 151–161.
- Luo L, Shen GZ, Xie ZQ, Yu J (2011). Leaf functional traits of four typical forests along the altitudinal gradient in Mt. Shennongjia. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6420–6428. (in Chinese with English abstract) [罗璐, 申国珍, 谢宗强, 喻杰 (2011). 神农架海拔梯度上4种典型森林的乔木叶片功能性状特征. 生态学报, 31, 6420–6428.]
- Moles AT, Warton DI, Stevens RD, Westoby M (2004). Does a latitudinal gradient in seedling survival favor larger seeds in the tropics? *Ecology Letter*, 7, 911–914.
- Moles AT, Westoby M (2003). Latitude, seed predation and seed mass. *Journal of Biogeography*, 30, 105–128.
- Moles AT, Westoby M (2006). Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 113, 91–105.
- Montaño-Centellas FA, Garitano-Zavala A (2015). Andean bird responses to human disturbances along an elevational gradient. *Acta Oecologica*, 65–66, 51–60.
- Pieter DF, Graae BJ, Annette K, Anna S, Ler B (2011). An intraspecific application of the leaf-height—Seed ecology strategy scheme to forest herbs along a latitudinal gradient. *Ecography*, 34, 132–140.
- Pluess AR, Schütz W, Stöcklin J (2005). Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. *Oecologia*, 144, 55–61.
- Qi W, Bu H, Cornelissen JHC, Zhang C, Guo S, Wang J, Zhou X, Li W, Du G (2015). Untangling interacting mechanisms of seed mass variation with elevation: Insights from the comparison of inter-specific and intra-specific studies on eastern Tibetan angiosperm species. *Plant Ecology*, 216, 283–292.
- Rahbek C (1997). The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist*, 149, 875–902.
- Rees M, Venable DL (2007). Why do big plants make big seeds? *Journal of Ecology*, 95, 926–936.
- Rockwood LL (1985). Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in Neotropical forests. *Biotropica*, 17, 32–39.
- Salisbury E (1974). Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 186, 83–88.
- Shen ZH, Tang YY, Lü N, Zhao J, Li DX, Wang GF (2007). Community dynamics of seed rain in mixed evergreen broad-leaved and deciduous forests in a subtropical mountain of central China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49, 1294–1303.
- Shen ZH, Jin YX, Wu JQ, Zhao ZE, Huang HD (2000). A quantitative classification of the forest communities at Dalaoling Mountain in the Three Gorges. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 18, 99–107. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 金义兴, 吴金清, 赵子恩, 黄汉东 (2000). 三峡大老岭地区森林群落的数量分类. 武汉植物学研究, 18, 99–107.]
- Shen ZH, Wang GF, Li DX (2002). Gap related disturbance in mixed mountain forests at Mt. Dalaoling in the Three Gorges II. Topographic patterns. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 149–156. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 王功芳, 李道兴 (2002). 三峡大老岭山地常绿落叶阔叶混交林林隙干扰研究II. 林隙干扰的地形格局. 植物生态学报, 26, 149–156.]
- Shen ZH, Zhang XS, Jin YX (2001). A vertical gradient analysis of the flora of Dalaoling Mountain in the Three Gorges region, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 39, 260–268. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 张新时, 金义兴 (2001). 三峡大老岭植物区系的垂直梯度分析. 植物分类学报, 39, 260–268.]
- Sidor CG, Popa I, Vlad R, Cherubini P (2015). Different tree-ring responses of Norway spruce to air temperature across an altitudinal gradient in the Eastern Carpathians (Romania). *Trees*, 29, 985–997.
- Singh SP, Adhikari BS, Zobel DB, Singh SP, Zobel DB (1994). Biomass, productivity, leaf longevity and forest structure

- in the Central Himalaya. *Ecological Monographs*, 64, 401–421.
- Stevenson PR, Pineda M, Samper T (2005). Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. *Oikos*, 110, 435–440.
- Suzuki S (1998). Leaf phenology, seasonal changes in leaf quality and herbivory pattern of *Sanguisorba tenuifolia* at different altitudes. *Oecologia*, 117(1–2), 69–176.
- Walker JJ, Beurs KM, Wynne RH (2014). Dryland vegetation phenology across an elevation gradient in Arizona, USA, investigated with fused MODIS and Landsat data. *Remote Sensing of Environment*, 144, 85–97.
- Wang T, Ren H, Ma K (2005). Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, Northwestern China. *Trees*, 19, 735–741.
- Wang YF, Yue YC (2014). Effects of resource allocation and floral traits on the number and mass of *Saussurea undulate* seeds from different elevations in eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 366–374. (in Chinese with English abstract) [王一峰, 岳永成 (2014). 青藏高原东缘不同海拔波缘风毛菊资源分配及花部特征对种子数目和质量的影响. 植物生态学报, 38, 366–374.]
- Westoby M, Jurado E, Leishman M (1992). Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 368–372.
- Ying JS, Zhang ZS (1984). Endemism in the flora of China: Studies on the endemic genera. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 22, 259–268. (in Chinese with English abstract) [应俊生, 张志松 (1984). 中国植物区系中的特有现象——特有属的研究. 植物分类学报, 22, 259–268.]
- Zhang ST, Du GZ, Chen JK (2003). The present situation and prospect of studies on evolutionary ecology of seed size variation. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 353–364. (in Chinese with English abstract) [张世挺, 杜国祯, 陈家宽 (2003). 种子大小变异的进化生态学研究现状与展望. 生态学报, 23, 353–364.]

责任编辑: 黄振英 责任编辑: 王 葳



扫码向作者提问