

# 种子重量的生态学研究进展

于顺利<sup>1</sup> 陈宏伟<sup>2</sup> 李 晖<sup>3</sup>

(1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室,北京 100093)  
(2 云南省林业科学院,昆明 650204) (3 西藏高原生物研究所,拉萨 850001)

**摘 要** 作为植物生活史中的一个关键性特征,种子重量与其它许多植物性状和生态因子有关,种子重量的分异与其它一些植物性状及环境的变化关系在进化生物学上已经成为一个非常有意义的研究内容,且具有一定的实践意义。种子重量被发现与下列的一些植物学和群落学性状有关:植物的生活型、种子的散布能力、种子的散布方式、植物的高度、植物的冠幅、植物的比叶面积、植物的寿命、动物的捕食、植被中植物的数量或多度、土壤中种子的数量或多度、种子的休眠、种子在土壤中的持久性和植物的净初级生产力等,另外生态因子如降雨、温度、坡向、海拔、经度、纬度、光强和干扰等都影响种子的重量。种子的重量被认为是在大量小种子和少量大种子之间的进化折衷,在一定的能量限度内,较大重量的种子一般具有较少的数量,而较小重量的种子一般数量较多,这是种子重量和数量方面具有的一种反向关系。与其它性状相比,很多研究都表明种子重量和植物的生活型的关系密切。没有散布结构或风散布的种子比以动物和水作为散布媒介的种子重量要小。种子重量与捕食的关系现发现有3种格局。种子重量和形状与种子在土壤中的持久性的关系有4种格局。在干旱和阴暗的环境条件下,种子有变大的趋势。大重量种子比小种子赋予幼苗较优势的竞争地位,其原理尚有争论,尚不清楚是否是幼苗阶段的竞争决定了世界上大部分植被类型的物种组成。未来的研究方向主要有以下几个方面:1)种子重量与植物系统学相结合,探索种子重量的变化规律;2)调查群落三向(纬度、经度和海拔)性的种子重量谱变化规律;3)群落演替与群落种子重量谱的变化;4)种子重量与群落中植物个体和种子的数量的关系及机理研究;5)微生境、微地形如坡向、坡位和林间隙等对种子重量的影响;6)全球气候变化和种子重量变化的关系。

**关键词** 种子重量 植物学性状 群落学特性 生态学性状

## REVIEW OF ADVANCES IN ECOLOGY OF SEED MASS

YU Shun-Li<sup>1</sup>, CHEN Hong-Wei<sup>2</sup>, and LI Hui<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China, <sup>2</sup>The Forestry Academy of Yunnan Province, Kunming 650204, China, and <sup>3</sup>The Institute of Biology of Tibet, Lasa 850001, China

**Abstract** Seed mass is a key attribute of plant species, and study of relationships between seed mass and other plant traits and ecological characteristics has become a practical problem and an interesting topic in evolutionary biology. Seed mass (or size) is related to other plant traits and community characteristics, including seed dispersal capacity, seed dispersal mode, plant growth form, leaf area index, abundance of seeds or plant individuals in a community, seed predation, seed dormancy and seed persistence in soil seed banks, net primary productivity, etc. Variations in seed mass have been related to latitude, longitude, altitude, temperature, precipitation, slope aspect, light environment, etc. Seed mass is thought to have evolved as a compromise between seed mass and number for a given amount of energy. Many studies support that seed mass has a closer relationship with plant growth types than other characteristics. Species that establish in shade have large seeds. Three patterns were found in the relationship between seed mass and seed predation. Four patterns were found in the relationship between seed mass and persistence in soil seed banks. During establishment, seedlings from larger-seeded species are better able to survive competition from established vegetation, deep shade, defoliation, mineral nutrient shortage, burial under soil or litter, drought, etc. Among species with seeds unspecialized for spatial dispersal, seed mass is unrelated to dormancy. However, in species with wind- or animal-dispersed seeds those with heavy seeds typically have less dormancy. This is consistent with heavy seeds having better establishment success and/or suffering higher levels of herbivory. Future research should focus on relationships between seed mass ecology and 1) plant phylogeny and plant taxonomy, 2) latitude,

longitude and altitude , 3 ) community succession , 4 ) number of plant individuals and seeds , 5 ) microhabitats or microtopography such as forest gaps and slope aspect and 6 ) global climate changes .

**Key words** seed mass , attributes of plant species , community characteristics , ecological characteristics

作为种子植物生活史上一个不可缺少的关键阶段 ,种子一直是生物学家关注的重要研究对象 ,种子通过新植物个体的建立 ,在种群动态中提供了一个基本的联系纽带 ,也是种群建立的基础。种子散布的时空格局 ,决定了哪些个体(种内或种间)之间的相互作用、相互影响 ,种内或种间的相互作用的力量决定了植被物种多样性的格局。种子的重量指的是胚、胚乳加上种皮的重量 ,不包括帮助其散布的任何形态结构 ,种子重量在植物学和生态学研究上都是一个重要的生物性状。随着种子植物在地球上的诞生 ,随后有了种子的产生和种子重量这个概念的出现。随着被子植物从热带起源后向四周的扩散 ,被子植物逐渐定居在各种各样的生境 ,从而发育了一系列的植物生活型和种子散布策略 ,随之在生态系统中产生了具有大小不同的种子重量的植物种类。虽然 1970 年以后的文献都强调了种内的种子重量变异 ,这些变异一般发生在同一个母体植株所产生的种子 ,但一个植物种的种子重量一般被看作具有一个相对稳定的数值和性状( Harper *et al.* , 1970 ; Thompson , 1984 )。对种子重量的生态学研究很早就引起生态学家的注意。Salisbury ( 1942 ) 认为种子重量的大小能够反应幼苗阶段的成长条件 ,他认为种子越大 ,所含的营养就越丰富 ,在郁闭的群落里就显现出优势 ,比如 ,营养物质能够维持幼苗长到获得外界足够的光强来自己制造食物。Tilman ( 1988 ) 发展了 Salisbury 的理论 ,构建了一种叫“分配”的大小-结构竞争模型 ,与 Salisbury ( 1942 ) 得到相似的结论 ,即较高的种子重量在对光的竞争的生境中是有利的。Tilman ( 1988 ) 还注意到 :如果植物对资源的利用随土壤深度增加而增加的话 ,较高的种子重量在资源贫乏的生境中也非常重要。

拓宽关于种子重量变化的知识和探索种子重量变化的规律可以加深对植物生态史的理解( Moles *et al.* , 2005a )。近年来 ,国际上关于种子重量的研究主要涉及以下几个方面 : 1 ) 关于不同群落种子重量变异谱的比较研究 ; 2 ) 关于种子重量与种子散布能力、植物的丰富度以及植株蹬多度关系研究 ; 3 ) 关于种子重量与植株高度、不同植物生活型、植物冠幅的关系研究 ; 4 ) 关于种子重量与种子散布模式、植物比叶面积关系的研究 ; 5 ) 关于种子重量

与植物体的寿命关系研究 ; 6 ) 种子重量与幼苗建立关系的研究以及机理的探讨 ; 7 ) 环境因子如干旱、光照、坡向、纬度、经度、海拔和干扰等对植物种群或群落的种子重量影响研究 ; 8 ) 种子重量与捕食的关系研究 ; 9 ) 种子重量与种子休眠、持久性的关系研究等。国内关于种子重量的研究 ,虽然文献还极少 ,但已经引起我国生态学家的关注 ,例如对种子大小变异理论及相关研究的综述( 张世挺等 , 2003 ) ,对科尔沁沙地 69 种植物种子重量的比较( 刘志民等 , 2004 )。将种子重量作为生物学的一个重要性状来关注 ,将大大拓展植物群落学和种群生态学的研究内容 ,促进和深化这些学科的发展 ,对种子重量的研究 ,还将促进繁殖生物学、全球变化生物学和动植物相关关系研究等学科的发展。本文还主要从植物群落学的角度阐述了种子重量的研究进展。

## 1 群落中种子重量的尺度分布谱

作为植物生活史中一个明显重要的特征 ,种子重量很早就被生态学家所重视 ,早在 1942 年 Salisbury ( 1942 ) 就发现 ,群落中植物物种之间的种子重量有一个变化范围 ,且这种变化幅度还非常大 ,可以跨 11 个数量级以上 ,最小的种子就像粉尘 ,比如兰科植物的种子 ,有的重量仅达 0.000 1 mg ,种子重量最大的可达 20 kg ,例如双椰子的种子( Moles *et al.* , 2005a , 2005b , 2005c )。在一个生境内 ,种子重量一般跨 6 个数量级( Leishman *et al.* , 2000 )。然而 ,种子重量的种内变异则控制在一个比较小的幅度内 ,各个植物种的种子重量是一个比较稳定的性状( Harper *et al.* , 1970 ) ; Smith 和 Fretwell ( 1974 ) 通过理论模型处理后 ,认为可能的解释是植物对繁殖具有固定的资源分配比例 ,在种子重量和数量之间有一个反向关系 ,他们的模型预测每个植物种都有一个进化上稳定的最适宜的种子重量( Lloyd , 1987 )。过去对几个植物区系的研究表明 ,种间种子重量的对数标准差范围大约在 0.76 ~ 1.14 之间 ,植被类型内不同植物种间种子重量的对数标准差范围  $\pm SD$  可以达到 100 倍( Michaels *et al.* , 1988 )。关于不同地域之间和地域内不同群落之间大规模的植物种子重量变化的研究有零星报道 ,例如 , Leishman 等( 1995 ) 对不同地域植物群落的种子重量的比较

发现,区域之内植物种子重量变异要大于区域间植物物种重量的变化。

## 2 种子重量与散布能力、植物的丰富度以及植株的多度的关系

研究发现,种子重量与种子的散布能力有关,小种子的物种具有较大的散布能力,因为在一定的能量限度内小种子一般数量较多(Meles *et al.*, 2004),而且更容易被生物和非生物等传播媒介所携带和传播(Venable & Brown, 1988; Greene & Johnson, 1993)。对沙漠生态系统土壤种子库的研究也证实了上面的结论(Guo *et al.*, 1999)。

种内的研究发现,种子重量和数量之间经常存在着一种中性的或正向的关系(Michaels *et al.*, 1988),但是与理论的预测相反,这种关系很可能由于植物资源利用方面的差异被遮掩,因为对很多植物种类来说,种子的大小随着植株个体大小的增加而增加(Venable, 1992)。

最近的研究表明,群落中种子重量与植物的丰富度具有一定的关系,但这种关系在不同的群落中并不一致,相应地出现了不同的机理去解释这些不同的关系(Leishman & Murray, 2001)。关于种子重量与植物的丰富度的关系,一般发现有两种格局,一是小种子的物种有很多,而大种子的物种很少,例如美国亚里桑那州沙漠生态系统和英国北部的禾草群落(Guo *et al.*, 2000),二是中度大小的种子的物种最多,而小种子的物种和大种子的物种较少,比如地中海沿岸沙丘生态系统(于顺利等, 2005)。

有些研究发现,种子的大小与群落中植物的多度有关,但有些研究没有发现它们之间的相关性(Leishman & Murray, 2001)。对美国亚里桑那州沙漠生态系统和英国北部的禾草群落的研究发现,小种子的植物比大种子的植物具有更多的数量(Guo *et al.*, 2000)。

## 3 种子重量与植株高度、植株生活型、植物冠幅的关系

关于种子重量大小与植物体的高度问题近年来引起了较大的重视(Moles *et al.*, 2005a, 2005b)。研究发现,种子重量与植株的高度有关,种子重量随着植株高度的增高而增加,但至 10 m 后,种子重量随着植株高度的增高而下降(Leishman & Westoby, 1994a, 1994b)。Grubb 等(2005)提出的机械限制假说认为,小个体的植物只能产生低重量的种子,大个

体的植物既能生产高重量的种子,也能产生低重量的种子。

种子重量与植物的生活型有关,一般情况下,灌木比草本植物生产的种子大,乔木和藤本比灌木的种子大。例如,Leishman 和 Westoby (1994a, 1994b)发现澳大利亚南威尔士半干旱植被的木本植物的种子重量比草本植物要高。植物高度可能改变种子散布的效率,特别是对于那些没有散布结构或被风散布的种子(Thompson & Rabinowitz, 1989);在一定的高度下,风散布的或没有任何形态结构帮助种子散布的植物,小种子比大种子散布得远(Morse & Schmitt, 1985),由于植株较低的高度,具有大种子的矮植物不能形成有效的散布距离。在研究的 5 个不同植物区系中植物生活型和散布模式能够预测 21% ~ 47% 的种子重量(对数值)的变异(Leishman *et al.*, 1995)。通过对现存的植物和古植物学的研究也发现,种子重量与生活型的相关性比种子的散布特征和纬度等环境因子要高(Moles *et al.*, 2005a, 2005c)。

植物生活型也与散布模式相关,其与种子重量相关性在一定比例的种子重量方面比较明显,但它们之间也有相当部分独立地与种子重量有关(Leishman *et al.*, 1995)。另外,一般认为种子重量与植物的冠幅具有一定的正向关系(Moles *et al.*, 2005c)。

## 4 种子重量与种子散布模式、植物比叶面积的关系

### 4.1 种子重量与种子散布模式有关

过去对三大洲(北美洲、大洋州和欧洲)5 个温带植物区系的研究发现,种子重量和散布模式的关系非常相似,以脊椎动物或蚂蚁为媒介散布的种子比风散布、粘着散布或没有任何形态结构帮助种子散布的种子重量要高(Leishman & Westoby, 1994a)。大于 100 mg 的种子趋向于适应脊椎动物分布,小于 0.1 mg 的种子趋向于没有媒介散布,但是在 0.1 ~ 100 mg 重量范围的种子以下所有的散布方式都是可能的,比如风传播、附着传播、蚂蚁传播、脊椎动物传播等(Westoby *et al.*, 1996)。

### 4.2 种子的大小与植物比叶面积有关

比叶面积是指单位干重的叶片面积。具有较大种子的植物一般具有较低的比叶面积,具有常绿的、寿命长久的植物种类一般具有较低的比叶面积,而叶片短命的植物一般具有较高的比叶面积,具体原因尚不清楚。具有较低比叶面积的植物具有较低的

单位重量的 N 含量,即使在有利的条件下也只有缓慢的相对生长率。具有较高比叶面积的植物每光合单位酶具有较多的光捕捉面积,具有较快的潜在相对生长率( Garnier, 1992; Reich *et al.*, 1992)。

## 5 种子重量与植物体寿命的相关性

证据表明:多年生植物平均种子重量要高于一年生植物( Silvertown, 1981; Telenius & Torstesson, 1991),但是也有一些研究表明种子重量与植物体的寿命无关( Jurado *et al.*, 1991; Rydin & Borgegard, 1991)。多年生植物平均种子重量要高于一年生植物的原因可能是因为一年生植物要求种子库分担延续生命的危险更要强烈,分担这种危险的方式之一就是产生大量的小种子,来扩大风媒植物或无特别形态结构的种子的时空分布( Brown & Venable, 1986);另一个可能的解释是大种子需要更多的发育时间( Baker, 1972)。结果造成了一年生植物只有有限的生长时间,当条件有利的时候才散布种子,可能导致生产小种子。但是在植物个体寿命和动物散布的植物种子重量之间未发现明显的关系,具体原因尚不清楚。

## 6 种子重量与幼苗建立

一般认为大种子更适应严酷的环境( Willson, 1983)相关的研究显示了大种子和干旱环境的相关性( Telenius & Torstesson, 1991)。在面临各种各样的严酷条件时,大种子在幼苗建立阶段比小种子更具有优势,实验证明:大种子的幼苗更能度过一些严酷环境,比如深遮蔽( Grime & Jeffrey, 1965; Osunkoya *et al.*, 1994)、干旱( Leishman & Westoby, 1994b)、营养缺乏( Jurado & Westoby, 1992; Turbull *et al.*, 1999)、物理损害( Armstrong & Westoby, 1993)、竞争植被的存在( McConaughay & Bazzaz, 1987; Reader, 1993)以及在土壤或凋落物中被深埋( Gulmon, 1992)。如果说在这些环境下有一个普通机理的话,那就是储藏效应,因为较大种子在幼苗开始的生长阶段,具有更大比例的种子储藏物供应幼苗结构或应用于呼吸作用以及修复被伤害的部位。当然这个机理还没有直接被证明,不同的严酷环境,机理可能不一样。在储藏效应下,大种子的优势只是暂时的,这个暂时的优势已经在遮荫的实验中被观察到了( Westoby *et al.*, 1996)。除了储藏效应外,机理可能还有以下两个,<sup>[1]</sup>幼苗尺寸影响,因为较大的种子萌发后可以很快产生较大的幼苗,这些幼苗的根系可

达到更深的土壤,得到更好的水分提供,或者幼苗长得更高,在空中得到较高的光辐射水平。<sup>2)</sup>代谢影响,因为大种子的植物趋向有较慢的相对生长率潜能,可能它们具有较慢的呼吸速率,从而消费较慢的代谢资源( Westoby *et al.*, 1996)。有些正面的证据表明,幼苗尺寸影响和代谢影响不可能是普遍的机理,虽然在特别的情况下它们可能具有相关性, Saverimuttu 和 Westoby ( 1996) 发现了反对代谢影响机理的证据。

另外,有人提出了另一个机理就是:大种子-缓交付机理,具体内容如下:大种子的植物启动其代谢资源需要更长的时间进入幼苗的营养自动调节结构,在碳缺失时支持呼吸所耗费的能量,这个机理的一个重要方面就是,在一定的时间内,大种子的植物种将保持更多的相对资源不交付给幼苗使用( Kidson & Westoby, 2000)。

## 7 种子重量和环境因子的关系格局

环境因子不仅影响物种的分布,而且影响其种子的重量( Mazer, 1989)。

### 7.1 阴暗环境和种子重量

较多的研究发现,大种子的物种一般生长在较阴暗的环境,比如,对美国印地安纳洲的沙丘植物群落的研究( Mazer, 1989)和对英国植物区系的研究( Salisbury, 1974)。因为植物种为了维持种群在阴暗的环境下生存,特别是幼苗阶段,需要较大重量的种子,大种子储藏的能量大,可以支持幼苗更长的时间来达到自养的状态( Foster & Janson, 1985; Mazer, 1989; Hammond & Brown, 1995)。

### 7.2 干旱环境与种子重量

Baker ( 1972) 认为在幼苗建立阶段具有高度干旱危险的环境条件下,种子趋向于变大。Leishman 和 Westoby ( 1994a, 1994b) 发现在干旱的条件下,大种子比小种子具有更高的萌发比率,幼苗生存的时间与种子重量具有正向的关系。但是, Mazer ( 1989) 通过研究印地安纳洲的沙丘植物群落后没有发现这种趋势。

### 7.3 坡向和种子重量

Csontos 等( 2004) 发现,坡向影响草地植被中的种子重量谱,大种子的物种更可能生长在北坡,而生长在相同地理区域的南坡则分布有较小种子的植物种。因为阳坡和阴坡环境因子显著不同,北坡具有阴暗的环境而导致植物繁殖更趋向于 K 对策可能是产生上面格局的原因之一,大多数研究都发现,大

种子的物种一般发现在较阴暗的环境( Mazer , 1989 ) ,这是另一个原因。

#### 7.4 纬度、经度、海拔与种子重量

研究发现 种子重量既具有纬度地带性 ,又具有经向地带性。从南北两极到赤道 随着纬度的降低 ,种子重量逐渐提高( Moles & Westoby , 2003 ) ,对越桔科乌饭树属( *Vaccinium* )内的 8 个种的研究以及对澳大利亚分布的豆科大豆属( *Glycine* ) 38 个种的研究发现 ,靠近热带 种子有变大的趋势( Murray *et al.* , 2004 ) ,通过对 1 286 种植物种子的研究发现 ,热带植物的种子重量比亚热带植物的种子重量高 ,亚热带的比温带高( Moles & Westoby , 2003 ) 。原因主要在于 :1 )不同生境光利用的差异 ,2 )种子散布者的差异 ,3 )各种生活型优势度的不同。从东海岸到逐渐干旱的内陆 ,种子重量也会增加( Murray *et al.* , 2003 ) 。

虽然先前的研究已经比较明确地提出了种子重量和纬度的这种关系 ,但是在尺度上对这种关系的自然性质还不清楚 ,主要包括随着纬度的变化 种子重量的变异程度 ,以及在全球范围内 种子重量和纬度的这种关系的定量预测能力。至于海拔与种子重量的关系研究 ,尚未见相关报道 ,按照纬度升高和海拔升高具有相似的生物学变化效应和规律来看 ,随着海拔的升高 ,群落种子的平均重量应该有下降的趋势。当然 ,这需要相应的实际调查 ,迫切需要开展研究工作来验证理论。

#### 7.5 干扰和种子重量

在同一个地点 ,由于干扰造成植物种类之间种子重量的差异( Hammond & Brown , 1995 ) ,这可以从下列几个方面得到解释 ,一是随着演替的向前推进 ,定居植物的种子重量一般具有升高的趋势( Salisbury , 1974 ) ;二是定居植物的种子重量的提高一般与植物高度的增长、较慢的生长率和散布媒介的转变( 从风和鸟的散布到哺乳动物的散布 )相结合的。

### 8 种子重量与捕食的关系

研究发现种子的重量与种子的被捕食率有关 ,总的来说存在着一种期望 ,种子散布后大种子比小种子具有较低的生存机率( Bate *et al.* , 1998 ; Kollmann *et al.* , 1998 ) ,大粒种子对捕食者来说 ,更容易被发现( Feeny , 1976 ; Thompson , 1987 ) ,因为大种子比小种子更容易留在土壤的表面上 ,存留时间会更长( Thompson *et al.* , 1994 ) 。最佳捕食理论也预测 ,对种子捕食者来说 ,如果给予均等的时间 ,寻觅大种

子比小种子更有效( Hoffmann *et al.* , 1995 ) 。比如 ,鼠类倾向于取食大粒种子 ,原因可能在于 ,大粒种子容易寻觅和大粒种子为鼠类提供较高的能量 ;在荒漠系统 ,蚁类倾向于取食小粒种子。当然 ,种子太小 ,不利于任何动物的取食。另外一个原因就是 ,大种子比小种子停留在土壤表面的时间更长 ,对大种子来说 ,通过雨水或有机体( 比如蚯蚓 ) 进入土壤里面会较为困难( Bekker *et al.* , 1998 ) 。

关于种子的被捕食 ,一般分为两种类型 ,一是种子散布前被捕食 ,二是种子散布后被捕食 ,关于种子散布前被捕食的情况 ,也有这样一种预测 ,大种子与捕食前的种子生存率也存在负相关 ,因为大种子在成熟前要花费更长的时间( Moles & Westoby , 2003 ) ,另外与小种子相比 ,对大种子捕食的捕食者种类要少( Moles *et al.* , 2005b ) 。

间接的证据表明 ,种子散布后大种子有较低的生存机会 ,一是当有机体面临大小不同的种子时一般优先取食那些能被身体处理的较大的种子( Moe-genburg , 1996 ) ,而祛除种子捕食者的铁笼隔离实验显示出大种子的植物具有一定的恢复优势( Reader , 1993 ) 。当然 ,上面的证据是有限的 ,因为有的研究发现种子的大小与种子的被捕食率无关( Moles & Drake , 1999 ) 。然而 ,有的研究发现种子的大小与种子的被捕食率呈正相关( Osunkoya *et al.* , 1994 ) ,再比如 ,Moles 等( 2003 ) 设计了一个实验来证明“是否经过动物捕食后小种子比大种子具有更高的存活比率” ,结果发现 ,经过 24 h 的捕食后 ,发现种子的大小( 重量 ) 与种子的留存率有一种弱正向的关系。

鉴于生态系统的复杂性和特殊性 ,种子的大小与种子的被捕食率之间的关系呈现复杂性 ,会出现不同的格局 ,所以关于种子重量与被捕食的概率之间的关系研究 ,还需要继续深入开展工作。

### 9 种子重量与休眠、持久性的关系

#### 9.1 种子重量与休眠的关系

从生物进化学的观点看 ,作为延迟繁殖的一种形式 ,种子休眠导致了进化生物学家去探索在什么条件下种子休眠的进化是有益的。具有有效种子空间散布的物种 ,在任何一年减少了所有种子暴露在不利条件下的可能性 ,因此期望在散布效率和休眠( 时间散布 ) 之间有一个负相关关系( Venable & Brown , 1988 ) 。

Rees( 1993 ) 发现大种子的物种具有较少休眠的种子 ,具有有效空间散布的种子具有较少的休眠种



子,长命的植物具有较少休眠的种子。至于较大种子具有较少的休眠,这是符合生物进化学原理的,容易被理解,因为大种子在萌发后的幼苗具有明显的优势,成功的可能性大,因此没有必要靠种子休眠来增加后代存在的机会。空间散布高效的种子没有必要靠通过延长时间散布-休眠来适应环境,本身寿命长的植物,其种子也没有必要发展种子休眠来适应环境。

延迟萌发的物种比风险分散的物种具有较小的种子,有些植物种子具有延迟萌发的机理,确保它们的种子只有在特别的一些事件如洪水或火后才能萌发,发生这样的事件后,幼苗的竞争环境相对要缓和得多(Keeley, 1991)。在没有埋藏机理的物种中,有休眠机理的物种比没有休眠的具有小的种子(Rees, 1996)。

## 9.2 种子重量与持久性的关系

关于种子的大小、形状及持久性的关系问题已经引起了相当的争论,基本上有4种格局:一是种子重量和形状与种子在土壤中的持久性有关,小而圆或扁的种子在土壤易存活持久;二是种子重量与种子在土壤中的持久性有关,小种子在土壤中易存活持久,但种子形状与持久性无关;三是种子重量、形状与种子在土壤中的持久性无关;四是较大的种子在土壤易存活持久,而种子形状与种子在土壤中的持久性无关。

## 10 展 望

关于种子重量的生态学研究已经成为当前生态学的研究热点之一,但是很多的规律仅仅是在调查个别群落或生态系统的基础上获得的,也许并不是普遍规律,鉴于生物界、生态系统的复杂性,尚需开展大规模的深入研究,以便更好地理解种子重量的生态学规律;另外,过去的研究在所调查的植物种子数量和群落的尺度上都具有局限性。因此,未来研究仍具有广阔的空间,在下面的一些领域还需要继续深入地开展工作。

### 10.1 种子重量研究与植物系统学的结合

关于种子重量与系统进化的关系问题,已经有少量研究(Moles *et al.*, 2005a, 2005c),种子重量与系统进化学、植物分类学的结合将是未来种子重量生态学的重要研究方向之一。例如,群落中科、属或植物功能群的种子重量的纬度、海拔和经度等变化规律的研究,规律发生的机理探讨,不同类群之间规律的比较等。因此,研究种子重量的变化规律与植

物系统学相结合将会有广阔的研究前景。

### 10.2 相同地点和不同地点群落的植物种子重量变异谱的比较研究

不同的群落即使在同一地区,其环境因子肯定有差异,其物种组成也会有变化,组成群落的植物种子重量分布频率会有不同,如果联系环境因子与它的耦合效应,将是一个很有意思的问题。例如,不同坡向的比较、湿度梯度下的比较、盐度梯度下的比较和处于不同演替阶段群落的比较等,其它一些环境梯度下种子重量的比较也可以考虑。植物和植被等特征的三向性(纬度、经度和海拔)变化一直是植物生态学家感兴趣的经典问题之一。纬度、经度和海拔的变化标志着气候的变化,从而影响植物的群落学特征,当然也影响植物种子重量,过去的研究涉及这方面的极少,国际上虽然有些零星的研究,但远远不够,研究的类群也局限在很少的物种,有必要开展大规模的调查去探讨种子重量的变化规律,并探讨其机理。另外,过去研究的主要是种间规律,种内种子重量的变化是否也与纬度、经度、海拔等存在类似的关系,也需要研究。因此,不同对数尺度的种子重量分布频度的三向变化规律是未来一个非常重要的研究内容。

### 10.3 种子重量与植物多度、土壤种子库中种子组成和密度的关系

鉴于种子重量与植物多度的关系格局研究较少,且颇有争论,有必要继续开展相关研究;尺度也可能影响种子重量与植物多度的关系格局,因此需要开展研究尺度对种子重量与植物多度的关系格局的影响。至于种子重量与土壤种子库中种子组成和密度的关系问题涉及到动物捕食、微生物和种子本身的生理机制,也是一个非常有趣的问题。动物对土壤种子库中种子的捕食是否具有选择性,大种子被优先捕食,还是小种子被优先捕食,动物是否对植物种子的捕食具有专一性;大种子更容易休眠还是小种子更容易休眠,微生物是否更容易感染小种子。以上这些问题都与土壤种子库中种子的组成和密度有关。

### 10.4 全球气候变化和种子重量的变化研究

种子重量的大小影响其散布,从而影响植物的分布格局和植被的动态,因此开展种子重量变异与种子散布等特性的研究,对于全球气候变化下的植被动态具有一定的意义。另外,植物的生长受温度和降水等的影响,如果全球气候变暖、降水等发生变化,可能会影响植物种子重量的变化,但种子重量是

增加还是减少,变化程度如何,需要进行模拟气候变化的实验来开展研究工作。

## 参 考 文 献

- Armstrong DP, Westoby M (1993). Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. *Ecology*, 74, 1092 – 1100.
- Baker HG (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53, 997 – 1010.
- Bekker RM, Bakker JP, Grandin U (1998). Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12, 834 – 842.
- Blate GM, Peart DR, Leighton M (1998). Post dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a southeast Asian rainforest. *Oikos*, 82, 522 – 538.
- Brown JS, Venable DL (1986). Evolutionary ecology of seed bank annuals in temporally varying environments. *American Naturalist*, 127, 31 – 47.
- Csontos P, Tamás J, Padani J (2004). Slope aspect affects seed mass spectrum of grassland vegetation. *Seed Science Research*, 14, 379 – 385.
- Feeny P (1976). Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10, 1 – 10.
- Foster SA, Janson CH (1985). The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66, 773 – 780.
- Garnier E (1992). Growth analysis of congeneric annual and perennials grass species. *Journal of Ecology*, 80, 665 – 675.
- Grime JP, Jeffrey DW (1965). Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*, 53, 621 – 634.
- Greene DF, Johnson EA (1993). Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos*, 76, 211 – 220.
- Grubb PJ, Coomes DA, Metcalfe DJ (2005). Comment on “a brief history of seed size”. *Science*, 310, 783.
- Gulmon SL (1992). Patterns of seed germination in Californian serpentine grassland species. *Oecologia*, 89, 27 – 31.
- Guo Q, Rundel PW, Goodall DW (1999). Structure of desert seed banks: comparisons across four North American desert sites. *Journal of Arid Environments*, 42, 1 – 14.
- Guo Q, Brown JH, Valone TJ, Kachman SD (2000). Constraints of seed size on plant distribution and abundance. *Ecology*, 81, 2149 – 2155.
- 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.
- Hoffmann LA, Redente EF, McEwen LC (1995). Effects of selective seed predation by rodents on shortgrass establishment. *Ecological Applications*, 5, 200 – 208.
- Jurado E, Westoby M, Nelson D (1991). Diaspore weight, dispersal, growth form and perenniality of central Australian plants. *Journal of Ecology*, 79, 811 – 830.
- Jurado E, Westoby M (1992). Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology*, 80, 407 – 416.
- Keeley JE (1991). Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *Botanical Review*, 57, 81 – 116.
- Kidson R, Westoby M (2000). Seed mass and seedling dimensions in relation to seedlings establishment. *Oecologia*, 125, 11 – 17.
- Kollmann J, Coomes DA, White SM (1998). Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. *Functional Ecology*, 12, 683 – 690.
- Leishman MR, Westoby M (1994a). Hypotheses on seed size: tests using the semi-arid flora of western New South Wales, Australia. *American Naturalist*, 143, 890 – 906.
- Leishman MR, Westoby M (1994b). The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions—experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 82, 249 – 258.
- Leishman MR, Westoby M, Jurado E (1995). Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology*, 83, 517 – 530.
- Leishman MR, Wright IJ, Moles AT, Westoby M (2000). The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 31 – 57. CAB International, Wallingford, UK.
- Leishman MR, Murray BR (2001). The relationship between seed size and abundance in plant communities: model predictions and observed patterns. *Oikos*, 94, 151 – 161.
- Liu ZM (刘志民), Li RP (李荣平), Li XH (李雪华), Luo YM (骆永明), Wang HM (王红梅), Jiang DM (蒋德明), Nan YG (南寅镐) (2004). A comparative study of seed weight of 69 plant species in Horqin sandyland, China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 225 – 230. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd DG (1987). Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *American Naturalist*, 129, 800 – 817.
- Mazer SJ (1989). Ecological, taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs*, 59, 153 – 175.

- McConnaughay KDM, Bazzaz FA (1987). The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology*, 68, 411 – 416.
- Michaels HJ, Benner B, Hartgerink AP (1988). Seed size variation: magnitude, distribution and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*, 2, 157 – 166.
- Moegenburg SM (1996). Sabel palmetto seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia*, 106, 539 – 543.
- Moles AT, Drake DR (1999). Post-dispersal seed predation on large-seeded species in the New Zealand flora. *New Zealand Journal of Botany*, 37, 679 – 685.
- Moles AT, Warton DI, Westoby M (2003). Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology*, 84, 3148 – 3161.
- Moles AT, Westoby M (2003). Latitude, seed predation and seed mass. *Journal of Biogeography*, 30, 105 – 128.
- Moles AT, Falster DS, Leishman MR, Westoby M (2004). Small-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology*, 92, 384 – 396.
- Moles AT, Acherly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Westoby M (2005a). A brief history of seed size. *Science*, 307, 576 – 580.
- Moles AT, Acherly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Westoby M (2005b). Response to comment on “a brief history of seed size”. *Science*, 310, 783.
- Moles AT, Acherly DD, Webb CO, Tweddle JC, Dickie JB, Pitman AJ, Westoby M (2005c). Factors that shape seed mass evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 10540 – 10544.
- Morse DH, Schmitt J (1985). Propagule size, dispersal ability and seedling performance in *Asclepias syriaca*. *Oecologia*, 67, 372 – 379.
- Murray BR, Brown AHD, Dickman CR, Crowther MS (2004). Geographical gradients in seed mass in relation to climate. *Journal of Biogeography*, 31, 379 – 388.
- Murray BR, Brown AHD, Grace JP (2003). Geographical gradients in seed mass among and within perennial Australian *Glycine* species. *Australian Journal of Botany*, 51, 47 – 57.
- Osunkoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW (1994). Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rainforest tree species in Northern Queensland. *Journal of Ecology*, 82, 149 – 163.
- Reader RJ (1993). Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for old-field species. *Journal of Ecology*, 81, 169 – 175.
- Rees M (1993). Trade-offs among dispersal strategies in the British flora. *Nature*, 366, 150 – 152.
- Rees M (1996). Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Transport of Royal Botany Society in London*, 351, 1299 – 1308.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365 – 392.
- Rydin H, Borgegard S (1991). Plant characteristics over a century of primary succession on islands: Lake Hjalmarén. *Ecology*, 72, 1089 – 1101.
- Salisbury EJ (1942). *The Productive Capacity of Plants*. G. Bell and Sons, London.
- Salisbury EJ (1974). Seed size and mass in relation to environment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 186, 83 – 88.
- Saverimuttu T, Westoby M (1996). Seedling survival under deep shade in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, 84, 681 – 686.
- Silvertown JW (1981). Seed size, lifespan and germination date as co-adapted features of plant life history. *American Naturalist*, 118, 860 – 864.
- Smith CC, Fretwell SD (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108, 499 – 506.
- Telenius A, Torstesson P (1991). Seed wings in relation to seed size in the genus *Spergularia*. *Oikos*, 61, 216 – 222.
- Thompson JN (1984). Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecology*, 65, 626 – 631.
- Thompson K (1987). Seeds and seed banks. *New Phytologist*, 106, 23 – 34.
- Thompson K, Rabinowitz D (1989). Do big plants have big seeds? *American Naturalist*, 133, 722 – 728.
- Thompson K, Green A, Jewels AM (1994). Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland. *Functional Ecology*, 8, 29 – 34.
- Tilman D (1988). Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. In: Levin SA, Horn HS eds. *Monographs in Population Biology* 26. Princeton University Press, Princeton.
- Turnbull LA, Rees M, Crawley MJ (1999). Seed mass and the competition/colonization trade-off: a sowing experiment. *Journal of Ecology*, 87, 899 – 912.
- Venable DL, Brown JS (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, 131, 360 – 384.



Venable DL (1992). Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *American Naturalist*, 140, 287 – 304.

Westoby M, Leishman M, Jurado E (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophy Transport of Royal Society of London Biology*, 351, 1309 – 1318.

Willson MF (1983). *Plant Reproductive Ecology*. Wiley, New York.

Yu SL (于顺利), Sternberg M, Jiang GM (蒋高明), Liu MZ (刘美珍), Kutiel P (2005). The constraints on the distribution and abundances of plants and seed banks of seeds size in a Mediterranean coastal sand dune. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 749 – 755. (in Chinese with English abstract)

Zhang ST (张世挺), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽) (2003). The present situation and prospect of studies on evolutionary ecology of seed size variation. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 353 – 364. (in Chinese with English abstract)

责任编辑 : 张大勇 责任编辑 : 姜联合

## 《植物生态学报》2008 年征订启事

《植物生态学报》创刊于 1955 年 , 是我国生态学领域创刊最早的专业性学术刊物。由中国科学院主管 , 中国科学院植物研究所和中国植物学会主办。《植物生态学报》以发挥其在植物生态学领域的导向性、权威性和科学性为指导思想 , 突出反映植物生态学科热点和生长点的研究成果。刊登稿件主要以发表植物生态学领域(包括个体和生理生态 , 种群、群落、景观、生态系统生态学及当前国际生态学研究热点 ) 及与本学科有关的创新性原始论文或有新观点的国际植物生态学研究前沿和动态的综述。本刊还设有论坛栏目 , 主要对学科发展中具有争议性的问题开展学术争鸣和讨论 , 促进学科发展。

《植物生态学报》多年来学术影响力不断提高 , 十几年来 , 影响因子提高较快 , 近几年影响因子一直在生物类期刊前 3 位 , 2004 年 CAJCED 影响因子 2.733 , 生命类期刊排名第一 , 2004 年 CSTPCD 影响因子 1.373 , 2005 年 CSTPCD 影响因子为 1.523 , 期刊他引率在 93% 以上。该刊已被国内外多家重要检索刊物和引文数据库摘引收录。如 :BIOSIS、CA、BA、AJ、Ecological Abstracts、Advances in Ecology、AGRIS International、中国科学引文数据库、中国科技论文与引文数据库、中国学术期刊文摘、中国学术期刊全文库等。

《植物生态学报》刊登论文涉及植物学、生态学、农学、林学、地理学、土壤学及气象学等多个学科 , 反映各学科领域的最新研究进展 , 主要读者对象为科研院所研究人员及各大院校老师、学生等。

目前该刊全铜版纸印刷 , 双月刊 , 每期 176 页。

本刊国内外公开发行 :ISSN 1005-264 ;CN11-3397/Q ;国内定价 :每期 70.00 元 , 全年 6 期 420 元。国内邮发代号 :32-5 ;国外发行代号 :BM415。

订阅办法 :可到各地邮局订阅。

编辑部订阅地址 :北京香山南辛村 20 号《植物生态学报》编辑部 ,100093

电话 ( 010 )62836134

传真 :82599431

### 欢迎订阅 , 欢迎网上注册投稿 , 欢迎发布广告

主编 :马克平 ; 编辑部主任 :姜联合

联系地址 :北京香山南辛村 20 号《植物生态学报》编辑部

邮政编码 :100093

电话 :010-62836134

传真 :010-82599431

E-mail :apes@ibcas.ac.cn

网址 :http://www.plant-ecology.com