

三峡地区柏木种子萌发和幼苗更新的研究

陈芳清¹, 梅光舟¹, 曾旭¹, 许文年¹, 柯学莎²

(1. 三峡大学生态与环境科学研究中心, 湖北宜昌 443002; 2. 长江水利委员会勘察规划设计研究院, 武汉 430010)

摘要:对三峡地区柏木(*Cupressus funebris*)林柏木种子的萌发、幼苗存活、幼苗生长进行了研究。结果表明,(1)柏木种子的萌动期约为 10 d, 播种 35-45 d 后进入萌发高峰期, 柏木种子的平均萌发率为 47.7%。土壤基质对种子萌发的影响是极显著的, 光照对萌发则没有显著的影响。(2)幼苗平均死亡率为 52.6%。土壤类型和光照强度对幼苗的存活都有显著影响, 在林下土和 80%光照条件下幼苗的存活率最高。(3)柏木幼苗生长初期茎的生长动态呈“S”型, 而叶片数量的增长动态近于直线型。幼苗生长初期生物量形成主要受光照条件的影响, 土壤类型的影响不显著。土壤和光照条件对柏木林柏木幼苗的更新都有显著影响, 但是土壤条件主要影响种子萌发和幼苗的存活, 而光照条件则主要对幼苗的生长和存活产生影响。

关键词:种子萌发; 幼苗更新; 幼苗存活; 土壤类型; 光照

中图分类号: Q945.3

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2008)01-0069-06

Seed Germination and Seedling Recruitment of *Cupressus funebris* in the Three Gorges Area, China

CHEN Fang-qing¹, MEI Guang-zhou¹, ZENG Xu¹, XU Wen-nian¹, KE Xue-sha²

(1. The Center of Ecology and Environmental Science, China Three Gorges University, Yichang 443002, China;

2. Institute of Surveying Planning and Designing, Changjiang Water Resources Commission, Wuhan 443010, China)

Abstract: Seedling recruitment has important influences on population stability and community succession. *Cupressus funebris* forest, a secondary community widely distributed in the Three Gorges area, China, plays an important role in environmental protection. Effects of soil and light on seed germination, seedling survival and seedling growth were investigated in *C. funebris* to elucidate the pattern of seedling recruitment in the Three Gorges area. Seeds began to germinate for 10 days, and the germination peak appeared 35-45 days after seeds were sown. The average germination percentage was 47.7%. Soil substrate had significant effects on seed germination. However, the effect of light on seed germination was not significant. The average mortality rate was 52.6% in seedlings. Both the soil type and light remarkably influenced seedling survival. The highest mortality occurred in seedlings on forest soil and under 80% light condition. The stem growth of *C. funebris* seedling showed an “S” pattern, whereas leaves augment was in a linear pattern. The seedling growth and biomass accumulation were affected significantly by light. Seedling biomass increased with light intensity. The biomass allocation of *C. funebris* seedling was also analyzed to elucidate the relationship among different seedling parts.

Key words: Seed germination; Seeding recruitment; Seedling survival; Soil type; Light

幼苗更新对于种群的稳定和群落的演替具有重要影响^[1]。种群个体数量的变化和更新速率取决

于幼苗的数量及其生长状况^[2]。土壤种子库、种子萌发率、幼苗的生活力等因素都会对植物种群幼苗的

收稿日期: 2007-03-27 接受日期: 2007-09-10

基金项目: 湖北省自然科学基金项目(2006ABA199); 湖北省教育厅重点科研项目(D200513005)资助

数量形成直接影响^[3-6]。除此之外,生态系统中的环境因子也会影响幼苗的数量和生长,如光照、水分、土壤养分^[1,7-8]以及外界干扰(火烧、台风、砍伐)等。异质生境下,植物幼苗的存活和生长有很大的区别^[9],幼苗的生物量与生物量的分配也往往不同^[10],所形成的幼苗数量和质量存在较大差异。对森林群落关键树种种子萌发和幼苗生长的研究,既有助于了解种群幼苗的更新规律又能揭示群落的演替动态,可为森林管理提供科学依据。

三峡地区原有的地带性植被常绿阔叶林由于人类的长期干扰大多已退化消失。柏木(*Cupressus funebris*)林是目前这一地区主要的次生植被类型之一,在保护区域生态环境,维持区域生态平衡中发挥着重要作用^[11-12]。目前对于三峡地区柏木林的研究仅限于柏木群落类型与结构、柏木林的演替^[13-14],对于柏木林种子的萌发与幼苗的更新目前尚未见报道。本文针对土壤和光照条件这两个影响种子萌发与幼苗更新的主要环境因素,设置了一些控制实验,对不同土壤和光照条件下柏木种子的萌发、幼苗的存活与生长、以及幼苗生物量的形成和分配规律进行了研究,以求揭示该地区柏木林柏木幼苗的更新规律和柏木林的演替规律。

1 研究方法

1.1 实验设置

研究地点位于三峡大学生态实验园。从 2003 年 6 月至 12 月在柏木(*Cupressus funebris*)林收集成熟柏木种子,风干后室温放置保存。于 2004 年 3 月 7 日进行种子萌发及幼苗生长试验。实验设土壤类型和光照强度两个控制因子。土壤类型有 6 种:农田土(A1),柏木林下深层土(A2),柏木林下表层土(A3),柏木林凋落物和林下土的混合物(1:2)(A4),河沙(A5),河沙和农田土的混合物(1:1)(A6)。在填充有各种土壤的花钵(上口直径 13 cm,下口直径 8 cm,高为 12 cm)中播种 50 粒水洗后的种子于土壤表层,每种土壤基质设置 3 个光照水平:100%、80%和 55%自然光照,每个光照处理重复 5 次,每个花钵为一个重复,整个实验共 90 钵。

1.2 试验管理与观察

播种后每天定时浇水(雨天除外)。播种后,每天记录每钵种子萌发和幼苗存活情况。从 4 月 9 日起

进行每周一次的柏木生长指标测定,记录柏木幼苗的高度及其叶片数,5 月 30 日观察结束。

6 月 30 日柏木幼苗生长试验结束,把每钵的柏木幼苗分为叶片、茎、根三部分,在 80℃ 恒温烘干至恒重后称干重。

1.3 数据处理

分别以土壤和光照为变量,种子萌发率、幼苗存活率、幼苗生物量为因变量进行方差分析,分析环境因子的作用显著性。同时,对幼苗生物量的组成及各部分的相关性进行回归分析。所有试验数据的分析均采用 SPSS(11.5)软件进行。

2 结果和分析

2.1 种子的萌发

播种后,种子的萌动期约为 10 d,播种 10 d 后开始有柏木种子萌发,播种 25 d 时进入快速萌发期,持续 23 d 左右,柏木种子的日最高萌发率出现在播种后 48 d,日最高萌发率最大达到萌发总量的 17.0%。播种 54 d 后,柏木种子基本不再萌发(图 1)。

柏木种子的平均萌发率为 47.7%。方差分析表明,对于种子的萌发,土壤基质的影响是极显著的($F=35.736, P<0.01$),而光照没有显著影响。因此光照对于柏木种子萌发没有直接作用,在 55%以上自然光照条件下种子都能萌发。柏木种子萌发率在不同土壤基质之间存在显著差异,以 A2 的萌发率最高, A3 次之(图 2)。表明林下土最适合柏木种子的萌发。因为土壤基质和光照之间对种子萌发的相互作用达到显著水平($F=1.997, P<0.05$),所以土壤基质对种子萌发的作用程度受光照条件的影响。

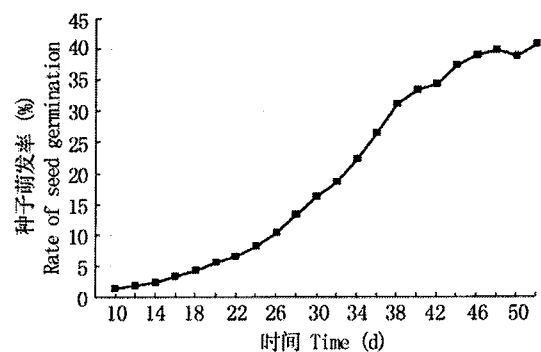


图 1 柏木种子萌发动态

Fig. 1 Germination dynamics in *C. funebris* seeds

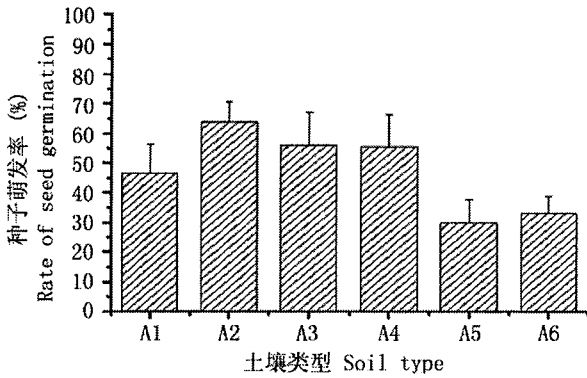


图 2 土壤类型对种子萌发的影响

Fig. 2 Effects of soil types on seed germination of *C. funebris*

A1: 农田土 Farmland soil; A2: 林下深层土 Deep soil under the forest; A3: 林下表层土 Surface soil under the forest; A4: 凋落物和林下土壤的混合物(1:2) Mixture of surface soil and litters (1:2); A5: 沙土 Sand soil; A6: 沙土和农田土混合物 (1:1) Mixture of sand soil and farmland soil (1:1). 下同。The same for below.

2.2 幼苗的生长

柏木幼苗的苗高生长从萌发开始到之后的

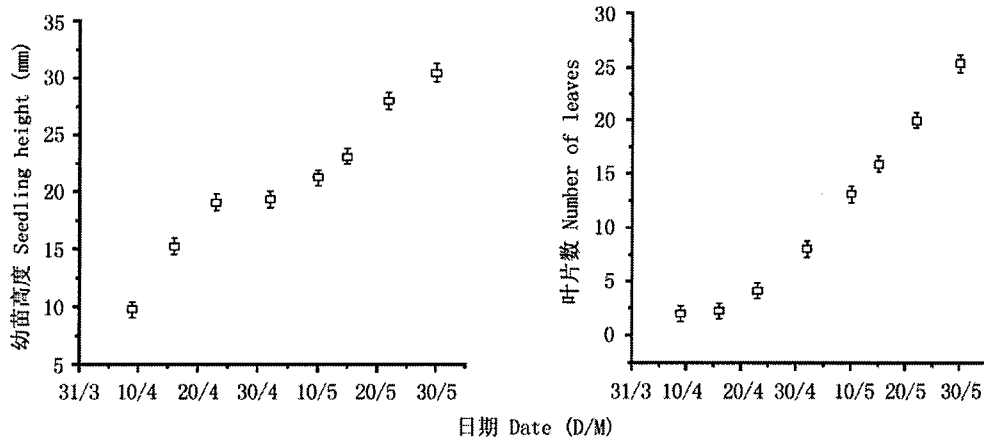


图 3 柏木幼苗茎与叶的初期生长动态

Fig. 3 Changes in height and leaf number of *C. funebris* seedlings at early stage

表 1 不同土壤类型和光照条件对柏木幼苗生长的影响

Table 1 Effects of soil types and light condition on growth of *C. funebris* seedling

土壤类型 Soil type	平均值±标准差 Mean±SE	光照条件 Light condition	平均值±标准差 Mean±SE
A1	0.0119±0.0004	100%	0.01987±0.0005
A2	0.01275±0.0008		
A3	0.01369±0.0009	80%	0.01055±0.0004**
A4	0.011±0.0008		
A5	0.01012±0.0007	55%	0.004873±0.0003**
A6	0.01115±0.0007		
Total	F=1.524; P=0.192; n=5	Total	F=104.74; P<0.01; n=2

25 d 左右为第一个速生期,接着 10 d 左右为苗高生长的一个缓慢增长期,然后又进入速生期,整条曲线呈近“S”型(图 3)。在不同的时期内,苗高生长速度是不一样的,从变化历程上来说,萌发后 10 d 的生长速度最快,高达 2.93 mm d⁻¹,其后柏木的生长速度逐步减慢,到 24-31 d 的生长速度为 0.7 mm d⁻¹,而在 39-44 d 仅为 0.43 mm d⁻¹,接着的 44-51 d 内生长速度达 2.1 mm d⁻¹,进入第二个快速生长期。柏木幼苗的叶片数直到萌发后 20 d 才开始迅速增长,但增长的比例基本持平,近于线性增长(图 3),以平均 1.71 leaf d⁻¹ 的速度增长。

不同环境土壤和光照条件下,幼苗的生长有所差异。方差分析表明,土壤类型对幼苗生物量的影响不显著,而光照对幼苗生物量的影响是极显著的(表 1)。因此在幼苗生长初期,光照条件对幼苗生长起着关键的影响作用,而土壤类型的影响不大,这可能与生长初期幼苗对营养物质的需求不是很旺盛有关。100%自然光照条件下幼苗生物量的累积最高,说明柏木在幼苗生长阶段是喜欢光照的。土壤

和光照条件对幼苗生物量的影响相互之间存在极显著相互作用($F=758.963, P<0.01$),所以光照对幼苗生长的影响受到土壤条件的制约。

2.3 幼苗的成活率

柏木种子萌发以后,幼苗会受到各种因素的影响而大量死亡,试验中幼苗的平均死亡率为 52.61%,幼苗的平均成活水平仅有 47.39%。方差分析表明,对于幼苗的存活,土壤基质和光照的影响都是显著的($F=3.9278, P<0.05; F=13.6269, P<0.01$),但土壤基质和光照对幼苗存活率的影响相互之间

的作用没有达到显著水平。幼苗的平均死亡率以 A6 最高,为 66.29%,高于整体平均水平 13%,其次的是 A1(64.06%),再依次是 A2, A5, A3 和 A4 (图 4)。究其原因可能是 A6 和 A1 两种土壤的粘性很强,柏木幼苗不易生长,表明林下土仍是最有利于幼苗的存活。从光照对幼苗存活的影响来看,幼苗的死亡率以 55%光照水平最高,达 67.22%,100%光照和 80%光照分别为 48.99%、41.63%(图 4)。因此适度荫蔽有利于幼苗的存活,过于荫蔽和光照太强对幼苗的存活都是不利的。

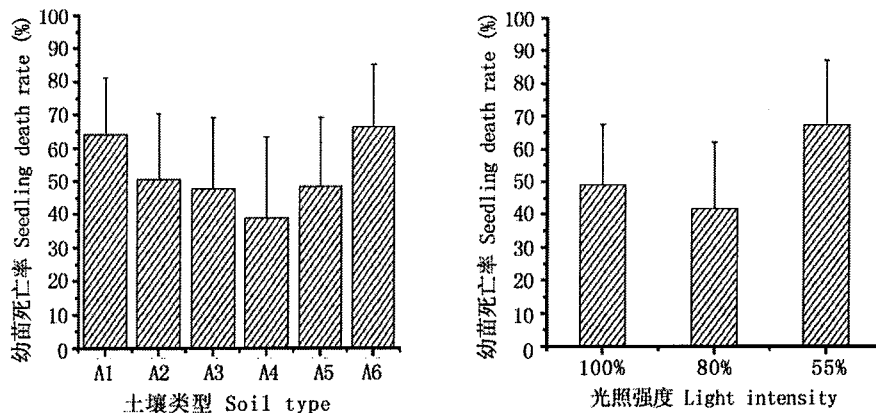


图 4 土壤类型和光照条件对柏木幼苗存活的影响

Fig. 4 Effects of soil types and light on survival of *C. funebris* seedlings

随着种子的不断萌发,幼苗种群的密度增加,种群内部的竞争加剧,幼苗的死亡率将会增加。幼苗种群的数量往往呈现出一种动态变化曲线。实验表明,各种处理的柏木幼苗数量在起始阶段都有一个迅速增长期,播种后 45-60 d,幼苗数量达到高峰。其后增长速度开始减缓,同时由于有大量幼苗死亡,各种处理的柏木数量都处于下降期。播种后

64 d,幼苗数量开始保持在相对稳定的状态(图 5)。

2.4 幼苗生物量的分配及各部分生长相关性分析

柏木幼苗的生物量主要由幼苗的叶片、茎和根三部分组成。叶片占 63.34%,根占 19.74%,茎占 16.92%。对各部分比例的分析显示,地上生物量与地下生物量比为 3.6923;叶片与茎干重比为 3.5714;叶片与根干重比为 2.8846;茎与根干重比为 0.8077。对柏木幼苗总生物量与各部分生物量分配进行回归分析,建立幼苗生长各部分之间相互关系的方程。

柏木幼苗生物量分配比例:

$$y=0.995x_1+1.005x_2 \quad (P<0.01)$$

式中, y 表示幼苗总的生物量(g); x_1 表示地上部分生物量(g); x_2 表示地下部分生物量(g)。进一步分析表明,地上部分生物量与总生物量的偏相关系数达 0.721,而地下部分生物量与总生物量的偏相关系数为 0.302,说明地上部分生物量对总生物量的贡献要大于地下部分生物量的贡献。

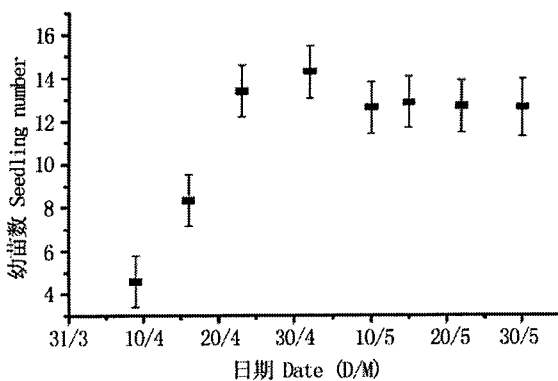


图 5 柏木幼苗种群动态

Fig. 5 Dynamics in seedling population of *C. funebris*

总生物量与其它生长指标的线性回归:

$$y = -0.043 + 0.029x_1 + 0.001x_2 + 0.00009639x_3 \quad (R^2 = 0.823, P < 0.01)$$

地上生物量与基径及苗高的回归分析:

$$y = -0.032 + 0.023x_1 + 0.001x_2 \quad (R^2 = 0.823, P < 0.01)$$

以上两式中, y 表示幼苗总的生物量(g), x_1 为基径(mm), x_2 为苗高(mm), x_3 为根深(mm)。结果显示, 幼苗的基径和高度与地上部分生物量和总生物量相关性最强。

3 讨论

许多研究表明, 生境的异质性对森林群落种子萌发和幼苗更新有着重要的影响, 生境的异质性主要体现在土壤、光照条件、水分和微气候的变化上, 其中土壤和光照条件被认为是影响幼苗更新的关键因素^[15-18]。Ceccon 等^[6]对退化热带干旱雨林生态恢复过程优势树种幼苗更新的研究中发现, 虽然不同树种幼苗存活和生长对土壤肥力和光照条件的响应力度不同, 但是优势树种的幼苗更新仍受到土壤肥力和光照条件的显著影响。

不同土壤类型的土壤营养状况、土壤结构、土壤通气状况、土壤保水能力以及土壤微生物都有较大差异。Florentine 和 Westbrooke^[9]的研究表明土壤营养、土壤紧实度、土壤微生物状况是限制幼苗更新和退化林地的生态恢复的主要障碍。土壤表土类型对于种子萌发、幼苗存活与生长有着显著影响, 然而土壤类型的影响主要来自于不同土壤类型的物理条件的异质性, 土壤的营养条件对于幼苗的表现并没有显著影响^[10]。在本实验中, 土壤状况主要对柏木种子的萌发、幼苗的存活产生显著影响, 而对幼苗初期的生物量的累积影响不显著。从在柏木林下土壤基质上的种子萌发率要明显高于其它土壤的, 而幼苗死亡率则明显低于其它土壤基质的结果来看, 说明林下土最适合柏木种子的萌发与幼苗存活。土壤状况对种子萌发、幼苗存活的影响可能是由于土壤的通气条件和对水分的保持能力, 因为实验中所用的农田土粘性大、透气性差, 保水能力强, 沙土的透气性好而保水能力差。土壤状况对幼苗初期生物量的累积无显著影响, 可能与幼苗初期对营养物质的需求不是很高有关, 实验用各种土壤基质的营养物质均能满足幼苗的生长需求。柏木林在三峡地区是一种次生林, 主要分布于山地的山坡上,

不少是人工栽培的。本实验结果表明, 该地区的山地土壤十分适宜于柏木林幼苗的自然更新, 而其它土壤类型条件下, 幼苗的自然更新受到限制。

光照是空间变化最为显著的环境因子^[20]。在森林群落中, 光照条件是决定许多森林树种能否完成更新过程的关键^[7,21], 同时光照在空间分布上的异质性在很大程度上也影响着林分水平的更新格局^[22-24]。一般认为光照较弱的条件下, 更新苗少, 而光照较强的微生境中更新苗发生的数量多且存活率高^[25-27]。Catocsky 等^[28]对铁杉(*Tsuga canadensis*)-红栎(*Quercus rubra*)针阔叶混交林的研究表明, 铁杉和红栎的存活率随光辐射有效性的增加而显著增加。本实验中光照条件主要对柏木幼苗的存活和生长产生影响, 而对种子萌发没有显著影响。从光照对幼苗存活的影响来看, 适度荫蔽有利于幼苗的存活, 过于荫蔽和光照太强对幼苗的存活都是不利的。光照对幼苗生物量累积的影响是极显著的, 表明在幼苗生长初期, 光照条件起着关键的作用。55%的光照水平是三峡地区较复杂群落类型林下的光照强度, 100%的光照水平是非林地的光照强度, 而 80%左右的光照水平则是次生柏木林的林隙光照强度。本实验中在 100%的光照条件下柏木种子萌发率和幼苗存活率都处于中等水平, 表明在三峡地区柏木在非林地条件下其种子萌发和幼苗存活能维持一定水平, 是一种较好的造林先锋树种; 80%的光照水平下柏木种子的萌发率较低, 但存活率最高, 表明适度荫蔽有利于柏木幼苗的更新, 在柏木林的管理中可以通过林窗的应用与管理促进群落更新; 而在 55%的光照水平下柏木幼苗萌发率高, 死亡率也高, 预示随着群落的演替, 群落的组成与结构变复杂后, 三峡地区柏木林将逐渐被其它群落类型所取代。

柏木在幼苗初期的生长核心是构建地上部分营养器官, 使得幼苗生物量分配地上部分与地下部分的比值近 8:1。总生物量与植株各部分的回归分析在揭示了幼苗生长中各部分相关性同时, 也为我们进行柏木幼苗的管理提供了科学依据。幼苗基径与地上部分生物量和总生物量相关性最强表明幼苗基径是衡量幼苗质量的可靠标准。

参考文献

- [1] Szwagrzyk J, Szweczyk J, Bodziarczyk J. Dynamics of seedling banks in beech forest: result of a 10-year study on germination,

- growth and survival [J]. *For Ecol Manag*, 2001, 141:237–250.
- [2] Clark J S. Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord invasion [J]. *Amer Nat*, 1998, 152:204–224.
- [3] Silva M G, Marcelo T. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in north-east Brazil [J]. *Acta Oecol*, 2001, 22:259–268.
- [4] Chen Z H(陈章和), Zhang D M(张德明). Seed germination and seedling growth of 24 species in lower subtropical forest [J]. *J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报)*, 1999, 7:37–46. (in Chinese)
- [5] Ke W S(柯文山), Zhong Z C(钟章成), Xi H A(席红安), et al. The variation of seed sizes of *Gordonia acuminata* geographic populations and its effect on seed germination and seedling [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 2000, 20:697–701. (in Chinese)
- [6] Edwards G R, Crawley M J. Herbivores seed banks and seedling recruitment in mesic grassland [J]. *J Ecol*, 1999, 87:423–435.
- [7] Cecon E, Huante P, Campo J. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico [J]. *For Ecol Manag*, 2003, 182:387–402.
- [8] Agyeman V K, Swaine M D, Thompson J. Response of tropical forest tree seedlings to irradiance and the derivation of a light response index [J]. *J Ecol*, 1999, 87:815–827.
- [9] Peng S J(彭闪江), Huang Z L(黄忠良), Zhou G Y(周国逸), et al. Gap formation characteristics and its effects on sapling composition and diversity in Dinghushan Biosphere Reserve [J]. *J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报)*, 2003, 11:229–235. (in Chinese)
- [10] Meng J L(孟金柳), Zeng B(曾波), Ye X Q(叶小齐), et al. The effect of defoliation on the biomass partitioning of *Cinnamomum camphora* under different light levels [J]. *J SW Chin Norm Univ Nat Sci(西南师范大学学报:自然科学版)*, 2004, 29:439–443. (in Chinese)
- [11] Chen F Q(陈芳清). The character of *Cupressus funebris* community at Yichang suburban area [J]. *J East China Norm Univ Nat Sci(华东师范大学学报:自然科学版)*, 2000(4):54–57. (in Chinese)
- [12] Deng H B(邓红兵), Zhou Y B(周永斌), Wang Q L(王庆礼), et al. Fractal characteristics of distribution pattern of plant species in secondary *Cupressus funebris* forest in the Three Gorges region [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1999, 10:518–520. (in Chinese)
- [13] Zhu Y E(朱元恩), Yao D M(姚冬梅), Chen F Q(陈芳清). Changes of species composition and diversity in different age-classes of undergrowth vegetations in *Cupressus funebris* plantations in Yichang suburb [J]. *Guihaia(广西植物)*, 2007, 27: 604–609. (in Chinese)
- [14] Cheng R M(程瑞梅), Xiao W F(肖文发), Li X X(李新新), et al. Research of *Cupressus funebris* forest in the Three Gorges Reservoir Area [J]. *For Res(林业科学研究)*, 2004, 17: 382–386. (in Chinese)
- [15] Han R Z, Wang Z Q. Effect of spatial heterogeneity on natural regeneration of Manchurian ash [J]. *J For Res*, 2000, 11:89–94.
- [16] Xiao C W(肖春旺), Liu Y C(刘玉成). Ecological adaptation of *Gordonia acuminata* seedlings in different light environments [J]. *Acta Ecol Sin(生态学报)*, 1999, 19:422–426. (in Chinese)
- [17] Kato K, Yamamoto S. Effects of canopy heterogeneity on the sapling bank dynamics of subalpine old-growth forest, central Japan [J]. *Ecoscience*, 2001, 8:96–104.
- [18] Puerta-Piñero C, Gómez J M, Zamora R. Species-specific effects on topsoil development affect *Quercus ilex* seedling performance [J]. *Acta Oecol*, 2006, 29:65–71.
- [19] Florentine S K, Westbrooke M E. Restoration on abandoned tropical pasturelands — Do we know enough? [J]. *J Nat Con*, 2004, 12:85–94.
- [20] Martens S N, Breshears D D, Meyer C W. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: Effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies [J]. *Ecol Model*, 2000, 126:79–93.
- [21] Arrieta S, Suárez F. Spatial patterns of seedling emergence and survival as a critical phase in holly (*Ilex aquifolium* L.) woodland recruitment in Central Spain [J]. *For Ecol Manage*, 2005, 205: 267–282.
- [22] Homlmes T H. Woodland canopy structure and the light response of juvenile *Quercus lobata* (Fagaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1995, 82: 1432–1442.
- [23] Watling J R, Press M C. Light heterogeneity in tropical rain forest: Photosynthetic response and their ecological consequences [M]// Huchings M J, John E A, Steward J A. *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*. London: Blackwell Science, 2000:131–154.
- [24] Grogan J, Ashton M S, Galvão J. Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) seedling survival and growth across a topographic gradient in southeast Pará, Brazil [J]. *For Ecol Manag*, 2003, 186: 311–326.
- [25] Vickers A D, Palmer S C F. The influence of canopy cover and other factors upon the regeneration of Scots pine and its associated ground flora within Gen Tanar National Reserve [J]. *Forestry*, 2000, 73:37–49.
- [26] McGuire J P, Mitchell E B, Moser E B. Gaps in gappy forest: Plant resource, longleaf pine regeneration, and understory response to tree removal in longleaf pine savannas [J]. *Can J For Res*, 2001, 31:765–778.
- [27] Han Y Z(韩有志), Wang Z Q(王政权), Gu J C(谷加存). The effects of spatial heterogeneity of understory light availability on regeneration of Manchurian ash [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2004, 28:468–475. (in Chinese)
- [28] Catovsky S, Bazza F A. Feedbacks between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forest [J]. *Oikos*, 2002, 98:403–420.