川西米亚罗亚高山云杉林种子雨 和土壤种子库研究

尹华军 刘 庆*

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘 要 对川西米亚罗亚高山 20、30、60 年人工云杉(*Picea asperata*)林及天然林的种子雨和土壤种子库进行了研究。结果表明:该区云杉种子雨一般从每年的 10 月初开始下落,一直到翌年的 1 月底结束,但不同林龄的云杉种子雨强度不同,60 年人工林种子雨量最大,然后依次为 30 年人工林、天然林、20 年人工林,其大小分别为($1\,088.16 \pm 52.34$)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 、(973.45 ± 63.12)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 、(579.99 ± 28.93)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 、(66.73 ± 5.71)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。云杉降雨历程与其林龄大小也有一定的关系,表现在种子雨发生时间和降雨高峰期的不同。30、60 年人工云杉林及天然林下土壤种子库存在显著差异,两次取样(2003 年 3 月 26 日和 2003 年 8 月 21 日)土壤种子库大小分别为(507.2 ± 40.32)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 和(267.6 ± 25.14)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 、($1\,065.6 \pm 88.06$)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 和(872.8 ± 77.12)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 、(472.8 ± 20.82)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 和(185.5 ± 22.48)粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。土壤种子库中云杉种子主要都集中在枯枝落叶层,占 66%左右,0~2 cm 层占 24%左右,2~5 cm 层占 10%左右。到 8 月 21 日,土壤中所有云杉种子都失去活力,腐烂死亡和动物取食是种子库损耗的主要因素。云杉种子库属于 Thompson 和 Grime 定义的第 II 类。该区云杉幼苗一般在 6 月初开始出现,6 月中旬左右达到出苗高峰,3 种云杉林下幼苗密度差异很大,60 年人工林下幼苗最多,其次为 30 年人工林和天然林。由于生境适合度低,死亡的幼苗数量较多,特别是自然死亡数。综合种子雨、种子库和转换的幼苗数量几个方面来看,在一定龄级范围内,人工林结实能力和更新潜力随林龄增加而增加,且人工林在更新潜力方面比天然林(约 150 年)要好。虽然该区云杉林下有大量种子下落,但由于种子大量损耗和幼苗死亡,种子萌发为幼苗再通过环境筛作用而最终补充到云杉种群的个体数量非常有限。

关键词 亚高山针叶林 云杉 种子雨 土壤种子库 米亚罗

SEED RAIN AND SOIL SEED BANKS OF *PICEA ASPERATA* IN SUBALPINE SPRUCE FORESTS, WESTERN SICHUAN, CHINA

YIN Hua-Jun and LIU Qing*

(Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract Subalpine coniferous forests dominate most parts of the forested areas in western Sichuan, including the upper reaches of the Yangtze River. Since the 1940s, natural coniferous forests have been cleared, and *Picea asperata* is an important species used for reforestation. Up to now, a total of ca. 13 000 hm² of plantations have been planted with this species in this region. Hence, studies on seed source, dynamics of the soil seed bank and seedling survival of *Picea asperata* populations are of significance for the management and conservation of coniferous forest ecosystem.

The seed rain and soil seed bank of spruce plantations that were 20, 30, and 60 years old and a 150 years old natural spruce forest in the Miyalu subalpine coniferous forest in western Sichuan, China were studied using seed traps, sieving and counting seeds in the soil, conducting seed germination experiments, and measuring seedling density in the three plantations and the forest. The area is located on a high mountain valley in the transitional zone between the Qinghai-Tibet plateau and the Sichuan basin. The results showed that seed rain lasted from early October to the end of January. The intensity of seed rain of the different aged plantations increased in the following order: 20 years old plantation ((66.73 ± 5.71) seeds $\cdot\text{m}^{-2}$) < natural spruce forest ((579.99 ± 28.93) seeds $\cdot\text{m}^{-2}$) < 30 years old plantation ((973.45 ± 63.12) seeds $\cdot\text{m}^{-2}$) < 60 years old plantation ($(1\,088.16 \pm 52.34)$ seeds $\cdot\text{m}^{-2}$). The timing of the seed rain and the peak fall dif-

收稿日期: 2003-11-05 接受日期: 2004-09-08

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G2000046802-05)、中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX1-07-02)、“十五”国家科技攻关课题(2001BA606A-05-01)和中国科学院“西部之光”人才计划项目

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: liuqing@cib.ac.cn

ferred among sites and was correlated with the age of the plantation age. The soil seed bank of the 30 years old, and 60 years old plantations and natural spruce forest at two sampling periods was (507.2 ± 40.32) and (267.6 ± 25.14), ($1\ 065.6 \pm 88.06$) and (872.8 ± 77.12), (472.8 ± 20.82) and (185.5 ± 22.48) seeds $\cdot m^{-2}$, respectively. The vertical distribution of seeds in the soil bank showed that about 66% of the total seeds were distributed in the litter layer, 24% in the 0–2 cm layer and 10% at 2–5 cm depth. By August 21, 2003, all of the spruce seeds had lost viability in the soil, and the number and proportion of decayed seeds and vacant seeds greatly increased. Seed decay from soil pathogens and seed-predation by animals were the most important factors affecting soil seed bank dynamics. The proportion of seeds removed from the soil seed bank via germination was quite low. The spruce soil seed bank belongs to the type II as defined by Thompson and Grime, namely, the soil seed bank only existed in winter and germinated in spring. There were significant differences in the seedling density in the 30 years old plantation ((28.57 ± 6.39) seedlings $\cdot m^{-2}$) 60 years old plantation ((39.42 ± 16.21) seedlings $\cdot m^{-2}$) and natural spruce forest ((10.75 ± 2.37) seedlings $\cdot m^{-2}$). Seedling mortality was high due to poor habitat quality. The recruitment potential increased with plantation stand age, but the recruitment potential of spruce plantations were higher than that of natural spruce forests when seed rain, soil seed bank and seedling number were considered together. In Miyaluo spruce woodlands in western Sichuan, China, despite high seed production, the number of spruce seedlings recruited from the seed to seedling stage was relatively few.

Key words Subalpine coniferous forest, *Picea asperata*, Seed rain, Soil seed bank, Miyaluo

种子是植物生长周期中的特殊或重要阶段,它对于种群个体的繁殖、种群的扩展、种群遭破坏后的恢复和物种抵抗不良环境有着重要意义。作为潜在的植物种群,土壤种子库是植物种群生态学研究的重要内容,与种群动态有直接关系(Harper, 1977; Grime & Simpson, 1989),它赋予了植被在自然或人为干扰后恢复和更新的基础(Bakker, 1989)。所以对于一个种群的发展,了解其有无种源、种子存活情况以及种子库数量动态具有重要的意义。

川西亚高山针叶林是四川森林的主体,是长江上游重要的生态屏障。但自 20 世纪 50 年代中期开始,该区天然林被大规模地采伐利用,随后陆续用人工更新方式对采伐迹地进行了大面积的恢复,川西云杉(*Picea asperata*)作为主要的更新树种,目前在川西亚高山地区约有 1.3×10^4 hm^2 人工云杉林已郁闭成林(李承彪, 1990)。它们是否具有持续的自然更新能力,是决定川西亚高山针叶林群落演替方向和维持该区针叶林大面积存在的基础。

国内关于森林土壤种子库研究起步较晚,但研究工作正在逐步地深入开展。到目前为止,人们对热带雨林(曹敏等, 1997; 唐勇等, 2000)、亚热带常绿阔叶林(周先叶等, 2000)、落叶阔叶林(安树青等, 1996; 孙书存和陈灵芝, 2000)、落叶松林(徐化成和班勇, 1996)、喀斯特(刘济明, 2000)等森林植被类型已进行了大量研究,取得了较多成果。但对青藏高原东缘的亚高山针叶林种子库研究较少,特别是对该区由采伐迹地恢复起来的人工植被的土壤种子库迄今还未见报道。本文通过对川西米亚罗林区不同

林龄云杉种子雨及土壤种子库的研究,旨在探讨: 1) 不同林龄云杉林种子雨过程如何? 2) 不同林龄云杉种子库特征如何,能否形成一个强有力的种子库? 3) 初步确定该区不同恢复阶段云杉林天然更新潜力大小,以期为该区人工云杉林的科学经营和后续森林资源的培育提供一定的科学依据。同时,在一定程度上也可为亚高山针叶林生态系统生物多样性保护及其恢复提供重要参考。

1 研究区概况

研究区位于四川省理县米亚罗林区,地理位置为 $31^{\circ}35' N$, $102^{\circ}35' E$, 海拔高度 2 850 ~ 4 200 m, 属于青藏高原向四川盆地过渡的高山峡谷区。该区夏季温凉多雨, 冬季寒冷干燥, 1 月均温为 $-8^{\circ}C$, 7 月均温为 $12.6^{\circ}C$, $\geq 10^{\circ}C$ 的年积温为 1 200 ~ 1 400 $^{\circ}C$, 年降水量为 600 ~ 1 100 mm, 年蒸发量为 1 000 ~ 1 900 mm, 属季风性山地气候。成土母岩主要为千枚岩、板岩和白云岩等的残坡积风化物, 土壤自低到高依次为棕壤(海拔 2 700 ~ 3 000 m)、暗棕壤(海拔 3 300 ~ 3 600 m)、棕色针叶林土(海拔 3 600 ~ 3 850 m)和亚高山草甸土(海拔 3 850 m 以上)。本研究的海拔高度在 2 750 ~ 3 350 m, 大致处于棕壤垂直带, 代表性土壤类型以酸性棕壤(亚类)为主。主要乔木有川西云杉, 鳞皮冷杉(*Abies squamata*)和红桦(*Betula albo-sinensis*)等; 灌木层主要有巴东小檗(*Berberis henryana*)、扁刺蔷薇(*Rosa sweginzowii*)、茶子(*Ribes glaciale*)、红刺悬钩子(*Rubus aurantiacus*), 红脉忍冬(*Lonicera nervosa*); 主要草本为马先蒿(*Pedicularis*

oederi)、茜草 (*Rubia cordifolia*)、条叶囊瓣芹 (*Pternopetalum tanakai*)、银莲花 (*Anemone tomentosa*)、羽裂蟹甲草 (*Cacalia tangutica*)、珠子七 (*Panax japonicus* var. *tenerum*)、卵叶葱 (*Allium ovalifolium*) (四川植被协作组, 1980)。

2 研究方法

2.1 样方设置

据观察,该区云杉球果一般在 9 月底至 10 月初成熟。于 2002 年 9 月下旬在该区选择海拔、坡度、坡向等环境背景条件基本一致的 20 年云杉人工林、30 年云杉人工林、60 年云杉人工林,并以天然云杉林(约 150 年)作对照,各样地基本情况见表 1。

考虑到具体地形特点,样地布置采用不同的方法,30 年人工林和 60 年人工林内收集框布置采用样线法(Mary *et al.*, 1999),即在样地内,顺坡方向选择两条长 50 m 的样线,样线之间间隔 10 m,沿坡度方向每隔 5 m 设置一个收集框,每条样线布置 10 个收集框,共 20 个;而在天然云杉林和 20 年人工云杉林内,均匀布置 20 个收集框。每个收集框框口面积为 50 cm × 50 cm,框口四边用木块围住,用尼龙网格(2 mm × 2 mm)的网线做网底。为避免种子下落后反弹以及其它鸟兽的影响,用 4 根长为 1.0 m 的细木棒做成支架,使网底离地面一定高度。在每个收集框左右各布置 1 个小样方,每个样地共 40 个,其中 20 个小样方用于土壤种子库取样(50 cm × 50 cm),另外 20 个作为固定观察小样方(1 m × 1 m),用于统计林下萌发的云杉幼苗。

2.2 调查统计

从种子雨下落开始每周进行一次种子雨调查,

直到种子下落结束。调查收集框时,先把框内的枯枝落叶和其它植物种子等杂物分离出去,带回实验室先进行水选,将漂浮种子与沉底种子分开,沉底种子在人工气候箱进行萌发实验(每天 25 ℃ 14 h, 10 ℃ 10 h),未萌发种子和漂浮种子剥离种皮,查明受损原因。分别记录云杉种子总数、完整种子(能萌发种子)、腐烂种子(用手轻压即破碎)、空粒种子(因动物及虫害破坏所形成)及发育不全种子(形态成熟但不发芽)。种子雨强度(Seed rain intensity, *SRI*)折算为单位面积,用如下公式表示:

$$SRI = \frac{\text{每个收集框种子数}}{0.25}$$

种子库的统计调查分两个时期:一是在土壤云杉种子天然萌发开始前(2003 年 3 月 26 日),二是在土壤云杉种子天然萌发结束后且在新的种子输入前(2003 年 8 月 21 日)。每个土样分 3 层取样:枯枝落叶层、0 ~ 2 cm 层、2 ~ 5 cm 层,将各层土样分装带回实验室,采用网筛分选法(安树青等,1996)分离土壤种子库中云杉种子,把筛选所得云杉种子采用种子雨类似的分类标准,分别记录不同土层的云杉种子总数、完整种子数、腐烂种子数、空粒种子数。

从林下云杉幼苗出现开始进行观察,以后每隔 5 d 记录云杉种子萌发和幼苗的存活情况,并进行主要环境因子的定点观测(水分、光照、地表及地表 5 cm 深处的温度)。

3 结果与分析

3.1 不同林龄云杉种子雨大小及散布动态

该区云杉种子一般从每年的 10 月初开始下落,一直到翌年的 1 月底,整个时间持续较长。几种云杉林种子雨总量及各类组分数量及比例见表 2。

表 1 3 种云杉人工林与天然林样地基本情况
Table 1 Characteristics of three spruce plantations and natural spruce forest

林地类型 Stand	海拔 Altitude (m)	坡 向 Aspect	坡度 Slope (°)	母 岩 Native rock	平均树高 Average height (m)	郁闭度 Canopy density	植物种数(盖度) Plant species (Coverage percentage) (%)
I	3 205	SW68	25	千枚岩 Phyllite	3.4	0.75	乔 3(70), 灌 3(40), 草 5(40) ¹⁾
II	3 230	SW55	30	千枚岩 Phyllite	7.1	0.90	乔 2(88), 灌 3(17), 草 3(20)
III	3 110	SW55	30	板岩 Slate	17.5	0.90	乔 2(80), 灌 3(15), 草 7(10)
IV	3 210	SW60	33	板岩 Slate	24.2	0.70	乔 10(56), 灌 6(57), 草 9(46)

I、II、III、IV 分别代表 20、30、60 年人工云杉林及天然云杉林 I、II、III、IV represent spruce plantations of 20, 30, 60 years old and natural spruce forest, respectively

1) 乔(乔木) Tree, 灌(灌木) Shrub, 草(草本) Herb 括号前为物种数, 括号内为盖度值(Coverage), 下同 It's the number of species inside the parentheses and the coverage percentage outside the parentheses, the same below

表 2 20、30、60 年人工云杉林和天然林种子雨组成
Table 2 The component of seed rain in 20, 30, 60 years old spruce plantations and natural spruce forest

单位(粒·m ⁻²) Unit (seeds·m ⁻²)	20 年人工林 20 years old spruce plantation	30 年人工林 30 years old spruce plantation	60 年人工林 60 years old spruce plantation	天然云杉林 Natural spruce forest
种子雨总量 Total	66.73 ± 5.71	973.45 ± 63.12	1 088.16 ± 52.34	579.99 ± 28.93
完好种子 Intact seed	17.24 ± 2.40 (25.84%)	675.16 ± 45.39 (69.35%)	768.06 ± 37.94 (70.58%)	374.86 ± 20.48 (64.63%)
腐烂种子 Decayed seed	2.57 ± 2.61 (3.86%)	20.86 ± 0.62 (2.14%)	33.90 ± 1.21 (3.12%)	11.77 ± 0.83 (2.03%)
发育不全种子 Undeveloped seed	41.16 ± 5.45 (61.68%)	246.95 ± 16.8 (25.36%)	192.10 ± 10.19 (17.65%)	180.61 ± 7.97 (33.33%)
空粒种子 Vacant seed	5.76 ± 2.42 (8.62%)	30.48 ± 1.59 (3.15%)	94.10 ± 3.76 (8.65%)	12.75 ± 0.82 (2.01%)

平均数 ± 标准差 Means ± SD (n = 20) 括号为该类种子占种子雨总量比例 The data in the parentheses are proportion for different component accounting for the total of seed rain

云杉种子结实能力与其年龄关系密切,种子雨总量大小顺序为 20 年人工云杉林 < 天然云杉林 < 30 年人工云杉林 < 60 年人工云杉林(表 2)。在一定龄级范围内,云杉林结实能力随林龄增加而增加,而天然林(150 年)结实量较少可能与林分密度较小有关。在整个降雨历程中,20 年人工云杉林中完好种子绝对数量最少,占种子雨总量的比例最小,而发育不全种子比例最高(高达 61.86%),种子整体质量最差;而 60 年人工林中有效种子数量最多,所占比例也最高,其次为 30 年人工林和天然林。因此,仅从种源方面考虑,60 年人工林种子对森林天然更新潜力最大。

云杉降雨历程与其林龄大小也有一定关系(图 1)。1)林龄越小,种子开始下落的时间越早,且结束的时间也相对提前。20 年和 30 年人工云杉林在 2002 年 10 月 1 日就有少量种子开始下落,到 2003 年 1 月 14 日左右几乎就没有下落的种子;而 60 年人工云杉林和天然云杉林直到 2002 年 10 月 8 日左右才开始有种子下落,一直到 2003 年 1 月底才结束。这种现象可能与树木生理特性有关,林龄大,种子成熟期就越晚;2)另外,不同林龄的云杉种子下落高峰期也不同(图 1)。20 年人工云杉林种子下落高峰期在 10 月中旬,下落种子数约 30.69 粒·m⁻²,占总量的 46.25%;30 年人工云杉林种子下落高峰主要集中在 10 月,共 625.30 粒·m⁻²,占总量的 64.03%;60 年人工云杉林种子雨下落有两个高峰期,在 10 月下旬和 12 月中旬,下落量为 357.32 粒·m⁻²和 346.21 粒·m⁻²,分别占总量的 32.76%和 31.75%;天然云杉林种子下落高峰期主要集中在 11 月,约 335.23 粒·m⁻²,占总量的 57.80%,其总体趋势是林龄越大,则种子下落高峰期就相对延后。种

子雨这种集中于较短时间内大量降落的特性,可使动物所摄食的种子量占种子雨总量的比例相对较少,从而有利于种子存留在土壤种子库中(孙书存和陈灵芝,2000)。

图 1 20、30、60 年人工云杉林及天然林种子雨动态
Fig.1 The dynamics of seed rain in spruce plantations of 20, 30, 60 years old and natural spruce forest

3.2 种子库特征

在两次取样中,30 年人工林、60 年人工林及天然林土壤种子库中不同组分数量和比例及云杉种子在土壤中垂直分布情况见表 3(鉴于 20 年人工林种子雨数量少且整体质量差,故未进行土壤种子库取样)。

从取样结果可以看出(表 3),到第一次取样时(2003 年 3 月 26 日),3 种林下种子库大小与种子雨总量相比,数量上都存在一定的损失,其原因主要有:1)动物的取食和搬运。在云杉种子下落过程中,

表 3 3 种云杉林下土壤种子库不同组分及不同层在两次取样中所占的数量
Table 3 The seed numbers of different component and vertical layers of soil seed bank between two samples in spruce plantations of 30, 60 years old and natural spruce forest

组分 Component	取样时间:2003 年 3 月 26 日 Sampling time: Mar. 26, 2003			取样时间:2003 年 8 月 21 日 Sampling time: Aug. 21, 2003		
	30 年人工林 30 years old spruce plantation	60 年人工林 60 years old spruce plantation	天然林 Natural spruce forest	30 年人工林 30 years old spruce plantation	60 年人工林 60 years old spruce plantation	天然林 Natural spruce forest
	粒·m ⁻² (seeds·m ⁻²)			粒·m ⁻² (seeds·m ⁻²)		
种子总数 Total	507.2(40.32)	1 065.6(88.06)	472.8(20.82)	267.6(25.14)	872.8(77.12)	185.5(22.48)
完好种子 Intact seed	293.0(27.11)	609.6(55.23)	314.4(18.13)	0	0	0
腐烂种子 Decayed seed	51.0(4.34) 10.25%	139.6(15.31) 13.04%	39.6(4.24) 8.38%	166.4(16.03) 63.17%	564.5(55.16) 66.68%	120(15.36) 64.69%
空粒种子 Vacant seed	163.2(19.51) 31.79%	316.4(25.00) 29.76%	118.8(10.12) 25.13%	101.2(11.07) 36.83%	308.3(26.56) 33.32%	65.5(6.63) 35.31%
枯枝落叶层 Litter layer	350.2(30.11)	746.8(58.50)	344.4(19.25)	190.0(22.65)	579.5(53.45)	122.5(14.28)
0~2 cm 层 0~2 cm layer	108.4(12.54)	262.4(18.60)	85.2(10.23)	54.8(4.76)	208.5(15.6)	43.5(4.89)
2~5 cm 层 2~5 cm layer	48.6(4.35)	56.4(9.60)	43.2(4.56)	22.8(1.34)	84.8(11.60)	19.5(3.01)

平均值,括号内数字为标准偏差 Means (n = 20), the data in the parentheses are standard deviation

除被动物和鸟现场取食外,还有一部分云杉种子被搬运到其它生境。如在开阔迹地常可观测到萌发的云杉幼苗;2)云杉种子下落后埋藏于土壤当中,由于该区土壤湿度较大,云杉种子霉烂,种皮分解,不可避免地造成统计数量上的减少,这也是土壤种子库数量与种子雨量差异的一个重要原因;3)此外,不论是采用土壤筛选法或种子萌发法,由于其研究技术的本身局限性,所测种子数量与实际土壤种子库大小都存在一定误差。

3 种林下土壤种子库大小在两次取样中存在明显差异,其中又以 60 年人工林种子库密度最大。这与其种子雨总量最大有密切关系。到第二次取样时(8 月 21 日),3 种云杉林下土壤中都无完好的云杉种子。云杉种子从开始下落到完全失去活力整个时间间隔还不到 1 年,种子库持续时间较短,说明在米亚罗地区云杉土壤种子库属于 Thompson 和 Grime (1989)定义的第 II 类型,即土壤种子库仅在冬季存在,通过低温解除休眠,在春季萌发。而土壤中春、夏、秋季种子很少。

从表 3 可以看到,到第二次取样时,腐烂种子比例由原来的 10%左右增加到 60%~70%之间,占土壤种子库的绝大部分,为云杉种子输出土壤种子库的主要途径。另外,在两次取样中,空粒种子在土壤种子库中所占的比例始终都比较高,到第二次取样时,天然林中空粒种子比例由原来的 25.13%增加到 35.31%,说明动物取食也是影响土壤云杉种子

命运的重要因素。

3 种林下云杉种子在土壤各层中分布比例比较相似,都主要集中在枯枝落叶层(大约在 66%左右),其次为 0~2 cm 层(约 24%左右),2~5 cm 层所占种子比例最小(约 10%左右),并且各层种子比例在两次取样中变化不大(图 2)。云杉种子在土壤种子库中的垂直分布规律与西藏雅鲁藏布江中游河谷砂生槐种群土壤种子库分布比较相似,其种子库中砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)种子约 70%分布都在枯枝落叶层(刘志民等,2002)。

图 2 3 种云杉林下土壤种子库中各层种子在两次取样中所占比例
Fig.2 The proportion of different vertical layers of soil seed bank between two samples in spruce plantations of 30, 60 years old and natural spruce forest
a: 30 年人工林 30 years old spruce plantation b: 60 年人工林 60 years old spruce plantation c: 原始云杉林 Natural spruce forest

3.3 林下幼苗调查

通过林下幼苗调查后发现,该区云杉幼苗一般在6月初开始出现,6月中旬左右达到出苗高峰。3种云杉林下幼苗密度差异很大,60年人工林下幼苗最多,其次为30年人工林,天然林下幼苗数最少。幼苗的存活取决于两个因素:一是幼苗本身的强壮程度,二是生境对其生长的适合度。几类林下幼苗死亡数都比较多,相对而言,自然死亡幼苗数比破坏(如当地居民采菌、采药以及动物践踏等)致死的幼苗数要多,特别是天然林,其林下累计幼苗自然死亡率高达62.80%,说明该区生境适合度对该时期幼苗生长低。截止到2003年9月10日,3种林下累计幼苗总数、死亡数量及其比例见表4。

3种林下虽然下落种子数量较多,但真正转化为云杉幼苗的种子比例很少,各自分别为4.23%、5.05%、2.81%。除了前面讲过的云杉种子因霉烂和动物取食造成种子大量损耗外,其主要原因还有:1)低温影响。通过地表温度表和曲管表进行的定点监测,从12月到翌年5月这期间,地表和地下5 cm深处二者平均温度都不超过5.5℃(未报道),而云杉种子发芽的有效温度为8℃(杨玉坡,1983),低温能显著地推迟和降低云杉种子萌发及幼苗出现¹⁾。同时云杉种子在等待萌发期间也增加了云杉种子腐烂和被捕食的风险。2)与种子雨本身质量较差也分不开。3种云杉林下落种子总体质量都不高,不但种子易霉烂,而且萌发的幼苗不够强壮,抗性较差,容易被风或雨水折断。3)另外,化感作用可能也是云杉种子不能出苗的原因之一(彭少麟和邵华,2001;Hanssen,2003)。

综合种子雨、种子库和幼苗转换数量及比例等几方面来看,60年人工林结实量最大,种子质量也较好,单位面积幼苗绝对数最多,更新潜力最好;其次为30年人工林,天然林最差。在一定龄级范围

内,人工云杉林更新潜力随林龄增加而增加,且经过30年恢复的人工林在天然更新潜力方面比天然林(约150年)要好。

4 讨 论

云杉属植物种子散落都有大小年的现象,而种子年周期又与林分所处的海拔高度和纬度有关,且云杉种子雨量在大小年之间差异非常大(Hanssen,2003)。据观察,在川西地区,云杉种子散落的周期为3~5年,2002年为大年,种子雨量较大,选择该年进行种子雨和土壤种子库研究具有典型性和代表性。

在同一地区,林木结实量及早晚与树种的生物学特性、林分年龄、郁闭度、立地条件和气候条件等密切相关。从本研究结果来看,20世纪80年代营造的人工云杉林(20年)还未达到成熟的结实年龄,目前虽已开始少量结实,但所产生种子多为空粒或劣质种子,其种子数量和质量对森林成功天然更新是无效的,后续调查也并未发现萌发的云杉幼苗则进一步支持了这种结论。在一定龄级范围内,随着云杉林龄的增加,林木自身的营养积累和其它生理代谢过程达到一定水平后,有性繁殖能力增强,种子产量和质量增加。从本文研究来看,云杉林到30年已处于正常结实期。至于云杉结实的最佳林龄为多大,何种林龄云杉结实能力开始下降,由于现有人工林林龄序列的限制,还有待进一步研究。

土壤种子库形成后,动物的搬运、取食、真菌感染、发芽(与温度、湿度、光、化感作用等因素有关)等都是影响种子库动态的因素,而所有这些因素因种子本身状况和生态环境的异质性其影响程度又具差异性。一般地,对于热带、温带森林的一些种类,如水青冈(*Fagus* spp.),栎树(*Quercus*)、槭树(*Abies*)等由于种子肉质,种子易被取食和搬运,取食压力始终

表4 30、60年人工林及天然云杉林下幼苗统计(株·m⁻²)
Table 4 The seedlings demography in spruce plantations of 30, 60 years old and natural spruce forest (seedlings·m⁻²)

林地类型 Stand	累计幼苗总数 The accumulative seedlings	累计破坏死亡数 The accumulative destroyed death-numbers of seedling	累计自然死亡数 The accumulative natural death-numbers of seedling
30年人工林 30 years old spruce plantation	28.57±6.3 ^b	3.85±1.17 ^b (13.47%)	14.57±3.77 ^a (50.99%)
60年人工林 60 years old spruce plantation	39.42±16.21 ^a	9.57±5.48 ^a (24.27%)	16.71±6.12 ^a (42.38%)
天然云杉林 Natural spruce forest	10.75±2.37 ^c	2.01±1.1 ^b (18.60%)	6.75±1.28 ^b (62.80%)

平均数±标准偏差 Means±SD (n=20) 括号内数字为幼苗死亡比例,不同字母表示均值间差异显著 The data in the parentheses are the proportion for dead seedlings accounting for the total, the values sharing the different letters mean differences at p<0.05

1)Wu Y (吴彦). Studies on effects of light and temperature conditions on *Picea asperata* and *Betula albo-sinensis* germination. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报). (accepted)

是土壤种子库种子损耗的首要因子(孙书存和陈灵芝, 2000)。而在本研究中, 腐烂种子占土壤种子库的绝大部分, 成为影响土壤种子库动态的首要因子。造成这种结果的主要原因是由于该区土壤湿度大、土壤微生物活动旺盛、温度低, 再加上云杉种子不具后熟和休眠特性, 种子在高湿度、呼吸作用受阻条件下易遭受霉菌感染和蠕虫侵害而使得大量种子腐烂死亡(Feller, 1998)。另外, 空粒种子在土壤种子库中所占比例也比较高, 动物取食对云杉种子压力较大, 是云杉土壤种子库数量亏损的另一重要原因。但关于影响云杉种子命运的动物种类以及它们的内在关系本研究没有涉及, 还有待今后进一步研究。

一般地, 种子大, 所含淀粉、蛋白质等营养物质多, 有利于种子发芽, 并在同等条件下, 萌发幼苗抵抗不良环境的能力增强(Bonfil, 1998)。而云杉种子较小(一般长为 2.5 ~ 3.5 mm), 虽然种子被动物取食的可能性降低, 但种子萌发根的延伸能力却降低(Aizen & Woodcock, 1996), 往往没有足够能力到达土壤表面和土层中汲取营养。加之, 该区地面温度低, 云杉种子萌发率降低, 萌发被显著推迟, 从而导致种子通过萌发方式而输出种子库的种子比例却很低, 最高仅为 5.05%, 直接影响到云杉幼苗建成和种群更新。

对于大多数木本植物来说, 种子主要都集中在枯枝落叶层。如在埃塞俄比亚的 Rift Valley 封闭生境中木本植物种子库中 82% 的种子都集中在枯枝落叶层(Argaw *et al.*, 1999)。本文研究也发现云杉种子主要都分布在枯枝落叶层, 这主要是云杉种子本身重量比较轻, 种子很难穿过林下根系盘结层或枯枝落叶层构成的厚隔离带。加之, 云杉种子从下落到取样时间间隔不长, 滞留土壤的时间较短, 种子在土壤中尚未充分进行二次扩散。

天然林为该区域的顶极群落, 是涵养水源和水土保持力最高的植被。相对人工云杉林而言, 通常认为它比人工林在结构和功能方面都更趋合理(刘庆, 2002)。但由采伐迹地恢复起来的人工林在生态因子方面(如地面植被盖度、土壤温度、湿度、光照强度、光质、森林地被层等)与天然林发生了较大变化, 这些生态因子及其综合作用都是影响种子萌发和幼苗存活的重要因素。已有研究表明, 由于针叶林凋落物分解缓慢, 相对于人工林而言, 天然林林下地被层更厚, 种子在萌发和幼苗生长过程中, 为了能穿破地被层的机械阻碍不得不分配更多物质和能量用于胚轴生长, 而供子叶和胚根生长的物质和能量相对

较少(Howlett & Davidson, 2003), 结果导致萌发幼苗纤弱而不强壮, 抵抗外界不良环境能力差, 萌发幼苗易霉烂死亡。另外, 由于天然林地面枯枝落叶层一般可达 15 cm 左右, 种子虽能萌发, 但胚根常无法抵达土壤而引起烂根死亡(Nakagawa *et al.*, 2003), 幼苗自然死亡率较高, 天然林与人工林在这些微生境方面的差异对森林更新过程的影响尚需在今后的工作做更深入的探讨。

参 考 文 献

- An SQ (安树青), Lin XY (林向阳), Hong BG (洪必恭) (1996). A preliminary study on the soil banks of the dominant vegetation forms on Baohua mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 41 – 50. (in Chinese with English abstract)
- Argaw M, Teketay D, Olsson M (1999). Soil seed flora, germination and regeneration pattern of woody species in an *Acacia* woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments*, 43, 411 – 435.
- Aizen MA, Woodcock H (1996). Effects of acorn size on seedling survival and growth in *Quercus rubra* following simulated spring freeze. *Canadian Journal of Botany*, 74, 308 – 314.
- Bakker JP (1989). Nature management by grazing and cutting. Dordrecht: Kluwer, 45, 1145 – 1152.
- Bonfil C (1998). The effect of seed size, cotyledon reserves and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *Journal of Ecology*, 85, 79 – 85.
- Cao M (曹敏), Tang Y (唐勇), Zhang JH (张建侯), Sheng CY (盛才余) (1997). Storage and dominants in soil seed banks under the tropical forests of Xishuangbanna. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 19, 177 – 183. (in Chinese with English abstract)
- Collaborating Group for Vegetation of Sichuan (四川植被协作组) (1980). *Vegetation of Sichuan* (四川植被). Sichuan People's Press, Chengdu. (in Chinese)
- Feller MC (1998). Influence of ecological conditions on Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) germinant survival and initial seedling growth in south-central British Columbia. *Forest Ecology and Management*, 107, 55 – 69.
- Grime JP, Simpson RL (1989). *Ecology of Soil Seed Bank*. Academic Press, USA, 1 – 21.
- Hanssen KH (2003). Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 170, 199 – 213.
- Harper JL (1977). *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Howlett BE, Davidson DW (2003). Effects of seed availability, site conditions, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 184, 369 – 383.
- Li CB (李承彪) (1990). *Ecological Study of Sichuan Forest* (四川森林生态学研究). Sichuan Published House of Science & Technology, Chengdu. (in Chinese)
- Liu Q (刘庆) (2002). *Ecological Research on Subalpine Coniferous*

- Forests in China* (亚高山针叶林生态学研究). Sichuan University Press, Chengdu. (in Chinese)
- Liu ZM (刘志民), Zhao WZ (赵文智), Li ZG (李志刚) (2002). Characteristic of the seed bank of *Sophora moorcroftiana* population in the middle reach of Yarlung Zangbo river, Tibet. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 715 – 722. (in Chinese with English abstract)
- Liu JM (刘济明) (2000). A preliminary study on the soil seed bank dynamics of the *Sistylum chinense* community in the Maolan karest forest. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 24, 366 – 374. (in Chinese with English abstract)
- Mary T, Kalin A, Lohengrin C (1999). Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecologia*, 119, 126 – 132.
- Nakagaw M, Kurahashi A, Hogetsu T (2003). The regeneration characteristics of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* on cut stumps in the sub-boreal forests of Hokkaido Tokyo University. *Forest Ecology and Management*, 180, 353 – 359.
- Peng SL (彭少麟), Shao H (邵华) (2001). Research significance and foreground of allelopathy. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 12, 780 – 786. (in Chinese with English abstract)
- Sun SC (孙书存), Chen LZ (陈灵芝) (2000). Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 24, 215 – 221. (in Chinese with English abstract)
- Tang Y (唐勇), Cao M (曹敏), Bai KJ (白昆甲) (2000). Studies on the soil seed bank of fragmental tropical rain forests in Xishuangbanna. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 18, 568 – 571. (in Chinese with English abstract)
- Thompson K, Grime JP (1989). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67, 893 – 921.
- Xu HC (徐化成), Ban Y (班勇) (1996). The distribution of seeds in the soil and the sustainability of the seed bank of *Larix gmelini* in northern Daxinganling mountains. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 20, 28 – 34. (in Chinese with English abstract)
- Yang YP (杨玉坡) (1983). The spruce in China. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 4 (3), 28 – 32. (in Chinese)
- Zhou XY (周先叶), Li MG (李鸣光), Wang BS (王伯荪), Zan QJ (咎启杰) (2000). Soil seed bank in a series of successional secondary forest communities in Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 24, 222 – 230. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：王政权 责任编辑：刘丽娟