

贡嘎山不同林龄峨眉冷杉种子雨及土壤种子库^{*}

陈晓丽^{1,2} 王根绪^{1**} 杨 燕¹ 羊留冬¹

(¹中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所山地环境演变与调控重点实验室, 成都 610041; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 本文采用种子雨收集器、土壤种子库筛选、室内萌发实验及野外实地调查等手段, 研究了贡嘎山海螺沟内不同林龄和海拔分布上下界限的 6 个峨眉冷杉(*Abies fabri*) 林的土壤种子库、种子雨的组成和时空分布特征。结果表明: 土壤种子库分布随土壤深度增加而减少, 主要集中在凋落物层; 在同一海拔, 随着林龄增加, 土壤种子库和种子雨大小先增加再降低, 成熟林达到最大值, 且其完整种子比例最高, 整体质量最好; 不同海拔, 林龄相近的成熟林调查结果显示, 海拔分布上下界限的峨眉冷杉林土壤种子库和种子雨显著小于海拔分布中段的成熟林, 这可能与海拔引起的水热条件差异有关; 峨眉冷杉林的最佳结实阶段在成熟林, 其种子质量好, 且散布后在林下保存得最好; 树种生物学特性和林下微生境可能是主要原因。

关键词 贡嘎山; 峨眉冷杉林; 时空分布; 自然更新

中图分类号 Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)5-1141-07

Seed rain and soil seed bank of *Abies fabri* forests with different ages in Gongga Mountain, Southwest China. CHEN Xiao-li^{1,2}, WANG Gen-xu^{1**}, YANG Yan¹, YANG Liu-dong¹ (¹The Key Laboratory of Mountain Environment Evolution and Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610014, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32** (5): 1141–1147.

Abstract: By the methods of collecting seed rain with traps, sieving soil seed bank, laboratory seed germination experiment, and field investigation, this paper studied the compositions and spatiotemporal distribution features of soil seed bank and seed rain in six *Abies fabri* forests with different ages and at different altitudes in Gongga Mountain of Southwest China. The size of soil seed bank decreased with increasing soil depth, and the seeds mainly concentrated in litter layer. At the same altitudes, the sizes of soil seed bank and seed rain decreased after an initial increase with increasing forest age, and the biggest values were found in mature forests. Moreover, the percentage and the overall quality of intact seeds were the highest in mature forests. At different altitudes, the seed density of soil seed bank and seed rain in the mature forests with similar ages were apparently lower at higher and lower altitudes than at intermediate altitudes, which could be related to the differences of water and heat conditions. It was suggested that mature *A. fabri* forests had the best productive phase, their seed quality was good, and their micro-habitat condition was most suitable for the seed conversation after dispersal, possibly because of the unique biological features of *A. fabri* and its micro-habitat condition.

Key words: Gongga Mountain; *Abies fabri* forest; spatiotemporal distribution; natural regeneration.

^{*} 中国科学院成都山地灾害与环境研究所“一三五”方向性专题(SDS-135-1201)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-EW-309)资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: wanggx@imde.ac.cn

收稿日期: 2012-10-28 接受日期: 2013-02-28

种子雨(seed rain)是指植物种子成熟从母株上降落下来,特定时间和空间内降落的种子量(Howe & Smallwood, 1982)。土壤种子库(soil seed bank)是种子雨的结果,是指埋藏在土壤中或储于土壤表层的、具有活力(能萌发)的种子所组成的储存库(Roberts, 1981)。作为森林生态系统的重要组成部分和植物生活史中重要的阶段之一,土壤种子库在植物种群生态学研究占据重要位置,其时空分布格局的特征对未来气候变化情景下植被组成以及区域生物多样性研究至关重要,更是影响群落自然更新过程中生产力变化的重要因子,已成为目前国际上植物种群生态学和植被生态研究的热点之一(Grime, 1989)。

土壤种子库的研究主要涉及土壤种子库研究方法、分布的时空格局、动态特征、种子库与地上植被的关系及种子的寿命等(Onaindia & Amezcaga, 2000)。杨允菲(1990)对东北松嫩平原碱化草甸星草种子散布的研究及杨允菲和祝玲(1995)对松嫩平原盐碱植物群落种子库比较分析,发现单优群落内种子散布无明显规律及地上植被和土壤种子库中占优势的植物种一致。崔艳等(2010)对腾格里沙漠东南缘天然固定沙地不同微生境下土壤种子库进行研究,发现土壤种子库的组成和密度因距灌丛中心的位置(灌丛下、灌丛边缘和灌丛间)不同而异,且种子密度具物种异质性。有研究认为,围栏封育能提高退化高寒草地土壤种子库的数量,从而对退化草地的恢复有积极影响(邓斌等, 2012)。唐毅和刘志民(2012)总结前人的研究成果,归纳了沙丘生态系统种子库的研究,认为沙丘种子库大小与组成由生态系统类型、部位和深度共同决定;风沙和降水控制着种子库的季节动态和年际变化。关于锦鸡儿属植物的研究,主要依据生境(植物会采取不同的繁殖方法)而将锦鸡儿属植物的繁殖策略分为A、B、C三类(赵晓英和任继周, 2005)。此外,尹华军和刘庆(2005)系统地研究了川西亚高山地区云杉人工林和自然林更新,通过对人工云杉林及天然林的种子雨和土壤种子库的研究,发现在一定龄级范围内,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)好。然而,高寒地区针叶树种土壤种子库和种子雨的关注还较少,贡嘎山地区峨眉冷杉林的土壤种子库和种子雨的研究更是鲜见报道。

峨眉冷杉(*Abies fabri*)是四川盆地西北边缘山

区一种常见的地方性树种,在贡嘎山东坡分布于海拔2800~3600 m(钟祥浩等, 1999),与云杉属、冷杉属的其他树种作为主要建群种共同组成川西亚高山暗针叶林森林类型,其森林更新的早期阶段是关系到这一地区针叶林物种结构与群落成功演替的关键环节。因此,持续的自然更新能力是决定群落演替方向和维持暗针叶林大面积存在的基础。

不同的演替阶段能影响种子雨和土壤种子库组成和大小特征(Young *et al.*, 1987; Thompson, 1992; Dessaint *et al.*, 1997; Kalamees & Zobel, 1998),尤其是在受自然或人为干扰的生态系统中,土壤种子库不同功能型植物群种子的代替更为显著。同时,种子库大小也随演替进行而呈现一定规律的变化,或呈正相关或呈负相关(Wolters & Bakker, 2002; Maza-Villalobos, 2011; Kalamees *et al.*, 2012; Stroh *et al.*, 2012)。不同林龄的林分是处于不同的演替阶段的植物群落,其土壤种子库在群落演替的不同阶段所起到的作用不同。本文通过开展贡嘎山不同林龄和不同海拔的峨眉冷杉林种子雨和土壤种子库的研究,试图:揭示不同林龄和不同海拔峨眉冷杉种子雨和土壤种子库时空分布特征;探寻峨眉冷杉林的最佳结实阶段;明确峨眉冷杉林的自然更新潜力,以期为青藏高原暗针叶林生态系统生物多样性保护、森林保育及资源的可持续利用提供科学依据和数据支撑。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区域位于贡嘎山东坡的海螺沟(29°20'N—30°20'N, 101°30'E—102°15'E),海拔2800~3600 m。6个峨眉冷杉林被选择作为研究对象,分别是相同海拔的4个样地:中龄林(林龄<80年)、近熟林(林龄为120~150年)、成熟林(林龄为160~180年)和过熟林(林龄>200年)。2个海拔上下限的成熟林样地:1)海拔上限,林龄为170~200年,海拔3622 m;2)海拔下限,林龄为180~200年,海拔2832 m(罗辑等, 2003)。该研究区域夏季雨量大且集中,空气相对湿度大;冬季气候寒冷,相对干燥。年均气温3.8℃,最冷月(1月)和最热月(7月)的平均温度分别为-4.3和11.9℃。各样地年均降水量在1940 mm上下且差异不大,年际变化不显著,但季节分布不均匀,60.6%集中在6—12月;年均蒸发量1578.6 mm,年均空气相对湿度90.2%。土壤

类型主要为山地暗棕色森林土。随海拔变化,林地土壤类型有所差异,其中中龄林土壤类型为粗骨土,成熟林(下限)土壤类型为棕壤—暗棕色森林土(张保华等, 2006)。

1.2 研究样地设置及取样方法

2011 年 5 月底,在峨眉冷杉中龄林、近熟林、成熟林和过熟林,及峨眉冷杉分布的海拔上下限 6 个林分内采用样线法,即沿顺坡方向设置 2 条间隔 10 m 长为 50 m 的样线,每条样线上每 5 m 设置一个点,共 10 个点(Wu & Wang, 2001)。在样点直径 1 m 范围内选取小样方(25 cm×25 cm)用于取样,每个样地 20 个。取样时分 4 层(凋落物层、地下 0~2 cm、2~5 cm 和 5~10 cm 层),土样带回实验室风干,用物理分离法筛选出峨眉冷杉种子,每 1 m² 种子数的换算如下:

每 1 m²种子数=土壤内种子总数×16

本研究中 6 个样地共计 12 条样线,中龄林、近熟林、成熟林和过熟林,及海拔分布上下限峨眉冷杉林其编号分别为 5/6、7/8、3/4、1/2、9/10、11/12。样线法示意图如图 1 所示。

1.3 种子雨收集方法及数据收集

种子雨收集框规格为 50 cm×50 cm,框底采用

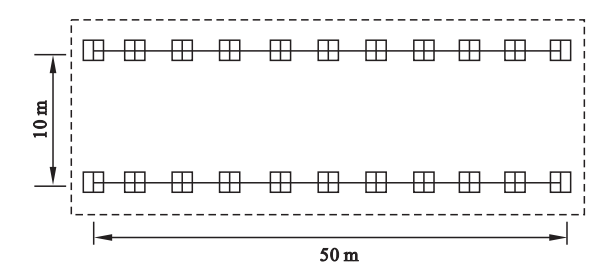


图 1 土壤种子库调查样线法示意图
Fig. 1 Sketch map of sampling lines for soil seed bank survey

2 mm×2 mm 的尼龙网。2011 年 9 月底将收集框布置于 6 个样地,布置时沿样线每 5 m 布置一个,翌年 3 月下旬一次性收集种子雨。收集时,先清除框内的枯枝落叶等杂物,再带回实验室进行水选,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 20 ℃12 h,15 ℃12 h),未萌发种子和漂浮种子剥离种皮,查明受损原因。分别记录峨眉冷杉种子总数、完整种子(能萌发种子)、腐烂种子(用手轻压即破碎)、空粒(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),并分别测定种子千粒重、长、宽、种子含水量及萌发率。种子雨强度(seed rain intensity, SRI)折算为单位面积,用如下公式表示:

$$SRI \text{ (粒} \cdot \text{m}^{-2}) = \frac{\text{样框内种子个数}}{0.25 \text{ m}^2}$$

(0.25 为种子雨收集框的面积)

1.4 数据处理

采用 SAS8.2 统计软件分别对不同林龄和海拔分布上下界限的峨眉冷杉种子雨和土壤种子库的所有指标进行单因素分析(one-way ANOVA),利用 Duncan 检验法检验数据之间的显著性,并用字母法标记,显著水平为 $P<0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 土壤种子库

2.1.1 不同林龄土壤种子库密度及空间分布差异性 由表 1 可知,不同林龄峨眉冷杉林土壤种子库大小依次是:成熟林(180.98±106.45 粒·m⁻²)>近熟林(171.78±135.41 粒·m⁻²)>过熟林(117.6±110.41 粒·m⁻²)>中龄林(94.09±94.28 粒·m⁻²)。即林龄增加(随林分发育程度由低到高),种子库大小先增加而后降低,成熟林达到最大值,说明土壤种子库年际变化较大。

表 1 不同林龄峨眉冷杉土壤种子库密度及其垂直分布特征(粒·m⁻²)
Table 1 Densities and distribution of *Abies fabri* seeds along the soil depth at different-age forests

林分	凋落物层	0~2 cm	2~5 cm	5~10 cm	合计
中龄林	73.26±76.35 (77.86) A/a	19.76±35.79 (21.00) A/b	1.07±3.99 (1.14) A/c	0	94.09±94.28 (100) A
近熟林	121.78±110.62 (70.89) B/a	32.00±42.13 (18.63) B/b	18.00±31.43 (10.48) B/c	—	171.78±135.41 (100) B
成熟林	142.12±97.85 (81.62) B/a	22.59±28.55 (12.97) A/b	9.41±13.51 (5.40) C/c	6.86±16.8 (3.94) A/c	180.98±106.45 (100) B
过熟林	64.80±75.02 (55.10) A/a	25.60±24.55 (21.77) A/b	20.00±41.07 (17.01) D/b	7.20±13.10 (2.41) A/c	117.6±110.41 (100) A
合计	364.80±243.00 a	85.60±60.56 b	36.00±42.29 c	12.00±24.72 d	498.00±327.21

数值为平均值±标准差,n=20;括号内为该部分种子占种子总数的比例(%);大写字母为纵向比较,小写字母为横向比较,不同字母为差异显著,P<0.05。

2.1.2 土壤种子库空间分布格局 海拔分布上下界限峨眉冷杉成熟林的土壤种子库密度及垂直分布如表 2 所示。结合表 1 可知,3 个成熟林样地(林龄相近),随海拔的变化,种子库表现出极显著差异,成熟林土壤种子库远远高于海拔分布上下界限的两个成熟林样地,而成熟林(上限)土壤种子库又显著高于成熟林(下限) ($P<0.05$),种子库大小分别为 (86.86 ± 97.27) 和 (10.67 ± 18.16) 粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。

在土壤垂直方向上,6 种林分的峨眉冷杉土壤种子库的绝大部分分布于凋落物层,总体上呈现随深度增加而急剧减少的趋势(表 1,2)。然而,海拔分布下限的成熟林其土壤种子库主要集中于土壤 0~2 cm 层。此外只有成熟林和过熟林的 5~10 cm 土层中存在种子。

2.1.3 土壤种子库组成 峨眉冷杉林土壤种子库以腐烂和干瘪种子为主,且腐烂种子所占比例均大于干瘪种子;完整种子较少,空粒种子最少(表 3)。

海拔分布下限峨眉冷杉林土壤种子库的完整种子占所有种子数的 50%,是调查的 6 个林分种子库中完整种子比例最高的;其他 5 个林分种子库中完整种子所占比例 15%~30%。

2.2 种子雨

2.2.1 峨眉冷杉种子形态特征 峨眉冷杉种子长椭圆形或卵形,上部具宽膜质翅。该区峨眉冷杉球果 9—10 月成熟,种子一般从每年的 11 月初开始散落,一直到翌年 3 月底才能下落完成,整个时间持续较长,种子主要靠重力传播。

6 种林分种子形态特征如表 4 所示,峨眉冷杉林的年龄和海拔分布不同,各指标均表现出一定差异性,变化趋势并不明显。近熟林和成熟林的含水量和种子萌发率明显高于其他林分,各林分种子形态差异均不明显 ($P>0.05$)。

2.2.2 峨眉冷杉种子雨大小及组分 峨眉冷杉种子雨大小与林龄和分布海拔密切相关。种子雨大小

表 2 海拔分布上下界限峨眉冷杉土壤种子库密度及其垂直分布特征(粒 $\cdot\text{m}^{-2}$)
Table 2 Densities and vertical distribution of *Abies fabri* seeds in soil at altitude-limit up and down

林分	凋落物层	0~2 cm	2~5 cm	5~10 cm	合计
成熟林(上限)	73.14±90.45 (84.20) A/a	11.43±14.09 (13.16) A/b	2.29±5.60 (2.64) A/c	—	86.86±97.27 (100) A
成熟林(下限)	4.27±12.35 (40.02) B/a	6.40±14.07 (59.98) B/a	0 (0.00) B	—	10.67±18.16 (100) B
合计	72.53±98.61 a	17.07±21.44 b	2.12±5.44 c	—	91.73±105.72

数值为平均值±标准差, $n=20$; 括号内为该部分种子占种子总数的比例(%) ; 大写字母为纵向比较, 小写字母为横向比较, 不同字母表示差异性显著, $P<0.05$ 。

表 3 不同林龄和海拔分布上下界限峨眉冷杉土壤种子库组分及其大小(粒 $\cdot\text{m}^{-2}$)
Table 3 Components and sizes of *Abies fabri* seeds in soil at various age and altitude-limit up and down forests

林分	完整种子	干瘪种子	腐烂种子	空粒种子
中龄林	20.56±25.60(21.85) a	25.05±15.04(26.62) a	37.00±31.18(39.32) b	11.49±14.90(12.21) c
近熟林	34.00±35.15(19.79) a	49.73±50.62(28.96) b	69.69±57.75(40.57) c	18.35±18.24(10.68) d
成熟林	57.41±55.44(31.73) a	31.12±15.41(17.20) b	76.38±26.18(42.20) c	16.05±13.44(8.87) d
过熟林	22.4±26.31(19.05) a	29.6±24.33(25.17) b	53.6±49.48(45.58) c	12.00±14.71(10.20) d
成熟林(上限)	13.57±22.98(15.62) a	25.18±27.32(28.99) b	39.68±38.84(45.68) c	8.43±12.80(9.71) d
成熟林(下限)	5.33±9.54(50.00) a	2.13±5.44(19.98) b	2.13±7.98(19.98) b	1.07±3.99(10.04) b

数值为平均值±标准差, $n=20$; 括号内为该部分种子占种子总数的百分比例(%) ; 不同小写字母为横向比较差异显著, $P<0.05$ 。

表 4 不同林龄和海拔分布上下界限峨眉冷杉种子形态特征
Table 4 Morphological characteristics of *Abies fabri* seeds at various age and altitude-limit up and down forests

分别	千粒重(g)	长(mm)	宽(mm)	含水量(%)	萌发率(%)
中龄林	13.79±0.21 a	8.82±0.83 a	3.83±0.47 a	11.94±0.62 a	18.00±4.32 a
近熟林	13.79±0.11 a	8.95±0.94 a	3.85±0.66 a	13.04±0.40 b	18.67±0.94 a
成熟林	14.81±0.14 a	9.02±0.80 a	3.64±0.42 a	12.33±0.46 a	30.67±3.40 b
过熟林	13.80±0.08 a	9.33±0.78 a	3.62±0.41 a	10.74±0.93 a	16.67±2.49 a
成熟林(上限)	14.30±0.43 a	8.70±0.58 a	3.79±0.35 a	12.49±0.28 a	22.00±5.66 a
成熟林(下限)	13.81±0.19 a	8.78±0.64 a	3.53±0.54 a	11.88±0.31 a	15.33±1.89 a

数值为平均值±标准差, $n=20$; 不同小写字母为纵向比较差异显著, $P<0.05$ 。

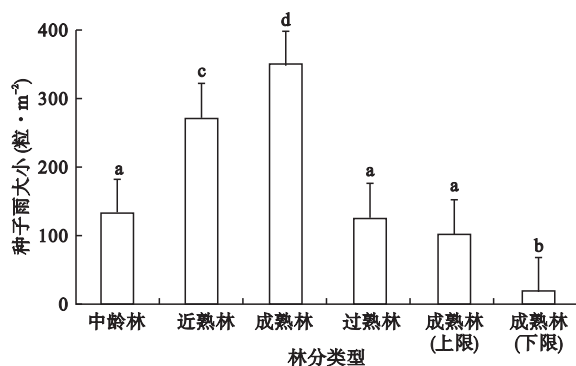


图2 不同林龄和海拔分布上下界限峨眉冷杉种子雨大小
Fig. 2 Sizes of *Abies fabri* seed rain at various age and altitude-limit up and down forests

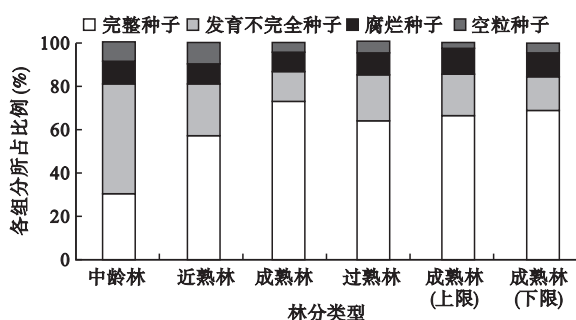


图3 不同林龄和海拔分布上下界限峨眉冷杉种子雨种子组成
Fig. 3 Components of *Abies fabri* seed rain at various age and altitude-limit up and down forests

顺序为成熟林(348 ± 66.15 粒·m⁻²) > 近熟林(272 ± 50.46 粒·m⁻²) > 中龄林(132 ± 36.99 粒·m⁻²) > 过熟林(124 ± 31.13 粒·m⁻²) (图2)。随着林龄的增加,种子雨大小先增加再降低,成熟林达到最大值。对于林龄相近而分布在不同海拔上的3个处于成熟阶段的林分,分布于海拔上限的成熟林显著高于分布下限的成熟林($P < 0.05$),种子雨大小分别为(104 ± 18.44)和(20 ± 4.63)粒·m⁻²,相差约5倍;而二者与分布于海拔中段的成熟林种子雨数量的差异极显著,可见海拔的变化是影响峨眉冷杉种子雨数量的一个重要环境因子。

不同林分种子雨组分存在较大差异,随着林龄的增加,种子雨质量先增加后较缓减少,成熟林最好(图3)。随分布海拔不同,种子雨质量优劣大小呈现为海拔中段的成熟林 > 海拔分布下限成熟林 > 海拔分布上限成熟林。

3 讨论

在同一海拔,随着林龄增加,峨眉冷杉林种子雨

和土壤种子库数量先增加再降低,成熟林达到最大值,且其完整种子比例最高,整体质量最好。这一结果显示峨眉冷杉林的最佳结实阶段在成熟时期,且种子散布后保存得最好。这可能是由于与树种生物学特性和林下微环境条件(土壤温湿度及微生物活动)。中龄林因树龄较小仅有少量结实,且大部分种子质量较差。近熟林虽然已具有较强的有性繁殖能力,能提供较多质量较好的种子,但其仍然次于成熟林。成熟阶段的峨眉冷杉林繁殖能力旺盛,种子雨雨量大,种子保存完善,土壤种子库种子数量多。而过熟林因为经历了成熟期,其结实能力有所下降,并且完全发育种子所占比例相比成熟林和近熟林较小。

林下微生境在土壤种子库中对种子的保存起着至关重要的作用。在中龄林、近熟林和过熟林的土壤种子库中,完整种子所占比例在20%左右(成熟林的超过30%),在其他3种组分中,腐烂种子所占比例最大,其次是干瘪种子,最小为空粒种子,3种组分的总和所占比例均在80%左右(成熟林的为70%左右)。造成这种差异的原因可能是不同发育阶段的峨眉冷杉林开花结实能力不同,中龄林和过熟林的开花结实能力低于成熟林,且种子败育比例高。成熟林群落结构完整,林下微环境异质性高,微生物种群间相互抑制而活动减弱。此外,导致完整种子比例偏低的原因可能有:1)病原体感染种子。种子受病害的影响可能是真菌等微生物引起种子霉烂,如, Wu 和 Wang (2001) 研究发现,闽楠种子在野外的发芽率仅为12%,原因就是手病原体感染后,种子霉烂失去萌芽力。这种情况在相对空气湿度常年保持在90%以上的海螺沟内更容易发生。2)异质生境对种子的影响。这主要体现在林下调落物层通过对微气候、营养循环和化学他感作用的影响或通过物理障碍来影响种子存活,有研究表明凋落物可能对种子存在自毒作用(罗侠等, 2006)。根据贡嘎山站在海螺沟海拔3000 m设立的微型气象站进行的多年观测表明,该地区相对空气湿度为92%,多年平均降雨量1900 mm,潮湿的环境使种子在凋落物层和地表深层发生霉烂而失去萌发能力。3)动物对种子的取食。种子作为繁殖体在生命周期中总是面临各类生物的取食风险,比如啮齿动物和鸟类的取食;在调查过程中注意到,贡嘎山地区动物尤其是鸟类的种类相当多。

峨眉冷杉林的土壤种子库的绝大部分种子集中在凋落物层,这主要是因为峨眉冷杉为针叶树种,其

种子体积小、质量轻,很难穿过林下根系盘结层。同时,海螺沟地区峨眉冷杉林下凋落物层厚度大、分解较慢(罗辑等,2003),形成了机械障碍,一定程度上阻碍了峨眉冷杉种子向凋落物层下土壤输送。相同的结果在另外一些针叶树种的研究也被报道(张希彪等,2009;岳红娟等,2010)。分布于林下凋落物层的这部分种子极难穿透厚实的隔离带而达到土壤表层,慢慢会因为潮湿的环境而腐烂或者被动物取食(孙书存和陈灵芝,2000),这对种子萌发极为不利以至于影响到种群的天然更新。这就解释了为什么土壤种子库种子主要集中于凋落物层,且组成上又以腐烂种子最多的现象。有小部分种子由于动物的搬运或者人为的干扰等外界因素而被带到土壤下层中,由于下层土壤微环境较为稳定,种子可以存活较长时间,海拔分布下限成熟林的种子库便是很好的证明。这部分种子往往形成峨眉冷杉林种群的天然基因库,这对于树种保护及维持生物多样性具有重要意义。

峨眉冷杉种子库大小与许多相关研究所得结论有所不同。导致种子库大小差异的主要原因是研究对象不同(张玲和方精云,2004;尹华军和刘庆,2005;刘彤等,2009;张希彪等,2009;岳红娟等,2010)。此外,研究方法(土壤种子库调查方法、土壤取样深度和样方面积大小)、调查时间(种子雨结束后而种子萌发之前、种子萌发之后而种子雨开始前以及种子萌发高峰期)、统计方法(分离种子的过程中所产生的人为误差)以及区域和地形(气候、坡向、坡度和地形)等差异也均有一定作用。不同研究区域和树种的种子雨雨量是不同的,通过与唐勇等(2000)对西双版纳地区的热带季雨林、岳红娟等(2010)对福建南平大坪村和福州旗山的南方红豆杉、张希彪等(2009)对黄土高原子午岭的油松林、尹华军和刘庆(2005)对川西米亚罗亚高山的云杉林、刘彤等(2009)对黑龙江穆棱的东北红豆杉等相关研究成果进行对比,发现峨眉冷杉种子雨大小在所研究树种中处中偏上级别。

研究发现,位于凋落物层的种子的绝对数量和所占百分比均以成熟林最大,而在土壤2~5 cm和5~10 cm均以过熟林最大,这可能是由于:1)与群落的生产力密切相关。峨眉冷杉种子体积小、质量轻及林内较厚的枯枝落叶,使得绝大部分掉落的种子被截留在凋落物层,而成熟林的生产力最高,在研究的几种林分中被截留在凋落物层的种子数量最

多;2)过熟林降落下的种子一部分可以穿过凋落物层或被动物搬运进入土壤深层等待萌发,但其中也有一部分种子因萌发条件不足而处于休眠状态或由于潮湿的土壤环境而腐烂,这部分种子被长期的保存在土壤深层,并且过熟林经过了高产的成熟期,这部分种子数量自然比成熟林要大得多。

位于海拔分布上下界限的两个林分的土壤种子库和种子雨有自身的特点,异于居中分布的成熟林林分;尤其是种子数量上,低整整一个数量级。森林海拔分布的上限即是林线,关于高山林线的形成机制,目前有很多种假说且尚无统一论,即全球范围内,没有一种假说能解释所有林线格局及其变动的原因。宋洪涛等(2009)综合分析前人的研究成果,将林线的形成机制大致归纳为7种假说,其中繁殖更新障碍假说认为,林线带植物传粉、花粉管生长、种子发育与传播、发芽和幼苗定植受阻,从而阻止林木的更新补充。从本研究可以看出,成熟林峨眉冷杉的结实量应该是最大的,且种子库最大;但在海拔分布上下界限的两种成熟林林分的土壤种子库和种子雨数量上低很多,且成熟林(上限)种子库和种子雨质量较差,种子雨中发育不完全的种子所占比例均在15%以上,从某种角度来说,种子资源限制可能是林线分布格局的形成原因之一。这一假设的正确性有待进一步验证。

致谢 衷心感谢中国科学院贡嘎山高山森林生态系统观测站所有老师和站上工作人员的全力支持!

参考文献

- 崔艳,王新平,潘颜霞,等. 2010. 天然固定沙地不同微生境下土壤种子库差异. 生态学报, **30**(8): 1981-1989.
- 邓斌,任国华,刘志云,等. 2012. 封育三年对三种高寒草地群落土壤种子库的影响. 草业学报, **21**(5): 23-31.
- 刘彤,胡林林,郑红,等. 2009. 天然东北红豆杉土壤种子库研究. 生态学报, **29**(4): 1869-1876.
- 罗辑,程根伟,宋孟强,等. 2003. 贡嘎山峨眉冷杉林凋落物的特征. 植物生态学报, **27**(1): 59-65.
- 罗侠,潘存德,黄闽敏,等. 2006. 天山云杉凋落物提取液对种子萌发和幼苗生长的自毒作用. 新疆农业科学, **43**(1): 1-5.
- 宋洪涛,程颂,孙守琴. 2009. 高山林线形成机制及假说的探讨. 生态学杂志, **28**(11): 2393-2402.
- 孙书存,陈灵芝. 2000. 东灵山地区辽东栎种子库统计. 植物生态学报, **24**(2): 215-221.
- 唐毅,刘志民. 2012. 沙丘生态系统种子库研究现状、趋势与挑战. 植物生态学报, **36**(8): 891-898.

- 唐 勇, 曹 敏, 盛才余. 2000. 西双版纳热带森林土壤种子库的季节变化. 广西植物, **20**(4): 371-376.
- 杨允菲. 1990. 松嫩平原碱化草甸星星草种子散布的研究. 生态学报, **10**(3): 288-290.
- 杨允菲, 祝 玲. 1995. 松嫩平原盐碱植物群落种子库的比较分析. 植物生态学报, **19**(2): 144-148.
- 尹华军, 刘 庆. 2005. 川西米亚罗亚高山云杉林种子雨和土壤种子库研究. 植物生态学报, **29**(1): 108-115.
- 岳红娟, 全 川, 朱锦懋, 等. 2010. 濒危植物南方红豆杉种子雨和土壤种子库特征. 生态学报, **30**(16): 4389-4400.
- 张保华, 何毓蓉, 苗国增, 等. 2006. 贡嘎山东坡亚高山林区土壤结构综合评价. 山地学报, **24**(4): 504-509.
- 张 玲, 方精云. 2004. 秦岭太白山4类森林土壤种子库的储量分布与物种多样性. 生物多样性, **12**(1): 131-136.
- 张希彪, 王瑞娟, 上官周平. 2009. 黄土高原子午岭油松林的种子雨和土壤种子库动态. 生态学报, **29**(4): 1877-1884.
- 赵晓英, 任继周. 2005. 食种子动物对三种锦鸡儿属植物繁殖更新的影响. 生物多样性, **13**(6): 514-519.
- 钟祥浩, 张文敬, 罗 辑. 1999. 贡嘎山地区山地生态系统与环境特征. AMBIO-人类环境杂志, **28**(8): 648-654.
- Dessaint F, Chadoeuf R, Barralis G. 1997. Nine years' soil seed bank and weed vegetation relationships in an arable field without weed control. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 123-130.
- Grime JP. 1989. Seed bank in ecological perspective// Leck MA, Parker VT Simpson RL, eds. *Ecology of Soil Seed Bank*. San Diego: Academic Press.
- Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201-228.
- Kalamees R, Püssa K, Zobel K, *et al.* 2012. Restoration potential of the persistent soil seed bank in successional calcareous (alvar) grasslands in Estonia. *Applied Vegetation Science*, **15**: 208-218.
- Kalamees R, Zobel M. 1998. Soil seed bank composition in different successional stages of a species rich wooded meadow in Laelatu, western Estonia. *Acta Oecologica*, **19**: 175-180.
- Maza-Villalobos S, Lemus-Herrera C, Martínez-Ramos M. 2011. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region Susana. *Journal of Tropical Ecology*, **27**: 35-49.
- Onaandia M, Amezaiga I. 2000. Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. *Forest Ecology and Management*, **126**: 163-172.
- Roberts HA. 1981. Seed banks in soil. *Advances in Applied Biology*, **6**: 1-55.
- Stroh PA, Hughes FMR, Sparks TH, *et al.* 2012. The influence of time on the soil seed bank and vegetation across a landscape-scale wetland restoration project. *Restoration Ecology*, **20**: 103-112.
- Thompson K. 1992. The functional ecology of soil seed banks// Fenner M, ed. *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford: CAB International.
- Wolters M, Bakker JP. 2002. Soil seed bank and driftline composition along a successional gradient on a temperate salt marsh. *Applied Vegetation Science*, **5**: 55-62.
- Wu DR, Wang BS. 2001. Seed and seedling ecology of the endangered *Phoebe bournei* (Lauraceae). *Acta Ecologica Sinica*, **21**: 1751-1760.
- Young KR, Ewel JJ, Brown BJ. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio*, **71**: 157-173.

作者简介 陈晓丽,女,1988年8月生,硕士研究生,主要从事森林生态学和全球生态学研究。E-mail: chenxiaoli_29@126.com

责任编辑 张 敏
