

川西亚高山65年人工云杉林种子雨、种子库和幼苗定居研究

尹华军^{1,2} 程新颖^{1,2} 赖挺¹ 林波^{1,2} 刘庆^{1,2*}

¹中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; ²中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 成都 610041

摘要 川西亚高山人工针叶林已成为亚高山森林的重要组成部分, 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。以川西米亚罗亚高山人工云杉(*Picea asperata*)林(65 a)为研究对象, 对种子雨量年际变化、土壤种子库动态、种子萌发和幼苗定居等更新过程的关键环节进行了连续7年(2002–2008年)的野外观测, 以研究人工云杉林更新潜力及影响其更新的限制因素。结果表明: 该区云杉林种子雨一般从每年的10月初开始下落, 一直到翌年的1月底或2月初结束; 云杉种子散落存在明显的大小年现象, 种子散落周期为4年, 且大小年之间种子产量差异极大; 云杉种子从下落到土壤到种子完全失去活力不到1年时间, 属于Thompson和Grime定义的第II类土壤种子库类型。腐烂死亡和动物取食是土壤种子库损耗的主要因素, 而种子通过萌发真正转化为幼苗的比例非常低, 仅占2002年下落种子总量的3.6%。种子萌发后, 环境筛的作用导致云杉幼苗大量死亡, 尤其是在种子萌发后的一个生长季节内, 其死亡率高达78%。凋落物和苔藓是构成人工云杉林下地表的两种主要地被物类型, 二者占有调查幼苗数量的93%左右; 两种地被物类型上0–2 cm层幼苗存活率最高, 分别占存活幼苗总数的76.07%和86.72%, 随地被物厚度增加, 幼苗存活率呈明显下降趋势, 而幼苗死亡率呈明显升高的趋势, 表明林下地被物厚度也是影响云杉幼苗定居的重要因素。两种地被物对幼苗生长的影响不同, 除株高之外, 分布在苔藓上的云杉幼苗生长参数(地径、分枝数、干重以及干重年增长率)明显高于分布于凋落物上的幼苗, 表明苔藓地被物更有利于云杉幼苗定居。尽管该区大量云杉种子下落, 但由于种子的高损耗率、幼苗的低输出率以及萌发幼苗的高死亡率, 使得人工云杉林下种子通过萌发转为实生幼苗的数量非常少, 最终真正能补充到云杉种群的个体数量非常有限。

关键词 云杉, 人工林, 更新, 种子雨, 土壤种子库, 亚高山针叶林

Seed rain, soil seed bank and seedling regeneration in a 65-year *Picea asperata* plantation in subalpine coniferous, western Sichuan, China

YIN Hua-Jun^{1,2}, CHENG Xin-Ying^{1,2}, LAI Ting¹, LIN Bo^{1,2}, and LIU Qing^{1,2*}

¹Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; and ²Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Biore-source Utilization, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract

Aims *Picea asperata* is one of the keystone spruce species used for reforestation in subalpine coniferous forest of western Sichuan, China. A total of ca. 13 000 hm² of plantations are dominated by this species in this region. Our objective was to assess (a) potential for natural regeneration and (b) critical factors limiting regeneration of this tree species in spruce plantations.

Methods We conducted field studies on the seed rain, soil seed bank dynamics and seedling establishment in a 65-year spruce plantation in Miyaluo subalpine coniferous forest of western Sichuan, China from 2002 to 2008. We used seed traps, sieved to determine the soil seed bank, and recorded seedlings.

Important findings *Pinus asperata* seed rain commonly lasted from early October to the end of January or early February. There was a large annual variation in seed production, with mast years at 4-year intervals. We concluded that seed availability was not a limiting factor for natural regeneration, at least in mast years. The seed bank was transient, with losses from seed decay and seed predation being the two most important factors affecting seed bank dynamics. Only a small fraction of seeds germinated and produced seedlings, e.g., 3.6% in 2002. Higher seedling mortality greatly reduced the total number of germinated seedlings, and few seedlings survived after one growing season. Deep litter and moss were the most common substrates for *P. asperata* regeneration, having 93%

of all germinated seedlings. Most surviving seedlings occurred with a substrate depth of 0–2 cm, and seedling mortality increased with greater depth, suggesting substrate depth is an important constraint on natural regeneration. Seedlings on moss substrate had greater root collar diameter, number of green shoots, estimated dry weight and annual dry weight increment but less height than those on litter substrate. In conclusion, despite a substantial seed production, high depletion of soil seed, low germination and high seedling mortality limit natural regeneration of *P. asperata*.

Key words *Picea asperata*, plantation, regeneration, seed rain, soil seed bank, subalpine coniferous forest

全球原始森林的耗减和世界木材需求的增长, 以及生态环境改善的需要促进了人工林的快速发展(Guariguata & Pinard, 1998), 到2000年全球人工林面积近1.87亿 hm^2 , 占森林总面积的5%左右, 日益成为全球森林的重要组成部分(FAO, 2001)。随着人工林经营管理从过去的单纯强调木材生产转向人工林生物多样性保护和系统的多功能性, 人工林的一些生态学过程, 包括人工林生长和结构、生物多样性保护与恢复、土壤理化与生物学特性、林下乡土树种定居与生长等方面的研究愈发引起学术界的高度重视。一些研究结果表明, 人工林可促进林下乡土植物的定居, 具有良好的保育效应(nurse effect), 这对退化地的生态恢复与重建是一种有效的手段和方法(Ito *et al.*, 2006)。但有关人工林的自然更新能力及系统稳定性与可持续发展等一系列生态学问题仍缺乏系统深入的研究, 尤其缺乏人工林自然更新过程的长期野外监测研究。

川西亚高山针叶林是四川森林的主体, 对于维持长江上游的区域生态安全和促进区域可持续发展具有十分重要的“生态屏障(ecological barrier)”作用(李承彪, 1990)。20世纪初期该区森林被大规模采伐, 随后在皆伐迹地上营造了人工云杉(*Picea asperata*)纯林, 形成了大量的人工针叶林, 目前仅四川省西部高山峡谷区就有100万 hm^2 以上的亚高山人工针叶林, 约占亚高山森林的40%, 已经成为该区森林的重要组成部分(刘庆, 2002)。目前这些人工林大部分已经或接近中龄阶段(较早恢复的人工林已达70年林龄), 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; 如果不能更新, 可采取何种调控措施促进更新, 这将是非常重要的林业与生态建设的现实问题, 对于该森林的可持续经营和管理具有重要意义。

森林天然更新是一个非常复杂和重要的生态

学过程, 主要包括种源(种子产量与散布)、适宜的种子萌发条件和幼苗生长存活、幼树生长及形成的环境(Kitajima & Fenner, 2000)。种子(种子雨或种子库)和幼苗(或幼树)阶段被认为是森林更新过程中最重要和敏感的两个阶段。2002–2008年, 通过对川西米亚罗65年人工云杉林种子雨量年际变化、土壤种子库动态以及种子萌发和幼苗定居等过程的研究, 重点关注凋落物和苔藓两种地被物类型对云杉种子萌发和幼苗生长、存活的影响, 旨在探讨: 1)川西亚高山人工云杉林自然更新潜力如何? 2)初步弄清影响人工林天然更新的主要限制因素, 以期为该区人工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, 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 $31^{\circ}35' \text{N}$, $102^{\circ}35' \text{E}$, 海拔2 850–3 350 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月平均气温为 -8°C , 7月平均气温为 12.6°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的年积温为1 200–1 400 $^{\circ}\text{C}$, 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。土壤以酸性棕壤(亚类)为主。本研究试验点选在米亚罗地区夹壁林场65年云杉人工林内(为该区域目前最为成熟的人工林), 海拔约3 210 m, 林分郁闭度为0.7左右, 平均树高24.2 m, 其面积大约为10 hm^2 。主要乔木树种为川西云杉(*Picea likiangensis* var. *balfouriana*); 灌木层主要有红刺悬钩子(*Rubus aurantiacus*)、红脉忍冬(*Lonicera nervosa*)和五加(*Acanthopanax gracilistyl*); 主要草本为茜草(*Rubia cordifolia*)、银莲花(*Anemone tomentosa*)、羽裂蟹甲草(*Cacalia tangutica*)、珠子七(*Panax japonicus* var. *tenerum*)、卵叶葱(*Allium ovalifolium*)及禾叶蒿草(*Kobresia*

graminifolia)等(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初成熟。本研究从2002年9月下旬在65年人工林布置相关试验。种子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4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个面积为50 cm × 50 cm的种子收集框, 共40个。为避免种子下落反弹以及其他鸟兽的影响, 用4根长1.0 m的细木棒做成支架, 使网底离地面一定高度。同时在每个收集框旁边对称地各布置1个小样方, 每个样地共80个, 其中40个小样方用于土壤种子库取样(50 cm × 50 cm), 另外40个作为永久固定观察小样方(1 m × 1 m), 用于统计林下2003年萌发的云杉幼苗生长和存活动态的持续监测, 调查时间从2003年5月开始, 一直到2008年8月结束, 每年至少调查两次。

2.2 种子雨与种子库调查统计

根据种子产量采取不同的种子雨收集方式, 在种子雨大年, 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; 在种子雨小年, 种子雨收集时间为每个月进行一次, 并最终只统计种子下落的总量。调查收集框时, 先把框内的枯枝落叶和其他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试验(每天25 °C 14 h/10 °C 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、活力种子(能萌发种子)、腐烂种子(用手轻压即破碎)、空粒种子(发育不全种子或因动物及虫害破坏所形成), 并将其折算为单位面积的种子雨强度(SRI), 用如下公式表示:

$$SRI = \text{每个收集框种子数} / (0.25 \text{ m}^2)$$

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(每年的3月份), 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(每年的8月份)。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、活

力种子数、腐烂种子数和空粒种子数。

2.3 幼苗定居过程野外监测

2006年10月, 在65年人工林内沿坡度方向上设置了2条20 m × 100 m的样带(在所设置的样带中分布有3个人为制造的大小约9 m × 8 m的10年左右林窗), 在每条样带中设置20 m × 20 m的大样方4个, 在每个大样方中均匀布设地表面积为1 m × 1 m的小样方50个, 小样方之间间隔约6 m × 6 m, 共设置8个大样方, 400个小样方。在400个小样方内对异质性生境进行调查。调查内容包括: 1) 地被物类型, 主要分为凋落物、苔藓、草本、裸露地表、倒木、裸根、岩石等。调查每个样方内各地被物面积及在样方的比例(以该类型占样方面积5%以上起计) (Kjersti, 2003)。2) 小样方在林下位置, 主要指林窗内、林窗边缘和林冠下。林窗边缘指林冠边缘垂直投影±0.5 m的范围, 在这个范围外的样方处于林窗中, 之内为林下、在±0.5 m范围上为林窗边缘。3) 幼苗调查, 对小样方中出现的所有云杉幼苗进行调查, 包括幼苗株高、地径、年龄、分枝数、地被物类型等; 同时对每株幼苗进行挂牌标记, 测定幼苗所在的地被物类型厚度及土壤水分含量。在2007年7月和2008年7月对上述所有挂牌标记的云杉幼苗的生长与存活情况也进行了调查, 指标同上。

此外, 为了集中观察当年生萌发幼苗的早期死亡情况, 本研究对2007年所有萌发的云杉幼苗(即在2006年种子大年后)进行一一标记, 每隔半个月定期调查云杉实生苗生长和死亡情况及原因, 一直到2008年3月(经历一个生长季与冬季阶段), 调查方法与指标同上。

3 结果和分析

3.1 种子雨散布动态

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月底或2月初结束, 整个持续时间较长, 约4个月。云杉种子降雨历程在不同年份略有差异, 在2002年种子大年, 云杉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和346.21 粒·m⁻², 分别占种子雨总量的32.76%和31.75% (图1A); 而在2006年种子大年, 云杉种子下落高峰期在11月中旬, 共383.34 粒·m⁻², 占总量的54.43% (图1B)。

从表1可以看出, 该区云杉种子散落具有明显

的大小年现象，种子产量年际变化很大，在2002–2007年期间，2002年和2006年为种子大年，种子雨量较大，种子散落周期为4年；而在种子小年云杉种子雨量非常小，仅为2.35粒·m⁻²左右，云杉种子雨总量及各类组分数量与比例见表1。云杉种子雨密度在2004年最低，为2.17粒·m⁻²，而在2002年种子雨密度最高，达到了1 088.16粒·m⁻²。不同组分云杉种子占种子雨总量的比例在两个种子大年之间差异不大。活力种子、腐烂种子和空粒种子云杉活力种子、腐烂种子和空粒种子在2002大年中占种子雨总量的比例分别为70.58%、3.12%和26.31%，而在2006大年中，3种组分占云杉种子雨总量的比

例分别为64.67%、4.31%和31.22%。由于在种子小年云杉种子雨总量非常少，在本研究中我们仅对两个种子大年(2002和2006年)的种子雨、土壤种子库及其随后萌发幼苗的生长和定居过程进行了重点研究。

3.2 土壤种子库动态

在2003和2007年的两次取样中，65年人工林土壤种子库中不同组分数量及其比例见表2（鉴于种子小年种子雨数量少且整体质量差，故在随后的第2年并未进行土壤种子库取样）。

从取样结果(表2)可以看出，种子雨下落后到第一次土壤种子库取样时(2003年3月和2007年3月)，

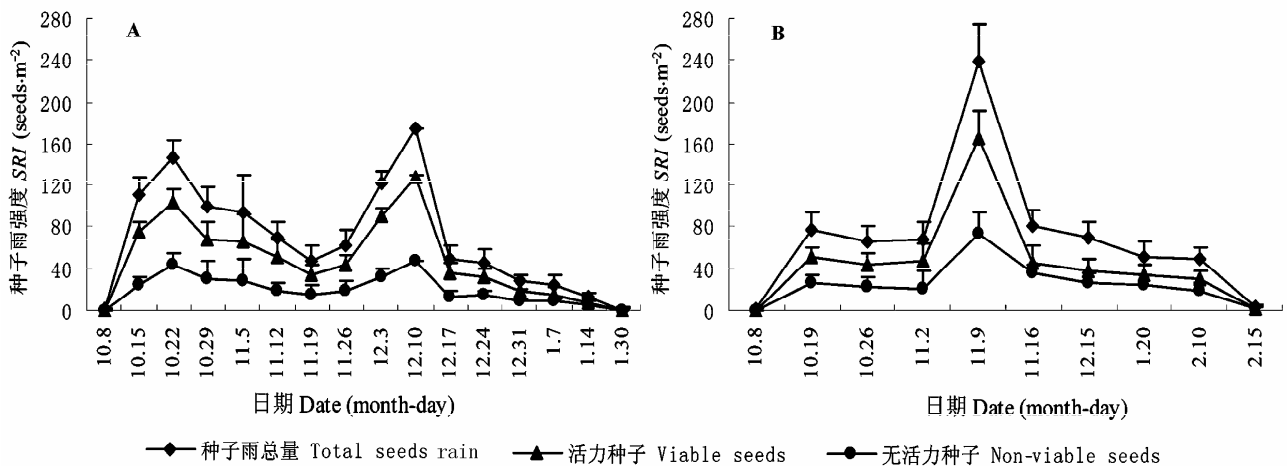


图1 川西65年人工云杉林2002年(A)和2006年(B)种子雨扩散动态(平均值±标准偏差, n = 20)。
Fig. 1 The dispersal dynamics of *Picea asperata* seeds collected in the year of 2002 (A) and 2006 (B) beneath the 65-year spruce plantation of western Sichuan, China (mean ± SD, n = 20). SRI, seed rain intensity.

表1 2002–2007年65年人工云杉林种子雨强度和种子类型的数量变化(粒·m⁻²) (平均值±标准偏差, n = 20)
Table 1 The seed rain densities (seeds·m⁻²) and seed types of *Picea asperata* in the 65-year plantation in 2002–2007 (mean ± SD, n = 20)

年份 Year	组分 Component			
	种子雨总量 Total number of seed rain	活力种子 Viable seeds	腐烂种子 Decayed seeds	空粒种子 Empty seeds
2002	1 088.16 ± 52.34 ^{Aa}	768.06 ± 37.94 ^{Ab} (70.58%)	33.90 ± 5.21 ^{Ad} (3.12%)	286.20 ± 11.19 ^{Ac} (26.31%)
2003	2.35 ± 1.02 ^C	–	–	–
2004	2.17 ± 0.98 ^C	–	–	–
2005	3.44 ± 1.26 ^C	–	–	–
2006	704.28 ± 48.86 ^{Ba}	454.04 ± 28.95 ^{Bb} (64.47%)	30.40 ± 5.47 ^{Bc} (4.31%)	219.84 ± 10.48 ^{Bb} (31.22%)
2007	2.89 ± 1.08 ^{Ca}	–	–	–

括号内数字为该类种子占种子雨总量比例。不同大写字母表示同一栏数据间差异显著，而不同小写字母表示同一行数据间差异显著。–，无数据。

The data in the brackets are proportion of different seed types accounting for the total seed rain. In a row followed by the same lowercase superscript are not significantly different at *p* < 0.05 level from each other, and those in a column followed by the same uppercase superscript within the same sampling are not significantly different among the three stands at *p* < 0.05 level. –, no data.

表2 65年人工云杉林土壤种子库密度和种子类型在两次取样中所占的数量及比例(粒·m⁻²) (平均值±标准偏差, n = 20)**Table 2** The soil seed bank densities and seed types of *Picea asperata* in March 2003 and 2007 (after seed rain) and August 2003 and 2007 (after soil seed germination) in the 65-year plantation, respectively (mean ± SD, n = 20)

年份 Year	种子总数 Total number of seeds	活力种子 Viable seeds	腐烂种子 Decayed seeds	空粒种子 Empty seeds
2003				
3月 March	1 065.6 ± 88.06 ^{Aa}	609.6 ± 55.23 ^{Ba} (57.20%)	139.6 ± 15.31 ^{Cc} (13.04%)	316.4 ± 25.00 ^{Ca} (29.76%)
8月 August	872.8 ± 77.12 ^{Aa}	0 ^{Cc}	564.5 ± 55.16 ^{Aa} (66.68%)	308.3 ± 26.56 ^{Ba} (33.32%)
2007				
3月 March	649.4 ± 65.44 ^{Ab}	365.1 ± 38.18 ^{Bb} (56.35%)	92.2 ± 14.89 ^{Cc} (14.15%)	192.1 ± 20.59 ^{Bcb} (29.59%)
8月 August	480.5 ± 44.54 ^{Ab}	0 ^{Cc}	302.8 ± 26.98 ^{ABb} (63.01%)	177.7 ± 19.62 ^{Bb} (36.99%)

括号内数字为该类种子占种子总量比例。不同大写字母表示同一栏数据间差异显著, 而不同小写字母表示同一行数据间差异显著。

The data in the brackets are proportion of different seed types accounting for the total seed number. In a row followed by the same uppercase superscript are not significantly different at $p < 0.05$ level from each other, and those in a column followed by the same lowercase superscript within the same sampling are not significantly different among the three stands at $p < 0.05$ level.

林下土壤种子库大小与当年的种子雨总量相比, 数量上都存在一定的损耗, 其原因主要有以下几方面: 1)动物的取食和搬运; 2)种子腐烂; 3)方法的局限性影响了最终的统计结果。关于种子损耗的具体原因, 作者在另外一篇文章中已有详细的阐述(尹华军和刘庆, 2005)。

人工云杉林下土壤种子库大小在2003和2007年存在明显差异, 其中又以2003年林下土壤种子库密度最大。这与2002年种子雨总量最大有密切关系。到土壤种子库第二次取样时(2003年8月和2007年8月), 林下土壤中都无完好的云杉种子。云杉种子从开始下落(头年的10月)到完全失去活力整个时间间隔不到1年, 种子库持续时间较短, 说明云杉土壤种子库属于Grime和Thompson (1989)定义的第II类型。云杉种群专一性地通过前一年的种子散布进行有性繁殖, 因而种子大年的发生对云杉种群更新和动态具有至关重要的生态学内涵(Masaki *et al.*, 1998), 这也是本研究选择两个种子大年进行云杉更新过程研究的重要原因。

3.3 种子萌发和幼苗定居过程

3.3.1 云杉种群更新动态

任何种子种群都赋予了植被更新的基础。种子通过扩散达到地面, 输入种子库, 再萌发被补充到植物群落中去, 这是种群生活史的一个重要环节。种子种群更新动态可以划分为以下几个阶段: 种子生产、散布、贮藏、萌发以及幼苗建成。本研究从2002年云杉种子下落开始, 一直到2008年8月结束, 通过对土壤种子库动态, 随后幼苗萌发、生长及其存活的长期野外监测, 以种子雨数量代替种子的产

量、贮藏种子以土壤种子库中的种子数量计算, 得出65年人工云杉林下云杉种子种群更新程序图(图2)。

通过林下幼苗野外调查发现, 该区云杉幼苗一般在6月初开始出现, 6月中旬达到出苗高峰。65年人工云杉林虽然在种子大年下落的种子数量较多, 但真正转化为云杉幼苗的种子比例很少, 2003年林下萌发的幼苗数为39.2株·m⁻², 仅占2002年种子总量的3.60%。当年生萌发云杉幼苗经历一个生长季和冬季后, 到2004年4月时, 云杉幼苗数量从之前的39.2株·m⁻²减少到8.62株·m⁻², 大量云杉幼苗集中在这段时间死亡。在幼苗向幼树转化的过程中, 环境筛的筛选和过滤进一步导致云杉幼苗死亡和损耗, 到2008年8月存活幼苗数量仅为0.44株·m⁻², 占2002年云杉种子总量的0.04%。

此外, 我们将65年人工云杉林与该区天然林自然更新过程中各阶段的转化率进行了比较分析, 两种林分由种子雨降落到土壤中完好种子的保存率分别为66.5%和57.2%, 土壤种子库中种子萌发率分别为4.8%和5.1%, 种子萌发到幼苗的转化率分别为2.3%和0.04%, 幼苗形成幼树的转化率分别为0.073 4%和0.001 2% (林波, 未发表)。因此, 就种子雨、种子库及幼苗转化数量及比例等几方面, 65年人工云杉林更新潜力较该区天然林略高, 表明它具有更好的自然更新潜力, 然而在随后的森林更新过程中, 由于受人工林环境对幼苗生长更为强烈的过滤和筛选作用, 经过6个生长季节以后, 人工云杉林下幼苗的定居率反而较天然林低, 使得人工云杉林最终的更新结果不如天然林。

3.3.2 林下云杉幼苗的分布格局

通过对人工林下云杉幼苗的分布格局调查发现, 林下不同位置幼苗分布具有较大差异(图3), 其中林冠下分布的幼苗数量最多, 共计为412株, 幼苗密度为 $1.03 \text{株}\cdot\text{m}^{-2}$; 林窗边缘分布的云杉幼苗数量次之, 为147株, 幼苗密度为 $0.37 \text{株}\cdot\text{m}^{-2}$; 林窗幼苗数量最少, 仅为104株, 幼苗密度为 $0.26 \text{株}\cdot\text{m}^{-2}$ 。吴彦等(2004)对不同环境条件下云杉种子萌发的研究表明, 透光率在10%–70%之间内云杉种子的萌发率均无明显差异。通过野外光强测定表明, 人工云杉林林窗、林窗边缘和林冠下透光率分别为66%、35%和24%, 人工林下光环境的差异并不会影响云杉种子的萌发, 研究结果初步证明了人工云杉

林下云杉种子萌发和幼苗早期分布与人工林光环境的异质性并无直接关系。这与Hunzeker和Brang (2005)对阿尔卑斯山云杉林更新的调查结果相似, 他们发现挪威云杉(*Picea abies*)幼苗的分布与在林窗和林冠下所处的位置无关, 而与林下地被物类型密切相关。我们进一步对人工林下不同位置土壤种子库进行分析后发现, 土壤种子库中的云杉种子的总量以及成熟有效种子数量均表现为林冠下>林窗边缘>林窗(表3), 表明人工林下不同位置土壤种子库中保存的云杉种子的数量和质量可能是形成林下幼苗分布格局的重要原因。考虑到人工林下的异质光生境并不是影响云杉幼苗萌发和早期分布的主要原因, 在本研究中仅重点关注了人工林林下地

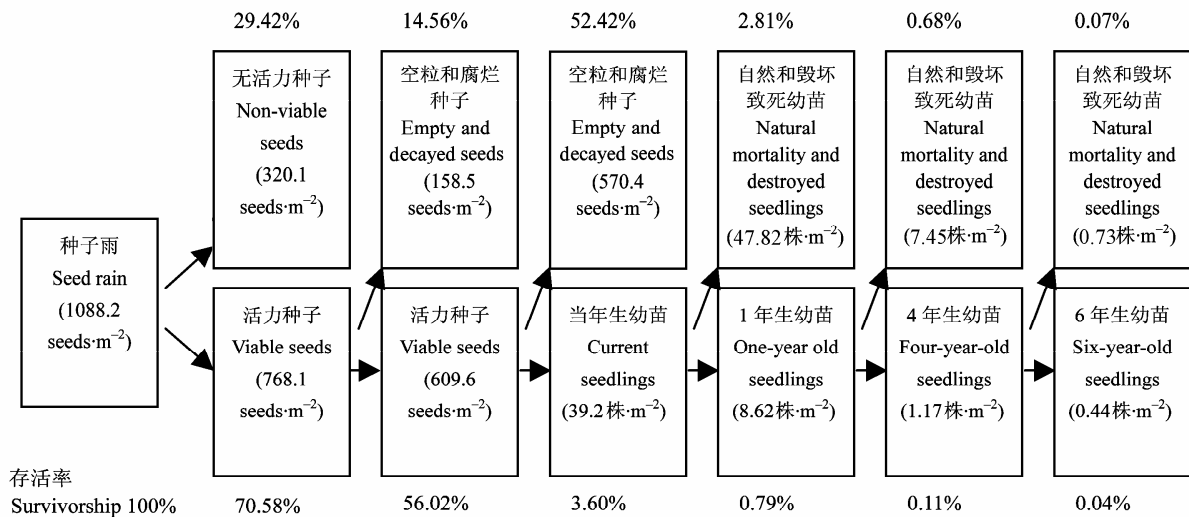


图2 65年人工云杉林种子更新程序图。

Fig. 2 The flow chart of seed regeneration of the 65-year plantation of *Picea asperata*.

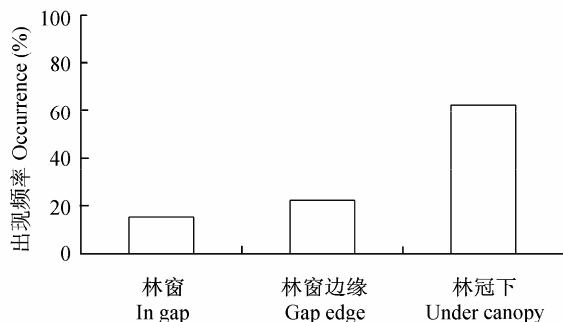


图3 65年人工云杉林的林窗、林窗边缘、林冠下3种生境下云杉幼苗的分布。

Fig. 3 Seedling distribution in relation to canopy cover in the 65-year plantation of *Picea asperata*. $n = 104$ for in gap, 147 for canopy edge and 412 for under canopy.

地被物结构、组成和厚度等对云杉种子萌发和幼苗定居的影响。

3.3.3 林下地被物类型与幼苗分布

从图4可以看出, 凋落物和苔藓是构成人工云杉林下地表的两种主要地被物类型, 占调查样方总面积的70%左右, 而其他几种地被物类型的面积总和仅占调查样方总面积的30%左右。通过对2007年当年生萌发云杉幼苗的调查发现, 这两种地被物上分布着人工林下绝大部分数量的云杉幼苗, 二者占调查样方内所有幼苗数量的93%左右。进一步将每种地被物类型上出现的当年生云杉幼苗折算为单位面积, 不同地被物类型幼苗密度存在较大差异, 幼苗密度由高到低的顺序依次为: 苔藓($14.14 \text{株}\cdot\text{m}^{-2}$)

m^{-2}) >凋落物($11.26 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$) >倒木($9.12 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$) >矿质土($2.38 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$) >草本($0.92 \text{株} \cdot \text{m}^{-2}$), 表明云杉幼苗对苔藓地被物类型表现出明显的偏好性。

3.3.4 苔藓和凋落物对当年生云杉幼苗存活的影响

鉴于凋落物和苔藓为该区人工云杉林下最为重要和具代表性的两种地被物类型, 在研究中我们进一步重点分析了两种地被物厚度及其土壤水分含量对当年生萌发云杉幼苗早期更新阶段生长和存活的影响。从表4可以看出, 到2007年11月时, 凋落物和苔藓两种地被物上的当年生萌发幼苗大量死亡, 存活数量分别为422株和354株, 存活率分别为44%和48%; 存活的云杉幼苗主要集中在0–2 cm厚度, 分别占总存活云杉幼苗数量的76.07%和86.72%; 随着地被物厚度增加, 云杉幼苗存活率呈明显下降趋势, 幼苗死亡率主要集中在2–4 cm以及

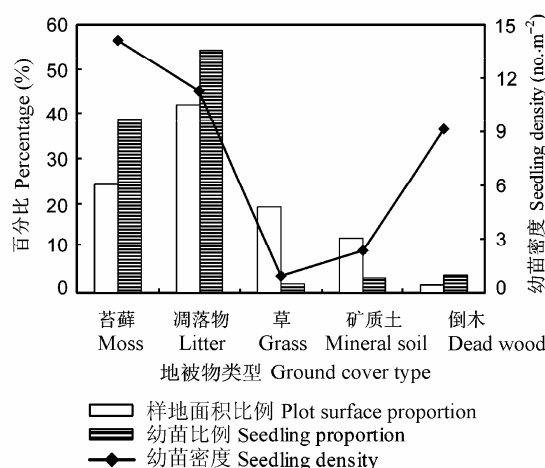


图4 65年人工云杉林内地被物类型分布及其与云杉幼苗萌发的关系。

Fig. 4 Seedling occurrence in relation to ground cover type in the 65-year plantation of *Picea asperata*. Total plot area = 200 m², total seedling number = 1 770.

表3 2007年65年人工云杉林林冠、林窗、林窗边缘3种生境下的土壤种子库密度及种子类型的数量及比例(粒·m⁻²) (平均值±标准偏差, n = 20)

Table 3 The soil seed bank densities of *Picea asperata* with the position in relation to canopy cover in the 65-year spruce plantation in 2007 (mean ± SD, n = 20)

	林窗 In gap	林窗边缘 Canopy edge	林冠下 Under canopy
活力种子 Viable seeds	80 ± 33.78 ^a (19.75%)	121 ± 52.6 ^{ab} (17.36%)	207 ± 87.54 ^b (24.47%)
腐烂种子 Decayed seeds	160 ± 24 ^a (39.51%)	321 ± 90.2 ^b (46.1%)	332 ± 71.11 ^b (39.24%)
空粒种子 Empty seeds	165 ± 40.58 ^a (40.74%)	255 ± 101.1 ^a (36.59%)	307 ± 97.07 ^a (36.29%)
种子总数 Total number of seeds	405 ± 42.51 ^a	697 ± 83.74 ^b	846 ± 190.48 ^b

括号内数字为该类种子占种子总量比例。不同小写字母表示不同生境中均值差异显著($p < 0.05$)。

The data in the brackets are proportion of different seed types accounting for the total seed number. Different letters within the row indicate significantly different among means at $p < 0.05$ level.

表4 苔藓和凋落物两种地被物类型厚度及其水分含量对当年生萌发云杉幼苗存活的影响(2007年7月至11月)

Table 4 Effects of thickness and water content of ground cover types (i.e. litter and moss) on seedling survivorship from July to November 2007 in the 65-year-old coniferous plantation forest of *Picea asperata* (total plot area = 200 m²)

地被物类型 Ground cover type	存活幼苗 Survived seedlings	自然死亡幼苗 Natural seedling mortality	破坏幼苗死亡 Destroyed seedlings	土壤湿度 Soil moisture (%)
凋落物厚度 Litter thickness				
0–2 cm	321 (76.07%)	22 (5.80%)	10 (6.37%)	15.41%
2–4 cm	97 (22.99%)	242 (63.85%)	78 (49.68%)	9.30%
> 4 cm	4 (0.95%)	115 (30.34%)	69 (43.95%)	7.16%
幼苗总数 Total number of seedlings	422	379	157	–
苔藓厚度 Moss thickness				
0–2 cm	307 (86.72%)	52 (20.39%)	30 (22.56%)	11.72%
2–4 cm	35 (9.88%)	80 (31.37%)	38 (28.57%)	11.30%
> 4 cm	12 (3.39%)	123 (48.33%)	65 (48.72%)	10.02%
幼苗总数 Total number of seedlings	354	255	133	–

括号内数字为该类幼苗占幼苗总量比例。

The data in the brackets are proportion of seedling types accounting for the total number of seedlings.

表5 65年人工云杉林下苔藓和凋落物两种地被物类型幼苗生长参数(平均值±标准偏差)

Table 5 Seedling growth parameters in relation to ground cover type (i.e. litter and moss) in the 65-year plantation of *Picea asperata* (mean ± SD)

生长参数 Growth parameter	株高 Height (cm)	地径 Diameter at ground height (mm)	分枝数 Number of green shoots	干重预测值 Estimated dry weight (mg)	干重年增长率 Annual dry weight increment (%)	株高年增长率 Annual height increment (%)
2006年10月 October, 2006						
苔藓 Moss (<i>n</i> = 304)	3.59 ± 1.86	0.61 ± 0.35	0.07 ± 0.12	61.98 ± 32.34	–	–
凋落物 Litter (<i>n</i> = 158)	3.72 ± 1.42	0.59 ± 0.39	0.06 ± 0.16	56.85 ± 29.90	–	–
2007年10月 October, 2007						
苔藓 Moss (<i>n</i> = 202)	4.82 ± 1.95	0.69 ± 0.42	0.22 ± 0.89	65.39 ± 35.27	5.50%	34.27%
凋落物 Litter (<i>n</i> = 111)	4.92 ± 1.75	0.63 ± 0.37	0.13 ± 0.68	59.46 ± 32.16	4.59%	32.25%
2008年10月 October, 2008						
苔藓 Moss (<i>n</i> = 131)	5.08 ± 1.86	0.80 ± 0.49	0.52 ± 0.47	79.72 ± 45.38	21.91%	5.39%
凋落物 Litter (<i>n</i> = 66)	5.23 ± 1.92	0.66 ± 0.48	0.36 ± 0.82	65.43 ± 40.06	9.89%	6.30%

干重线性回归方程 $y = -0.0441 + 0.01003x_1 + 0.08148x_2 + 0.01833x_3$ ($R^2 = 0.740$, $p < 0.0001$, $n = 200$), 其中 x_1 为株高, x_2 为地径, x_3 为分枝数。括号内数值代表两种地被物上存活的云杉幼苗数量。

The linear regressions equation between seedling dry weight (Y) and height (x_1), root collar diameter (x_2) and number of green shoots (x_3) is $y = -0.0441 + 0.01003x_1 + 0.08148x_2 + 0.01833x_3$ ($R^2 = 0.740$, $p < 0.0001$, $n = 200$). The data in the parentheses are the total number of survived *P. asperata* seedlings distributed in two ground cover types.

> 4 cm 厚度, 分别占死亡幼苗总数的91%和87%, 表明该区人工林林下厚的地被物是抑制云杉幼苗更新的一个重要原因。

3.3.5 苔藓和凋落物对云杉生长的影响

为进一步分析苔藓和凋落物两种地被物类型对云杉幼苗定居过程的影响, 在本研究中, 我们在2006–2008年期间对两种地被物上出现的所有云杉幼苗(1–6年生)生长参数进行测定。结果发现, 两种地被物类型对云杉幼苗生长的影响有所不同。分布苔藓地被物上的云杉幼苗生长参数(地径、分枝数、干重以及干重年增长率等)明显高于凋落物上生长的云杉幼苗, 随着时间的推移, 二者之间的差距进一步增大; 两种地被物对幼苗株高的影响刚好与前面的其他生长参数相反, 即生长在凋落物上的云杉幼苗株高平均值明显大于分布在苔藓层上的云杉幼苗株高平均值, 两种地被物对云杉幼苗株高年增长率无明显影响(表5)。

4 讨论

云杉属植物种子散落有大小年的现象, 其种子散落的周期一般为3–5年, 且种子雨总量在大小年之间差异非常大, 类似的种子雨散布格局在其他云杉属研究中已有报道(Hannsen, 2003), 本文选择两个种子大年(2002和2006年)进行种子雨、种子库以及幼苗定居过程的研究具有典型性和代表性。从研

究结果来看, 经过65年恢复的人工云杉林已处于正常结实期, 其种子数量与质量具备天然更新的物质基础。因此, 仅从种源考虑, 经过一定恢复阶段的人工云杉林已具备一定的天然更新潜力。

虽然下落的种子数量较多, 但真正通过种子萌发转化为幼苗的种子比例非常低, 仅占2002年下落种子总量的3.6%, 这直接影响到云杉幼苗的建成和种群更新。造成云杉种子/幼苗转化率极低的主要原因如下: 1) 种子霉烂和动物取食造成大量种子被损耗。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), 成为影响土壤种子库动态的首要因素。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也较大, 是造成云杉土壤种子库数量损耗的另一重要因素, 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, 有待今后进一步研究。2) 低温影响。通过地表温度表和曲管表进行的野外定点监测表明, 从12月到翌年5月, 地表和地下5 cm深处二者平均温度都不超过5.5 °C, 而云杉种子发芽的有效温度为8 °C (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(吴彦等, 2004); 同时种子在土壤中等待萌发期间也增加了种子腐烂和被捕食的潜在风

险。3)与云杉种子本身特性有关。一般地,种子大、所含淀粉和蛋白质等营养物质多,有利于种子发芽,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,重量为2–3 mg),人工云杉林下难于分解的针叶凋落物地被层极不利于种子萌发和出苗。4)另外,化感作用可能也是导致种子/幼苗转化率的原因之一(彭少麟和邵华, 2001)。我们在相关的研究中也发现了类似的结果,人工云杉林下单一针叶凋落物水浸液不仅显著降低了种子萌发率,而且通过降低萌发幼苗根尖的分生区、伸长区以及根毛区的生长而显著抑制了云杉幼苗的生长和发育(胡蓉等, 2010)。

种子萌发出苗后,由于环境筛的作用云杉幼苗进一步死亡和损耗,尤其是在幼苗萌发后的一个生长季节内,大量萌发的云杉幼苗在此阶段死亡,其主要原因有以下几方面: 1)人工林郁闭林冠层导致的光环境、动物践踏以及人为破坏等因素均导致大量幼苗死亡,作者在另外一篇文献中对此已有较详细的讨论(尹华军和刘庆, 2005); 2)林下难以分解的针叶地被层不利于种子萌发和幼苗生长。除了前面讲过的因针叶凋落物强烈的化感作用导致云杉幼苗死亡外,另外一个重要原因就是林下厚凋落物地被层的物理阻碍。据我们2003年的调查发现,由于单一的针叶林凋落物分解缓慢,65年人工云杉林下地被层平均厚度约为4.5 cm,凋落物量高达 $3.64 \times 10^4 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$,构成一个较厚的隔离带。林下厚地被层对萌发幼苗的物理影响主要表现在以下两方面: (1)云杉种子较小,种子萌发根的延伸能力较低(Aizen & Woodcock, 1996);同时由于云杉属于浅根系树种,种子虽能萌发,但胚根常无法抵达土壤获取生长所需要的养分和水分而引起烂根死亡(Mori *et al.*, 2004); (2)云杉种子在萌发过程中,为了冲破厚地被层的机械阻碍不得不分配更多的物质和能量用于上胚轴延长生长,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,捕光、吸取养分和水分能力降低,抵抗外界不良环境能力差,萌发幼苗易霉烂死亡(Ellsworth *et al.*, 2004)。通过比较分析苔藓和凋落物两种类型地被物上分布的云杉幼苗生长参数也找到类似的佐证,即分布于凋落物上的云杉幼苗株高明显高于生长于苔藓上的幼苗,而凋落物上的幼苗地径则明显低于生长于苔藓上的幼

苗。

总之,尽管该区近中龄阶段的人工云杉林下有大量种子下落,但由于种子的高损耗率、幼苗的低输出率以及萌发幼苗的高死亡率使得人工林下种子通过萌发转为幼苗的数量非常低,再加上幼苗向幼树阶段过渡时,环境筛的淘汰作用(空间、资源竞争等)更为剧烈,导致存活幼苗进一步死亡,经过6个生长季节后,到2008年8月统计发现,60年人工云杉林幼苗存活数量仅为 $0.44 \text{ 株}\cdot\text{m}^{-2}$,转化率仅为0.04%,最终真正能补充到云杉种群中的个体数量非常有限。需要说明的是,由于萌发幼苗在野外常消失而未留下死亡线索,加之在自然条件下通常是多种环境因素的综合作用引起幼苗死亡,故不能将其简单归为某一种原因。因此,在野外条件下想要真正弄清幼苗死亡的原因非常困难。在本研究中我们通过野外监测,结合室内研究结果将可能导致云杉幼苗死亡的原因进行了简单归类,对该区人工林的可持续经营管理具有重要的生态学内涵。此外,天然林作为该区域的顶级群落,是涵养水源和水土保持力最高的植被类型。相对于人工林而言,通常认为它比人工林在结构和功能方面更趋于合理,但由采伐迹地恢复的人工林在生态因子(如植被盖度、土壤温湿度、光强、地被物类型、厚度等)方面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云杉种子萌发和幼苗定居的重要因素,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机制及需要采取的相应调控措施尚需在今后的研究工作中作更深入的探讨。

致谢 国家自然科学基金(30800165)、国家科技支撑计划重点项目(2008BAD98B06)、中国科学院“西部之光”人才计划项目和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-066)资助。感谢万福利、秦纪洪和蒋先敏等在野外调查工作中给予的帮助。

参考文献

- 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.
- 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)

- 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.
- 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)
- Ellsworth JW, Harrington RA, Fownes JH (2004). Seedling emergence, growth and allocation of oriental bittersweet: effects of seed input, seed bank, and forest floor litter. *Forest Ecology and Management*, 190, 255–264.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (2001). *State of the World's Forests*. <http://www.fao.org/docrep/003/y0900e/y0900e00.htm>. Cited April 2010.
- 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.
- Guariguata MR, Pinard MA (1998). Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management*, 112, 87–99.
- Hanssen KH (2003). Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 170, 199–213.
- 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.
- Hu R (胡蓉), Lin B (林波), Liu Q (刘庆) (2010). The effects of forest gap and litter on the early regeneration of *Picea asperata* plantations. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), in press. (in Chinese with English abstract)
- Hunziker U, Brang P (2005). Microsite patterns of conifer seedling establishment and growth in a mixed stand in the Southern Alps. *Forest Ecology and Management*, 210, 67–79.
- Ito S, Ishigami S, Mitsuda Y, Buckley GP (2006). Factors affecting the occurrence of woody plants in understory of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantations in a warm-temperate region in Japan. *Journal Forest Research*, 11, 243–251.
- Kitajima K, Fenner M (2000). Ecology of seedling regeneration. In: Fenner M ed. *The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, UK. 331–359.
- Kjersti HH (2003). Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 180, 199–213.
- Li CB (李承彪) (1990). *Ecological Study of Sichuan Forest* (四川森林生态学研究). Sichuan Publishing 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)
- Mary T, Kalin AA, Lohengrin C (1999). Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecologia*, 119, 126–132.
- Masaki T, Tanaka H, Shibata M, Nakashizuka T (1998). The seed bank dynamics of *Cornus controversa* and their role in regeneration. *Seed Science Research*, 8, 53–63.
- Mori A, Mizumachi E, Osono T, Doi Y (2004). Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 196, 287–297.
- 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)
- Wu Y (吴彦), Liu Q (刘庆), He H (何海), Lin B (林波), Yin HJ (尹华军) (2004). Effects of light and temperature on seed germination of *Picea asperata* and *Betula albosinensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 15, 2229–2232. (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), 28–32. (in Chinese)
- Yin HJ (尹华军), Liu Q (刘庆) (2005). Seed rain and soil seed bank of *Picea asperata* in subalpine spruce forests, Western Sichuan, China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 108–115. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 刘世荣 责任编辑: 李 敏