

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2021.02.017

西藏工布自然保护区高山松林土壤种子库空间分布动态特征

高 邾^{1,2,3}, 李照青⁴, 卢 杰^{1,2,3*}, 李江荣^{1,2,3}, 郑维列^{1,2,3}

(1. 西藏农牧学院高原生态研究所, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏 林芝 860000; 3. 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏 林芝 860000; 4. 西藏绿景生态工程咨询有限公司, 西藏 拉萨 850000)

摘要: [目的] 旨在深入了解高山松林的土壤种子库现状, 为高山松林的保护及合理经营提供科学依据。[方法] 本研究以工布自然保护区不同地点的高山松林为研究对象, 采用野外调查采样和室内试验分析相结合的方法, 对高山松林土壤种子库的空间分布格局进行系统的研究。[结果] (1) 不同时期各样点高山松林土壤种子库的种子密度总体上在东、南、西、北四个水平方向上差异不显著 ($P > 0.05$), 但随着取样时间的变化, 东久样点各时期高山松林土壤种子库的种子密度呈递减趋势, 而林芝样点和比日神山样点随着取样时间的改变, 其各时期高山松林土壤种子库的种子密度先增加后减少。(2) 随着与母树水平距离的增加, 种子密度逐渐变小, 即 $1\text{ m} > 3\text{ m} > 5\text{ m}$, 呈现出明显的近母树分布趋势。不同时期各样点高山松林土壤种子库密度均表现为: 比日神山 > 林芝 > 东久。(3) 随着土壤深度的增加, 种子数量逐渐减少, 枯落物层和 $0\sim 2\text{ cm}$ 土层分布了总量 89% 以上的种子。(4) 总体上, 高山松林的土壤种子库种子密度随海拔的升高而增大; 但从东久和林芝样点分开看, 各山体均表现为: 山腰 < 山顶及山脚, 即呈“V”字型。(5) 土壤种子库中被虫蛀的种子数量最多, 占种子总量的 35% 以上, 随着采样时间的变化, 霉变种子数量逐渐增加, 完好种子比例降低, 有活力种子的数量极少, 仅占种子总量的 1.43%, 且 73.38% 的有活力种子储存在枯落物中。[结论] 高山松林土壤种子库在不同时期各样点不同方位分布无明显差异, 而在距母树不同距离和不同土壤深度有明显分布规律, 主要是由种子自身特性和外界风等因素的共同影响而形成的, 且随着采样时间的变化, 霉变种子数量增多, 主要与工布自然保护区高湿多雨的气候有关。

关键词: 高山松; 土壤种子库; 空间分布; 动态特征; 工布自然保护区

中图分类号: S791.24

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2021)02-0158-08

种子是植物体进行有性繁殖, 延续后代的重要阶段, 土壤种子库是潜在种群阶段, 是植被种群生活史中的一个重要阶段, 能够反映过去、现在的种群结构特征及未来的演变趋势, 并对种群的繁殖更新、物种多样性的维持、植被的演替和恢复等发挥重要作用^[1-6]。土壤种子库的研究始于达尔文用幼苗数代表种子数^[7], 之后有关土壤种子库的研究涉及农田、草地、森林、湿地等生态系统的种子生产、散布、休眠及萌发特征、种子及种子库寿命、

种子库与群落演替关系等诸多方面, 并结合植物学、生态学、遗传学以及农学等进行研究, 目前已成为恢复生态学的研究热点^[8-11]。我国的土壤种子库研究工作始于 20 世纪 80 年代末, 研究内容首先在林地, 其次在草地、沙地和湿地生态系统上开展的一系列关于土壤种子库种类、多样性与地被植物间关系的研究, 现阶段的研究内容多集中于“不同恢复阶段的土壤种子库特征及环境因子对土壤种子库时空分布特征的影响”上, 旨在了解植被退化机

收稿日期: 2020-07-06 修回日期: 2020-12-25

基金项目: 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究 (2015-2020)

* 通讯作者: 卢杰, 博士, 教授, 硕士生导师. 主要研究方向: 高原植物生态和植物保护. E-mail: tibetlj@163.com

制, 为植被的恢复提供理论支撑^[12-17]。

高山松 (*Pinus densata* Mast.) 为我国特有种植物, 是西藏工布自然保护区的主要建群种之一, 在涵养水源、保持水土平衡及保护生物多样性等方面具有重要生态价值; 同时因其松脂含量丰富达到国家 I 级甚至特级标准, 高山松具有较高的经济价值^[18-19]。近年来, 由于人类活动的破坏及严重病虫害的威胁, 高山松种群发生严重的退化趋势^[20]。高山松的研究多集中在生物量监测、种群结构等方面^[21-24], 较少涉及土壤种子库方面^[25-26], 尤其是土壤种子库动态变化及影响因素分析; 而土壤种子库特征对高山松的更新、恢复又具有重要意义。故本研究以工布自然保护区高山松林分布较典型的 3 个样点为研究对象, 分析不同物候期高山松林土壤种子库的动态特征及影响因素, 旨在阐明高山松林土壤种子库退化机制, 为高原植被的保护、恢复及合理利用提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于林芝境内的工布自然保护区 (92°09'~98°47' E、26°52'~30°40' N), 是藏东南保存较完好的原生林区之一, 属湿润山地暖温带和半湿润山地温带气候, 受印度洋暖湿季风影响, 干湿季分明, 冬季干燥, 夏季多雨。据西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站 2017 年至 2019 年气象数据可知, 该地区年均气温 3.9℃, 年均相对湿度 78.6%, 年均降水量 767.1 mm, 6—9 月为雨季, 占全年降水的 66.2%, 全年日照 1 418.8 h。

该区内海拔高差大, 植物种类丰富, 乔木主要有以急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii* (Viguie et Gaussen) Cheng et L.) 和林芝云杉 (*Picea likiangensis* var. *linzhiensis* Cheng et L.K.Fu) 为主的暗针叶林、以高山松为主的亮针叶林、以川滇高山栎 (*Quercus aquifolioides* Rehd. et Wils.) 为主的常绿硬阔叶林和以白桦 (*Betula platyphylla* Suk.)、山杨 (*Populus davidiana* Dode) 为主的落叶阔叶林等^[27-28]。样地林下植物灌木主要有川滇高山栎、峨眉蔷薇 (*Rosa omeiensis* Rolfe)、灰栒子 (*Cotoneaster acutifolius* Turcz.)、尼泊尔黄花木 (*Piptanthus nepalensis* (Hook.) D. Don)、尖叶栒子 (*Cotoneaster acuminatus* Lindl.)、川滇野丁香 (*Leptodermis pilosa* Diels)、暗红小檗 (*Berberis agricola* Ahrendt)、多蕊金丝桃 (*Hypericum choisyianum*

Wallich ex N. Robson)、波密小檗 (*Berberis gyalica* Ahrendt)、腺果大叶蔷薇 (*Rosa macrophylla* var. *glandulifera* Yü et Ku)、唐古特忍冬 (*Lonicera tangutica* Maxim.)、鸡骨柴 (*Elsholtzia fruticosa* (D. Don) Rehd.) 等; 草本主要有早熟禾 (*Poa annua* L.)、灰叶香青 (*Anaphalis spodiophylla* Ling et Y. L. Chen)、窄叶野豌豆 (*Vicia sativa* subsp. *nigra* Ehrhart)、角盘兰 (*Herminium monorchis* (L.) R. Br.)、双参 (*Triplostegia glandulifera* Wall. ex DC.)、高山珠蕨 (*Cryptogramma brunnoniana* (Wall.) ex Hook. et Grev.)、粘毛鼠尾草 (*Salvia roborowski* Maxim. i)、西藏草莓 (*Fragaria nubicola* (Hook. f.) Lindl. ex Lacaite)、西南委陵菜 (*Potentilla lineata* Treviranus)、轮叶黄精 (*Polygonatum verticillatum* (L.) All.)、尼泊尔鸢尾 (*Iris decora* Wall.)、金荞麦 (*Fagopyrum dibotrys* (D. Don) Hara) 等; 另有藤本植物西藏铁线莲 (*Clematis tenuifolia* Royle) 等。林下土壤为山地棕壤。

2 研究方法

2.1 样地设置

选取高山松林分布较典型的东久乡东久桥 (DJ) 附近、林芝镇林芝桥 (LZ) 附近以及巴宜区比日神山 (BR) 景区为实验样点, 记录样点的海拔、坡向、坡度等信息, 样点概况详见表 1。在每个样点, 分别在高山松林分布的山脚、山腰和山顶各 3 个 20 m × 30 m 的乔木样方, 对样方内的乔木进行每木检尺, 记录树种、高度、年龄、胸径、坐标、冠幅等信息; 在每个乔木样方内采取对角线五点取样法设置 5 个 2 m × 2 m 的灌木样方, 记录灌木的名称、多度、高度、盖度等信息; 在每个灌木样方内随机设置 1 个 1 m × 1 m 的草本样方, 记录草本植物的名称、多度、高度、盖度等信息。

2.2 野外取样

为明确不同物候期 (种子散落后、种子越冬后、种子散落前) 高山松林土壤种子库的分布特征及其对环境的响应, 于 2017 年 12 月 (种子散落后, I 期)、2018 年 3 月 (种子越冬后, II 期) 和 2018 年 9 月 (种子散落前, III 期) 分别在选定的 3 个样点进行 3 次取样。在每个样点选择 3 株独立性较好 (周围 5~8 m 范围内没有其他结实高山松) 的高山松作为母树, 共选取 27 株母树。然后

表1 高山松林土壤种子库样点基本情况

Table 1 Basic overview of soil seed bank plots in *P. densata* forest

样点 Samples	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	海拔 Elevation/m	坡度 Slope/(°)	坡向 Aspect	平均胸径 Average DBH/cm	平均高度 Average height/m	平均冠幅 Average crown/m ²	林龄 Forest age/a
DJ	94°49'14.38"	29°57'20.70"	2 400~2 800	33	S	36.26 ± 1.16 a	18.12 ± 0.45 a	2.18 ± 0.80 a	41 ± 0.65 a
LZ	94°30'32.11"	29°34'02.50"	3 100~3 400	32	WS	26.66 ± 2.29 b	12.61 ± 0.64 b	2.69 ± 1.05 b	38 ± 0.77 b
BR	94°22'23.48"	29°34'15.91"	3 000~3 300	22	W	27.25 ± 0.81 b	12.90 ± 0.22 b	2.64 ± 0.84 b	40 ± 0.56 a

注: 数值为“平均值 ± 标准误”; 同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Notes: data are “average value ± standard error”, different lowercase letters in the same column indicate significant difference ($P < 0.05$).

以母树为中心, 在其东、南、西、北4个方向上向外延伸, 分别在1、3、5 m处采样, 取样面积为20 cm × 20 cm。据前期对高山松林的研究结果, 发现高山松林土壤5 cm以下极少有种子存在, 因此, 取样深度为地下5 cm, 且分3层取样: 枯落物层、0~2 cm土层及2~5 cm土层, 装袋后带回实验室待用。3次共计取土壤种子库样品2 916份。

2.3 种子质量分类及活性鉴定

首先, 对野外采集的高山松林土壤种子库样品分别过5 mm和2 mm的土壤筛, 然后对样品进行人工分拣, 挑拣出样品中的高山松种子, 并根据高山松种子的外表情况, 分为虫蛀种子、败育种子(种子因发育畸形而明显小于或轻于正常完好种子)、腐烂种子(外种皮明显霉变发黑的种子)及完好种子4类统计, 最后采用氯代三苯基四氮唑(TTC)染色法^[29]对高山松完好种子进行种子活性鉴定。

2.4 数据处理

高山松林土壤种子库种子密度(粒·m⁻²)用土

壤种子库中的种子数量除以对应采样面积来表示。采用Excel 2010对数据进行统计整理, 并运用SPSS 17.0对高山松林不同方向、不同距离、不同垂直深度的高山松种子密度进行单因素方差(one-way ANOVA)和Duncan's多重比较分析。

3 结果与分析

3.1 不同时期各样点高山松林土壤种子库水平分布

不同时期高山松林各样点种子密度在母株周围水平方向上的分布特征见表2。不同时期, 各样点高山松林土壤种子库在东、南、西、北4个方位上的分布总体上差异不显著($P > 0.05$), 但LZ样点第II时期的东、南方向除外。各样点土壤种子库密度上表现为BR > LZ > DJ。DJ样点在东向上第II时期与第III时期差异不显著($P > 0.05$), 其他各方位上均表现为I、II时期与第III时期差异显著($P < 0.05$); LZ样点除南向上I、II时期与第III时期差异显著外($P < 0.05$), 其他各方向上在3个时期间差异均不显著($P > 0.05$); BR样点除

表2 不同时期高山松林各样点种子密度在水平方向上的分布特征

Table 2 Horizontal distribution characteristics of seed density of plots of *P. densata* forest at different periods

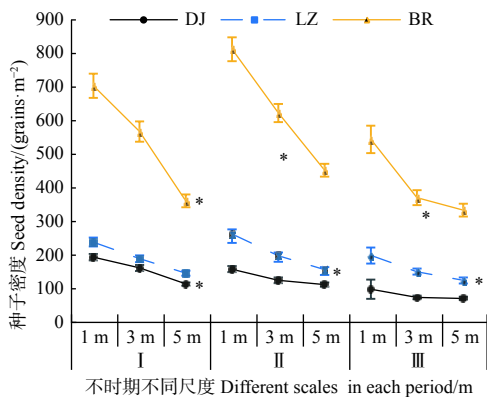
样点 Samples	时期 Period	东 East	南 South	西 North	北 West	总计 Total
DJ	I	143.52 ± 15.64 Aa	146.91 ± 17.45 Aa	155.56 ± 18.44 Aa	172.85 ± 23.24 Aa	618.83 ± 66.34 A
	II	118.83 ± 17.15 ABa	145.99 ± 23.40 Aa	123.46 ± 14.72 Aa	131.48 ± 17.73 Aa	519.75 ± 61.812 A
	III	88.89 ± 14.32 Ba	70.68 ± 11.70 Ba	78.40 ± 14.19 Ba	79.63 ± 12.96 Ba	317.59 ± 44.97 B
LZ	I	162.35 ± 19.79 Aa	198.15 ± 23.76 Aa	218.83 ± 27.77 Aa	179.32 ± 24.89 Aa	758.64 ± 87.47 A
	II	161.11 ± 18.98 Ab	236.11 ± 25.49 Aa	219.44 ± 28.25 Aab	198.77 ± 23.86 Aab	815.43 ± 87.70 A
	III	170.68 ± 29.43 Aa	129.01 ± 17.65 Ba	156.79 ± 23.84 Aa	167.90 ± 20.31 Aa	624.38 ± 79.38 A
BR	I	512.04 ± 61.98 ABa	576.23 ± 76.49 ABa	487.35 ± 63.71 Aa	595.06 ± 75.35 Aa	2 170.68 ± 256.49 AB
	II	575.31 ± 44.75 Aa	720.68 ± 77.40 Aa	556.48 ± 64.34 Aa	658.64 ± 74.36 Aa	2 511.11 ± 240.38 A
	III	383.33 ± 50.25 Ba	493.52 ± 73.03 Ba	394.75 ± 56.41 Aa	387.04 ± 53.94 Ba	1 658.64 ± 219.40 B

注: 同行不同小写字母表示同一时期不同方向差异显著 ($P < 0.05$), 同列不同大写字母表示同一方向不同时期差异显著 ($P < 0.05$)。

Notes: Different lowercase letters in the same row indicate significant differences in different directions in the same period ($P < 0.05$), different uppercase letters in the same column indicate significant differences in different periods in the same direction ($P < 0.05$).

在西向上各个时期差异均不显著 ($P > 0.05$) 外, 其他 3 个方向均为第 II 时期与第 III 时期差异显著 ($P < 0.05$)。随着取样时间的变化, DJ 样点各时期高山松土壤种子库的种子密度呈递减趋势, 而 LZ 样点和 BR 样点随着取样时间的改变, 其各时期高山松土壤种子库的种子密度先增加后减少 (LZ 样点东向除外)。

各时期高山松林土壤种子库母树周围不同尺度下的分布特征见图 1。不同时期各样点距高山松母株不同距离上的土壤种子库密度均表现为 $1\text{ m} > 3\text{ m} > 5\text{ m}$ 。第 I 时期各样点在距母树 1 m 和 3 m 时差异不显著 ($P > 0.05$), 而 5 m 处高山松土壤种子库数量显著低于 1、3 m ($P < 0.05$); 第 II、III 时期各样点在距母株不同尺度下, 其差异性各异, 除 DJ 样点在 3 个尺度下均差异不显著 ($P > 0.05$) 外, 其他 2 个样点总体上表现为 1 m 处高山松种子数量显著高于 5 m ($P < 0.05$), 且 LZ、BR 2 个样点 1 m 处高山松种子数量分别是 5 m 处的 1.69、1.80 倍 (II 期) 和 1.60、1.63 倍 (III 期)。不同时期各样点高山松土壤种子库密度均表现为 $\text{BR} > \text{LZ} > \text{DJ}$ 。



注: *表示不同时期各样点高山松林种子库密度在不同空间距离的差异性 ($P < 0.05$)。

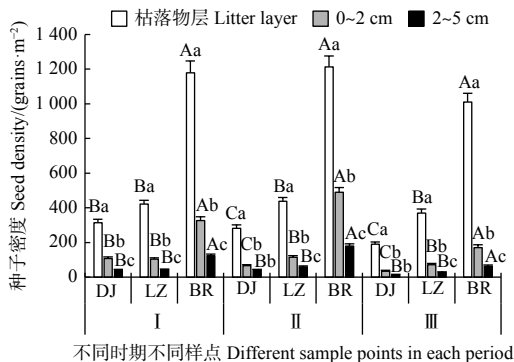
Note: * represents the difference of different spatial distances at various plots in different periods in *P. densata* forest seed bank density ($P < 0.05$).

图 1 不同时期高山松林各样点种子密度随尺度变化规律
Fig. 1 Variation of seed density with scale in different plots of *P. densata* forest in different periods

3.2 不同时期各样点高山松林土壤种子库在不同土层分布格局

不同时期各样点高山松林土壤种子库种子密度在不同土层分布特征见图 2。不同样点在各时期的土壤种子库分布均表现为随土壤深度的增加而减少。除第 II 和第 III 时期的 DJ 样点在 0~2 cm 土层

和 2~5 cm 土层差异不显著 ($P > 0.05$) 外, 其他样点在各时期均表现为枯落物层显著高于 0~2 cm 土层 ($P < 0.05$), 2~5 cm 土层显著低于 0~2 cm 土层 ($P < 0.05$)。在 I、II、III 3 个时期, BR 样点枯落物层高山松种子密度均最大, 分别是 0~2 cm 土层的 3.61、2.47、5.90 倍。第 I 时期, 各土壤深度均表现为 BR 采样点种子密度显著高于其他 2 个采样点 ($P < 0.05$), 而 DJ 和 LZ 采样点之间各土层差异均不显著 ($P > 0.05$); 第 II、III 时期, 各样点在 2~5 cm 土层之间的差异性同第 I 时期一致, 但各样点在枯落物层和 0~2 cm 土层均表现为 BR 显著高于 LZ, LZ 又显著高于 DJ ($P < 0.05$)。在不同时期, BR 枯落物层中的种子密度分别为 LZ 和 DJ 的 2.80、2.77、2.73 和 3.75、4.30、5.32 倍。



注: 小写字母表示不同土层差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示同一时期不同样点差异显著 ($P < 0.05$)。

Notes: Lowercase letters indicate significant differences between different soil layers ($P < 0.05$), and different uppercase letters indicate significant differences at different plots in the same period ($P < 0.05$).

图 2 不同时期高山松林各样点种子密度在不同土层分布特征

Fig. 2 Different soil layers distribution characteristics of seed density in different plots of *P. densata* forest in different periods

3.3 不同时期高山松林土壤种子库种子密度对海拔的响应

BR 样点和 LZ 样点海拔相近, LZ 样点坡度、坡向等基本地形因子与 DJ 样点相似, 为保证外在环境条件一致, 以 DJ 和 LZ 样点为研究对象, 分析不同采样时期高山松林土壤种子库密度对海拔梯度的响应 (图 3)。随海拔的升高, 高山松林土壤种子库数量先减少后升高, 至 3 100 m 达到极大值, 之后又降低, 随后又略微升高。总体上, 高山松林的土壤种子库种子密度随海拔的升高呈波动趋

势,但从DJ和LZ样点分开看,各山体均表现为山腰小于山顶及山脚,即呈“V”字型。除3 100 m以上,第Ⅱ时期略高于第Ⅰ时期外,其他各海拔处均为第Ⅰ时期>第Ⅱ时期>第Ⅲ时期。

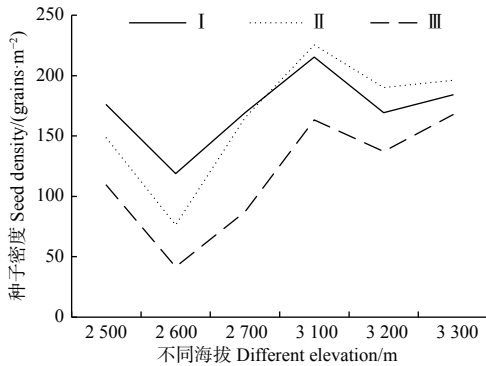


图3 各时期高山松林土壤种子库种子密度对海拔梯度响应
Fig. 3 Response of seed density of *P. densata* forest soil seed bank to altitude gradient

3.4 不同时期各样点高山松林种子质量构成

不同时期各样点高山松林土壤种子库种子质量成分构成见图4。不同时期各样点高山松林土壤种子库主要由虫蛀种子、败育种子、腐烂种子和完好种子构成,其中,虫蛀种子和完好种子占比较大,二者共占比65%以上,最高可达85.79%;腐烂种子占比最小,并随着采样时期的变化而增大,在第Ⅲ个采样期,腐烂种子占比增加到11%,败育种子的比例亦在增加,最高可达21.64%。经不同土层分析可知:土壤种子库中具有潜在更新能力的种子即有活力种子的数量极少,仅占种子库中种子总量的1.43%,其中,73.38%的有活力种子储存在枯落物中,且随土壤深度的增加而不断减少,2~5 cm土壤层中有活力的种子仅占该类种子总量的5.84%。

4 讨论

4.1 不同时期各样点高山松林土壤种子库分布动态

植物的繁殖方式分为有性繁殖和无性繁殖,其中,种子萌发是实现植物有性生殖,种群延续发展的重要和敏感阶段^[1, 30]。种子的分布特征受多种因素的影响而呈现不同的分布特征,如自身重力、风力、地形因素及动物的干扰等^[29, 31]。在本研究中,各时期不同样点高山松林土壤种子库在不同方向上的分布总体上无显著差异,这与李照青等^[25]、Lu等^[26]的研究结果一致,可能是各样点坡度、坡向对其影响较小,而自身种子较小,且带有种翅,

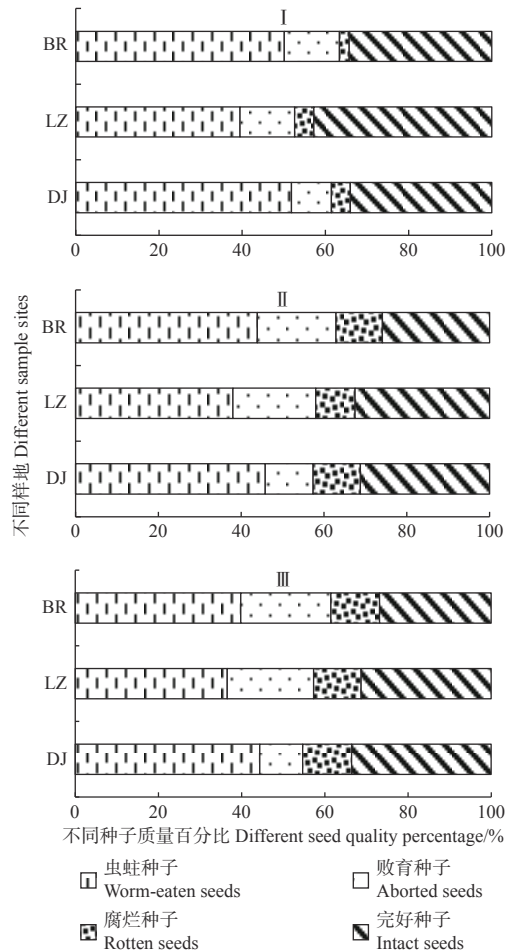


图4 不同时期高山松林土壤种子库种子质量百分比
Fig. 4 Percentage of seed quality of *P. densata* forest soil seed bank in different periods

易受风力等的影响而向除坡向以外的方向飘落,使四个方向的种子密度分布相近;且林内并没有形成强风或流水对种子传播影响的外部条件,高山松林土壤种子库最终呈现为靠母株分布。随着取样时间的变化,DJ样点各时期高山松林土壤种子库的种子密度逐渐减少,这可能与物种的物候期及环境因素有关^[32]。据Lu等^[26]对高山松林的研究结果表明,高山松种子雨期为10月初至11月底。第1次采样时间为12月初,此时种子密度最大,经过一个冬季后,万物复苏,动物活动频繁,种子数量减少,随着生长季的到来,较多种子萌发,种子数量降低,这与卢彦磊等^[30]对各坡向锐齿栎土壤种子库动态特征研究结果一致,与Russi等^[33]和Mayor等^[34]最大值出现在种子散落期,最小值出现在种子散落之前相似。LZ样点和BR样点随着取样时间的改变,其各时期高山松林土壤种子库的种子密度先增加后减少,即第2次采样期,高山松土壤种

子库密度最大, 这可能存在 2 类持久性土壤种子库 (PSSB) 和 2 类短暂性土壤种子库 (TSSB), 与植物的植冠种子库特征有关^[35]; 也可能是外界环境的变化引起植物结实的周期性改变^[36]。

4.2 不同时期高山松林土壤种子库种子密度垂直分布及对海拔的响应

种子成熟后, 首先下落在土壤表面的枯落物层中, 再根据种子自身特性存在于不同位置, 高山松种子较小, 长 4~6 mm, 宽 3~4 mm, 容易藏匿在枯落物层中, 在地球引力、雨水冲刷、动物等的扰动下, 掉落在表层土壤中, 随土壤深度的增加, 土壤种子库密度逐渐减少。本研究结果表明, 主要集中在枯落物层和 0~2 cm 土层, 二者占比 89% 以上, 这与吴敏等^[37] 对不同生境中栓皮栎土壤种子库垂直分布研究结果一致。

海拔是一种综合了温度、湿度、光照、水分的环境因子指标, 海拔的变化, 可引起植物生长发育所需的非生物因子的改变, 从而对植物生长特性产生影响^[15, 38]。为保证外在环境条件一致, 综合 DJ 和 LZ 两个样点, 研究海拔对土壤种子库的影响。总体上, 高山松林的土壤种子库种子密度随海拔的升高呈波动变化, 这与黄瑞灵等^[29] 和郭连金等^[39] 对青海省拉鸡山不同植被土壤种子库随海拔变化不同, 可能是高原地区辐射强, 海拔越高越有利于吸收光照, 从而有利于强阳性树种结实, 但同时高海拔所带来的低温亦会影响种子的结实在海拔、光照、温度的综合作用下表现出波动的趋势, 同时也要考虑坡位等因素。从 DJ 和 LZ 样点分开看, 各山体均表现为山腰 < 山顶及山脚, 即呈“V”字型, 且下坡位种子密度高于上坡位和中坡位, 这可能是下坡位土壤养分等易聚集, 植被发育较好, 有性繁殖能力较强, 也可能与雨水冲刷使种子聚集有关; 而上坡位种子密度多于中坡位, 可能是上坡位光照良好, 更有利于强阳性树种的生长, 需要进一步研究。

4.3 高山松林土壤种子库质量特征

种子库组成既反映了种子质量, 又反映了有性生殖能力, 在种群的更新、繁衍中发挥重要的作用^[37]。种子丧失活力的主要原因是动物的捕食、潮湿环境引起的霉变腐烂等^[40-41]。本研究表明, 虫蛀、完好类占比较大, 二者共占比 65% 以上, 最高可达 85.79%, 这与李照青等^[25] 对高山松及刘彤等^[42] 对红豆杉的种子质量研究结果一致。同时,

随着采样时间的变化, 腐烂、败育的种子数量在增多, 完好的种子数量在下降, 这与吴敏等^[37] 的研究结果相似, 可能是随着天气的变暖及雨季的到来, 枯落物层中的种子生存环境潮湿, 易于霉变, 这极大影响高山松更新。虫蛀种子数量略微下降, 可能是林下草本、灌木随着生长季的变化, 产生了一定数量种子, 减小了动物对高山松种子捕食的压力; 也可能是动物与取食植物之间的互利共生关系, 有益于种子的传播而不是活力丧失, 如鲁长虎^[43] 认为, 鸦科鸟类以及啮齿类动物既是植物种子的捕食者, 也是传播者, 相互之间是一种比较复杂的互利共生关系, 具体原因有待于进一步考究。

5 结论

各样点高山松林土壤种子库在不同时期水平分布上无明显差异, 而在距母树不同距离及不同土层有明显的近母株分布效应和垂直分布特征, 表明高山松种子自身特性和外界风等因素对其种子库的分布特征影响较大。海拔作为一种光照、温度的综合因子对高山松林的土壤种子库分布特征也有一定的影响, 而坡度、坡向等无明显效应。随着时间的变化, 腐烂种子率有所增加, 完好种子百分比降低, 有活力的种子数量也较少, 表明受工布自然保护区高湿多雨的气候特征影响, 高山松种子更新能力较弱; 同时, 林分特征、灌草分布等均会对种子的分布及质量产生影响, 有待后续研究。

参考文献:

- [1] Martnez D, Garca D. Role of avian seed dispersers in tree recruitment in Woodland Pastures[J]. *Ecosystems*, 2017, 20(3): 616-629.
- [2] Niu H, Xing J, Zhang H, et al. Roads limit of seed dispersal and seedling recruitment of *Quercus chenii* in an urban hillside forest[J]. *Urban Forestry and Urban Greening*, 2018, 30: 307-314.
- [3] 李国旗, 邵文山, 赵盼盼, 等. 荒漠草原区4种植物群落土壤种子库特征与其土壤理化性质分析[J]. *生态学报*, 2019, 39(17): 6282-6292.
- [4] 邓 斌, 任国华, 刘志云, 等. 封育三年对三种高寒草地群落土壤种子库的影响[J]. *草业学报*, 2012, 21(5): 23-31.
- [5] 杨 宁, 付美云, 杨满元, 等. 衡阳紫色土丘陵坡地不同土地利用模式下土壤种子库特征[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(11): 2324-2330.
- [6] Niknam P, Erfanzadeh R, Ghelichnia H. Spatial variation of soil seed bank under cushion plants in a subalpine degraded grassland[J]. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(1): 4-14.
- [7] Darwin C. *On the Origin of Species*[M]. London: John Murray,

- 1859.
- [8] Tracey A, Aarssen L. Resident species with larger size metrics do not recruit more offspring from the soil seed bank in old-field meadow vegetation[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(3): 1067-1078.
- [9] Larios E, Brquez A, Becerra J X, *et al.* Natural selection on seed size through the life cycle of a desert annual plant[J]. *Ecology*, 2014, 95(11): 3213-3220.
- [10] Atsushi T. Potential of soil seed banks in the ecological restoration of overgrazed floor vegetation in a cool-temperate old-growth damp forest in eastern Japan[J]. *Journal of Forest Research*, 2016, 21(1): 43-56.
- [11] 刘文胜, 齐丹卉, 苏焕珍, 等. 兰坪铅锌矿区植被恢复初期土壤种子库的季节动态[J]. *中南林业科技大学学报*, 2016, 36(9): 1-6, 11.
- [12] Zuo X, Wang S, Zhao X, *et al.* Effect of spatial scale and topography on spatial heterogeneity of soil seed banks under grazing disturbance in a sandy grassland of Horqin Sand Land, Northern China[J]. *Journal of Arid Land*, 2012, 4(2): 151-160.
- [13] Saatkamp A, Henry F, Dutoit T. Vegetation and soil seed bank in a 23-year grazing exclusion chronosequence in a Mediterranean dry grassland[J]. *Plant Biosystems*, 2018, 152(5): 1020-1030.
- [14] 董 鹏, 姜继元, 李 铭, 等. 塔里木河上游湿地土壤种子库特征[J]. *干旱区资源与环境*, 2015, 29(7): 122-127.
- [15] 张 敏, 宋晓阳. 热带森林群落土壤种子库对海拔梯度的响应[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(9): 2390-2400.
- [16] 南 歌, 金 毅, 吴初平, 等. 生境片段化对千岛湖马尾松林内土壤种子库的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(1): 206-214.
- [17] 赵丽娅, 李元哲, 陈红兵, 等. 科尔沁沙地恢复过程中地上定植群落与土壤种子库特征及其关系研究[J]. *生态环境学报*, 2018, 27(2): 199-208.
- [18] Lu J, Zhang S X, Fang J P, *et al.* Nutrient characteristics of throughfall and stemflow in the natural forest of *Pinus densata* in the Tibetan plateau[J]. *International Journal of Experimental Botany*, 2016, 85(1): 142-148.
- [19] 徐凤翔. 西藏高山松资源及松脂的开发与利用[J]. *植物资源与环境*, 1992, 1(4): 34-38.
- [20] 唐晓琴, 卢 杰, 李照青, 等. 赤松梢斑螟在藏东南高山松上的生物学特性[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2020, 48(1): 119-125.
- [21] 王冬玲, 舒清态, 王 强, 等. 基于偏最小二乘回归的高山松生物量遥感模型空间尺度效应分析[J]. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2020, 40(4): 87-93.
- [22] 沈志强, 卢 杰, 华 敏, 等. 西藏季拉山高山松种群点格局分析[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2016, 44(5): 73-81.
- [23] 卢 杰, 郭其强, 郑维列, 等. 藏东南高山松种群结构及动态特征[J]. *林业科学*, 2013, 49(8): 154-160.
- [24] 王小兰, 陈甲瑞, 邢 震, 等. 藏东南高山松胸径与冠径的相关性分析及应用研究[J]. *林业资源管理*, 2019(1): 63-69.
- [25] 李照青, 高 郊, 张 铎, 等. 西藏林芝高山松土壤种子库空间分布特征研究[J]. *西北林学院学报*, 2019, 34(4): 43-48.
- [26] Lu J, Li Z, Tang X, *et al.* Characteristics of soil seed bank and natural regenerations in *Pinus densata* natural forest of Southeast Tibet[J]. *Agricultural Science & Technology*, 2017, 18(7): 1248-1254.
- [27] 唐晓琴, 臧建成, 任毅华, 等. 藏东南主要针叶林球果害虫种类及危害情况调查[J]. *中国森林病虫*, 2019, 38(1): 31-34.
- [28] 陈甲瑞, 王小兰. 尼洋河流域高山松林物种多样性研究[J]. *高原农业*, 2018, 2(3): 286-294, 312.
- [29] 黄瑞灵, 周华坤, 刘泽华, 等. 坡向与海拔对青海省拉鸡山不同植被土壤种子库的影响[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(10): 2679-2686.
- [30] 卢彦磊, 张文辉, 杨 斌, 等. 秦岭中段不同坡向锐齿栎种子雨、土壤种子库与幼苗更新[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(6): 1965-1973.
- [31] Flores-Peredo R, Bolivar-Cimé B S. Pine seed predation by mice: an experimental assessment of preference[J]. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2016, 39(2): 173-184.
- [32] 周志琼, 包维楷, 吴福忠, 等. 岷江干旱河谷黄蔷薇和川滇蔷薇更新能力及其限制因素[J]. *生态学报*, 2009, 29(4): 1931-1939.
- [33] Russi L, Cocks P S, Roberts E H. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29: 763-771.
- [34] Mayor M D, Boo R M, Pelaez D V, *et al.* Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover[J]. *Journal of Arid Environments*, 2003, 53: 467-477.
- [35] 王东丽, 焦菊英, 陈 宇, 等. 黄土丘陵沟壑区主要物种植冠种子库动态及其生态策略[J]. *生态学报*, 2015, 35(5): 1513-1520.
- [36] 王 宁, 贾贤锋, 白文娟, 等. 黄土丘陵沟壑区退耕地土壤种子库特征与季节动态[J]. *草业学报*, 2009, 18(3): 43-52.
- [37] 吴 敏, 张文辉, 周建云, 等. 秦岭北坡不同生境栓皮栎种子雨和土壤种子库动态[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(11): 2807-2814.
- [38] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局[J]. *生物多样性*, 2004, 12(1): 20-28.
- [39] 郭连金, 曹昊玮, 徐卫红, 等. 香果树(*Emmenopterys henryi*) 种群种子雨、种子库及实生苗数量的海拔梯度变化[J]. *植物研究*, 2017, 37(3): 377-386.
- [40] 阿日根, 刘 洋, 杨富荣, 等. 大兴安岭3种主要林型兴安落叶松种子库研究[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(4): 116-119.
- [41] Gómez-Aparicio L, Gómez J M, Zamora R. Spatiotemporal patterns of seed dispersal in a wind-dispersed Mediterranean tree (*Acer opalus* subsp. *granatense*): implications for regeneration[J]. *Ecography*, 2007, 30(1): 13-22.
- [42] 刘 彤, 胡林林, 郑 红, 等. 天然东北红豆杉土壤种子库研究[J]. *生态学报*, 2009, 29(4): 1869-1876.
- [43] 鲁长虎. 动物对松属植物种子的传播作用研究进展[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(5): 557-562.

Study on Spatial Distribution Dynamic Characteristics of Soil Seed Bank of *Pinus densata* Forest in Gongbu Nature Reserve, Tibet

GAO Tan^{1,2,3}, LI Zhao-qing⁴, LU Jie^{1,2,3}, LI Jiang-rong^{1,2,3}, ZHENG Wei-lie^{1,2,3}

(1. Institute of Tibet Plateau Ecology, Tibet Agricultural & Animal Husbandry University, Nyingchi 860000, Tibet, China; 2. Key Laboratory of Forest Ecology in Tibet Plateau (Tibet Agricultural & Animal Husbandry University), Ministry of Education, Nyingchi 860000, Tibet, China; 3. National Forest Ecosystem Observation & Research Station of Nyingchi Tibet, Nyingchi 860000, Tibet, China; 4. Tibet Greenscape Ecological Engineering Consulting Co., Ltd, Lhasa 850000, Tibet, China)

Abstract: [Objective] To understand the present situation of the soil seed bank of a *Pinus densata* forest for the purpose of protecting and managing the *P. densata* forest. [Method] In this study, the *P. densata* forests in different locations of Gongbu Nature Reserve were used as research objects. The spatial distribution pattern of *P. densata* soil seed bank was systematically studied by combining field survey sampling and laboratory test analysis. [Result] (1) In term of seed density of *P. densata* soil seed bank, no significant difference was found in different periods in the four directions of east, south, west and north ($P > 0.05$). However, with the sampling time, the seed density of *P. densata* soil seed bank in Dongjiu sample plot showed a decreasing trend, while with the sampling time, the seed density of *P. densata* soil seed bank Nyingchi sample plot and the Burity Mountain sample plot increased at initial and then decreased. (2) With the increase of the horizontal distance from the parent tree, the seed density gradually became smaller, i.e., $1\text{ m} > 3\text{ m} > 5\text{ m}$, showing a distinct distribution trend of the near mother tree. The seed bank density of *P. densata* soil in different periods showed the Burity Mountain $>$ the Nyingchi $>$ the Dongjiu. (3) With the increase of soil depth, the amount of seed gradually decreased, and among the total amount of seeds, above 89% was distributed in the litter layer and 0-2 cm soil layer. (4) In general, the seed density of the soil seed bank of *P. densata* forests increased with the elevation. However, as far as the Dongjiu and the Nyingchi sample plots were concerned, it followed a pattern of half-mountain $<$ top and foot of the mountain, showing a "V" shape. (5) Most of the infesting seeds was found in the soil seed bank, accounting for more than 35% of the total seed. With the sampling time last, the amount of mouldy seeds increased gradually, the proportion of intact seeds decreased, and the amount of viable seeds was very few, which accounted for only 1.43% of the total seed, and 73.38% of the viable seeds were stored in the litter. [Conclusion] There is no significant difference in the distribution of *P. densata* soil seed bank in different orientations at different times, but there are obvious distributions at different distances from the parent tree and different soil depths, which are mainly formed by the joint influence of the characteristics of the seeds and the external wind. With the sampling time changes, the amount of mouldy seeds increases, relating mainly to the high humidity and rainy climate in Gongbu Nature Reserve.

Keywords: *Pinus densata*; soil seed bank; spatial distribution; dynamic feature; Gongbu Nature Reserve

(责任编辑: 张 研)