都江堰地区三种壳斗科植物的种子库及其影响因素研究

肖治术 王玉山 张知彬*

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要: 于2000年9月~12月,在都江堰地区对原生林和次生林中3种优势壳斗科(Fagaceae)植物的种子雨和土壤种子库进行了研究,并提出基于种子雨和土壤种子库测定的种子虫蛀率、种子存活率、脊椎动物捕食率和种子发霉率的估计方法。结果表明:①种子雨持续时间较长,3种壳斗科植物种子雨的高峰期在原生林和次生林中略有差异;②3种壳斗科植物的种子产量很低,种子雨散落的平均密度不大。在原生林,栓皮栎(*Quercus variabilis*)、枹树(*Q. serrata*)和栲树(*Castanopsis fargesii*)种子下落的平均密度分别为 2.3 ± 3.85 个/ m^2 、 6.5 ± 17.43 个/ m^2 和 1.9 ± 5.21 个/ m^2 ;而在次生林则分别为 2.4 ± 3.47 个/ m^2 、 6.5 ± 13.55 个/ m^2 和 0.3 ± 1.35 个/ m^2 ;③土壤种子库中,栓皮栎在原生林中没有存留完好的种子,而在次生林的落叶层中存留有少量完好的种子(0.15 ± 0.37 个/ m^2);枹树在原生林和次生林中都存留有少量完好的种子(分别为 0.20 ± 0.70 个/ m^2 和 0.10 ± 0.31 个/ m^2)和少量萌发种子(分别为 0.50 ± 1.82 个/ m^2 和 0.20 ± 0.89 个/ m^2);但在土壤中未发现有栲树的种子。绝大部分的种子存留在落叶层,而存留在0~2 cm和2~10 cm土层中的种子极少;④定量测定了发霉、虫蛀和脊椎动物捕食对2种壳斗科植物种子命运的影响,发现脊椎动物捕食是影响种子库的主要因子,虫蛀率虽增加种子的发霉率,但同时也减少脊椎动物捕食率,种子较大的栓皮栎种子的存活率低于种子较小的枹树种子的存活率。

关键词: 都江堰地区, 亚热带常绿阔叶林, 壳斗科, 种子雨, 土壤种子库

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2001)04-0373-09

Seed bank and the factors influencing it for three Fagaceae species in Dujiangyan Region, Sichuan

XIAO Zhi-Shu, WANG Yu-Shan, ZHANG Zhi-Bin*

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

Abstract: Fagaceae is one of the most important families in subtropical evergreen broad-leaved forests in the Yangtse River Valley. However, studies on its natural regeneration are lacking. In this paper, the seed rain, soil seed bank and factors influencing seed survival of three Fagaceae species, *Quercus variabilis*, *Q. serrata* and *Castanopsis fargesii*, were studied in Dujiangyan Region of the upper Yangtse River Valley, China. A method for estimating the proportion of insect-damaged seeds, surviving seeds, predated seeds and decayed seeds, was developed. Results showed that: 1) the seed rain of three Fagaceae species lasted from the end of September to the beginning of December in the year 2000. The peaks of seed rain were slightly different in primary forest and in secondary forest. 2) The acorn crops of three Fagaceae species were all very small, and the mean density of seed rain were very low. In primary forest, the mean acorn density of *Q. variabilis*, *Q. serrata* and *C. fargesii* was $2.3 \pm 3.85/m^2$, $6.5 \pm 17.43/m^2$ and $1.9 \pm 5.21/m^2$, respectively; while in secondary forest, the mean density of the three species was $2.4 \pm 3.47/m^2$, $6.5 \pm 13.55/m^2$ and $0.3 \pm 1.35/m^2$. 3) At the end of the seed rain, the number of acorns or their debris were thoroughly investigated at different depths in the soil: litter layer, 0~2 cm underground and 2~10 cm underground. The investigation of soil seed bank of two Fagaceae species

基金项目: 本研究得到了国家重点基础研究项目(项目号: G2000046802)的资助

收稿日期: 2001-02-21; 修改稿收到日期: 2001-09-26

作者简介: 肖治术, 男, 1972年出生, 在读博士生, 主要研究方向为动物生态学

* 通讯作者。Author for correspondence. E-mail 地址: Zhangzb@panda.ioz.ac.cn

showed that no *Q. variabilis* acorns remained in primary forest, while a few acorns ($0.15 \pm 0.37 / \text{m}^2$) remained only in the litter of secondary forest. A few acorns of *Q. serrata* remained in both primary forest and secondary forest ($0.20 \pm 0.70 / \text{m}^2$ and $0.10 \pm 0.31 / \text{m}^2$, respectively), and also a few germinated ($0.50 \pm 1.82 / \text{m}^2$ and $0.20 \pm 0.89 / \text{m}^2$, respectively); but no acorns of *C. fargesii* were found. Most acorns remained in the litter, while few acorns stayed underground; 4) The role of decay, insect-damage, predation and removal by vertebrates in the fates of acorns of the three plant species were quantitatively measured. Vertebrate predation was the key factor; insect-damage increased the proportion of decay but decreased predation by vertebrates. The survival of acorns of *Q. variabilis* was lower than that of the smaller acorns of *Q. serrata*.

Key words: Dujiangyan Region, subtropical evergreen broad-leaved forest, Fagaceae, seed rain, soil seed bank

由于许多壳斗科(Fagaceae)植物,特别是栎属(*Quercus*)植物表现了极低的自然更新率,生态学家对影响栎林更新的因子非常关注(Borchert et al., 1989)。国内外有关壳斗科植物更新的研究已有很多(李宏俊,张知彬,2000,2001),涉及种子生产(Sharp & Sprague, 1967; Shaw, 1968a; Sork et al., 1993; Sork, 1993; Koenig et al., 1994; Harmer, 1994; Tanouchi et al., 1994; Crawley & Long, 1995),动物对种子的捕食、扩散和贮藏(Jansen, 1969, 1971; Griffin, 1971; Sork, 1983, 1984; Stapanian & Smith, 1984; Kikuzawa, 1988a, 1988b; Harmer, 1994; Herrera, 1995; Kollmann & Schill, 1996),种子萌发和幼苗建成等(Watt, 1919; Shaw, 1968b; Borchert et al., 1989; Andersson, 1991; Tanouchi et al., 1994)。土壤种子库是指埋藏于土壤中的种子所组成的储藏库(Harper, 1977)。种子离开母树进入地表后,会遭遇各种气候因子或生物因子的作用,再加上自身生长发育的原因,土壤种子库中的种子数量会处于不断变化之中,或遭虫蛀,或霉烂,或被动物捕食或搬运到它处理藏起来供食物短缺时利用,或落在地表后迅速萌发等等(孙书存,陈灵芝,2000)。最终可能有少量种子幸存下来,从而建成幼苗,实现种群更新(Vander Wall, 1998)。

壳斗科植物是温带和亚热带最重要的森林树种之一(刘茂松,洪必恭,1998)。四川省都江堰地区属于长江流域上游的山地,分布有壳斗科植物的6个属,它们是栗属(*Castanea*)、栲属(*Castanopsis*)、青冈属(*Cyclobalanopsis*)、水青冈属(*Fagus*)、石栎属(*Lithocarpus*)和栎属(*Quercus*),共24个种^①。其中以栓皮栎(*Quercus variabilis*)、栲树(*Castanopsis fargesii*)和枹树(*Quercus serrata*)为优势建群种,在

林内有广泛分布。青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*),短柄枹树(*Q. serrata* var. *brevipetiolata*)和江南石栎(*Lithocarpus harlandii*)有少量分布,其余种类多是零星分布。目前,对长江流域亚热带常绿阔叶林内壳斗科种类的研究主要集中于群落和地理分布方面(陈灵芝等,1997;刘茂松,洪必恭,1998),而有关其种子更新的研究比较缺乏。本研究对都江堰地区3种优势壳斗科植物的种子库动态进行了分析,目的在于了解影响种子命运的主要因子。

1 研究地点与方法

1.1 研究地概况

本研究在四川省都江堰市般若寺国营实验林场内完成。地理位置为 $30^{\circ}45' \sim 31^{\circ}22' \text{ N}$, $107^{\circ}25' \sim 103^{\circ}47' \text{ E}$,属于四川盆地西缘山地,是从青藏高原向成都平原的过渡地带,各种地理要素在此交汇过渡。气候属于中亚热带类型,年均温 15.2°C ,1月均温 4.6°C ,极端最低温 -5.0°C 。冬季温度比同纬度,同海拔的华东地区要高 $2 \sim 4^{\circ}\text{C}$ 。 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温 4677.1°C 。夏季由于迎接来自太平洋的东南暖湿气流与“盆地效应”形成的沿盆周山地下沉的冷湿复合气流在山坡相遇,形成降水,地形雨十分丰富,是著名的“华西雨屏带”的一部分。该地雨量丰沛(年降水量 $1200 \sim 1800 \text{ mm}$),云雾多,日照少(年日照时数只有 $800 \sim 1000 \text{ h}$),湿度大(年平均相对湿度 80% 以上)(陈昌笃,2000;陈昌笃等,2000)。

1.2 样地概况

根据植被类型设置了2块样地,2块样地相距约3 km。样地1海拔约900 m,坡向西南,坡度 35° 。

^①华西野生植物保护实验中心,都江堰市林业局,1991. 中国都江堰市植物名录

~40°, 面积约为 2 hm², 原生林约有 80~90 年历史, 乔木层以栓皮栎为优势种, 栲树和枹树次之。青冈栎、江南石栎、马尾松(*Pinus massoniana*)、灯台树(*Cornus controversa*)、梓叶槭(*Aser catalpifolium*)和楠木(*Phoebe zhenman*)有少量分布。栓皮栎、栲树和枹树的平均高度约 15 m, 平均胸径约为 22~30 cm, 平均盖度为 80%~90%, 绝大多数树木都已成熟结实, 但年间各树结实量差异大。灌木层以油茶(*Camellia oleifera*)为优势种, 草本层仅有零星分布, 以芒箕(*Dicranopteris pedata*)为主。样地 2 海拔为 850 m, 坡向东南, 坡度 30°~40°, 面积约为 0.55 ha, 由树龄约 40~50 年的次生林组成, 乔木层以栓皮栎和枹树为主, 平均高度约 10 m, 平均胸径约为 11~15 cm, 平均盖度为 75%~80%, 大部分树种已成熟结实, 栲树树龄低, 结实极少, 间有分布。灌木层以老鼠矢(*Symplocos stellaris*)、冬青(*Ilex purpurea*)和铁仔(*Myrsine africana*)较多, 草本层以芒箕为主。

以栓皮栎、枹树和栲树 3 种占优势的壳斗科植物作为研究对象。栓皮栎和枹树一般在 3~4 月开花, 栲树在 4~6 月开花, 随后孕育为小的果实, 但林内不同种类的树以及同种的不同树之间果实成熟时间有较大差异。栓皮栎、枹树和栲树的果实都由壳斗、种皮和种子 3 部分组成, 每个果实含有 1 个种子, 但栲树的果实在未成熟时壳斗常将带种皮的种子完全包被。种子散落的单位或为整个果实, 或为带有种皮的种子。

1.3 样方设置与调查

2000 年 9 月中旬在样地 1 和样地 2 内各随机设置了 40 个样方, 其中 20 个为种子收集框, 用于种子雨的调查统计。收集框按照 Shaw(1968a)的方式制作, 但用铁丝(直径为 5 mm)做框架, 框口直径为 79.8 cm, 整个框的面积为 0.5 m², 框底用尼龙网做成, 网眼为 2 mm×2 mm。用 3 根 1.2 m 长的竹竿做支架, 框内尼龙网放松降低, 使网底均离地面约 60 cm, 以防种子下落后反弹以及鸟兽的捕食影响。另外 20 个样方做为种子雨结束后调查土壤种子库用, 小样方面积为 1 m², 其位置与种子收集框相对应, 相距 1 m。

自 9 月 26 日起开始对种子收集框进行调查, 每 2 天 1 次, 到 11 月 5 日后由于种子下落较少, 改为每 4 天调查 1 次, 直到 12 月 3 日种子雨结束。

用收集框调查时, 先小心将框内的枯枝落叶及

其他植物的种子等杂物分离出去, 然后将壳斗分出并计数, 再将网内的种子逐个剥开, 以明确种子是否完好或遭虫蛀(完好种子与虫蛀种子在形状和大小上比较接近, 但虫蛀种子常在种皮上有一明显的虫蛀孔, 剥开后子叶或胚芽通常或多或少已经受损, 易与完好种子相区别), 并按完好或虫蛀进行计数。另有一类种子小于完好或虫蛀种子, 常和壳斗连在一起, 用手指轻轻一捏即碎, 动物通常不取食这类种子, 为败育种子, 计数时只统计其个数, 其壳斗不另计数。

土壤种子库的统计在种子雨结束时进行, 按落叶层, 土层 0~2 cm 和 2~10 cm(因 2 cm 以下的土层中存留的种子极少, 故合并在一起分析)分别计数 3 种种子的种类, 种子的状态, 如完好、虫蛀、霉烂、萌发或为动物取食, 其中为动物取食的种子一般只剩下残片, 其数量为估计值, 可能略偏低。在土壤种子库的调查中未发现前几年存留的种子或残片。

根据土壤种子库样方内各状态种子的平均密度占种子收集框内种子平均密度的比例, 可估计出从种子雨开始到结束时土壤中不同种子的命运, 从而初步确定影响种子在土壤种子库中存活的因素。

1.4 统计分析

在本研究中, 定义种子产量(N_s)为种子收集框内完好种子(N_1)与虫蛀种子(N_2)数量之和, 由虫蛀种子/种子产量得虫蛀率(S_l)。设 N_3 、 N_4 、 N_5 、 N_6 、 N_7 分别为土壤种子库中完好种子、虫蛀种子、霉烂种子、萌发种子、被脊椎动物取食的种子(根据残片估计)数量, N_8 为脊椎动物取食种子的总数量, 即 $N_8 = N_s - (N_3 + N_4 + N_5 + N_6)$, 其中包括根据种子残片估计的种子数。种子存活率(S_s)由土壤种子库中存留的完好种子数与萌发的种子数之和(指有生活力的)占种子产量的百分率表示, 即 $S_s = (N_3 + N_6) / N_s$ 。种子存留率(S_r)为土壤种子库中完好种子、虫蛀种子、霉烂种子和萌发种子之和占种子产量的百分率, 即 $S_r = (N_3 + N_4 + N_5 + N_6) / N_s$, 则脊椎动物的捕食率(S_p)为种子产量与土壤种子库存留种子数之差(N_8)占种子产量的百分率, 即 $S_p = 1 - S_r$ 或 $S_p = N_8 / N_s$ 。发霉率为土壤种子库中发霉的种子数占种子产量的百分率, 即 $S_d = N_7 / N_s$ 。

采用 SPSS 8.0 软件包作统计分析。用双尾独立 t 检验(2-tailed independent T-test)分析原生林与次生林中 3 种壳斗科植物的种子雨和土壤种子库间

差异的显著性。用卡方检验(Chi-square Test)分析原生林和次生林中栓皮栎和枹树种子雨和土壤种子库间是否有显著性差异。

2 结果

2.1 种子雨动态

1)栓皮栎。从图 1a 和图 1b 可以看出,在原生林和次生林中栓皮栎种子雨下落的高峰在 10 月初至 10 月 20 日左右,各状态(完好、虫蛀和败育)种子伴随下落。壳斗的下落在种子下落高峰时有一峰值,随后在 10 月下旬和 11 月中旬也发生了 2 个较小的峰值,这在次生林表现尤为明显。栓皮栎种子雨在原生林和次生林中各组成成分的平均密度见表 1,两林分间无显著性差异。在原生林和次生林中,种子产量分别为 2.30 ± 3.85 个/ m^2 和 2.40 ± 3.47 个/ m^2 ,两者亦无显著性差异($P = 0.932$, $df = 38$, t -test)。

图 1 栓皮栎种子雨动态
Fig.1 Seed rain of *Quercus variabilis*
a,原生林 Primary forest; b,次生林 Secondary forest

2)枹树。枹树的种子下落与栓皮栎的种子下落情况不一样,情况较为复杂。在原生林枹树完好种子的下落在 10 月中下旬有一明显的高峰(图 2a),虫蛀种子的下落早于完好种子,而壳斗的下落似与完好种子相伴随,但其峰值略向后推迟 8~10 天;在次生林,虫蛀种子的下落集中在 9 月底至 10 月中旬,而完好种子的数量极少,其高峰期不明显,在 10 月中旬似乎有一高峰(图 2b)。枹树在原生林

未收集到败育种子,次生林中败育种子在种子雨早期下落。枹树种子雨在原生林和次生林中完好种子、虫蛀种子、败育种子以及壳斗下落的平均密度见表 1。在原生林和次生林中,枹树种子产量分别为 6.50 ± 17.43 个/ m^2 和 6.50 ± 13.55 个/ m^2 ,两者无差异($P = 1.00$, $df = 38$, t -test)。

图 2 枹树种子雨动态
Fig.2 Seed rain of *Quercus serrata*
a,原生林 Primary forest; b,次生林 Secondary forest

3)栲树。栲树的种子雨在原生林和次生林都出现了 2 个峰值(图 3)。在次生林内仅 1 个样方内统计了种子,这与结实的栲树数量极少有关。在原生林内 9 月底~10 月初败育种子和虫蛀种子出现下落高峰,而在 10 月底~11 月上旬有较多完好种子下落,壳斗也在此期间出现下落高峰。栲树种子在原生林和次生林的种子雨中完好种子、虫蛀种子、败育种子以及壳斗下落的平均密度见表 1。

2.2 土壤种子库

1)栓皮栎。栓皮栎种子在不同土层中的分布见表 2。从栓皮栎在土壤种子库中存留的情况来看,在原生林中未发现活力的完好种子,而在次生林的落叶层中却有少量活力的种子存在,但在土层(0~2 cm 和 2~10 cm)中均未发现有活力的种子存在;在原生林和次生林中都存留有少量虫蛀种子和少量被动物取食后留下的残片;在原生林中有少量霉烂的种子。

2)枹树。种子在土壤种子库中的分布主要见于落叶层,土层 0~2 cm 有少量分布,而在 2 cm 以

下的土层未发现任何种子或残片(表 2)。在原生林和次生林的落叶层中均有少量有活力种子存在,但在土层(0~2 cm 和 2~10 cm)中均未发现有活力的种子。

表 1 3 种壳斗科植物在原生林和次生林中的种子雨组成与密度
Table 1 Composition and density of seed rain of three Fagaceae species in primary forest and secondary fores(Unit :No./m²)

种类 Species	种子和壳斗 Seed and cup	原生林 Primary forest ($\bar{x} \pm SD$)	次生林 Secondary forest ($\bar{x} \pm SD$)	t 检验 t-Test * t 值 (P)
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	完好 Sound	1.90 ± 3.46	1.60 ± 2.30	0.323(0.749)
	虫蛀 Insect damaged	0.40 ± 1.39	0.80 ± 1.64	-0.831(0.411)
	总产量 Sum	2.30 ± 3.85	2.40 ± 3.47	-0.086(0.932)
	败育 Abort	0.10 ± 0.01	0.40 ± 1.23	-1.024(0.312)
	壳斗 Cup	1.00 ± 1.78	1.80 ± 3.94	-0.827(0.413)
枹树 <i>Quercus serrata</i>	完好 Sound	4.30 ± 12.70	0.60 ± 1.31	1.296(0.203)
	虫蛀 Insect damaged	2.20 ± 4.89	5.90 ± 12.35	1.245(0.221)
	总产量 Sum	6.50 ± 17.43	6.50 ± 13.55	0(1.000)
	败育 Abort	0	0.30 ± 0.34	-1.371(0.178)
	壳斗 Cup	5.40 ± 15.36	8.00 ± 14.95	-0.542(0.591)
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	完好 Sound	1.30 ± 0.84	0.10 ± 0.45	1.424(0.163)
	虫蛀 Insect damaged	0.60 ± 0.41	0.20 ± 0.89	0.872(0.389)
	总产量 Sum	1.90 ± 5.21	0.30 ± 1.35	1.330(0.191)
	败育 Abort	0.70 ± 2.18	0.40 ± 1.79	0.476(0.637)
	壳斗 Cup	2.40 ± 7.07	0.30 ± 1.34	1.306(0.200)

注：* 表示检验为双尾独立 t 检验，df=38，表 2 同。Note：the test is done by 2-tailed independent T-test，df=38，as followed in Table 2

表 2 2 种壳斗科植物种子在原生林、次生林土壤种子库中的分布与密度
Table 2 Distribution and density of acorns of two Fagaceae species in the soil seed bank in the primary forest and the secondary forest (Unit :No./m²)

种类 Species	种子命运 Seed fate	原生林 Primary forest				次生林 Secondary forest				t 检验 t-Test * t 值 (P)
		落叶层 Litter ($\bar{x} \pm SD$)	土层 0~2 cm ($\bar{x} \pm SD$)	土层 2~10 cm ($\bar{x} \pm SD$)	合计 Sum (Proportion , %) *	落叶层 Litter ($\bar{x} \pm SD$)	土层 0~2 cm ($\bar{x} \pm SD$)	土层 2~10 cm ($\bar{x} \pm SD$)	合计 Sum (Proportion , %) *	
		($\bar{x} \pm SD$)	($\bar{x} \pm SD$)	($\bar{x} \pm SD$)	($\bar{x} \pm SD$)	($\bar{x} \pm SD$)	($\bar{x} \pm SD$)	($\bar{x} \pm SD$)	($\bar{x} \pm SD$)	
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	完好 Sound	0	0	0	0	0.15 ± 0.37	0	0	0.15 ± 0.37 (6.25%)	-1.831 (0.075)
	虫蛀 Insect damaged	0.05 ± 0.22	0	0	0.05 ± 0.22 (2.17%)	0.05 ± 0.22	0.05 ± 0.22	0	0.10 ± 0.31 (4.17%)	-0.588 (0.560)
	霉变 Decay	0.05 ± 0.22	0.05 ± 0.22	0	0.10 ± 0.45 (4.35%)	0	0	0	0(0)	1.000 (0.324)
	萌发 Germinated	0	0	0	0	0	0	0	0(0)	
	存留总和 Sum of remains	0.10 ± 0.45	0.05 ± 0.22	0	0.15 ± 0.49 (6.52%)	0.20 ± 0.57	0.05 ± 0.22	0	0.25 ± 0.55 (10.42%)	-0.607 (0.547)
	脊椎动物就地取食 Consumption in situ by vertebrates	0.05 ± 0.22	0	0	0.05 ± 0.22 (2.17%)	0.10 ± 0.31	0	0	0.10 ± 0.31 (4.17%)	-0.588 (0.560)
	动物取食和搬运率 **				93.48%				89.58%	
枹树 <i>Quercus serrata</i>	完好 Sound	0.20 ± 0.70	0	0	0.20 ± 0.70 (3.08%)	0.10 ± 0.31	0	0	0.10 ± 0.31 (1.54%)	0.588 (0.560)
	虫蛀 Insect damaged	0.40 ± 1.35	0	0	0.40 ± 1.35 (6.15%)	1.25 ± 4.33	0	0	1.25 ± 4.33 (19.23%)	-0.838 (0.407)
	霉变 Decay	0.50 ± 1.47	0	0	0.50 ± 1.82 (7.69%)	1.45 ± 3.53	0	0	0.20 ± 0.89 (3.08%)	0.601 (0.512)
	萌发 Germinated	0.40 ± 1.79	0.10 ± 0.31	0	0.50 ± 1.47 (7.69%)	0.20 ± 0.89	0	0	1.45 ± 3.53 (22.31%)	-1.111 (0.274)
	存留总和 Sum of remains	1.50 ± 4.47	0.10 ± 0.31	0	1.60 ± 4.36 (24.61%)	3.00 ± 9.39	0	0	3.00 ± 6.62 (46.16%)	-1.162 (0.253)
	脊椎动物就地取食 Consumption in situ by vertebrates	0.20 ± 0.70	0	0	0.20 ± 0.70 (3.08%)	0.90 ± 3.39	0	0	0.90 ± 3.39 (13.84%)	0.069 (0.371)
	动物取食和搬运率 **				75.38%				53.84%	

* % 为在土壤种子库中各状态种子占种子雨产量的比例；** 表示土壤种子库中动物取食和搬运部分的比例之和。% shows the proportion of every seed state in the soil seed bank over the seed crop in seed rain；** indicates the proportion of predation and removal by animals in the soil seed bank

表 3 2 种壳斗科植物在原生林和次生林中种子命运的比较
Table 3 Comparison of seed fates of two Fagaceae species in primary forest and secondary forest

种类 Species	种子命运 Seed fate	原生林 Primary forest	次生林 Secondary forest	检验 Test (<i>P</i>)*
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	虫蛀率(%) Proportion of insect damage (<i>S_I</i>)	17. 39	33. 33	0. 210
	脊椎动物捕食率(%) Proportion of predation (<i>S_P</i>)	93. 48	89. 58	0. 499
	存留率(%) Proportion of remains (<i>S_R</i>)	6. 52	10. 42	0. 499
	发霉率(%) Proportion of decay(<i>S_D</i>)	4. 35	0	0. 304
	存活率(%) Proportion of survival (<i>S_S</i>)	0	6. 25	0. 085
枹树 <i>Quercus serrata</i>	虫蛀率(%) Proportion of insect damage (<i>S_I</i>)	33. 84	90. 77	0
	脊椎动物捕食率(%) Proportion of predation (<i>S_P</i>)	75. 39	53. 84	0. 006
	存留率(%) Proportion of remains (<i>S_R</i>)	24. 62	46. 16	0. 010
	发霉率(%) Proportion of decay(<i>S_D</i>)	7. 69	22. 31	0. 011
	存活率(%) Proportion of survival (<i>S_S</i>)	10. 77	4. 62	0. 188

注 : * 检验为卡方检验 $df = 1$ 。 Note : the test is done by using Chi-square test , $df = 1$

图 3 栲树种子雨动态
Fig. 3 Seed rain of *Castanopsis fargesii*
a 原生林 Primary forest b 次生林 Secondary forest

3)栲树。在土壤种子库中未发现栲树的种子或残片 ,可能是种子稀少的缘故。

2.3 种子命运

1)栓皮栎。由表 2 可见 ,栓皮栎种子离开母树进入地面后的命运有虫蛀、霉变、被脊椎动物就地取食 ,或存留。尽管在种子库调查时未发现栓皮栎种子萌发 ,但在种子雨调查时发现在原生林和次生林中均有部分栓皮栎种子萌发 ,可能这些种子被动物取食或搬走了。栓皮栎在原生林和次生林中种子雨产量与土壤种子库存留的种子或残片总数之间都存在显著性差异(分别为 $P = 0. 013$ 和 $P = 0. 021$, $df = 38$, t -test) ,说明有较大比例的种子(在原生林和次生林分别为 91. 31% 和 85. 41%)被动物搬运到它处

取食或埋藏起来(表 3)。这些说明栓皮栎种子在土壤种子库中的主要影响因子是动物的取食和搬运作用。由表 3 还可知 ,栓皮栎的虫蛀率在原生林和次生林分别为 17. 39% 和 33. 33% ,略有差异($P = 0. 210$, $df = 1$,Chi-test) ;发霉率在原生林略高于次生林 ,可能与原生林的湿度高于次生林有关。

2)枹树。枹树种子在原生林和次生林的土壤中存留的状态有完好种子、虫蛀种子、霉烂种子、萌发种子和脊椎动物取食的残片 ,这说明了枹树种子在土壤种子库中的不同命运(表 2 和表 3)。枹树种子数量在原生林和次生林中种子雨与土壤种子库之间差异不显著(分别为 $P = 0. 485$, $P = 0. 251$, $df = 38$, t -test) ,说明枹树种子在原地仍有较高比例的存留(分别为 24. 62% 和 46. 16%) ,但从表 3 仍可看出枹树种子仍以被脊椎动物取食和搬运较多 ,在原生林和次生林分别为 75. 39% 和 53. 84% 。由表 3 还可知 ,枹树种子的虫蛀率在原生林和次生林均较高 ,分别为 33. 84% 和 90. 77% ,两林分间的差异极显著($P = 0$, $df = 1$,Chi-test)。

3)栲树。栲树的虫蛀率在原生林和次生林都较高 ,分别为 31. 58% 和 66. 67% ,次生林略高 ,但差异不显著($P = 0. 240$, $df = 1$,Chi-test)。栲树在次生林由于结实的个体极少 ,且产量也非常低 ,加上动物的捕食 ,其在土壤中存留的机率很小。鉴于样本较小 ,这里不再分析其存留率、捕食率和存活率等。

3 讨论

3.1 种子雨

许多壳斗科植物的种子产量在年间有很大的变化 ,种子产量的丰年一般每隔 2 至数年发生一次

(Shaw ,1968a ;Sork et al. ,1993 ;Sork ,1993 ;Tanouchi et al. ,1994 ;Koenig et al. ,1994 ;Kelly ,1994 ;Harmer ,1994 ;Crawley & Long ,1995)。根据在研究地观察 ,栓皮栎、枹树和栲树都有明显的大小年 ,但 3 种壳斗科植物在研究地区种子产量的周期性变化尚需进一步调查研究。从种子雨下落的历期来看 ,3 种壳斗科植物自 9 月底 ~12 月初都有种子或壳斗下落 ,但在原生林和次生林中 3 种种子下落的高峰期不一 (图 1 ~3) ,可能与两林分间各树的成熟程度和林内的小气候有关。败育种子或虫蛀种子由于易受气候因子影响而较早凋落 ,它们大都不能萌发或萌发后就死亡了 ,对种群更新的意义不大。我们的调查自 9 月底开始 ,对败育种子和虫蛀种子的早期统计缺乏。事实上 ,在我们调查开始前曾观察到在地面上有一些未成熟种子。

Tanouchi et al.(1994)曾对在常绿阔叶林中的 4 种栎属植物的种子雨进行了长期调查 ,发现未成熟种子大部分在 7 月至 10 月这段时间下落。所以如果加上未成熟种子下落的时间 ,则整个种子雨持续的历期就相当长了 ,可能长达 5 个月之久。

根据壳斗数与种子数之间的差异 ,尚难估计林冠层种子丢失(Sork et al. ,1993)。栓皮栎在原生林和次生林的壳斗数都低于种子数 ,也很少观察到鸟类的取食活动。枹树的壳斗数在原生林少于种子数 ,而在次生林多于种子数。其原因可能与气候因素有关 ,在整个种子下落期间 ,没有低于 10℃ 的低温 ,在种子雨下落后期(11 月中旬)常有较大的风(5 ~6 级偏北风 ,据当地的天气预报) ,可能壳斗在树上存留 ,或因风力等外界原因掉落时发生偏离 ,从而没有统计到。

栲树的壳斗数在原生林略高于种子数 ,说明林冠层有损失 ,这也与调查时发现鸟类取食栲树种子的事实相符。Shaw(1968a)根据一年内收集的壳斗数与种子数的比较 ,也认为壳斗数与种子数间的差异难以推断种子在林冠层的丢失率。尽管壳斗与种子之间存在一一对应的关系 ,但是要比较准确地估计林冠层的丢失情况 ,需要对方法进行改进 ,如增大网的面积和密度 ,调查时间上也需适当延长等。

3.2 土壤种子库

在土壤种子库中 ,种子主要存留在枯枝落叶层 , 0 ~2 cm 的土层也有极少量的种子存在 ,而在 2 cm 以下土层未发现任何种子或残片(表 2)。这说明种

子在土壤中的捕食压力大 ,存活率低 ,存留时间短。种子由于内含淀粉、蛋白质等丰富的营养物质 ,而成为昆虫和鸟兽丰富的食物资源(Bonfil ,1998)。在林冠层有鸟类取食了部分种子 ,特别是栲树种子。在调查过程中常遇到鸟类在栲树上的取食活动。但壳斗科植物的种子绝大部分都散落到了地面 ,成为地面小型哺乳动物特别是啮齿动物的重要食物来源。所以啮齿动物对地面种子的丢失起主要作用 (Shaw ,1968a ,1968b ;Sork ,1984 ;Kikuzawa ,1988a ;Herrera ,1995)。在研究地 ,至少栖息有社鼠(*Niviventer confucianus*)、针毛鼠(*N. fulvescens*)、青毛鼠(*Berylmys bowersi*)、小泡巨鼠(*Leopoldamys edwardsi*)、大耳姬鼠(*Apodemus latronum*)、高山姬鼠(*A. chevrieri*)、中华姬鼠(*A. draco*)、大足鼠(*Rattus nitidus*)、褐家鼠(*R. norvegicus*)和巢鼠(*Micromys minutus*)等 10 种鼠类 ,其中前 4 种鼠类是数量上占优势的森林型小型啮齿动物(待发表)。这些鼠类在样地内的取食活动比较常见 ,但它们可能对不同的种子有不同的选择性 ,尚需要进一步研究。由于气候湿润 ,落在地面上的种子 ,如栓皮栎和枹树等能迅速萌发 ,萌发的幼苗可能有利于减少动物的捕食并顺利越冬 ,在后期枯枝落叶的覆盖也有助于种子萌发和逃脱捕食。所以在种子雨结束时部分完好种子能幸存下来。

3.3 种子命运与更新

由于种子在林冠层仅有少量丢失(Shaw ,1968a ,1968b) ,所以通过种子收集框收集的种子数量比较接近种子的真实产量。而土壤种子库的输入则直接来源于种子雨(Harper ,1977 ;张志权 ,1996) ,土壤种子库中种子存在的时空格局反映了种子下落后的动态变化 ,因此根据种子雨与土壤种子库之间的数量差异 ,可以明了种子下落后种子的命运。从以上的结果中可以看出 ,通过土壤种子库中各类种子存在状态的数量与种子产量的比较能较好地反映种子离开母树后种子的命运(表 2 和表 3) ,从而能够较准确地确定在都江堰地区影响壳斗科植物地面种子库的重要因子是脊椎动物的取食和搬运作用 ;同时也说明基于种子雨和土壤种子库测定种子虫蛀率、种子存活率、种子发霉率和脊椎动物捕食率的方法是可行的。在排除鸟类和鼠类的扣网实验中未发现鸟类对地面种子的取食和搬运 ,从而证实鼠类是影响种子库的脊椎动物(待发表)。其他的研究也

都认为影响地面种子库中种子命运的主要因素为动物的捕食和搬运作用,尤其是小型啮齿动物(孙书存,陈灵芝,2000;Crawley & Long,1995;Herrera,1995;Kikuzawa,1988a;Shaw,1968a,1968b)。另外,通过标记种子的扩散实验表明,鼠类将种子搬运到它处后,把种子埋藏在土壤或枯枝落叶下(埋藏深度常为0~5 cm左右),少量种子能存活到萌发(待发表)。因此,鼠类尽管取食了大部分种子,但是少量被它们埋藏起来的种子可能存活到幼苗建成,实现种群更新(Vander Wall & Joyner,1998)。

壳斗科植物一般通过种子来实现种群更新,土壤种子库中有活力种子存留的数量能反映植物更新的方式。在原生林,栓皮栎所受的捕食压力很大,没有发现有活力的种子,而在次生林中有少量有活力的种子存留在落叶层。在春季实生苗调查时在原生林内未发现栓皮栎幼苗和幼树,而在次生林内有少量幼苗和幼树存在,这暗示在原生林和次生林中栓皮栎更新的方式可能不同。枹树在原生林和次生林中都有少量完好种子存在,并有少量已萌发的种子,这些种子极有可能建成幼苗。春季实生苗调查发现,在原生林和次生林均有少量幼苗和幼树存在,这可能代表枹树更新的方式。在原生林和次生林中均未发现栲树种子存留在土壤中,可能与其产量极低有关。在产量低的年份,动物对种子的捕食强烈(Crawley & Long,1995),栲树的更新可能依赖种子丰年的出现,过量的种子出现捕食者饱和现象而实现更新。从土壤种子库来看,栓皮栎和枹树在原生林和次生林的更新方式可能略有不同,但它们具体的更新方式有待于进一步调查研究。

在研究中发现虫蛀种子的比例对土壤种子库中种子的命运有一定影响。由表3可知,栓皮栎和枹树二者在次生林中种子的虫蛀率(分别为33.33%和90.77%)比原生林(分别为17.39%和33.84%)高,而在次生林中脊椎动物的捕食率(分别为89.58%和53.84%)却比原生林(分别为93.48%和75.38%)低,而且存留率高,发霉率也较高(表3)。可能有以下3方面的原因:1)种子捕食者对虫蛀种子可能有一定的鉴别力和选择性(Sork et al.,1983),致使较大比例的虫蛀种子存留在土壤中,少数完好种子可能与虫蛀种子混在一起而逃过了捕食者的注意;2)次生林和原生林之间地表植被有差异,在原生林中地表的草本层仅有少量分布,盖度低

于1%,而次生林中的草本层有较多的蕨类分布,其盖度约为15%,草本层的有利保护增加了动物的觅食难度,这可能也是部分完好种子能够幸存的原因;3)虫蛀率和发霉率之间存在一定的联系,虫蛀率高,往往发霉率也较高,特别是枹树种子(表3),从而可能导致种子的存留率增高。此外,本研究还发现种子较大的栓皮栎种子的存活率低于种子较小的枹树种子的存活率(表3),这可能是由于从最优取食的角度,鼠类更优先取食营养较多、较大的种子的缘故。

致谢 在野外调查中得到了中国科学院华西亚高山植物园和都江堰市林业局的大力支持,在此一并致谢。

参考文献

陈昌笃,2000. 都江堰地区——横断山北段生物多样性交汇、分化和存留的枢纽地段. 生态学报,20(1): 28~34
陈昌笃,庄平,胡锦涛(编),2000. 都江堰地区生物多样性研究与保护. 成都:四川科学技术出版社,1~153
陈灵芝,陈清朗,刘文华,1997. 亚热带落叶阔叶林的地理分布. 见:陈灵芝,陈清朗,刘文华(主编),1997. 中国森林多样性及其地理分布. 北京:科学出版社,125~134
李宏俊,张知彬,2000. 动物与植物种子更新的关系 I. 对象、方法和意义. 生物多样性,8(4): 405~412
李宏俊,张知彬,2001. 动物与植物种子更新的关系 II. 动物对种子的捕食、扩散、贮藏及与幼苗建成的关系. 生物多样性,9(1): 25~37
刘茂松,洪必恭,1998. 中国壳斗科的地理分布及其与气候条件的关系. 植物生态学报,22(1): 41~50
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
张志权,1996. 土壤种子库. 生态学杂志,15(6): 36~42
Andersson C., 1991. Distribution of seedlings and saplings of *Quercus robur* in a grazed deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 2: 279~282
Bonfil C., 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *Journal of Ecology*, 85(1): 79~87
Borchert M I., Davis F W., Michaelsen J and Oyler L D., 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*, 70: 389~404
Crawley M J and Long C R., 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology*, 83(4): 683~696
Griffin J R., 1971. Oak regeneration in the upper Carmel Valley, California. *Ecology*, 52: 862~868

Harmer R, 1994. Natural regeneration of broad-leaved trees in Britain: II. Seed production and predation. *Forestry*, **67** (4): 275 ~ 286

Harper J L, 1977. The seed bank. In: Harper J L (ed.), *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 83 ~ 110

Herrera J, 1995. Acorns predation and seedling production in a low-density of cork (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, **76**: 197 ~ 201

Jansen D H, 1969. Seed-eaters versus seed size, number, dispersal, and toxicity. *Evolution*, **23**: 1 ~ 27

Jansen D H, 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**: 465 ~ 492

Kelly D, 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**(12): 466 ~ 470

Kikuzawa K, 1988a. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broad-leaved deciduous forest: 1. disappearance. *Forest Ecology and Management*, **25**(1): 1 ~ 8

Kikuzawa K, 1988b. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broad-leaved deciduous forest: 2. scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*, **25**(1): 9 ~ 16

Koenig W D, Mumme R L and Carmen W J, 1994. Acorn Production by oaks in central coastal California: variation within and among years. *Ecology*, **75**(1): 99 ~ 109

Kollmann J and Schill H P, 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**: 193 ~ 205

Sharp M W and Sprague V G, 1967. Flowering and fruiting in the white oaks: Pistillate flowering, acorn development, weather, and yields. *Ecology*, **48**: 243 ~ 251

Shaw M W, 1968a. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales: 1. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology*, **56**(3): 565 ~ 583

Shaw M W, 1968b. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales: 2. Acorn losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology*, **56**(3): 647 ~ 660

Sork V L, Stacey P and Averett J E, 1983. Utilization of red oak acorns in a non-bumper crop year. *Oecologia* (Berlin), **59**: 49 ~ 53

Sork V L, 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, **65**(3): 1020 ~ 1023

Sork V L, 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio*, **107/108**: 133 ~ 147

Sork V L, Bramble J and Sexton O, 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, **74**(2): 528 ~ 541

Stapanian M A and Smith C C, 1984. Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach. *Ecology*, **65**: 1387 ~ 1396

Tanouchi H, Sato T and Takeshita K, 1994. Comparative studies on acorn and seedling dynamics of four *Quercus* species in evergreen broad-leaved forest. *Journal of Plant Research*, **107**(6): 153 ~ 159

Vander Wall S B and Joyner J W, 1998. Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): Potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology*, **76**(1): 154 ~ 162

Watt A S, 1919. On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. *Journal of Ecology*, **7**(2): 173 ~ 203

(责任审稿人 杨允菲 责任编辑：孙大川 闫文杰)