

西藏雅鲁藏布江中游河谷砂生槐种群种子库特征

刘志民¹, 赵文智^{1 2}, 李志刚¹

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所; 2. 冻土工程国家重点实验室, 兰州 730000)

摘要 对西藏特有豆科灌木砂生槐种子库特征研究表明, 雅鲁藏布江中游河谷阶地天然砂生槐种群种子库平均密度变化于 6.8~25.2 粒/m²。相距 100km 以上的地区、相隔 100m 以上的样地以及 20cm×20cm 的连续小样方间种子库密度均存在显著差异, 不同地区的种子库密度的变异 4 倍左右, 而样地间的变异 3 倍左右, 但样地内小样方间的变异则更大, 在调查的 900 个小样方中, 种子库密度为 0、25、50、75、100 粒/m² 分别占 63%、26%、8%、2%、1%, 种子库密度大于 125 粒/m² 不足 1%。地区、样地和小样方尺度上的方差分别为总方差的 3%、21.2% 和 75.8%。种子库中种子主要集中在地表, 占 70% 左右, 0~2cm 土层占 17.9%, 2~5cm 占 11.9%, 5cm 以下基本没有种子存在。在地形较平坦的相对封闭的丘间低地, 风力、流水和重力对种群的干扰相对较轻, 可以近似地视为无干扰生境。在这种生境砂生槐种群发育较好, 以 20 cm × 20 cm 的小样方为单元, 85% 的小样方都有种子分布。风、流水和重力都不同程度地搬运砂生槐种子, 其中风力搬运的距离一般在 6m 左右, 重力搬运的距离一般在 10m 左右。流水搬运的距离因地形、水流强度而变化较大。风力和重力搬运的距离虽然相对较短, 但为流水的搬运提供了种源。在自然状态下, 8a 左右的砂生槐种群种子库密度达到最大, 其后随种群年龄增加而降低。人为不合理的樵采降低了砂生槐种子的生产能力, 从而降低了种子库密度。因此, 为保持砂生槐种子库的稳定性, 建议在砂生槐的管理中采用轮伐的经营方式, 轮伐周期为 8a 左右。

关键词 西藏, 雅鲁藏布江中游, 河谷阶地, 砂生槐, 种子库

Characteristics of the Seed Bank of *Sophora moorcroftiana* Population in the Middle Reach of Yarlung Zangbo River, Tibet

LIU Zhi-Min¹, ZHAO Wen-Zhi^{1 2}, LI Zhi-Gang¹ (1. Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 2. State Key Lab of Frozen Soil Engineering, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China). *Acta Ecologica Sinica* 2002 22(5): 715~722.

Abstract *Sophora moorcroftiana*, an endemic shrub in Tibet, colonizes the terraces, lower slopes and sand dunes in the middle reach of the Yarlung Zangbo River.

The soil seed bank characteristics of *Sophora moorcroftiana* in the middle reach of the Yarlung Zangbo River were discussed in this paper. The objectives are (1) to reveal the variations of soil seed banks among different regions, different plots and different sub-plots; (2) to determine the influences of wind force, floodwater, gravity and cutting on seed dispersal, seed distribution and soil seed bank density.

The sampling sites in different regions for soil seed bank measurements located on terraces with out sand burial and cutting in Nangxian, Gyaca, Zhanang, Qüxü, Xigaze and Xaitongmin. Sampling sites were selected after a careful survey on land surface features at Gyangdang, which locates in the wide Xigaze valley of the Yarlung Zangbo River. In these sampling sites, one plot without disturbances of wind, flooding and gravity, one plot with only disturbance of wind, one plot with only disturbance of flooding and one plot with only disturbance of gravity were set up. Then each plot was subdivided into many 20cm×20cm sub-plots used for soil seed bank

基金项目 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所知识创新课题资助项目(210081, 210049)

收稿日期 2001-07-01, **修订日期** 2002-02-05

作者简介 刘志民(1965-), 男, 内蒙古敖汉人, 博士。主要从事干旱区恢复生态学和植物固沙研究。

万方数据

measurement. At Gyangdang, populations of *Sophora moorcroftiana*, free from sand burial but subjected to cutting, were selected to investigate the soil seed bank density.

The analysis showed that: (1) the mean density of soil seed bank of *Sophora moorcroftiana* populations in the middle reach of the Yarlung Zangbo River ranged from 6.8 to 25.2 grain/m²; (2) differences in seed bank densities existed between different regions with an interval bigger than 100km, different plots with an interval bigger than 100m, and different continuously arranged 20cm × 20cm plots. The difference between different regions was about 4 times, and that between different plots 3 times. The difference between the 20cm × 20cm sub-plots was evident. Of the 900 sub-plots, the plots with seed density of 0 grains/m², 25 grains/m², 50 grains/m², 75 grains/m², 100 grains/m² and more than 125 grains/m², accounted for 63%, 26%, 8%, 2%, 1%, less than 1% of the total, respectively. Calculation of the components of variation, however, showed that, despite significant heterogeneity at these larger scales most variation (>70%) in seed density was associated with the smallest spatial scale of sampling, between replicate core samples in each plot. Variability among sampling plots and among areas contributed around 3% and 21% of the variation, respectively. Considering the vertical distribution, 70% of the total seeds distributed on the surface, 17.9% in the layer of 0~2 cm, and 1.9% in the layer of 2~5 cm. If not disturbed by wind, gravity and water flow, 85% of the total 20 cm × 20 cm sub-plots had seed. Seed dispersal distance by wind was about 6m and that by gravity about 10m. The dispersal distance by water flow was different and closely related to the landforms and the carrying capacity of flowing water. Seeds carried away by gravity or wind might be carried away again by water, thus there was a secondary dispersal of seeds in the research area.

In the natural population, the density of soil seed bank reached at its peak at the age of 8 years and then declined with the age. Improper cutting of wood-fuel reduced the production of seed, and as a result, reduced the density of seed bank too. Well-regulated cutting, such as rotation, should be promoted in order to maintain the stability of seed bank. The rotation period was around 8 years.

Key words: Tibet; middle reach of Yarlung Zangbo River; *Sophora moorcroftiana*; seed bank

文章编号: 1000-093X(2002)05-0715-08 中图分类号: Q948.155 文献标识码: A

种子库是生态系统的重要组成部分,它与种群动态有直接关系^[1]。在空间范围内种子库存在着很大的变异性,这些变异性具有重要的种群统计意义和进化的后果^[2,3]。种子库格局是这些变异的直接反映,它是种子扩散的直接结果。风、水流、以种子为食的动物和土壤表面微形态都是影响种子扩散的主要因素^[4~6]。此外,土壤中种子的分布还与土壤条件如土壤颗粒、结构和化学性质有关^[1,7,8]。

对种子聚集格局和相关尺度的研究能够为认识种子扩散过程提供依据^[9,10]。近年来,统计学方法的日臻完善为描述植被格局提供了有力的工具^[11,12]。此外,数理统计的方法也可以用来描述种子库格局,例如 Inglis 利用等级 ANOVA(Hierarchical Random Effect ANOVA)研究了海洋植物在不同尺度上的变异性^[13]。在陆地生态系统中,种子聚集的最大值往往出现在受风和水流重新搬运的开阔生境,如沙丘、苔原和山坡^[4,14~19]。但是这种聚集的格局因植物种而有很大差异。

砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)为豆科灌木,为西藏特有植物种^[20]。广泛分布在西藏中部河谷、山坡和沙丘上^[21]。它表现出某些抗旱特性^[22]并通过强的萌蘖能力来适应沙地生境^[23]。在西藏雅鲁藏布江河谷植被中具有重要的作用。据野外初步踏查,砂生槐种子库的格局不仅受风力、流水和重力的影响,而且受人类活动特别是樵采的影响。但有关砂生槐种子库的专门研究却未见报道。

本文的目的在于揭示雅鲁藏布江中游河谷阶地自然状态下砂生槐种子库分布特征,揭示地区、样地和样方尺度种子库密度的变异,探讨风、流水和重力对种子传播和分布以及樵采对种子库密度的影响。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区选择在雅鲁藏布江中游河谷阶地上,跨朗县、加查县、扎囊县、曲水县、日喀则市和谢通门县。依次为半湿润气候和半干旱气候,海拔从朗县的3046m上升到谢通门的3925m。降水量从675.1mm下降到431mm,年平均气温从8.2℃下降到6.3℃,≥0℃的积温从3030℃下降到2566℃。土壤为雅鲁藏布江河谷阶地上发育的粗骨性土壤,有的地段有风沙土分布。植被从东到西依次由森林灌丛向灌丛过渡,河谷地区主要的乔木树种主要为高山松(*Pinus densata*)、栎树(*Quercus* spp)、灌木为砂生槐、绣线菊(*Spiraea* spp)、鼠李(*Rhamnus* spp)和多花亚菊(*Ajania myriantha*)。研究的砂生槐种群为单优势种群。

1.2 研究方法

分别在朗县、加查县、扎囊县、曲水县、日喀则市和谢通门县的雅鲁藏布江河谷阶地未受沙埋和樵采的地段各随机选择10m×10m的样地。在样地内随机选择30个20cm×20cm的小样方,调查0~5cm土层种子库数量。在谢通门、日喀则、曲水和扎囊分别调查10块样地,在朗县和加查由于交通和时间的限制各调查5块样地。在数据处理中每个地区均以5块样地的资料为基础,其中调查10块样地的调查地区是从10块样地中随机抽取5块样地的资料。样地的基本情况见表1。

表1 不同调查地区砂生槐种群生长状况
Table 1 Growth status of *Sophora moorcroftiana* at the study areas

| 调查地 Site | 海拔 (m) Elevation | 年均温 (℃) Mean temperature | 降水量 (mm) Annual rainfall | 密度(株/ 100m ²) Population density | 高度(m) Height | 新梢长度 (cm) Length of bud | 基径(cm) Basal diameter |
|-----------------|------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|---|-----------------|-------------------------------|-----------------------------|
| 朗县 Nangxian | 3139 | 8.2 | 600 | 23±9.2 | 68.3±18 | 20.3±4.0 | 2.60±0.25 |
| 加查 Gyaca | 3210 | 8.0 | 490 | 44±14.6 | 55.7±6.6 | 18.2±1.1 | 2.00±0.20 |
| 扎囊 Zhanang | 3588 | 7.8 | 420 | 74±21.7 | 30.8±3.6 | 11.9±1.8 | 0.83±0.10 |
| 曲水 Qixü | 3626 | 7.4 | 440 | 82±20.8 | 60.4±4.5 | 29.3±5.1 | 0.75±0.04 |
| 日喀则 Xigaze | 3820 | 6.3 | 420 | 98±16.0 | 21.5±1.9 | 5.6±1.3 | 0.72±0.12 |
| 谢通门 Xaitongmoin | 3925 | 5.8 | 400 | 104±39.3 | 35.9±5.8 | 19.6±6.7 | 0.73±0.05 |

事实上,在自然状态下很难明确界定某一种群的干扰体系的,因为干扰因子往往是交互作用的。根据野外条件下生境地表状况来定义生境受干扰的类型,如风、流水和重力干扰。例如,将坡度<5°,处在丘间低地,无风蚀沙埋也没有流水痕迹的生境定义为未受干扰的生境。将坡度<5°,有风蚀沙埋但无流水痕迹的生境定义为受风力干扰的生境。将坡度<5°,无风蚀沙埋但有流水痕迹的生境定义为受流水干扰的生境。将坡度>25°,地表无风蚀沙埋、无流水痕迹的生境定义为受重力干扰的生境。根据上述定性指标,在日喀则江当雅鲁藏布江宽谷段选择1块位于丘间低地的5m×5m样地,由于特殊的局地环境,风、流水、重力对地表作用较小,而且围封禁牧、禁止樵采近10a。因此,本样地可以作为未受干扰的砂生槐种群种子库格局的代表。以20cm×20cm×5cm为单元,调查5m×5m样地内,共计625个小样方的种子库的密度。同时在样地附近随机选择30个20cm×20cm×5cm样方,分表层、0~2cm、2~5cm调查种子库的密度,代表未受干扰情况下种子库垂直分布格局。在日喀则江当雅鲁藏布江宽谷段选择上风向有砂生槐分布,而下风向有半径10m左右的裸地斑块,周围无流水侵蚀痕迹,近10a也没有樵采记录的样地。本样地代表受风力干扰的砂生槐种子库特征。样地面积为5m×13m样地(包括3m的灌丛带),以20cm×20cm×5cm为单元,调查样地内,共计1625个小样方的种子库的特征。在日喀则江当雅鲁藏布江宽谷段选择周围有裸露地表斑块的砂生槐种群,周围有明显的流水痕迹,逆水流方向有砂生槐分布。该样地代表流水干扰的砂生槐种子库特征。样地大小10m×18m(包括3m的灌丛带),以20cm×20cm×5cm为单元,调查样地内,共计4500个小样方的种子库的特征。在山坡中部(坡度约30°,上侧有砂生槐分布,下侧有足够大的裸露斑块)选择4条长20m的样线,以20cm×20cm×5cm为单元,调查样线上,共计400个小样方的种子库的密度。该样地代表重力干扰砂生槐种子库的特征。

在日喀则周围雅鲁藏布江沿岸无沙埋但被人为樵采的生境相似地段选择41块10m×10m的样地。由于当地对砂生槐的樵采基本是全部砍伐,所以地上部分的年龄基本相同。因此,调查了5丛砂生槐灌丛

的最大枝条基径的年轮数作为种群年龄,同时调查了种群种子库密度,并用 Micro-Origin 5.0 建立种子库密度和种群年龄的关系。

1.3 数据分析

用 Micro-Origin 5.0 软件中的 ANOVA 分析小样方间,样地之间和不同地区间的种子库密度的差异性。用 Micro-Excel 进行种子库特征描述统计分析。

利用半方差函数表示种子库特征随尺度的变化,即:

$$\gamma(h) = 1/2N(h) \sum_{i=1}^N [Z(x_i) - Z(x_{i+h})]^2$$

式中, $\gamma(h)$ 为半变异函数, h 为两样本点空间分隔距离, $Z(x_i)$ 和 $Z(x_{i+h})$ 分别为区域化变量 $Z(x)$ 在空间位置 x_i 和 x_{i+h} 上的观测值 ($i=1, 2, \dots, N(h)$), 其中 $h=20\text{cm}$, x_i 分别为种子库密度和种子库中种子分布概率。种子库密度是样地上每一排 $20\text{cm} \times 20\text{cm}$ 样方密度的平均值, 种子分布概率是每一排 $20\text{cm} \times 20\text{cm}$ 样方中有种子的样方数与每一排总样方数的百分比。风力干扰样地的长度 13m , 样本数 65 个, 流水干扰的样地长度为 18m , 样本数为 90 个, 重力干扰的样地长度为 20m , 样本数为 100 个。

2 结果

2.1 砂生槐种子库密度特征及其空间变异

雅鲁藏布江中游河谷阶地上自然状态砂生槐种群的种子库密度的统计平均值在 $6 \sim 26$ 之间。ANOVA 分析表明, 从 $20\text{cm} \times 20\text{cm}$ 的小样方到相隔 100m 以上的样地, 再到相隔 100km 以上的地区的空间尺度上砂生槐种子库密度存在着显著的空间变异(表 2)。6 个调查地区种子库平均密度差别 4 倍左右, 同一地区样地间这种差异为 3 倍左右。但样地内样方间的差异较大, 有的小样方内没有种子分布, 有的小样方种子密度达 150 粒/ m^2 。在调查的 900 个小样方中, 种子库密度为 0 、 25 、 50 、 75 、 100 粒/ m^2 分别占 63% 、 26% 、 8% 、 2% 、 1% , 种子库密度大于 125 粒/ m^2 不足 1% 。地区、样地和小样方尺度上的方差分别为总方差的 3% 、 21.2% 和 75.8% 。

表 2 不同尺度样地的种子库密度的描述统计和 ANOVA 检验

| (a) 变因 | Df | SS | MS | F | p | F _{crit} (0.05) |
|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|--------------------------|
| 地区 Area | 5 | 13072 | 2614 | 1.40 | <0.001 | 1.22 |
| 样地 Sample sites | 24 | 92947 | 3864 | 5.87 | <0.001 | 2.23 |
| 样方 Sample plot | 870 | 331302 | 380 | | <0.001 | |
| (b) 不同地区砂生槐 | 谢通门 ^① | 日喀则 ^② | 曲水 ^③ | 扎囊 ^④ | 加查 ^⑤ | 朗县 ^⑥ |
| 种群种子库密度 | 6.8±3.4 | 25.2±8.4 | 10.2±2.5 | 18.0±2.5 | 12.3±2.3 | 9.0±3.9 |
| (c) 不同样地间的 | 4.2±11.5 | 20.0±26.6 | 13.3±19.4 | 17.5±20.9 | 12.5±21.5 | 8.3±2.5 |
| 砂生槐种子库密度 | 4.2±11.5 | 20.0±17.9 | 10.0±14.1 | 19.2±27.6 | 8.3±13.7 | 11.7±3.5 |
| | 12.5±29.9 | 22.5±25.7 | 11.7±14.3 | 14.2±33.3 | 13.3±21.5 | 14.2±2.6 |
| | 6.7±14.6 | 23.3±36.5 | 6.7±11.2 | 18.3±28.6 | 14.2±19.3 | 5.0±1.9 |
| | 5.8±14.2 | 40.0±34.5 | 9.2±15.4 | 20.8±23.7 | 13.3±17.0 | 5.8±1.2 |

(a) Different factors (b) Seed bank density of *Sophoramoocroftiana* at the different area (c) Seed bank density of *Sophoramoocroftiana* at the different sample sites ①Xaitong moin ②Xigaze ③Qüxü ④Zhanang ⑤Gyaca ⑥Nangxian

2.2 砂生槐种子库种子垂直分布

未受自然干扰的生境砂生槐种子主要分布在土壤表面, 约占总种子的 70.2% , $0 \sim 2\text{cm}$ 土层的种子数约占 17.9% , $2 \sim 5\text{cm}$ 的种子数约占 11.9% , 5cm 以下几乎没有种子分布(表 3)。

2.3 自然干扰对种子库格局的影响

风力、流水和重力等自然因素都会引起砂生槐种子的扩散。不同干扰因素种子的分布格局可以很好地反映这些因素对种子扩散的影响强度。无论是风力作用、流水作用还是重力作用, 在空间上种子密度随距种源的距离增加而减少, 但减少的幅度不同。在重力干扰情况下, 在距种源 20m 左右种子库密度几乎为

0 种子库明显下降的距离在距种源 10m 左右。风力干扰情况下,在距种源 6m 左右种子库密度接近于 0 (图 1)。

在自然干扰相对较轻的相对封闭的生境中, 85% 的地表都有种子分布,每 20cm×20cm 样方内 250 粒/m² 以上聚集的地表占 24.5% (图 2)。自然干扰生境种子发生明显的运动,在风力干扰生境 78.1% 的地表上都没有种子分布,以 20cm×20cm 为单元,10 粒/m² 以上的种子聚集的地表仅 1.3%,在流水干扰生境 72.9% 的地表都没有种子分布,以 20cm×20cm 为单元,250 粒/m² 以上的种子聚集的地表仅 0.4%,这可以从流水作用导致砂生槐种子主要分布在流水形成的细沟周围的现象中得到验证。在重力干扰生境 57.0% 的地表没有种子分布,以 20cm×20cm 为单元,250 粒/m² 以上的种子聚集的地表几乎没有。

表 3 砂生槐种子库垂直分布

Table 3 Characteristics of vertical distribution at seed bank of *Sophora moorcroftiana*

| 深度(cm) Depth | 平均值 Mean SE SD (粒/m ²) | | | 占总数的 % percentage |
|-------------------|---|------|------|----------------------|
| | | | | |
| 地表 Ground face | 88.3 | 16.0 | 87.5 | 70.2 |
| 0~2 | 22.5 | 4.5 | 24.9 | 17.9 |
| 2~5 | 15.0 | 3.7 | 20.3 | 11.9 |

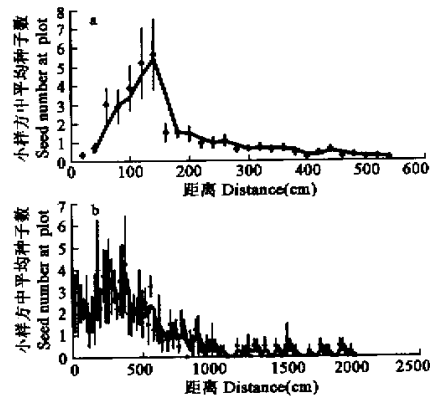


图 1 重力和风力干扰下距种源的砂生槐种子库密度
Fig.1 Seed bank density at different distance from seed source under disturbance of gravity and wind respectively
a. 风力 Wind b. 重力 Gravity

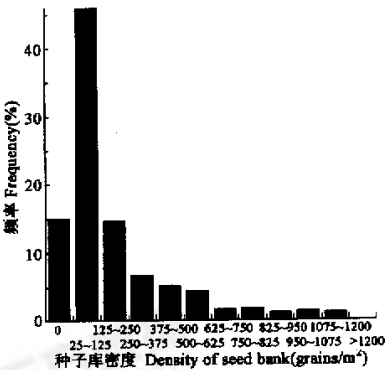


图 2 无干扰条件砂生槐种子库密度分布频率
Fig.2 Distribution frequency of density of seed bank under condition without disturbance

分形维数是用来描述空间格局的有力工具,利用半方差与间隔距离在对数尺度上关系斜率计算的分形维数可以很好地说明生态属性的空间格局^[12]。在流水干扰下,在 2m 尺度内半变异函数接近水平,分形维数接近于 2,说明在此范围内种子库格局近似同质。但在 2~15m 的尺度上种子库密度的半变异函数斜率接近 1,分形维数降低到 1.0 左右,而种子库分布的概率的分形维数降低幅度较小,仍接近于 2,说明在此尺度范围种子库密度空间格局对尺度的依赖性较强,而种子库分布概率格局对尺度的依赖性较弱(图 3a)。在风力干扰条件下,无论是种子库密度还是种子分布概率,在 2.5m 尺度上半变异函数接近水平,分形维数 1.8 以上,接近于 2,说明在此尺度内种子库格局近似同质。但在 2.5~8.5m 的尺度上它们的分形维数降低到 1.0 左右,说明在此尺度范围种子库密度和种子分布的空间格局对尺度的依赖性较强(图 3b)。在重力干扰的条件下,在 10m 尺度上种子库密度和种子分布概率半变异函数接近水平,分形维数接近于 2,说明在此尺度种子库格局近似同质。但在 10~20m 的尺度上它们的分形维数降低到 1.0 左右,说明在

此尺度范围种子库密度空间格局对尺度的依赖性较强(图 3c)。

2.4 樵采对种子库密度的影响

在雅鲁藏布江中游的日喀则地区,砂生槐作为主要的燃料而遭到严重的樵采。虽然樵采在一定程度上有利于砂生槐的生长,但严重影响种群种子的生产,因为只有 2 年生以上的枝条才能结种。根据对 41 个已经樵采样地种群年龄和种子库密度的回归拟合显示,砂生槐种子库密度与砂生槐种群的年龄呈抛物线型关系(图 4)。在 8a 左右种子库密度达到最大值。根据当地习惯,樵采的周期多在为 3~5a,这样就不利于砂生槐种子的生产和种子库补充。因此,目前的樵采方式将会降低砂生槐种群的种子库密度,增加砂生槐灭绝的生态风险。

3 讨论

在同一地区,气候条件基本相同,但局地的土壤和地形条件存在异质性。砂生槐种子库密度变异方差组成表明,地区、样地和小样方尺度上的方差分别为总方差的 3%,21.2% 和 75.8%。说明种子库的差异更多地依赖于局地生境的差异而不是气候的差异。

种群生态学中往往用平均值和方差的比值来描述种群空间格局即空间分布的均匀状况。在自然状态下,砂生槐种子库地区、样地和小样方尺度上的方差/平均值分别为 3.45、3.94、35.85,这与 Thompson^[24]对草地的研究结论有相似之处。自然状态下地区和样地尺度上的方差/均值与热带草原地区接近(3.69)^[24]。在沙漠和山地环境,种子库密度分布具有偏斜性和凸起的特点,方差和平均值比介于 10~150^[14,15,18,20]。在雅鲁藏布江中游河谷地区,未受干扰砂生槐种子库密度分布也存在明显的偏斜特征,但它的方差与平均值之比高于沙漠和山地生境。而受干扰生境的样地和地区尺度方差与平均值之比与沙漠和山地生境接近,说明砂生槐种子库密度分布特点具有沙漠和山地生境的特点。

对于大多数木本植物来说,种子库主要集中在枯落物层。如在 Ethiopia 的 Rift Valley 封闭生境中木本植物种子库中 82% 的种子集中在枯落物中,在开阔生境中仅有 56% 的种子集中在枯落物层^[25]。基本无地表枯落物的雅鲁藏布江中游河谷阶地砂生槐种群中,在受风力、流水和重力干扰相对较轻的封闭生境中,70% 的种子分布在地表,仅有 30% 的种子埋藏于土壤中。这可能与动物活动和放牧强度轻有关。存在于无枯落物的地表种子命运有 3 种,一是被搬运到其它生境,二是被动物和鸟吃掉,三是在自然状态下风化而丧失活力。

在雅鲁藏布江中游河谷地区,由于高原生境条件的严酷性,动物活动较少,洞穴中虽有种子聚集,但非常少。在动物和放牧活动相对较少,土壤被扰动程度较轻情况下,种子不易被埋藏在土壤中。加之,无枯落物的保护种子就容易受风、流水和重力的搬运,从而引起种子库格局的变化以及数量和质量的下降。

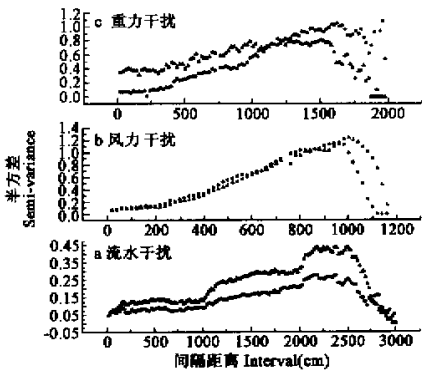


图 3 重力、风、流水干扰下砂生槐种子库密度及其分布概率的变异函数

Fig. 3 Semi-variance of seed bank density and its probability of occupying subplots under the disturbance of gravity, wind and flowing water respectively

a 流水 Flowing water b 风 Wind c 重力 Gravity

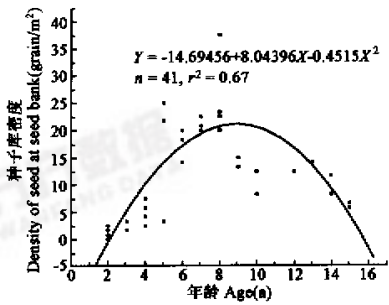


图 4 砂生槐种子库密度与种群年龄的回归关系
Fig. 4 Regression relation between density of seed bank and age of population

河谷地区风力强劲,特别在干旱寒冷的冬春季节植被覆盖度较低,风往往会搬运地表种子,大多数砂生槐种子被风力搬运的距离多在 6m 以内。在山坡上,重力也往往引起种子的运动,种子被搬运距离因坡度、地表粗糙度而异。大多数砂生槐种子被重力搬运的距离多在 10m 以内。流水对种子搬运的距离与集流区的特性有关。此外,流水搬运往往与风力搬运交互发生。3 种自然因素的作用是综合的,风力作用和重力搬运的距离尽管很小,但足可以在局地范围内将种子搬运到流水可以到达的地方,为流水搬运提供种源。

人类樵采活动对砂生槐种子库的影响较大。在雅鲁藏布江中游下段河谷地区,植被发育较好,由于可供作为薪材的种类较多,有很大的选择性,对砂生槐樵采的压力较小^[26]。而在中游其它地区砂生槐基本上是惟一的薪材来源,对砂生槐的砍伐相当严重,而且砍伐方式多种多样,樵采对象多为 3~4a 植株,对砂生槐资源的利用带有掠夺性质。

砂生槐种子库密度和种群年龄(多数枝条基部年轮数)呈抛物线的关系,种子库密度的最大值出现在种群年龄为 8a 左右。但目前采用的砍伐多为 3~4a 一次。平茬后的枝条在第 2 年虽有少部分开花,但结种量极少。第 3 年的产种量也很低。所以目前的樵采方式不利于砂生槐种群种子库的生产,而且会消耗掉种子库的种子,在时间尺度放大的情况下,将会增加砂生槐种群灭绝的风险,所以从维持种子库稳定的角度出发,应以 8a 左右为一个轮伐周期。

4 结论

西藏雅鲁藏布江中游河谷阶地天然砂生槐种群的种子库密度的统计平均值在 6~25 粒/m²。不同地区间的变异 4 倍左右,同一地区不同样地间的变异 3 倍左右,但同一地区不同小样方的变异较大,地区、样地和小样方尺度上的方差分别为总方差的 3%、21.2% 和 75.8%。种子库中种子主要分布在 0~5cm 的土层。

在较封闭的围封生境上砂生槐种子库密度较大,20cm×20cm 小样方种子库密度 250 粒/m² 以上占 24.5%,说明砂生槐种子生产较多。流水、风、重力和樵采不仅可以扩散种子,而且降低种子的数量。为维护砂生槐种群的稳定性,降低种群退化的风险,建议在樵采中采用轮伐的方式,轮伐期为 8a 左右。

参考文献

- [1] Harper J L. The population Biology of Plants. Academic Press, London, UK, 1977.
- [2] Templeton A R & Levin D A. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist*, 1979, **114**: 232~249.
- [3] Venable, D L. Modeling the evolutionary ecology of seed banks. In: M. A. Leck, V T Parker & R C Simpson eds. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, CA, 1989. 67~99.
- [4] Reichman O J. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Journal of Biogeography*, 1984, **11**: 1~11.
- [5] Yang Y F(杨允菲). Study on the seed dispersal of *Puccinellia tenuiflora* on alkalized meadow in Sonnen Plain of China. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报), 1990, **10**: 288~290.
- [6] Yang Y F(杨允菲), Zhu L(祝玲). Analysis on the mechanism of seed dispersal of *Puccinellia chinampoensis* on alkalized meadow in Sonnen Plain of China. *Acta Botanica Sinica*(in Chinese)(植物学报), 1995, **37**(3): 222~230.
- [7] Silvertown J W. Seed size, life span and germination date as co-adaptation features of plant life history. *American Naturalist*, 1981, **118**: 860~864.
- [8] Coffin, D P & Lauenroth, W K. Spatial and temporal variation in the seed bank of a semi-arid grassland. *American Journal of Botany*, 1989, **76**: 53~58.
- [9] Hughes L, Dunlop M, French K, et al. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, 1994, **82**: 933~950.
- [10] Underwood A J & Champman M G. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia*, 1996, **107**: 212~224.
- [11] Palmer M W. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio*, 1988, **75**: 91~

102.

- [12] Zu Y G (祖元刚) Ma K M (马克明), Zhang X J (张喜军). A fractal method for analysing spatial heterogeneity of vegetation. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese)(生态学报), 1997 , **17** (3): 333~337.
- [13] Inglis G J. Disturbance-related heterogeneity in the seed banks of a marine angiosperm. *Journal of Ecology* , 2000 , **88** : 88~99.
- [14] Nelson J F & Chew R M. Factors affecting seed reserves in the soil of Mojave Desert ecosystem , Rock Valley , Nye County , Nevada. *American Midland Naturalist* , 1977 **97** : 300~320.
- [15] Watkinson A R. The demography of a sand dune annual : *Vulpia fasciculata* . III . the dispersal of seeds. *Journal of Ecology* , 1978 **66** : 483~498.
- [16] Henderson C B , Petersen K E & Redak , R A. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology* , 1988 **76** : 717~728.
- [17] Kemp P R. Seed bank and vegetation processes in deserts. In : M. A. Leck , V. T. Parker & R. C. Simpson eds. , *Ecology of soil seed banks* . Academic Press , San Diego , CA , 1989. 257~282.
- [18] Chambers J C , MacMahon , J A & Haefner , J H. Seed entrapment in alpine ecosystems : effects of soil particle size and disperse morphology. *Ecology* , 1991 , **72** : 1668~1677.
- [19] Johnson , E A & Fryer G L. Physical characterization of seed microsites : movement on the ground. *Journal of Ecology* , 1992 **80** : 823~836.
- [20] Sheng W S (沈渭寿). Floristic features of sand vegetation in the middle reaches of the Yarlung Zangbo , Xizang (Tibet). *Acta Phytotaxonomica Sinica* (in Chinese)(植物分类学报), 1996 , **34** (3) 276~281.
- [21] Zhang J W (张经纬). Vegetation in central Tibet (in Chinese). Beijing Science Press , 1966. 26~27.
- [22] Wang W Y (王义为). Observations on the capacity of drought-resistance of *Sophora mocroftiana* . *Acta Botanica Sinica* (in Chinese)(植物学报), 1980 **22** (3): 293~294.
- [23] Zhao W Z (赵文智). A preliminary study on the arenaceous adaptability of *Sophora mocroftiana* . *Acta Phytocologica Sinica* (in Chinese)(植物生态学报), 1998 **22** (4): 379~384.
- [24] Thompson K. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *Journal of Ecology* , 1986 **74** : 733~738.
- [25] Argaw M , Teketay D , Olsson M. Soil seed flora , germination and regeneration pattern of woody species in an Acacia woodland of the Rift Valley in Ethiopia. *Journal of Arid Environments* , 1999 , **43** : 411~435.
- [26] Liu Z & Zhao W. Shifting sand control in central Tibet. *AMBIO* , 2001 , **30** : 376~380.