

辽东山区长白落叶松 (*Larix olgensis*) 种子雨和种子库

刘足根^{1,2}, 朱教君^{1,*}, 袁小兰³, 王贺新¹, 谭 辉^{1,2}

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 江西农业大学商学院, 南昌 330013)

摘要 长白落叶松是东北地区主要的用材树种, 其种子雨和种子库研究鲜见报道。在辽东山区用收集器收集的种子分析了长白落叶松种子雨组成、质量和扩散距离, 每隔 2 个月调查 1 次种子库数量, 并结合靛蓝染色法测定每次种子的活力来分析土壤种子库动态。结果表明, 辽东山区的长白落叶松种子雨从 8 月中旬开始, 9 月末到 10 月初达到高峰期, 11 月初结束。在起始期, 种子雨以干瘪的不完整种子为主, 而从高峰期开始, 种子雨以完整种子为主。整个长白落叶松种子雨中不完整种子约占种子雨总量的 45%, 这些不完整种子由被动物取食、空粒和病虫害危害种子组成。完整种子的平均生活力为 56.4%, 即有活力的种子仅占整个种子雨的 30%。种子雨集中在母树周围, 在林缘 1 次扩散距离一般不超过 1.5 倍树高。种子雨到达地面之后, 主要分布在枯枝落叶层, 土壤 0~5 cm 层有少量分布, 土壤 5 cm 以下没有种子分布; 土壤种子库的种子主要在翌年雪融化后开始萌发、被取食、搬运以及腐烂, 其中腐烂种子数占 45.4%, 动物取食为 30.0%。种子库的种子数量和活力在冬季没有明显变化, 而在翌年, 种子数量和活力明显减少, 4、6 月和 8 月份种子数量分别为 (506.3 ± 35.56) 粒 m^{-2} , (267.1 ± 17.47) 粒 m^{-2} 和 (143.6 ± 9.83) 粒 m^{-2} , 对应的活力分别为 $47.8\% \pm 4.68\%$, $19.4\% \pm 3.39\%$ 和 0%, 这表明长白落叶松种子不能在地面形成连续的种子库。

关键词 长白落叶松; 种子雨; 种子库

文章编号: 1000-0933 (2007) 02-0579-09 中图分类号: Q948.5718 文献标识码: A

On seed rain and soil seed bank of *Larix olgensis* in montane regions of eastern Liaoning Province, China

LIU Zu-Gen^{1,2}, ZHU Jiao-Jun^{1,*}, YUAN Xiao-Lan³, WANG He-Xin¹, TAN Hui^{1,2}

¹ Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

² Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100039, China

³ Jiangxi Agriculture University, Nanchang 330013, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (2) 0579 ~ 0587.

Abstract : *Larix olgensis* is one of the important commercial timber tree species in northeastern China, but there was little information about its seed resources. This study evaluated the composition, quality and dispersal distance of seed rain, and the distribution, amount and viability of seeds in soil seed bank of *Larix olgensis* in montane regions of eastern Liaoning Province. The seed rain was collected using collecting net at 50—80 cm above forest floor and on the surface soil. The viability of seeds from seed rain was measured using the method of indigotin dyeing when the seed rain ended. Seeds in the soil seed bank were collected three times from April to August, and the viability of seeds was also examined by using the

基金项目: 中国科学院百人计划资助项目, 国家自然科学基金资助项目 (30671669)

收稿日期: 2006-01-05; 修订日期: 2006-09-09

作者简介: 刘足根 (1975~), 男, 江西吉水人, 博士生, 主要从事森林生态学研究. E-mail: liuzugen2002@yahoo.com.cn

通讯作者: Corresponding author. E-mail: jiaojunzhu@iae.ac.cn

Foundation item : This work was financially supported by the 100-young-researcher Project of Chinese Academy of Sciences, and National Natural Science Foundation of China (No. 30671669)

Received date 2006-01-05; **Accepted date** 2006-09-09

Biography : LIU Zu-Gen, Ph. D. candidate, mainly engaged in forest ecology. E-mail: liuzugen2002@yahoo.com.cn

method of indigotin dying. The results showed that seed rain of *L. olgensis* started from the middle of August ,reached the peak during the late September and early October ,and ended at the beginning of November. At the beginning of the seed rain phase ,the seeds were mainly made up by vacant seeds ,but from the peak of the seed rain phase ,the seed rain was mainly made up by intact seeds. The quality (the amount of intact seeds and seed viability) of the seeds from the seed rain was relatively poor ,and the un-intact seeds ,which approximately accounted for 45 % of all seeds ,were made of vacant seeds and seeds predated by animals and harmed by disease and insect pest as well. Furthermore ,the viability of intact seeds was only average at 56.4 % . In consequence ,the proportion of the viable seeds in the seed rain accounted for only about 30% . Seeds distributed around the parent trees in the primary dispersal of seed rain ,and the dispersal distances of seed rain did not exceed 1.5 times tree height. Almost all of the seeds in the seed rain distributed on the litter layer ,and there were a few seeds (<5 %) entering the 0 – 5 cm soil layer ,and there was no seeds beneath 5 cm soil layer. The amount and viability of seeds did not reduce significantly after winter. However ,the amount and viability of seed significantly reduced from April to August of next year. In April ,June and August ,the amount of seeds was 506.3 ± 35.56 seeds m^{-2} , 267.1 ± 17.47 seeds m^{-2} and 143.6 ± 9.83 seeds m^{-2} ,respectively ,and the viability of seed was $47.8\% \pm 4.68\%$, $19.4\% \pm 3.39\%$ and 0% respectively. The results suggested that all seeds in soil seed bank lost their viabilities in the August of next year ,and soil seed bank of *L. olgensis* was not persistent. The reason of losing the amount and viability of seed in soil seed bank was confirmed that the seeds were mainly consumed by germinated (<24.6 %) ,predated (30.0 %) and decayed (45.4 %) .

Key Words : *Larix olgensis* ; seed rain ; soil seed bank

种子雨是森林群落更新繁殖体的主要来源。在森林更新动态中 ,种子雨的生产、扩散和土壤种子库中种子动态等每个环节都可能成为更新的限制因素 ,这些不同环节的空间格局均对更新过程有重要的作用^[1~3]。种子的生产主要受树种结实特点控制^[4,5] ,种子的扩散既与树种及其种子特性有关 ,又受各种干扰因子的影响^[1,6]。森林土壤种子库是天然更新的物质基础 ,种子库的结构和功能影响天然更新的能力和方向 ,因此能影响土壤种子库格局变化的各种因子或措施 ,均能显著地促进或妨碍森林的天然更新^[7,8]。通常土壤种子库是指埋藏于土壤中的种子所组成的储藏库^[9] ,或指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部存活种子的总和^[6]。而种子库是种子扩散的结果 ,种子通过扩散进入土壤种子库 ,随着种子的萌发、腐烂或被摄食而形成动态的过程^[10]。所以 ,孙书存等^[11]指出种子库与种子雨和地上植被间存在着密不可分的关系。

天然情况下 ,大多数针叶树种依靠种子更新^[12,13] ,一般认为 ,许多针叶树种种子质量比较差 ,且不能形成连续的种子库 ,并认为阳性树种的种子生活力只能保持短暂的时间^[14,15]。长白落叶松 (*Larix olgensis* Henry) 是东北地区主要的用材树种之一 ,被广泛种植 ,仅辽东山区就约有 20 万 hm^2 。然而 ,长白落叶松林天然更新自身不良 ,而只有在洪水、火或风等灾害后才出现天然更新^[16~18]。充足的良好种源是天然更新成功所必须具备的条件之一 ,而一个物种的种源多少是由种子生产、种子雨密度、种子库动态决定^[6]。然而 ,关于长白落叶松种源 (种子雨和种子库) 的研究目前还尚未见报道。为此 ,本文通过调查长白落叶松种子雨的数量、质量和扩散以及地面种子库种子数量和活力等动态 ,来确定长白落叶松种源状况。

1 研究地点自然概况

辽东山区山脉纵横 ,为长白山西南延伸部分 ,境内有浑河、太子河、清河、柴河等几大主要河流。全区主要基岩为花岗岩、片麻岩、玄武岩和其它变质岩。气候属暖温带大陆性季风气候 ,冬季漫长寒冷多雪 ,夏季炎热多雨 ,年平均气温 $4.7^{\circ}C$,大于 $10^{\circ}C$ 的年活动积温 $2800 \sim 3100^{\circ}C$ 。最冷出现在 1 月份 ,最热出现在 7 月份 ,年均降水量 810.9 mm ,降雨量集中在 6~8 月份 ,无霜期大约 130 d ,植物生长季在 4~9 月。土壤多为棕色森林土和暗棕色森林土 ,全区植被属长白区系 ,地带性植物群落是以红松 (*Pinus koraiensis*) 为主的针阔混交林。在历经长期的人为干扰破坏后 ,目前绝大部分已演变为天然次生林和人工林 ,人工林总面积 1.15×10^5 hm^2 ,以

落叶松 (*Larix. spp*) 为主。研究地位于中国科学院沈阳应用生态研究所清原站 (N41°51.080′, E124°56.171′, EL564 m) 长白落叶松人工实验林内, 样地布置在 1965 年种植的落叶松人工林内 (表 1)。

2 研究方法

2.1 样地选择

在清原站成熟的长白落叶松人工林内, 选取了西长条、欢喜岭和大东山等 3 块样地, 每块样地的面积为 100 m × 100 m, 对每块样地进行立木调查, 并在每块样地随机选择了 9 个点, 在黄昏或多云的天气, 用数码照相机 Nikon, coolpix, Japan, $f = 7$ (21 mm) 和 180°鱼镜头转换器 Nickon, FC-E8, $f = 8$ (24 mm, Japan) 距地面 1 m 处, 方向统一朝北, 摄取林分垂直方向的影像, 测定林冠空隙度^[9], 结果见表 1。

表 1 长白落叶松人工林各样地概况

Table 1 Description of different plots of <i>L. olgensis</i> plantation					
样地 Plots	地理位置 Location	坡向 Slope aspect	坡度 (°) Slope gradient	胸径 (cm) Diameter at breast height	空隙度 (%) Canopy openness
西长条 Xichangtiao	N51.080'E56.171'	W-N	8	19.6 ± 0.5	23.6 ± 0.8a
大东山 Dadongshan	N50.530'E56.573'	W	11	21.3 ± 0.6	30.6 ± 1.6b
欢喜岭 Huanxiling	N51.32'E56.328'	E	3	28.7 ± 0.8	35.4 ± 1.4c
平均值 ± 标准误, 不同字母表示差异显著 ($p < 0.05$) Mean ± SE; Data marked with the different letters are significantly different ($p < 0.05$)					

2.2 种子雨调查

2.2.1 种子雨收集器布置

长白落叶松球果 9 ~ 10 月份成熟, 于 2004 年 8 月初分别在以上 3 块样地随机设立了 15 个接种点, 每个接种点布置以下 2 种种种子接受器各 1 个。另外, 考虑林地地形和收集器布置的方便, 只选择了欢喜岭样地林缘测定了种子雨 1 次扩散距离, 根据当地秋季和冬季的主风方向, 在欢喜岭样地东南和西南 2 个方向, 分别选择了 3 棵结实的树, 从树下开始 (0H), 在地面每隔 0.5H (H 为树高) 布置了离地种子收集器, 即分别在 0H、0.5H、1H、1.5H、2H、2.5H 和 3H 处布置了地面种子收集器。2005 年 8 月在以上样地相同的接种点重复种子雨调查。

(1) 离地种子收集器 收集器采用尼龙网做成, 框口面积为 1 m × 1 m, 网眼为 2 mm × 2 mm。框口尼龙网四周放低, 内放一重物, 以防种子落下后反弹出框和种子落下后被风吹走, 每个种子收集器均离地面 50 cm ~ 80 cm, 从而尽可能减少动物取食对种子雨统计的影响。

(2) 地面种子收集器 在离地种子收集器旁, 选择比较平坦的地方, 除去杂草或小灌木, 将面积为 1 m × 1 m 的尼龙网四角固定, 平铺在地面上。

2.2.2 种子收集器统计

两种种子收集器调查同时进行, 每 10d 收集 1 次种子, 先将收集器内的枯枝落叶和其它植物的种子等杂物分离出去, 按完整种子 (种子饱满、颜色鲜明、无啃食痕迹)、被取食 (种子有明显啃食痕迹) 和干瘪与病虫害等 3 类分别统计, 后 2 类也记为不完整种子。最后, 将所有收集的完整种子雨混合, 从中抽取部分种子用靛蓝染色法对其进行生活力鉴定^[20]。

2.3 土壤种子库调查

2004 年 11 月中旬 (也就是种子雨结束后) 和 2005 年的 4 月 (雪刚融化完)、6 月和 8 月 (下次种子雨开始前), 在种子雨相对较多的欢喜岭样地 (鉴于大东山长白落叶松林种子雨数量少且整体质量差, 故未进行土壤种子库取样) 的接种点四周, 随机选择 1 个 30 cm × 30 cm 的小样方, 这样共计 60 个小样方。分枯枝落叶层、土壤层 0 ~ 5 cm 和 5 ~ 10 cm 等 3 层, 用塑料袋将各层取样, 带回室内调查落叶松种子数量。每次取样时, 按完整种子 (种子饱满、颜色鲜明、无啃食痕迹)、被取食 (种子有明显啃食痕迹) 和干瘪与腐烂等 3 类分别统计, 后 2 类也记为不完整种子。并用靛蓝染色法对每次的完整种子进行生活力鉴定。

2.4 数据分析

对同样地种子雨累计量、质量以及种子库种子数量和活力动态等差异性采用单了因素方差分析 (SPSS 11.5 软件)。在方差分析前,对分析的数据进行方差齐性检验 (Levene-test),当总体方差是非齐性时,用对数将数据变换直到总体方差为齐性为止。并用邓肯 (Duncan)多重检验法检验 2 组数据之间的差异显著性。以上显著水平均为 $p=0.05$ 。

3 结果

3.1 种子雨结果

由于西长条样地离站较远,所有的种子收集器被当地人收走,因此,本文只分析了欢喜岭和大东山 2 处样地的种子雨情况。

3.1.1 种子雨落种过程

两年种子雨 (图 1 和图 2)收集结果表明,长白落叶松种子从 8 月中旬就开始落种,9 月末和 10 月初达到高峰期,至 11 月初结束。种子雨密度随着时间的不同,有明显的差异,可分为 3 个阶段:(1)起始期,种子雨密度从 0 开始,逐渐上升,时间持续 20 d 左右;(2)高峰期,种子雨密度上升到最大并持续一段时间后缓慢下降,绝大多数种子在这期间散落,时间 30 d 左右;(3)末期,种子雨落种逐渐减少直至为 0,时间 20 d 左右。从种子雨落种过程 (图 1 和图 2)可以发现,在起始期,种子雨主要是以干瘪的不完整种子为主。在高峰期,这个阶段种子雨以完整种子占优势,此后,种子雨急剧减少。在种子雨后后期阶段,还有少许不完整种子,主要是由病虫害构成的不完整种子。另外,完整种子和不完整种子在种子散落过程中表现出相同趋势,即先升后降。

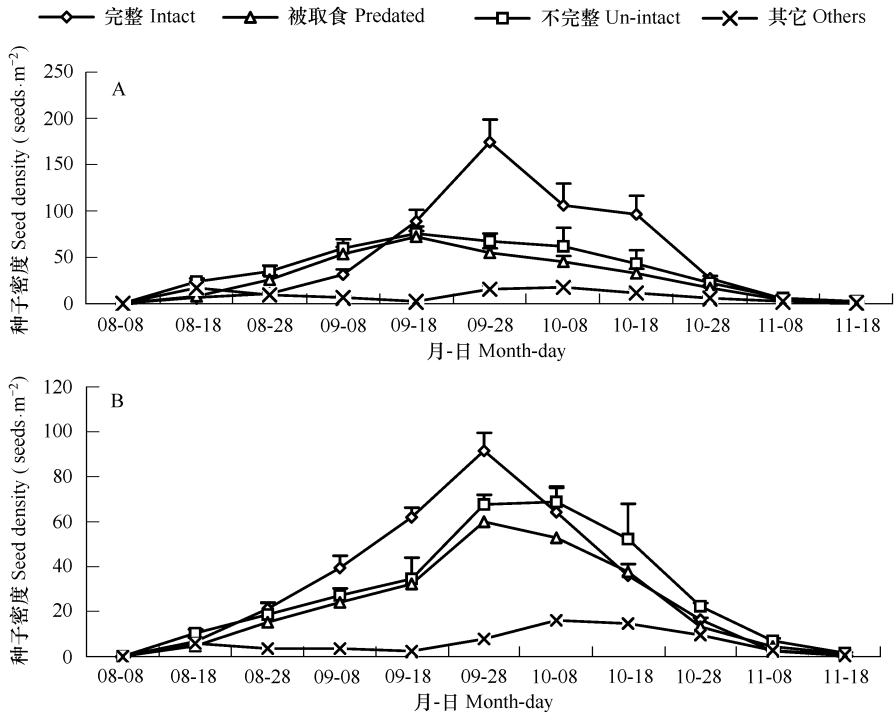


图 1 2004 年欢喜岭 (A) 和大东山 (B) 样地长白落叶松种子雨密度动态

Fig. 1 Dynamics of seed rain density of *L. olgensis* in Huanxiling (A) and Dadongshan (B) plots in 2004

“其它”表示干瘪和病虫害,图柱表示标准误 “others” stands for vacant and disease and insect pest. The bar indicates one standard error for the mean

3.1.2 种子雨的大小和组成

长白落叶松种子雨累积量在不同年份、同样地间不同 (表 2)。欢喜岭样地种子雨累积量 2004 年为 (937.2 ± 74.70) 粒 m^{-2} ,而 2005 年仅为 (64.4 ± 6.11) 粒 m^{-2} ;大东山样地种子雨累积量 2004 年为 $(648.4 \pm$

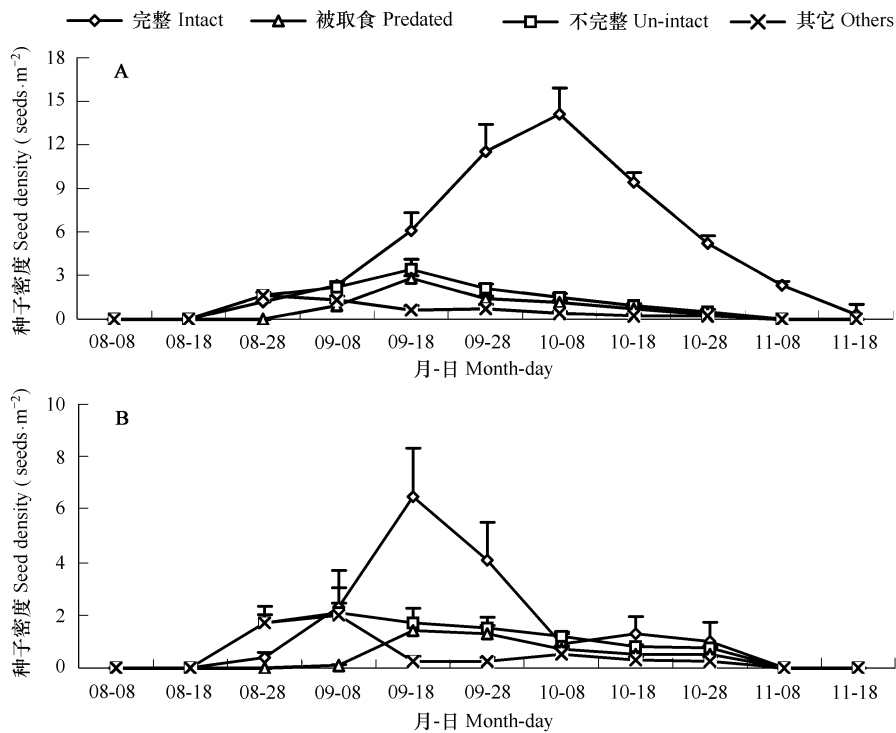


图2 2005 年欢喜岭 (A) 和大东山 (B) 样地长白落叶松种子雨密度动态

Fig. 2 Dynamics of seed rain of *L. olgensis* in Huanxiling (A) and Dadongshan (B) plots in 2005

“其它”为干瘪和病虫害 图柱标准误 “others” stands for vacant and disease and insect pest ;The bar indicates one standard error for the mean

40.30)粒 m² 2005 年为 (26.5 ± 2.36)粒 m²。在这些种子雨中 ,不完整种子却占有较大比值 ,约为种子雨累积量的 45% ,这些不完整种子主要由被动物取食、空粒和病虫害危害组成 ,其中又以被动物取食量多 ,约占不完整种子累积量的 80%。最后 ,对所有种子雨的完整种子进行活力检验 ,结果发现其种子活力平均为 56.4% ,也就是说 2004 年种子雨中有活力的种子仅为整个总数的 30%。

表2 2004 和 2005 年欢喜岭和大东山样地种子雨累积量特征

Table 2 The characteristics of cumulative seed rain of in Huanxiling and Dadongshan plots in 2004 and 2005 , respectively

样地 Plots		完整种子 Intact seeds (m ⁻²)	被取食种子 Predated seeds (m ⁻²)	干瘪和病虫害种子 Vacant and disease and insect pest (m ⁻²)	不完整种子 Un-intact seeds (m ⁻²)
2004	欢喜岭 Huanxiling	542.2 ± 64.70a	321.6 ± 17.51a	85.8 ± 7.43a	395.1 ± 37.42a
	大东山 Dadongshan	339.4 ± 20.30b	244.6 ± 13.51b	65.3 ± 5.04b	309.5 ± 21.13b
2005	欢喜岭 Huanxiling	52.4 ± 6.11c	7.3 ± 1.36c	5.1 ± 0.43c	12.2 ± 2.7c
	大东山 Dadongshan	16.5 ± 2.36d	4.5 ± 0.87c	5.2 ± 0.45c	9.8 ± 0.94c

平均值 ± 标准误 不同字母表示差异显著 (p < 0.05) Mean ± SE ;Data marked with the different letters are significantly different (p < 0.05)

3.1.3 种子雨扩散

长白落叶松种子雨在林缘的分布随离母树距离的增加而减少 ,且主要扩散在自己的林冠下 ,分布在距林木 1.5 倍树高范围内 ,在此以外区域很少有分布 (图 3)。

3.2 土壤种子库

3.2.1 种子库种子动态特征

地面种子收集器反映种子雨落到地面种子库期间种子的再分配过程。地面种子收集器和地上种子收集器之差可以大概地反映种子雨落种这段时间地面种子库的种子取食和搬运状况。从图 4 可以明显看到 ,在种子雨高峰期 ,地面种子收集器获得种子数始终比离地种子收集器获得的种子数量少 ,但两者数值上相差不大 ,

大约为 11%。这表明此时种子的当场取食数很低,可能与动物的取食特性有关。

土壤种子库中种子的质量是影响群落更新潜力大小的主要因素。从表 3 可以看出,欢喜岭长白落叶松人工林样地土壤种子库中,不完整种子就将近占了整个土壤种子库中种子总量的一半,对完整种子进行染色法检验,结果发现其种子生活力为 $52.4\% \pm 3.92\%$ 。从表 3 也可以看出,尽管第 1 次取样(2004 年 11 月)和第 2 次取样(2005 年 4 月)间隔了 5 个月,2 次取样之间数值大小有些变化,但它们之间除了种子生活力有差异性外,完整种子数量、被取食和腐烂数量并没有显著差异,仅

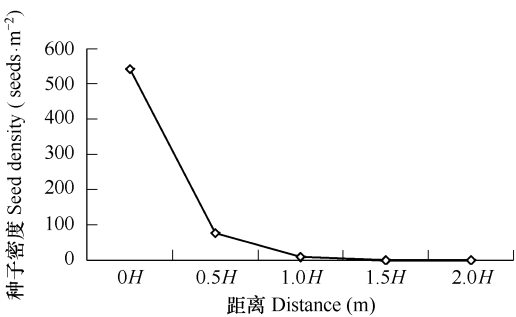


图 3 长白落叶松林缘种子雨扩散距离 (H 为树高)

Fig. 3 Dispersal distance of seed rain of *L. olgensis* at the purlieu of *L. olgensis* plantation (H means tree height)

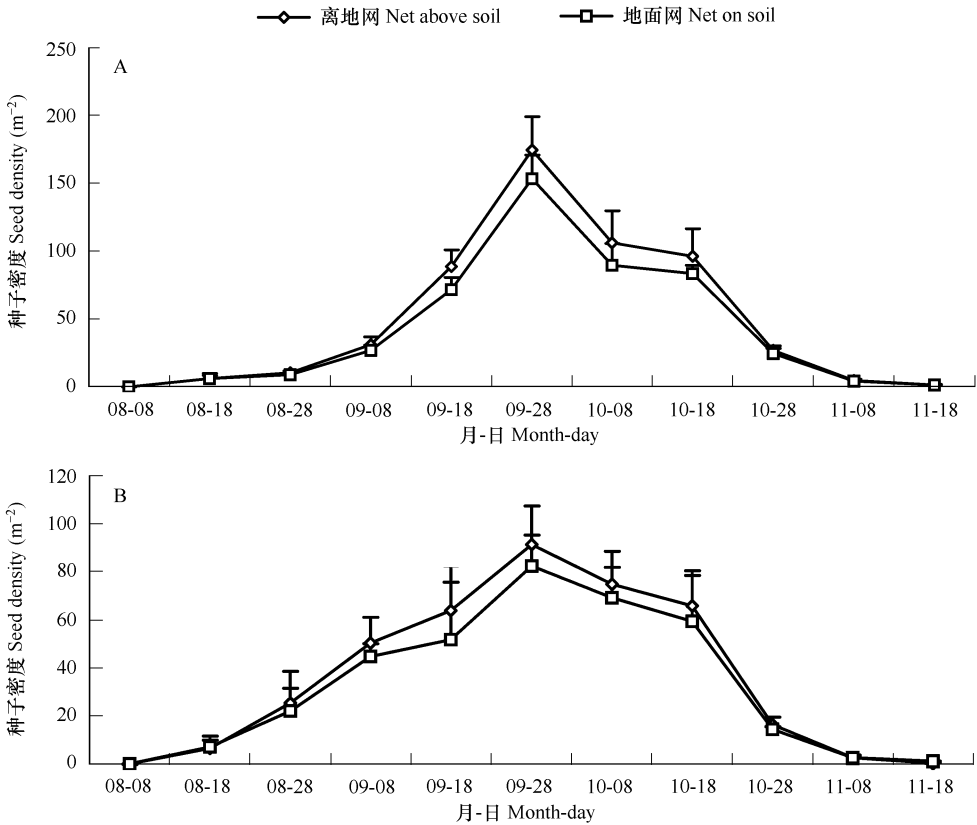


图 4 2004 年欢喜岭 (A) 和大东山样地 (B) 的离地和地面种子收集器内的种子状况

Fig. 4 The seed distribution of collecting net in Huanxiling (A) and Dadongshan (B) plots in 2004

图柱表示标准误 The bar indicates one standard error for the mean

隔 2 个月,到第 3 次取样时(2005 年 6 月),完整种子数量明显减少,接近一半,而被动物取食、空粒和腐烂的种子却明显增多,且种子生活力减少到 19.4%;再隔 2 个月,也就是到第 4 次取样时(2005 年 8 月),完整种子减少为第 1 次取样时的三分之一,被取食、空粒和腐烂种子却占了种子库种子的绝大部分,而且,这时土壤种子库中种子生活力减少为 0,这表明长白落叶松种子在野外不能形成连续的种子库。另外,根据表 3 数据,很容易得出土壤种子库中腐烂种子占大部分,为 45.4% ($(143.6 + 182.4 - 83.6)/533.2 \times 100\%$),动物取食为 30.0% ($(474 - 314)/533.2 \times 100\%$),剩下部分为动物搬运和种子萌发数量。

表 3 欢喜岭样地长白落叶松土壤种子库种子动态
Table 3 Dynamics of seed bank of *L. olgensis* in Huanxiling plot

时间 Time	完整 Intact seeds (seeds·m ⁻²)	生活力 Viability (%)	被取食 Predated seeds (seeds·m ⁻²)	空粒和腐烂 Vacant and decayed seeds (seeds·m ⁻²)
2004-11	533.2 ± 54.06a	52.4 ± 3.92a	314.7 ± 17.51a	83.6 ± 7.43a
2005-04	506.3 ± 35.56a	47.8 ± 4.68b	332.6 ± 9.59a	85.1 ± 8.09a
2005-06	267.1 ± 17.47b	19.4 ± 3.39c	436.3 ± 21.87b	119.2 ± 20.11b
2005-08	143.6 ± 9.83c	0	474.4 ± 31.77c	182.4 ± 12.20c

平均值 ± 标准误, 不同字母表示差异显著 ($p < 0.05$) Mean ± SE; Data marked with the different letters are significantly different ($p < 0.05$)

3.2.2 种子库种子垂直分布

图 5 表示欢喜岭样地长白落叶松种子在土壤种子库中的垂直分布状况,可以看出,种子雨刚到地面(2004 年 11 月)以及在雪全融化前(2005 年 4 月),土壤种子库的种子全分布在枯枝落叶层,其它层次没有种子分布。在 2005 年 6 月和 8 月发现 0~5 cm 土壤层有少量种子分布,分别为 2.9% 和 4.7%,而土壤 5 cm 以下一直没有发现有长白落叶松种子分布。这表明长白落叶松种子主要分布在枯枝落叶层中。

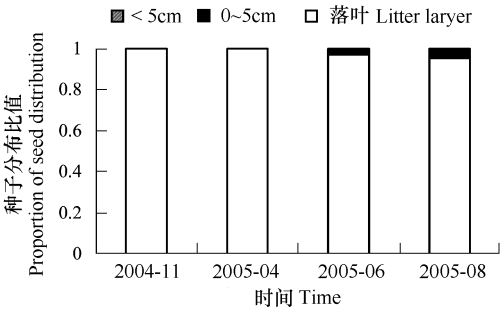


图 5 欢喜岭样地长白落叶松种子在土壤种子库中不同层次的分布
Fig. 5 The seed distribution of *L. olgensis* in different layers of seed bank in Huanxiling plot

4 讨论

4.1 种子雨

在同一地区,林木结实量及早晚与树种的生物学特性、林分状况、郁闭度、立地条件和气候条件等密切相关^[7,21]。落叶松属中大部分落叶松树种结实都有大小年之分,且种子结实量在大小年之间差异非常大,一般认为其种子大小年周期为 3~5a^[13,16],其原因很可能是生理因素导致。根据 2004 和 2005 年调查以及访问当地林业工作者的结果,分析出 2004 年是研究区长白落叶松的种子结实大年,当然,相应的这年种子雨扩散也较多。在种子扩散初期,长白落叶松种子雨中以不完整种子相对较多,其中少部分是由动物取食构成,而大部分是干瘪的不完整种子。这可能是由于早期形成种子胚胎多,竞争作用十分强烈,从而产生很多败育的种子^[22]。而这些种子生活力低下,种子较早与母树形成离层,且重量较小,易受风、雨等外界因素的影响和干扰,容易在早期脱落,完整的种子主要集中在种子雨中期阶段扩散。而且这种种子雨初期由不完整种子占多数,而中期由完整种子占多数且集中在较短时间扩散的现象,好像是大多数树种种子适应外界环境自我保护的一种机制。因为这种种子雨扩散方式可能使动物得到部分食物,从而利于保护后期饱满成熟、有萌发能力的种子存留在种子库中^[11,23]。此外,这里应该看到,动物对种子的取食强度,与种子育种成熟完整种子所占比例的变化趋势是完全一致的,表明动物对不成熟的种子不感兴趣。因此植物通常有利用前期落果消耗动物的部分捕食潜力,以降低成熟种子被捕食风险的种子扩散策略,在这里已经导致了动物捕食行为的适应性响应。

本文研究的种子雨扩散主要是针对种子 1 次扩散过程的影响^[24],而且由于动物携带研究比较困难,因此只分析了种子受重力和风力的影响。落叶松种子较小且有翅,很容易受风力影响扩散到林冠以外,但由于其重力的影响,落叶松种子主要落在其林冠下,本研究中长白落叶松 1 次扩散距离最远为树高的 1.5 倍。查同刚等^[23]研究侧柏(*Platycladus orientalis*)也得出类似结果。当然,到达地面的种子,还会继续受动物、地形、风力和流水冲洗等多次影响,实际距离应大于 1.5 倍树高。

4.2 种子库动态

土壤种子库动态与植物的繁殖物候和所处的环境紧密相关,同时植物本身的生物学特性、传播方式和以及种子的被取食和病虫害等也是影响土壤种子库动态的重要因素^[25]。辽东山区森林覆盖率高,植被种类丰

富,物种多样性高。长白落叶松种子8月中旬开始下种,此时正逢研究地其它许多树种果实开始成熟或脱落,如蒙古栎(*Quercus mongolica*)、红松(*Pinus koraiensis*)和核桃楸(*Juglans mandshurica*)等树种。这些树种种子较大,富含丰富的营养物质,而且容易被发现。然而长白落叶松种子小,其与大粒物种相比,受影响较小,因动物取食偏好于大的种子^[12,26]。这或许是种子雨期间,本研究中地面种子收集器与地上种子收集器的之间种子差值较小(图4)的原因,即长白落叶松种子在种子雨期间受动物影响较小。此后,当地天气开始变冷,在冬季,种子在枯枝落叶和雪的覆盖下,减少了动物取食的机会^[27]。来年4月中旬,当地气温开始回升,地面覆盖的雪开始融化,土壤解冻,种子开始萌发,大量动物也开始四处觅食,致使地面种子急剧减少。另外,辽东山区降雨较多,林地比较潮湿,而且落叶松种子种皮薄,种子很容易腐烂,到8月,受各种因素的综合影响,地面种子库的种子生活力几乎为零(表3)。所以本文确定了长白落叶松土壤种子库动态也主要由萌发、动物取食搬运、腐烂3部分组成^[28]。而且根据表3数据,很容易得出腐烂种子占土壤种子库的大部分,为45.4% $(143.6 + 182.4 - 83.6) / 533.2 \times 100\%$,成为影响土壤种子库动态的首要因子。造成这种结果的原因可能是由于该区土壤湿度大,引起土壤微生物活动旺盛,使得腐烂种子在土壤种子库中所占比例较高。动物取食对种子压力较大,是长白落叶松土壤种子库数量亏损的另一重要因素,为30% $(474 - 314) / 533.2 \times 100\%$ 。但本研究没有跟踪调查取食动物种类,而根据地面种子库中种子被动物取食的种壳受害形状,可以推测大部分被取食种子主要是由鼠类所致^[12]。此外,长白落叶松种子从开始扩散到完全失去活力整个时间间隔不到1a,种子库持续时间短,说明在辽东山区落叶松土壤种子库属于Thompson and Grime^[29]和Johanson and Fryer^[12]定义的第II类型,即土壤种子库仅在冬季存在,在春季萌发,而在夏天和秋季种子很少。

种子的自身条件,如是否带有果翅、气囊等附属物、种子大小等特征和种子库所处的小生境对种子分布都很重要^[11,30]。长白落叶松种子小,重量轻,又有种翅,而研究区落叶松林下枯枝落叶层较厚(4~11 cm),因此,刚落下的种子很难穿过林下根系盘结层或枯枝落叶层构成的厚隔离带,只能储存于枯枝落叶层中。经过一段时间后,可能在自身重力作用、下渗水的带动下,以及动物的储食,使少量落叶松种子下移,穿过枯枝落叶层到达土壤表层。本研究发现长白落叶松种子从开始到来年雪融化完,所有的种子只储存在枯枝落叶层中,以后,在外面的干扰下,种子向下运动,尽管如此,也不超过5%的种子进入到0~5 cm土壤层中,而5 cm以下没有落叶松种子分布,这些表明落叶松种子主要集中分布在枯枝落叶层中,这个结果与许多其它树种研究结果相似^[21,31]。当然,在枯枝落叶层表面的种子,也会受动物活动、地表径流、风等因素的影响,使表层的一部分种子移走和破坏,这些都影响着种子库种子的垂直分布。

References :

- [1] Dalling J W, Swaine M D, Garwood N C. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 1998, 79 (2): 564—578.
- [2] Barnes M E. Seed predation, germination and seedling establishment of *Acacia erioloba* in northern Botswana. *Journal of Arid Environments*, 2001, 49 (3): 541—554.
- [3] Han Y Z, Wang Z Q. Spatial heterogeneity and forest regeneration. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13 (5): 615—619.
- [4] Fenner M. *Seed Ecology*. New York: Chapman and Hall, 1985.
- [5] Wang L M. The soil seed bank and understorey regeneration in *Eucalyptus regnans* forest. Victoria. *Australia Journal of Ecology*, 1997, 22 (4): 404—411.
- [6] Simpson R L. *Ecology of soil seed bank*. San Diego: Academic Press, 1989.
- [7] Moles A T, Drake D R. Potential contribution of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 1999, 37 (1): 83—93.
- [8] Yang Y J, Sun X Y, Wang B P. Forest soil seed bank and natural regeneration. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12 (12): 304—308.
- [9] Happer J L. *The seed bank. Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977.
- [10] Onaindia M, Amezcaga I. Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. *Forest Ecology and Management*, 2000, 126 (6): 163—172.
- [11] Sun S C, Chen L Z. Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24 (2): 215—221.

[12] Johnson E A , Fryer G I. Why Engelmann spruce does not have a persistent seed bank. *Canadian Journal of Forestry Research* , 1996 , 26 (5) : 872 — 878.

[13] Stoehr M U. Seed production of western larch in seed-tree systems in the southern interior of British Columbia. *Forest Ecology and Management* , 2000 , 130 (1-3) : 7 — 15.

[14] Morris M , Negreros-Castillo P , Mize C W. Sowing date , shade , and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). *Forest Ecology and Management* , 2000 , 132 (2) : 173 — 181.

[15] Augusto L , Dupouey J L , Picard J F , *et al.* Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica* , 2001 , 22 (2) : 87 — 98.

[16] Wang Z , Zhang S Y. Larch forest in Chinese. Beijing : Forestry Publication House in China , 1992.

[17] Tsuyuzaki S. Structure of a thinned *Larix olgensis* forest in Sandaohu peatland , Jiling Province , China. *Natural Areas Journal* , 1994 , 14 (1) : 59 — 60.

[18] Liu Q J. Structure and dynamics of the subalpine coniferous forest on Changbai mountain , China. *Plant Ecology* , 1997 , 132 (1) : 97 — 105.

[19] Zhu J J , Matsuzakki T , Gonda Y. Optical stratification porosity as a measure of vertical canopy structure in Japanese coastal forest. *Forest Ecology and Management* , 2003 , 173 (1-3) : 89 — 104.

[20] Sun S X. Silviculture. Beijing : China Forestry Press , 1992. 52 — 55.

[21] Yin H J , Liu Q. Seed rain and soil banks of *Picea asperata* in subalpine spruce forests , Western Sichuan , China. *Acta Phytocologica Sinica* , 2005 , 29 (1) : 108 — 115.

[22] Owens J N. Reproductive biology of larch. In : Schmidt , W. C , McDonald , K. J. (Comps.) *Ecology and Management of Larix Forest : A look ahead*. USDA , Forest Service Intermountain Research Station General Technical Report , GTRINT-319 , 1995.

[23] Zha T G , Sun X Y , Wang D Z , *et al.* Seed rain of oriental arborvitae (*Platycladus orientalis*) plantation in Beijing West-Mountain area. *Journal of Beijing Forestry University* , 2003 , 25 (1) : 28 — 31.

[24] Shen Z H , Lv N , Zhao J. The topographic pattern of seed rain of a mountain mixed evergreen and deciduous forest community. *Acta Ecologica Sinica* , 2004 , 24 (9) : 1981 — 1987.

[25] Tang Y , Gao M , Sheng C Y. Seasonal soil seed bank dynamics in tropical forests in Xishuangbanna. *Guihaia* , 2000 , 20 (4) : 371 — 376.

[26] Reader R J. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* , 1993 , 81 (2) : 169 — 175.

[27] Wang Z L , Xu F Q , Wang B , *et al.* Discussion on the technology of regeneration in larch plantation. *Inner Mongolia Forestry Science and Technology* , 1993 , 1 : 19 — 22.

[28] Wu D R , Wang B S. Seed and seedling ecology of the endangered *Phoebe bournei* (Lauraceae). *Acta Ecologica Sinica* , 2001 , 21 (11) : 1751 — 1760.

[29] Thompson K , Grime J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats. *Journal of Ecology* , 1979 , 67 : 893 — 921.

[30] Liu Z G , Ji L Z , Zhu J J. Impact of cone-picking on seed banks and animals. *Journal of the Graduate School of Chinese Academic of Sciences* , 2005 , 22 (5) : 596 — 603.

[31] Shang J P , Xu Z B , Tao D L. Fire and the seed germination of *Larix gmelinii*. *Scientia Silvae Sinicae* , 1990 , 26 (6) : 545 — 548.

参考文献：

[3] 韩有志 , 王政权. 森林更新与空间异质性. *应用生态学报* , 2002 , 13 (5) : 615 ~ 619.

[8] 杨跃军 , 孙向阳 , 王保平. 森林土壤种子库与天然更新. *应用生态学报* , 2001 , 12 (12) : 304 ~ 308.

[11] 孙书存 , 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎种子库统计. *植物生态学报* , 2000 , 24 (2) : 215 ~ 221.

[16] 王战 , 张颂云. 中国落叶松林. 北京 : 中国林业出版社 , 1992.

[20] 孙时轩. 造林学. 北京 : 中国林业出版社 , 1992. 52 ~ 55.

[21] 尹华军 , 刘庆. 川西米亚罗高山云杉林种子雨和土壤种子库研究. *植物生态学报* , 2005 , 29 (1) : 108 ~ 115.

[23] 查同刚 , 孙向阳 , 王登芝 , 等. 北京西山地区人工林侧柏林种子雨的研究. *北京林业大学学报* , 2003 , 25 (1) : 28 ~ 31.

[24] 沈泽昊 , 吕楠 , 赵俊. 山地常绿落叶阔叶混交林种子雨的地形格局. *生态学报* , 2004 , 24 (9) : 1981 ~ 1987.

[25] 唐勇 , 曹敏 , 盛才余. 西双版纳热带森林土壤种子库的季节变化. *广西植物* , 2000 , 20 (4) : 371 ~ 376.

[27] 王振岭 , 徐凤琴 , 王豹 , 等. 落叶松人工林天然更新技术探讨. *内蒙古林业科技探讨* , 1993 , 1 : 19 ~ 22.

[28] 吴大荣 , 王伯荪. 濒危树种闽楠种子和幼苗生态学研究. *生态学报* , 2001 , 21 (11) : 1751 ~ 1760.

[30] 刘足根 , 姬兰柱 , 朱教君. 松果采摘对种子库及动物影响的探讨. *中国科学院研究生院学报* , 2005 , 22 (5) : 596 ~ 603.

[31] 单建平 , 徐振邦 , 陶大立. 试论火与兴安落叶松种子发芽条件的关系. *林业科学* , 1990 , 26 (6) : 545 ~ 548.