

黄土高原子午岭油松林的种子雨和土壤种子库动态

张希彪^{1,2,*}, 王瑞娟¹, 上官周平²

(1. 陇东学院生命科学系 甘肃庆阳 745000;

2. 中国科学院水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室 陕西 杨凌 712100)

摘要:对黄土高原区子午岭不同林龄(18a、29a、40a、54a)油松(*Pinus tabulaeformis* carr.)人工林及天然林(约75a)的种子雨和土壤种子库进行了研究。结果表明,该区油松种子雨一般从每年9月初开始,一直到11月底结束,种子雨降落历程与林龄大小有关,种子雨发生时间和降落高峰期有所不同。不同林龄的油松种子雨强度不同,种子雨总量大小顺序为:40a人工林((489.9 ± 8.64)粒 $\cdot m^{-2}$) > 29a人工林((346.8 ± 7.45)粒 $\cdot m^{-2}$) > 54a人工林((327.1 ± 8.13)粒 $\cdot m^{-2}$) > 天然林((146.9 ± 5.25)粒 $\cdot m^{-2}$) > 18a人工林((78.1 ± 2.72)粒 $\cdot m^{-2}$)。种子雨总量随林龄的增加而增加,约40a时达到高峰,种子雨活力也以40a时最高。不同林龄油松林土壤种子库存在显著差异,其中18a人工林种子库最小,40a人工林种子库最大。从种子雨降落到次年4月,5种林分土壤种子库总量下降了42.34%~53.59%,空粒种子增加了26.72%~48.69%;从4月到8月份种子腐烂率由10.28%~13.62%增加到57.25%~63.28%。动物的搬运、取食和种子腐烂死亡是种子库损耗的主要因素。土壤种子库中的油松种子主要集中在枯枝落叶层,其次为0~2cm层,2~10cm层种子最少。到8月中旬,土壤中98.26%的油松种子都已丧失活性。不同林分下油松幼苗的密度差异较大,40a人工林下幼苗最多,其余依次为29a人工林、54a人工林和天然林,18a人工林下的实生苗极少,幼苗死亡率极高。在一定龄级范围内,人工林结实能力和更新潜力随林龄增加而增加,40a时更新潜力最大。虽然有大量种子下落,但由于种子大量损耗和幼苗死亡,通过环境筛作用而最终可以成熟的个体数量十分有限。

关键词:油松人工林;种子雨;土壤种子库;黄土丘陵区

文章编号:1000-0933(2009)04-1877-08 中图分类号:Q948, S718 文献标识码:A

Dynamics of seed rain and soil seed bank in *Pinus tabulaeformis* Carr. forests in eroded hilly loess regions of the Loess Plateau in China

ZHANG Xi-Biao^{1,2,*}, WANG Rui-Juan¹, SGANGGUAN Zhou-Ping²

1. Longdong University, QingYang Gansu 745000, China

2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Forming, Institute of Soil Erosion and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi 712100, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1877~1884.

Abstract: The seed rain and soil seed bank were investigated using seed traps, sieving and counting seeds in the soil, conducting seed germination experiments, and measuring seedling densities in the 18, 29, 40, and 54 years old *Pinus tabulaeformis* Carr. plantations and 75 years old natural *Pinus tabulaeformis* Carr. forest in ZiWuling mountain area in the Loess Plateau. The results showed that seed rain lasted from late of September to the end of November. The timing of the seed rain was positively correlated with the plantation age. The process of seed rain falling is correlated with the forest age. The appearing time of seed rain is different with the rainfall peak time. Different *Pinus tabulaeformis* Carr. Plantations had different seed rain density. The density of seed rains in the different ages decreased in the following order, 40a plantation ((489.9 ± 8.64) seeds $\cdot m^{-2}$) > 29a plantation ((346.8 ± 7.45) seeds $\cdot m^{-2}$) > 54a plantation ((327.1 ± 8.13) seeds $\cdot m^{-2}$) > natural forest ((146.9 ± 5.25) seeds $\cdot m^{-2}$) > 18a plantation ((78.1 ± 2.72) seeds $\cdot m^{-2}$). The seed

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(2002CB111502);甘肃省教育厅资助项目(049B-08)

收稿日期:2007-11-27; **修订日期:**2008-09-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhxbiao@163.com

rainfall peak is in 40a plantation and the seed rain activity is also the most active in it too. There was significant difference of seed bank in different plantations, with the 40a plantation is the maximum and the 18a is the minimum. From the start time of seed rain to next April, the total amount of soil seed bank was reduced by 42.34% to 53.59% in five different forest; Vacant seed had increased by 26.72% to 48.69%; from April to August, the seed rot rate had increased from 10.28%—13.62% to 57.25%—63.28%. The main reasons for the seed bank lost were animal transportation, animal feeding and seed decay. The seed of *Pinus tabulaeformis* Carr was mainly located at litter layer and the soil depth of 0—2 cm and 2—10 cm were less than that of the litter layer. In the middle of August, 98.26% seeds of *Pinus tabulaeformis* Carr. was inactive. In different stands, the density of the seedling of *Pinus tabulaeformis* Carr. were significant different, followed as 40a plantation, 29a plantation, 54a plantation and natural plantation, The seedling was difficult to grow at 18a plantation. At a certain range of plantation age, the ability of plantation to seed setting and regenerated potentiality is improved with the plantation age increased. The regenerated potentiality of 40a is the highest. A great many of seed rain were occurred, but only a small amount of seed could exist which were caused by the seed lost and seedling death, besides, the effect of environmental sieve made the amount of mature individual was limited.

Key Words: *Pinus tabulaeformis* Carr.; seed rain; soil seed bank; hilly loess region

种子雨是植物体将其有性繁殖体(种子或果实)从母树向地表扩散的过程,是森林群落更新繁殖体的主要来源^[1]。由于林木自身的特点和生态环境的异质性,种子雨在发生时间、雨量、强度及散布特征等方面存在很大差异^[2]。土壤种子库是存在于土壤表层凋落物和土壤中全部存活种子的总和^[3]。种子库是种子扩散的结果,种子通过扩散进入土壤种子库,随着种子的被摄食、腐烂或萌发而形成一个动态的过程^[4]。种子库与种子雨和地上植被之间存在着密切的关系,种子库的存在对植物种群的天然更新无疑具有重要作用^[5,6]。由土壤种子库中的种子萌发形成的植被比人工林更接近原有植被,有利于向原有植被方向恢复^[7]。在不同植被地带、不同植物群落种子库的组成特性和生态功能不同;同一群落内部不同物种的种子库特性也可能存在差异^[8]。因此,认识不同区域种群种子雨和种子库的时空变化特征对于研究群落演替和植被的生态恢复具有重要意义。

天然情况下,大多数针叶树种依靠种子更新^[6,9],但有研究认为针叶树种种子质量较差,且不能形成连续的种子库^[10,11]。油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)是我国特有树种,在我国温带和暖温带地区有大量分布,也是黄土高原干旱半干旱地区针叶林群落的关键种群和更新树种^[12]。自20世纪50年代在黄土高原地区大面积种植以来,已进入繁殖期,其自然更新能力的大小是决定该区针叶林群落演替方向和维持针叶林大面积存在的基础,也是衡量生态功能能否顺利恢复的关键^[12]。但到目前为止,对油松林种子库的研究较少,特别是对采伐迹地恢复起来的油松人工林的种子雨、土壤种子库动态及更新等方面的研究迄今未见报道。本文通过对黄土丘陵区不同林龄油松人工林种子雨及土壤种子库的研究,旨在探讨:(1)不同林龄油松林种子雨的数量、组成及散布过程。(2)在油松种子散落后,林冠下土壤种子库的时空变化。(3)油松土壤种子库的命运。(4)初步确定油松林不同恢复阶段土壤种子库更新潜力。为该区油松人工林的科学经营和后续森林资源的培育提供依据,同时也为黄土高原地区自然生态系统的恢复和重建提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于黄土高原中部子午岭林区南端的甘肃省正宁县中湾林场(108°27'E,35°17'N),海拔1246~1756m,为黄土丘陵沟壑地貌。具有明显的大陆性气候特征,属暖温带冷凉半湿润气候区。多年平均气温8.3℃,极端最低温度-27.7℃,极端最高气温36.7℃,≥10℃积温2700℃。年降水量623.5mm,其中7~9月份降水占全年降水量的63%。年蒸发量1500.8mm,干燥度0.97,年平均相对湿度为65%。年日照时数2200~2400h,太阳辐射量为123~132kJ/cm²,无霜期163d。地带性土壤为灰褐色森林土。

乔木层主要有油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz)、山杨(*Populus*

daurica Dode)、白桦(*Betula platyphylla* Sukat)等。林下灌木层有虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、胡枝子(*Lespedeza* sp.)、黄刺玫(*Rose xanthina*)、樱草蔷薇(*Rosa primula*)、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)、土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、毛樱桃(*Prunus tomentosa*)、茶条槭(*A. ginnala*)、陕西荚蒾(*Viburnum schensianum*)、北京丁香(*Syringa pekinensis*)等;草本层主要有披针叶苔草(*Carex lanceolata*)、唐松草(*Thalictrum* sp.)、大火草(*Anemone tomentosa*)、异叶败酱(*Patrinia heterophyua*)、乌头叶蛇葡萄(*Ampelopsis aconitifolia*)等^[12]。

2 研究方法

2.1 样地选择

在研究区选择不同林龄(18、29、40、54a)且生长于海拔、坡度、坡向等条件基本一致中的油松人工林为标准样地,并以油松天然林(约75a)为对照。各样地基本情况见表1。

表1 油松林各样地概况

Table 1 Description of different plots of *Pinus tabulaeformis* plantations

| 林龄 Forest age(a) | 海拔 Altitude (m) | 坡向 Aspect (°) | 坡度 Slope (°) | 平均树高 Average height(m) | 胸径 Stem diameter (cm) | 郁闭度 Canopy density | 枯落物厚度 Litter thickness (cm) | 植物种数(盖度) Plant species (Coverage percentage(%)) |
|------------------------|-----------------------|---------------------|--------------------|------------------------------|-----------------------------|--------------------------|-----------------------------------|---|
| 18 | 1560 | SW65 | 20 | 3.4 | 7.5 | 0.65 | 3.1~4.2 | 乔5(70),灌6(50),草7(40) |
| 29 | 1550 | SW55 | 25 | 13.8 | 22 | 0.73 | 4.3~5.4 | 乔3(75),灌6(25),草10(30) |
| 40 | 1600 | NW23 | 22 | 15.9 | 24 | 0.82 | 5.5~7.3 | 乔4(75),灌5(25),草10(25) |
| 54 | 1650 | SW55 | 24 | 17.5 | 25 | 0.85 | 5.6~8.5 | 乔3(80),灌5(25),草8(15) |
| 75 | 1624 | SW60 | 25 | 18.2 | 27 | 0.80 | 6.8~9.2 | 乔4(70)灌6(45),草9(30) |

乔:乔木 Tree,灌:灌木 Shrub,草:草本 Herb; 括号前为物种数,括号内为盖度值 It's the number of species outside the parentheses and coverage percentage inside the parentheses

2.2 种子雨调查

采用样线法布置种子雨收集器^[13]。于2004年8月初(油松球果成熟前)分别在每个样地内顺坡方向选择两条长50m的样线,样线之间间隔10m,沿样线每隔5m设置一个收集框,每条样线布置10个收集框,每个样地共20个。收集框采用尼龙网做成,框口面积为50cm×50cm,网眼面积为2mm×2mm。种子收集器网底离地面约50cm,以尽可能减少动物取食对种子雨统计的影响。

从种子雨下落开始每隔7d收集一次种子,直到种子下落结束。将收集器内的枯枝落叶和其它植物种子等杂物分离出去,然后将收集的油松种子带回实验室,用水选法分离漂浮种子与沉底种子,沉底种子在人工气候箱进行萌发实验(每天25℃14h,10℃10h),未萌发种子和漂浮种子剥离种皮,查明受损原因。分别记录油松种子总数、完好种子数(能萌发种子)、发育不全种子数(形态成熟但不发芽)、腐烂种子数(用手轻压即破碎)及空粒种子数(因动物及虫害破坏形成)。将每次统计的种子雨数量累积得到各林地种子雨总量。

2.3 种子库调查

分别于2005年4月10日(土壤油松种子天然萌发前)和8月18日(土壤油松种子天然萌发结束后,且在下次种子雨开始前),在每个样地随机设置20个1m×1m的小样方,分枯枝落叶层、腐殖质层(0~2cm)和心土层(2~10cm)等3层,用塑料袋将各层土样分装,带回实验室,采用网筛分选法^[2,14]分离土壤种子库中的油松种子,把筛选所得油松种子采用与种子雨相同的方法处理并分别统计不同类型的种子数。根据种子收集框和地面样方种子平均数之差,估计动物从样方内搬运的种子数^[15]。

2.4 油松幼苗观察

在各样地随机布置20个1m×1m的固定样方,从林下油松幼苗出现开始,每隔5d记录油松种子萌发和幼苗的存活情况,并进行主要环境因子的定点观测(水分、光照、地表及5cm深处的温度)。

2.5 数据分析

所有数据采用SPSS软件进行处理和分析,采用单因子方差分析(One way AVOVA)和最小显著差异法

(LSD) 比较不同数据间的差异显著性。

3 结果与分析

3.1 不同林龄油松种子雨大小及组成

5 种油松林种子雨总量、各类组分数量及比例见表 2。由表 2 可见,不同林龄油松林种子雨总量及各组分差异显著。种子雨总量大小顺序为 40a 人工林 > 29a 人工林 > 54a 人工林 > 75a 天然林 > 18a 人工林。在一定龄级范围内,结实能力随林龄增大而增加,约 40a 达到高峰,而后开始下降。从种子雨组成来看,随林龄的增大,完好种子比例增加,发育不全种子比例下降。18a 人工林中有活力种子的绝对数量最少,占种子雨总量的比例最小(16.99%),发育不全种子比例最高(68.79%),种子整体质量最差;40a 人工林中有活力种子数量最多,所占比例最高(56.44%),其余依次为 29a 人工林(51.97%)、54a 人工林(48.24%)和天然林(28.08%)。空粒种子约占种子雨总量的 9.47%~11.60%,腐烂种子只占种子雨总量的 2.34%~4.58%,不同林分间有一定差异。

表 2 不同林龄油松林种子雨数量及组成

Table 2 Intensities and compositions of seed rain in *Pinus tabulaeformis* forests with different ages (seeds·m⁻²)

| 林龄(a) Forset age | 种子雨总量 Total seed rain | 完好种子 Intact seed | 发育不全种子 Undeveloped seed | 空粒种子 Vacant seed | 腐烂种子 Decayed seed |
|---------------------|--------------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|
| 18 | 78.1 ± 2.72d | 13.3 ± 2.45d (16.99%) | 53.3 ± 2.45d (68.79%) | 8.8 ± 2.42c (10.92%) | 2.9 ± 1.21c (3.79%) |
| 29 | 346.8 ± 7.45b | 180.2 ± 4.13b (51.97%) | 119.5 ± 5.47b (34.45%) | 38.9 ± 3.87b (11.24%) | 8.1 ± 1.64b (2.34%) |
| 40 | 489.9 ± 8.64a | 276.5 ± 6.16a (56.44%) | 153.6 ± 6.36a (31.34%) | 46.4 ± 2.68a (9.47%) | 13.5 ± 1.12a (2.75%) |
| 54 | 327.1 ± 8.13b | 157.8 ± 3.12b (48.24%) | 127.4 ± 4.46b (38.95%) | 32.9 ± 3.37b (10.07%) | 8.9 ± 1.42b (2.74%) |
| 75 | 146.9 ± 5.25c | 41.3 ± 2.64c (28.08%) | 81.5 ± 3.52c (55.47%) | 17.1 ± 1.63c (11.60%) | 6.7 ± 0.91b (4.58%) |

平均值 ± 标准误,同列不同字母间表示差异显著($p < 0.05$),括号内为该种子占种子雨总量比例 Mean ± SE; Data marked with the different letters are significantly different at $p < 0.05$; The data in the parentheses are the proportion of different component accounting for the total seed rain

3.2 种子雨散布动态

在子午岭地区,油松种子大约在 9 月中旬开始成熟并于 9 月下旬开始脱落,到 11 月中下旬结束,落果期持续近 2 个月(图 1)。种子雨散落过程与林龄大小有关,林龄越小,种子开始下落的时间越早,降雨历程越短。18a 人工林的种子雨开始于 9 月 20 日,10 月下旬结束;29a 人工林在 9 月 22 日开始有种子下落,11 月 15 日左右结束;40a 人工林在 9 月 25 日开始有种子下落,11 月 24 日左右结束;而 54a 人工林和天然林到 9 月 26 日左右才开始有种子下落,11 月 15 日才结束。

不同林龄的油松种子下落的高峰期不同,总体趋势是随林龄增大,种子下落高峰期推迟。18a 人工林种子下落高峰期在 10 月上旬,29a 人工林在 10 月中旬,其余林分均集中在 10 月下旬。高峰期种子下落量也有差异,18a 人工林高峰期种子下落量占种子雨总量的 73.08%,其余林分为 55.62%~61.18%。

3.3 土壤种子库特征

3.3.1 土壤种子库储量及时空分布格局

(1) 土壤种子库储量及动态 不同林分在两次取样中土壤种子库储量、各组分数量及比例见表 3。在两

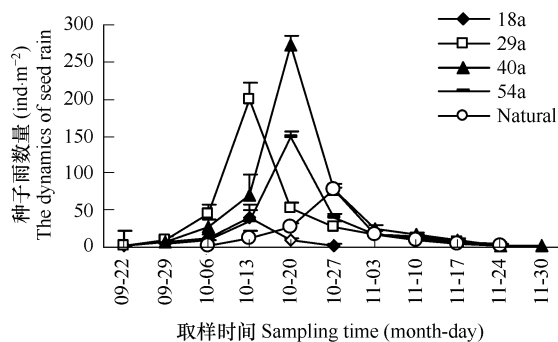


图 1 不同林龄油松人工林和天然林种子雨数量动态

Fig. 1 The dynamics of seed rain in 18, 29, 40, 54 years old and natural *Pinus tabulaeformis* plantations

次取样中,土壤种子库储量均以 40a 人工林最大,其余依次为 29a 人工林、54a 人工林、次生天然林,18a 人工林的土壤种子库最小(表 3)。在土壤种子库中,空粒种子所占比例为 36.72%~58.69%,始终都较高,空粒种子大部分是动物取食造成的。腐烂种子在不同取样时期所占比例不同,第 1 次取样时(4 月份)腐烂种子占种子库储量的 10.28%~13.62%,第 2 次取样时(8 月份)增加到 57.25%~63.28%左右,种子腐烂成为夏季油松种子输出土壤的主要途径。同时,第 1 次取样时,5 种林分土壤种子库中有活力种子占种子库总量的 27.86%~39.43%,第 2 次取样时(8 月 5 日),土壤种子库中有活力的种子已不足 3%。油松种子从开始散布到完全失去活力整个时间间隔不到 1a,种子库持续时间较短。

表 3 油松林下土壤种子库不同组分在两次取样中的数量及比例(粒·m⁻²)

Table 3 The seed numbers of different components of soil seed bank in between two sampling time in *Pinus tabulaeformis* forests (seeds·m⁻²)

| 林龄(a) Forset age | 取样时间 Sampling time | 种子总数 Total | 完好种子 Intact seed | 空粒种子 Vacant seed | 腐烂种子 Decayed seed |
|---------------------|-----------------------|---------------|---------------------|---------------------|----------------------|
| 18 | I | 48.3(5.86) | 13.5(1.86)27.86% | 28.3(2.45)58.69% | 6.5(1.46)13.45% |
| | II | 21.3(1.97) | 0.3(1.21)1.43% | 8.9(2.62)41.75% | 12.1(1.58)56.82% |
| 29 | I | 231.4(3.32) | 91.2(2.11)39.43% | 110.4(2.51)47.73% | 29.7(1.84)12.84% |
| | II | 125.3(3.14) | 4.7(1.95)3.75% | 44.8(2.07)35.72% | 75.8(1.53)60.53% |
| 40 | I | 326.4(3.06) | 123.5(2.23)37.84% | 169.3(3.10)51.88% | 33.6(2.31)10.28% |
| | II | 193.8(4.12) | 5.5(1.68)2.84% | 69.6(3.56)35.91% | 118.7(3.16)61.25% |
| 54 | I | 187.6(3.95) | 68.8(2.13)36.68% | 95.6(2.94)50.95% | 23.2(2.12)12.37% |
| | II | 83.5(4.33) | 1.6(1.15)1.86% | 29.2(3.63)34.96% | 52.7(2.36)63.18% |
| 75 | I | 75.4(3.82) | 28.1(1.13)37.16% | 37.1(1.54)49.22% | 10.3(1.32)13.62% |
| | II | 52.7(3.48) | 0.7(0.72)1.28% | 17.3(1.93)32.82% | 34.7(1.56)66.37% |

I:第一次取样(2005 年 4 月 10 日);II:第二次取样(2005 年 8 月 18 日);括号内为标准误 The first sampling (I) was 10 April 2005; The second sampling (II) was 18 August 2005. The figures in the parentheses are SE

(2)土壤种子库储量的垂直分布 从垂直分布来看,5 种林分样地的种子数量分布总体表现为枯落物层>腐殖质层(0~2cm)>心土层(2~10cm)(表 4)。种子雨从降落后到次年 4 月,86%~90%的种子分布在枯枝落叶层,只有 7%~10%的种子分布在 0~2cm 的土层中,2~10cm 的土层中种子不到 2%;到 8 月时枯枝落叶层中的种子量比例下降到 68%~75%,0~2cm 土层中种子量比例上升到 25%左右,2~10cm 土层中种子量比例上升到 2.18%~3.37%。

表 4 5 种林分土壤种子库中不同层次种子在两次取样中的数量及比例

Table 4 The proportion of different vertical layers of soil seed bank in two types of the sampled *Pinus tabulaeformis* forests (n=20)

| 林龄 Forset age(a) | 第 1 次取样 The first sampling | | | 第 2 次取样 The second sampling | | |
|------------------------|----------------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------------|---------------------|-----------------------|
| | 枯枝落叶层 Litter | 0~2cm 0~2cm soil | 2~10cm 2~10cm soil | 枯枝落叶层 Litter | 0~2cm 0~2cm soil | 2~10cm 2~10cm soil |
| | | | | | | |
| 18 | 41.9±2.24 | 5.9±2.67 | 0.4±0.25 | 14.7±2.73 | 6.1±2.85 | 0.5±0.35 |
| | 86.84% | 12.31% | 0.85% | 68.98% | 28.65% | 2.37% |
| 29 | 205.1±3.44 | 22.1±2.34 | 4.2±1.47 | 89.5±4.54 | 31.7±4.23 | 4.1±1.46 |
| | 88.63% | 9.55% | 1.82% | 71.42% | 25.34% | 3.25% |
| 40 | 292.3±4.67 | 28.6±3.15 | 5.5±1.34 | 145.6±2.65 | 41.8±3.54 | 6.5±2.11 |
| | 89.57% | 8.76% | 1.67% | 75.09% | 21.57% | 3.34% |
| 54 | 170.4±3.67 | 14.8±1.96 | 2.4±1.18 | 62.5±1.62 | 19.1±2.34 | 1.8±1.03 |
| | 90.83% | 7.88% | 1.29% | 74.93% | 22.89% | 2.18% |
| 75 | 68.5±2.33 | 6.3±1.25 | 0.9±0.42 | 39.1±1.28 | 12.3±1.74 | 1.3±0.65 |
| | 90.82% | 8.13% | 1.05% | 74.19% | 23.29% | 2.52% |

3.3.2 林下幼苗调查

通过对各林分林下幼苗调查发现,油松幼苗一般在 5 月下旬开始出现,6 月上旬左右达到出苗高峰。不

同林分林下幼苗密度差异显著,40a 人工林下幼苗最多,存活率最高,其次为 54a 人工林,18a 人工林下幼苗数量最少(表 5)。

表 5 不同林龄油松人工林及天然林下幼苗统计

Table 5 The seedlings demography in *Pinus tabulaeformis* Carr. forests (seedlings $\cdot m^{-2}$). ($n=20$)

| 林龄(a) Forset age | 萌发出苗数 Number of germination | 存活率 Survival ratio (%) | 累计自然死亡数 The accumulative destroyed deathnumber of seeding | 累计破坏死亡数 The accumulative natural deathnumber of seeding |
|---------------------|-----------------------------------|---------------------------|---|---|
| 18 | 1.22 \pm 0.57a | 0.09 \pm 0.02a | 0.68 \pm 0.32a(72.38%) | 0.45 \pm 0.23a(36.88%) |
| 29 | 11.45 \pm 2.1b | 1.35 \pm 0.24b | 7.87 \pm 3.25b(68.72%) | 2.23 \pm 1.04b(19.48%) |
| 40 | 21.16 \pm 4.27c | 3.21 \pm 0.87c | 13.20 \pm 2.83c(62.38%) | 4.79 \pm 1.24c(22.45%) |
| 54 | 19.39 \pm 3.71c | 2.82 \pm 0.76c | 12.43 \pm 2.42c(71.45%) | 4.14 \pm 1.48c(21.35%) |
| 75 | 4.36 \pm 1.57a | 0.27 \pm 0.03a | 2.75 \pm 1.42a(63.00%) | 1.34 \pm 1.12b(30.73%) |

平均值 \pm 标准误,同列不同字母间表示差异显著($p < 0.05$);括号内为幼苗死亡比例 Mean \pm SE, Data marked with the different letters are significantly different at $p < 0.05$. The data in the parentheses are the proportion of dead seedlings accounting for the total

4 讨论

4.1 种子雨

松属植物种子散落都有大小年现象,种子年周期与林分所处的海拔和纬度有关,且种子雨量在大小年之间差异较大^[2,16]。在子午岭地区油松种子散落的周期为 3 ~ 5a,2004 年为大年,种子雨量较大,种子库存在时间较长,因此,种子库的统计具有典型性,并有利于评价影响种子库动态的因素。

在子午岭地区,油松种子在 9 月下旬成熟,大部分种子集中在 10 月下落,落果期持续近 2 个月。人工油松林从 12a 开始有球果出现,但 18a 时尚未达到成熟的结实年龄,虽有少量结实,但所产生种子多为空粒或劣质种子,其种子数量和质量对森林成功天然更新是无效的,后续调查未发现萌发并成功存活的油松幼苗能够进一步支持这一结论。随着油松林龄的增加,林木自身的营养积累和生理代谢达到一定水平,有性繁殖能力增强,40a 前后种子产量和质量达到高峰,其后生殖能力开始下降。因此,仅从种源方面考虑,40a 前后是人工油松林自然更新的关键时期。

不同林龄种子下落的高峰期及持续时间不同,林龄越长,种子雨散布的时间也延长,高峰期推迟。这可能与油松种子隔年成熟、种子成熟过程难以保持同步有关。早期的种子雨几乎全是动物取食后的空壳以及败育、流产的种子。越临近成熟,动物活动越频繁,种子雨越大^[17,18]。同时风雨等外界因素对种子雨的散布也有较大影响。

4.2 土壤种子库动态

不同植被或群落类型及不同年龄阶段种子密度差异很大。在黄土丘陵区油松人工林的种子库储量于 40a 时达到最大,为 326.37 粒 $\cdot m^{-2}$,低于 50a 长白落叶松(983.7 粒 $\cdot m^{-2}$)^[19]和 60a 亚高山云杉林(1065.6 粒 $\cdot m^{-2}$)^[20],与兴安落叶松林土壤种子库的研究结果相似^[21,22]。

不同林分的土壤种子库存在差异,主要决定于 3 个因素:结实量、种子生活力和微生境对种子保存的影响。因为以第 2 年春季的土壤种子储量为标准,所以它的数量主要决定于结实而不决定于生活力的保存特性。也就是说,5 种林型有生活力的种子在数量上的差异,主要是其结实量不同造成的。

大约有 80% ~ 90% 的土壤种子分布在凋落物层和土壤上层 0 ~ 2mm 处,2 ~ 10cm 土层中只有极少量(2%)有活力的种子,这一结论与其它地区针叶林的研究结果一致^[21~24]。在不同时期,种子在垂直层次上的比例不同。第 2 次(8 月份)取样时,枯枝落叶层种子量减少,0 ~ 2cm 土层种子量增加,可能是由于雨水冲击下渗、动物走动振动以及鼠类等 2 次散布的结果。土壤种子库的垂直结构使小部分油松种子处于土壤下层中,由于下层土壤水土环境较为稳定,种子可以存活较长时间,往往形成油松种群的天然基因库,这对于树种保护及维持生物多样性具有重要意义^[25]。

土壤种子库形成以后,动物的搬运、取食、微生物感染、发芽等都是影响种子库动态的因素,而所有这些因

素因种子本身状况和生态环境的异质性其影响程度又有差异。有研究表明,取食压力始终是温带森林土壤种子库种子损耗的首要因子^[6]。子午岭地区油松从种子雨降落到翌年4月份,5种林分土壤种子库下降了42.34%~53.59%,空粒种子由占种子雨总量的10.12%,上升到占种子库总量的36.72%~58.69%,种子库的减损和空粒种子的增加主要是动物搬运和取食造成的。因此,动物搬运、取食是子午岭油松土壤种子库数量减少的首要原因,在动物捕食的巨大压力下,油松种群很难形成一个强有力的种子库。

在种子雨中腐烂种子只占种子雨总量的2.34%~4.58%,翌年4月份增加到种子库储量的10.28%~13.62%,到8月份时增加到57.25%~63.28%,种子的腐烂率大幅上升,也是土壤种子库减少的一个因素。但土壤种子库在不同时期减少的原因不同,动物捕食主要发生在秋、冬季,而腐烂霉变是引起夏季种子损耗的主要因素。

子午岭地区油松种子在土壤库经过约一个生长周期,种子活力几乎完全丧失,从种子开始下落到完全失去活力整个时间间隔还不到1a,种子库持续时间较短,说明在该区油松土壤种子库属于Thompson^[26]和Grime^[27]定义的第Ⅱ类型,即土壤种子库仅在冬季存在,在春季萌发,而在夏季和秋季种子很少。

4.3 种子的命运与种群更新

种子落到地面后的命运取决于环境筛的作用,只有落到安全岛内的种子得到萌发、成苗所需的各种条件,并能避免动物的特殊侵害、竞争或土壤的毒害作用,才有可能形成新的个体。在与种子大小相关的微域内,几乎所有的生物、非生物因子都会影响种子未来的命运^[14]。

油松成熟林的种子雨强度大,数量多,且大多都能萌发,种子数量不是限制因素,但由于针叶林凋落物层较厚,分解缓慢,种子在萌发和幼苗生长过程中,为了能冲破地被层的机械阻碍不得不分配更多物质和能量用于胚轴生长,而供子叶和胚根生长的物质和能量相对较少^[28],导致萌发幼苗纤弱而不强壮,抵抗外界不良环境的能力差,萌发幼苗容易腐烂死亡^[29],由种子转化为幼苗的成功率(自然发芽率)仅为2.38%,因此,种群更新限制在成苗阶段,应属取食限制。此外,地面植被盖度、土壤温度、湿度、光照强度等生态因子及其综合作用也是影响种子萌发和幼苗存活的重要因素,这些微生境方面的差异对森林更新过程的影响尚需进一步探讨。

由此可见,尽管在油松林地种子中每年都有大量的种子散落,但对种子更新并不十分有效。较少的更新苗表明低效能的种子库对油松种群更新有直接的影响。鉴于子午岭地区啮齿动物大量消耗油松种子,导致自然更新匮乏。因此,建议采取人工封育、清除地被物、人工补种或在林分周边地区保留母树及利用林窗的生态效应等措施,维持土壤种子库,提高油松实生苗数量,以促进油松林的天然更新。

References:

- [1] 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: 83—93.
- [2] Peng J, Li X G, Fu Y C, Liu Y C. Seed rain and seed bank of constructive species in evergreen broadleaved forest at Chongqing Simian Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11 (1): 22—24.
- [3] Simpson R L. *Ecology of soil seed bank*. San Diego: Academic Press, 1989. 149—209.
- [4] Onaindia M, Amezaga 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.
- [5] Ban Y. The structure and dynamics of seed bank in soil. *Chinese Journal of Ecology*, 1995, 14(6): 42—47.
- [6] Sun S C, Chen L Z. Seed Demography of *Quercus Liaotungensis* in Dongling Mountain region. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24 (2): 215—221.
- [7] Yang Y J, Sun X Y, Wang B P. The soil seed banks of forests and natural regeneration. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12 (2): 304—308.
- [8] Thompson K. The functional ecology of seed banks. In: Fenner M ed. *Seed, the ecology of regeneration in plant communities*. Melksham: Redwood Press Limited, 1992. 231—258.

- [9] Johnson E A, Fryer G I. Why Engelmann spruce does not have a persistent seed bank. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26(5): 872—878.
- [10] Morris M, Negreros-Castillo P, Mize C W. Sowing data, shade, and irrigation affect big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King). *Forest Ecology and Management*, 2000, 132(2): 173—181.
- [11] 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.
- [12] Zhang X B, Guo X Q, Shanguan Z P. Community characteristics of natural *Pinus tabulaeformis* forest in hilly loess regions. *Bulletin of Botanical Research*, 2006, 26(2): 169—175.
- [13] Mary T, Kalin A, Lohengrin C. Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecologia*, 1999, 119: 126—132.
- [14] Harper J L. *Population biology of Plants*. London: Academic Press, 1977. 83—147.
- [15] Crawly M J, Long C R. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology*, 1995, 83(4): 683—693.
- [16] Hanssen K H. Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management*, 2003, 170(2): 199—213.
- [17] Leck, M A, Graveline K J. The seed bank of a freshwater tidal marsh. *American Journal of Botany*, 1979, 66: 1006—1015.
- [18] Chou C H. The selective allelopathic interaction of a pastureforest intercropping in Taiwan. *Plant and Soil*, 1987, 98: 31—41.
- [19] Liu Z G, Zhu J J, Yuan X L, *et al.* On seed rain and soil seed bank of *Larix olgensis* in montans of eastern Liaoning Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2): 579—587.
- [20] Yin H J, Liu Q. Seed rain and soil seed banks of *Picea asperata* in subalpine spruce forests, western sichuan, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 108—115.
- [21] Xu H C, Ban Y. The distribution of seeds in the soil and the sustainability of the seed bank of *Larix gmelini* in Northern Daxinganling Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 20(1): 28—34.
- [22] Guo Z L. Study on the viability of *Larix gmelini* seed in soil. *Journal Beijing For Univ*, 1990, 12(supp.): 26—29.
- [23] Kemp P R. Seed bank and vegetation processes in deserts. In: Leck M A, Parker V T, Simpson R L eds. *Ecology of soil bank*. San Diego: Academic Press, 1989. 257—282.
- [24] Kemp P R. Seed bank and vegetation processes in deserts. In: Leck M A, Parker V T, Simpson R L eds. *Ecology of soil bank*. San Diego: Academic Press, 1989. 257—282.
- [25] 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.
- [26] Thompson K. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acid grassland. *Journal of Ecology*, 1986, 74: 733—738.
- [27] Grime J P. Seed bank In ecological perspective. In: Leck M A, Parker V T, Simpson R L eds. *Ecology of seed bank USA*: Academic Press, 1989, 1—21.
- [28] Howlett B E, Davidson D W. Effects of seed availability, site conditions, and herbivory on pioneer recruitment after logging in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 2003, 184: 369—383.
- [29] Nakagaw M, Kurahashi A, Hogetsu T. The regeneration characteristics of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* on cut stumps in the sub-boreal forests of Hokkaido University. *Forest Ecology and Management*, 2003, 180: 353—359.
- [30] Zhang X B, Shanguan Z P. Nutrient distributions and bio-cycle patterns in both natural and artificial *Pinus tabulaeformis* forests in hilly loess regions. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 373—382.

参考文献:

- [5] 班勇. 土壤种子库的结构与动态. *生态学杂志*, 1995, 14(6): 42—47.
- [6] 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.
- [7] 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(2): 304—308.
- [12] 张希彪, 郭小强, 上官周平. 黄土丘陵区午岭油松天然林群落特征研究. *植物研究*, 2006, 26(2): 169—175.
- [20] 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.
- [21] 徐化成, 班勇. 大兴安岭北部兴安落叶松种子在土壤中的分布及其种子库的持续性. *植物生态学报*, 1996, 20(1): 28—34.
- [22] 郭中凌. 兴安落叶松土壤种子库的多样性研究. *北京林业大学学报*, 1990, 2(增刊): 26—29.