

DOI: 10.5846/stxb201401280205

程玲, 王亚珍, 许景伟, 翟树强, 曲木子, 李传荣. 灵山湾国家森林公园垂序商陆土壤种子库时空动态及其对防除措施的响应. 生态学报, 2015, 35(15): 5095-5103.

Cheng L, Wang Y Z, Xu J W, Zhai S Q, Qu M Z, Li C R. Spatiotemporal dynamics of soil seed bank of *Phytolacca americana* and its response to control measures in coastal protective forests in Lingshan Bay National Forest. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(15): 5095-5103.

## 灵山湾国家森林公园垂序商陆土壤种子库时空动态及其对防除措施的响应

程 玲<sup>1</sup>, 王亚珍<sup>2</sup>, 许景伟<sup>3</sup>, 翟树强<sup>4</sup>, 曲木子<sup>1</sup>, 李传荣<sup>1,\*</sup>

1 泰山森林生态站, 山东农业大学农业生态与环境重点实验室, 泰安 271018

2 青岛崂山风景区管理局, 青岛 266061

3 山东省林业科学研究院, 济南 250014

4 山东省泰安市岱岳区大汶口镇人民政府, 泰安 271026

**摘要:**土壤种子库是植物潜在的种群,对生态系统稳定和未来植被的结构、功能有着举足轻重的影响。垂序商陆(*Phytolacca americana*)的入侵已对山东省胶南市灵山湾国家森林公园的森林生态系统构成严重危害。为调查该物种在公园内的潜在扩散能力,于2009—2014年调查了刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林、黑松(*Pinus thunbergii*)林、刺槐黑松混交林和紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)林(灌丛)4种林分类型,以及2009年采用物理和化学控制入侵危害严重的刺槐林内的土壤种子库。结果表明:垂序商陆种子在4种林分中均有发现,在刺槐、黑松林内表现为由林缘至林内逐步降低的趋势。垂序商陆种子只存在于枯落物层和5 cm以上的土壤中,随土层深度的增加而减少,枯落物层土壤种子库由林缘到林内呈递减趋势。与2009年相比,2014年黑松林和灌丛中平均种子库密度分别降低46%和44%,刺槐林和混交林分别增加299%和355%。垂序商陆种子发芽率在10%以下,随土层深度的增加而依次降低。采用物理、化学控制措施的刺槐林内垂序商陆的更新量、结实量、种子库含量均明显高于紫穗槐林的。调查结果表明垂序商陆土壤种子库具有明显的空间异质性,并且保持了较强的繁殖潜力,营造紫穗槐灌丛可以有效控制垂序商陆的扩散,可为经营沿海防护林提供理论指导。

**关键词:**垂序商陆; 生物入侵; 种子活力; 发芽率; 空间异质性

## Spatiotemporal dynamics of soil seed bank of *Phytolacca americana* and its response to control measures in coastal protective forests in Lingshan Bay National Forest

CHENG Ling<sup>1</sup>, WANG Yazhen<sup>2</sup>, XU Jingwei<sup>3</sup>, ZHAI Shuqiang<sup>4</sup>, QU Muzi<sup>1</sup>, LI Chuanrong<sup>1,\*</sup>

1 Key Laboratory of Agriculture Ecology and Environment, Taishan Forest Ecosystem Research Station Shandong Agricultural University, Taian 271018, China

2 Qingdao Laoshan Scenic Spot Administration, Qingdao 266061, China

3 Shandong Forestry Research Academy, Jinan 250014, China

4 Dawenkou Township People's Government, Daiyue District, Tai'an 271026, China

**Abstract:** Soil seed banks are potential plant communities. Their temporal and spatial distribution patterns play an important role in future plant community dynamics and structure. Characteristics of the seed bank for *Phytolacca americana* affect the construction and function of future ecosystems in the invaded area. The ecological balance in the coastal shelter

基金项目:国家自然科学基金(30872070);国家“十一五”科技支撑资助项目(2009BA-DB2B05, 2006BAD03A1405)

收稿日期:2014-01-28; 网络出版日期:2014-09-25

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chrli@sdaa.edu.cn

forest ecosystems in the Lingshan Bay National Forest Park has been severely affected by *Phytolacca americana*. Between 2009 and 2014, we studied seed density and distribution pattern of *Phytolacca americana* in *Pinus thunbergii* forest, *Robinia pseudoacacia* forest, mixed *Pinus thunbergii* and *R. pseudoacacia* forest, and *Amorpha fruticosa* forest. We established five transects at 15 m intervals from the forest edge to the interior, set up 40 samples in each transect, and collected soil seed banks from the litter layer, 0—2 cm soil layer, and 2—5 cm soil layer. We conducted a control trial in the *R. pseudoacacia* forest, which was extensively invaded by *Phytolacca americana* in 2009. We used physical (mowing and root cutting) and chemical (spraying herbicides) methods to control the growth of *Phytolacca americana* and chose *A. fruticosa* as the control. We investigated the seed bank in the control area, counted the number of seeds, and performed a germination test in the laboratory. The seeds of *Phytolacca americana* were found in all four types of forests, and the content of the seed bank decreased from the forest edge to the interior of the forest in the *R. pseudoacacia* and *Pinus thunbergii* forests. All the seeds were found within the top 5 cm of the soil layer, within which the lowest number of seeds was found in the 2—5 cm layer. We found  $(1174 \pm 713)$  seeds/m<sup>2</sup> in one month in the seed bank from the *R. pseudoacacia* forest in 2009; the number of seeds increased to  $(3207 \pm 1072)$  seeds/m<sup>2</sup> in October, in 2012 and  $(4691 \pm 1597)$  seeds/m<sup>2</sup> in January, in 2014. In the mixed forest, we found  $(388 \pm 713)$ ,  $(1074 \pm 713)$ , and  $(1767 \pm 713)$  seeds/m<sup>2</sup> in the seed bank in 2009, 2012, and 2014, respectively. Between 2009 and 2014, less than 1000 seeds/m<sup>2</sup> were found in the seed bank from the *Pinus thunbergii* and *A. fruticosa* forests. We compared the results of the two seed bank surveys conducted during 2009–2014: in the *Pinus thunbergii* and *A. fruticosa* forests, the number of seeds decreased by 46% and 44%, respectively, whereas in the *R. pseudoacacia* and mixed forests, an increase by 29.9% and 35.5%, respectively, was noted. The seed germination rate was less than 10% and decreased from the litter layer to the 2—5 cm layer. Seedling regeneration, seed yield, and seed bank in the *A. fruticosa* forest were significantly lower than those in the forests where physical and chemical control methods were used. Physical and chemical control methods are useful in controlling *Phytolacca americana*; however, their effects are temporary and the use of biological control seems more practical. Our study showed that the seed bank of *Phytolacca americana* had an evident spatio-temporal heterogeneity, maintained a high reproductive potential, and can be used to control the invasion of *Phytolacca americana* by planting *A. fruticosa*. Our findings can help in the sustainable management of coastal shelter forests.

**Key Words:** *Phytolacca americana*; biological invasion; seed vigor; germination percentage; spatial heterogeneity

种子是植物一生中唯一能够移动的部分,是潜在的植物种群(种子流)<sup>[1]</sup>。种子比植株有更强的忍耐环境胁迫的能力,埋藏在土壤中的种子更能逃避干扰、疾病和捕食的损害<sup>[2]</sup>。存在于土壤表面和土壤中全部存活种子的总和即土壤种子库(soil seed bank)<sup>[3]</sup>,它是植物种群生活史的一个重要阶段,对植物群落演替和植被恢复有重大意义<sup>[4]</sup>。土壤种子库可简单划分为短暂土壤种子库(种子存活不超过 1 a)和持久土壤种子库(种子在土壤中存活 1 a 以上)两类<sup>[5-6]</sup>。土壤种子库一直是生态学研究的重点,特别是近 20 年来日趋受到重视<sup>[7-12]</sup>。我国土壤种子库的研究起步较晚,尤其对持久土壤种子库研究报道尚不多见。

近年来植物入侵已成为全球性生态问题,通常植物入侵依靠其强大的适应、繁殖和扩散能力,其中种子库中种子萌发、种苗补充和群落重建<sup>[13]</sup>是入侵能否成功的关键,因此研究入侵植物的土壤种子库对阐明入侵机制和科学防控具有非常重要的意义。近几年对加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)、薇甘菊(*Mikania micrantha*)、空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、飞机草(*Eupatorium odoratum*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)等入侵种的种子库研究较多,主要集中在其入侵机制<sup>[14-15]</sup>、对动植物群落结构的影响<sup>[16-17]</sup>及综合防治管理<sup>[18-19]</sup>等方面,然而对入侵植物采取防治措施后的土壤种子库的响应过程尚未引起足够的重视。

垂序商陆(*Phytolacca americana*)是一种兼具草本与灌木生长特点的竞争型多年生植物,容易逸生<sup>[20]</sup>。近 10 年来,已在山东省沙质海岸防护林内迅速繁衍和扩散并形成林下单优群落,降低了林下的生物多样性,

而且严重抑制了林下乔、灌木的更新和生长,成为沿海防护林可持续经营中亟待科学防控的外来入侵种之一。目前研究主要集中在垂序商陆的生长发育<sup>[21-23]</sup>、药用价值<sup>[24-25]</sup>、锰富集<sup>[26-28]</sup>、种子雨<sup>[29]</sup>及防控技术<sup>[30]</sup>等方面,然而其土壤种子库的时空分布,及其对防控措施响应尚未见报道。本文以此为切入点,对灵山湾国家森林公园主要林分类型及其采取防控措施后垂序商陆土壤种子库的储量、空间分布及动态特征进行了研究,旨在阐明垂序商陆的入侵机制,为有效控制其对沙质海岸防护林的危害提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点概况

研究地点位于青岛胶南市的灵山湾国家森林公园(35°35′—36°08′N,119°30′—120°11′E)内,属于暖温带海洋性季风气候,年均降水量约 798.3 mm,年均湿度 70% 以上,年均气温约 12.1 ℃,最高气温 36 ℃,最低气温 -10 ℃。主要灾害性天气有干热风、海潮、海雾、台风、连阴雨等。土壤为滨海潮盐土,微酸性,土厚 20—300 cm,地下水位 2.5—4.5 m。该公园总面积 730 hm<sup>2</sup>,森林覆盖率 58.8%,植被覆盖率 78.7%。该公园的森林均为上世纪 50 年代人工营造的,刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、黑松(*Pinus thunbergii*)、白蜡(*Fraxinus chinensis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)等为主要优势种。林下草本植物主要有山东丰花草(*Borreria shandongensis*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、芦苇(*Phragmites australis*)、黄背草(*Themeda japonica*)、车前(*Plantago asiatica*)等。最近 10 年来,垂序商陆在该公园大量扩散,已对森林植物多样性造成了严重危害。

### 1.2 研究方法

由于垂序商陆从当年发生种子雨后,到第二年的萌发季节之前没有出现种子萌发的现象,因此认定垂序商陆不存在短暂土壤种子库。

为验证垂序商陆土壤种子库在灵山湾国家森林公园的时空变化规律,选择刺槐纯林、黑松纯林、刺槐黑松混交林(以下简称混交林)、紫穗槐林(以下简称灌丛)4 种防护林为研究对象(表 1),分别于 2009 年 1 月上旬、2012 年 10 月下旬、2014 年 1 月上旬从林缘向林内每隔 15 m 设置 1 条样线,共 5 条,每条样线上设置间距 1 m 的样点 40 个。以样点为中心点进行土壤种子库取样,其中,枯落物层面积为 10 cm×10 cm,土壤层采用直径为 0.07 m 的土钻分别取 0—2、2—5 和 5—10 cm 的土壤样品,每个样点重复 3 次。实验室内采用 100 目的网筛,人工分离方法统计完整的垂序商陆种子数量。分别取枯落物层和各土层种子 300 粒进行发芽实验,用 0.3% 高锰酸钾消毒处理后,蒸馏水洗净,在 25 ℃ 光照培养箱中连续观察 15 d,每天记录发芽数。

表 1 样地基本特征

Table 1 General situation of samplings in study sites

| 群落类型<br>Community type                                           | 平均树高<br>Average height/m | 平均胸径<br>Average DBH/cm | 密度<br>Density/<br>(株/hm <sup>2</sup> ) | 郁闭(盖)度<br>Canopy coverage/% | 距海岸距离<br>Distance from seacoast/m | 海拔<br>Height above sea level/m |
|------------------------------------------------------------------|--------------------------|------------------------|----------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|
| 刺槐林 <i>R. pseudoacacia</i> forest                                | 11.1                     | 8.8                    | 1125                                   | 88                          | 1500                              | 5                              |
| 黑松林 <i>P. thunbergii</i> forest                                  | 3.4                      | 8.1                    | 1312                                   | 56                          | 500                               | 4                              |
| 混交林 Mixed <i>P. thunbergii</i> and <i>R. pseudoacacia</i> forest | 5.4                      | 5.2                    | 1700                                   | 75                          | 1300                              | 4                              |
| 灌丛 <i>Amorpha fruticosa</i> shrub                                | 1.5                      |                        |                                        | 90                          | 1000                              | 4                              |

为考察垂序商陆控制对土壤种子库的影响,本研究在付俊鹏等<sup>[30]</sup> 2009 年 5 月采用物理(5 月、7 月、5 和 7 月 2 次刈割 3 种刈割方式;1/3、2/3 和完全切根 3 种切根方式)、化学(喷洒精喹禾灵、百草枯、草甘膦等无公害除草剂)方法,并以紫穗槐发育良好的地段为对照(本研究视为生物控制)的试验基础上,选择不同控制措施中效果最好的完全切根、喷洒草甘膦处理和生物控制(以下简称物理控制、化学控制、生物控制)3 个试验区,于每年 10 月下旬调查垂序商陆更新、结实量、种子库密度。

### 1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2003 和 SAS 9.0 软件进行数据处理与统计分析,差异显著性采用单因素方差分析 (One-way ANOVA)。

## 2 结果与分析

### 2.1 4 种林分类型内垂序商陆种子库的时空分布特征

#### 2.1.1 垂序商陆种子库的水平分布

根据 2009 年调查,垂序商陆在公园内分布十分广泛。刺槐林、黑松林、混交林和灌丛的土壤种子库差异较大,分别介于 395—2 166 粒/m<sup>2</sup>、0—2 187 粒/m<sup>2</sup>、0—902 粒/m<sup>2</sup>和 99—767 粒/m<sup>2</sup>之间,平均种子库密度分别为 1 174 粒/m<sup>2</sup>、487 粒/m<sup>2</sup>、388 粒/m<sup>2</sup>和 346 粒/m<sup>2</sup>(表 2)。灌丛内 60 m 处为空旷地,充足的光照及空间使得垂序商陆生长旺盛并产生大量种子,种子库密度高达 2 332 粒/m<sup>2</sup>,说明 4 种防护林均可抑制垂序商陆的结实、降低种子库密度。其中,刺槐林内垂序商陆的平均种子库密度最大,黑松林、混交林和灌丛平均种子库密度分别减少了 58.57%、66.96%、70.57%,因而认为沿海区域刺槐林更容易遭受垂序商陆的入侵。

在水平空间上,不同防护林类型均表现出从林缘向林内延伸的过程中,土壤种子库逐渐减少的趋势。其中林缘、林内 15 m、30 m、45 m 和 60 m 处的种子库密度变化范围分别为:99—2 187 粒/m<sup>2</sup>、55—1 039 粒/m<sup>2</sup>、190—1 594 粒/m<sup>2</sup>、0—395 粒/m<sup>2</sup>和 0—678 粒/m<sup>2</sup>,差异显著。林缘处,刺槐林和黑松林的种子库密度都超过 2 000 粒/m<sup>2</sup>,最小的为灌丛。林内 15 m 处至 60 m 处,除黑松林、刺槐黑松混交林 45 m 和 60 m 处无种子库外,其它距离处均表现为刺槐林>混交林>灌丛>黑松林。

2014 年种子库在水平空间上的分布情况大体与 2009 年大体相同,但是刺槐林和混交林土壤种子库密度明显增加,而黑松林和灌丛有所减少。

表 2 2009 与 2012 不同林分的种子库密度(粒/m<sup>2</sup>) (平均值±标准偏差, n=40)

Table 2 Seed bank density in different forests of 2009 and 2012 (seed/m<sup>2</sup>) (mean ± SD, n=40)

| 距林缘距离/m<br>Distance from<br>forest edge | 刺槐林<br>R. forest |               | 黑松林<br>P. forest |              | 混交林<br>M. forest |              | 灌丛<br>Shrub  |             |
|-----------------------------------------|------------------|---------------|------------------|--------------|------------------|--------------|--------------|-------------|
|                                         | 2009             | 2014          | 2009             | 2014         | 2009             | 2014         | 2009         | 2014        |
| 0                                       | 2166 ± 1491aB    | 6743 ± 1297aA | 2187 ± 2541aA    | 1136 ± 410aC | 349 ± 439cC      | 3678 ± 862aB | 99 ± 82dD    | 638 ± 601cC |
| 15                                      | 1039 ± 1394cA    | 5574 ± 2785bA | 55 ± 76cD        | 153 ± 124bC  | 902 ± 1009aB     | 3010 ± 433bB | 345 ± 436bC  | 72 ± 148bD  |
| 30                                      | 1594 ± 747bA     | 4641 ± 1194cA | 190 ± 322bD      | 22 ± 28cD    | 690 ± 1496bC     | 2148 ± 492cB | 767 ± 1259aB | 53 ± 63aD   |
| 45                                      | 395 ± 489eA      | 3970 ± 1598dA | 0dC              | 0dC          | 0dC              | 0dC          | 172 ± 165ccB | 18 ± 30dB   |
| 60                                      | 678 ± 661dA      | 2527 ± 957eA  | 0dB              | 0dB          | 0dB              | 0dB          |              |             |

图中不同小写字母表示同年同一林分内不同距离差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示同年同一距离处不同林分差异显著 ( $P < 0.05$ ); R.: *Robinia pseudoacacia*; P.: *Pinus thunbergii*; M.: Mixed *Pinus thunbergii* and *Robinia pseudoacacia*

#### 2.1.2 垂序商陆种子库的垂直分布

由图 1、图 2 可知,垂序商陆种子只存在于枯落物和 5 cm 以上的土壤层中,种子库密度随土层深度的增加而减少。2009 年垂序商陆种子在刺槐林、黑松、混交林及灌丛 4 种林型内枯落物层、0—2 cm、2—5 cm 三层种子库含量变化范围分别为:250—1 008、16—128、3—38 粒/m<sup>2</sup>,刺槐林枯落物层种子库平均密度最大为 1 008 粒/m<sup>2</sup>,相比之下黑松林、混交林、灌丛分别减少了 56.47%、71.68%、36.91%。2014 年在黑松和灌丛中,三层次种子库含量均低于其他两种林型。调查结果均表现出含有刺槐的林型中,土壤层中的种子含量较高,主要与搂割柴草、喜鹊传播和营养状况有关。

由图 3、4 可知,垂序商陆种子库垂直分布上,枯落物层种子库由林缘到林内呈现出递减趋势,这与种子库总体水平分布趋势相同。2009 年枯落物层种子库密度为 115—1 085 粒/m<sup>2</sup>,0—2 cm、2—5 cm 土壤层种子库密度均在 130 粒/m<sup>2</sup>以下。对比发现,2014 年枯落物层种子库最高含量,比 2009 年增加 0.7 倍,而 0—2 cm、2—5 cm 土壤层种子库最高含量比 2009 年分别增加了 6.2、5.4 倍,分析原因主要是由于种子自然沉降及外界

干扰导致大量种子下渗。

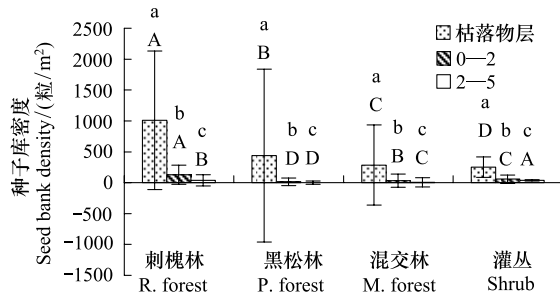


图1 2009年垂序商陆种子库垂直分布(平均值±标准偏差)

Fig.1 Vertical distribution of the *Phytolacca americana* seed bank in different forests in 2009 (mean ± SD)

图中不同小写字母表示同年同一林分内不同层次间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示同年同一层次不同林分间差异显著 ( $P < 0.05$ )

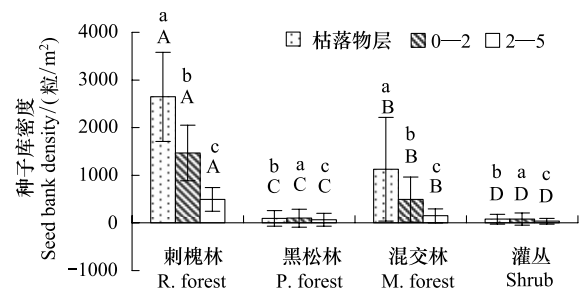


图2 2014年垂序商陆种子库垂直分布(平均值±标准偏差)

Fig.2 Vertical distribution of the *Phytolacca americana* seed bank in different forests in 2014 (mean ± SD)

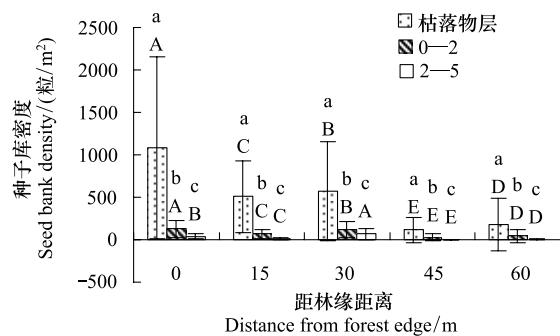


图3 2009年垂序商陆种子库空间异质性(平均值±标准偏差)

Fig.3 Spatial heterogeneity of *Phytolacca americana* seed bank in 2009 (mean ± SD)

图中不同小写字母表示同距离处不同层次间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示同一层次内不同距离间差异显著 ( $P < 0.05$ )

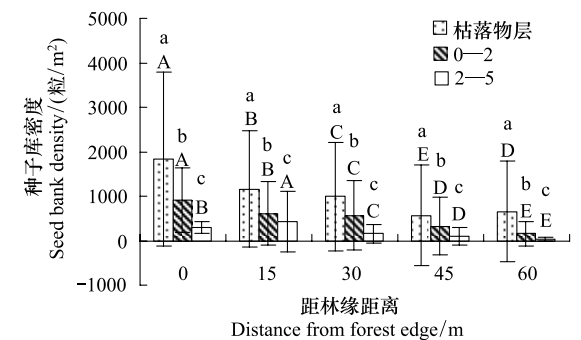


图4 2014年垂序商陆种子库空间异质性(平均值±标准偏差)

Fig.4 Spatial heterogeneity of *Phytolacca americana* seed bank in 2014 (mean ± SD)

### 2.1.3 垂序商陆种子库的时间变化

2009年到2014年垂序商陆在四种群落类型中的平均种子库含量见图5。在刺槐纯林和混交林中,垂序商陆平均种子库含量呈明显上升趋势,2014年较2009年分别增加了299%、355%,在黑松纯林及灌丛中分别下降了46%、44%。垂序商陆既可种子繁殖,又可块根繁殖,块根贮藏的养分直接影响着翌年的生长和结实<sup>[21]</sup>。调查发现垂序商陆块根年龄越大萌芽越多,产生的种子亦越多。在含有刺槐的林分中,垂序商陆生长旺盛,块根根茎多在5 cm以上,最大可达12 cm,灌丛内鲜有垂序商陆块根5 cm以上的,主要是受紫穗槐抑制作用影响的结果。黑松林下土壤瘠薄,垂序商陆生长状

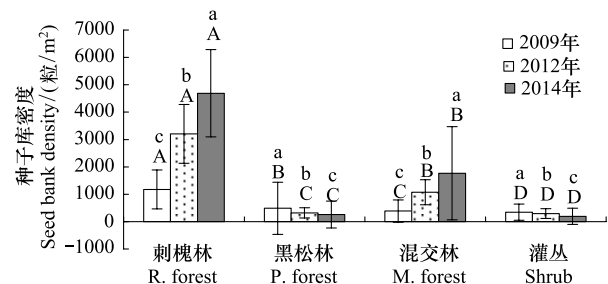


图5 垂序商陆平均种子库含量的变化(平均值±标准偏差)

Fig.5 The average seed bank of *Phytolacca Americana* in different forests during 2009 and 2014 (mean ± SD)

图中不同小写字母表示同一林分不同年份间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同大写字母表示同年份不同林分间差异显著 ( $P < 0.05$ )

况差,结实量低。说明垂序商陆土壤种子库在含有刺槐的林分中随时间的增加而增加,而灌丛和黑松可以有效地控制垂序商陆结实和种子库的增加。

## 2.2 刺槐林内不同控制措施的垂序商陆种子库特征

### 2.2.1 垂序商陆的幼苗更新变化

对3种控制措施垂序商陆幼苗更新调查显示(图6),物理、化学控制当年无更新,次年更新量最多,此后呈现出下降趋势。主要是控制后垂序商陆的盖度显著降低,促进了土壤种子库中种子的更新,此后由于地表盖度增加,空间竞争导致的自疏现象造成更新数量下降。而灌丛林下垂序商陆更新量很小,主要是紫穗槐枝叶繁密,且根系发达,竞争光照、水分和养分的能力极强,因而挤占了垂序商陆的资源生态位导致生长及更新受到限制。

### 2.2.2 垂序商陆的结实量变化

由3种控制措施2009到2012年4a的结实量得知(图7),物理和化学措施当年及第2年均无结实,但是第3年开始结实量呈明显上升趋势。2012年调查结果显示,物理、化学控制结实量均超过1500粒/m<sup>2</sup>,而生物控制的结实量从次年开始均在375粒/m<sup>2</sup>以下,并呈现出逐年递减的趋势。控制后第3年开始物理、化学控制产生的大量果实,凋落后进入土壤种子库,使种子库含量增加,而生物控制可以更好地控制垂序商陆的生长结实,减少进入种子库的种子量。

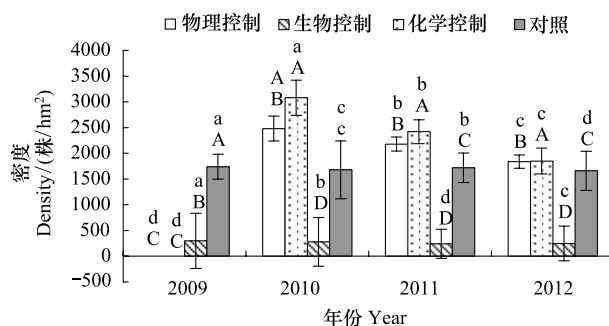


图6 不同控制措施垂序商陆的更新(平均值±标准偏差)

Fig. 6 Regeneration of *Phytolacca Americana* in different controlling forests (mean ± SD)

图中不同小写字母表示同控制措施不同年份间差异显著 ( $P < 0.05$ ),不同大写字母表示同年份不同控制措施间差异显著 ( $P < 0.05$ )

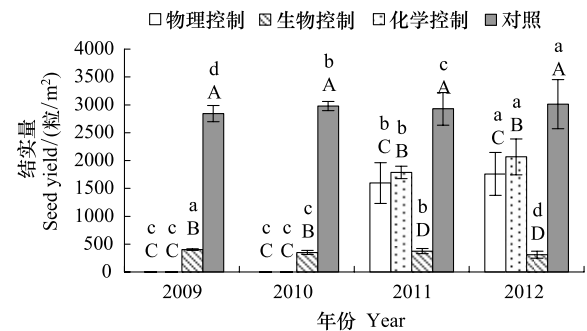


图7 不同控制区内垂序商陆的结实量(平均值±标准偏差)

Fig. 7 Seed yield of *Phytolacca Americana* in different controlling forests (mean ± SD)

### 2.2.3 垂序商陆种子库的数量变化

垂序商陆种子库的结果显示(图8),从2009—2012年物理控制、化学控制、对照的平均种子库含量均显著增加,分别增加80%、122%和188%,而生物控制减少24%。在控制的最初4a内,3种控制措施种子库含量均低于未控制的,根据垂序商陆的结实量变化(图7)可知,物理、化学措施在短期内可以控制垂序商陆的结实量,但随着结实量继续增加,土壤种子库增加迅速,而生物控制可以更好地控制垂序商陆的生长繁殖,减少结实量,从而间接控制了种子库的增加。

## 2.3 垂序商陆种子的萌发率

为探索垂序商陆土壤种子库的繁殖能力,进行了种

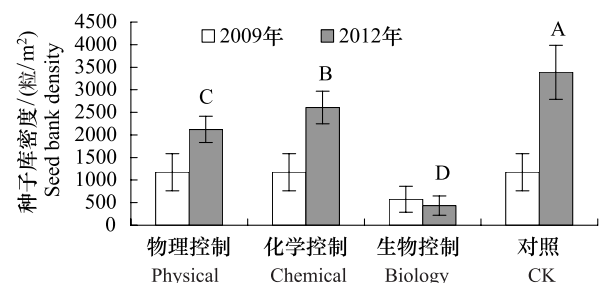


图8 不同控制措施种子库密度(平均值±标准偏差)

Fig. 8 Seed bank density in different controlling forests (mean ± SD)

图中不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )

子发芽试验(图9)。不同林型中垂序商陆土壤种子库中种子的平均发芽率差别不大,均在5%以下,但是明显表现出发芽率由上到下依次降低,枯落物层<10%、0—2 cm层<3%、2—5 cm<1.5%,推测是腐烂、病虫害及种子的生理死亡等原因使种子失去活力。

### 3 结论与讨论

#### 3.1 垂序商陆种子库的空间分布特征

种子库对入侵种适应外界环境的变化起到积极作用,一旦条件适宜便会大量繁殖,抢占生长资源<sup>[31-32]</sup>。Thompson 等研究 97 种英格兰植物后发现,球形或接近球形、重量小于 3 mg 的致密繁殖体在土壤中具有持久性(即在土壤中可保持至少 5a)<sup>[6]</sup>。Leishman 等研究了 101 种澳大利亚植物<sup>[33]</sup>以及 Moles 等研究了 47 种新西兰植物后<sup>[34]</sup>,发现寿命较长的种子有偏小的趋势,小种子通过风、动物甚至通过水传播,在土壤中具有很强的繁殖能力<sup>[35]</sup>,其中小粒、近圆球形种子更易于形成持久种子库<sup>[36]</sup>。垂序商陆种子具有体积小、接近球形等特点,符合形成持久种子库的特征,加上林内广布鸟类,从而增加了其在种子繁衍方面的竞争性。

垂序商陆的土壤种子库在灵山湾国家森林公园内分布广泛,刺槐林内含量最多,紫穗槐灌丛含量最少,且连续几年的调查均表现出由林缘至林内逐步降低的趋势,与翟树强等发现的垂序商陆的结实量与种子雨量由林缘至林内逐渐减少的趋势相一致<sup>[29]</sup>。目前已有许多理论从抗入侵能力的角度阐述入侵机制,如多样性的取样和互补效应、空余生态位理论、天敌释放假说等,这些理论之间具有相通性<sup>[37-40]</sup>,其中空余生态位理论可以很好解释垂序商陆的入侵机制。在 4 种林型中垂序商陆在刺槐林中的平均种子库密度最大,说明在灵山湾国家森林公园内的四种主要生态系统中,刺槐林下生物多样性低,具有空余生态位,为其侵入适应和扩散提供了先决条件。紫穗槐灌丛中每年秋季都有人为刈割,刈割当年每丛可生出 20—50 根萌条,萌条高达 1—2 m,加之根系发达,主根可深入土层 0.7 m,水平根幅达 1 m,地下和地上部分剩余空间不足,因而在与垂序商陆生态位竞争中具有明显优势。其次从土壤营养状况看,刺槐的固氮作用,增加了林下土壤含氮量,明显改善土壤物理性质,有利于垂序商陆占据乡土草本植物的生长空间而成为优势种。相比之下,黑松针叶分解缓慢,土壤干旱瘠薄,垂序商陆的萌发和生长受到抑制。此外动物特别是鸟类啄食<sup>[20]</sup>对垂序商陆分布影响有重要影响。刺槐林为喜鹊提供了理想的栖息场所,付俊鹏发现,以喜鹊巢所在的刺槐为中心的 10 m 范围内,垂序商陆的数量随着半径的增大而逐渐增多<sup>[41]</sup>。本次调查发现刺槐林内 30 m 附近喜鹊巢较多,该处的垂序商陆种子库密度大于林内 15 m 处,与其毗邻的混交林内 15 m、30 m 处的种子库密度也远远大于林缘。从种子库密度情况可以看出,刺槐林具有最明显的可入侵性,而紫穗槐生长良好的地段,垂序商陆种子库密度小,说明林下营造紫穗槐可以有效控制垂序商陆的蔓延。

研究表明,人类活动的干扰可提高环境的可入侵性<sup>[42]</sup>,干扰越强烈则系统的不稳定性和脆弱性越强,更容易发生生物入侵<sup>[37-39]</sup>。杨红梅等对马齿苋<sup>[43]</sup>、岳红娟等对南方红豆杉<sup>[44]</sup>以及张希彪等对黄土高原子午岭油松林等<sup>[45]</sup>的研究都显示土壤种子库中种子多集中在枯枝落叶层;已有研究均表明土壤深层种子量大小与干扰成正比,干扰越大,深层次种子量占总种子量的比重越大,如紫茎泽兰<sup>[2,46]</sup>。本研究中垂序商陆种子库在水平分布上,由于该公园周边社区居民搂割柴草,在向林外运输的过程中,散落了大量的垂序商陆种子,尤其道路两侧林园为甚,加之林缘光照充足,垂序商陆生长旺盛,又大大增加了结实量,结果导致其土壤种子库含量由林缘至林内逐步降低。垂直分布上,垂序商陆种子分布在 5 cm 以上土层中,种子库密度随土层深度的增加而减少,枯落物层中含量最多,向下依次减少,整体上呈现由林缘到林内(除林内 60 m 处)递减的趋势,在

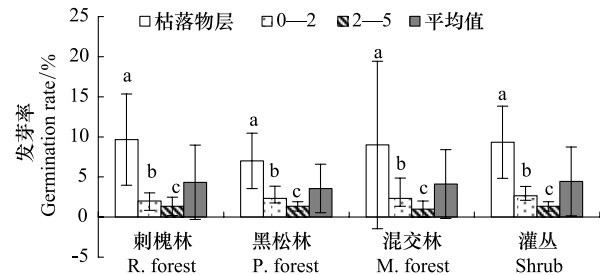


图9 不同林型内垂序商陆种子的发芽率(平均值±标准偏差)

Fig.9 The germination percentage of *Phytolacca Americana* in different forests (mean ± SD)

图中不同字母表示同一林型内不同层次间差异显著( $P < 0.05$ )

人为干扰严重的刺槐林中,林缘土壤层中的种子数占种子库的百分比由 2009 年的 14% 上升到 2014 年的 34%,证明了外界干扰可以加速种子库中种子的下沉。可见,环境条件和外界干扰是影响垂序商陆土壤种子库空间分布的主要因素。

### 3.2 垂序商陆种子的发芽特征

种子发芽率是土壤种子库研究中最常用的方法,虽然实验室内发芽率并不能完全代表原位实际土壤种子库的萌发情况,这也是研究土壤种子库方法上的一个缺陷<sup>[47]</sup>,但是仍然可以用于说明土壤种子库的潜在活力状况。垂序商陆种皮硬实率达 80%—90%,是限制其萌发的重要因素之一<sup>[48]</sup>,通常发芽困难种子经过动物胃肠内的一系列消化过程后,种子发芽率大大增加<sup>[49]</sup>,本研究刺槐林分布广泛,可能与垂序商陆种子经喜鹊取食有关,但其具体影响种子发芽的机制尚需进行深入探索。本研究以刺槐林为例发现,枯落物层垂序商陆种子的发芽率在 10% 以下。该林型的枯落物层平均种子库密度为 2 759 粒/m<sup>2</sup>,平均发芽率为 9.67%,理论上实际可发芽种子密度为 267 粒/m<sup>2</sup>,据调查自然条件下刺槐林内垂序商陆植株的密度仅为 5 株/m<sup>2</sup>左右,主要与更新的垂序商陆幼苗在竞争光照、水分等生长条件中处于劣势有关。

### 3.3 防控措施对垂序商陆种子库的影响

在物理、化学控制初期,垂序商陆的结实量明显减少,但是随着空间释放后垂序商陆的更新、生长和繁殖,垂序商陆的结实量和土壤种子库含量恢复迅速,紫穗槐发育良好的生物控制区垂序商陆更新量、结实量最少。对比物理、化学和生物控制的垂序商陆种子库,物理控制、化学控制及对照的平均种子库含量均显著增加,而生物控制减少 24%。综合以上可知,增加紫穗槐的覆盖度,可减少进入种子库的种子,最终达到控制垂序商陆入侵的目的,因此这种生物控制是可行方法。由于本试验只进行了一次物理、化学控制,对降低垂序商陆种子库的控制效果不明显,如果连续多年对其进行物理、化学控制,势必可以达到控制其增加的目的。但由于垂序商陆入侵范围广,物理、化学控制成本会大大增加。通过连续多年调查四种林分类型中垂序商陆种子库变化发现,在刺槐纯林和混交林中,2014 年平均种子库含量较 2009 年种子库均增加了 3 倍左右,而黑松林和紫穗槐灌木林中垂序商陆种子库却减少了 40% 多,说明在沿海防护林中由刺槐组成的生态系统有利于垂序商陆的蔓延,而灌丛及黑松可以较好地控制垂序商陆的入侵,因此可营造黑松、紫穗槐控制垂序商陆的入侵危害。从经济及生态效益方面考虑,为达到控制垂序商陆在该地区继续扩散的目的,在垂序商陆入侵严重的林分,在其产生果实前可先利用草甘膦进行喷雾防除,然后营造紫穗槐,既减少种子雨的形成,从而减少进入种子库的种子,又可以增加植被覆盖,最终达到控制目的。

### 参考文献 (References):

- [1] Bistea E, Mahy G. Vegetation and seed bank in a calcareous grassland restored from a *Pinus* forest. *Applied Vegetation Science*, 2005, 8(2): 167-174.
- [2] 王硕,高贤明,王瑾芳,党伟光. 紫茎泽兰土壤种子库特征及其对幼苗的影响. *植物生态学报*, 2009, 33(2): 380-386.
- [3] Roberts H A. Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology*, 1981, 6: 1-55.
- [4] 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.
- [5] 闫巧玲,刘志民,李荣平. 持久土壤种子库研究综述. *生态学杂志*, 2005, 24(8): 948-952.
- [6] Thompson K, Band S R, Hodgson J G. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 1993, 7(2): 236-241.
- [7] Baskin C C, Baskin J M. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press, 1998.
- [8] Benesch-Arnold R L, Sánchez R A, Forcella F, Kruk B C, Ghersa C M. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil. *Field Crops Research*, 2000, 67(2): 105-122.
- [9] Fenner M. *Seed Ecology*. New York: Chapman and Hall, 1985: 57-116.
- [10] Fenner M. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. Wallingford: CAB International, 2000.
- [11] Roberts H A, Feast P M. Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. *The Journal of Applied Ecology*, 1973, 10: 133-143.
- [12] Roberts H A, Feast P M. Changes in the numbers of viable weed seeds in the soil under different regimes. *Weed Research*, 1973, 13(3): 298-303.
- [13] Collins S L, Good R E. The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedlings in an oak-pine forest. *Oikos*, 1987, 48(1): 89-98.

- [14] 常瑞英, 王仁卿, 张依然, 刘健. 入侵植物空心莲子草的入侵机制及综合管理. 生态与农村环境学报, 2013 (1): 17-23.
- [15] 杨如意, 咎树婷, 唐建军, 陈欣. 加拿大一枝黄花的入侵机理研究进展. 生态学报, 2011, 31(4): 1185-1194.
- [16] 陈雯, 李涛, 郑荣泉, 陈平, 李婷, 陆俊佳, 张加勇. 加拿大一枝黄花入侵对土壤动物群落结构的影响. 生态学报, 2012, 32(22): 7072-7081.
- [17] 郑丽, 冯玉龙. 紫茎泽兰叶片化感作用对 10 种草本植物种子萌发和幼苗生长的影响. 生态学报, 2005, 25(10): 2782-2787.
- [18] 李鸣光, 鲁尔贝, 郭强, 咎启杰, 韦萍萍, 蒋露, 徐华林, 钟填奎. 入侵种薇甘菊防治措施及策略评估. 生态学报, 2012, 32(10): 3240-3251.
- [19] Hulme P E, Roy D B, Cunha T, Larsson T B. Handbook of Alien Species in Europe. Netherlands: Springer, 2009: 1-14.
- [20] 何家庆. 中国外来植物. 上海: 上海科学技术出版社, 2012: 228-229.
- [21] 周国海, 杨美霞, 于华忠, 徐东翔. 商陆生物学特性的初步研究. 中国野生植物资源, 2004, 23(4): 37-40.
- [22] 郑宏春, 路安民, 胡正海. 商陆属植物的花器官发生. 植物分类学报, 2004, 42(4): 352-364.
- [23] 晏升禄, 崔丽, 徐爽, 李祖任, 廖海民. 商陆与垂序商陆营养器官的形态解剖学研究. 山地农业生物学报, 2012, 31(2): 124-128.
- [24] Karami M, Naghshvar F, Saeidnia S, Omrani N. Hepatotoxicity of aqueous extract and fractionated methanol extract of *Phytolacca americana* by isolated rat liver perfusion system. African Journal of Biotechnology, 2010, 9(8): 1211-1217.
- [25] 黄国英, 刘星星. 中药商陆的药理及应用研究. 中国实用医药, 2013, 8(15): 249-250.
- [26] Pollard A J, Stewart H L, Roberson C B. Manganese hyperaccumulation in *Phytolacca americana* L. from the Southeastern United States. Northeastern Naturalist, 2009, 16(5): 155-162.
- [27] 徐向华, 李仁英, 刘翠英, 施积炎, 林佳. 超积累植物垂序商陆 (*Phytolacca americana* L.) 吸收锰机制的初步探讨. 环境科学, 2013, 34(11): 4460-4465.
- [28] 黄小娟, 江长胜, 郝庆菊. 重庆溶溪锰矿区土壤重金属污染评价及植物吸收特征. 生态学报, 2014, 34(15): 4201-4211.
- [29] 翟树强, 李传荣, 许景伟, 刘立川, 张丹, 周振. 灵山湾国家森林公园刺楸林下垂序商陆种子雨时空动态. 植物生态学报, 2010, 34(10): 1236-1242.
- [30] 付俊鹏, 李传荣, 许景伟, 程万里, 宋瑞峰, 刘云. 沙质海岸防护林入侵植物垂序商陆的防治. 应用生态学报, 2012, 23(4): 991-997.
- [31] Kriticos D J, Yonow T, Mcfadyen R E. The potential distribution of *Chromolaena odorata* (Siam weed) in relation to climate. Weed Research, 2005, 45(4): 246-254.
- [32] Gamarra R, Dorda E, Scrugli A, Galan P, Ortunez E. Seed micromorphology in the genus *Neotinea* Rehb.f. (Orchidaceae, Orchidinae). Botanical Journal of the Linnean Society, 2007, 153(2): 133-140.
- [33] Leishman M R, Westoby M. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. Functional Ecology, 1998, 12(3): 480-485.
- [34] Moles A T, Falster D S, Leishman M R, Westoby M. Small-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime. Journal of Ecology, 2004, 92(3): 384-396.
- [35] 刘伟, 朱丽, 桑卫国. 影响入侵种反枝苋分布的环境因子分析及可能分布区预测. 植物生态学报, 2007, 31(5): 834-841.
- [36] Fenner M, Thompson K. The Ecology of Seeds. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- [37] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology, 2000, 88(3): 528-534.
- [38] Ruijven J, De Deyn G B, Berendse F. Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the role of plant species. Ecology Letters, 2003, 6(10): 910-918.
- [39] Fargione J E, Tilman D. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. Ecology Letters, 2005, 8(6): 604-611.
- [40] Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology and Evolution, 2002, 17(4): 164-170.
- [41] 付俊鹏. 沙质海岸防护林垂序商陆的空间分布格局及其防控技术研究 [D]. 山东: 山东农业大学, 2012.
- [42] Hobbs R J, Huenneke L F. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. Conservation Biology, 1992, 6(3): 324-337.
- [43] 杨红梅, 冯莉, 田兴山, 杨彩宏, 岳茂峰. 不同种植年限菜场叶菜田恶性杂草马齿苋土壤种子库的研究. 中国农学通报, 2011, 27(8): 83-86.
- [44] 岳红娟, 仝川, 朱锦懋, 黄佳芳. 濒危植物南方红豆杉种子雨和土壤种子库特征. 生态学报, 2010, 30(16): 4389-4400.
- [45] 张希彪, 王瑞娟, 上官周平. 黄土高原子午岭油松林的种子雨和土壤种子库动态. 生态学报, 2009, 29(4): 1877-1884.
- [46] Luzuriaga A L, Escudero A, Olano J M, Loidi J. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. Acta Oecologica, 2005, 27(1): 57-66.
- [47] 仝川, 冯秀, 仲延凯. 内蒙古锡林郭勒克氏针茅退化草原土壤种子库特征. 生态学报, 2009, 29(9): 4710-4719.
- [48] 梁娟, 危革. 不同处理对商陆种子发芽率的影响. 北方园艺, 2012, (10): 184-186.
- [49] Vander Wall S B. Food Hoarding in Animals. Chicago: University of Chicago Press, 1990.