

DOI: 10.5846/stxb201407161446

赵高卷, 徐兴良, 马焕成, 黄冬, 杨建军, 舒媛媛, 葛雯, 平盼. 红河干热河谷木棉种群的天然更新. 生态学报, 2016, 36(5): - .

Zhao G J, Xu X L, Ma H C, Huang D, Yang J J, Shu Y Y, Ge L, Ping P. Causes of difficulties with natural regeneration of a *Bombax ceiba* population in Hong-He dry-hot valleys (DHV). Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(5): - .

红河干热河谷木棉种群的天然更新

赵高卷¹, 徐兴良², 马焕成^{1,*}, 黄冬¹, 杨建军¹, 舒媛媛¹, 葛雯¹, 平盼¹

¹ 西南林业大学国家林业局西南地区生物多样性保育重点实验室, 昆明 650224

² 中国科学院地理科学和资源研究所, 北京 100101

摘要:在以干热为显著特点的干热河谷,木棉成年树生长、开花良好。但其实生苗天然更新不良,其发生过程和影响因子至今尚不明确。通过对红河干热河谷木棉种群种子扩散特点、萌发策略和影响因素研究,在分析木棉实生天然更新困难影响因子的同时,对更新幼苗的发生进行了探讨。结果表明:单株木棉成年母树平均生产果实 358 ± 46 个,单果和单株种子数分别为 274 ± 45 粒和 98092 ± 2540 粒,木棉种质资源丰富。种子的扩散范围广,而田间种子损失量大(损失比例为霉变 54.0%、动物取食 18.2% 和搬运 12.0%)。自然条件下种子活力在落种后 10—35 d,种子含水量为 2.1%—5.9% 时为最佳,落种 45 d 后活力显著下降。干旱条件下木棉落种萌发成苗过程是天然更新的关键环节,其间水分因子起直接作用,连续数日 20%—40% 的土壤含水率能促进幼苗更新。适度覆土(1—2 cm)可起到改善落种的水分环境的作用,从而促进萌发。旱季降雨少,干旱持续时间长是阻碍更新幼苗向幼树转化的瓶颈。可见,地表种子存留量低、土壤含水量低、种子自然活力保存时间短、自然和人为干扰等环节限制了木棉种群成功的实生天然更新。

关键词:木棉;天然更新;干热河谷;种子萌发;环境因子

Causes of difficulties with natural regeneration of a *Bombax ceiba* population in Hong-He dry-hot valleys (DHV)

ZHAO Gaojuan, XU Xingliang², MA Huancheng^{1,*}, HUANG Dong¹, YANG Jianjun¹, SHU Yuanyuan¹, GE Luan¹, PING Pan¹

¹ Key Laboratory of State Forestry Administration for Biodiversity Conservation in Southwest China, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

² Institute of Geographic Science and Natural Resource Research Chinese Academy of Sciences (CAS), Beijing 100101, China

Abstract: Kapok trees (*Bombax ceiba*) grow well and have normal flowering and seeding capacity in Hong-He dry-hot valley (DHV), which is characterized by a dry and hot climate. The valley sees small rainfall and long duration of drought during the dry season. Kapok seeds have a normal germination potential, but their natural regeneration is very poor. Young trees or seedlings are seldom observed under a mature kapok tree. The causes of the difficulties with their natural regeneration and the related factors controlling the regeneration process remain unclear. To understand the process of seedling development and the causes of problems with natural regeneration, we measured seed production per tree, seed dispersal characteristics as well as the field and indoor seed germination potential in a kapok natural population in Hong-He DHV. The results showed that each mature kapok tree produced 98092 ± 2540 seeds on average. The mean fruit number per tree and the mean seed number per fruit were 358 ± 46 and 274 ± 45 , respectively. These findings indicated that the seed source was abundant. The seeds started to disperse by flying with kapok fiber after the fruit cracking from late April to early May. Most of the seeds (82.7%) dispersed within the distance 4—22 m around the parent tree. The area 14 m away from

基金项目:国家自然科学基金(31260175);云南省高校科技创新团队建设项目

收稿日期:2014-07-16; 网络出版日期:2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mhckm@foxmail.com

the parent tree was the concentrated seed dispersal zone, with seed density 1005 seeds/m². The seed rain lasted for 15 days. The losses among the seeds falling on the ground were high. Approximately 30.2% of these seeds were taken by birds, ants, and mice, and 54.0% of the seeds perished because of mildew. Field germination tests showed that the germination rate for the treatment with 2 cm surface soil mulching was 60.3%, whereas the germination rate for the treatment without soil mulching ranged from 15.0% to 38.8%. The seeds did not germinate if the soil mulching depth was 6 cm. Apparently, the seeds falling onto the bare land without soil mulching or with excessively deep soil mulching have low germination rates. Additionally, the sterilization test with different disinfection treatments demonstrated that an infection reduced the germination rate by 40.8%. The seed viability was also influenced by seed moisture conditions. The seed moisture decreased with the increasing period after seed falling up to 40 days. Seeds at 10—35 days after maturation had moisture content of 2.1—5.9% and showed the best seed viability, but the viability declined significantly 45 days after maturation. Soil moisture of 20—40% was favorable for seedling development. This result indicated that both seed and soil moisture directly affected seed germination and the seedling development process. The seeds showed a wide span of tolerance to temperature changes. The seeds could germinate at a temperature between 10 and 50 °C, showing the best germination rate at 30—35 °C. In conclusion, weak precipitation and prolonged drought during the dry season in these dry-hot valleys lead to conditions that are inhospitable to germination and growth. These conditions reduce the number of remaining seeds, lower soil moisture content, and shorten the seed viability period. Therefore, weak rainfall and a long drought seem to be the bottleneck that restricts the progression from seedlings to young trees. Soil mulching (1—2 cm) can increase the seed germination rate by improving moisture conditions.

Key Words: *Bombax ceiba*, natural regeneration, dry-hot valleys (DHV), seed germination, environmental factors

天然更新是林木通过自身繁殖能力形成新一代幼林的过程,包括植物开花和结实、种子扩散和萌发、幼苗建成和生长等过程^[1]。每个阶段都面临着与外界环境的适应挑战^[2],是植物生活史最为关键和危险的系列过程^[3],只有当幼苗成功地转化为幼树,它才逃离个体生活史中的最危险阶段^[4],因而影响阶段的任何因子均会影响植物更新过程的完成。其中种子扩散是这一系列过程的基础阶段,是联系母树和幼苗的桥梁,种子扩散的格局和种子雨持续时间不仅决定植物种群分布,也影响种子被捕食、萌发竞争等问题^[5-6]。种子萌发出土过程不仅是土壤种子库输出的重要环节,也是从潜在种群到现实种群的过渡^[7],一方面要与环境资源竞争,另一方面,环境变化又在调节幼苗萌发出土过程^[8]。幼苗建成是影响植被更新动态变化的初始阶段,也是对生境条件最为敏感的时期^[9]。因此,结合种子扩散格局、萌发策略和幼苗建成开展研究,对认识种群更新机制具有重要意义。

木棉(*Bombax ceiba*)是木棉科落叶大乔木,分布于华南、西南和横断山脉地区的峡谷中,对该区域的水土保持和生态恢复有重要作用。干热河谷是我国西南地区特殊的生态系统类型,气候表现为热量充足,水分缺乏,干湿分明,气温全年较高,太阳辐射强等特点。受生境条件的限制,该地区植被覆盖率低,水土流失严重,加上人为破坏,生态环境不断恶化^[10]。在以干热为显著特点的干热河谷,木棉是当地群落的优势种或常见种^[11],反映其对当地气候具有良好的适应性。但是,河谷内,木棉成年树生长、开花良好,而实生天然更新不良,在树下及其外围荒山很难找到实生幼苗,在田间田埂只见幼苗不见幼树,而在村旁、路旁和水旁能见到少量幼树,其发生过程和影响因子尚不明确。

目前,国内外有关木棉天然更新的研究尚无报告,相关的研究主要包括种子萌发、化感作用和传粉生物学特性等。郑艳玲等^[12]发现木棉种子成熟后在适宜的条件下能萌发,但对高温干旱敏感。赵高卷等^[13]研究证实木棉树下过度入侵的紫茎泽兰化感作用抑制木棉种子萌发和幼苗建成。Bhattacharya 等^[14]研究表明木棉成功传粉需要外来传粉者,柱头最高接受率为 61%。本文通过对红河干热河谷木棉种子扩散特性、萌发策略、影响萌发和生长的因素等方面的研究,分析探讨木棉实生天然更新不良的影响因素,以为木棉野生资源

保育和干热河谷生态恢复提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 自然概况

实验于 2012—2014 年在西南林业大学木棉试验基地进行,海拔 319—425 m,年均温 25.1 ℃,极端最高气温 49.5 ℃,最低气温 0 ℃,无霜期 363 d,日照时数 1770 h,年均降雨量低于 700 mm,蒸发量远大于降雨量,属典型干热河谷气候。土壤为燥红土,0—20 cm 土层土壤 pH 值 7.0,有机质 14.6 g/kg,全氮、全磷和全钾分别为 18.4、12.7 和 26.3 mg/kg。

研究树种木棉自然种群位于红河干热河谷,研究区在植被地带属稀树草坡或稀疏灌丛,无天然林。乔木主要有木棉(*Bombax ceiba*)、余甘子(*Phyllanthus emblica*)和罗望子(*Tamarindus indica*),灌木有车桑子(*Dodonaea viscosa*)和牛角瓜(*Calotropis gigantea*)。草本有飞机草(*Eupatorium odoratum*)、紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)和扭黄茅(*Heteropogon contortus*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 木棉挂果率和种子量的测定

依据木棉单株散生和枝条轮生的特点,选 10 株年龄、长势和微立地基本一致的母树[平均树高(22 ± 2.6) m,胸径(60 ± 12) cm,冠幅($16\pm 2\times 17\pm 2.5$) m]作为研究对象,在花期和果期分别测定开花和挂果数量,计算挂果率。每株随机取 10 个果实,统计每个果实的平均种子量,计算单株结实量。挂果率=果实量/开花数量 $\times$ 100%,单株结实量=果实量 $\times$ 单果平均种子量。

1.2.2 种子扩散调查

在距母株 2、4、6…34 m 每隔 2 m 以品字型设置接收器(1 m $\times$ 1 m $\times$ 1 m),每 3 d 记录 1 次种子数量。

在远离木棉树分布的地面设置 5 个(50 cm $\times$ 50 cm)样方,每个样方内放置 200 粒种子,每天查看种子被取食和搬运情况,观察结束后收集余下种子,播种检测萌发率。

另取 200 粒种子和 1 kg 林下土壤混合后分装 5 袋,埋于林下,每 2 d 记录 1 次腐烂和萌发种子数量,收集余下种子播种检测萌发率。

1.2.3 种子田间萌芽实验

在凋落物表面、凋落物覆盖的土壤、裸露土壤和疏松土壤上各设置 4 块(50 cm $\times$ 50 cm)样方,以播种后覆盖 2 cm 表土的播种模式为对照,每个样方内播种 100 粒种子,每天补充等量水。

KMnO₄消毒处理:设种子消毒+土壤不消毒、种子不消毒+土壤消毒、种子和土壤均不消毒、种子和土壤均消毒 4 个处理播种,每个处理重复 4 盆,每盆 50 粒。

1.2.4 种子室内萌发出土实验

实验土壤取自木棉树下 0—5 cm 深土层,于 105 ℃烘箱中烘干消毒,过直径为 1.5、2.5、和 3.5 mm 筛孔,将不同粒径的土壤按 1:1:1 比例配成均匀的土壤:(1)播种深度设 0、0.5、1、2、3、4、5 和 6 cm 共 8 个处理,用塑料盆(15 cm $\times$ 10 cm)播种,置于室内窗台培养,每天补充蒸馏水,以保持土壤湿润为宜,每个处理重复 4 盆,每盆 25 粒。(2)每个培养皿装干土 100 g,土壤含水量设 5%、10%、15%、20%、30%、40%、50%和 60%共 8 个处理,每个处理重复 4 皿,每皿 25 粒,置于室内窗台培养,用称重法每天补充蒸馏水保持相应土壤含水量。(3)为检测木棉种子飘落以后自然条件活力保存情况,将人工采收的种子置于干热河谷田间自然条件,于第 0、5、10…60 d 每隔 5 d 测 1 次种子萌发率和含水量,培养皿装土播种置于室内窗台培养,每天补充蒸馏水,以保持土壤湿润为宜,每处理 4 皿,每皿 25 粒,种子含水量采用烘干法。(4)温度处理:设 10、15、20、25、30、35、40、45 和 50 ℃共 9 个处理,用塑料盆(15 cm $\times$ 10 cm)播种,置于不同温度 SPX 型智能恒温培养箱中(12 h 光照)培养,每天补充蒸馏水,以保持土壤湿润,每处理 4 皿,每皿 25 粒。

逐日统计萌发数,计算萌发率、萌发指数和活力指数。种子萌发以胚芽出土 1 mm 为标准。其中萌发指

数 $GI = \sum (G_t/D_t)$ (G_t 为第 t 日的萌发数, D_t 为相应的萌发日数), 活力指数 $VI = GI \times S$ (S 为萌发第 10 d 的幼苗鲜重)。

1.2.5 落种后自然温度和土壤含水量测定

与 1.2.4 中木棉自然条件下种子活力检测同期进行室外温度记录和土壤含水量测定, 温度用小型气象站 Waterdog 收集(每 2 h 自动记录 1 次), 每 5 d 统计 1 次平均值。同期每隔 5 d 分别对田间田埂、路旁沟旁、木棉树下和荒山荒地土壤进行含水量测定, 每样地设 4 重复, 连续统计 2 个月。

1.2.6 幼苗野外调查

木棉种子成熟于 4 月下旬到 5 月初, 干热河谷区降雨主要集中在 6—11 月, 因此, 调查分 3 次进行: 雨季初期(6 月下旬)在已设立的样方内调查种子萌发数, 雨季末期(11 月)调查幼苗存活率和生长情况, 翌年 6 月调查幼树保存率和生长情况。设置田间田埂、路旁沟旁村旁、木棉树下和荒山荒地 4 个样地, 在各样地中选择具有代表性地段, 采用随机步程法, 每隔 30 m 设一个 20 m×20 m 的固定样方, 每样地设 4 个样方。

1.3 数据处理

数据统计分析在 Microsoft Excel 2003 中进行, 不同处理间萌发率、萌发指数和活力指数的差异性分析采用单因子方差分析(One-Way ANOVA)。

2 结果与分析

2.1 种子结实和扩散特性

2.1.1 木棉挂果率和种子量

经测定, 花期平均单株母树开花(1065 ± 163)朵, 各母株间差异不显著。果期平均单株挂果(358 ± 46)个, 各株间差异显著。单果平均种子数量(274 ± 45)粒, 单果种子数差异不显著。经计算, 木棉挂果率为 30.6%—38.5%, 单株母树种子生产量为(98092 ± 2540)粒。种源充足, 满足天然更新第一步。

2.1.2 种子扩散

木棉种子雨持续时间 15 d 左右, 落种主要集中在果实爆裂后第 6—12 d, 占 80.3%。种子扩散特点随距离增加呈现先增加后减少的趋势, 种子主要扩散在离母树 4—22 m 内, 占 82.7%, 且在距离母树 14 m 处达到最大 1005 粒/ m^2 , 在距离母树 34 m 处仍有 34 粒/ m^2 (图 1)。经观察, 果实爆裂后纤维携带着种子一起飘落, 且受风速和树高等影响, 木棉种子沿沟谷最远可传播到距母树 2—3 km 的地方。可见, 木棉种子雨短、落种集中, 但棉絮和风对种子扩散起到积极作用。

通过连续 20 d 观察种子被取食搬运情况, 发现 18.2% 的种子被鼠类、蚂蚁取食, 12.0% 种子被野鸡、蜘蛛移走, 余种萌发率达 32.5%。观察霉变情况发现, 霉变种子占 54.0%, 发芽种子占 24.0%, 余种萌发率为 5.0%(表 1)。可见, 动物取食搬运和霉变是木棉种子储量大幅度下降的首要因素。

2.2 种子萌发策略

2.2.1 田间试验

经不同覆盖介质播种处理, 萌发率高低表现为: 对照>疏松土壤上>枯枝落叶覆盖>裸露土壤上>枯枝落叶层上, 萌发指数和活力指数也呈相似的趋势(表 2)。枯枝落叶和裸露土壤均显著降低种子萌发率, 且萌发的幼芽易出现“闪苗”现象, 导致其活力指数显著下降。可见, 疏松土壤和适当的覆盖能提高种子萌发率。

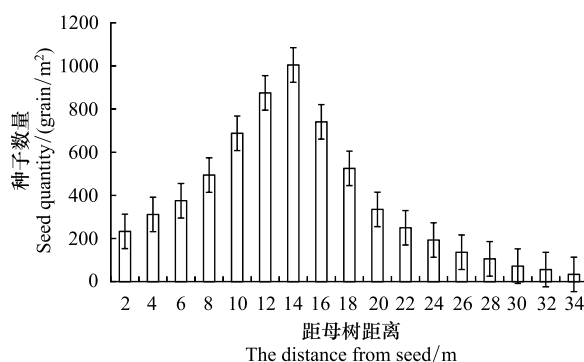


图 1 木棉种子数量随距离的扩散特点

Fig. 1 Distribution characteristics of kapok seed quantity with distance change

图中柱状图代表平均值, 直线代表±标准差

表 1 种子遭取食和霉变情况						
Table 1 Situation of kapok seed was subjected to feeding and mildew						
项目 Item	取食搬运情况 Feeding and carrying situation			霉变情况 Mildew situation		
	取食 Feeding	搬运 Carrying	余种萌发 Germination	霉变 Mildew	萌发 Germination	余种萌发 Germination
百分率/% Percentage	18.20±6.50	12.00±4.50	32.54	54.00±2.32	24.00±2.14	5.00

结果表示为平均值±标准差.

表 2 不同土壤介质播种对木棉种子萌发率、萌发指数和活力指数的影响					
Table 2 Effect of different soil medium on seed germination rate, germination index and vigor index of kapok					
项目 Item	枯枝落叶层上 Above the litter layer	枯枝落叶层覆盖 Below the litter layer	裸露土壤上 Above the bare soil	疏松土壤上 Below the free soil	对照 Contract
萌发率/%Germination rate	15.00±1.32a	31.25±2.62c	26.25±2.10b	38.75±3.85d	60.25±7.25e
萌发指数 Germination index	3.80±0.20a	10.17±1.21c	4.56±0.65b	12.81±1.25d	18.50±2.45e
活力指数 Vigor index	10.91±2.30a	102.83±10.42c	12.82±12.30b	180.04±21.00d	250.50±20.50e
结果表示为平均值±标准差,同一行内字母不同代表在 0.05 水平上差异显著					

经消毒处理种子和土壤萌发发现,种子不消毒+土壤消毒和两者都消毒显著提高种子萌发率,萌发指数和活力指数,而种子消毒+土壤不消毒的萌发率仅为 41.4%。可见种子消毒对种子萌发影响不大,但对萌发指数和活力指数有极显著影响,而土壤消毒显著提高了种子萌发率、萌发指数和活力指数(表 3)。可见,土壤中含有某些细菌类物质会抑制种子萌发。

表 3 不同消毒处理对木棉种子萌发率、萌发指数和活力指数的影响				
Table 3 Effect of different disinfection treatment on germination rate, germination index and vigor index of kapok				
项目 Item	种子消毒+土壤不消 Seed disinfect + no disinfect to soil	种子不消+土壤消毒 Soil disinfect + no disinfect to seed	种子和土壤都消毒 Seed and soil both disinfect	种子和土壤都不消 Seed and soilboth no disinfect
萌发率/%Germination rate	41.41±3.20a	60.00±5.60b	62.25±5.40b	37.50±1.50a
萌发指数 Germination index	12.35±2.30a	12.87±2.40a	21.03±3.20b	7.41±1.00c
活力指数 Vigor index	226.15±15.50a	251.60±14.80b	562.19±20.30c	58.65±1.54d

结果表示为平均值±标准差,同一行内字母不同代表在 0.05 水平上差异显著

2.2.2 室内实验

播种深度 0—6 cm 间,随播种深度增加种子萌发率呈先增加后降低趋势。其中播种在土壤表面(0 cm)时,由于浇水时的击溅覆盖致使 17.5%种子得以萌发,播种深度超过 2 cm 萌发率显著下降,播种 6 cm 时种子不能萌发出土,完全霉烂。播种 1—2 cm 是种子萌发最佳深度(图 2)。

土壤含水量在 15%—40%之间,随含水量升高,种子萌发率、萌发指数和活力指数依次显著增加,当土壤含水率高于 60%或低于 10%时种子都不能萌发。15%土壤含水量虽然有 5.2%的萌发率,但萌发 3 d 后胚芽逐渐变干失活,而 50%土壤含水量在萌发 5 d 后部分幼苗开始变褐、变软,萌发的部分种子逐渐失活(表 4)。种子萌发最佳土壤含水率为 30%—40%。

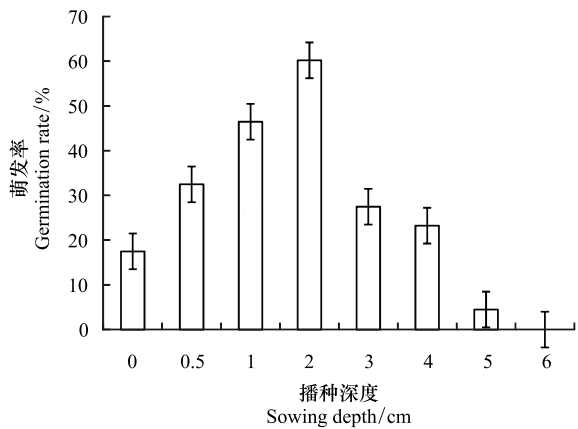


图 2 不同播种深度对木棉种子萌发率的影响
Fig. 2 Effect of sowing depth on the seed gemination of kapok
图中柱状图代表平均值,直线代表±标准差

表 4 土壤含水量对木棉种子萌发率萌发指数和活力指数的影响

Table 4 Effect of soil moisture content on germination percentage, germination index and vigor index of kapok

土壤含水量/% 项目 Item	5%	10%	15%	20%	30%	40%	50%	60%
萌发率 Germination rate/%	0.00±0.00a	0.00±0.00a	5.20±0.12b	51.67±3.25c	66.67±3.5d	73.33±2.20e	35.00±5.31f	0.00±0.00a
萌发指数 Germination index	0.00±0.00a	0.00±0.00a	0.40±0.02b	1.85±0.24c	3.50±0.45d	3.58±0.25d	1.96±0.15c	0.00±0.00a
活力指数 Vigor index	0.00±0.00a	0.00±0.00a	—	4.24±0.53b	13.15±1.10c	14.78±2.10d	3.95±0.25b	0.00±0.00a

结果表示为平均值±标准差,同一行内字母不同代表在 0.05 水平上差异显著

萌发温度在 10—50 ℃,随温度升高,萌发率、萌发指数和活力指数表现为先增加后下降趋势,温度低于 10 ℃和高于 50 ℃种子都不能萌发,30—35 ℃是种子萌发的最佳温度,截止 45 ℃,虽然种子萌发率达 55.0%,但萌发 2 d 后胚芽逐渐变黄变干,萌发的种子全部失活(表 5)。可见,平均温度高于 40 ℃都不利于木棉种子萌发,萌发后的幼苗容易出现“闪苗”现象。

表 5 温度对木棉种子萌发率萌发指数和活力指数的影响

Table 5 Effect of temperature on germination percentage, germination index and vigor index of kapok

项目 Item	温度 Temperature/℃								
	10	15	20	25	30	35	40	45	50
萌发率 Germination percentage/%	0.00±0.00a	7.00±0.82b	35.50±2.00c	58.00±2.10d	65.50±4.30e	70.50±5.60f	56.50±1.80d	55.00±2.40d	0.00±0.00a
萌发指数 Germination index	0.00±0.00a	0.75±0.24b	2.54±0.42c	5.50±0.95d	7.54±1.32e	10.52±2.05f	10.86±1.00f	5.28±1.30d	0.00±0.00a
活力指数 Vigor index	0.00±0.00a	0.42±0.10b	4.95±1.25c	17.16±2.10d	38.25±4.50e	55.25±3.60f	18.25±2.45d	—	0.00±0.00a

结果表示为平均值±标准差,同一行内字母不同代表在 0.05 水平上差异显著

由种子自然条件下活力检测结果和含水量变化情况知,随种子自然条件下存放天数的增加,种子萌发率、萌发指数和活力指数均呈先增后降趋势(图 3)。值得注意的是,种子自然环境下存放天数低于 10 d 和高于 45 d,种子萌发率都显著降低。原因是种子存放低于 10 d 时含水量较高,未完成生理脱水,播种后容易霉烂,而存放 45 d 后,由于种子连续性吸水和失水,种皮脱水变褐、软化脱皮致使种子不能萌发。种子含水量出现先降后升趋势(图 3),存放 45 d 后含水量有小幅上升,这主要由自然降雨引起,且该水分多为自由水。可见,木棉种子室外自然条件存放 10—35 d,含水量为 2.1%—5.9%是木棉种子萌发最佳条件。

2.3 土壤含水量和温度测定

经落种后室外温度和不同样地的土壤含水量的变化情况。得落种后每 5 d 的平均温度保持在 32.8—40.2 ℃之间(图 4),但白天午后达 45 ℃以上高温时有发生,极端高温达 49.5 ℃。温度与降雨或阴天有密切关系,连续降雨或阴天使温度显著下降,同时体现出土壤含水量增加。田间田埂(20.4%—30.5%)和村旁沟旁(20.8%—31.2%)的含水率显著大于木棉树下(3.3%—22.4%)和荒山荒地(3.2%—20.5%),田间田埂与路旁沟旁土壤含水率有相似变化趋势,主要是由于水分供应受农民耕种需要控制造成,总体保持在较高水平(图 4)。而木棉树下与荒山荒地土壤含水量与降雨量密切相关,随降雨时期同增同减,且由于土壤保水能力弱和蒸发量大,致使含水量长期处于较低状态。

2.4 幼苗野外调查

经连续 1 年对固定样地内种子萌发和幼苗的生长的调查情况知,6 月底单位面积萌发数大小表现为田间田埂>路边沟边>树下>荒山荒地,各样地差异显著(表 6)。由于田间田埂和路边沟边有连续的水分供应,保证了种子萌发数和苗高显著高于木棉树下和荒山,地径之间差异不显著。到 11 月份,不同样地单位面积幼苗

数相比 6 月底都显著下降,而苗高和地径显著增加(表 6)。经观察发现农民耕种显著降低了田间田埂幼苗数量,只有在田埂上保存着部分幼苗。雨季发洪水冲毁了路边沟边和荒地已萌发幼苗,木棉树下和荒山荒地幼苗也有不同程度的减少。到翌年 6 月份,不同样地幼树极显著降低,其中树下和荒山荒地幼树全部损失,田埂和路边沟边只有少量的幼树,且田埂幼树全部为被砍伐和火烧后的萌生苗,而路边沟边幼树生长良好(表 6)。可见,旱季降雨少,干旱持续时间长和人为破坏是阻碍更新幼苗向幼树转化的瓶颈。

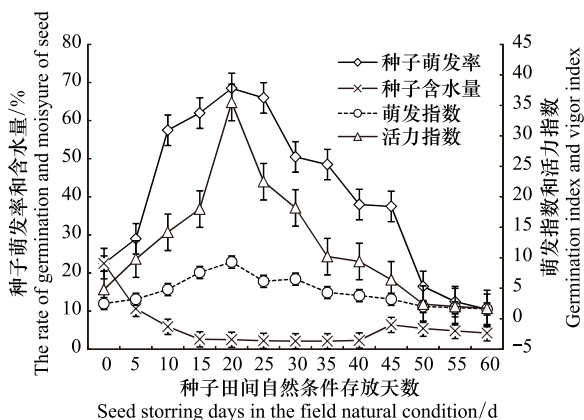


图 3 种子萌发率、萌发指数、活力指数和含水量受田间存放天数的影响

Fig. 3 The effect of storing days on the germination rate, germination index, vigor index and moisture content of kapok seed

图中折线代表平均值,直线代表 $\pm$ 标准差

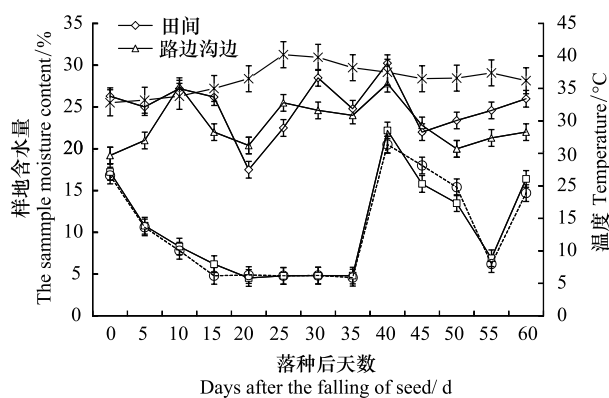


图 4 各样地土壤含水量和温度随落种后天数的变化

Fig. 4 Changes of soil moisture content and temperature with days after the falling of seed

图中折线代表平均值,直线代表 $\pm$ 标准差

表 6 木棉种子成苗过程调查

Table 6 Investigation on the process of seed and seedling of kapok

项目 Item	6 月底 End June			11 月份 November			翌年 6 月份 June next year		
	苗高 height/cm	地径 diameter/cm	株/m ² Tree/m ²	苗高 height/cm	地径 diameter/cm	株/m ² Tree/m ²	苗高 height/cm	地径 diameter/cm	株/m ² Tree/m ²
田间田埂 Field	8.82 $\pm$ 0.40a	0.15 $\pm$ 0.02a	2.95 $\pm$ 0.85a	31.25 $\pm$ 2.10a	0.49 $\pm$ 0.10a	1.04 $\pm$ 0.30a	35.98 $\pm$ 2.50a	0.58 $\pm$ 0.10a	0.039 $\pm$ 0.01a
路边沟边 River bank	7.58 $\pm$ 0.80a	0.12 $\pm$ 0.01a	1.06 $\pm$ 0.53b	35.45 $\pm$ 4.20b	0.45 $\pm$ 0.120b	0.002 $\pm$ 0.001b	75.42 $\pm$ 5.50b	1.02 $\pm$ 0.30b	0.001 $\pm$ 0.001b
木棉树下 Under tree	5.52 $\pm$ 0.90b	0.11 $\pm$ 0.01a	0.08 $\pm$ 0.10c	20.52 $\pm$ 2.50c	0.28 $\pm$ 0.05c	0.008 $\pm$ 0.001c	—	—	—
荒山荒地 Wasteland	4.21 $\pm$ 1.20b	0.13 $\pm$ 0.01a	0.01 $\pm$ 0.01d	18.85 $\pm$ 4.20d	0.21 $\pm$ 0.01d	0.001 $\pm$ 0.001b	—	—	—

结果表示为平均值 $\pm$ 标准差,同一列内字母不同代表在 0.05 水平上差异显著

3 结论与讨论

所谓“飞子成林”的天然更新过程是一个非常复杂的生态学过程,受环境条件、自然和人为活动干扰,包含种子扩散后相继发生的种子传播方式、动物取食、微生物感染和枯枝落物等多种因素的影响^[15-18]。一般认为成功的森林天然更新必须具备以下条件:充足且有生命力的种源,防止微生物作用和动物摄食,适合种子萌发,支持幼苗成活、生长和幼树建成的环境条件^[19-22]。其中任何一个环节出现问题都会使天然更新发生障碍。

3.1 木棉种子扩散特性对天然更新的影响

种子数量是种群更新的基础,种子扩散是种群更新和扩大生态位的有效途径,是植物生命史动态过程中

不可缺少的环节^[23]。研究表明木棉种源丰富且自然扩散范围广,虽然木棉种子雨持续时间短且散落集中会增加种子萌发时的竞争压力和被捕食的危险^[24]。但是,仍有部分种子在风力和棉絮携带作用下长距离扩散,使种群向新的生境扩展,有研究表明扩散限制是决定群落演替动态、构成和群落多样性等特征的重要因子^[25]。经测定木棉种子横径 3.7 mm,纵径 5.2 mm,千粒重 39.1—42.5 g,较干热河谷其他树种种子大,有研究表明在逆境或有高度竞争压力的环境中,大种子将会有更高的幼苗建植机会,因为它们能为幼苗的早期生长提供更多的储藏物质^[26],但是大种子富含的能量资源丰富又容易被动物发现取食和霉变^[23],本研究也表明 18.2% 和 54.0% 的种子分别被取食和霉变(表 1)。因此,种子从离开母树到散种落地的过程,为木棉实生更新提供了足够的种子数量和良好的传播建植机会,而霉变腐烂是其种子储量大幅下降的首要因素。

3.2 木棉种子萌发策略对实生更新的影响

种子萌发出土是森林植被更新的重要阶段,与种子萌发特性、环境因子和生物因素等密切相关,且一般出土幼苗死亡率极高,因此成为植物种群生活史中主要阶段^[27]。本研究表明部分飘落到田间田埂和路边沟边的种子,有了充足和连续的水分供应保证其萌发。而飘落林下和荒地的种子受干旱气候等影响,单日或短时降水后萌发的种子,有可能生根、扎根的速度赶不上地表变干的速度,天气放晴后幼芽被晒干而死,发生所谓“闪芽”现象,这与曾德慧等^[27]研究结果一致。

本研究表明疏松土壤上的萌发率>枯枝落叶覆盖>裸露土壤上>枯枝落叶层上(表 2),由于疏松土壤易受降雨和浇水时的冲刷击溅,为种子创造了自然覆土的机会,覆土的种子遇雨后,即使未出现较长时间的连阴雨天气,也能较好成苗。也有研究表明裸露土壤上的种子比枯落物层中的种子更容易与地面接触而促进萌发^[28],且枯枝落叶的化感作用也会抑制木棉种子的萌发和幼苗建成^[13]。相反,枯落物层覆盖的种子或幼苗难以被动物发现,从这个角度来看,枯落物层有利于种子或萌发幼苗的保存^[29]。而王晗生^[30]研究表明在种子散落前,清理枯枝落物或进行整地能提高落种萌发。本研究消毒试验也表明土壤消毒显著提高了种子的萌发率,这与彭闪江等^[31]研究结果一致。

本研究表明 30%—40% 的土壤含水量和 30—35 ℃ 的温度是种子萌发最佳条件,而调查显示各样地含水量分别为田间田埂 20.4%—30.5%、村旁沟旁 20.8%—31.2%、木棉树下 3.3%—22.4% 和荒山荒地 3.2%—20.5%,温度都保持在 32.8—40.2 ℃ 之间(图 4)。可见,荒山荒地即使在降雨天气能保证部分种子萌发,但萌发后的幼苗没有连续性的水分供应且随着土壤水分的不断蒸发,刚出土的幼苗也会渐渐死亡,这与表 6 的调查结果非常吻合。图 3 表明木棉落种 45 d 后活力会显著下降,Jennifer 研究^[32]也表明木棉种子库保存时间不超过半年。木棉种子成熟在 4 月下旬到 5 月初,所以 5—6 月的降水缺乏是导致木棉种子萌发不良的主要原因。Leck^[33]研究表明澳大利亚湿地内种子的萌发出土主要依赖土壤水分的干湿循环,而不是雨水的季节性变化。所以,水分因子是种子萌发和幼苗建立的主导作用。

3.3 幼苗调查

即使木棉种子在雨季条件下得以萌发,但干热河谷间歇性干旱时有发生,且萌发的幼苗在雨季后将进入长达半年以上旱季,此期间干热河谷的降水量约为 50—150 mm,此外,旱季后期干热河极端 40 ℃ 以上气温和 70 ℃ 以上地温也会限制幼苗向幼树的转化^[34]。所以,土壤含水量不仅是影响萌发的主要因素,也是影响出土幼苗成活的重要因素。

1 年后田间田埂和路边沟边有少量的幼苗转化为幼树,而林下和荒地幼苗全部死亡(表 6)。原因是干热河谷荒山土壤保水能力差和地表径流等原因抑制种子萌发和幼苗保存,且木棉为强阳性树种,林下遮荫影响其幼苗建成。田间土壤保水性好,加之农民长期连续的引水,促使田间散落种子的萌发,但萌发后幼苗容易遭农户砍伐和焚烧,致使翌年形成的幼苗多为萌生苗,有研究表明人为有效管理是实现成功天然更新最好的方式^[35]。沟旁路旁村旁富集径流,在促进降水入渗的同时,有可能使落入其中的种子被掩埋,达到苗圃育苗覆土的目的,保证良好的萌发和生长,虽然木棉幼苗期与降雨发水期的吻合情况导致部分幼苗损失,但保留下来的幼苗能够顺利转换为幼树。这些也就帮助解释了为什么在干热河谷木棉树下及外围荒山很难找到实生幼

苗,在田间田埂只见幼苗不见幼树,而在村旁、路旁和水旁能见到少量幼树的原因。

干热河谷有成效的乔木天然更新并不多见,环境不能满足更新环节的要求是更新过程困难的重要原因。因此,促进干热河谷植被的恢复,在进一步加强木棉天然林保护措施的同时,还必须采取松土除草、保墒增墒等人工辅助措施。而且必须在木棉落种前进行,实施时间约在4月中下旬,这样可使种子掉落于疏松的土壤中,防止种子直接暴露于高温干旱条件和减少动物取食,更长时间地使种子保持正常的生活力,并为种子发芽和幼苗生长提供良好的环境条件。

参考文献(References):

- [1] Harper J L. The Population Biology of Plants. New York Academic Press, 1977.
- [2] 李小双, 彭明春, 党承林. 植物自然更新研究进展. 生态学杂志, 2007, 26(12): 2081-2088.
- [3] Nathan R, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends in Ecology and Evolution, 2000, 15(7): 278-285.
- [4] Webber B L, Woodrow I E. Cassowary frugivory, seed defleshing and fruit fly infestation influence the transition from seed to seedling in the rare Australian rainforest tree *Ryparosa* sp. nov. 1 (Achariaceae). Functional Plant Biology, 2004, 31(5): 505-516.
- [5] Gómez-Aparicio L, Gómez J M, Zamora R. Spatiotemporal patterns of seed dispersal in a wind-dispersed Mediterranean tree (*Acer opalus* subsp. *granatense*): implications for regeneration. Ecography, 2007, 30(1): 13-22.
- [6] Gómez J M, Valladares F, Puerta-Piñero C. Differences between structural and functional environmental heterogeneity caused by seed dispersal. Functional Ecology, 2004, 18(1): 787-792.
- [7] Vander Wall S B, Kuhn K M, Gworek J R. Two-phase seed dispersal: linking the effects of frugivorous birds and seed-caching rodents. Oncologic, 2005, 145(2): 281-286.
- [8] 于顺利, 蒋高明. 土壤种子库和一些热点话题的研究开发. 植物生态学报. 2003, 27(4): 552-560.
- [9] Bischoff A, Vonlanthen B, Steinger T, Müller-Schrer H. Seed provenance matters - Effects on germination of four plant species used for ecological restoration. Basic & Applied Ecology, 2006, 7(4): 347-359.
- [10] 欧晓昆. 金沙江干热河谷的资源植物及开发途径初探. 云南大学学报: 自然科学版, 1994, 16(3): 262-270.
- [11] 金振洲. 滇川干热河谷种子植物区系成分研究. 广西植物, 1999, 19(1): 1-14.
- [12] 郑艳玲, 马焕成, Robert S, 高柱, 郑元. 环境因子对木棉种子萌发的影响. 生态学报, 2013, 33(2): 382-388.
- [13] 赵高卷, 马焕成, 胡世俊, 秋燕青. 紫茎泽兰浸提液对木棉种子萌发和幼苗光合特性的影响. 应用与环境生物学报, 2014, 20(4): 583-589.
- [14] Bhattacharya A, Mandal S. Pollination biology in *Bombax ceiba* Linn. Current Science, 2000, 79(12): 1706-1712.
- [15] Carnevale N J, Montagnini F. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. Forest Ecology and Management, 2002, 163(1/3): 217-227.
- [16] Karlsson M, Nilsson U. The effects of scarification and shelter wood treatments on naturally regenerated seedlings in southern Sweden. Forest Ecology and Management, 2005, 205(1/3): 183-197.
- [17] Wang Z Q, Wang J B, Sun Z H, Fan Z Q, Han Y Z. Quantitative study of below and above-ground competitions in Manchurian ash seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2003, 22(8): 1512-1518.
- [18] De Long D L, Simard S W, Comeau P G, Dykstra P R, Mitchell S J. Survival and growth response of seedlings in root disease infected partial cuts in the interior cedar Hemlock zone of South-eastern British Columbia. Forest Ecology and Management, 2005, 206(1/3): 365-379.
- [19] White E, Tucker N, Meyers N, Wilson J. Seed dispersal to revegetated isolated rainforest patches in North Queensland. Forest Ecology and Management, 2004, 192(2/3): 409-426.
- [20] Zhu J J, Matsuzaki T, Lee F Q, Gonda Y. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. Forest Ecology and Management, 2003, 182(1/3): 339-354.
- [21] 李俊清, 李景文. 中国东北小兴安林阔叶红松林更新与恢复. 生态学报, 2003, 23(7): 1268-1277.
- [22] Liu Z G, Zhu J J, Hu L L, Wang H X, Mao Z H, Li X F, Zhang L J. Effects of thinning on micro sites and natural regeneration in a *Larix olgensis* plantation in mountainous regions of eastern Liaoning province, China. Journal of Forestry Research, 2005, 16(3): 193-199.
- [23] Gorchov D L, Cornejo F, Ascorra C, Jaramillo M. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. Plant Ecology, 1993, 107-108(1): 339-349.
- [24] 曹林, 肖治术, 张知彬. 四川亚热带森林中樱桃种子被鼠类捕食和移动方法. 动物学杂志, 2006, 41(4): 27-32.

- [25] Tilman D, Kareiva P M. Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions. Princeton; Princeton University Press, 1997: 71-72.
- [26] Moles A T, Westby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 2004, 92(3): 372-383.
- [27] 曾德慧, 尤文忠, 范志平. 樟子松人工固沙林天然更新障碍因子分析. *应用生态学报*, 2002, 13(3): 257-261.
- [28] Calogeropoulos C, Greene D F, Messier C, Brais S. The effects of harvest intensity and seedbed type on germination and cumulative survivorship of white spruce and balsam fir in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, 34(7): 1467-1476.
- [29] 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.
- [30] 王晗生. 干旱影响下人工林的天然更新进程. *干旱区研究*, 2012, 29(5): 743-750.
- [31] 彭闪江, 黄忠良, 彭少麟, 等. 植物天然更新过程中种子和幼苗死亡的影响因素. *广西植物*, 2004, 24(2): 113-121.
- [32] Koenig J, Griffiths A. The population ecology of two tropical trees, *Brachychiton diversifolius* (Malvaceae) and *Bombax ceiba* (Bombaceae), harvested by indigenous woodcarvers in Arnhem land, Australia. *Environmental Management*, 2012, 50(4): 555-565.
- [33] Leck M A, Brock M A. Ecological and evolutionary trends in wetlands: evidence from seeds and seed banks in New South Wales. Australia and New Jersey, USA. *Plant Species Biology*, 2000(2), 15: 97-112.
- [34] 秦纪洪. 干热河谷几种常见植物光合生理生态及其环境的适应性研究. 成都: 四川大学, 2006.
- [35] Harmer R. Natural regeneration of broad-leaved trees in Britain: II. Seed production and predation. *Forestry*, 1994, 67(4): 275-286.