

DOI: 10.5846/stxb201512282584

谷会岩, 蒋克研, 张芸慧, 王顺忠, 陈祥伟. 热激对大兴安岭三种松科树种种子萌发的影响. 生态学报, 2017, 37(19): 6581-6587.

Gu H Y, Jiang K Y, Zhang Y H, Wang S Z, Chen X W. Effect of heat shock on seed germination of three Pinaceae species in Great Hing'an Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(19): 6581-6587.

热激对大兴安岭三种松科树种种子萌发的影响

谷会岩¹, 蒋克研¹, 张芸慧², 王顺忠³, 陈祥伟^{1,*}

1 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040

2 大兴安岭地区营林局, 加格达奇 165000

3 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要: 研究了热激对大兴安岭地区兴安落叶松、樟子松、红皮云杉种子萌发的影响, 热激温度分别为 80℃、100℃、120℃、150℃, 每个温度下热激时间分别为 1min、3min、5min、10min。研究表明: 兴安落叶松种子在 100℃ 热激 10min, 120℃ 热激 5min, 10min, 150℃ 热激 5min 处理下萌发率较对照显著下降 ($P < 0.05$), 除 80℃ 热激 1min、3min、5min、120℃ 热激 1min、150℃ 热激 1min 外, 其他处理萌发率指数较对照均显著下降 ($P < 0.05$); 樟子松种子在高于 80℃ 的所有热激处理萌发率较对照均显著下降 ($P < 0.05$), 甚至没有萌发, 除 80℃ 热激 1min 外, 所有处理下萌发率指数较对照均显著下降; 红皮云杉种子萌发率在 80℃ 热激 5min 和 100℃ 热激 1min 处理下较对照显著提高 ($P < 0.05$), 萌发率指数在 80℃ 热激 1min、3min、5min, 100℃ 热激 1min 处理下较对照显著提高 ($P < 0.05$)。兴安落叶松种子可以在短时间高强度 (150℃) 热激下维持萌发率, 但不能承受长时间热激; 樟子松种子对高于 80℃ 的热激反应敏感, 热激降低了樟子松种子的萌发能力; 热激可以提高红皮云杉种子的萌发能力, 短时间 (1min、3min、5min) 低强度 (80℃) 热激 (包括 100℃ 热激 1min) 提高红皮云杉种子萌发率和萌发率指数, 红皮云杉种子也可以承受高强度 (150℃) 瞬时 (1min) 热激。

关键词: 热激; 种子萌发; 松科; 林火

Effect of heat shock on seed germination of three Pinaceae species in Great Hing'an Mountains

GU Huiyan¹, JIANG Keyan¹, ZHANG Yunhui², WANG Shunzhong³, CHEN Xiangwei¹

1 School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Bureau of Silviculture in Daxing'an Mountains, Jiagedaqi 165000, China

3 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract: This study examines the effect of heat shock on the seed germination of *Larix gmelinii*, *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and *Picea koraiensis* from a fire-prone forest in the Great Hing'an Mountains. Seeds of the three species were exposed to a range of temperatures (80, 100, 120, and 150℃) for different exposure times (1, 3, 5 and 10 min). The results show that the germination rate of *Larix gmelinii* seeds decreased significantly ($P < 0.05$) relative to the control when seeds were subjected to 100℃ for 10min, 120℃ for 5min and 10min, and 150℃ for 5min. With the exception of exposures at 80℃ for 1, 3 and 5 min; 120℃ for 1min; and 150℃ for 1min, the germination velocity index of *Larix gmelinii* seeds showed a significant ($P < 0.05$) decrease for all other heat shock treatments. For *sylvestris* var. *mongolica*, the germination rate subsequent to all heat shock treatments above 80℃ decreased significantly ($P < 0.05$) relative to the control. Even to the point where no germination occurred at all. At the same time, the germination velocity index for every

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31370610)

收稿日期: 2015-12-28; 修订日期: 2017-07-31

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

heat shock treatment higher than 80°C decreased significantly at 1min exposure. For *Picea koraiensis*, the germination rate increased significantly ($P < 0.05$) relative to the control when subjected to heat shock treatments of 80°C for 5min and 100°C for 1min. Moreover, the germination velocity index increased significantly ($P < 0.05$) for heat shock treatments of 80°C for 1, 3, and 5min and 100°C for 1min. On an overall basis, *Larix gmelinii* seeds was able to maintain standard germination rate after a transitory high intensity heat shock of 150°C; however, it cannot tolerate a longer heat shock, the influence of transitory high intensity heat on the germination rate was more significant than that on the germination velocity index. *Pinus sylvestris* var. *mongolica* seeds were quite sensitive to a heat shock above 80°C; the germination rate sharply decreased with a 100°C heat shock and almost no seeds germinated above 100°C. *Picea koraiensis* seeds are capable of tolerating an instantaneous (1min) high intense heat shock (150°C), and a light heat shock over short time periods (1min, 3min, 5min) for 80°C (100°C for 1min included) stimulated seed germination of *Picea koraiensis*.

Key Words: heat shock; seed germination; Pinaceae; forest fire

林火是生态系统中常见的干扰因子,影响着很多植物物种的自然更新^[1],低强度林火可以维持森林结构,甚至成为一些地区提高林业和农业生产的手段^[2]。在林火多发地区,尤其以种子为代表的繁殖体,其自身的重新生长与林火密切相关^[3],很多植物种子已经形成了休眠优先于萌发的机制,自身进行足够时间的休眠,从而更好地传播种子,在一些林火多发地区,火恰恰能打破这样的休眠^[4,5]。林火产生的各种产物中,高温是刺激种子萌发的主要因素^[1,2]。高温促进种子萌发的诱因体现在热能打破林火多发地区种子自身的休眠,目前广泛认为是林火产生的高温使种皮提前破裂^[6],或在干扰后提高了种皮对于水的通透性,加快了种子萌发的进程^[1,4],低强度的火可能会创造出一定的温度环境,这种环境会刺激接近土壤表面的小种子以及土壤下层的大种子萌发^[7]。热激(Heat Shock)是实验室模拟林火高温的主要方式,学者关于种子萌发对热激的响应进行了大量的研究,处理温度集中在 60°C 到 150°C 之间^[9-12],这种温度范围适用于土壤表面和土壤中下层种子在经历火烧时承受的温度^[13],其中 80°C 可以缓解干旱地区草本植物种子的休眠,高于 80°C 的热激可以促进一些豆科植物种子萌发^[14-15]。土壤中的种子萌发对热激温度的响应因物种而异^[4,7,8],在关于澳大利亚西部物种的研究中,种子的最大萌发率出现在 60°C 到 120°C 之间^[16]。在火中的暴露时间和达到的温度是决定火烧强度的最主要因素,这两者都对植物群落的恢复能力有着至关重要的影响^[12]。

大兴安岭地区处于寒温带,覆盖着大量的原始森林,具有丰富的动植物资源,是中国北方重要的水源涵养地以及防风固沙的天然屏障,发挥至关重要的生态功能^[17]。大兴安岭是森林火灾严重的地区,火灾轮回期最长 110-120 年,最短只有 15-20 年^[18],属于典型的林火多发地区,与北美、北欧的北方针叶林有许多相似之处,其发展及更替与林火有着密切的关系^[19],其中兴安落叶松、樟子松、红皮云杉是组成大兴安岭针叶林的最主要优势松科树种,关于热激对大兴安岭地区树种种子萌发影响的研究在国内相对较少,因此开展此项研究具有重要的意义,同时可以为预测火烧后大兴安岭地区植被恢复情况,以及进行人为火干扰提高森林群落物种多样性提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 种子采集

用于实验的兴安落叶松、红皮云杉和樟子松种子于 2014 年 9 月份采自大兴安岭南瓮河湿地国家级自然保护区(125° 07'N, 125° 50'E),此保护区保存着较好的温寒带针叶林生态群落,具有一定的代表性,可以满足采集不同火灾轮回期树种种子的需要。将种子与果实分离、去翅,储存于 4°C 的冰箱中,直至进行实验时取出。

1.2 热激处理

热激的温度梯度设定为 80°C、100°C、120°C、150°C^[20],每个温度下的热激时间设为 1min、3min、5min、

10min^[21]。选取籽粒健康饱满的种子放入 0.5% 的高锰酸钾溶液中消毒 10min,用蒸馏水冲洗后晾干。取晾干后的种子放入打开盖子的玻璃培养皿上,组成一份,一共 17 份,每 4 份作为一个热激处理组,剩余的一份作为对照组。将 4 个热激处理组分四次分别放入事先预热到 80℃、100℃、120℃、150℃ 的烘箱中,在这四个温度下热激 1min、3min、5min、10min 后分别取出其中的一份,即得到一个热激×时间处理,共 16 个。

1.3 萌发实验

每个热激×时间处理由 4 个重复组成,每个重复 30 种子^[22]。用镊子将 30 粒饱满的种子夹入铺有两层滤纸作为基质的直径 9cm 培养皿中,加入蒸馏水使滤纸足够湿润,以此组成一个重复。将所有处理重复放入 BIC-300 人工气候箱(上海博迅实业有限公司生产)中培养,设置人工气候箱培养条件:光照下 25℃ 培养 10h;黑暗下 17℃ 培养 14h。之后每天统计一次,并补充蒸馏水,连续培养 6 周^[12],胚根突出种皮 1mm 以上则视为萌发^[12,23],统计每个重复种子萌发个数,并移出培养皿。

1.4 数据处理分析

完成数据采集后,使用 EXCEL2003 计算实验中兴安落叶松、红皮云杉、樟子松的萌发率和萌发速率指数。利用 SPSS 19.0 软件中的 Duncan 分析法进行差异显著性分析萌发率和萌发速率指数公式如下:

$$\text{萌发率 (Germination Rate, GR)} = \frac{n}{N} \times 100\%$$

$$\text{萌发速率指数 (Germination Velocity Index, GVI)} = \sum \frac{n_i}{t_i} \quad [24]$$

式中: n 为萌发种子的总数, N 为每个重复中的种子总数, n_i 为第 i 天萌发的种子数目 t_i 为第 i 天(注: GVI 越高表示在最短时间内种子萌发数目越多,反映种子萌发速度越快,种子活性越强。)

2 结果与分析

2.1 热激对种子萌发率的影响

2.1.1 热激对兴安落叶松种子萌发率的影响

从表 1 中可以看出,与对照相比,兴安落叶松种子在 80℃ 热激后萌发率没有明显变化,在 5min 处理下有萌发率提高趋势;在 100℃ 热激 1min、3min、5min 处理下萌发率没有显著变化,在 10min 处理下萌发率显著下降($P < 0.05$);在 120℃ 和 150℃ 热激 1min、3min 处理下萌发率没有显著变化,在 5min、10min 处理下萌发率显著下降($P < 0.05$),从表 2 双因素方差分析^[25,26]可以看出,温度因素和时间因素以及二者相互作用对兴安落叶松种子萌

表 1 不同热激处理下兴安落叶松、樟子松、红皮云杉种子的萌发率/%

Table 1 Germination Rate of *Larix gmelinii*, *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and *Picea koraiensis* seeds subjected to different heat shock treatments

	兴安落叶松±(SD) <i>Larix gmelinii</i>	樟子松±(SD) <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	红皮云杉±(SD) <i>Picea</i> <i>koraensis</i>		兴安落叶松±(SD) <i>Larix gmelinii</i>	樟子松±(SD) <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	红皮云杉±(SD) <i>Picea</i> <i>koraensis</i>
CK	86.667±5.443ab	60.833±14.497a	15.000±6.939cde	120℃×1min	78.333±7.936ab	5.000±1.925cd	18.334±8.819bcde
80℃×1min	78.335±13.471ab	55.833±3.192a	26.667±9.813abc	120℃×3min	73.333±7.934b	6.667±5.443cd	10.833±3.191de
80℃×3min	80.003±9.428ab	55.000±4.303a	24.167±5.000abc	120℃×5min	54.168±5.692c	—	9.167±1.667de
80℃×5min	87.500±7.389a	52.500±6.872a	34.167±18.534a	120℃×10min	7.500±1.667e	—	4.167±1.667e
80℃×10min	84.998±8.820ab	55.000±15.031a	4.167±3.192e	150℃×1min	75.833±8.764ab	—	10.000±4.714de
100℃×1min	75.833±9.953ab	40.833±3.191b	27.500±8.766ab	150℃×3min	77.500±12.874ab	—	—
100℃×3min	75.000±4.304ab	13.334±7.699c	12.334±7.067cde	150℃×5min	22.500±3.192d	—	—
100℃×5min	84.165±11.343ab	2.500±1.667d	20.000±4.714bcd	150℃×10min	—	—	—
100℃×10min	28.335±6.939d	—	4.167±1.667e				

表中数据为平均值±标准差,不同字母表示显著差异($P < 0.05$);差异为列内行间的比较

发芽率均有显著影响 ($P < 0.05$), 其中时间因素影响最大 ($F = 116.073$), 其次为温度因素 ($F = 67.667$), 最后为温度 $\times$ 时间 ($F = 25.797$)。可见热激时间对兴安落叶松种子的萌发率的影响最大, 说明兴安落叶松种子难适应极度高温下的长时间热激。

2.1.2 热激对樟子松种子萌发率的影响

与对照相比(表1), 80℃热激条件下, 樟子松种子的萌发率没有受到明显的影响, 从100℃热激开始, 所有处理萌发率均出现显著下降, 100℃热激3min下的萌发率下降到13.334%, 在100℃热激10min处理下出现零萌发率, 而120℃热激1min、3min两组处理的萌发率只有5%和6.667%, 从表2双因素方差分析可以看出, 温度因素和时间因素以及二者相互作用对樟子松种子萌发率均有显著影响 ($P < 0.05$), 其中温度因素影响最大 ($F = 279.595$), 其次为时间因素 ($F = 13.457$), 最后为温度 $\times$ 时间 ($F = 8.853$)。说明热激温度对樟子松种子萌发率的影响最大, 樟子松种子承受热激的极限温度为高于100℃的温度。

表2 兴安落叶松、樟子松、红皮云杉种子萌发率的双因素方差分析

Table 2 Two way ANOVA variance analysis of Germination Rate of *Larix gmelinii*, *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and *Picea koraiensis* seeds

来源 Source	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>			樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>			红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>		
	温度 Temperature	时间 Exposure Time	温度 $\times$ 时间 Temperature $\times$ Exposure Time	温度 Temperature	时间 Exposure Time	温度 $\times$ 时间 Temperature $\times$ Exposure Time	温度 Temperature	时间 Exposure Time	温度 $\times$ 时间 Temperature $\times$ Exposure Time
偏平方和 SS	13487.774	23136.395	15425.784	30472.222	1466.667	2894.444	3404.202	2631.967	1230.547
自由度 <i>df</i>	3	3	9	3	3	9	3	3	9
均方 <i>Mf</i>	4495.925	7712.132	1713.976	10157.407	488.889	321.605	1134.734	877.322	136.727
<i>F</i>	67.667	116.073	25.797	279.595	13.457	8.853	23.642	18.139	2.827
显著性 Significance	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

2.1.3 热激对红皮云杉种子萌发率的影响

与对照相比(表1), 80℃热激有助于提高红皮云杉种子的萌发率, 80℃热激1min和3min萌发率有明显提高的趋势, 但未达到显著水平, 在80℃热激5min处理和100℃热激处理1min下萌发率显著提高 ($P < 0.05$), 分别达到34.167%和27.5%; 120℃热激下萌发率与对照没有显著差异, 但萌发率随着热激时间的延长而呈逐渐下降趋势; 150℃下热激1min萌发率与对照没有显著差异, 热激3min、5min、10min处理下红皮云杉种子萌发率为0。从表2中可以看出, 热激温度 ($F = 23.462$) 和热激时间 ($F = 18.139$) 对红皮云杉种子萌发率的影响差异不大, 热激温度稍大于热激时间, 说明红皮云杉种子可以承受较长时间的热激。

2.2 热激对种子萌发速率指数的影响

2.2.1 热激对兴安落叶松种子萌发速率指数的影响

与对照相比(表3), 兴安落叶松种子在80℃热激下, 萌发速率指数在热激时间为5min的处理下有提高趋势, 但未达到显著水平, 但在80℃热激10min处理下显著下降 ($P < 0.05$); 兴安落叶松种子的萌发速率指数对100℃、120℃、150℃更加敏感, 100℃热激1min、3min、5min、10min显著下降 ($P < 0.05$), 120℃热激3min、5min、10min显著下降 ($P < 0.05$), 150℃热激3min、5min显著下降 ($P < 0.05$)。从表4中可以看出, 热激时间 ($F = 206.512$) 大于热激温度 ($F = 108.780$), 热激时间对兴安落叶松种子萌发速率指数的影响较大, 促使萌发速率指数显著下降。

2.2.2 热激对樟子松种子萌发速率指数的影响

与对照相比(表3), 樟子松种子的萌发速率指数在80℃热激时出现明显变化, 在80℃热激3min、5min、10min处理下显著下降 ($P < 0.05$), 而这三组处理下的萌发率未出现显著下降; 其余所有处理下萌发速率指数均显著下降 ($P < 0.05$)。从表4中可以看出, 温度因素和时间因素以及二者相互作用对樟子松种子萌发速率指数均有显著影响 ($P < 0.05$), 其中温度因素影响最大 ($F = 242.021$), 其次为时间因素 ($F = 16.171$), 最后为温度 $\times$ 时间 ($F = 4.949$)。表明热激温度对樟子松种子萌发速率指数的影响最大, 因此经热激处理后的萌发

速率指数显著下降。

表 3 不同热激处理下兴安落叶松、樟子松、红皮云杉种子的萌发速率指数

Table 3 Germination Velocity Index of *Larix gmelinii*, *Pinus sylvestris* var.*mongolica* and *Picea koraiensis* seeds subjected to different heat shock treatments

	兴安落叶松±(SD) <i>Larix gmelinii</i>	樟子松±(SD) <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	红皮云杉±(SD) <i>Picea</i> <i>koraensis</i>		兴安落叶松±(SD) <i>Larix gmelinii</i>	樟子松±(SD) <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	红皮云杉±(SD) <i>Picea</i> <i>koraensis</i>
Ck	4.063±0.371ab	3.318±0.863a	0.330±0.129cde	120℃×1min	3.638±0.402bcd	0.177±0.076d	0.507±0.243bcd
80℃×1min	3.723±0.571bcd	2.923±0.196a	0.647±0.224ab	120℃×3min	2.936±0.165e	0.238±0.217d	0.251±0.072de
80℃×3min	3.826±0.277abc	2.449±0.222b	0.627±0.124ab	120℃×5min	1.887±0.243f	—	0.208±0.056e
80℃×5min	4.265±0.263a	2.314±0.314b	0.862±0.500a	120℃×10min	0.166±0.039h	—	0.053±0.020e
80℃×10min	3.246±0.174de	2.112±0.605b	0.113±0.078e	150℃×1min	3.564±0.523bcd	—	0.135±0.108e
100℃×1min	3.361±0.381cde	1.567±0.243c	0.642±0.161ab	150℃×3min	3.248±0.425de	—	—
100℃×3min	3.452±0.201cd	0.395±0.223d	0.314±0.244cd	150℃×5min	0.634±0.123g	—	—
100℃×5min	2.686±0.344e	0.058±0.042d	0.543±0.221bc	150℃×10min	—	—	—
100℃×10min	0.786±0.298g	—	0.073±0.030e				

表中数据为平均值±标准差,不同字母表示显著差异($P < 0.05$);差异为列内行间的比较

表 4 兴安落叶松、樟子松、红皮云杉种子萌发速率指数的双因素方差分析

Table 4 Two way ANOVA variance analysis of Germination Velocity Index of *Larix gmelinii*, *Pinus sylvestris* var.*mongolica* and *Picea koraiensis* seeds

来源 Source	兴安落叶松 <i>Larix gmelinii</i>			樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>			红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>		
	温度 Temperature	时间 Exposure Time	温度×时间 Temperature× Exposure Time	温度 Temperature	时间 Exposure Time	温度×时间 Temperature× Exposure Time	温度 Temperature	时间 Exposure Time	温度×时间 Temperature× Exposure Time
平方和 SS	33.601	63.792	23.223	62.431	4.171	3.830	2.395	1.620	0.846
自由度 Df	3	3	9	3	3	9	3	3	9
均方 Mf	11.200	21.264	2.580	20.810	1.390	0.426	0.798	0.540	0.094
F	108.780	206.521	25.061	242.021	16.171	4.949	24.537	16.601	2.888
显著性 Significance	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008

2.2.3 热激对红皮云杉种子萌发速率指数的影响

80℃热激能够提高红皮云杉种子的萌发速率指数(表3),在1min、3min、5min的处理下,萌发速率指数显著提高($P < 0.05$),其中80℃热激5min处理下的萌发速率指数达到最高的0.862;在100℃热激1min处理下,萌发速率指数显著提高($P < 0.05$),5min处理下萌发速率指数有提高的趋势;其他处理没有显著差异;120℃热激下萌发速率指数没有显著变化,120℃热激1min处理下萌发速率指数有提高的趋势,但随着热激时间的延长而下降;150℃下热激1min萌发速率指数没有显著变化,其他处理为0。从表4中可以看出,温度因素和时间因素以及二者相互作用对红皮云杉种子萌发速率指数均有显著影响($P < 0.05$),其中时温度因素影响最大($F=0.798$),其次为温度因素($F=0.540$),最后为温度×时间($F=0.094$)。热激温度和热激时间对红皮云杉种子萌发速率指数的影响差异不大,热激温度稍大于热激时间。

3 结论与讨论

研究结果表明,80℃热激5min的处理下可以小幅提高兴安落叶松种子的萌发率和萌发速率指数,热激对兴安落叶松种子萌发速率指数的影响要大于萌发率。高于80℃的热激(包括80℃热激10min)主要影响兴安落叶松种子的萌发速率指数,使兴安落叶松种子萌发速率指数显著下降($P < 0.05$),导致萌发速度下降,尤其是大于80℃的热激1min和3min的短时间处理,萌发率与对照比没有显著性差异,但是萌发速率指数却显

著下降($P < 0.05$),导致萌发时间延长;在高于 80°C 的热激处理中,5min 和 10min 较长时间的热激处理使萌发率和萌发速率指数均显著下降($P < 0.05$)。可以看出,短时间高强度热激能一定程度上促进兴安落叶松种子萌发,林火过后土壤中下层的兴安落叶松种子以及部分过火较快区域土壤上层的种子可以大量幸存,其中小部分种子的萌发率有所提高,但是大部分种子萌发时间延长。

研究也表明, 80°C 热激对樟子松种子的萌发率没有显著影响,却使萌发速率指数显著下降($P < 0.05$);高于 80°C 热激下萌发率和萌发速率指数均显著下降,并且在高于 100°C 中的 6 个处理中萌发率为零,热激对樟子松种子萌发没有产生促进作用,很多国外学者关于其近缘种欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的研究中得到了相同的结论^[12,23,26]。樟子松种子不能承受高强度和长时间热激,萌发能力受到明显抑制,可以推断,林火过后只有土壤中下层和土壤上层有极少量的樟子松种子可以幸存,而且幸存的种子萌发时间延长。

从研究结果中还可以看出,红皮云杉种子在 80°C 热激 5min 和 100°C 热激 1min 下萌发率和萌发速率指数显著提高($P < 0.05$),其中 80°C 热激 5min 二者达到最高, 80°C 热激 1min、3min 萌发速率指数显著提高($P < 0.05$),但萌发率只有提高的趋势,没有达到显著水平;在 100°C 热激下的其他三个处理和 120°C 热激处理下的萌发率与萌发速率指数对照相比没有显著差异,且在 120°C 热激 3min 和 5min 处理下呈下降趋势。红皮云杉种子可以承受较高强度瞬时热激,并在低强度适度时间热激下种子萌发能力得到提升,可以推断,林火过后土壤中下层的种子萌发数量较自然状态下明显增多,且萌发速度加快,萌发时间缩短,而土壤上层的少部分种子经历林火后可以保持萌发。

树种的发育周期与地区火灾轮回周期的长短影响该树种在特定地区的分布情况,一般火灾轮回期大于树种的发育周期,则树种易于生存,火灾轮回期小于树种的发育周期,则难以生存^[27],兴安落叶松的发育周期在 40—60 年,樟子松发育周期在 30—40 年,红皮云杉则为 80—160 年。在火灾轮回期只有 15—20 年的南部地区和火灾轮回期为 30—40 年的中部地区,即使其中的部分地区火烧程度较弱,土壤中的红皮云杉种子受到了轻度热激而促进了萌发,但由于火灾轮回期远小于发育期,红皮云杉还没有彻底完成更新就被新一轮的火灾烧毁,这种情况同样符合兴安落叶松和樟子松,因此在大兴安岭南部地区三种树种分布相对较少,取而代之的是白桦等阔叶乔木^[27]以及发育周期较短的灌木^[29]。在大兴安岭北部地区,火灾轮回期长达 110—120 年,火灾轮回期远大于兴安落叶松和樟子松的发育期,火灾发生后,在北部的轻度火烧区,兴安落叶松种子的萌发状况好于樟子松,红皮云杉种子的萌发速度大幅提升,在火后植被恢复的过程中,红皮云杉萌发时间相对缩短,但是受制于自身较长的发育周期而不能最先成林,因此在大兴安岭北部轻度火烧区,兴安落叶松火后更新最好,樟子松次之,红皮云杉只在部分区域出现;在北部的重度火烧区,土壤层中大部分种子经受高强度热激,土壤层下部的少量种子经受了轻度热激,在火灾过后,土壤中大量樟子松种子萌发活力严重下降或致死,只有土壤下层的樟子松种子可以保持萌发活力,兴安落叶松种子致死率明显少于樟子松,红皮云杉种子下层萌发能力受轻度热激影响萌发能力得到提高,所以在北部的重度火烧区,兴安落叶松火后更新最好,数量最多,土壤中的红皮云杉种子的萌发情况要好于樟子松,但是由于樟子松球果具有迟开特性^[27],火烧后使球果开裂种子脱出并迅速萌发^[28],且其种子的传播距离较远^[18],同时由于红皮云杉受制于较长的生长周期,因此大部分区域樟子松的数量要多于红皮云杉,红皮云杉只在部分区域分布,这符合红皮云杉在大兴安岭地区的分布特点^[29]。

本文的研究结果证明热激对三种松科树种种子萌发的影响是不同的,其原因是复杂的,Torres 等学者认为与松科植物种子自身球果的保护和球果的迟开特性有关^[30,31],胡海清等认为种子的传播方式和结实量对火的适应性有关,提高了树种的抗火性^[32]。林火多发地区土壤种子库经历火后种子萌发的变化机制对生态系统群落的组成有重要意义^[30],但是高温只是林火产物中的一种,因此有必要开展关于其他林火产物对种子萌发影响的研究。

参考文献 (References):

- [1] Keeley J E, Fotheringham C J. Role of fire in regeneration from seed// Fenner M eds. Seeds: The ecology of regeneration in plant communities.

- Wallingford: CABI, 2000; 311-330.
- [2] Emery S M, Uwimbabazi J, Flory S L. Fire intensity effects on seed germination of native and invasive Eastern deciduous forest understory plants. *Forest ecology and management*, 2011, 261(8): 1401-1408.
- [3] Staden J V, Brown N A C, Jäger A K, et al. Smoke as a germination cue. *Plant Species Biology*, 2000, 15(2): 167-178.
- [4] Read T R, Bellairs S M, Mulligan D R, et al. Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re - establishment of a native forest community in New South Wales. *Austral Ecology*, 2000, 25(1): 48-57.
- [5] Goodwin J. R., Doescher P. S, Eddleman L. E. After ripening in *Festuca idahoensis* seeds: adaptive dormancy and implications for restoration. *Restor. Ecol.* 1995, (3): 137 - 42.
- [6] Jeffery D J, Holmes P M, Rebelo A G. Effects of dry heat on seed germination in selected indigenous and alien *legume* species in South Africa. *South African Journal of Botany*, 1988, 54(1): 28-34.
- [7] Hanley M, Unna J, Darvill B. Seed size and germination response: a relationship for fire-following plant species exposed to thermal shock. *Oecologia*, 2003, 134(1): 18-22.
- [8] Warcup, J. H. Effect of heat treatment of forest soil on germination of buried seed. *Australian Journal of Botany*, 1980, 28(5-6): 567-571.
- [9] Keeley J E, Morton B A, Pedrosa A, et al. Role of allelopathy, heat and charred wood in the germination of chaparral herbs and suffrutescents. *The Journal of Ecology*, 1985, 73(2): 445-458.
- [10] Keeley J E, Babr-Keeley M. Role of charred wood, heat shock, and light in germination of postfire *phrygana* species from the eastern Mediterranean basin. *Israel Journal of Plant Sciences*, 1999, 47(1): 11-16.
- [11] Hanley M E, Fenner M, Ne'eman G. Pregermination heat shock and seedling growth of fire-following *Fabaceae* from four Mediterranean-climate regions. *Acta Oecologica*, 2001, 22(5): 315-320.
- [12] Núñez M R, Calvo L. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*, 2000, 131(1): 183-190.
- [13] Thomas P B, Morris E C, Auld T D. Interactive effects of heat shock and smoke on germination of nine species forming soil seed banks within the Sydney region. *Austral Ecology*, 2003, 28(6): 674-683.
- [14] Auld T D. Dormancy and viability in *Acacia suaveolens* (Sm) Willd. *Australian Journal of Botany*, 1986, 34(4): 463-472.
- [15] Tieu A, Dixon K W, Meney K A, et al. The interaction of heat and smoke in the release of seed dormancy in seven species from southwestern Western Australia. *Annals of botany*, 2001, 88(2): 259-265.
- [16] Hanley M E, Lamont B B. Heat shock and the germination of Western Australian plants species: effects on seeds of soil and canopy-stored species. *Acta Oecologica*, 2000, 21(6): 315 - 321.
- [17] 罗菊春. 大兴安岭森林火灾对森林生态系统的影响. *北京林业大学学报*, 2002, 24(5-6): 105-111.
- [18] 郑焕能, 贾松青, 胡海清. 大兴安岭林区的林火与森林恢复. *东北林业大学学报*, 1986, 14(4): 1-7.
- [19] 邸雪颖. 大兴安岭地区林火轮回期的研究. *森林防火*, 1989, Z3: 10-12.
- [20] Moreira B, Tormo J, Estrelles E, et al. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany*, 2010, 105(4): 627-635.
- [21] Herranz J M, Ferrandis P, Martínez-Sánchez J J. Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean *Leguminosae* species. *Plant Ecology*, 1998, 136(1): 95-103.
- [22] Reyes O, Casal M. Germination behavior of 3 species of the genus *Pinus* in relation to high temperatures suffered during forest fires// *Annales des sciences forestières*. EDP Sciences, 1995, 52(4): 385-392.
- [23] Turna I, Bilgili E. Effect of heat on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* ssp. *Pallasiana*. *International Journal of Wildland Fire*, 2006, 15(2): 283-286.
- [24] Singh A, Raizada P. Seed germination of selected dry deciduous trees in response to fire and smoke. *Journal of Tropical Forest Science*, 2010, 22(4): 465-468.
- [25] 常云霞, 苏文华, 杨锐, 杨建军, 杨波. 短时高温处理对云南松种子萌发的影响. *西南林业大学学报*, 2014, 34(2): 19-24.
- [26] Alvarez R, Valbuena L, Calvo L. Effect of high temperatures on seed germination and seedling survival in three pine species (*Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra*). *International Journal of Wildland Fire*, 2007, 16(1): 63-70.
- [27] 郑焕能, 胡海清. 火在森林生态系统平衡中的影响. *东北林业大学学报*, 1990, 18(1): 8-13.
- [28] 李秀珍, 王绪高, 胡远满, 孔繁花, 解伏菊. 林火因子对大兴安岭森林植被演替的影响. *福建林学院学报*, 2004, 24(2): 182-187.
- [29] 赵丽玲, 孙龙, 王庆贵. 黑龙江大小兴安岭红皮云杉种群更新与遗传多样性的研究. *林业科学研究*, 2012, 25(3): 325-331.
- [30] Torres O, Calvo L, Valbuena L. Influence of high temperatures on seed germination of a special *Pinus pinaster* stand adapted to frequent fires. *Plant Ecology*, 2006, 186(1): 129-136.
- [31] Habrouk A, Retana J, Espelta J M. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology*, 1999, 145(1): 91-99.
- [32] 胡海清, 姚树人. 兴安落叶松对火等生态因子的适应. *森林防火*, 1989, Z4: 24-28.