

DOI: 10.5846/stxb201612102541

南歌, 金毅, 吴初平, 徐高福, 曹南丰, 李铭红, 于明坚. 生境片段化对千岛湖马尾松林内土壤种子库的影响. 生态学报, 2018, 38(1): 206-214.

Nan G, Jin Y, Wu C P, Xu G F, Cao N F, Li M H, Yu M J. Effects of habitat fragmentation on the soil seed banks of Masson pine (*Pinus massoniana*) forests in the Thousand Island Lake region, eastern China. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): 206-214.

生境片段化对千岛湖马尾松林内土壤种子库的影响

南歌^{1,2}, 金毅², 吴初平^{2,3}, 徐高福⁴, 曹南丰⁴, 李铭红^{1,*}, 于明坚²

1 浙江师范大学生态研究所, 金华 321004

2 浙江大学生命科学院, 杭州 310058

3 浙江省林业科学研究院, 杭州 310023

4 淳安县新安江开发公司, 淳安 311700

摘要: 土壤种子库是森林群落更新的主要来源之一, 对森林的演替和恢复等具有重要意义。生境片段化现象正日益严重地影响着森林群落, 并可影响森林土壤种子库。研究了千岛湖地区的大陆及岛屿次生马尾松林内土壤种子库的组成及其影响因素 (e.g., 岛屿面积, 形状指数, 隔离度和距岛屿边缘距离等)。根据大陆和岛屿的面积及边缘梯度, 采用大数量小样方法, 分别在土壤种子库最大化 (初冬, 2015 年 12 月) 和最小化 (晚春, 2016 年 4 月) 时期对马尾松林内土壤进行了机械取样。对土壤样品进行萌发实验, 检测了两个时期的土壤种子库上层 (0—2 cm) 和下层 (2—5 cm) 种子组成, 并通过广义线性混合效应模型等手段分析其影响因素。结果显示: (1) 所有 316 个土壤样本中, 萌发出幼苗 1422 株, 隶属于 29 科、40 属、41 种。其中, 木本植物幼苗占 13 种 1024 株, 草本占 28 种 398 株。 (2) Jaccard 指数和相关性分析均显示初冬、晚春时期的土壤种子库组成具有很高的相似性; 土壤种子库上、下层组成的相似性也很高。 (3) 广义线性混合效应模型分析显示, 在大陆和岛屿上, 土壤种子库下层种子含量低于上层; 而大陆样地土壤种子库中的木本植物种子数较岛屿样地高。岛屿上, 土壤种子库中的种子数随土层的加深而降低; 随边缘梯度升高也下降, 尤其是草本植物的种子。对于岛屿上的木本植物, 不耐阴种的种子数量远大于耐阴种, 尤其是土壤下层。表明千岛湖地区马尾松林内土壤种子库组成受到生境片段化的影响, 进而可能作用于该类型森林群落的演替。

关键词: 次生演替; 生境片段化; 亚热带森林; 土壤种子库

Effects of habitat fragmentation on the soil seed banks of Masson pine (*Pinus massoniana*) forests in the Thousand Island Lake region, eastern China

NAN Ge^{1,2}, JIN Yi², WU Chuping^{2,3}, XU Gaofu⁴, CAO Nanfeng⁴, LI Minghong^{1,*}, YU Mingjian²

1 Institute of Ecology, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

2 College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

3 Zhejiang Forestry Academy, Hangzhou 310023, China

4 Xin'an River Development Corporation, Chun'an 311700, China

Abstract: As a major source of forest regeneration, soil seed bank critically influences forest succession and restoration. Habitat fragmentation increasingly affects forest systems, which could in turn alter forest soil seed bank. Here, to explore how habitat fragmentation (e.g. island size, shape, isolation and distance from island edge) influences forest soil seed bank, we studied soil seed bank composition of the secondary Masson pine forests on mainland and 29 study islands in the Thousand Island Lake region, eastern China. By adopting the “large number of small samples” method, we systematically sampled Masson pine forest soils in December (early winter) 2015 and April (late spring) 2016. Then we conducted

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31361123001, 31600340); 浙江省省院合作重大项目 (2014SY01); 浙江省“重中之重”学科“生物学”开放基金项目

收稿日期: 2016-12-10; **网络出版日期:** 2017-09-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sky82@zjnu.cn

germination experiment to estimate soil seed bank compositions of the upper (0—2 cm) and lower (2—5 cm) soil layers. We found that (1) 1422 seedlings belonging to 41 species, 40 genera and 29 families were germinated from 316 soil samples, among which woody plant seedlings comprised 1024 individuals, 13 species and herbaceous plant seedlings comprised 398 individuals, 28 species. (2) Results of Jaccard index and correlation analyses both indicated the soil seed bank composition was very similar between early winter and late spring, and between upper and lower soil layers. (3) Generalized linear mixed-effects modeling results implied the lower soil layer harbored fewer seeds than the upper soil layer for mainland and island forests combined. Compared with mainland, island forest soil harbored more seeds of herbaceous plants than woody plants. In island forests, the lower soil layer harbored less seeds than the upper soil layer; seed number in soil decreased as distance from edge increased, especially for herbaceous plants; among woody plant seeds, seed number of shade-intolerant plants was considerably larger than that of shade-tolerant plants, especially for the lower soil layer. The results suggest the soil seed bank composition of Masson pine forests in the Thousand Island Lake region was altered by habitat fragmentation, which might influence the succession of Masson pine forest communities.

Key Words: secondary succession; habitat fragmentation; subtropical forest; soil seed bank

森林土壤种子库是指土壤表面枯枝落叶层和土壤中有活力种子总和,为森林更新的重要来源^[1],对于森林演替和恢复等具有重要意义。土壤种子库中的种子多处于休眠状态^[2],当遇到合适环境条件时,能够打破休眠,补充森林更新。因此,土壤种子库被称为植物的“潜种群阶段”^[3]。森林土壤种子库组成具有时空动态,且能够反映群落过去、现在以及将来^[4]。

生境片段化是指连续生境被不同于原有生境的基质分隔成大小不一的不连续斑块^[5]。随着人类活动加剧,大规模修建水库和道路等,造成自然生态系统的生境片段化问题愈来愈严重^[6]。生境片段化所产生生境斑块的(片段、岛屿)面积、形状、隔离度和边缘梯度等特点,会影响斑块内部的非生物(例如,光照、土壤环境)和生物(例如,种间竞争,种子扩散)环境,改变森林动态(例如,种子雨、种子存活和萌发),进而影响土壤种子库^[7-9]。土壤种子库的改变会影响森林更新和演替,进而影响森林生物多样性和生态系统功能。

我国亚热带地区广阔,地带性植被是常绿阔叶林,具有很高的生物多样性^[10]。但是该地区由于长期受到人类干扰,原生常绿阔叶林几乎丧失殆尽,多被次生林所取代。其中分布最为广泛的次生林类型为马尾松(*Pinus massoniana*)林^[11-12]。位于我国中亚热带地区的浙江千岛湖是1959年建成的水库。其蓄水过程所致的路桥岛屿群,是研究片段化问题的理想地,且其主要植被为次生马尾松林^[13]。目前,有关生境片段化对于次生马尾松林内土壤种子库影响的研究还未见报道。本研究通过对千岛湖马尾松林进行土壤取样和萌发试验,希望了解:千岛湖马尾松林内土壤种子库组成及其时空分布特点;生境片段化特点如何影响马尾松林内土壤种子库组成。

1 研究方法

1.1 研究地点

新安江水库(29°22'—29°50' N, 118°34'—119°15' E;图1)位于浙江省淳安县境内,是1959年修建新安江水电站时形成的人工湖泊。最高水位108 m时,湖内有1078个面积>0.25 hm²的陆桥岛屿,故而得名“千岛湖”。其东西长约60 km,南北宽约59 km,水域面积约583 km²,平均水深34 m,容积178.4 亿 m³。地区性气候为典型亚热带季风性气候,温暖湿润,四季分明。年均气温17℃,年均降水量1430 mm。土壤主要为红壤和岩性土,土层薄,保水保肥能力差。水库建设前,原有森林基本均被砍伐^[14]。目前,库区内岛屿森林覆盖率>88.5%,主要为次生马尾松林^[15]。

根据美国热带森林研究中心的森林动态样地的建设标准,本研究在千岛湖29个岛屿上建立了森林动态样地,并对胸径大于等于1 cm的乔灌木种类进行了调查^[16]。选岛原则为:(1)覆盖一定的面积和隔离度梯

度;(2)人为干扰少;(3)植被主要为马尾松林且群落结构相似;(4)方便野外工作^[16]。根据 2009—2010 年的首次群落调查结果显示:29 个岛屿上的森林动态样地内,共记录到乔灌木 76 种,分属 61 属、34 科。主要优势种有 3 个,分别是马尾松、榿木 (*Loropetalum chinense*) 和短尾越桔 (*Vaccinium carlesii*)。2012 年在库区周边大陆的次生马尾松林内建立了一块 1 hm² 森林动态样地。大陆及所有岛屿样地的林龄约 60 a^[17]。另外,从 2011 年起,在 29 个岛屿样地上建立了幼苗监测样方,后面也在大陆样地建立了幼苗样方,每年春、秋两季对本植物幼苗和草本植物进行监测^[18]。

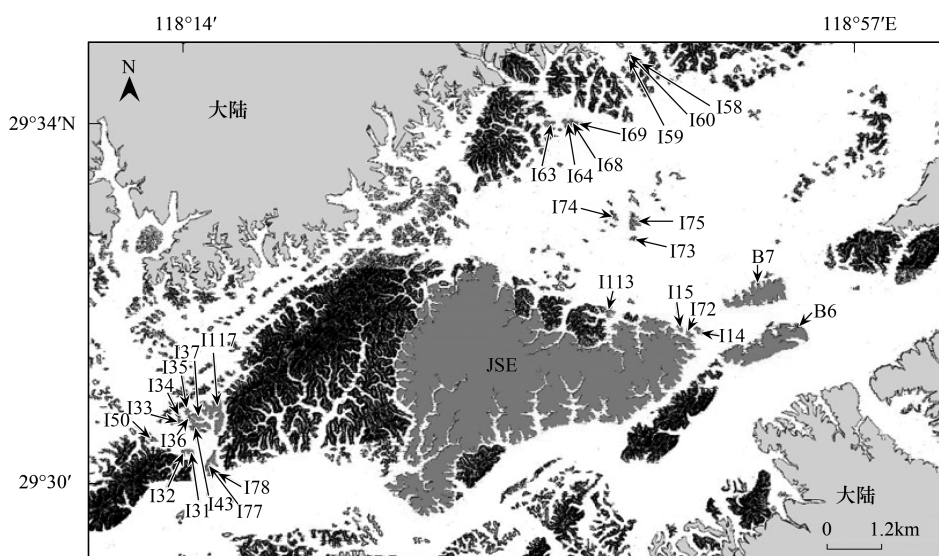


图 1 本研究岛屿的分布

Fig.1 Study islands of Thousand Island Lake

1.2 方法

1.2.1 土壤种子库取样

前期研究已在大陆和岛屿样地内按照距岛屿边缘距离梯度设置了梯度样方。参考该研究方案设置了 79 个大小为 20 m×20 m 的马尾松林样方。其中,在 1 hm² 大陆样地内设置了 4 个样方;在岛屿样地内一共设置了 75 个样方。根据样方中心到岛屿边缘的距离,将所选样方分成 3 个等级:边缘样方,样方中心距离边缘 <15 m;中部样方,样方中心距边缘 40—50 m;内部样方,样方中心距边缘 >80 m。边缘、中部和内部样方的边缘梯度等级分别为 1、2 和 3,表示到边缘的距离逐级增大,理论上受到边缘效应的影响将逐级减小。边缘、中部和内部样方数量分别为 54、19 和 6 (表 1)。

土壤取样在上述 79 个样方内进行。取样方法为:一个 20 m×20 m 样方被划分成 16 个 5 m×5 m 小样方。在位于中心的 4 个 5 m×5 m 小样方内随机选取 1 个。在此 5 m×5 m 小样方及其周围的 8 个 5 m×5 m 小样方内,使用土钻 (内径 5.5 cm) 各进行一次取样。钻取深度为 5 cm。对土芯样本进行分层,0—2.0 cm 为上层,2.0—5.0 cm 为下层。土壤表面枯枝落叶层归为上层^[19]。9 个土壤上层样本合并成一个土壤上层混合样,9 个土壤下层样本合并成一个土壤下层混合样。立即带回实验室。

在 2015 年 12 月 (初冬) 和 2016 年 4 月 (晚春) 分别进行了土壤取样,每次获得土壤上层和下层样本各 79 个,共计 316 个。

1.2.2 萌发实验

在实验室内对混合土样进行过筛 (孔径 5 mm) 处理,将枯枝落叶、树根和石块等挑出来。将大于 5 mm 的种子放回筛出的浓缩土样中,然后将浓缩土样平铺在装有 2 cm 厚的无菌砂子作为基质的花盆中进行萌发实验。花盆长 23 cm、宽 17 cm,土样厚度约 1.5 cm。同时设置 4 个装有无菌砂子花盆作为萌发对照。将花盆

置于温室内(室温 25 ℃;空气湿度 60%;光照:黑暗周期 14 h:10 h)^[20-21],每日定时浇水 1 次。每日记录花盆内幼苗种类及数量,萌发幼苗能进行物种鉴定时即可拔掉。将不能鉴定的幼苗移栽到新花盆中生长到能够进行物种鉴定为止。整个观察过程中,连续 2 周花盆内无新幼苗出现时,将花盆内土样搅拌混匀后继续每日察看,持续 4 周均无新幼苗出现时结束实验。4 个对照萌发盆中萌发幼苗数均为零。

表 1 本研究所在岛屿及土壤取样样方概况

Table General information of sampled islands and soil bank quadrats

岛号 Island tag	面积 Area /hm ²	样方数 No. of quadrats	岛号 Island tag	面积 Area /hm ²	样方数 No. of quadrats
I68	0.081	1/0/0	I31	0.788	2/0/0
I34	0.12	1/0/0	I58	0.839	2/0/0
I60	0.14	1/0/0	I78	0.854	2/0/0
I36	0.187	1/0/0	I75	0.862	3/0/0
I59	0.189	1/0/0	I113	0.986	2/0/0
I73	0.254	1/0/0	I64	1.307	2/2/0
I32	0.255	1/0/0	I37	1.317	3/2/0
I50	0.288	2/0/0	I63	1.326	2/2/0
I33	0.365	2/0/0	I77	2.562	2/2/0
I74	0.395	2/0/0	I43	3.696	2/2/0
I69	0.416	2/0/0	I117	9.793	2/2/1
I14	0.464	2/0/0	B7	27.494	2/2/1
I35	0.531	2/0/0	B6	47.976	2/2/0
I15	0.618	2/0/0	JSE	1153.876	3/3/0
I72	0.688	2/0/0	JX [#]	—	0/0/4

“样方数”表示三类样方的个数;例如,“2/2/1”表示“边缘/中部/内部”的样方个数分别为 2、2、1;#,大陆

每年秋冬季节是种子掉落高峰期,此时土壤种子库的输入量达到最大;而春季是种子萌发的季节,土壤种子库中会因种子萌发而大量输出,存留种子是一年中的最小量^[22]。因此本研究分别在冬春两季进行取样,了解土壤种子库的季节动态。冬季取样后,经过 2 个月冷沉积。萌发实验于 3 月初开始,共持续 16 周。春季取样后,萌发实验于 5 月初开始,共持续 13 周。

1.2.3 统计方法

在分析土壤种子库组成的影响因素时,由于物种水平萌出幼苗数为零的情况出现在较多土壤样本中(如,316 个土壤样本中,山莓(*Rubus corchorifolius*)和牡荆(*Vitex negundo*)幼苗萌出数为零的样本数量分别为 152 和 260 个),使用了零值膨胀泊松模型(zero-inflated Poisson model)进行拟和^[23]。该分析通过广义线性混合效应模型,采用“MCMCglmm”软件包中的“MCMCglmm”方程实现^[24]。共进行了 4 个层次的分析,应变量均为某个土壤样本的某个物种萌出幼苗数量。完整模型的固定效应为:(1)大陆和岛屿,模型固定效应包括木质化(木本植物 vs. 草本植物)、片段化(大陆 vs. 岛屿)、土壤层(土壤上层 vs. 土壤下层)、季节(冬季 vs. 春季),以及木质化与其他项之间的交互作用。(2)仅岛屿,固定效应包括木质化、土壤层、季节、边缘梯度、隔离度(岛屿距大陆的最小距离)、岛屿面积、以及木质化与其他项之间的交互作用。(3)岛屿上的木本和草本植物,包括土壤层、季节、边缘梯度、隔离度和岛屿面积。(4)岛屿上的不同耐阴性木本植物,固定效应包括耐阴性(耐阴植物 vs. 不耐阴植物)、土壤层、季节、边缘梯度、隔离度和岛屿面积。上述 4 个层次的模型中,随机效应均为物种、取样区(即岛屿,对于第一个模型,还包括大陆),以及嵌套在取样区内的取样点(即 20 m×20 m 样方)。模型选择使用向后剔除(backward elimination)。初始模型为完整模型,通过剔除某一个因素后,比较模型 AICc 值的变化,若该值减少 2 及以上,表明模型间有显著差异,此时剔除该因素,否则保留。所有运算在 R 3.1.0 软件中进行^[25]。

2 结果

316 个土壤样本共萌发出幼苗 1422 株,隶属于 29 科、40 属、41 种。其中,木本植物 13 种 1024 株,草本物种 28 种 398 株;耐阴植物 12 种,不耐阴植物 29 种。蔷薇科植物幼苗最多,共 849 株,占幼苗总个体数的 59.7%,其中最多的为金樱子 (*Rosa laevigata*) 和山莓 (表 2)。29 个岛屿和大陆样地有 111 个物种,其中草本 24 种,木本 87 种 (乔木 34 种,灌木 52 种,木质藤本 1 种)。这包括以往幼苗调查记录的木本植物中不耐阴幼苗有 21 种,耐阴种有 30 个。样地内的幼苗则以耐阴灌木最多,不耐阴乔木次之。土壤种子库和地上植物群落共有种类 22 个,两者间 Jaccard 相似性系数为 0.169。冬、春季节土壤种子库萌出幼苗间 Jaccard 相似性指数为 0.585。冬、春季节土壤种子库萌出幼苗组成中,草本植物的 $\rho = 0.59$ ($P < 0.001$),木本植物的 $\rho = 0.87$ ($P < 0.001$)。土壤上、下层萌出幼苗间 Jaccard 相似性指数为 0.690。土壤上、下层种子库萌出幼苗组成中,草本植物的 $\rho = 0.8$ ($P < 0.001$),木本植物的 $\rho = 0.93$ ($P < 0.001$)。

表 2 千岛湖地区次生马尾松林内土壤种子库萌出幼苗组成概况

Table 2 General information of the composition of seedlings germinated from the soil seed bank in the secondary Masson pine forest in Thousand Island Lake region

科名 Family	种名 Species	多度 Abundance	耐阴性 Shade tolerance	木质化 Woodiness
蔷薇科 Rosaceae	金樱子 <i>Rosa laevigata</i>	535	不耐阴	木本
蔷薇科 Rosaceae	山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>	312	不耐阴	木本
椴树科 Tiliaceae	田麻 <i>Corchoropsis tomentosa</i>	98	不耐阴	草本
杜鹃花科 Ericaceae	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	82	不耐阴	木本
马鞭草科 Verbenaceae	牡荆 <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>	36	不耐阴	木本
菊科 Compositae	鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	35	不耐阴	草本
莎草科 Cyperaceae	香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	35	不耐阴	草本
榆科 Ulmaceae	山油麻 <i>Trema cannabina</i> var. <i>dielsiana</i>	31	不耐阴	木本
商陆科 Phytolaccaceae	垂序商陆 <i>Phytolacca americana</i>	28	不耐阴	草本
禾本科 Gramineae	牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	25	不耐阴	草本
禾本科 Gramineae	马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	22	不耐阴	草本
爵床科 Acanthaceae	爵床 <i>Rostellularia procumbens</i>	20	耐阴	草本
茄科 Solanaceae	白英 <i>Solanum lyratum</i>	18	耐阴	草本
菊科 Compositae	黄鹌菜 <i>Youngia japonica</i>	17	不耐阴	草本
大戟科 Euphorbiaceae	地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	17	不耐阴	草本
伞形科 Umbelliferae	积雪草 <i>Centella asiatica</i>	17	不耐阴	草本
菊科 Compositae	野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i>	12	耐阴	草本
金缕梅科 Hamamelidaceae	檣木 <i>Loropetalum chinense</i>	10	耐阴	木本
茄科 Solanaceae	龙葵 <i>Solanum nigrum</i>	10	不耐阴	草本
玄参科 Scrophulariaceae	阿拉伯婆婆纳 <i>Veronica persica</i>	9	不耐阴	草本
马鞭草科 Verbenaceae	豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	8	耐阴	木本
大戟科 Euphorbiaceae	铁苋菜 <i>Acalypha australis</i>	6	不耐阴	草本
菊科 Compositae	一年蓬 <i>Erigeron annuus</i>	5	不耐阴	草本
罂粟科 Papaveraceae	博落回 <i>Macleaya cordata</i>	4	不耐阴	草本
远志科 Polygalaceae	狭叶香港远志 <i>Polygala hongkongensis</i>	4	耐阴	草本
菊科 Compositae	苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	3	不耐阴	草本
松科 Pinaceae Lindl.	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	3	不耐阴	木本
苋科 Amaranthaceae	喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	3	不耐阴	草本
蔷薇科 Rosaceae	石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	2	耐阴	木本
菊科 Compositae	藿香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	2	不耐阴	草本

续表

科名 Family	种名 Species	多度 Abundance	耐阴性 Shade tolerance	木质化 Woodiness
景天科 Crassulaceae	费菜 <i>Sedum aizoon</i>	2	不耐阴	草本
茜草科 Rubiaceae	栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	2	耐阴	木本
百合科 Liliaceae	阔叶山麦冬 <i>Liriope platyphylla</i>	1	耐阴	草本
唇形科 Labiatae	印度黄芩 <i>Scutellaria indica</i>	1	耐阴	草本
大戟科 Euphorbiaceae	乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	1	不耐阴	木本
冬青科 Aquifoliaceae	冬青 <i>Ilex chinensis</i>	1	耐阴	木本
藜科 Chenopodiaceae	地肤 <i>Kochia scoparia</i>	1	不耐阴	草本
毛茛科 Ranunculaceae	毛茛 <i>Ranunculus japonicus</i>	1	不耐阴	草本
葡萄科 Vitaceae	乌藨莓 <i>Cayratia japonica</i>	1	不耐阴	草本
山茶科 Theaceae	格药柃 <i>Eurya muricata</i>	1	耐阴	木本
石竹科 Caryophyllaceae	球序卷耳 <i>Cerastium glomeratum</i>	1	不耐阴	草本

广义线性混合效应模型结果显示:对于岛屿和大陆不同土层土壤,土壤下层种子数量低于上层。另外,大陆土壤木本植物种子比例较岛屿土壤高(表3)。对于岛屿,土壤下层种子数量低于上层,随边缘梯度增大,土壤种子数量下降,尤其是草本植物种子(表4)。对于不同功能群的分析也发现:木本植物种子数量随土壤层次加深而下降;而草本植物种子数量除了随土壤层次加深而下降外,还随边缘梯度增大而下降(表5)。木本植物中,耐阴植物种子数量明显低于不耐阴植物,且耐阴植物种子数量随土层加深的降幅更大(表6)。同时,也发现岛屿面积、形状指数、隔离度等对岛屿土壤种子的影响不显著。

表3 岛屿与大陆土壤种子库组成影响因素的广义线性混合效应结果

Table 3 Results of generalized linear mixed models for the factors effects on the soil seed bank compositions of the islands and mainland

变量 Variate	效应 Effect	95%置信区间 95% Confidence interval	P
木质化(木本) Woodiness (woody)	0.53	-0.53—1.73	0.38
土层(下层) Soil layer (lower layer)	-0.65	-0.91—-0.39	<0.001
季节(冬季) Season (winter)	-0.09	-0.36—0.15	0.54
片段化(大陆) Fragmentation (mainland)	-0.79	-2.23—0.4	0.21
木质化(木本) × 土层(下层) Woodiness (woody) × soil layer (lower layer)	-0.15	-0.52—0.24	0.44
木质化(木本) × 季节(冬季) Woodiness (woody) × season (winter)	0.08	-0.25—0.43	0.71
木质化(木本) × 片段化(大陆) Woodiness (woody) × fragmentation (mainland)	1.36	0.51—2.17	0.003

表中的效应表示同一因子不同层次间的差异及不同因子间相互关系。例如“木质化(木本)”的效应值是0.53。其中,木质化分为木本和草本两类,“木质化(木本)”表示:以草本植物为参照,木本植物的种子数量高0.53倍。而对于交互作用,例如“木质化(木本) × 片段化(大陆)”的效应值为1.36。其中,木质化分为木本和草本两类;片段化包括大陆和岛屿两类。“木质化(木本) × 片段化(大陆)”表示:以岛屿的木本植物与草本植物种子数量差异为参照,大陆的木本植物与草本植物种子数量差异大1.36倍。 $P < 0.05$ 表示效应显著, $P < 0.001$ 表示效应极显著

表4 岛屿土壤种子库群落水平组成的广义线性混合效应结果

Table 4 Results of generalized linear mixed models for the community level soil seedling bank compositions of the islands

变量 Variate	效应 Effect	95%置信区间 95% Confidence interval	P
木质化(木本) Woodiness (woody)	0.63	-0.48—1.74	0.27
土层(下层) Soil layer (lower layer)	-0.75	-0.92—0.6	< 0.001
季节(冬季) Season (winter)	-0.08	-0.29—0.12	0.49
边缘梯度 Edge gradient	-0.33	-0.49—-0.16	< 0.001
岛屿面积 Island area	0.13	-0.14—0.44	0.33

续表

变量 Variate	效应 Effect	95%置信区间 95% Confidence interval	P
隔离度 Isolation	0.04	-0.2—0.23	0.8
木质化(木本)×边缘梯度 Woodiness (woody) × edge gradient	0.33	0.1—0.49	< 0.001
木质化(木本)×隔离度 Woodiness (woody) × isolation	-0.03	-0.17—0.12	0.78

分类变量的效应解释见表1注。对于方向性分类变量和连续变量,例如边缘梯度的效应值为-0.33,表示边缘梯度每增大1,其效应值增大-0.33倍,也就是下降0.33倍。对于交互作用,例如“木质化(木本)×边缘梯度”的交互作用为0.33,表示边缘梯度每增大1,木质化(木本)的效应值增大0.33倍。 $P<0.05$ 表示效应显著, $P<0.001$ 表示效应极显著

表5 岛屿土壤种子库木本和草本植物种子组成的广义线性混合效应结果

Table 5 Results of generalized linear mixed models for the composition of woody and herbaceous seeds in the island soil seed banks

变量 Variate		效应 Effect	95%置信区间 95% Confidence interval	P
木本植物 Woody plant	土层(下层) Soil layer (lower layer)	-0.81	-1.1—-0.57	< 0.001
	岛屿面积 Island area	0.2	-0.09—0.47	0.13
	隔离度 Isolation	0.08	-0.12—0.26	0.43
变量 Variate		效应 Effect	95%置信区间 95% Confidence interval	P
草本植物 Herbaceous plant	土层(下层) Soil layer (lower layer)	-0.72	-0.97—-0.48	< 0.001
	季节(冬季) Season (winter)	-0.06	-0.31—0.22	0.67
	边缘梯度 Edge gradient	-0.27	-0.49—-0.05	0.03
	岛屿形状指数 Island shape index	0.13	-0.32—0.49	0.49
	隔离度 Isolation	0.07	-0.24—0.28	0.55

效应项含义解释见表3和表4注; $P<0.05$ 表示效应显著, $P<0.001$ 表示效应极显著

表6 岛屿不同耐阴性木本植物种子组成的广义线性混合效应结果

Table 6 Results of generalized linear mixed models for the different shade tolerance woody plant seeds in island soil seed banks

变量 Variate	效应 Effect	95%置信区间 95% Confidence interval	P
耐阴性(不耐阴) Shade tolerance (shade intolerant)	3.59	1.58—5.46	<0.001
土层(下层) Soil layer (lower layer)	-2.85	-3.75—-1.67	<0.001
季节(冬季) Season (winter)	0.64	-0.38—1.64	0.15
岛屿面积 Island area	0.21	-0.08—0.46	0.11
边缘梯度 Edge gradient	-0.38	-0.77—0.08	0.14
耐阴性(不耐阴)×土层(下层) Shade tolerance (shade intolerant) × soil layer (lower layer)	2.15	1.08—3.17	< 0.001
耐阴性(不耐阴)×季节(冬季) Shade tolerance (shade intolerant) × season (winter)	-0.74	-1.64—0.33	0.16
耐阴性(不耐阴)×边缘梯度 Shade tolerance (shade intolerant) × edge gradient	0.36	-0.04—0.79	0.08

效应项含义解释见表3和表4注; $P<0.05$ 表示效应显著, $P<0.001$ 表示效应极显著

3 讨论

千岛湖次生马尾松林内,取样土壤的萌发实验结果提示:土壤种子库组成大多为不耐阴木本和草本植物,而木本耐阴植物种类较少。这可能是因为片段化次生马尾松林的边缘面积比例大,光照等资源充足,较适合不耐阴植物和草本植物生存。该结果与片段化成熟森林土壤种子库的研究结果多不一致^[20],而与演替早中期阶段森林种子库的研究结果较为符合^[26]。同时,土壤种子库与地上植物群落的共有种类少,两者的相似性

很低,Jaccard 系数仅 0.169,该结果表明对于地上主要植被层的物种组成,土壤种子库中的植物种类不能与之相对应。该结果与我国亚热带其他地区马尾松林土壤种子库的研究结果相似^[27]。提示土壤种子库可能更多的积累了过去群落中的种类或外界扩散进入的种类。

冬、春季土壤种子库物种组成差异不大,有可能是由于土壤种子库中大多数植物种子并非短期休眠种子植物,而多为干扰敏感植物^[28](ruderal species,表 2),即需要对土壤进行干扰后种子才能萌发的植物。这类植物种子可在土壤中休眠较长时间,当土壤遇到翻动或者土壤表面光照或温度剧烈变化时,才能解除其休眠,进入萌芽阶段^[29]。

本研究发现土壤种子库上、下层的组成较一致,提示过去不同时间段内的种子雨组成差异可能并不大。种子扩散后,掉落到土壤表面,若未遇到合适萌发条件,种子可在自身重力、动物活动和降水等作用下,进入土壤深处并休眠。另外还发现土壤种子库上层(2 cm 厚)所含的有活力种子数大于土壤下层(3 cm 厚),即使土壤下层样本含有更多的土壤量。这可能与种子沉积时间有关,下层种子在土壤中沉积时间较长,失活比例较大^[30-31]。另一方面,与不耐阴植物相比,萌出耐阴植物种子数量较小,且主要集中在土壤上层,这可能是由于千岛湖岛屿上的马尾松林还是先锋群落,处于群落演替早期阶段,耐阴植物进入群落时间较晚,近期才有一定的种子产量;也可能是由于耐阴植物种子休眠时间较短,难以进入土壤下层^[32]。

大陆土壤种子库较岛屿的萌出木本植物种子比例更高,估计由于大陆受边缘效应影响较小,光照等资源水平较低,不利于草本植物生存,因此木本植物种子比例高。

对于岛屿上的马尾松林,发现草本植物种子数量随边缘梯度增大而减少,表明离岛屿边缘近的地方土壤含有更多的草本植物种子,而岛屿内部土壤中含有的草本植物种子较少。该格局的形成原因:一方面可能是由于草本植物多为不耐阴(阳性)植物,其成体多分布在岛屿边缘附近光照等资源比较充足的位置,种子易扩散到岛屿边缘,但由于扩散限制,较难扩散到岛屿内部^[33];同时,草本植物种子也可能来源于岛屿外部,经由风力传播而扩散到岛屿边缘,而由于植被的阻挡,较难进入岛屿内部^[34]。另一方面,即使植物种子扩散到达岛屿内部,由于岛屿内部土壤可能较为潮湿,病原微生物较多,不适合草本植物种子存活,进一步降低了岛屿内部土壤中的草本植物种子数量^[35]。

千岛湖次生马尾松林内的土壤种子库组成主要是不耐阴木本植物和草本植物等演替早期植物种类,且与现阶段主要植物群落组成的差异巨大。千岛湖岛屿森林主要层次(乔木层和灌木层)中的物种(约 84.88%)大多并不出现在土壤种子库中,表明该森林土壤种子库可能主要是反映群落过去或者非主要群落(如木质不耐阴小灌木和草本植物)的情况。地上主要层次植物的进一步生长,大量到达繁殖阶段并产生种子后,才可能影响土壤种子库组成,从而作用于该类型森林的演替。

致谢:浙江省淳安县新安江开发总公司对本研究给予支持,浙江大学余晶晶、骆杨青、严承田帮助野外实验,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] Roberts H A. Seed banks in soil. *Advances in Applied Biology*, 1981, 6: 1-55.
- [2] 赵萌萌, 许志信. 内蒙古乌兰察布西部温性荒漠草地土壤种子库初探. *中国草地*, 2000, (2): 46-48.
- [3] Harper J L. *Population Biology of Plant*. London and New York: Academic Press, 1977, 256-263.
- [4] 刘济明. 茂兰喀斯特森林中华蚊母树群落土壤种子库动态初探. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 366-374.
- [5] Wilcove D S, Mclellan C H, Dobson A P. Habitat fragmentation in the temperate zone // Soulé M, Ed. *Conservation Biology*. Sunderland, MA: Sinauer, 1986, 237-256.
- [6] Lindenmayer D B, Fischer J. *Habitat Fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis*. Washington DC: Island Press, 2006.
- [7] Kapos V, Wandelli E, Camargo J L, Ganade G. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonia // Laurance W F, Moritz C Jr, eds. *Tropical Forest Remnants*. Chicago: The University of Chicago Press. 1997, 33-44.

- [8] Girão L C, Lopes A V, Tabarelli M, Bruna A E. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS One*, 2007, 2(9): e908.
- [9] Ortiz-Pulido R, Laborde J, Guevara S. Fruit-eating habits of birds in a fragmented landscape: Implications for seed dispersal. *Biotropica*, 2000, 32: 473-488.
- [10] 陈灵芝. 中国生物多样性——现状及保护对策. 北京: 科学出版社, 1993.
- [11] 吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980.
- [12] 周政贤. 中国马尾松. 北京: 中国林业出版, 2001.
- [13] Yu M J, Hu G, Feeley J K, Wu J G, Ding P. Richness and composition of plants and birds on land-bridge islands: effects of island attributes and differential responses of species groups. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(6): 1124-1133.
- [14] 徐高福. 千岛湖国家森林公园针叶林阔叶化改造技术探讨. 中南林业调查规划, 2005, 24(1): 19-21.
- [15] 苏晓飞, 袁金凤, 胡广, 徐高福, 于明坚. 千岛湖陆桥岛屿植物群落结构的边缘效应. 应用生态学报, 2014, 25(1): 77-84.
- [16] Hu G, Feeley K J, Yu M J. Habitat fragmentation drives plant community assembly processes across life stages. *PLoS One*, 2016, 11(7): e0159572.
- [17] 丰炳财, 徐高福. 生态景观林分改造工程建设理论与千岛湖区实践研究. 华东森林经理, 2006, 20(2): 9-13.
- [18] 田云, 金毅, 王志平, 苏晓飞, 胡广, 徐礼根, 于明坚. 千岛湖岛屿马尾松林不同耐阴性植物幼苗动态研究. 浙江大学学报: 理学版, 2016, 43(4): 426-435.
- [19] 王丽艳, 刘光正, 岳军伟, 龙蔚, 金洪平, 杨桦. 马尾松改造林分多样性及种子雨与土壤种子库. 福建林业科技, 2016, 43(1): 1-8.
- [20] 宋瑞生, 于明坚, 李铭红, 陈卫新, 姜云飞, 闻小清. 片断化常绿阔叶林的土壤种子库及天然更新. 生态学报, 2008, 28(6): 2554-2562.
- [21] 尹华军, 程新颖, 赖挺, 林波, 刘庆. 川西亚高山 65 年人工云杉林种子雨、种子库和幼苗定居研究. 植物生态学报, 2011, 35(1): 35-44.
- [22] 李国旗, 李淑君, 蒙静, 武东波. 土壤种子库研究方法评述. 生态环境学报, 2014, 22(10): 1721-1726.
- [23] Hall D B. Zero-inflated Poisson and binomial regression with random effects: a case study. *Biometrics*, 2000, 56(4): 1030-1039.
- [24] Hadfield J D. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *Journal of Statistical Software*, 2010, 33(2): 1-22.
- [25] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2016.
- [26] 熊利民, 钟章成, 李旭光, 汪莉. 亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(3): 249-257.
- [27] 陈颖颖, 潘萍, 吴自荣, 欧阳勋志. 飞播马尾松林土壤种子库组成特征及其自然恢复潜力. 江西农业大学学报, 2016, 38(1): 1-8.
- [28] Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 1977, 111(982): 1169-1194.
- [29] Fenner M, Thompson K. *The Ecology of Seeds*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2005.
- [30] Donelan M, Thompson K. Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biological Conservation*, 1980, 17(4): 297-311.
- [31] Milberg P. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*, 1995, 72(1): 3-13.
- [32] 张玲, 方精云. 太白山土壤种子库储量与物种多样性的垂直格局. 地理学报, 2004, 59(6): 880-888.
- [33] 渠春梅, 韩兴国, 苏波. 片断化森林的边缘效应与自然保护区的设计管理. 生态学报, 2000, 20(1): 160-167.
- [34] Lin L X, Cao M. Edge effects on soil seed banks and understory vegetation in subtropical and tropical forests in Yunnan, SW China. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(4): 1344-1352.
- [35] Thompson S, Levin S, Rodriguez-Iturbe I. Linking plant disease risk and precipitation drivers: a dynamical systems framework. *The American Naturalist*, 2013, 181(1): E1-E16.