

海南霸王岭陆均松天然更新土壤种子库研究

吴春燕¹, 许洋瑜², 陈永富^{1*}, 陈巧¹, 洪小江², 韩文涛², 李晓成²

(1. 中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091; 2. 海南霸王岭国家级自然保护区, 海口 572722)

摘要: [目的]了解自然条件下陆均松(*Dacrydium pierrei* Hickel)土壤种子库的组成和时空动态,揭示其天然林更新机制。[方法]从2014年4月开始,对海南霸王岭陆均松土壤种子库种子数量、成分类型、时空动态进行为期3年的观测,用地统计学等方法分析其与环境因子的关系。[结果](1)陆均松土壤种子库中完好种子、霉烂种子、空心种子、缺损种子占种子库种子总数的比例分别为0.48%、45.55%、29.68%、24.30%;(2)距母树不同距离所含种子数量与距离呈反“J”形曲线递减关系;(3)土壤种子库种子具有明显的空间格局;(4)种子数量垂直分布特征为:枯落物层(87.78%)>0~5 cm层(11.01%)>6~10 cm层(1.20%),0~5 cm土壤层种子分布急剧减少,至6~10 cm层几乎没有种子分布;(5)土壤种子库无活力种子的数量和比例都较高,最高的100%,有活力种子数量少且萌发率低(14%),种子寿命不到1 a。[结论]土壤种子库的上述特征表明:陆均松具有极大的天然更新障碍,陆均松土壤种子库完好种子数量少,种子质量差、萌发能力弱、寿命较短,种子大量集中在枯落物层,无法与土壤有足够的接触从而降低萌发率。

关键词:陆均松;土壤种子库;森林更新;种子寿命;霸王岭

中图分类号:S718.54

文献标识码:A

文章编号:1001-1498(2018)02-0083-09

Study on Soil Seed Bank of *Dacrydium pierrei* Natural Regeneration in Bawangling, Hainan, China

WU Chun-yan¹, XU Yang-yu², CHEN Yong-fu¹, CHEN Qiao¹,
HONG Xiao-jiang², HAN Wen-tao², LI Xiao-cheng²

(1. Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2. Hainan Bawangling National Nature Reserve, Haikou 572722, Hainan, China)

Abstract: [Objective] Understanding the composition, temporal and spatial dynamics of soil seed bank under natural conditions is important for revealing the mechanism of natural forest regeneration. [Method] The seed amount, type, temporal and spatial dynamics of soil seed bank of *Dacrydium pierrei* in Bawangling, Hainan were observed for 3 years by geostatistics and other methods. The relationship between seed amount, type, temporal and spatial dynamics and environmental factors was analyzed. [Result] (1) The proportions of sound seeds, mildewy seeds, hollow seeds, defective seeds in the soil seed bank of *Dacrydium pierrei* were 0.48%, 45.55%, 29.68%, and 24.30% respectively. (2) The amount of seed followed a reversed 'J' shape curve decreasing relationship with the distance from mother trees. (3) The seed of soil seed bank has obvious spatial pattern. (4) The pattern of vertical distribution of seed amount was litter layer (87.78%) > 0-5 cm layer (11.01%) > 6-10 cm layer (1.2%), the distribution amount showed a sharp decrease in 0-5 cm layer, there was almost no seed to be distributed to the 6-10 cm layer. (5) The amount and ratio of non-viable seeds was higher, reaching up to 100%, the amount of vi-

收稿日期:2017-06-15

基金项目:国家自然科学基金项目(31270678)

作者简介:吴春燕(1989—),女,四川宜宾人,博士,主要从事森林天然更新研究。

* 通讯作者:陈永富,男,研究员,主要从事森林天然更新和遥感在林业上的应用研究. E-mailaddress:chenyf@caf.ac.cn

able seeds was small, the germination rate was as low as 14%, and the seeds lifespan of *D. pierrei* in the seed bank is less than one year. [**Conclusion**] The characteristics of soil seed banks show it is very difficult for *D. pierrei* to complete natural regeneration.

Keywords: *Dacrydium pierrei*; soil seed bank; forest regeneration; seed longevity; Bawangling

土壤种子库指一定体积土壤表面和土壤中有活力的、休眠及未休眠种子的总和^[1-2],是森林种群定居、生存、繁衍、植物群落天然更新的物质基础^[3-4]。土壤种子库种子的数量、质量、时空动态格局及萌发过程对森林更新都具有重要影响^[5-6],种子库种子的数量、生命力、萌发和幼苗生长环境条件均是森林天然更新的关键因子^[7-9],土壤种子库与植物群落的组成结构具有相互作用^[4,10]。此外,土壤种子库的空间分布也反应植被恢复的潜力^[11]、植物的分布、土壤性质和土壤侵蚀程度^[12]。

土壤种子库的研究始于20世纪30年代。国外有关研究主要集中在探讨不同坡度土壤种子库的种子萌发、幼苗生长状态^[13-14],土壤种子库在植被恢复中的作用^[15]和土壤种子库种子的组成、脱水性、活力持久性^[16-18],种子活力与环境的关系^[19]及种子库与土层厚度的关系等方面^[20]。国内相关研究多集中在不同种群、不同群落和不同地形的种子库研究等方面^[21-24]。优势树种的更新状况影响群落演替的发展方向。目前,对群落优势树种土壤种子库种子的数量、组成、时空动态格局进行系统分析的较少,从种子活力等特征系统阐述种子库与森林天然更新之间相关性的研究缺乏,开展相关研究具有重要的意义。

陆均松(*Dacrydium pierrei* Hickel)属罗汉松科(Podocarpaceae)陆均松属(*Dacrydium* Solander ex G. Forster)树种,分布于大洋洲和亚洲的中南半岛、东南亚等地^[25],是陆均松属分布于我国的唯一代表种,也是国家三级珍稀濒危植物^[26],现仅分布于海南省尖峰岭、霸王岭、吊罗山等热带山地雨林中^[27-28,33-34]。陆均松是优良树种^[29],有保持水土、防风固沙等功能,也是海南热带雨林陆均松群落的优势树种^[30]。自20世纪60年代以来,海南岛森林受过度砍伐和台风等外力的严重破坏^[31],使陆均松天然林面积逐渐减小,林分品质日益变差,幼苗天然更新十分困难^[32],不仅严重影响其生存和发展,而且可能在中国灭绝。本文以海南霸王岭国家级自然保护区的陆均松为研究对象,研究不同陆均松母树、不同年度、不同位置的土壤种子库,探索陆均松土壤

种子库的组成、时空分配格局、种子活力和寿命等特征,为海南岛霸王岭陆均松天然更新障碍机制研究提供科学基础支持。

1 研究对象与样地选择

霸王岭国家级自然保护区中有维管束植物220科967属2213种,其中,蕨类植物36科73属131种,裸子植物5科8属13种,被子植物179科886属2069种。属于国家一级重点保护的有海南苏铁(*Cycas hainanensis* C. J. Chen)、坡垒(*Hopea hainanensis* Merr. et Chun)等2种,国家二级重点保护的有蕉木(*Oncodostigma hainanense* (Merr.) Tsiang et P. T. Li)、油丹(*Alseodaphne hainanensis* Merr.)、海南风吹楠(*Horsfieldia hainanensis* Merr.)、蝴蝶树(*Heritiera parvifolia* Merr.)等18种,《中国植物红皮书》所列的三级濒危植物有粘木(*Ixonanthes chinensis* Champ.)、鸡毛松(*Podocarpus imbricatus* Bl.)、陆均松3种^[34-35]。

陆均松常绿乔木,雌雄异株,雄球花穗状;雌球花生枝顶或近枝顶,种子坚果状。花期3—4月,种子10—11月成熟。每千克种子约5~6万粒。不耐荫,喜温暖、湿润。幼树适于阳光下生长^[36]。

于2014年4月,按照11个径级组(M_1 :胸径 $1 < 40$ cm, M_2 : 40 cm \leq 胸径 $2 < 50$ cm, M_3 : $50 \leq$ 胸径 $3 < 60$ cm, M_4 : 60 cm \leq 胸径 $4 < 70$ cm, M_5 : 70 cm \leq 胸径 $5 < 80$ cm, M_6 : 80 cm \leq 胸径 $6 < 90$ cm, M_7 : 90 cm \leq 胸径 $7 < 100$ cm, M_8 : 100 cm \leq 胸径 $8 < 110$ cm, M_9 : 110 cm \leq 胸径 $9 < 120$ cm, M_{10} : 120 cm \leq 胸径 $10 < 130$ cm, M_{11} : 130 cm \leq 胸径 11),每个径级组随机抽取不少于3株母树的原则,在研究区域(经调查,该区域有陆均松雌树121株)选定35株生长良好的陆均松雌树作为研究母树,母树分布见图1。

以母树为中心,设置调查样地(20 m \times 20 m),调查母树及群落特征,调查结果见表1。

2 研究方法

2.1 土壤种子库样方设置

以母树为中心的东、西、南、北4个方向设置土

壤种子库样方,样方间距 1 m,最远距离 10 m,每个距离设置母树不少于 3 株,母树按样方距离、径级组的分布见表 2。

土壤种子库样方 20 cm × 20 cm,共设置样方 140 个。由于本研究是将土壤种子库样方内的枯落物及土壤全部取出带回实验室,不宜当年再次取样。因此,采用平行法,在 4 月样方的左右两侧相隔 10 cm 处设置 9 月和 12 月的样方,大小与 4 月的样方相同(图 2)。

2.2 土壤种子库种子采集

根据陆均松开花、结种、种子成熟及种子下落特点,确定 3 个种子库样方调查时间,即每年 4 月(开花之后)、9 月(种子成熟之前)、12 月(种子成熟期之后)。每个土壤种子库样方分 3 层分别采集种子:

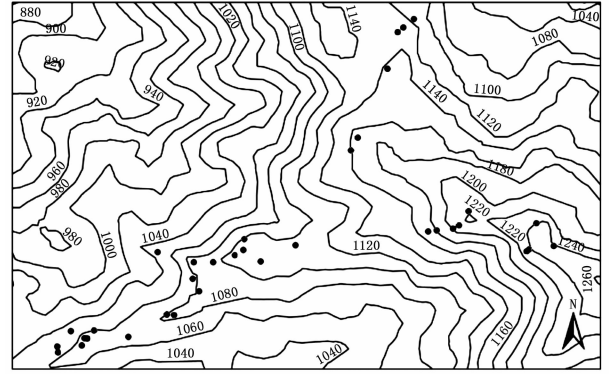


图 1 陆均松母树分布图

Fig. 1 Mother tree distribution of *Dacrydium pierrei*

即枯落物层、土壤一层(0 ~ 5 cm)和土壤二层(6 ~ 10 cm)。

表 1 陆均松母树及群落特征基本情况

Table 1 The basic situation of mother tree and community characteristics of *Dacrydium pierrei*

径级组 Diameter class	株数 Number /株	平均海拔 Average elevation/m	坡向 Aspect	平均坡度 Average slope / (°)	平均胸径 Average DBH/cm	平均树高 Average height/m	平均冠幅 Average crown diameter / (m × m)	平均郁闭度 Average canopy density	平均盖度 Average coverage/%
M ₁	3	1 141.0	西北	25 ± 7	29 ± 8	22 ± 10	4.0 ± 3.5	0.80	乔 80 灌 70 草 40
M ₂	3	1 125.4	东北	6 ± 3	43 ± 16	24 ± 12	3.0 ± 4.0	0.75	乔 75 灌 70 草 40
M ₃	3	1 132.1	北	24 ± 7	56 ± 25	20 ± 8	5.0 ± 7.0	0.90	乔 90 灌 70 草 40
M ₄	3	1 120	北	11 ± 6	63 ± 21	18 ± 8	8.0 ± 7.0	0.80	乔 90 灌 60 草 40
M ₅	3	1 170	东北	19 ± 5	80 ± 16	20 ± 10	8.0 ± 10.0	0.75	乔 90 灌 60 草 30
M ₆	3	1 130	南	20 ± 10	84 ± 19	28 ± 9	9.0 ± 10.0	0.90	乔 90 灌 70 草 30
M ₇	4	1 190	西	15 ± 8	95 ± 45	19 ± 7	12.0 ± 11.0	0.80	乔 90 灌 60 草 40
M ₈	3	1 221	东	8 ± 2	103 ± 53	23 ± 5	10.0 ± 13.0	0.90	乔 70 灌 20 草 10
M ₉	4	1 090	西	6 ± 3	111 ± 52	24 ± 10	9.0 ± 12.0	0.90	乔 90 灌 60 草 30
M ₁₀	3	1 200	北	17 ± 5	119 ± 41	22 ± 9	13.0 ± 9.0	0.80	乔 90 灌 60 草 40
M ₁₁	3	1 224	北	21 ± 9	138 ± 32	16 ± 8	7.0 ± 11.0	0.70	乔 90 灌 70 草 30

表 2 土壤种子库样方设计方案

Table 2 Quadrat design scheme of soil seed bank

距母树距离 Distance /m	陆均松母树径级组 Diameter class of mother tree of <i>Dacrydium pierrei</i>										
	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄	M ₅	M ₆	M ₇	M ₈	M ₉	M ₁₀	M ₁₁
1	●	√	*	*	●	√	*	●	√	*	●
2	*	●	√	*	*	●	√	*	●	√	*
3	√	*	●	√	*	*	●	√	*	●	√
4	●	√	*	●	√		√	●	√	*	●
5	*	●	√	*	●	√	●	*	●	√	*
6	√	*	●	√	*	●	√		√	●	√
7	●	√	*	●	√	*	●	√	●	*	●
8	*	●	√	*	●	√	*	●	√	*	*
9	*	*	●	√	*	●	√	*	●	√	*
10	√		*	●	√	*	√	*	●	√	√

注:√代表 2014 年样方分布;●代表 2015 年样方分布;*代表 2016 年样方分布。

Note: √ represent sample distribution in 2014; ● represent sample distribution in 2015; * represent sample distribution in 2016.

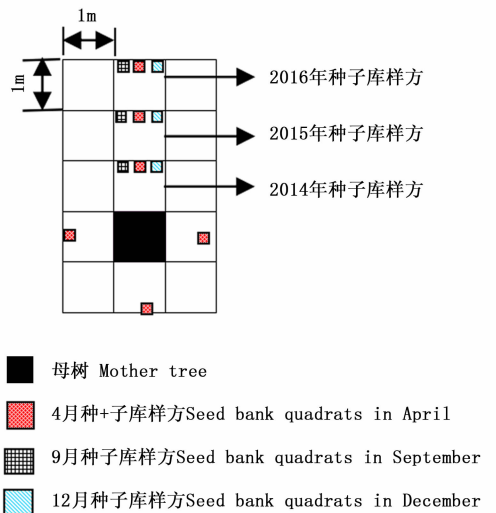


图 2 种子库试验样方布设示意图

Fig. 2 Sketch map of test plot of seed bank

在参照相关研究的基础上^[10],将 140 个样方按 3 个层次分别取土带回实验室,经 1 mm 孔筛子滤去杂物与石头,将样方枯落物层、0~5 cm 层和 6~10 cm 层分别进行筛选,并将陆均松种子取出。记录各层种子总粒数,按完好种子、空心种子(种子外表完整但已空心)、霉烂种子(易破碎)、缺损种子(不完整) 4 类及不同土层分别进行记录^[32]。

2.3 土壤种子库种子活力测定

采用四唑染色法测定种子活力。四唑染色溶液的制备:称 1 g 2,3,5-三苯四唑氯化物(TrC),加重蒸水 100 mL (pH 值 6.5~7.0),即为染色溶液。植物种子用自来水冲洗干净,浸泡 2 h 后,吸干种子表面水分,将种子横切但不断裂,放入四唑染色溶液中,在 35~40℃ 温箱内染色 2 h,然后从四唑溶液中取出种子在放大镜下观察,着色种子为有生活力的种子^[23,37-38]。

2.4 种子萌发实验

采用培养皿萌发法于室温下(10~18℃)进行发芽测定^[39]。首先将试验器材和种子用 0.5% KMnO₄ 溶液消毒 3~5 min,然后用蒸馏水充分洗净至无色。把种子均匀地点播于垫 2 层滤纸、直径 9 cm 的培养皿中,喷 1~2 次 KNO₃,待滤纸上的水快蒸发完时补水,在滤纸损坏或被杂物堵住失去功能时更换滤纸,保持种子和滤纸清洁湿润。每日定时观察发芽情况,以胚根露出为发芽标准,连续 5 d 无发芽视为发芽结束。

2.5 种子寿命试验

于 12 月初从 35 棵母树上随机采取 1 000 粒完好种子,在陆均松林内设定 1 个 2 m×2 m 的种子培育样地,将种子均匀地播种于样地,从 1 月初开始,随机取种子 50 粒进行种子活力测定(四唑染色法),下月同一时间再随机取未测定种子进行活力测定,分别记录每月的活力种子数量,比较 1—12 月有活力种子数量的差异。

2.6 数据分析

采用 SPSS 16.0 软件对数据进行处理和分析。用地统计学方法^[40],研究不同母树种子库的空间分布特征,运用变异函数的主要参数块金值、基台值、尺度、空间结构比分析陆均松种子库的空间格局。变异函数式为:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2}E[Z(x) - Z(x+h)]^2 \quad (1)$$

式(1)中: $\gamma(h)$ 为变异函数; $Z(x)$ 为系统某属

性 Z 在空间位置 x 处的值, $Z(x+h)$ 为 Z 在 $x+h$ 处的值; $E[Z(x) - Z(x+h)]^2$ 是距离为 h 时的样本值方差的数学期望。由式(1)可得:

$$\gamma(h) = \frac{\sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i+h) - Z(x_i)]^2}{2N(h)} \quad (2)$$

式(2)中: $Z(x_i)$ 和 $Z(x_i+h)$ 分别为种子库种子数量在点 x_i 处和点 x_i+h 处的值; $N(h)$ 为样本对数; h 为空间距离。

3 结果与分析

3.1 土壤种子库组成

母树林下土壤种子库储量平均值存在明显差异。表 3 表明:土壤种子库中完好种子所占比例较低(0.48%)。取样种子库总数表现为 12 月 > 4 月 > 9 月,其完好种子、霉烂种子、空心种子、缺损种子占种子库种子总数的比例平均值分别为 0.48%、45.55%、29.68%、24.30%。在 12 月份取样中,陆均松完好种子比 9、4 月份的多,可能是因为陆均松种子在 9 月开始陆续下落,在 12 月种子下落高峰结束,此时,刚下落不久的种子部分存有活力,随时间的推移,存有活力的种子变成了霉烂、缺损等种子;4 月份的霉烂种子占种子总数的比例高于 9、12 月份,这与种子从母树下落在枯落物和土壤里的存留时间有关;4 月份的空心种子占种子总数的比例也高于 9、12 月份。

3.2 土壤种子库时空分布特征

3.2.1 土壤种子库总量的时空分布特征 由图 3 可知:种子集中落于距母树 1 m 的样方处,4、9、12 月份种子数量分别为 662、1 297、1 610 粒,占种子总数的 21%、35%、42%;其次是距母树 2 m 的样方处,4、9、12 月份种子数量分别为 622、545、468 粒,占种子总数的 20%、15%、12%;之后是 3 m 处,再次是 4 m 处。可见,随距母树距离的增加,土壤种子库种子数量总体呈减少的趋势,但也有部分存在差异,如 6 m 样方处的种子数量比 7 m 样方处的少,这与母树的冠幅有关。不同的冠幅,相同距离的落种数量有差异,进而影响土壤种子库种子的分布规律。陆均松种子分布大量集中在 10 m 范围内,这与大多数母树的冠幅在 10 m 以内密切相关(表 1)。

3.2.2 土壤种子库各组分的时空分布特征 由图 4 可知:完好种子、霉烂种子、空心种子、缺损种子数量均随距母树距离的增加而减小。在 4 月份,1 m 处

表3 土壤种子库数量平均值(平均值±标准差)及比例

Table 3 Number and proportion mean value of soil seed bank in *Dacrydium pierrei* (mean value ± standard deviation) (seeds · m⁻²)

取样时间 Time	组成 Composition				
	总量 Total	完好种子 Sound seeds	霉烂种子 Mildewy seeds	空心种子 Hollow seeds	缺损种子 Defective seeds
I	1 493.75 ± 154.98	0	781.25 ± 94.43 (52.30)	762.50 ± 102.08 (25.96)	337.50 ± 30.65 (21.74)
II	918.75 ± 292.13	6.25 ± 4.50 (0.68)	418.75 ± 161.87 (46.58)	375.00 ± 35.77 (29.95)	193.75 ± 47.54 (22.79)
III	1 662.50 ± 259.83	12.50 ± 4.43 (0.75)	631.25 ± 105.13 (37.77)	300.00 ± 93.81 (33.12)	462.50 ± 66.19 (28.36)
百分比/%	100	0.48	45.55	29.68	24.30

注: I代表4月份取样, II代表9月份取样, III代表12月份取样;表中数据为2014—2016年3年同月取样的平均值,括号内数据表示该类种子占土壤种子库总量的比例(%),下同。

Note: First sampling time of per year (April); second sampling time of per year (September); third sampling time of per year (December); the number in brackets indicates the proportion (%) of such seeds to the total amount of soil seed banks, The same below.

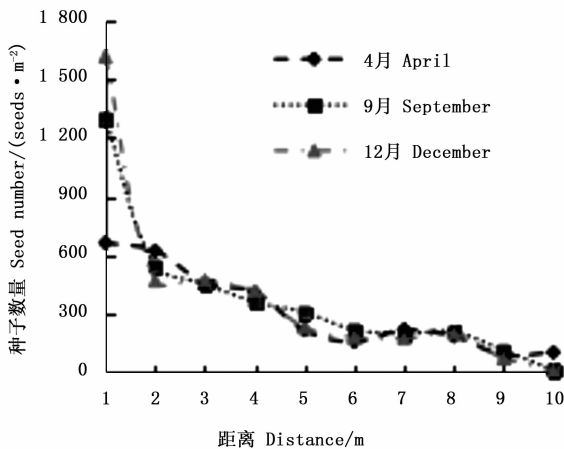


图3 土壤种子库种子水平分布

Fig. 3 Seed level distribution in soil seed bank

的霉烂种子 > 空心种子 > 缺损种子 > 完好种子; 2 m 处的空心种子 > 霉烂种子 > 缺损种子 > 完好种子; 到9 m 处,空心种子和缺损种子的数量接近。在9月份,1 m 处的空心种子 > 霉烂种子 > 缺损种子 > 完好种子;2 m 处的霉烂种子 > 空心种子 > 缺损种子 > 完好种子;该特征与4月份的不同,到8 m 处后,4类种子数量相似,接近于0。在12月份,1、2 m 处的霉烂种子 > 空心种子 > 缺损种子 > 完好种子,该特征与4、9月份的不同,到10 m 处时,4类种子数量相似,接近于0。

3.2.3 种子库各土层时空分布特征 由图5可知:4月份枯落物层的种子数量总体呈随距母树距离的增加而递减的趋势,但2 m 处(494粒)的种子略多

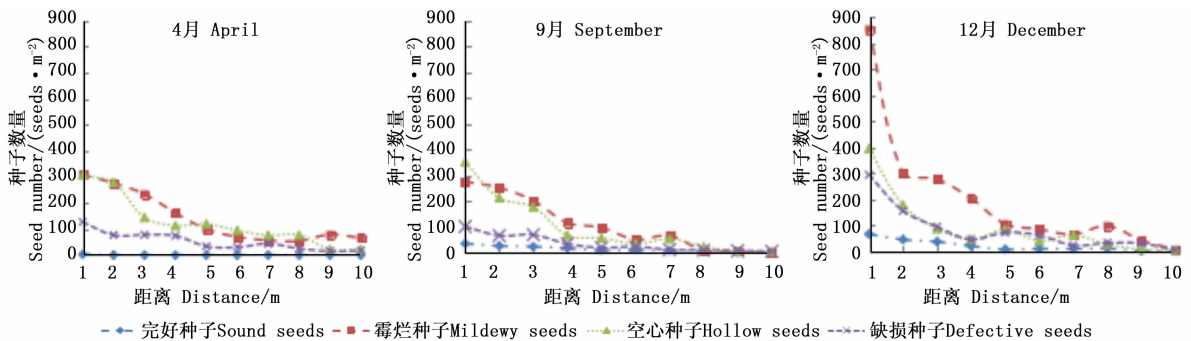


图4 土壤种子库种子组分分布

Fig. 4 Seed composition distribution in soil seed bank

表4 陆均松土壤种子库密度垂直分布(平均值±标准差)

Table 4 Density and vertical distribution of soil seed bank in *Dacrydium pectinatum* (mean value ± standard deviation) (seeds · m⁻²)

土层 Soil layer/cm	取样时间 Time			检验参数 Test parameter		
	I	II	III	df	F	P
枯落物层 Litter layer	1 181.25 ± 116.57 (79.08)	881.25 ± 508.99 (95.92)	1 468.75 ± 400.91 (88.34)	10	25.94	0.000 2
0 ~ 5	268.75 ± 225.81 (17.99)	31.25 ± 30.46 (3.40)	193.75 ± 163.78 (11.65)	9	15.76	0.002 5
6 ~ 10	43.75 ± 37.5 (2.93)	6.25 ± 4.50 (0.68)	0	10	11.42	0.003 6

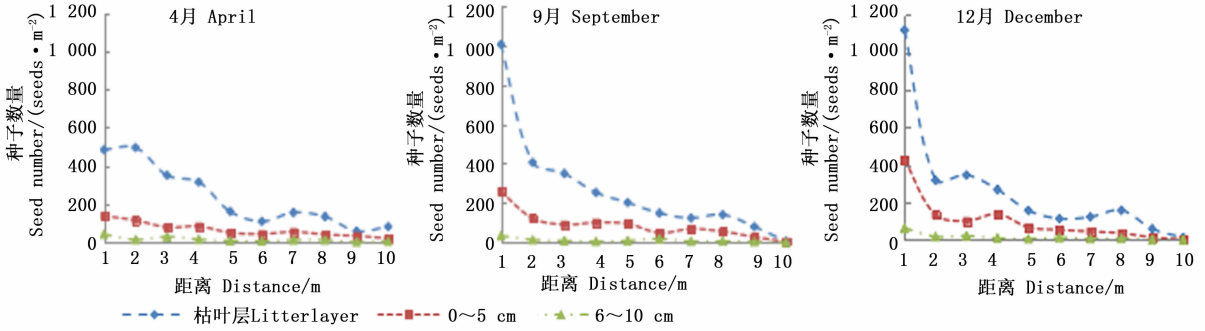


图5 土壤种子库种子季节分布

Fig. 5 Seasonal distribution of seed in soil seed bank

于1 m处(483粒)的,1~3 m处的种子占枯落物层种子总数的57%,5~7 m处的种子数量占种子总数的18%。0~5、6~10 cm层的种子数量明显少于枯落物层的,均随距母树距离的增加呈递减趋势,且波动性较小,趋于平缓。9、12月份枯落物层的种子数量变化相似,随距母树距离的增加呈递减趋势,均距母树1 m处的种子数量最高,在10 m处为0。

对不同土层种子密度进行方差分析,结果(表4)表明:枯落物层、0~5、6~10 cm层的种子数量差异均极显著($P < 0.01$)。在整个观测期内,土壤种子库数量垂直变化规律为:枯落物层(87.78%) > 0~5 cm层(11.01%) > 6~10 cm层(1.20%),随着土壤垂直深度的变化,土壤种子库数量逐渐降低,且枯落物层内种子总数明显高于土壤层(0~10 cm)。种子库在土壤剖面各层中的分布不一致^[37],不同土壤层的种子密度分布差异极大,种子集中分布在枯落物层。

3.2.4 种子库海拔梯度特征 由图6可知:随海拔高度的增加,土壤种子库种子密度没有明显的变化规律,大部分分布于海拔1 050~1 200 m,其内既有种子密度大的,也有密度接近0的,与母树大小、年龄有关,同时与这个海拔段取样数量多有关。

3.2.5 方位分布特征 对陆均松母树东、南、西、北4个方向的土壤种子库种子进行数量统计,对不同距离的种子密度进行方差分析,结果(表5)表明:土壤种子数量在不同方向上均差异极显著($P < 0.01$)。

从种子库方位看,母树种子库的种子密度总数大小为:西 > 北 > 东 > 南。距母树1、2、3 m处的种子库种子密度大小与总数的规律不同,1 m处的为北 > 南 > 西 > 东,2 m处的为西 > 东 > 北 > 南,3 m处的为北 > 东 > 西 > 南。距母树7 m处的种子大多集中在西方,其余3个方向的种子密度都远少于西

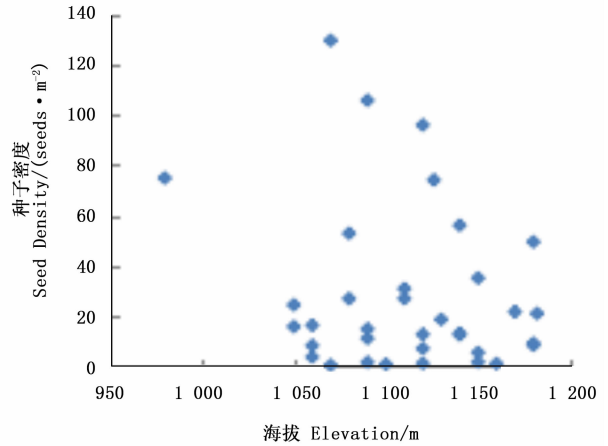


图6 土壤种子库种子海拔分布

Fig. 6 Distribution of soil seed bank height

方;8 m处的种子密度较大,除南方的种子密度 < 1 000粒·m⁻²外,其余3个方向的种子密度都 > 1 000粒·m⁻²。9 m处的种子大多集中在南方和西方,东方和北方的较少。种子库种子在东南西北4个方向的密度分布没有明显的规律,这可能受风力作用的影响,海南岛主风向多为东南风、东风、南风、西南风,冬季偶有东北风、北风。根据主风向,西、北方向的种子应更多,南边的种子应最少,或受群落不同种群的影响,周围树木林冠之间相互遮挡,使陆均松种子结实量存在方位差异。

3.2.6 土壤种子库空间格局特征 分析有关空间格局因子^[41]得知:不同样地所选模型均为指数模型,其中,表征模型拟合效果的决定系数(R^2)为0.7,残差平方和(RSS)为17.11,块金值(C_0)为11.07,效果较理想。母树种子库的有效变程为6.07 m,陆均松种子库的空间格局相对较明显,其空间结构方差与总变异方差的比值为0.37,说明种子库37%的变异受空间自相关因素控制,而风力和风向的影响可能引起的变异占63%。

表5 土壤种子库方位分布(平均值±标准差)

Table 5 Distribution of soil seed banks (mean value ± standard deviation)

距离 Distance/cm	种子数量 Seed number/(seeds · m ⁻²)				平均值 Mean/(seeds · m ⁻²)	F	P
	东 East	南 South	西 West	北 North			
1	4 918.7 ± 355.7	8 662 ± 475.5	5 225 ± 223.5	13 618 ± 592.5	8 106.25 ± 334.31	19.7	0.000 5
2	2 256.3 ± 209	1 675 ± 125.2	3 537.5 ± 391	1 793.75 ± 382.5	2 315.6 ± 276.94	26.3	0.003 4
3	3 100 ± 388	1 831 ± 316.2	3 025 ± 363	3 762.5 ± 726.5	2 929.7 ± 448.44	28.1	0.005 7
4	1 206 ± 230.25	156.2 ± 116.3	1 087.5 ± 341.25	1 368.75 ± 274.5	954.7 ± 125.56	16.4	0.001 1
5	2 775 ± 381.25	1 481 ± 320.7	4 818.8 ± 390.5	2 293.7 ± 279.75	2 842.19 ± 268.06	15.7	0.000 9
6	2 312.5 ± 326.3	850 ± 151.8	2 137.5 ± 237.9	468.75 ± 115.4	1 442.19 ± 385.2	11.9	0.006 1
7	103 ± 74.5	350 ± 121.6	6 183 ± 507.7	316 ± 209.1	1 738.25 ± 214.19	13.5	0.003 7
8	1 112.5 ± 321.2	637.5 ± 254	1 925 ± 274.3	2 875 ± 467.4	1 637.5 ± 376.2	14.2	0.004 5
9	381.25 ± 154.1	2 175 ± 382.7	2 837.5 ± 431.8	400 ± 201	1 448.44 ± 397	20.8	0.001 0
10	125 ± 57.9	150 ± 67.5	75 ± 18.1	50 ± 54.5	100 ± 46.8	15.3	0.003 3
总数 Total	18 290.5	17 968.5	30 851.8	26 946.45	94 057.25	16.7	0.005 2

3.3 种子品质特征

3.3.1 土壤种子库的活力动态 由表6可看出:不同取样时间的50粒样品中,有活力的种子数量分别为0、7、16粒·m⁻²,差异极显著($P < 0.01$),占土壤种子库总量的比例分别为0%、14%和32%。由

于陆均松自身遗传及环境条件的影响,无活力种子比率较高,第1次收集的样品中,3层无活力种子比例高达100%;第2次收集的样品中,3层无活力种子比例为86%;第3次收集的样品中,3层无活力种子比例为68%。

表6 土壤种子库的种子活力动态

Table 6 Dynamics of seed vigor in soil seed banks

取样时间 Time	实验种子数量 Experimental seed number	有活力种子 Viable seed		无活力种子 Lifeless seed	
		值 Value/(seeds · m ⁻²)	比率 Rate/%	值 Value/(seeds · m ⁻²)	比率 Rate/%
I	50	0	0	50	100
II	50	7	14	43	86
III	50	16	32	34	68

3.3.2 土壤种子库的萌发状态 由表7可知:不同土层、不同取样时间的陆均松土壤种子库种子萌发率均极低。母树的枯落物层,第I次收集了2粒完好种子,发芽率为0%;第II次收集了30粒完好种子,发芽率为6%;第III次收集了50粒完好种子,发芽率为10%。0~5 cm土层,第III次收集的种子发芽率最高(6%),第II次收集的种子发芽率为5%,第I次收集的发芽率为0%。6~10 cm土层收集的种子,发芽率均为0%。

3.4 土壤种子库的种子寿命

由试验结果可知:陆均松土壤种子库的种子寿命属于短命种子,存活期不超过1 a。种子库中的种子在1、2、3、9、10、11、12月份均存有生命力,而在4、5、6、7、8月份有生命力种子比率均为0。这说明虽然种子库种子在9月份开始下落,存有活力,直至来年3月份种子活力几乎丧失,种子的寿命较短,时间不到1 a。

表7 土壤种子库种子萌发状态

Table 7 Seed germination status of soil seed bank

土层 Soil layer /cm	取样时间 Time	种子数量 Seed number /(seeds · m ⁻²)	发芽种子 Germination seed /(seeds · m ⁻²)	发芽率 Germination percentage/%
枯落物层 Litter layer	I	2	0	0
	II	30	2	6
	III	50	5	10
0~5	I	10	0	0
	II	20	1	5
	III	30	2	6
6~10	I	0	0	0
	II	5	0	0
	III	10	0	0

4 讨论

本研究发现,陆均松土壤种子库的种子质量差,完好种子所占比例低(0.48%),霉烂种子最多(45.55%),空心种子(29.68%)和缺损种子(24.30%)次之。随土层的加深,土壤种子库的种

子数量逐渐减小,枯落物层的种子所占比例最大。对于大多数植物,土壤种子库中的种子多集中在枯枝落叶层^[42],枯枝落叶层缺乏种子发芽所必须的土壤以及土壤里所含的生物和非生物因子,从而阻碍了种子库种子的萌发和生长,影响植物天然更新。这个特点应在分析陆均松天然更新障碍机制时加以考虑。

研究表明,陆均松土壤种子库里的种子质量与取样季节有关,3次取样中均有种子,说明不同母树的结实与种子成熟时间存在差异,在考虑陆均松种群天然更新障碍机制时,这些因素不容忽视。土壤种子库数量随距母树距离的增加呈递减趋势,在不同方位上,种子密度均差异极显著($P < 0.01$),是由种子重力作用和树冠冠幅大小所致,中途存在波峰波谷可能是受风向风速的影响。此外,不同龄级陆均松的物候存在差异,所以,在花期也有种子存在。

有关研究表明^[42],土壤种子库在时间和空间格局上具有明显的变化规律。本研究的不同样地所选模型均为指数模型,其中,表征模型拟合效果的决定系数为0.7,说明拟合效果较理想,反映了土壤种子库种子具有较强的空间异质性。在海拔1 050 ~ 1 200 m内既有种子密度大的,也有密度接近0的,与母树大小年龄有关,同时与这个海拔段取样数量多有关,这些特点同样可以在分析陆均松天然更新障碍机制时加以考虑。

土壤种子库种子活力测定结果表明,有活力的种子密度随着土壤深度的增加而减少,且差异极显著($P < 0.01$),由于陆均松自身遗传及环境条件影响,无活力种子的数量、比率都较高,且不同季节,有活力种子数量不同,3次取样中无生活力种子所占比例最高为100%。本研究发现,陆均松土壤种子库的种子萌发率低,这是因为陆均松种子自身质量低下,或是受外界环境综合因素的影响而致。另外,种子库种子的萌发还受湿度的影响,也受温度的强烈控制,随着温度的增加,其萌发效率下降,温度是影响种子萌发的最相关因素之一^[43]。

陆均松土壤种子库的种子寿命属于短命种子,存活期不超过1 a。本研究没有对不同胸径的陆均松土壤种子库的时间和空间分布格局的差异性进行分析,该分析将另文报道。

5 结论

陆均松土壤种子库完好种子数量少,种子质量

差、萌发能力弱、寿命较短,种子数量与距母树距离呈反“J”形曲线递减关系,没有明显的方位空间分布规律。此外,种子大量集中在枯落物层,无法与土壤有足够的接触从而降低萌发率,因此,为促进陆均松天然更新,可以适当进行人工土壤翻新和间伐,提供种子发芽生长的有利条件。

参考文献:

- [1] 冯伟,汪小进,宣力,等. 森林土壤种子库研究方法综述[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(9): 3657-3659.
- [2] 白文娟,焦菊英. 土壤种子库的研究方法综述[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(6): 195-198, 203.
- [3] Bossuyt B, Honnay O. Can the seed bank be used for ecological restoration A overview of seed bank characteristics in European Communities[J]. Journal of Vegetation Science, 2008, 19(6): 875-884.
- [4] 邢旭明,马晓东,张元明. 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对土壤种子库多样性与分布特征的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(3): 612-620.
- [5] 张雪,董文婧,申仕康,等. 湖滨带土壤种子库研究进展[J]. 湿地科学, 2016, 14(1): 97-102.
- [6] 陈永富. 森林天然更新障碍研究进展[J]. 世界林业研究, 2014, 5(2): 41-45.
- [7] Laura K W, Paul K, Brian M S, et al. Quantifying the seed bank of an invasive grass in the sub-Antarctic: seed density, depth, persistence and viability[J]. Biological Invasions, 2016, 18(7): 2093-2106.
- [8] Holl K D, Loik M E, Lin E H V, et al. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: overcoming barriers to dispersal and establishment[J]. Restoration Ecology, 2000, 8(4): 339-349.
- [9] Wijdeven S M J, Kuzee M E. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica[J]. Restoration Ecology, 2000, 8(4): 414-424.
- [10] 岳红娟. 南方红豆杉天然群落种子雨、土壤种子库及种群年龄结构特征的研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2006.
- [11] 哈丽雅. 浑善达克沙地榆林土壤种子库与幼苗库特征研究[D]. 内蒙古自治区: 内蒙古农业大学, 2013.
- [12] Peter J G, Kingsley W D, Todd E E. Plant recruitment from the soil seed bank depends on topsoil stockpile age, height, and storage history in an arid environment[J]. Restoration Ecology, 2016, 24(S2): S53-S61.
- [13] Cui L J, Li W, Zhao X S, et al. The relationship between standing vegetation and the soil seed bank along the shores of Lake Taihu, China[J]. Ecological Engineering, 2016, 96: 45-54.
- [14] Wang G D, Wang M, Lu X G, et al. Effects of farming on the soil seed banks and wetland restoration potential in Sanjiang Plain, Northeastern China[J]. Ecol Eng, 2015, 77: 265-274.
- [15] Qian J Q, Liu Z M, Jean-Hugues B H, et al. The vertical distribution of soil seed bank and its restoration Implication in an Active Sand Dune of Northeastern Inner Mongolia, China[J]. Land Deg-

- radation & Development, 2016, 27(2): 305–315.
- [16] Li X, Jiang D, Zhou Q, *et al.* Soil seed bank characteristics beneath an age sequence of *Caragana microphylla* shrubs in the Horqin Sandy Land region of northeastern China[J]. Land Degradation & Development, 2014, 25(3): 236–243.
- [17] Nakamura A, Kinugasa T, Shiota M. Species characteristics of woody seedling on a slope in a revegetation field with soil seed bank [J]. Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology, 2006a, 32: 159–164.
- [18] Nakamura K, Honda K, Taniguchi S. A case study on the revegetation method using topsoil seed bank in Yakushima Island[J]. J Jpn Soc Reveg Technol, 2006b, 32: 203–206.
- [19] He M X, Li H Y, Mo X Q. Optimization of application parameters of soil seed bank in vegetation recovery via response surface methodology[J]. Ecological Engineering, 2015, 84: 362–369.
- [20] Peres S. Saving the gene pool for the future: Seed banks as archives [J]. Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences, 2016, 55: 96–104.
- [21] 哈丽雅, 岳永杰, 李钢铁, 等. 浑善达克沙地沙地榆土壤种子库特征与动态规律研究[J]. 干旱区资源与环境, 2013, 27(11): 62–68.
- [22] 张 玲, 方精云. 长白山土壤种子库储量与物种多样性的垂直格局[J]. 地理学报, 2004, 59(6): 880–888.
- [23] 曾加芹, 卫 敏, 常占军, 等. 不同退化程度下川滇高山栎群落土壤种子库特征研究[J]. 安徽农学通报, 2013, 19(14): 25–26, 55.
- [24] 金屿淞, 李慧仁, 张培林. 天然偃松土壤种子库空间分布研究[J]. 林业调查规划, 2015, 40(4): 30–33.
- [25] 杨彦承, 张炜银, 林瑞昌, 等. 海南霸王岭陆均松类热带山地雨林伐后林结构与物种多样性研究[J]. 林业科学研究, 2008, 21(1): 37–43.
- [26] 傅立国, 金黎明. 中国植物红皮书—稀有濒危植物[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [27] Ash J. Growth rings, age and taxonomy of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in Fiji[J]. Australian Journal of Botany, 1986, 34: 197–205.
- [28] 郑 卓. 晚第四纪陆均松属在中国南方的分布[J]. 植物学报(英文版), 1991, 33(2): 130–139.
- [29] Gunnar K, Peter P, Biffin Ed, *et al.* Diversification history and hybridisation of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in remote Oceania[J]. Australian Journal of Botany, 2011, 59(3): 262–273.
- [30] 苏应娟, 王 艇, 陈国培, 等. 基于 cpDNA trnL-F 序列数据分析海南陆均松种群的冰期后扩张[J]. 中山大学学报: 自然科学版, 2005, 44(5): 70–74.
- [31] 李肇晨, 陈永富, 洪小江, 等. 海南霸王岭陆均松种群年龄结构与点格局分布特征[J]. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1507–1515.
- [32] 李肇晨. 海南霸王岭陆均松种群结构及天然更新特征研究[D]. 海口: 海南大学, 2015.
- [33] 练璐璐, 余世孝. 海南岛坝王岭热带山地雨林陆均松-线枝蒲桃群系的区系特点[J]. 热带亚热带植物学报, 2011, 9(2): 101–107.
- [34] 陈玉凯, 杨 琦, 莫燕妮, 等. 海南岛霸王岭国家重点保护植物的生态位研究[J]. 植物生态学报, 2014, 38(6): 576–584.
- [35] 齐旭明, 曾新元. 海南霸王岭国家级自然保护区生态评价研究[J]. 四川林勘设计, 2011(2): 51–53.
- [36] 邓 峰. 陆均松、鸡毛松种群遗传结构和系统发育地理研究[D]. 广州: 中山大学, 2005.
- [37] 张 玲, 方精云. 太白山南坡土壤种子库的物种组成与优势成分的垂直分布格局[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 123–130.
- [38] 张 玲, 方精云. 秦岭太白山4类森林土壤种子库的储量分布与物种多样性[J]. 生物多样性, 2004, 12(1): 131–136.
- [39] 丁雨霜, 陈雪梅, 张育恺, 等. 毛棉杜鹃种子特性与发芽试验[J]. 福建林业科技, 2016, 43(3): 196–199, 207.
- [40] 陈香茗, 赵秀海, 夏富才, 等. 长白山紫椴种子雨的时空分布格局[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(1): 7–10.
- [41] 韩有志, 王政权. 天然次生林中水曲柳种子的扩散格局[J]. 植物生态学报, 2002, 26(1): 51–57.
- [42] 韦小丽, 孟宪帅, 邓 兆. 珍稀树种花榈木种子繁殖生态学特性与濒危的关系[J]. 种子, 2014, 33(1): 82–86.
- [43] Danny A P H, James M B, Kathryn M, *et al.* Seed bank dynamics govern persistence of *Brassica* hybrids in crop and natural habitats [J]. Annals of Botany, 2015, 115(1): 147–157.

(责任编辑:徐玉秀)