

# 海南霸王岭陆均松种子雨和土壤种子库特征

吴春燕<sup>1</sup>, 陈永富<sup>1\*</sup>, 陈巧<sup>1</sup>, 洪小江<sup>2</sup>, 韩文涛<sup>2</sup>, 李晓成<sup>2</sup>

(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, 海南 昌江 572722)

**摘要:** 为了解陆均松(*Dacrydium pierrei*)的自然更新能力, 对海南霸王岭陆均松进行为期 3 年的种子雨、种子库及幼苗幼树观测, 并分析其与环境因子的关系。结果表明, 陆均松种子雨和种子库有效种子数量太少并存在季节性差异; 其结实存在大小年现象; 种子雨的扩散密度随着距母树距离的增加而逐渐减少; 土壤种子库种子数量在枯枝落叶层所占比例最大, 但有活力种子数量极少。幼苗幼树适宜生存的海拔范围为 800~1 400 m, 经度、纬度、坡度与幼苗幼树分布有明显相关性。因此, 选择适宜季节采摘种子, 提高种源数量和质量, 清除林下枯枝落叶, 增加种子萌发能力等以减少陆均松更新的限制条件的人工抚育措施应考虑。

**关键词:** 陆均松; 种子雨; 土壤种子库; 幼苗; 自然更新

doi: 10.11926/jtsb.3781

## Characteristics of Seed Rain and Soil Seed Bank of *Dacrydium pierrei* in Bawangling, Hainan

WU Chun-yan<sup>1</sup>, CHEN Yong-fu<sup>1\*</sup>, CHEN Qiao<sup>1</sup>, HONG Xiao-jiang<sup>2</sup>, HAN Wen-tao<sup>2</sup>, LI Xiao-cheng<sup>2</sup>

(1. Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Hainan Bawangling National Nature Reserve, Changjiang 572722, Hainan, China)

**Abstract:** In order to understand the regeneration ability of *Dacrydium pierrei* under nature condition, the seed rain, soil seed bank and seedlings and saplings of *D. pierrei* at Bawangling, Hainan, China were observed for 3 years, and the relationship between environmental factors and the number of seedlings and saplings was analyzed. The results showed that the effective seeds number of seed rain and seed bank of *D. pierrei* was very litter and had seasonal differences. There was an on-and-off-year phenomenon of fruiting in population. The dispersal density of seed rain gradually decreased with the increment of distance to mother tree. The seed number of soil seed bank in the litter layer accounted for the largest proportion, but the viable seed number was small. The suitable altitude range for seedlings and saplings was from 800 to 1 400 m, and the longitude, latitude, slope had significant correlation with the distribution of seedlings and saplings. Therefore, artificial managements, such as picking seeds in suitable season, improve the quality and quantity of seed sources, and removing litter under forest, enhance seed germination ability, should be considered appropriately for *D. pierrei* regeneration.

**Key words:** *Dacrydium pierrei*; Seed rain; Soil seed bank; Seedling; Nature regeneration

森林天然更新对森林生物多样性的维持、生态系统的稳定、发展和恢复具有重要意义<sup>[1-2]</sup>。影响森林天然更新的因子有: 种子雨的扩散状态、种子

库种源数量、种子萌发、幼苗生长环境条件<sup>[3-4]</sup>、海拔高度<sup>[5]</sup>、林隙干扰<sup>[6]</sup>、坡向、坡位、郁闭度、土层厚度等<sup>[7-8]</sup>。种子雨和土壤种子库的特性能很

收稿日期: 2017-06-22 接受日期: 2017-08-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270678)资助

This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270678).

作者简介: 吴春燕(1989~), 女, 在读博士生, 主要从事森林天然更新研究。E-mail: wuchunyanhe@126.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: chenylf@caf.ac.cn

好的反映树种更新状态<sup>[9-10]</sup>。种子雨的组成和分布模式决定森林初始阶段的成份和结构<sup>[11-12]</sup>，土壤种子库种子数量、时空动态变化及萌发过程对森林更新都具有重要影响作用<sup>[13]</sup>。因此，种子雨和土壤种子库在森林天然更新影响因素中具有重要地位。

关于种子雨和土壤种子库已有大量研究，探讨了种子雨特征、种子扩散规律、土壤种子库、幼苗生长环境和生态系统之间的关系<sup>[14-15]</sup>。近年来，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雨和种子库等方面<sup>[16-18]</sup>。但对某一树种的种子雨和土壤种子库的种子数量、组成、时空动态格局、幼苗分布状态进行系统的分析较少，从水平垂直分布特征、种子活力、幼苗与环境之间的关系等特征系统阐述种子雨、土壤种子库、幼苗与树种天然更新关系的研究缺乏。

陆均松(*Dacrydium pierrei* Hichel)属于罗汉松科(Podocarpaceae)陆均松属植物，分布于大洋洲、南美洲和亚洲的中南半岛、东南亚等地<sup>[19]</sup>。陆均松是陆均松属分布于我国的唯一一种<sup>[20]</sup>，也是国家三级濒危保护植物。自 20 世纪 60 年代以来，海南岛丰富的热带森林资源在大量的过度砍伐和台风的影响下受到了严重的破坏<sup>[21]</sup>，陆均松天然林资源也受到极大影响，森林面积变小，林分品质变差，幼苗更新困难，严重影响其正常演变、生存和发展，可能在中国灭绝。种子雨的时空分布特征是种子下落特点的一种反应方式，土壤种子库的水平垂直方向特征反映种源存储状态，种子雨和种子库与外界环境条件共同决定陆均松幼苗的萌发和幼树的生长状态，从而决定了陆均松的更新状态。因此，从时间和空间角度分析陆均松种子雨、土壤种子库、幼苗分布的动态揭示陆均松天然林自然更新困难的原因很有必要。

本文以海南霸王岭国家级自然保护区陆均松林为研究对象，测定种子雨过程、土壤种子库和幼苗的数量，对种子雨和土壤种子库的组成和时空动态格局及幼苗幼树分布状态进行研究，揭示陆均松天然更新规律，为陆均松天然更新障碍诊断以及其保护、恢复提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域和样地选择

霸王岭国家级自然保护区位于 109°03'~109°17'

E, 18°57'~19°11' N。属热带季风气候，年平均温度 23.6℃，年均降水量 1 500~2 000 mm。森林覆盖率 98% 以上，是海南省保护最好且最为典型的热带山地雨林之一。该区域内有维管束植物 220 科 967 属 2 213 种，其中包括蕨类植物 36 科 73 属 131 种；裸子植物 5 科 8 属 13 种；被子植物 179 科 886 属 2 069 种<sup>[22]</sup>。

天然生长的陆均松大部分以非成群的方式分布在高海拔(800~1 400 m)山地雨林地带的山脊线上<sup>[23]</sup>。因此，海拔梯度不宜作为调查差异因子，遂于 2013 年 9 月-2016 年 5 月，在霸王岭自然保护区陆均松分布集中区域，对陆均松个体进行全面调查。

天然陆均松个体最大树龄超过 2000 年，个体年龄的确定极其困难，则用胸径(DBH)来区分个体差异。天然陆均松个体数量很少，且幼树极少，结有种子的成熟个体数量更是甚微<sup>[24]</sup>。经调查，在研究地区共有 35 株生长良好，相对孤立且结有种子的陆均松雌树，并作为研究母树，划分为 11 个径级组(M<sub>1</sub>: DBH<40 cm, M<sub>2</sub>: 40~50 cm, M<sub>3</sub>: 50~60 cm, M<sub>4</sub>: 60~70 cm, M<sub>5</sub>: 70~80 cm, M<sub>6</sub>: 80~90 cm, M<sub>7</sub>: 90~100 cm, M<sub>8</sub>: 100~110 cm, M<sub>9</sub>: 110~120 cm, M<sub>10</sub>: 120~130 cm, M<sub>11</sub>: DBH≥130 cm)，每个径级组随机抽取不少于 3 株母树(图 1)。以母树为中心，设置调查样地(20 m×20 m)，调查母树及群落特征(表 1)。

### 1.2 样地设置

以母树为中心，在东、西、南、北 4 个方向设置样方，间距为 1 m，最远距离为 10 m，每个距离设置母树不少于 3 株(表 2)。

土壤种子库样方为 20 cm×20 cm，共设置 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，不利当年再次取样。因此，采用平行法，于 9 月、12 月，分别在 4 月设置样方的左右两侧相隔 10 cm 处设置大小方向相同的样方(图 2)。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(开花后)、9 月(种子成熟前)、12 月(种子成熟期后)。每个土壤种子库样方分 3 层分别采集种子：即枯枝落叶层、土壤一层(0~5 cm)和土壤二层(5~10 cm)。

### 1.3 种子雨收集

种子接收框大小为 1 m×1 m，用塑料纱窗网制成漏斗状，漏斗深度 20 cm 以上，4 个角用高 60 cm

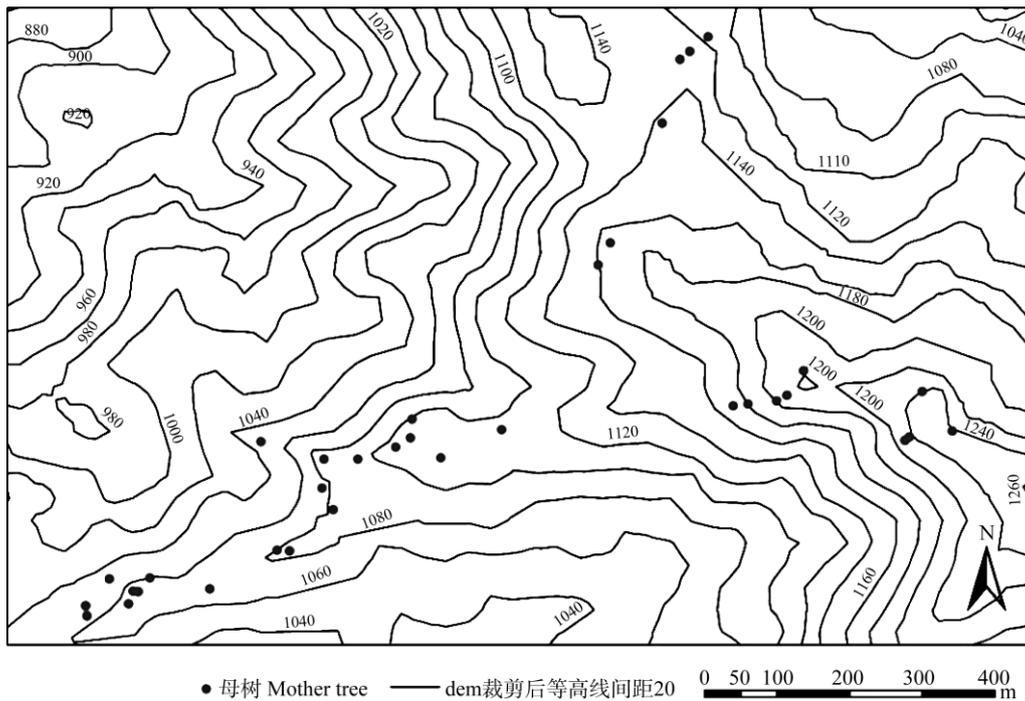


图 1 陆均松母树分布图

Fig. 1 Distribution map of *Dacrydium pierrei* mother trees

表 1 陆均松母树及群落特征基本情况

Table 1 General status of *Dacrydium pierrei* mother trees and community

径级 Diameter class	株数 Number	海拔 Elevation (m)	坡向 Aspect	坡度 (°) Slope	胸径 DBH (cm)	树高 Height (m)	冠幅 (m) Crown diameter	郁闭度 Canopy density	盖度 Coverage /%		
									乔木 Tree	灌木 Shrub	草本 Herb
M <sub>1</sub>	3	1 141.0	NW	25±7	28.5±8	22±10	4×3.5	0.8	80	70	40
M <sub>2</sub>	3	1 125.4	NE	6±3	43±16	24±12	3×4	0.7	75	70	40
M <sub>3</sub>	3	1 132.1	N	24±7	56±25	20±8	5×7	0.9	90	70	40
M <sub>4</sub>	3	1 120	N	11±6	63±21	18±8	8×7	0.8	90	60	40
M <sub>5</sub>	3	1 170	NE	19±5	80±16	20±10	8×10	0.7	90	60	30
M <sub>6</sub>	3	1 130	S	20±10	84±19	28±9	9×10	0.9	90	70	30
M <sub>7</sub>	4	1 190	W	15±8	95±45	19±7	12×11	0.8	90	60	40
M <sub>8</sub>	3	1 221	E	8±2	103±53	23±5	10×13	0.9	90	70	30
M <sub>9</sub>	4	1 090	W	6±3	111±52	24±10	9×12	0.9	90	60	30
M <sub>10</sub>	3	1 200	N	17±5	119±41	22±9	13×9	0.8	90	60	40
M <sub>11</sub>	3	1 224	N	21±9	138±32	16±8	7×11	0.7	90	70	30

表 2 土壤种子库样方设计方案

Table 2 Quadrat design of soil seed bank

距母树的距离 (m) Distance to mother tree	径级 Diameter class										
	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>	M <sub>4</sub>	M <sub>5</sub>	M <sub>6</sub>	M <sub>7</sub>	M <sub>8</sub>	M <sub>9</sub>	M <sub>10</sub>	M <sub>11</sub>
1	●	√	*	*	●	*	*	●	√	*	●
2	*	●	√	*	●	●	√	*	●	√	*
3	√	*	●	√	*	*	●	√	*	●	√
4	●	√	*	●	√	√	√	●	√	*	●
5	*	●	√	*	●	√	●	*	●	√	*
6	√	*	●	√	*	●	√	√	√	●	√
7	●	√	*	●	√	*	●	√	●	*	●
8	*	●	√	*	●	√	*	●	√	*	*
9	*	*	●	√	*	●	√	*	●	√	*
10	√		*	●	√	*	●	√	*	●	√

√: 2014; ●: 2015; \*: 2016.

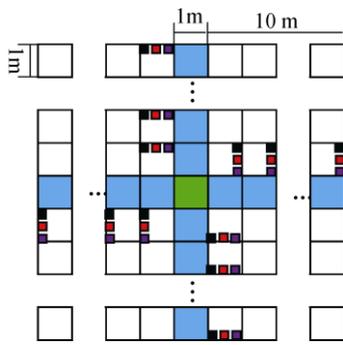


图 2 种子雨、库分布试验样方布设图。绿色: 母树; 蓝色: 种子雨; 红色: 4 月种子库; 黑色: 9 月种子库; 紫色: 12 月种子库。

Fig. 2 Plot design of seed rain and seed bank. Green: Mother tree; Blue: Seed rain; Red: Seed bank in April; Black: Seed bank in September; Purple: Seed bank in December.

以上的硬塑料管支撑, 在漏斗中部放 1 石块, 保持漏斗不变形和种子不外泄(图 3)。种子雨记录持续 3 年时间, 期间每隔 14 d 对种子收集框内的种子收集 1 次, 并按照实心种子、空壳种子(形态完好但无胚及胚乳)、霉烂种子、受损种子 4 类分别记录。整个种子雨期间所设种子筐内收集到种子的总数与收集框总面积的比值(共调查  $3 \times 12$  个  $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$  样方)即为研究区种子雨的密度( $\text{grain m}^{-2}$ )。种子雨强度 = 收集种子的数量(粒)/(收集框面积  $\times$  收集天数)。



图 3 种子接收器

Fig. 3 Seed trap

#### 1.4 土壤种子库调查

土壤种子库物种的鉴定是土壤种子库研究的基础, 参照前人研究方法<sup>[25]</sup>, 采用物理分离法与种子萌发法相结合的方法。将每个样地 8 个土壤种子库样方按不同土层分别取土带回实验室, 土样先室

内风干, 经过  $1 \text{ mm}$  孔径的筛子滤去杂物与石头, 将样方枯落物、腐殖质和土壤 3 个层面分别进行筛选, 并取出陆均松种子。记录各层种子总粒数, 并按健康种子、变黑种子(种子外表完整, 种壳未腐烂但已变黑且为空壳)、霉烂种子(用手轻捏即破碎)、缺损种子(外形不完整)分为 4 类。

#### 1.5 种子活力测定

用四唑染色法<sup>[26]</sup>测定种子活力。称量  $1 \text{ g}$  的 2,3,5-三苯四唑氯化物(TrC)溶于重蒸水  $100 \text{ mL}$  ( $\text{pH} 6.5 \sim 7.0$ )中作为染色剂, 把陆均松种子 50 粒用自来水冲洗干净, 浸泡 2 h 后, 吸干种子表面水分, 横切不断裂, 放入四唑染液中, 在  $35^\circ\text{C} \sim 40^\circ\text{C}$  温箱内染色 2 h, 然后取出种子在放大镜下观察, 着色种子为有生活力的种子。

#### 1.6 陆均松幼苗幼树动态和分布

对研究区域的所有树木进行每木检尺调查, 有 332 株陆均松, 其中幼苗 73 株(树高  $H < 1.3 \text{ m}$ ), 幼树 91 株( $H > 1.3 \text{ m}$ ,  $\text{DBH} < 5 \text{ cm}$ ), 成树 168 株( $\text{DBH} > 5 \text{ cm}$ ), 调查记录这些树木的性别、胸径、树高、东西冠幅、南北冠幅、经度、纬度、海拔、坡度、坡向、坡位等。

#### 1.7 数据分析

所有数据采用 SPSS 18.0 软件进行处理和分析。数据间的差异显著性采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)。用数量化 I 方法对包含定性因子的环境因子进行统计分析。通过数量化 I 分析, 可获得方差分析结果, 表明每个因子对因变量是否有显著作用, 模型匹配的误差(残差)、模型相关系数。通过模型匹配的残差和模型相关系数判定模型拟合的效果。通过方差分析的  $F$  值判定各自变量对因变量影响的程度, 确定建模因子,  $1 - \text{pr} > F$  判断某因子对因变量显著影响的可靠性。通过 Fisher 判别分析方法对模型拟合因子进行判别分析, 选取适合陆均松幼苗生长的各环境因子适宜值<sup>[27]</sup>。

## 2 结果和分析

#### 2.1 种子雨组成

由调查可知, 2013 年 10 月到 2016 年 4 月期间, 140 个种子雨接收框共收集陆均松种子 10 764 粒, 平

均种子雨密度为(898 ±98) grain m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>, 共收集到完好种子 546 粒, 仅占总雨量的 5.07%, 空壳种子 5 148 粒, 占总雨量的 47.83%, 霉烂种子 830 粒, 占总雨量的 7.71%, 受损种子 4 240 粒, 占总雨量的 39.38%, 4 类种子的比例约为 1 : 9.43 : 1.52 : 7.77。

### 2.2 种子雨的时间分配格局

由图 4 可见, 不同时间收集的陆均松种子数量存在显著差异( $P < 0.01$ ), 各类种子数量的差异也很显著( $P < 0.01$ )。种子雨数量从 2013 年 10 月开始逐渐增多, 到 11 月达到高峰, 之后略有下降, 到 2014 年 4 月再次达到高峰, 5 月高峰结束, 此后种子下落数量骤降, 并且一直处于平稳状态, 直至 2015 年 5 月再次略有增加, 从 9 月开始, 种子下落数量急剧增加, 直至 11 月达到 3 年来的高峰, 之后骤然下降, 到 12 月底降到接近零。2016 年 4 月, 种子下落数量开始逐渐增加。

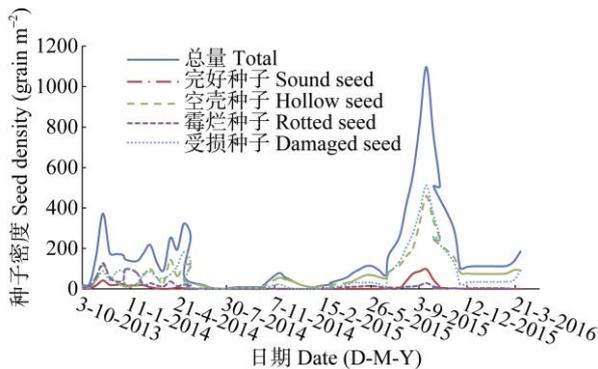


图 4 2013 年 10 月-2016 年 4 月母树的种子雨组成类型动态  
Fig. 4 Dynamic of seed rain composition of mother trees from October 2013 to 2016 April

### 2.3 种子雨空间分布格局

由图 5 可见, 在 4 个方向上种子雨量存在显著差异( $P < 0.01$ )。东、南、西、北 4 个方向的种子总量与距离的关系呈“多峰”曲线关系, 东、南、北 3 个方向的曲线大体相同, 种子总量呈随距离增加递减的变化趋势, 在西方的变化例外。东、南、北 3 个方向均以距母树 1 m 的种子数量最大, 达到第 1 个高峰, 在距母树 6 m 时达到第 2 个高峰, 峰值小于第 1 个。东、南两个方向均在距母树 3 m 时达第 1 个波谷, 在 7 m 时达第 2 个波谷, 在 9 m 的时候达第 3 个峰值。北方向在距母树 2 m 时到达曲线第 1 个波谷, 在距母树 9 m 时达第 2 个波谷, 在距母

树 10 m 时达第 3 个峰值, 峰值小于第 1 个和第 2 个的。西方向分别在 1、5、9 m 达到第 1、2、3 个波峰, 峰值为第 1 个最小, 第 2 个次之, 第 3 个最大; 分别在距母树 4、7、10 m 处达第 1、2、3 个波谷。以母树为中心, 半径为 5 m 的范围内, 35 棵母树的种子雨数量占种子总数的 76.20%, 35 棵母树的平均种子雨密度(grain m<sup>-2</sup>)以北(313)>西(250)>南(233)>东(194)。

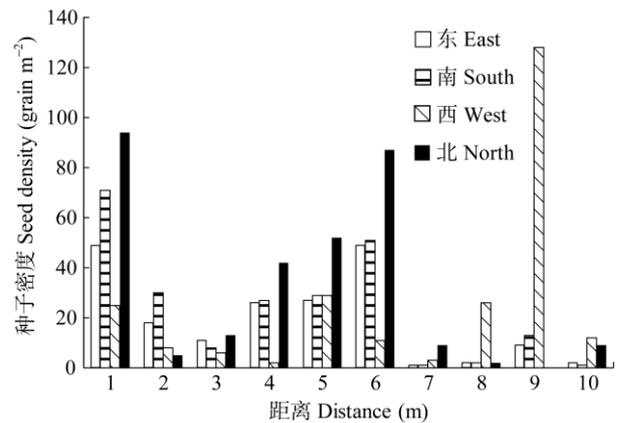


图 5 种子雨量的空间分布  
Fig. 5 Spatial distribution of the mean value of seed rain number

### 2.4 土壤种子库组成

陆均松土壤种子库中不同类种子数量及不同季节的各类种子数量均存在明显差异(表 3)。土壤种子库中完好种子所占比例低, 仅有 0.48%。种子库种子储量以 12 月>4 月>9 月。其完好种子、霉烂种子、空心种子、受损种子分别占种子库种子总数的 0.48%、45.28%、34.54%和 23.83%。在 12 月收集的陆均松完好种子多于 9 月和 4 月的, 可能是因为陆均松种子 9 月开始陆续下落, 12 月种子下落高峰结束, 此时, 刚下落的种子部分存有活力, 种子在枯落物和土壤里经过一段时间的埋存, 种子被腐化损坏。因此, 到 4 月份的时候, 种子大部分变成了霉烂、受损种子, 很难发现有完好种子; 4 月份的霉烂种子的比例高于 9 月和 12 月, 这跟种子从母树下落在枯落物和土壤里的存留时间有关系; 4 月份的空心种子比例高于 9 月和 12 月; 3 次取样中的损坏种子比例差异不明显。表明母树在不同取样时间, 土壤种子库的组成和分布都不尽相同, 陆均松土壤种子库里的种子质量与取样季节有关系, 每年的 3 次取样时均能收获种子, 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

表 3 陆均松土壤种子库种子组成类型的数量

Table 3 The number of seed composition types of soil seed bank of *Dacrydium pectinatum*

取样月份 Sampling month	总量 Total	完好种子 Intact seed	霉烂种子 Rot seed	空心种子 Hollow seed	受损种子 Damaged seed
4	1 493.75 ±154.98	0	781.25 ±94.43(52.30%)	762.50 ±102.08(25.96%)	337.5 ±30.65(21.74%)
9	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%)
12	1 662.50 ±259.83	12.50 ±4.43(0.75%)	631.25 ±105.13(37.77%)	300.00 ±93.81(33.12%)	462.5 ±66.19(28.36%)
均值 Mean	1 358.30 ±235.65	6.25 ±2.98(0.48%)	610.42 ±120.48(45.28%)	479.17 ±77.22(34.54%)	331.25 ±48.13(23.83%)

然更新障碍机制时, 这些因素不容忽视。

## 2.5 土壤种子库空间分布特征

陆均松种子水平分布的差异明显(图 6)。从距离角度出发, 种子集中落于距母树 1 m 的样方处, 种子数量最多, 4 月、9 月和 12 月分别收集了 662、1 297、1 610 粒, 占当期种子总数的 21%、35%、42%。其次为距离母树 2 m 的样方, 4 月、9 月和 12 月种子数量分别为 622、545、468 粒, 占当期种子总数的 20%、15%、12%。然后是距离母树 3 m 处, 再次是距离母树 4 m 处, 可见, 土壤种子库种子数量大体呈现随着距母树距离增加而减少的趋势, 但也有例外, 距离母树 6 m 处土壤种子库的种子数量少于距离母树 7 m 处的, 这与母树冠幅大小有关, 不同冠幅在同一距离处的种子雨数量也有差异, 进而导致土壤种子库种子数量分布规律也有所改变。在距离母树 10 m 处的种子数量接近于零, 说明陆均松种子分布集中在 10 m 范围内。

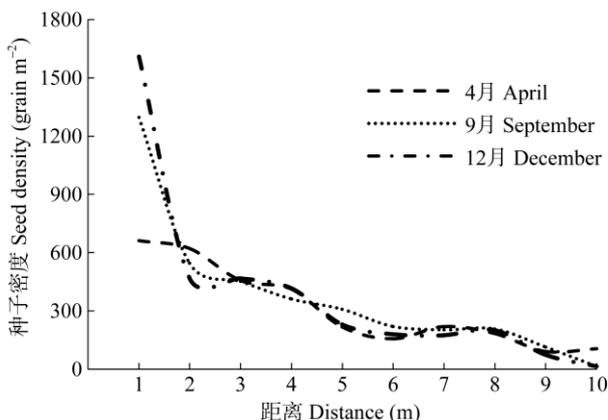


图 6 土壤种子库种子的水平分布

Fig. 6 Horizontal distribution of seeds in soil seed bank

陆均松土壤种子库种子空间分布特性具有明显的季节性差异(图 7)。土壤种子库种子数量变化曲线在花期(4 月)的波动性大于种子落种前期(9 月)

和落种末期(12 月)。4 月土壤种子库数量随着距母树距离的增加呈倒‘J’型曲线递减。4 月份枯落物层的种子数量整体呈现随着距母树距离增加而递减趋势, 距母树 1 m (483 粒)与 2 m (494 粒)处的种子数量相近, 且距母树 2 m 处的种子略多于 1 m 处的, 有异于整体规律, 距母树 3 m (349 粒)处的种子数量少于 1 m 和 2 m 处的, 距母树 1、2、3 m 处的种子数量占枯落物层种子总数的 57%。距母树 5 m (160 粒)、6 m (108 粒)和 7 m (154 粒)处的种子数量均低于 1、2、3 m 处的, 占种子总数的 18%。0~5 cm 层和 6~10 cm 层的种子数量明显少于枯落物层且均随着距母树距离的增加呈递减趋势, 变化曲线波动性小于枯落物层, 且趋于平缓。9 月份的枯落物层种子数量变化的波动性小于 4 月, 在距母树 1 m 处(1 003 粒)的种子与 2 m 处(406 粒)的差异很大, 曲线下降速率大于 4 月; 距母树 3 m 处(350 粒)的种子略少于 2 m 处的, 整体都趋于递减趋势。距母树 7 m (125 粒)、8 m (142 粒)和 9 m (81 粒)处的种子数量较低, 占种子总数的 14%。种子数量在距母树 1 m 处最高, 在距母树 10 m 处为零。12 月份的枯落物层的种子数量变化相似于 9 月份的, 整体都趋于递减趋势。在距母树 1 m (1 118 粒)、2 m (317 粒)和 3 m (345 粒)处呈现骤然下降, 距母树 7 m (122 粒)、8 m (158 粒)和 9 m (58 粒)处的种子数量较低, 占种子总数的 12%。土壤种子库数量随着距母树距离的增加呈递减趋势, 是由于种子重力作用和树冠冠幅大小的原因, 中途存在波峰波谷可能是受风向风速的影响。此外, 不同龄级的陆均松的物候存在差异, 所以, 在花期也有种子存在。

## 2.6 土壤种子库的种子活力动态

4、9 和 12 月的 50 粒种子中, 有生活力种子数量有显著差异, 分别为 0、7 和 16 粒, 分别占土壤种子库种子总量的 0%、14%和 32%; 陆均松由于自身遗传及环境条件影响, 无生活力种子比率较高。

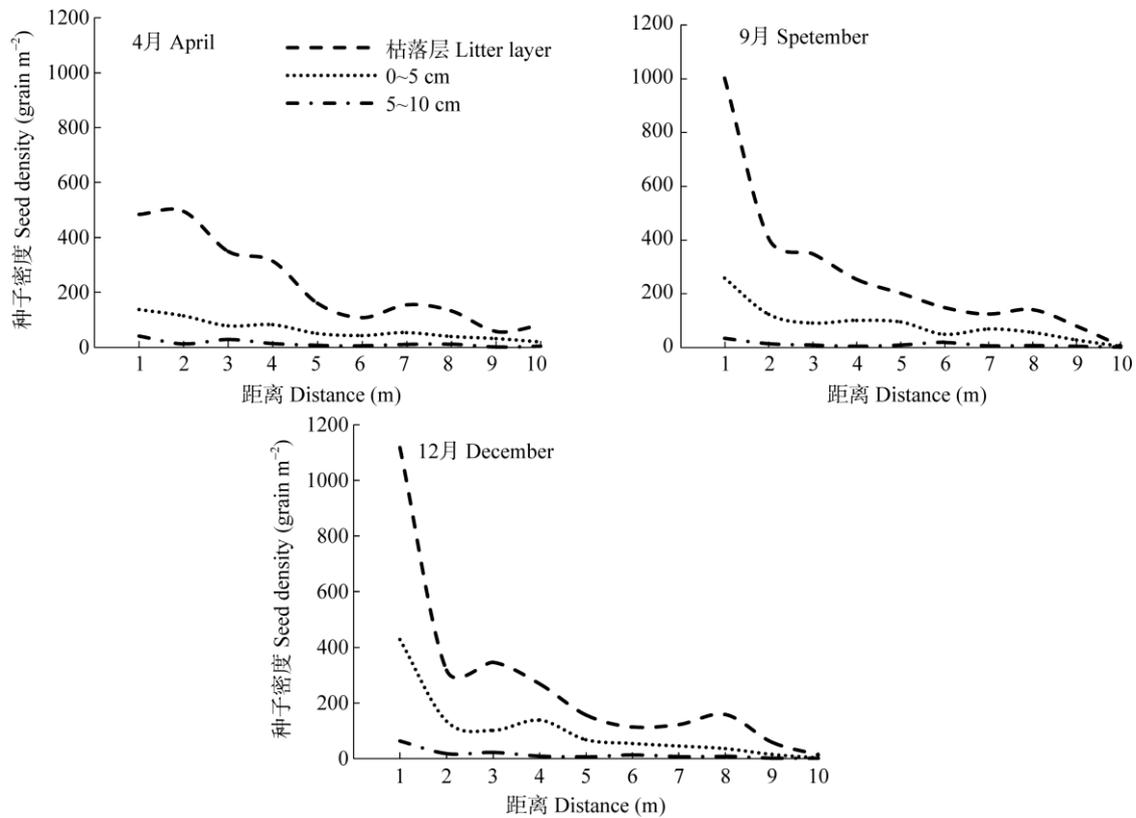


图 7 土壤种子库种子的垂直分布

Fig. 7 Vertical distribution of seed in soil seed bank

**2.7 地形因子对幼苗幼树动态和分布的影响**

**主导因子的确定** 本次研究设计了经度、纬度、海拔高度、坡度、坡向、坡位 6 个地形因子, 包含定量因子和定性因子, 运用数量化 I 方法, 分析这些因子对陆均松幼苗幼树分布的影响(表 4)。结果表明, 经度、纬度、坡度、坡向因子对幼苗分布的影响

显著, 海拔高度和坡位对幼苗分布的影响不显著。

**幼苗幼树的分布判别** 利用随机抽取的 259 个样本的经度、纬度、坡度、坡向数据和 Fisher 判别分析法程序, 计算基于地形因子的陆均松幼苗幼树分布判别模型参数(表 5)。可见, 利用经度、纬度、坡度、坡向作为判别因子, 陆均松幼苗幼树分布判

表 4 地形因子影响幼苗幼树分布的数量化 I 计算结果

Table 4 Quantitative I result of terrain factors affect distribution of seedlings and saplings

因子 Factor	平方和 Sum of square	自由度 Degree freedom	均方 Mean square	F	Pr>F
经度 Longitude	2.975 7	1	2.975 7	47.419	0.000 0
纬度 Latitude	2.984 9	1	2.984 9	47.566	0.000 0
海拔高度 Altitude	0.042 1	1	0.042 1	0.671 3	0.413 2
坡度 Slope	8.346 0	1	8.346 0	132.99	0.000 0
坡向 Slope aspect	1.503 6	3	0.501 2	7.987 1	0.000 0
坡位 Slope position	0.000 8	1	0.000 8	0.012 9	0.909 5
残差 Residual	20.269 3	323	0.062 7		
模型 Model	36.679 4	8	4.584 9	73.062	0.000 0
校正计 Calibration meter	56.948 7	331			
截距 Intercept	16.051 2	1			
合计 Total	73	332			

别模型拟合精度较高, 相关系数为 0.910 3。有陆均松幼苗幼树分布区域的正判率为 98.63%, 无陆均松幼苗幼树分布区域的正判率为 94.98%。为了进一步验证该判别模型的精度和普适性, 将剩下的 73 个检验样本(30 个陆均松幼苗幼树分布样本, 43 个陆均松成树分布样本)的值代入模型, 按

照判别规则确定每个样本的归属。结果表明, 陆均松幼苗幼树分布的样本正判数为 19 个, 正判率为 95.00%; 陆均松大树分布样本正判数为 49 个, 正判率为 94.23%。由检验结果可知, 判别模型的判别精度较高, 说明判别模型具有较好的精度和普适性。

表 5 基于地形因子的幼苗幼树分布判别模型参数

Table 5 Discriminant model parameters of seedlings and saplings distribution based on terrain factors

类型 Type	判别因子 Discrimination factor	判别系数 Discriminant coefficient	有幼苗平均值 Average seedling	无幼苗平均值 Average seedling free	有幼苗正判率 Positive rate of seedling (%)	无幼苗正判率 Positive rate of seedling free (%)	相关系数 Correlation coefficient
定量因子 Quantitative factor	经度 Longitude	18.003 8	109.199 9	109.195 9	98.63	94.98	0.910 3
	纬度 Latitude	-21.080 9	19.091 7	19.092 4			
	坡度 Slope	-0.001 7	18.424 6	34.332 0			
	坡向 Slope aspect						
定性因子 Qualitative factor	东 East	0.042 7	0.082 1	0.297 2			
	西 West	0	0	0			
	南 South	0.008 1	0.890 4	0.347 4			
	北 North	0.031 26	0.027 3	0.166 0			

### 3 讨论

#### 3.1 陆均松种子雨的特征

陆均松种子下落数量很多, 但完好种子数量很少, 大部分种子为空壳, 受鸟类啃食损坏率高, 因此陆均松的有效种子数量少, 可在种子成熟后且下落前进行种子采摘, 以增加陆均松天然更新的种源数量。陆均松种子雨周期较长, 落种时间长于绝大部分乔木树种。梭梭(*Haloxylon ammodendron*)种子的散布高峰集中在 11 月中上旬, 落种量占整个种子雨的 65%<sup>[28]</sup>。西南桦(*Betula alnoides*)种子雨从 2 月 16 日开始散种, 4 月 16 日结束, 持续 60 d<sup>[29]</sup>。木榄(*Bruguiera gymorrhiza*)种子雨历时约 170 d<sup>[30]</sup>。此外, 陆均松种子雨年间的高峰期还不尽相同, 鉴于其周期特点, 可开展陆均松人工抚育措施促进天然。经 3 年观测, 初步确定陆均松种群结实存在大小年现象, 具有年际变化, 有可能会造成种源出现断层现象, 使得陆均松种群的天然更新受阻。因此, 在种子成熟下落高峰期后立即收集种子, 将有效种子进行存储用于来年的幼苗培育, 可改进陆均松天然更新受种源限制的问题。

陆均松种子大部分降落在距母树 7 m 范围内, 说明陆均松种子雨分布范围受冠幅的影响。胡星星等<sup>[31]</sup>对浙江天童常绿阔叶林栲树(*Castanopsis fargesii*)种子雨的时空格局的研究表明, 散落在地表

的种子雨主要集中在离母株树干 1.5~5.5 m 区段内, 种子数量占总数的 85.6%, 最远不超过 8 m。此外, 栲树大量的种子集中散落在母树附近, 冠幅以外的地方种子很少。这与本研究结果相似。这说明陆均松种子雨扩散较为集中, 且离母树较近, 其扩散范围限制了天然更新幼树的分布面积, 母树的分布对幼苗的分布区域有决定性作用。种子雨密度大小与四个方向没有明显统一规律性, 陆均松种子下落方向受风力风向作用的影响, 海南台风等灾害的出现对其种子传播有重要的影响作用。

#### 3.2 陆均松土壤种子库的特征

陆均松土壤种子库种子质量差, 完好种子比例低(0.48%)、霉烂种子最多(44.49%)。种子数量随土层深度的增加不断减小, 枯枝落叶层的种子数量最多, 显著高于 0~5 cm 土层和 6~10 cm 土层。大多数植物的土壤种子库种子集中在枯枝落叶层<sup>[29-30]</sup>, 但枯枝落叶阻隔了下落后的种子与土壤的接触, 阻碍了种子的萌发和生长, 影响植物天然更新。因此, 适当清除陆均松林下地表枯枝落叶, 以增加种子进入土壤的数量, 提高种子萌发率等措施, 在采取促进陆均松天然更新的人工措施时可以考虑。9 月和 12 月的健康种子多于 4 月, 说明陆均松土壤种子库的种子质量与季节有关系, 为减少陆均松种群天然更新的种源质量障碍, 应在 12 月进行种源收集并

存储。土壤种子库有活力的种子密度也随着土壤深度的增加而减少, 并且有显著差异, 无生活力种子的数量、比率都较高, 且不同季节, 有活力种子数量不同。有专家认为, 种子库种子活力通过探索不同种子品种的活力水平来定夺<sup>[32]</sup>。

### 3.3 陆均松幼苗幼树分布的特征

陆均松从幼苗到成树的生长过程中, 在不同生长阶段受不同因素的影响。橡树(*Quercus palustris*) 幼苗的生长受附近物种组成及不同层次阴影的影响<sup>[33]</sup>; 不同树种有特定的海拔生长范围, 不同海拔地区生长的森林有自身的生态作用, 且与自然更新的时空动态有相互作用的关系<sup>[34]</sup>; 通过海拔、年龄, 相互竞争作用来适应气候的变化<sup>[35]</sup>, 影响森林的幼苗生长。陆均松幼苗幼树分布海拔范围相对差较小(200 m 以内), 幼苗幼树在此海拔范围内均能生存和发展。研究区陆均松幼苗幼树基本都分布在山脊上, 坡的其他部位几乎没有分布, 也就是说可在高海拔的山脊上人工种植适量陆均松幼苗, 以改善其更新状态。

经度、纬度、坡度、坡向 4 个因子对陆均松幼苗幼树分布的影响呈现显著相关性。经度、纬度反映了从南到北、从东到西两个方向的太阳辐射强度的变化对幼苗幼树的生存和发展产生显著影响。经度与幼苗幼树分布呈正相关, 从东到西, 随着太阳辐射强度的增强, 幼苗幼树分布增加。纬度与幼苗幼树的分布呈负相关, 从南往北, 随太阳辐射的减弱幼苗幼树分布减少。坡度与幼苗幼树分布成负相关, 坡度越大, 幼苗幼树分布越少, 随着坡度的增加, 种子在坡上的固着能力越弱, 能在坡度大的地方发芽生根的机会越少。在不同坡向上幼苗幼树从多到少的顺序依次是西南-北-西北-西, 主要原因与坡向分布权重有关, 在研究区西南和北向的山脊分布较长, 面积较大, 西和西北向的山脊较短, 面积较小。

综上所述, 陆均松种子雨的自然扩散范围较窄, 自我更新能力较弱, 必须借助外力提高其繁衍更新能力, 否则, 其数量会越来越来少。陆均松的海拔分布范围较为集中, 海拔高度和坡位对陆均松幼苗幼树的分布影响不明显。种子雨数量、组成和时空分布格局对陆均松天然更新能力越发存有影响, 可通过适度的人为抚育管理促进天然更新。鉴于陆均松雌雄异株的生殖方式以及土壤种子库种子质

量差、萌发能力弱的现象, 可从陆均松种群雌雄异株生殖分配特征、雌雄花期、传粉方式、授粉率等生物学特征方面进行探讨。此外, 在今后的经营过程中, 可以适当间伐, 清除部分地面枯枝落叶, 增加种子与土壤的接触率, 提高种子萌发率, 促进陆均松林的天然更新。

### 参考文献

- [1] FERNANDES P, ANTUNES C, PINHO P, et al. Natural regeneration of *Pinus pinaster* and *Eucalyptus globulus* from plantation into adjacent natural habitats [J]. *For Ecol Manag*, 2016, 378(15): 91–102. doi: 10.1016/j.foreco.2016.07.027.
- [2] ROCHA G P E, VIEIRA D L M, SIMON M F. Fast natural regeneration in abandoned pastures in southern Amazonia [J]. *For Ecol Manag*, 2016, 370: 93–101. doi: 10.1016/j.foreco.2016.03.057.
- [3] DU X J, GUO Q F, GAO X M, et al. Seed rain, soil seed bank, seed loss and regeneration of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae) in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *For Ecol Manag*, 2007, 238(1/2/3): 212–219. doi: 10.1016/j.foreco.2006.10.018.
- [4] LI B H, HAO Z Q, BIN Y, et al. Seed rain dynamics reveals strong dispersal limitation, different reproductive strategies and responses to climate in a temperate forest in northeast China [J]. *J Veg Sci*, 2012, 23(2): 271–279. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01344.x.
- [5] ORSENIGO S, ABELI T, ROSSI G, et al. Effects of autumn and spring heat waves on seed germination of high mountain plants [J]. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0133626. doi: 10.1371/journal.pone.0133626.
- [6] AMIR A A. Canopy gaps and the natural regeneration of *Matang mangroves* [J]. *For Ecol Manag*, 2012, 269: 60–67. doi: 10.1016/j.foreco.2011.12.040.
- [7] MITSOPOULOS I, XANTHOPOULOS G. Effect of stand, topographic, and climatic factors on the fuel complex characteristics of Aleppo (*Pinus halepensis* Mill.) and Calabrian (*Pinus brutia* Ten.) pine forests of Greece [J]. *For Ecol Manag*, 2016, 360: 110–121. doi: 10.1016/j.foreco.2015.10.027.
- [8] XU Y Z, SCOTT B F, WANG Q G, et al. Topographic and biotic factors determine forest biomass spatial distribution in a subtropical mountain moist forest [J]. *For Ecol Manag*, 2015, 357: 95–103. doi: 10.1016/j.foreco.2015.08.010.
- [9] ERICKSON T E, BARRETT R L, MERRITT D J, et al. Pilbara Seed Atlas and Field Guide: Plant Restoration in Australia's Arid Northwest [M]. Dickson, Australia: CSIRO Publishing, 2016: 46–47.
- [10] ZHANG X, DONG W J, SHEN S K, et al. Studies on soil seed bank of lakeside zone: A review [J]. *Wetland Sci*, 2016, 14(1): 97–102.

- 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.
- [11] MATUS G, PAPP M, TÓTHMÉRÉSZ B. Impact of management on vegetation dynamics and seed bank formation of inland dune grassland in Hungary [J]. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants*, 2005, 200(3): 296–306. doi: 10.1016/j.flora.2004.12.002.
- [12] GORCHOV D L, CORNEJO F, ASCORRA C, et al. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon [J]. *Plant Ecol*, 1993, 107–108(1): 339–349. doi: 10.1007/BF00052233.
- [13] STROMBERG J C, BOUDELLE J A, HAZELTON A F. Differences in seed mass between hydric and xeric plants influence seed bank dynamics in a dry land riparian ecosystem [J]. *Funct Ecol*, 2008, 22(2): 205–212. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01375.x.
- [14] WILLIAMS L K, KRISTIANSEN P, SINDEL B M, et al. Quantifying the seed bank of an invasive grass in the sub-Antarctic: Seed density, depth, persistence and viability [J]. *Biol Invas*, 2016, 18(7): 2093–2106. doi: 10.1007/s10530-016-1154-x.
- [15] RODRÍGUEZ-PÉREZ J, LARRINAGA A R, SANTAMARÍA L. Effects of frugivore preferences and habitat heterogeneity on seed rain: A multi-scale analysis [J]. *PLoS One*, 2012, 7(3): e33246. doi: 10.1371/journal.pone.0033246.
- [16] PERES S. Saving the gene pool for the future: Seed banks as archives [J]. *Stud Hist Philos Biol Biomed Sci*, 2016, 55: 96–104. doi: 10.1016/j.shpsc.2015.09.002.
- [17] LIU Q Y, WANG G D, JIANG M, et al. Characteristics of soil seed banks and their relationships with aboveground vegetation in ditches in the Sanjiang Plain [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38 (1): 17–26. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00002.
- 刘庆艳, 王国栋, 姜明, 等. 三江平原沟渠土壤种子库特征及其与地上植被的关系 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(1): 17–26. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00002.
- [18] 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]. *Ecol Eng*, 2016, 96(3): 45–54. doi: 10.1016/j.ecoleng.2016.03.040.
- [19] XING X M, MA X D, ZHANG Y M. Effects of biological soil crusts on soil seed bank diversity and distribution characteristics in Gurbantunggut Desert [J]. *Chin J Ecol*, 2016, 35(3): 612–620. doi: 10.13292/j.1000-4890.201603.019.
- 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. doi: 10.13292/j.1000-4890.201603.019.
- [20] ASH J. Growth rings, age and taxonomy of *Dacrydium* (Podocarpaceae) in Fiji [J]. *Austr J Bot*, 1986, 34(2): 197–205. doi: 10.1071/BT9860197.
- [21] FU L G, JIN J M. *China Plant Red Data Book: Rare and Endangered Plants* [M]. Beijing: Science Press, 1992: 216–218.
- 傅立国, 金鉴明. 中国植物红皮书——稀有濒危植物 [M]. 北京: 科学出版社, 1992: 216–218.
- [22] QI X M, ZENG X Y. Research on the ecological evaluation of Bawangling National Nature Reserve in Hainan [J]. *Sichuan For Explor Des*, 2011(2): 51–53.
- 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.
- [23] CHEN Y K, YANG Q, MO Y N, et al. A study on the niches of the state's key protected plants in Bawangling, Hainan Island [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2014, 38(6): 576–584. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00053.
- 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. doi: 10.3724/SP.J.1258.2014.00053.
- [24] Li Z C, CHEN Y F, HONG X J, et al. Age structure and point pattern analysis of *Dacrydium pectinatum* in Bawangling, Hainan Island [J]. *Chin J Ecol*, 2015, 34(6): 1507–1515.
- 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.
- [25] SHANG Z H, DENG B, DING L M. The effects of three years offencing enclosure on soil seed banks and the relationship with above-ground vegetation of degraded alpine grasslands of the Tibetan Plateau [J]. *Plant Soil*, 2013, 364(1/2): 229–244. doi: 10.1007/s11104-012-1362-9.
- [26] LI J H, YUAN J, WANF L Y, et al. Rapid determination of seed viability of *Jatropha curcas* by TTC staining method [J]. *Pract For Technol*, 2011, 3(1): 9–10.
- 李进华, 袁军, 汪利燕, 等. 四唑染色法快速测定麻疯树种子生活力研究 [J]. *林业实用技术*, 2011, 3(1): 9–10.
- [27] LAN S B, LUO X, LUO Y L. The growth process of poplar-birch natural forests [J]. *J NE For Univ*, 2005, 33(5): 9–12. doi: 10.3969/j.issn.1000-5382.2005.05.004.
- 兰士波, 罗旭, 罗玉亮. 天然杨桦林的生长进程 [J]. *东北林业大学学报*, 2005, 33(5): 9–12. doi: 10.3969/j.issn.1000-5382.2005.05.004.
- [28] LÜ C Y, ZHANG X M, LIU G J, et al. Characteristics of seed rain of *Haloxylon ammodendron* in southeastern edge of Junggar Basin [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32(19): 6270–6278. doi: 10.5846/stxb201107161059.
- 吕朝燕, 张希明, 刘国军, 等. 准噶尔盆地东南缘梭梭种子雨特征 [J]. *生态学报*, 2012, 32(19): 6270–6278. doi: 10.5846/stxb201107161059.

- [29] GUO J J, ZHAO Z G, OU J L, et al. Spatiotemporal dynamics of seed rain in natural forest of *Betula alnoides* in Jingxi County, Guangxi, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2012, 36(8): 729–738. doi: 10.3724/SPJ.1258.2012.00729.  
郭俊杰, 赵志刚, 欧景莉, 等. 广西靖西西南桦天然林种子雨的时空动态 [J]. *植物生态学报*, 2012, 36(8): 729–738. doi: 10.3724/SPJ.1258.2012.00729.
- [30] HAN W D, GAO X M, LIN G X. Study on the seed rain of *Bruguiera gymnorhiza* community in Leizhou Peninsula [J]. *J Fujian For Sci Technol*, 2013, 40(4): 12–16. doi: 10.3969/j.issn.1002-7351.2013.04.03.  
韩维栋, 高秀梅, 林广旋. 雷州半岛木榄群落种子雨研究 [J]. *福建林业科技*, 2013, 40(4): 12–16. doi: 10.3969/j.issn.1002-7351.2013.04.03.
- [31] HU X M, CAI Y L, LI K, et al. Spatial and temporal pattern of *Castanopsis fargesii* seed rain in evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park of Zhejiang, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2005, 16(5): 815–819.  
胡星明, 蔡永立, 李恺, 等. 浙江天童国家常绿阔叶林栲树种子雨的时空格局 [J]. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 815–819.
- [32] 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. doi: 10.1016/j.ecoleng.2015.01.039.
- [33] MATHIAS D, KRIS V, CHRISTIAN S. Identity rather than richness drives local neighbourhood species composition effects on oak sapling growth in a young forest [J]. *For Ecol Manag*, 2016, 380(15): 274–284. doi: 10.1016/j.foreco.2016.09.004.
- [34] KOVAČ M, KUTNAR L, HLADNIK D. Assessing biodiversity and conservation status of the Natural 2000 forest habitat types: Tools for designated forestlands stewardship [J]. *For Ecol Manag*, 2016, 359(1): 256–267. doi: 10.1016/j.foreco.2015.10.011.
- [35] PRIMICIA I, CAMARERO J J, JANDA P, et al. Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate [J]. *For Ecol Manag*, 2015, 354(15): 77–86. doi: 10.1016/j.foreco.2015.06.034.