

鄂东南低丘地区枫香林下枫香幼苗更新限制因子

王传华^{1,2} 李俊清^{1*} 陈芳清² 杨莹¹

¹北京林业大学森林培育教育部重点实验室, 北京 100083; ²三峡大学化学与生命科学学院, 湖北宜昌, 443000

摘要 深入理解幼苗更新的生态过程及其限制因子是植物种群保育和森林管理的基础。在鄂东南的低丘地区, 采用控制试验研究了限制枫香(*Liquidambar formosana*)幼苗在其自身林下更新的生态因子。由于枫香幼苗在马尾松(*Pinus massoniana*)林下偶尔更新良好, 在枫香林下几乎没有更新, 以马尾松林为对照, 设计了4个试验来检验: (1)低温和土壤湿度对枫香种子储藏过程中寿命的影响, (2)两种林型的土壤、凋落物对枫香种子越冬及存活的影响, (3)凋落物对枫香种子萌发是否具有化感作用, (4)林下的光强变化是否影响幼苗的存活。结果表明, 枫香种子在很低的温度下仍可以立即萌发, 这表明枫香种子没有休眠特性是影响枫香幼苗更新的重要因子; 土壤、凋落物和凋落物滤液对种子越冬后的存活没有影响, 不能解释“枫香林下没有枫香苗”的问题; 两种林型的主要凋落物滤液对枫香种子萌发没有抑制作用或促进作用; 一年生枫香幼苗遮阴试验的结果表明, 3%透光率下幼苗的死亡率接近90%。因此枫香林下弱的光环境和种子的低温萌发特性是影响枫香幼苗更新的重要因子。

关键词 枫香, 凋落物化感作用, 非休眠种子, 耐阴性

Factors affecting seedling regeneration of *Liquidambar formosana* in the *L. formosana* forests in hilly regions of Southeast Hubei, China

WANG Chuan-Hua^{1,2}, LI Jun-Qing^{1*}, CHEN Fang-Qing², and YANG Ying¹

¹Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; and ²College of Chemistry and Life Science, China Three Gorges University, Yichang, Hubei 443000, China

Abstract

Aims *Liquidambar formosana* is an important canopy tree species widely distributed in the plains and mountains from the north-subtropical zone to the tropical zone in China. Full understanding of the natural regeneration processes of tree seedling and limiting factors is important for plant population conservation and forest management. Our objective is to investigate the factors that limit seedling regeneration of *L. formosana* under canopies of Formosan sweetgum forests in hilly regions of Southeast Hubei, China.

Methods Seedling regeneration of *L. formosana* occurs sporadically under canopies of mixed pine forests but poorly under Formosan sweetgum canopy. In 2008, we carried out a series of experiments to study factors limiting seedling regeneration of *L. formosana* under mixed pine forests and Formosan sweetgum forests and tested: (1) effects of lower temperature and soil moisture on seed longevity, (2) effects of forest type, soil type and litter cover on seed survival, (3) litter allelopathy effects on seed longevity and germination, and (4) effects of light intensity under canopies on seedling survival.

Important findings Dispersed seeds of *L. formosana* could germinate immediately at lower temperatures (4–8 °C), although such temperatures were fatal to seedling establishment. Contrary to our prediction, soil type, litter leachate and litter cover had no effects on *L. formosana* seed viability and could not be used to explain poor seedling regeneration under canopies of Formosan sweetgum forest. We also did not find any litter leachate inhibition or promotion effects on seed germination, although a short germination lag effect was found with leachate of pine needles and sweetgum leaves. Shading first-year seedlings of *L. formosana* indicated that about 90% would die under the canopy of the Formosan sweetgum forest (with its 3% transmittance of open-sky light). In general, our experiments suggested that non-dormant seed and shade-intolerant seedlings of *L. formosana* were key factors limiting seedling regeneration under canopies of Formosan sweetgum forest.

Key words *Liquidambar formosana*, litter allelopathy, non-dormant seed, shade intolerance

枫香(*Liquidambar formosana*)是一种广泛分布于中国北亚热带以南平原和山区的先锋树种(中国森林编辑委员会, 1999)。在长江中下游地区的次生林中, 枫香是最重要的冠层树种之一, 通常作为优势树种的伴生种出现, 偶尔会形成小面积的枫香纯林斑块(中国森林编辑委员会, 1999; 王传华等, 2009a)。在过去的几个世纪里我国的枫香林几乎被砍伐殆尽, 加之枫香苗在其自身林冠下更新困难, 因此, 现存的枫香种群主要由伐桩萌芽更新来维持(王传华等, 2009b)。已有的相关研究表明, 枫香属植物*L. styraciflua*的种子属于“正宗(orthodox)”型而且具有浅休眠特性, 层积和光照能促进其萌发(Bonner, 1972, 1987), 而枫香的种子不具有休眠特性, 其萌发也不需要光刺激(刘就等, 2007), 这些差异表明枫香可能具有不同于*L. styraciflua*的种子特性和更新要求。鉴于枫香种群的重要性、不良的更新状况及相关资料的匮乏, 研究自然条件下限制枫香幼苗更新的生态因子, 对于促进枫香种群的恢复具有现实而迫切的意义。

一系列的生物和非生物因子都能影响树木的幼苗更新。比如, 种子埋藏(Li & Ma, 2003)、光(Augsburger, 1984)、土壤湿度和营养(Burtern & Bazzaz, 1991)、凋落物(Wang & Kembal, 2005)和化感作用(Al-Humaid & Warrag, 1998; Ahmed *et al.*, 2008)能够影响种子的萌发; 而动物对幼苗的取食、疾病和资源竞争能影响幼苗的存活与生长(Fenner, 2000)。在本研究中, 我们旨在研究限制枫香幼苗在枫香林下更新的生态因子。已有的研究表明, 枫香幼苗在自身林下更新不良, 而在毗邻的马尾松(*Pinus massoniana*)林下偶尔更新良好(王传华等, 2009a), 因此我们假设, 由于这两种林型的林下凋落物、林下土壤和林下光环境存在差异, 导致枫香幼苗更新在种子越冬存活、萌发和幼苗建立3个阶段存在差异。我们的问题是: (1)如果枫香种子不具有休眠特性, 那么低温和土壤湿度如何影响种子的存活率与寿命? (2)马尾松林和枫香林下的凋落物和土壤对枫香种子越冬后的存活率的影响是否存在差异? (3)枫香林下凋落物对枫香种子萌发是否具有抑制作用, 而马尾松林下的凋落物对枫香种子萌发是否具有中性或促进作用? (4)枫香林下和马尾松林下光环境的差异是否导致了枫香幼苗不同的死亡率? 对上述问题的回答将增加我们对自然

条件下枫香幼苗更新的认识, 并将为枫香种群的有效管理提供必要的信息。

1 研究方法

1.1 研究地概况

研究地位于武汉市东南91 km的大别山余脉的湖北省浠水县清泉镇(115°19' E, 30°24' N, 海拔120–200 m), 属于亚热带大陆性气候。年平均气温16.9 °C, 年平均降水量1 350 mm, 70%的降水发生在4–8月(浠水县志编辑委员会, 1996)。马尾松林和落叶阔叶林是当地的主要植被类型, 在长江中下游地区具有典型性和代表性。该地区的主要树种包括马尾松、枫香、各种栎类(*Quercus* spp.)、化香(*Platycarya strobilacea*)和山合欢(*Albizia julibrissin*)等。冠层树种的高度在12–15 m之间, 胸径在12–18 cm之间。

1.2 试验设计

1.2.1 低温和土壤湿度对储藏枫香种子存活的影响

参照Rey等(2005)的方法, 测定河沙的田间持水量(WHC, %)。计算公式为 $WHC = m/30 \times 100\%$, 其中 m 为30 g河沙的最大持水质量(g)。参照Cavieres等(2007)的方法对河沙、种子进行处理, 并测定低温和土壤湿度对枫香种子储藏存活率的影响。将处理后的种子分装到大小为3 cm × 3 cm、孔径为1 mm的尼龙网中, 每袋100粒。用蒸馏水将河沙湿度调整为WHC的15%、25%、45%和80% 4个梯度, 储藏温度设置4、8和12 °C 3个梯度, 共12个处理。在每一盒中均匀平铺25袋种子, 覆盖5 cm对应湿度的河沙后覆盖刺有细孔的薄膜, 放入对应温度的恒温培养箱中储藏。每个月从塑料盒中取出5袋种子, 记录已萌发的种子数量, 然后参照Cavieres等(2007)的方法将未萌发种子在25 °C黑暗条件下培养15天, 检测处理后未萌发的种子存活率。

1.2.2 林型、凋落物和埋藏对枫香种子越冬存活的影响

本试验采用裂区设计, 以林型为主要试验因子, 以凋落物或种子埋藏为次要因子(Dupuy & Chazdon, 2008)。2008年12月, 选择一个被马尾松林包围的枫香林斑块(大约600 m²)。在枫香林和马尾松林内, 先标记10条水平的样线, 样线间最少间隔2 m。在每条样线上, 在马尾松林和枫香林内各设置

一个0.5 m × 2.5 m的条区, 同一条线上的两个条区为一个区组, 一共10个区组。每个条区又被划分为5个0.5 m × 0.5 m的小区, 每一个小区随机分配下列5个处理之一: 处理1, 将5个装有100粒枫香种子的尼龙网袋埋藏于表土2 cm之下, 然后覆盖其自身的凋落物; 处理2, 种子埋藏方法同处理1, 移去小区内的凋落物后覆盖来自另一林型对应小区的凋落物; 处理3, 将100粒枫香种子随机撒播在凋落物表面; 处理4, 移去小区凋落物后, 随机撒播100粒枫香种子于土壤表面; 处理5, 用取自另一林型对应小区的凋落物替换自身凋落物后, 随机撒播100粒枫香种子。为了避免凋落物和枫香种子的损失或增加, 在每个小区上覆盖一个大小为0.5 m × 0.5 m、高0.2 m、网眼大小为1 mm的尼龙网罩。2009年3月中旬, 将处理1和2种子取回, 统计已萌发仍存活的种子数量, 并采用与1.2.1相同的方法测定未萌发种子的存活率, 以上述2项数据之和作为土壤埋藏种子的总存活率; 同时, 每天统计处理3、4和5的幼苗发生数, 直到没有新的枫香幼苗产生, 计算种子的存活率。

1.2.3 凋落物滤液对枫香种子萌发和储藏的影响

参考Cavieres等(2007)的方法测定凋落物滤液对枫香种子萌发的影响。凋落物滤液的制备方法参见Cavieres等(2007), 准确称取松针(needles of *Pinus massoniana*, NP)、麻栎叶(leaves of *Quercus acutissima*, LQ)、枫香叶(leaves of *Liquidambar formosana*, LS)和枫香蒴果(capsules of *Liquidambar formosana*, CS)各10.00 g, 浸泡在1 L的蒸馏水中, 20 °C温育48 h, 过滤后放入4 °C的冰箱中保存备用。测定凋落物对枫香种子萌发的影响时, 先将10 mL滤液倒入放有2层滤纸的培养皿中, 将100粒种子均匀地放置在滤纸上, 同时以蒸馏水作对照, 每处理5个重复。然后将培养皿放置在黑暗、25 °C的培养箱中, 每24 h记录一次种子萌发的数量。

按照Cavieres等(2007)的方法测定凋落物滤液对枫香种子储藏的影响。用NP、LQ、LS、CS和蒸馏水将处理后沙的湿度调整到田间持水量的45%; 用蒸馏水将阴干后的马尾松林和枫香林0-5 cm的表层土壤的湿度调整到WHC的45% (研究地冬天的土壤湿度为田间持水量的43%, 未发表数据), 共7个处理。测定马尾松林、枫香林表层土WHC的方法同1.2.1。种子袋埋入方法同1.2.1, 每塑料盒5袋, 储藏温度为8 °C。储藏4个月后将尼龙袋全部取出, 按

1.2.1的方法统计已萌发种子的数量, 测定未萌发种子的存活率。

1.2.4 马尾松林和枫香林下光环境对枫香幼苗存活的影响

试验在三峡大学校园内的温室内进行。由于研究地区枫香林下和马尾松林下光合有效辐射(photosynthetically available radiation, PAR)的实际透过率分别为2.14% ± 0.13%和15.04% ± 0.42% (未发表数据), 因此采用增加中性遮阴网层数的方法将4个遮阴棚(1.6 m × 8 m × 1.2 m)透光率控制为3%、6%、12%和25%, 并于2009年4月连续一个星期用Onset公司(Bourne, USA)提供的光量子在线监测系统监测遮阴棚内外的有效光合辐射。幼苗培养基质为经自来水冲洗、过筛的河沙, 装入直径为6 cm、高度为20 cm的塑料瓶中备用。幼苗催芽萌发3-4天后移栽。每个光处理3组幼苗, 每组20瓶, 各组在遮阴棚内随机放置, 不定时交换各组的位置。在随后的幼苗管理中, 每隔1天用改良的Hoagland营养液浇灌1次, 连续浇灌营养液2次后用自来水淋洗一次, 以防盐分积累。Hoagland营养液中铵态氮和硝态氮的含量相同, N的总浓度为0.003 mol·L⁻¹, 与样地所在地区土壤的N浓度相当(浠水县志编辑委员会, 1996)。在鉴别幼苗死亡原因的基础上, 分机械损伤、虫害、荫蔽3类调查死亡幼苗数, 每周统计1次。

1.3 数据分析

在分析数据前, 对种子萌发率(%)和未萌发种子的存活率(%)进行反正弦转换。对1.2.1、1.2.3试验采用单因子或双因子ANOVA分析各试验因子的效果, 并用Origin 7.5绘制相关图形; 对1.2.2试验, 采用类似于Scheiner和Gurevitch (2000)的方法进行分析, 将配对的2个条区作为主处理(林型), 将小区内的处理作为裂区的副处理, 10个区组作为重复, 并将林型和种子埋藏设置为固定因子; 对1.2.4试验, 采用SPSS 13.0 Survival模块提供的Kaplan-Meier比例风险模型, 分析各调查期荫蔽导致的植株死亡率, 并对调查末期数据进行差异显著性检验(Walters & Reich, 2000)。

2 试验结果

2.1 土壤湿度、温度对枫香种子寿命的影响

在储藏温度为4、8和12 °C的处理中, 未萌发种

子的存活率随温度升高而显著降低。在4月的测试中, 8和12 °C的种子存活率分别下降到0和1.45% (表1)。在10 °C的储藏条件下, 枫香种子的寿命大约只有100天。土壤湿度同样能显著影响种子存活率, 25%的土壤湿度总能保持较高的种子存活率, 而45%的土壤湿度下种子的存活率最低。

2.2 林型、凋落物和埋藏对枫香种子越冬存活率的影响

林型对越冬过程中枫香种子存活率的影响没有显著差异(表2)。5个处理之间及处理×林型的相互作用效果显著。在5个处理中, 被埋藏的种子的总存活率显著高于其他处理, 而2种凋落物类型间种子的存活率没有差异(表3)。

2.3 凋落物对枫香种子的化感作用

试验结果表明, 在萌发最初6天, 5个处理的萌发速率存在明显差异(表4, $p < 0.05$), LQ、CS和DW处理的萌发高峰早于NP和LS (表4)。在种子萌发期末,

凋落物滤液对枫香种子的萌发没有化感作用。

与我们的预期相反, 与对照河沙+蒸馏水相比, 凋落物滤液(LS、CS、LQ和NP)都提高了储藏种子的存活率($p < 0.05$) (表5)。在这4种凋落物中, 来自枫香林的LS和CS提高储藏种子存活率的作用强于来自于马尾松林的NP, 但与LQ相比不显著。与对照(河沙+蒸馏水)相比, 枫香林土壤(soil-S)和马尾松林土壤(soil-P)对储藏种子存活率的影响并无显著差异, 但是枫香林土壤储藏种子的存活率显著低于马尾松林土壤($p < 0.05$)。

2.4 林下PAR对枫香幼苗存活的影响

在生长期末, 4个PAR处理的枫香幼苗存活率存在显著差异。在3%、6%、12%和25%的光处理里, 枫香幼苗的存活率分别为 $12.4\% \pm 7.9\%$ 、 $11.3\% \pm 7.4\%$ 、 $60.9\% \pm 12\%$ 和 $81.4\% \pm 9.7\%$, 3%和6%透光率的幼苗存活率显著低于12%和25%透光率的幼苗存活率, 表明PAR是影响枫香幼苗存活的重要因子(图1)。

表1 温度(T)和土壤湿度(H)对枫香种子活性的影响

Table 1 Effects of temperature (T) and soil moisture (H) on the viability of *Liquidambar formosana* seeds

		未萌发种子的活性 Viability of seeds remaining un-germinated (%)				
		2009-02-01	2009-03-01	2009-04-01	2009-05-01	2009-06-01
温度 T (°C)	4	82.6 ^a	79.0 ^a	46.7 ^a	23.2 ^a	6.6 ^b
	8	86.4 ^a	65.0 ^b	0.1 ^b	5.7 ^b	0.1 ^a
	12	70.1 ^b	44.4 ^c	1.4 ^c	0.2 ^c	1.2 ^a
土壤湿度 H (%)	15	83.8 ^{ns}	65.4 ^{ab}	22.5 ^b	12.9 ^c	3.1 ^{ab}
	25	80.5 ^{ns}	66.5 ^b	24.9 ^b	16.9 ^c	5.2 ^b
	45	76.3 ^{ns}	58.6 ^a	12.8 ^a	2.7 ^a	0.6 ^a
	80	78.1 ^{ns}	60.9 ^a	21.6 ^b	6.4 ^b	1.7 ^{ab}
T × H 相互作用 T × H interaction		s	s	s	s	s
T × H 处理 T × H treatment	4 × 15	86.3 ^c	67.3 ^c	30.5 ^d	20.9 ^d	9.2 ^c
	4 × 25	84.9 ^{ef}	82.9 ^{ef}	67.1 ^e	49.1 ^e	13.2 ^c
	4 × 45	73.2 ^{de}	78.1 ^{cde}	28.2 ^d	7.2 ^c	0.7 ^{ab}
	4 × 80	86.0 ^f	87.8 ^f	60.9 ^e	15.7 ^d	3.4 ^b
	8 × 15	88.9 ^{cd}	70.3 ^{cd}	0 ^a	0 ^a	0 ^a
	8 × 25	85.5 ^c	66.4 ^c	0 ^a	0 ^a	0 ^a
	8 × 45	86.6 ^{bc}	61.7 ^{bc}	0 ^a	0 ^a	0.3 ^a
	8 × 80	84.5 ^{bc}	61.8 ^{bc}	0.3 ^a	0.8 ^{ab}	0.3 ^a
	12 × 15	76.4 ^{bc}	58.6 ^{bc}	37.0 ^d	17.7 ^d	0 ^a
	12 × 25	71.1 ^b	50.1 ^a	7.5 ^{bc}	1.6 ^{ab}	2.6 ^{ab}
	12 × 45	69.2 ^a	35.9 ^a	10.2 ^c	0.8 ^{ab}	0.9 ^a
	12 × 80	63.8 ^a	32.9 ^a	3.4 ^b	2.7 ^{bc}	1.5 ^{ab}

ns, 同列数据在0.05水平不显著; s, T和H相互作用在0.05水平显著; 具有不同上标字母的T、H和T × H数据之间在0.05水平差异显著。ns, the data in a column is not statistically different ($p = 0.05$); s, the interactions of T and H is significant at $p = 0.05$ level. Different letters in superscript indicate that the data in a column of T, H, interaction of T × H, and T × H treatment is statistically different ($p < 0.05$).

表2 林型和种子埋藏对枫香种子越冬后活性影响的ANOVA分析

Table 2 ANOVA analysis of the effect of forest type and seed sowing on *Liquidambar formosana* seed viability through winter

变异来源 Variation source	自由度 df	平方和 SS	均方 MS	F值 F value
主处理 Main treatment	9	4 283.65	475.96	4.36*
区组 Block	1	37.89	37.89	0.35
林型 Forest type	9	981.71	109.08	
误差(林型) E_{forest}				
亚处理 Sub treatment	4	125 643.99	31 411.00	207.55**
处理 Treatment	4	4 231.35	1 057.84	6.99**
处理×林型 Treatment × forest type	71	10 745.37	151.34	
误差 E				

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

表3 林型和种子埋藏对枫香种子越冬后活性的影响

Table 3 Effect of forest type and seed sowing on the viability of *Liquidambar formosana* seeds through winter

处理 Treatment	处理1 Treatment 1 (%)	处理2 Treatment 2 (%)	处理3 Treatment 3 (%)	处理4 Treatment 4 (%)	处理5 Treatment 5 (%)
平均 Mean	81.26 ^A	85.41 ^A	7.70 ^B	13.55 ^B	7.45 ^B

具有不同字母上标的数据在0.01水平差异显著; 1、2、3、4和5与试验1.2.2中的处理分别对应; 处理1和处理2数据为已萌发仍存活和未萌发仍具活性种子之和。

Data with different superscript letters indicate statistically different ($p < 0.01$); 1, 2, 3, 4, 5 was corresponded to the treatments in experiment of 1.2.2, respectively; data of treatment 1 and 2 was the sum of germinated seeds and survival seeds that remain un-germinated.

表4 凋落物滤液对枫香种子萌发的影响

Table 4 Effect of litter leachate on the germination of *Liquidambar formosana* seeds

处理 Treatment	逐日萌发率 Germination per day (%)				合计 Total
	3rd day	4th day	5th day	6th day	
DW	12.4 ^c	28.8 ^{bc}	27.2 ^b	11.0 ^a	89.4 ^{ns}
LQ	16.2 ^c	31.2 ^c	23.2 ^{ab}	10.2 ^a	89.2 ^{ns}
LS	1.2 ^a	12.6 ^a	21.4 ^a	21.8 ^b	87.6 ^{ns}
NP	2.4 ^{ab}	12.2 ^a	29.0 ^b	22.0 ^b	84.0 ^{ns}
CS	3.2 ^b	25.4 ^b	25.2 ^{ab}	18.0 ^b	90.8 ^{ns}

ns, 同列数据间在0.05水平差异不显著; 具有不同上标字母的同列数据在0.05水平差异显著。CS, 枫香蒴果凋落物滤液; DW, 蒸馏水; LQ, 麻栎叶凋落物滤液; LS, 枫香叶凋落物滤液; NP, 马尾松松针凋落物滤液。

ns, data in a column is not statistically different ($p = 0.05$). Different letters in superscript indicate the data in a column is statistically different ($p < 0.05$). CS, litter leachate of capsules of *Liquidambar formosana* fruit; DW, distilled water; LQ, litter leachate of leaf of *Quercus acutissima*; LS, litter leachate of leaf of *Liquidambar formosana*; NP, litter leachate of needle of *Pinus massoniana*.

表5 凋落物滤液对埋藏枫香种子活性的影响

Table 5 Effect of litter leachate on viability of buried seeds of *Liquidambar formosana*

平均 Mean (%)	处理 Treatment						
	Sand + LS	Sand + CS	Sand + NP	Sand + LQ	Sand + DW	Soil-S + DW	Soil-P + DW
	23.4 ^c	27.8 ^c	13.7 ^b	23.0 ^c	10.6 ^{ab}	7.5 ^a	16.6 ^b

不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。Soil-P, 马尾松林土壤; Soil-S, 枫香林土壤; CS, DW, LQ, LS, NP, 同表4。

Different letters in superscript indicate the data in a row is statistically different ($p < 0.05$). Soil-P, soil from pine forest; Soil-S, soil from sweetgum forest; CS, DW, LQ, LS, NP, see Table 4.

3 讨论

3.1 枫香种子的非休眠特性对其天然更新和地理分布的影响

刘就等(2007)曾记述枫香种子具有非休眠的特性, 本研究进一步证实了这一结论。而这一特性势必影响枫香的更新和分布。植物群落中某个物种能否成功地进行种子更新, 取决于种子是否在合适的时间、合适的地点具有合适的生理状态(Fenner, 2000)。一些物种的种子散落后会立即萌发, 而另一些物种的种子能在土壤中保持很长时间的活力而不萌发。试验1.2.1的结果表明, 枫香种子能够在低至4 °C的条件下立即萌发, 但这些幼苗在严寒的冬季不能存活。在我们的研究地区, 1999–2003年11月到翌年3月的月平均温度分别为12.32、6.67、5.66、8.10和12.32 °C, 平均降水量为54.52、53.70、77.70、

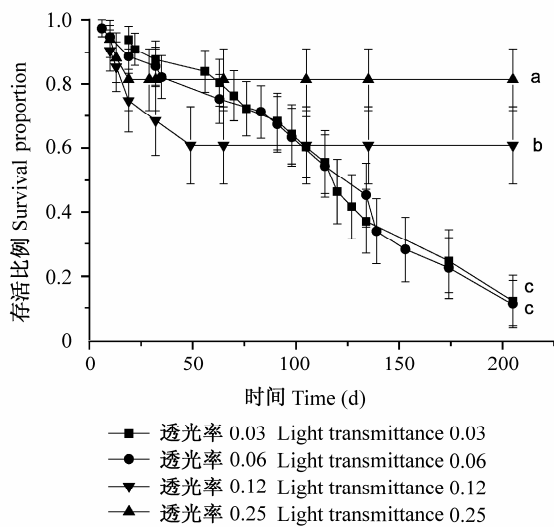


图1 遮阴对枫香幼苗存活比例的影响(平均值±标准偏差)。不同的字母表示在0.05水平差异显著。

Fig. 1 Shade effect on the survival of *Liquidambar formosana* seedlings (mean ± SD). Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

70.60和106.10 mm (浠水县气象局资料), 土壤相对持水量为土壤持水量的43.09%。该土壤的持水量为26.57%。因此, 假设枫香种子在11月开始散播(高捍东等, 2000), 它们势必面临一个能够萌发但不利于幼苗建立的环境, 这一点在试验1.2.2中得到证实。散播于土壤和凋落物表面的种子存活率分别为7.70%和13.55%, 这一结果与林型、凋落物类型及是否有凋落物覆盖没有关系, 而与种子是否被土壤埋藏关系密切。究其原因, 冬天的土壤温度要比大气温度高且稳定, 因此埋藏于土壤中的种子能减少经常波动的温度导致的伤害。

基于上述讨论, 我们认为枫香种子的非休眠特性和冬季低温可能是影响长江中下游地区次生林中枫香更新的重要因子。同时枫香种子非休眠特性还有助于解释枫香在中国的地理分布。试验结果表明, 枫香种子在10 °C的低温条件下存活时间大约为100天, 因此, 枫香在冬季气温低于10 °C持续时间超过100天的地区就不太可能生存, 这与文献中记载的枫香分布于秦岭以南的记述是大致吻合的(中国森林编辑委员会, 1999)。

3.2 凋落物化感作用对种子萌发和储藏的影响

本试验中, 我们采用的凋落物:水=10:1000的比例, 试验结果表明凋落物滤液与对照没有差异(表3), 因此我们没有进一步试验滤液的其他浓度和其

他可能掩盖化感作用的因素, 比如pH和渗透压的影响(Anders *et al.*, 1996)。凋落物滤液浓度是根据研究地枫香种子成熟和萌发季节的凋落物生成与降水情况并参考其他研究(Castells *et al.*, 2005; Cavieres *et al.*, 2007)确定的。研究地枫香林11月到翌年3月底的凋落物生成量为828 g·m⁻²(未发表数据), 而同期平均降水量为326.64 mm (浠水县气象局1999–2003年资料), 可以确定凋落物:降水=2.53:1000。由于凋落物的化感作用呈现低浓度促进(或无效)而高浓度抑制的规律(韩麟凤, 1983), 因此, 本试验的凋落物滤液浓度可以检验化感作用是否真实存在。另一个有趣的结果是NP和LS处理的萌发高峰比对照晚1–2天, 但是, 这不能解释“枫香林下没有枫香苗”的现象。首先, NP和LS的迟滞作用很微弱, 其次, NP和LS分别是马尾松林和枫香林的主要凋落物, 如果迟滞效应确实存在, 那么迟滞作用会在马尾松林和枫香林同时发生。因此枫香在其自身林下的更新不良不能归因于地表凋落物的化感作用。

和对照相比, 凋落物滤液能提升低温下储藏的枫香种子的存活率(表5), 这对于解释枫香在其自身林下的更新不良没有帮助。来自枫香林的凋落物滤液(LS和CS)能提高储藏种子的存活率, 而来自马尾松林的凋落物滤液对枫香种子存活率的影响却自相矛盾: LQ有促进作用, 而NP没有明显的效果。至于马尾松林的土壤(soil-P)储藏后未萌发种子的存活率高于枫香林土壤(soil-S), 可能要归咎于生物因子(Hadar *et al.*, 1984)的变化, 比如微生物群落结构, 而不是非生物因子(Ellis & Roberts, 1980)引起的。

3.3 幼苗耐阴性对枫香幼苗建立的影响

我们对幼苗进行的遮阴试验表明, 枫香林下的弱光环境是导致枫香幼苗更新不良的又一限制因子。前期的研究表明, 枫香林下的PAR只有未遮阴的2.1%, 而马尾松林下的PAR大约是未遮阴的15.04%。这一数据与我们试验的光梯度(3%和12%)相当。在我们的试验中, 一年生枫香幼苗在3%和12%透光率下的存活率分别为12.4%和60.9%。因此, 我们可以推定光强是枫香在其自身林冠下更新不良的限制因子之一。由于我们没有继续用更大龄的枫香幼苗进行遮阴试验, 因此, 这里仍然存在着更大年龄的枫香苗在遮阴条件下是否会继续死亡的问题。尽管幼苗的耐阴性会随着幼苗的个体发育发

生变化(Lusk, 2004; Lusk & Warton, 2007), 但是目前尚没有发现幼苗耐阴性由“需光型”剧烈地转变为“耐阴型”的实例。因此, 我们推定更大龄的幼苗在弱光环境下将继续死亡。尽管如此, 我们认为, 为了彻底了解“枫香林下没有枫香苗”的现象, 有必要对更大龄的幼苗进行遮阴试验。枫香一年生幼苗对 PAR 的响应结果表明, 枫香只能在光强环境较好的环境中更新, 这也许是在该地区次生林中枫香只能扮演伴生种的原因。

4 结论及对森林管理的启示

枫香种子的非休眠特性是影响枫香更新和地理分布的重要因子。枫香种子能在4 °C 的低温下萌发, 将导致大量种子在越冬中失去活性。因此, 一些人采取措施, 如种子埋藏, 将提高种子越冬的存活率, 从而促进更新。而林下土壤和凋落物类型对种子越冬后的存活率没有影响, 凋落物滤液也不存在抑制枫香种子萌发的化感作用, 表明类似清除凋落物的活动无助于枫香的更新。在3%透光率下一年生幼苗的死亡率接近90%, 良好的光照条件是枫香成功更新的必要条件。因此, 制造小的干扰如清除次生林中部分冠层立木, 改善林下光环境, 可望成为促进枫香林恢复的可行途径。

致谢 国家“十一五”林业科技支撑项目(2006-BAD03A16)资助。在试验过程中, 得到三峡大学生物学专业2007级学生王愿、张龙博同学的帮助。

参考文献

Ahmed R, Hoque ATMR, Hossain MK (2008). Allelopathic effects of leaf litters of *Eucalyptus camaldulensis* on some forest and agricultural crops. *Journal of Forestry Research*, 19, 19–24.

Al-Humaid AI, Warrag MOA (1998). Allelopathic effects of mesquite (*Prosopis juliflora*) foliage on seed germination and seedling growth of bermudagrass (*Cynodon dactylon*). *Journal of Arid Environments*, 38, 237–243.

Anders JD, Zackrisson O, Nilsson MC (1996). Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. *Journal of Chemical Ecology*, 22, 973–986.

Augspurger CK (1984). Seedling survival of tropical tree species, interactions on dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology*, 65, 1705–1712.

Bonner FT (1972). Maturation of sweet gum and American sycamore seeds. *Forest Science*, 18, 223–231.

Bonner FT (1987). Collection and care of sweet gum seed. *New*

Forest, 207–214.

Burtern PJ, Bazzaz FA (1991). Tree seedling emergence on interactive temperature and moisture gradients and in patches of old-field vegetation. *American Journal of Botany*, 78, 131–149.

Castells E, Uelas JP, Valentine DW (2005). Effects of plant leachates from four boreal understorey species on soil mineralization, and white spruce (*Picea glauca*) germination and seedling growth. *Annals of Botany*, 95, 1247–1252.

Cavieres LA, Chacon P, Penaloza A, Molina-Montenegro M, Arroyo MTK (2007). Leaf litter of *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) inhibits seed germination in sclerophyllous montane woodlands of central Chile. *Plant Ecology*, 190, 13–22.

China Forest Compiler Committee (中国森林编辑委员会) (1999). *China Forest III* (中国森林第3卷). China Forestry Publishing House, Beijing. 1431–1434. (in Chinese)

Dupuy JM, Chazdon RL (2008). Interacting effects of canopy gap, understorey vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. *Forest Ecology and Management*, 255, 3716–3725.

Ellis RH, Roberts EH (1980). Improved equations for the prediction of seed longevity. *Annals of Botany*, 45, 13–30.

Fenner M (2000). *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* 2nd edn. CABI Publishing, Oxfordshire.

Gao HD (高捍东), Chen FM (陈凤毛), Shi JS (施季森) (2000). A study on maturation of *Liquidambar formosana* seeds. *Journal of Nanjing Forestry University* (南京林业大学学报), 24, 26–28. (in Chinese with English abstract)

Hadar Y, Harman GE, Taylor AG (1984). Evaluation of *Trichoderma koningii* and *T. harzianum* from New York soils for biological control of seed rot caused by *Pythium* spp. *Phytopathology*, 74, 106–110.

Han LF (韩麟凤), Xu SH (许绍惠), Tang WP (唐婉屏), Han ZH (韩忠环) (1983). Primary test report on *Juglans mandshurica* Maxim. allelopathy. *Liaoning Forestry Science and Technology* (辽宁林业科技), (4), 44–49. (in Chinese)

Li QK, Ma KP (2003). Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* Koidz under mature mixed oak forest over story and in shrub land. *Forest Ecology and Management*, 176, 133–146.

Liu J (刘就), Liu HP (刘和平), Chen KK (陈考科), Deng ST (邓石亭) (2007). The research progress on the seed characters of *Liquidambar formosana*. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology* (福建林业科技), 34, 190–192. (in Chinese with English abstract)

Lusk CH, Warton DI (2007). Global meta-analysis shows that relationships of leaf mass per area with species shade tolerance depend on leaf habit and ontogeny. *New Phytolo-*

- gist*, 176, 764–774.
- Lusk CH (2004). Leaf area and growth of juvenile temperate evergreens in low light, species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Functional Ecology*, 18, 820–828.
- Rey A, Petsikos C, Jarvis PG, Grace J (2005). Effect of temperature and moisture on rates of carbon mineralization in a Mediterranean oak forest soil under controlled and field conditions. *European Journal of Soil Science*, 56, 589–599.
- Scheiner SM, Gurevitch J (2000). *Design and Analysis of Ecological Experiment* 2nd edn. Oxford University Press, New York. 47.
- Walters MB, Reich PB (2000). Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology*, 81, 1887–1901.
- Wang CH (王传华), Wei B (魏斌), Li JQ (李俊清) (2009a). Community structure and seedlings regeneration of Chinese sweetgum (*Liquidambar formosana*) forest and pine (*Pinus massoniana*)-sweetgum mixed forest in the south-east hilly region, Hubei Province. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 4681–4692. (in Chinese with English abstract)
- Wang CH (王传华), Yang Y (杨莹), Li JQ (李俊清) (2009b). Natural regeneration of Chinese sweet-gum (*Liquidambar formosana*) population in southeast hilly region of Hubei Province. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学报), 44, 710–717. (in Chinese with English abstract)
- Wang GG, Kembell KJ (2005). Balsam fir and white spruce seedling recruitment in response to under story release, seedbed type, and litter exclusion in trembling aspen stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 667–673.
- Xishui County Annals Edit Committee (浠水县志编辑委员会) (1996). *Xishui County Annals* (浠水县志). China Culture History Press, Beijing. 1–8. (in Chinese)

责任编辑: 骆世明 责任编辑: 李 敏