

光温条件对不同种源红松种子萌发的影响

张 敏 朱教君*

中国科学院森林生态与管理重点实验室, 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁清原森林生态系统国家野外科学观测研究站, 沈阳 110016

摘要 种子萌发受种源和环境条件(如光照和温度条件等)的影响。种子萌发决定红松(*Pinus koraiensis*)的天然更新能力, 因此也是恢复地带性顶极群落阔叶红松林的关键。该研究以我国3个主要种源地(辽宁清原、吉林长白山和黑龙江伊春)当年的红松种子为对象, 监测自然光、温(不同季节、林窗和林下)和控制光、温(3个光照强度: 200、20和0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 记为L200、L20和L0; 2个温度: 25和15 °C)条件下红松种子的萌发特征。结果表明, 自然越冬后, 春季(5月)所有种源种子均未萌发, 夏季(7月)和秋季(9月)各种源种子萌发率(GP)均较低(1.8%–33.7%), 但夏季林窗内各种源种子GP均显著高于林下。对林下各季节未萌发的种子, 带回室内给予适宜的光温条件(L200、25/15 °C)后发现: 春季和夏季种子均能大量萌发(32%–77%), 而秋季种子GP极低(<2%)。25 °C下, 3个种源地种子GP和萌发指数(GV)均呈现在L200条件下显著高于L20和L0处理。15 °C条件下, 清原种子GP和GV对光照的响应与25 °C条件下相一致, 长白山和伊春种子GP和GV分别在L0和L20处理下最高。所有光照强度下, 3个种源地种子GP和GV均为25 °C处理显著高于15 °C处理。可见, 适宜的温度是红松种子萌发的必要先决条件, 长白山和伊春红松种子可能需要更高的积温解除休眠; 适宜温度下(25 °C), 红松种子表现出萌发需光性; 红松种子萌发对光、温的响应存在种源特异性, 长白山和伊春红松种子在相对低温下萌发需光性弱或消失。林下光、温条件不适宜红松种子萌发是造成红松林天然更新慢或更新差的重要原因。

关键词 红松林; 天然林; 种子; 萌发特性; 更新抚育

张敏, 朱教君 (2022). 光温条件对不同种源红松种子萌发的影响. 植物生态学报, 46, 613-623. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0474

Effects of light and temperature on seed germination of *Pinus koraiensis* with different provenances

ZHANG Min and ZHU Jiao-Jun*

Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences; Qingyuan Forest CERN, National Observation and Research Station, Liaoning Province, Shenyang, 110016, China

Abstract

Aims Seed germination is affected by both provenance and habitat conditions (light, temperature, etc.). Then natural regeneration capacity of Korean pine (*Pinus koraiensis*) is determined by its seed germination, which is the key to restore the broadleaved Korean pine forest—a regional climax community. This study aimed to reveal the effects of light and temperature on seed germination of Korean pine with different provenances.

Methods Germinations of the *P. koraiensis* seeds produced in the year were investigated in both field and lab from three provenances in China (i.e. Qingyuan, Liaoning Province; Changbai Mountain, Jilin Province; and Yichun, Heilongjiang Province). Specifically, for field survey, seed germination data were obtained from both forest canopy gap and forest understory in different seasons. While for lab experiment, the seed germination in growth chamber were recorded under three light intensities (i.e. 200, 20 and 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, L200, L20 and L0 hereafter) and two temperature conditions (i.e. 25 and 15 °C).

Important findings Results showed that no seeds germinated in spring (May) under natural conditions. In comparison, the seed germination percentages (GP) from three provenances were relatively low ranging from 1.8% in understory to 33.7% in canopy gaps in summer (July) and autumn (September). However, we found that the GP were significantly higher in the canopy gap than in the understory in summer. Besides, lab experiments showed that the GP were relatively high (ranged from 32% to 77%) for spring and summer seeds under suitable

收稿日期Received: 2021-12-15 接受日期Accepted: 2022-02-16

基金项目: 国家自然科学基金(31830016和31800534)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31830016 and 31800534).

* 通信作者Corresponding author (jiaojunzhu@iae.ac.cn)

light and temperature conditions (L200, 25/15 °C) in growth chamber, but the GP were very low for autumn seeds (<2%). At 25 °C condition, the GP and germination values (GV) were significantly higher under L200 than those under L20 and L0 conditions for all the three provenances. At 15 °C condition, the response of GP and GV was consistent with that of 25 °C for seeds from Qingyuan, while the GP and GV were the highest under L0 and L20 conditions for seeds from Changbai Mountain and Yichun, respectively. Under all light intensities, GP and GV from three provenances were all higher under 25 °C than those under 15 °C. In conclusion, temperature is essential for seed germination of *P. koraiensis*, and the seeds from Changbai Mountain and Yichun might require higher accumulated temperature to break dormancy. Moreover, light helps promote seed germination at relatively high temperature condition (25 °C). However, the impacts of light and temperature were provenance-dependent. More specifically, the light impacts on germination were reduced at lower temperature conditions for seeds collected from Changbai Mountain and Yichun. Our study indicated that the poor regeneration of Korean pine natural forests might attribute to the unsuitable light and temperature conditions for seed germination.

Key words *Pinus koraiensis* forest; natural forests; seed; germination characteristics; regeneration tending

Zhang M, Zhu JJ (2022). Effects of light and temperature on seed germination of *Pinus koraiensis* with different provenances. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 613-623. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0474

种子萌发是植物生活史中的重要环节,决定了植物的成功建植(Bewley & Black, 1994; Bu *et al.*, 2017)。它是种子植物天然更新过程中的关键步骤,由生态和进化因素共同决定(Baskin & Baskin, 2014)。成功的天然更新过程,首先要保证充足的种源并尽可能提高种子的萌发率(Bauerová *et al.*, 2020)。

种子萌发受到外界环境条件,主要是光照、温度、水分等的综合影响(Kołodziejek *et al.*, 2017; Carón *et al.*, 2020)。种子在适宜的环境条件下萌发是确保植物存活、竞争以及繁殖等的重要机制(张佳宁和刘坤, 2014)。受到林窗、林缘、林层高度和时间(不同时刻、不同季节)的影响,森林群落中生境条件存在高度的异质性(Ritter *et al.*, 2005)。空间尺度上,不同大小林窗和林窗中的不同位置均会引起林下光照强度和温度的差异(管云云等, 2016);时间尺度上,随着一天以及一年四季太阳高度角的变化,森林生态系统中同一位置的光照和温度也发生剧烈的变化(陈圣宾等, 2005),为林下种子的萌发和幼苗更新提供了不同的微生境。种子萌发也受到种子自身遗传特性的影响。植物在分布范围内的不同区域,由于地理气候条件存在差异,植物对其响应不同,在自然选择过程中会逐渐产生地理变异(徐化成, 1992)。研究发现,不同地理种源的树木种子呈现不同的萌发特性(Fredrick *et al.*, 2017; 宿昊等, 2021),对环境因子的响应不同。研究不同种源种子在环境梯度下的萌发特征有利于揭示物种种源的遗传规律和变异程度。掌握种子在萌发要求上的变异规律,

能够完善对种群生态属性的认识,为退化种群的恢复和建植提供科学依据,促进天然更新过程。

红松(*Pinus koraiensis*)种群在我国主要分布于东北东部地区,包括辽宁、吉林和黑龙江省等种源地(马建路等, 1992)。红松和阔叶树种紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等构成了我国东北东部山区的地带性顶极群落——阔叶红松林。由于人为和自然灾害的干扰作用,红松建群种大量缺失,造成大约60%的阔叶红松林转变为次生林、农田、人类居住地、道路和其他土地利用类型(Li *et al.*, 2012)。天然林保护工程实施以来,部分次生林已经进入了正向演替的更新和恢复阶段(朱教君, 2002; 谷瑞升等, 2005),但其森林生态功能还远远不如原始阔叶红松林(于立忠等, 2005; 邹莉等, 2015)。提高建群种红松的天然更新能力是恢复阔叶红松林的关键措施。前期调查发现,次生林生态系统中红松天然更新差,林下可见实生幼苗数量不多,且不同林冠开阔度下红松幼苗更新差异显著(Zhang *et al.*, 2012)。因此,在森林经营中,通过人为干预提高野外林分下红松种子的萌发率和萌发速率,能够促进红松种群的天然更新。红松种子具深休眠性,且常受种源地及其光、温等生境的影响,但种源与光、温耦合对红松种子萌发影响的研究相对薄弱。基于此,本研究以辽宁清原、吉林长白山和黑龙江伊春种源地的红松种子为研究对象,分别设置林下不同光温生境和室内光温控制实验,观测红松种子的萌发特征,旨在:(1)揭示天然次生林中不同季节和林分生境下红松

种群的更新格局和规律; (2)明确红松不同种源对环境梯度的响应差异; (3)阐明光、温在红松种子萌发过程中的作用, 进而找出林下红松天然更新差的原因。研究结果能够为促进次生林下红松种群的天然更新和引导东北次生林向阔叶红松林恢复及正向演替提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 种子采集

2019年9—10月, 分别从辽宁清原(41.85° N, 124.94° E)、吉林长白山(42.40° N, 128.47° E)和黑龙江伊春(48.15° N, 129.24° E)3个种源地采集新鲜的红松种子(其中, 清原和长白山种源为人工林, 伊春种源为天然林)。每个种源地种子均采自10株以上的母树(年龄>50 a), 并将采集的种子充分混合以确保遗传异质性。3个种源地红松种子的百粒质量分别为清原: (55.83 ± 1.09) g, 长白山: (52.89 ± 0.33) g, 伊春: (64.87 ± 0.29) g。新采集的红松种子在室温下阴干1个月, 后装袋分别贴上种源地标签, 置于-20 °C冰箱内保存, 用于室内控制实验。

1.2 实验设计与处理

3个种源地的红松种子在自然室温下阴干1个月后, 于10月底分别置于不同透光林分下进行越冬埋藏。选取林窗(12%林冠开阔度)和郁闭林分(5%林冠开阔度)作为2个不同透光处理, 每个透光处理重复3次。每个生境埋藏红松种子1 800粒(600粒/种源×3种源)。为防止啮齿类动物取食, 每100粒红松种子放入1个尼龙网袋, 每个重复共计18袋(6袋/种源×3种源), 每4个尼龙网袋一起放入铁丝编织的网袋内。分别于次年的5月(春)、7月(夏)、9月(秋)分3次取出, 每次每个生境和种源取出2袋(200粒), 调查并记录种子萌发数, 每个季节未萌发的种子均带回实验室, 在光照培养箱内继续培养, 萌发光强为200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 昼夜比为12/12 h, 昼夜温度为25/15 °C。以可见白色针状物为萌发标准, 连续7天不再有种子萌发视为萌发结束(Argyris *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2008)。

5—9月期间, 每个月选择无太阳直射条件下拍摄6个不同透光林分样地的鱼眼镜头照片, 同时记录样地的经纬度和坡度数据, 利用GLA软件对照片进行处理, 计算每个样地的林冠开阔度, 以表征林下光照条件的变化。从11月至次年10月, 在各样地埋设WDS自动温湿度记录仪(DS1923, 上海沃第森

电子科技有限公司, 上海), 实时自动监测6个样地的土壤温湿度数据。

1.3 光照培养

为了阐明光、温以及二者交互作用对3个种源红松种子萌发的影响, 利用光照培养箱进行光温控制萌发实验。萌发实验开始前, 将每个种源地种子取出, 置于蒸馏水中吸胀7天, 每隔2天换一次水, 7天后除去漂浮的不合格种子, 以下沉的饱满红松种子为供试种子。吸胀种子在5 °C恒温箱中混沙湿藏30天以解除休眠。萌发实验在光照培养箱中进行, 分别设置3个光照强度: 200、10、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (记为L200、L20和L0), 2个温度水平: 25、15 °C, 共6个光温处理, 每个处理每个种源种子数50粒, 每个处理重复4次, 昼夜比为12/12 h。采用培养皿滤纸萌发法, 每个培养皿中放置2张滤纸, 种子置于滤纸上, 每隔2天浇水1次并记录萌发种子数, 每隔4天更换一次滤纸。萌发标准同1.2。

1.4 萌发指标

采用萌发率(GP)、平均萌发时间(MGT)和萌发指数(GV)来评估种子萌发情况。GP、MGT和GV的计算公式如下:

$$\text{GP} = n/N$$

式中, n 为萌发的种子数, N 为用于萌发实验的种子总数。

$$\text{MGT} = \sum(n_d \times d)/N$$

式中, n_d 为某一天的萌发种子数, d 为实验开始后的天数, N 为萌发种子的总数(Daws *et al.*, 2002; Xia *et al.*, 2016)。

$$\text{MDG} = \frac{\text{GP}}{t}$$

$$\text{PV} = \max \left(\frac{\text{累计萌发率}}{\text{实验开始后的天数}} \right)$$

$$\text{GV} = \text{PV} \times \text{MDG}$$

式中, t 为从萌发开始到结束的总天数, PV为平均每天萌发率的最大值(Han *et al.*, 2018)。

1.5 数据处理

对不符合正态分布和方差齐性要求的数据, 进行反正弦平方根或对数转换。对不同种源、季节和透光率下的萌发率, 不同种源、取出季节和透光率下的室内萌发率, 不同种源、光照和温度条件下的萌发率、平均萌发时间和萌发指数进行三因素方差分析。为探讨不同种源、季节、取出季节及控制光

照条件的单因子效应, 利用单因素方差分析比较不同水平之间的差异。方差齐性情况下, 采用最小显著差异(LSD)法进行多重比较; 方差不齐的情况下, 采用Dunnett's T3检验进行多重比较。为探讨林窗和林下之间, 室内两个温度之间的单因子效应, 利用t检验比较两水平间的差异。显著性水平为 $\alpha = 0.05$ 。利用SPSS 23.0软件进行数据分析和处理, SigmaPlot 14.0软件作图。

2 结果和分析

2.1 林窗和林下光温季节变化

整个生长季(5—9月), 林窗开阔度和林下开阔度均为5月份最高, 5—6月急剧下降, 6—9月趋于稳定的变化规律(图1), 表明生长季林下光强逐渐减弱。6—9月, 林冠叶片完全展开, 林窗和林下的林冠开阔度相对稳定, 其平均开阔度分别为12%和5%。由图1可见, 林窗和林下的土壤温度变化趋势基本一致, 均呈现出从11月至次年2月下降, 2—8月逐渐升高, 8—9月下降的趋势。5—6月, 土壤温度介于0—10 °C; 7—8月, 土壤温度介于10—20 °C; 9月, 土壤温度下降至15 °C左右。6—8月, 林窗的土壤温度波动幅度稍大于林下。

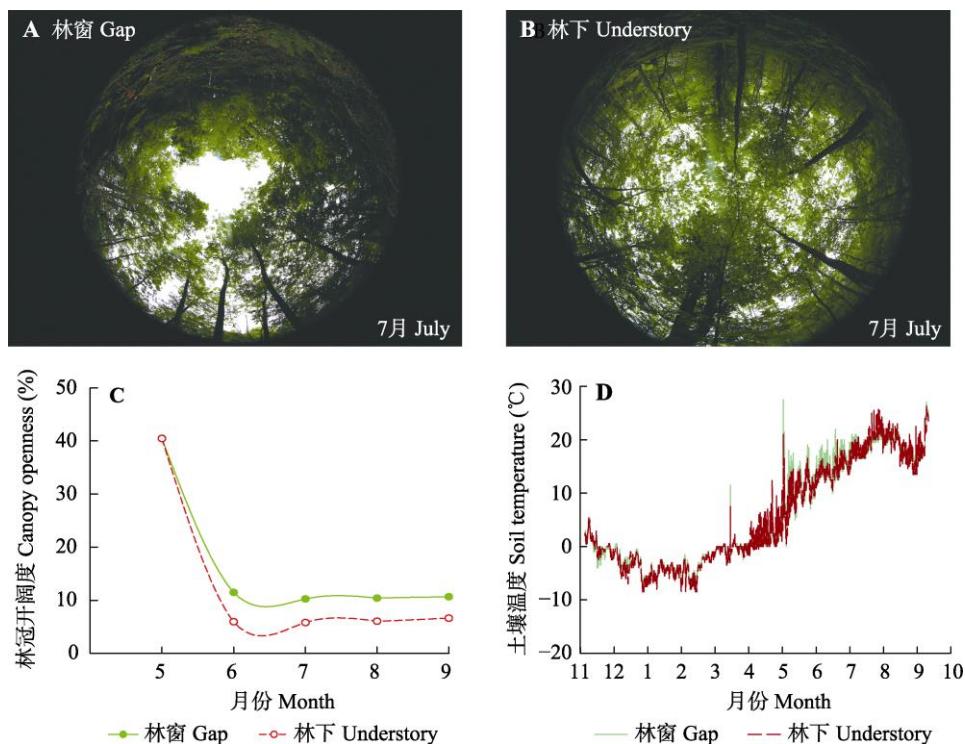


图1 不同透光林分鱼眼镜头照片(A、B)、林冠开阔度(C)和土壤温度(D)的季节变化。

Fig. 1 Fisheye photographs (A, B), seasonal variations of canopy openness (C), and daily soil temperature (D) in forest stands with different transmittances.

2.2 不同季节野外条件下红松种子的萌发特性

由表1可见, 季节、种源、透光率、季节与种源交互和季节与透光率交互作用均显著影响林下红松种子的萌发率, 3个因素之间均不存在交互作用。

整体上, 3个种源红松种子在不同透光林分下的萌发率介于1.8%—33.7%之间, 且均为春季(5月)<夏季(7月)≈秋季(9月)(图2)。7—9月, 清原红松种子萌发率在不同透光林分下均显著高于长白山和伊春红松种子, 清原红松种子的野外萌发率介于15%—35%, 长白山和伊春红松种子的野外萌发率均低于10%。春季, 不同透光林分下红松种子均不萌发, 夏季和秋季各林分下红松种子萌发率相近。夏季, 3个种源地红松种子的萌发率均为林窗下显著高于郁闭林分, 呈现出林窗萌发优势; 秋季, 3个种源红松种子萌发率在不同透光林分下差异均不显著(图2)。

各季节林下未萌发的种子带回实验室, 在适宜温度(25/15 °C)下测定其萌发率, 进一步分析种子未萌发或萌发少的原因。春季未萌发种子带回实验室培养, 萌发率最高的为清原红松种子, 为61%—77%, 其次是伊春红松种子, 萌发率为56%—57%, 长白山红松种子萌发率最低, 仅为32%—34%。夏季未萌发种子在室内的萌发率在不同种源间差异不明

表1 不同透光林分下红松种子萌发率的季节、种源和透光率三因素方差分析

Table 1 Three-way ANOVA of seasons, provenance, and light condition effects on germination percentage of *Pinus koraiensis* seeds under different canopy openness conditions

源 Source	III类平方和 Type III sum of squares	自由度 df	F	p
模型 Model	6 942.93 ^a	17	20.66	0.00
季节 Season	2 066.04	1	195.69	0.00
种源 Provenance	2 859.23	2	72.34	0.00
透光率 Light	106.96	1	5.41	0.03
季节×种源 Season × Provenance	1 475.41	4	18.66	0.00
季节×透光率 Season × Light	222.48	2	5.63	0.01
种源×透光率 Provenance × Light	98.84	2	2.50	0.10
种源×透光率×季节 Provenance × Light × Season	113.96	4	1.44	0.24

a, 决定系数 $R^2 = 0.907$ (调整后 $R^2 = 0.863$)。加粗表示差异显著($p \leq 0.05$)。

a, coefficient of determination $R^2 = 0.907$ (adjusted $R^2 = 0.863$). Significant differences ($p \leq 0.05$) are shown in bold.

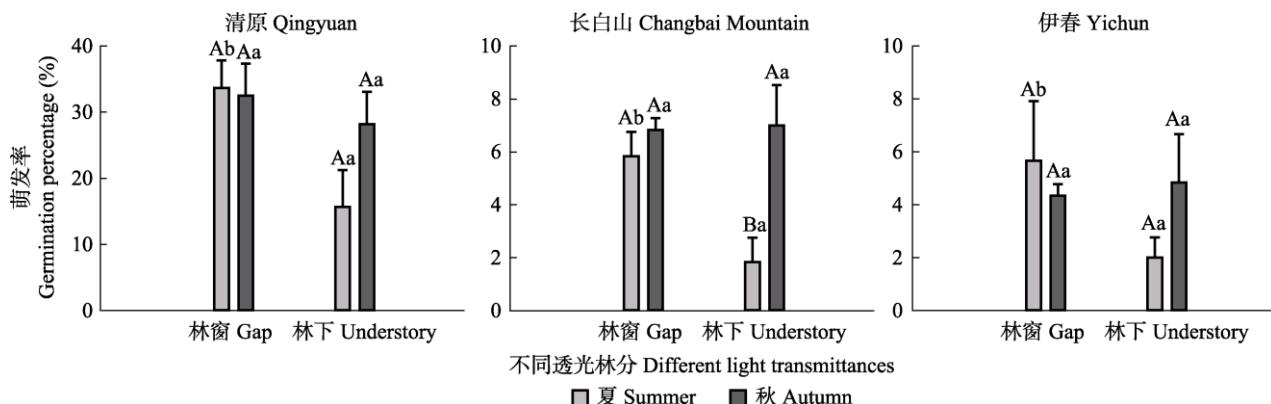


图2 三个种源红松种子在不同透光林分下不同季节的自然萌发率(平均值±标准误)。红松种子在春季均未萌发, 因此仅显示夏、秋季数据。不同大写字母表示同一林分不同季节间差异显著($p \leq 0.05$), 不同小写字母表示同一季节不同透光林分间差异显著($p \leq 0.05$)。

Fig. 2 Germination percentage of *Pinus koraiensis* seeds from three provenances under different light conditions between different seasons (mean \pm SE). The seeds did not germinate in spring, thus only summer and autumn data were displayed. Different uppercase letters indicate significant differences between different seasons in the forest stands with the same light transmittance ($p \leq 0.05$). Different lowercase letters indicate significant differences between forest stands with different light transmittances in the same season ($p \leq 0.05$).

显, 均在45%–62%之间。秋季未萌发种子取出在光照培养箱内培养, 发现萌发率极低, 均不高于2% (表2)。

2.3 室内光温控制下红松种子的萌发特性

三因素方差分析表明, 除了种源和光照的交互作用对MGT影响不显著(表3), 光照、温度、种源、光照和温度互作、光照和种源互作、种源和温度互作以及三因素互作对红松种子的GP、MGT和GV均产生显著影响。

所有光温处理下, 清原、清原与伊春红松种子萌发率显著高于长白山红松种子萌发率。清原、长白山和伊春的红松种子萌发率均为25 °C条件下显著高于15 °C条件下(图3)。25 °C条件下, 3个种源地红松种子萌发率均呈现随着光照强度的降低逐渐降低的趋势, L200条件下显著高于L0条件。15 °C条件

表2 不同透光林分下越冬储藏的3个种源地红松种子室内萌发率(%) (平均值±标准误)

Table 2 Germination percentages (%) of *Pinus koraiensis* seeds from three provenances cultivated in growth chamber after overwintering under different forest stands (mean \pm SE)

种源地 Provenance	种子取出季节 Seed-collection season	林窗 Gap	林下 Understory
清原 Qingyuan	春 Spring	76.67 \pm 1.45 ^a	61.00 \pm 8.19 ^a
	夏 Summer	56.00 \pm 5.29 ^a	58.33 \pm 7.54 ^a
	秋 Autumn	2.00 \pm 1.00 ^a	0.67 \pm 0.33 ^a
长白山 Changbai Mountain	春 Spring	34.00 \pm 8.50 ^a	32.00 \pm 4.93 ^a
	夏 Summer	53.00 \pm 1.15 ^a	45.00 \pm 10.69 ^a
	秋 Autumn	1.67 \pm 0.89 ^a	0.33 \pm 0.33 ^a
伊春 Yichun	春 Spring	57.33 \pm 5.90 ^a	56.00 \pm 11.50 ^a
	夏 Summer	62.33 \pm 5.04 ^a	50.00 \pm 10.69 ^a
	秋 Autumn	0.67 \pm 0.33 ^b	0 ^a

不同小写字母表示不同透光林分间差异显著($p \leq 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference between forest stands with different light conditions ($p \leq 0.05$).

表3 不同光照、温度和种源地对红松种子萌发率(GP)、平均萌发时间(MGT)、萌发指数(GV)的三因素方差分析

Table 3 Three-way ANOVA for light, temperature, and provenance effects on the germination percentage (GP), mean germination time (MGT) and germination value (GV) of *Pinus koraiensis* seeds

指标 Index	源 Source	III类平方和 Type III sum of squares	自由度 df	F	p
GP	模型 Model	27 581.179 ^a	17	56.175	0.00
	种源 Provenance	6 191.542	2	107.189	0.00
	光 Light	2 987.890	2	51.727	0.00
	温度 Temp	12 454.163	1	431.217	0.00
	种源×光 Provenance × Light	1 289.040	4	11.158	0.00
	种源×温度 Provenance × Temperature	1 448.825	2	25.082	0.00
	光×温度 Light × Temperature	877.690	2	15.195	0.00
	种源×光×温度 Provenance × Light × Temperature	1 090.786	4	9.442	0.00
MGT	模型 Model	4 888.740 ^b	17	6.396	0.00
	种源 Provenance	686.604	2	7.636	0.00
	光 Light	542.808	2	6.037	0.00
	温度 Temp	1 355.676	1	30.154	0.00
	种源×光 Provenance × Light	178.422	4	0.992	0.42
	种源×温度 Provenance × Temperature	679.857	2	7.561	0.00
	光×温度 Light × Temperature	371.673	2	4.133	0.02
	种源×光×温度 Provenance × Light × Temperature	743.805	4	4.136	0.00
GV	模型 Model	57.775 ^c	17	47.783	0.00
	种源 Provenance	17.631	2	123.943	0.00
	光 Light	0.556	2	3.911	0.03
	温度 Temperature	28.159	1	395.914	0.00
	种源×光 Provenance × Light	1.801	4	6.331	0.00
	种源×温度 Provenance × Temperature	6.471	2	45.491	0.00
	光×温度 Light × Temperature	0.869	2	6.106	0.00
	种源×光×温度 Provenance × Light × Temperature	2.266	4	7.964	0.00

a, 决定系数(R^2) = 0.943 (调整后 R^2 = 0.926); b, R^2 = 0.664 (调整后 R^2 = 0.560); c, R^2 = 0.937 (调整后 R^2 = 0.917)。加粗表示差异显著($p \leq 0.05$)。

a, coefficient of determination (R^2) = 0.943 (adjusted R^2 = 0.926); b, R^2 = 0.664 (adjusted R^2 = 0.560); c, R^2 = 0.937 (adjusted R^2 = 0.917). Significant differences ($p \leq 0.05$) are shown in bold.

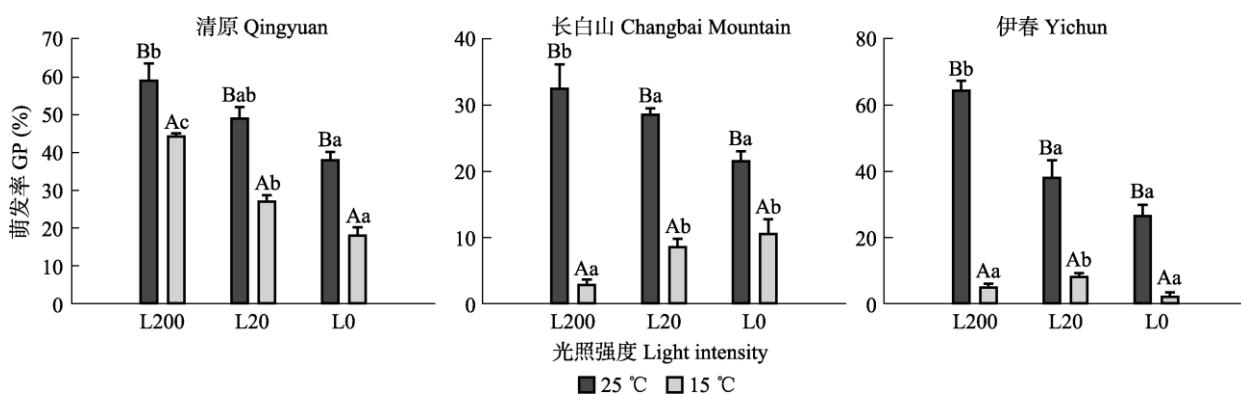


图3 光照培养箱不同光照和温度条件下红松种子的萌发率(平均值±标准误)。L0, L20, L200代表光照强度分别为0, 20, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。不同大写字母表示相同光照下不同温度之间萌发率差异显著($p \leq 0.05$); 不同小写字母表示相同温度条件下不同光照之间萌发率差异显著($p \leq 0.05$)。

Fig. 3 Germination percentage (GP) of *Pinus koraiensis* seeds from three provenances under different light and temperature conditions in growth chamber (mean \pm SE). L0, L2 and L200 represent 0, 20, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ light intensities, respectively. Different uppercase letters indicate significant differences between different temperature conditions under the same light intensity ($p \leq 0.05$); different lowercase letters indicate significant differences between different light intensities under the same temperature condition ($p \leq 0.05$).

下, 清原红松种子萌发率随着光照强度的下降逐渐下降, 呈现L200条件下显著高于L20和L0条件; 长白山种子萌发率呈现随着光照强度的降低逐渐升高的趋势, 在L200条件下显著低于L20和L0; 伊春种子萌发率则呈现随着光照强度的下降先上升后下降趋势, 在L200和L0条件下显著低于L20条件。15 ℃温度下, 长白山和伊春的红松种子在3个光照强度下萌发率均低于20%。可见, 长白山和伊春种源红松种子萌发对温度的要求可能更高于清原红松种子。长白山和伊春红松种子随着温度降低, 其萌发对光的需求降低。

图4可见, 光照对两个温度下清原红松种子的

平均萌发时间均无显著影响。25 ℃温度下, 长白山种子的平均萌发时间在L20显著高于L200和L0条件, 伊春种子的平均萌发时间在L20和L0显著高于L200条件。15 ℃温度下, 长白山种子的平均萌发时间在L200和L20显著高于L0条件, 伊春种子的平均萌发时间在3个光照强度间无显著差异。整体上, 长白山(L200和L20条件)和伊春红松种子(L200条件)在15 ℃条件下平均萌发时间显著高于25 ℃条件。

光照和温度对红松种子萌发指数的影响与萌发率相似(图5)。在所有光温处理中, 清原、清原和伊春红松种子的萌发指数均高于长白山种子。3个光照强度下, 所有种源地红松种子萌发指数均为25 ℃

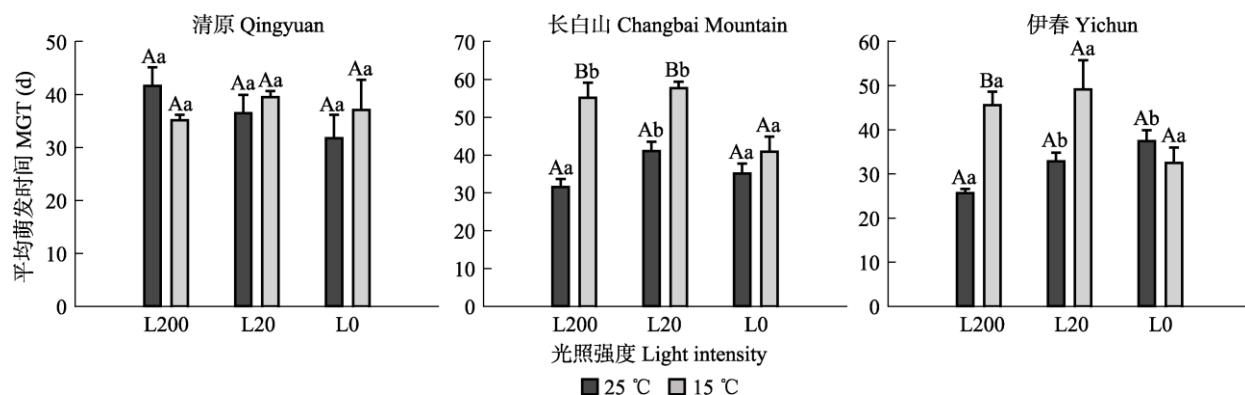


图4 不同光照和温度条件下红松的平均萌发时间(平均值±标准误)。L0、L20、L200代表光照强度分别为0、20、200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。不同大写字母表示相同光照下不同温度之间萌发率差异显著($p \leq 0.05$); 不同小写字母表示相同温度条件下不同光照之间萌发率差异显著($p \leq 0.05$)。

Fig. 4 Mean germination time (MGT) of *Pinus koraiensis* seeds from three provenances under different light and temperature conditions (mean \pm SE). L0, L2 and L200 represent 0, 20, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ light intensities, respectively. Different uppercase letters indicate significant differences between different temperature conditions under the same light intensity ($p \leq 0.05$); different lowercase letters indicate significant differences between different light intensities under the same temperature condition ($p \leq 0.05$).

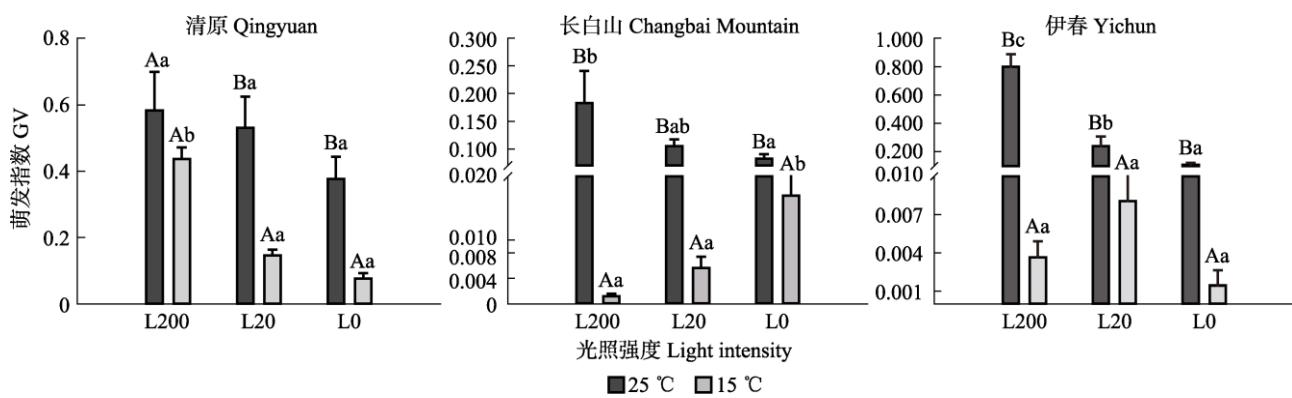


图5 不同光照和温度条件下红松种子萌发指数(平均值±标准误)。L0、L20、L200代表光照强度分别为0、20、200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。不同大写字母表示相同光照下不同温度之间萌发率差异显著($p \leq 0.05$); 不同小写字母表示相同温度条件下不同光照之间萌发率差异显著($p \leq 0.05$)。

Fig. 5 Germination value (GV) of *Pinus koraiensis* seeds from three provenances under different light and temperature conditions (mean \pm SE). L0, L2 and L200 represent 0, 20, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ light intensities, respectively. Different uppercase letters indicate significant differences between different temperature conditions under the same light intensity ($p \leq 0.05$); different lowercase letters indicate significant differences between different light intensities under the same temperature condition ($p \leq 0.05$).

下显著高于15 °C。25 °C条件下,3个种源地红松种子的萌发指数均呈现L200显著高于L0条件下。15 °C条件下,清原红松种子的萌发指数呈现L200显著大于L20和L0条件,长白山种子的萌发指数呈现L200和L20显著小于L0光照强度,伊春种子的萌发指数在3个光照强度间无显著差异。

3 讨论

本研究发现,林窗和林下清原红松种子萌发率均显著高于伊春和长白山种子,这可能是因为林分实验在清原地区开展,与不同种源地种子对分布区自然生境长期的适应有关(Bu *et al.*, 2008; 谭美等, 2018)。种源地理位置差异引起的气候差异是造成不同种源地红松种子萌发对温度需求不同的原因。各个光温处理下,清原红松种子萌发率均略高于或显著高于长白山和伊春红松种子,且15 °C条件下长白山和伊春红松种子萌发率均低于20%,这表明长白山和伊春红松种子的萌发对温度的要求相比于清原可能更高。这与李阳等(2016)的研究结果相一致。本研究为保证立地条件一致,并未在伊春和长白山地区同时设置不同种源的萌发试验,而是统一设置在清原次生林下进行。研究结果能够揭示光、温对不同种源红松种子萌发的影响。对林下未萌发红松种子进行光温控制培养,发现伊春和长白山红松种子的萌发高峰稍晚于清原红松种子(表2),这也从侧面佐证了伊春和长白山红松种子完全解除休眠可能需要更高的积温条件。

温度对种子萌发的影响是一个持续积累的过程(Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006)。在适宜的温度条件下,种胚才能长大实现形态后熟(Song *et al.*, 2017),只有同时完成形态后熟和生理后熟的红松种子才能萌发(陈彩霞等, 1997)。本研究发现,林窗和林下3个种源红松种子春季均不萌发,夏季和秋季仅少量萌发,但春夏季未萌发种子给予适宜的光温条件(25/15 °C, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)后则大量萌发,秋季未萌发种子在室内萌发率仍然很低。这表明林下越冬储藏的红松种子原生休眠已经打破,春夏季萌发率低可能是因为春夏季林下的光、温未达到种子萌发的适宜条件,而秋季种子萌发率低可能是由于红松种子启动了次生休眠(Song *et al.*, 2020)。野外林分下,从春季到秋季,红松种子经历一个波动的逐渐升温(0–25 °C)过程(图1),研究证实该过程会

诱导红松种子进入次生休眠(Song *et al.*, 2020)。次生休眠能够避免植物种子在不适宜的条件下萌发增加死亡的风险(Baskin & Baskin, 2014)。夏季,3个种源红松种子萌发率均呈现在林窗下显著高于郁闭林下的空间异质性。这是因为夏季林冠层乔木基本已完全展叶,林窗的透光率显著高于郁闭林下,满足了红松种子萌发的需光性。因此,提高林下透光率能够促进红松种子萌发,这与Yu等(2008)对箭毒木(*Antiaris toxicaria*)和红锥(*Castanopsis hystrix*)以及Kara 和 Topaçoglu (2018)对林下樟子松(*Pinus sylvestris var. mongolica*)的研究结论相似。

温度对种子萌发的影响因物种而异。所有光温强度下,3个种源地红松种子的萌发率和萌发指数均为25 °C条件下显著高于15 °C条件下,表明25 °C为红松种子萌发的适宜温度且是红松种子大量萌发的必要前提。前人对其他针叶树种进行研究,发现其种子萌发的适宜温度各不相同。例如,李银科等(2011)研究发现20–25 °C为樟子松和沙地云杉(白杆, *Picea meyeri*)发芽的最适温度;郭聪聪等(2021)研究发现15和20 °C温度条件最有利于白皮松(*P. bungeana*)种子的萌发。根据种子萌发对光照的响应,种子可以划分为需光种子、忌光种子和光中性种子。光照促进需光树木种子的萌发,但对忌光种子的萌发具有抑制作用(张敏等, 2012)。例如,辽东栎(*Quercus wutaishanica*)种子在强光照(55.4%全光照)下萌发率最高(闫兴富等, 2011);而*Pinus pinea*种子在光照或黑暗条件下萌发率均很高(Ganatsas & Tsakaldimi, 2007)。一些研究还发现,种子萌发对光照和温度的响应存在耦合作用,种子萌发对光照的响应随着温度条件的变化而变化(Guo *et al.*, 2020)。本研究中,25 °C条件下,3个种源地的红松种子萌发率均呈现随着光照强度的下降而下降的变化规律,即红松种子在适宜温度下呈现萌发需光的特征。这与王玲玲等(2015)对侧柏(*Platycladus orientalis*)、Ghaderi-Far等(2021)对*Lavandula stoechas*等植物的研究结果相一致。以往对松属植物的研究中发现,一些小粒种子表现出萌发需光性,例如矮松(*Pinus virginiana*)(Toole *et al.*, 1961)、海岸松(*P. pinaster*) (Ruano *et al.*, 2009)和樟子松(Gaudio *et al.*, 2011)。本研究的红松种子单粒质量大于0.5 g,相较于前人的研究为大粒种子。可见不同于Metcalfe 和 Grubb (1995)和Milberg等(2000)提出的种子萌发需光性随

种子大小的增加而逐渐减弱的结论,一些大粒种子也可能表现出萌发需光性。另外,红松种子萌发对光照的响应还表现出种源特异性:清原红松种子在2个温度条件下均表现出萌发率随着光的减弱而降低,而长白山和伊春的红松种子只有在25 °C条件下呈现萌发率随光强的减弱而降低。该结果可能归因于不同种源种子萌发对温度的需求不同,而光照对红松种子萌发的影响受到温度的制约。根据Finch-Savage和Leubner-Metzger (2006)的研究,相比于温度,光照影响种子萌发常常是即时的,并且是最后起作用的因子。15 °C条件下,不同于清原和伊春种源,长白山红松种子在黑暗条件下萌发率反而更高。这与不同种群*Lavandula stoechas*的研究结果相类似(Ghaderi-Far *et al.*, 2021),可能是受到种子发育和成熟过程中母树所处的环境条件、种群对当地环境的适应或其他未考虑因素的影响(Pérez-García *et al.*, 2013)。

4 结论

(1)相同生境条件下,清原红松种子萌发率均显著高于长白山和伊春,长白山和伊春红松种子需要更高的积温以解除休眠。

(2)野外林分下,红松种子春、夏季不萌发或萌发率低,不适宜种子萌发;3个种源种子夏季在林窗下萌发率均显著高于林下,红松种子萌发具有需光性。

(3) 25 °C为红松种子萌发的适宜温度,适宜温度下红松种子呈现出明显的萌发需光性。

因此,野外林分下应适时(春、夏季)对林分进行透光处理,改善林下光环境,可促进林下红松种子萌发,完成种群天然更新。

参考文献

- Argyris J, Dahal P, Hayashi E, Still DW, Bradford KJ (2008). Genetic variation for lettuce seed thermoinhibition is associated with temperature-sensitive expression of abscisic acid, gibberellin and ethylene biosynthesis, metabolism and response genes. *Plant Physiology*, 148, 926-947.
- Baskin CC, Baskin JM (2014). *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. 2nd ed. Academic Press, San Diego, USA.
- Bauerová L, Munie SA, Houšková K, Habrová H (2020). Germination of *Dracaena cinnabari* Balf. f. seeds under controlled temperature conditions. *Forests*, 11, 521. DOI: 10.3390/f11050521.
- Bewley JD, Black M (1994). *Seeds: Physiology of Development and Germination*. 2nd ed. Plenum Press, New York.
- Bu HY, Ge WJ, Zhou XH, Qi W, Liu K, Xu DH, Wang XJ, Du GZ (2017). The effect of light and seed mass on seed germination of common herbaceous species from the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Plant Species Biology*, 32, 263-269.
- Bu HY, Ren QJ, Xu XL, Liu K, Jia P, Wen SJ, Sun DS, Du GZ (2008). Seed germinating characteristics of 54 gramineous species in the alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Frontiers of Biology in China*, 3, 187-193.
- Carón MM, de Frenne P, Verheyen K, Quinteros A, Ortega-Baes P (2020). Germination responses to light of four Neotropical forest tree species along an elevational gradient in the southern Central Andes. *Ecological Research*, 35, 550-558.
- Chen CX, Wang JL, Zhi X (1997). Research state of the dormancy and pregermination of *Pinus koraiensis* seed in China and abroad. *World Forestry Research*, 10(5), 3-9. [陈彩霞, 王九龄, 智信 (1997). 国内外红松种子休眠及催芽问题研究动态. 世界林业研究, 10(5), 3-9.]
- Chen SB, Song AQ, Li ZJ (2005). Research advance in response of forest seedling regeneration to light environmental heterogeneity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 365-370. [陈圣宾, 宋爱琴, 李振基 (2005). 森林幼苗更新对光环境异质性的响应研究进展. 应用生态学报, 16, 365-370.]
- Daws MI, Burslem DFRP, Crabtree LM, Kirkman P, Mullins CE, Dalling JW (2002). Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Functional Ecology*, 16, 258-267.
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171, 501-523.
- Fredrick C, Muthuri C, Ngamau K, Sinclair F (2017). Provenance and pretreatment effect on seed germination of six provenances of *Faidherbia albida* (Delile) A. Chev. *Agroforestry Systems*, 91, 1007-1017.
- Ganatsas PP, Tsakaldimi MN (2007). Effect of light conditions and salinity on germination behaviour and early growth of umbrella pine (*Pinus pinea* L.) seed. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 82, 605-610.
- Gaudio N, Balandier P, Philippe G, Dumas Y, Jean F, Ginisty C (2011). Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *European Journal of Forest Research*, 130, 77-89.
- Ghaderi-Far F, Coşgun ZL, Değirmenci CÜ, Tüysüz İ, Ülgen C, Tavşanoğlu C (2021). Light and temperature requirements for germination in the Mediterranean shrub

- Lavandula stoechas (Lamiaceae). *Plant Biology*, 23, 992-999.
- Gu RS, Yu ZL, Du SM (2005). The status and development of Chinese forest basic research. *Scientia Silvae Sinicae*, 41(6), 201-205. [谷瑞升, 于振良, 杜生明 (2005). 我国林学基础研究及其发展. 林业科学, 41(6), 201-205.]
- Guan YY, Fei F, Guan QW, Chen B (2016). Advances in studies of forest gap ecology. *Scientia Silvae Sinicae*, 52(4), 91-99. [管云云, 费菲, 关庆伟, 陈斌 (2016). 林窗生态学研究进展. 林业科学, 52(4), 91-99.]
- Guo CC, Shen YB, Shi FH (2021). Response of respiration and hormones during germination of *Pinus bungeana* seeds to temperature changes. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 41, 25-36. [郭聪聪, 沈永宝, 史锋厚 (2021). 白皮松种子萌发过程中呼吸代谢和内源激素对温度变化的响应. 中南林业科技大学学报, 41, 25-36.]
- Guo CC, Shen YB, Shi FH (2020). Effect of temperature, light and storage time on the seed germination of *Pinus bungeana* Zucc. ex Endl.: the role of seed-covering layers and abscisic acid changes. *Forests*, 11, 300. DOI: 10.3390/f11030300.
- Han AR, Kim HJ, Jung JB, Park PS (2018). Seed germination and initial seedling survival of the subalpine tree species, *Picea jezoensis*, on different forest floor substrates under elevated temperature. *Forest Ecology and Management*, 429, 579-588.
- Kara F, Topaçoğlu O (2018). Influence of stand density and canopy structure on the germination and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Environmental Monitoring and Assessment*, 190, 749. DOI: org/10.1007/s10661-018-7129-x.
- Kołodziejek J, Patykowski J, Wala M (2017). Effect of light, gibberellic acid and nitrogen source on germination of eight taxa from disappearing European temperate forest, *Potentilla albae-Quercetum*. *Scientific Reports*, 7, 13924. DOI: 10.1038/S41598-017-13101-z.
- Li Y, Mao SL, Li X, Wang YC, Li Q (2016). Effects of temperature and seed size on seed germination in *Potentilla aurea*. *Genomics and Applied Biology*, 35, 1248-1251. [李阳, 毛少利, 李想, 王宇超, 李倩 (2016). 温度和种子大小对黄花委陵菜种子萌发特征的影响. 基因组学与应用生物学, 35, 1248-1251.]
- Li YB, Mou P, Wang TM, Ge JP (2012). Evaluation of regeneration potential of *Pinus koraiensis* in mixed pine-hardwood forests in the Xiao Xing'an Mountains, China. *Journal of Forestry Research*, 23, 543-551.
- Li YK, Liu SZ, Kang CZ, Man DQ, Li DL (2011). Effects of temperature on germination characteristics of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* and *Picea mongolica* seed. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 31, 73-77. [李银科, 刘世增, 康才周, 满多清, 李得禄 (2011). 温度对樟子松和沙地云杉种子萌发特征的影响. 水土保持通报, 31, 73-77.]
- Ma JL, Zhuang LW, Chen D, Li JW (1992). Geographic distribution of *Pinus koraiensis* in the world. *Journal of Northeast Forestry University*, 20(5), 40-48. [马建路, 庄丽文, 陈动, 李景文 (1992). 红松的地理分布. 东北林业大学学报, 20(5), 40-48.]
- Metcalfe DJ, Grubb PJ (1995). Seed mass and light requirements for regeneration in Southeast Asian rain forest. *Canadian Journal of Botany*, 73, 817-826.
- Milberg P, Andersson L, Thompson K (2000). Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research*, 10, 99-104.
- Pérez-García F, Hornero J, González-Benito ME (2003). Interpopulation variation in seed germination of five Mediterranean Labiate shrubby species. *Israel Journal of Plant Sciences*, 51, 117-124.
- Ritter E, Dalsgaard L, Einhorn KS (2005). Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 206, 15-33.
- Ruano I, Pando V, Bravo F (2009). How do light and water influence *Pinus pinaster* Ait. germination and early seedling development? *Forest Ecology and Management*, 258, 2647-2653.
- Song Y, Zhu JJ, Yan QL (2020). The temperature and length for the release of primary and induction of secondary physiological dormancy in Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) seeds. *New Forests*, 51, 657-669.
- Song Y, Zhu JJ, Yan QL, Wang GC (2017). Korean pine seed: linking changes in dormancy to germination in the 2 years following dispersal. *Forestry*, 91, 98-109.
- Su H, Shen YR, Cai J, Jiang ZM, Yang CH, Xu XQ (2021). Germination characteristics of *Betula albo-sinensis* seeds from different provenances. *Journal of Northwest Forestry University*, 36(3), 109-114. [宿昊, 申耀荣, 蔡靖, 姜在民, 杨彩虹, 徐秀琴 (2021). 不同种源红桦种子的萌发特性. 西北林学院学报, 36(3), 109-114.]
- Tan M, Yang ZL, Yang X, Cheng XY, Li GR, Ma WM (2018). Study on seed germination and seedling growth of *Houpoöa officinalis* in different habitats. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34, 910-916. [谭美, 杨志玲, 杨旭, 程小燕, 李公荣, 马文明 (2018). 不同生境内厚朴种子萌发和幼苗生长研究. 生态与农村环境学报, 34, 910-916.]
- Toole VK, Toole EH, Hendricks SB, Borthwick HA (1961). Responses of seeds of *Pinus virginiana* to light. *Plant Physiology*, 36, 285-290.
- Wang LL, Liu YP, Zhang GF, Su WH, Zhou R, Guo XR, Zhao GH (2015). Effects of temperatures and light on seed germination of *Platycladus orientalis* (Linn.) Franco. *Seed*, 34(8), 1-5. [王玲玲, 刘亚萍, 张光飞, 苏文华, 周睿, 郭

- 晓荣, 赵冠华 (2015). 温度和光照对侧柏种子萌发的影响. 种子, 34(8), 1-5.]
- Xia QQ, Ando M, Seiwa K (2016). Interaction of seed size with light quality and temperature regimes as germination cues in 10 temperate pioneer tree species. *Functional Ecology*, 30, 866-874.
- Xu HC (1992). *Geographical Variation and Provenance Selection of Pinus tabulaeformis*. China Forestry Publishing House, Beijing. [徐化成 (1992). 油松地理变异和种源选择. 中国林业出版社, 北京.]
- Yan XF, Wang JL, Zhou LB (2011). Effects of light intensity on *Quercus liaotungensis* seed germination and seedling growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 1682-1688. [闫兴富, 王建礼, 周立彪 (2011). 光照对辽宁栎种子萌发和幼苗生长的影响. 应用生态学报, 22, 1682-1688.]
- Yu LZ, Yu SQ, Shi JW, Kong XW, Ding GQ, Lu ZM (2005). Higher plants species diversity in different types of artificial broad-leaved Korean pine forests. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 1253-1257. [于立忠, 于水强, 史建伟, 孔祥文, 丁国泉, 卢正茂 (2005). 不同类型人工阔叶红松林高等植物物种多样性. 生态学杂志, 24, 1253-1257.]
- Yu Y, Baskin JM, Baskin CC, Tang Y, Cao M (2008). Ecology of seed germination of eight non-pioneer tree species from a tropical seasonal rain forest in southwest China. *Plant Ecology*, 197, 1-16.
- Zhang JN, Liu K (2014). Mechanisms for plants detecting the optimum time and place to germinate. *Acta Prataculturae Sinica*, 23(1), 328-338. [张佳宁, 刘坤 (2014). 植物调节萌发时间和萌发地点的机制. 草业学报, 23(1), 328-338.]
- Zhang M, Zhu JJ, Yan QL (2012). Review on influence mechanisms of light in seed germination. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 899-908. [张敏, 朱教君, 闫巧玲 (2012). 光对种子萌发的影响机理研究进展. 植物生态学报, 36, 899-908.]
- Zhang M, Zhu JJ, Yan QL (2012). Seed germination of *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc. in response to light regimes caused by shading and seed positions. *Forest Systems*, 21, 426-438.
- Zhu JJ (2002). A review on fundamental studies of secondary forest management. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 1689-1694. [朱教君 (2002). 次生林经营基础研究进展. 应用生态学报, 13, 1689-1694.]
- Zhu JJ, Liu ZG, Wang HX, Yan QL, Fang HY, Hu LL, Yu LZ (2008). Effects of site preparation on emergence and early establishment of *Larix olgensis* in montane regions of northeastern China. *New Forests*, 36, 247-260.
- Zou L, Zhang GQ, Saxy Y, Yu Y, Tang QM (2015). Plant diversity of virgin broadleaved-Korean pine forest and birch secondary forest in Liangshui. *Bulletin of Botanical Research*, 35, 945-951. [邹莉, 张国权, 萨喜雅尔图, 于洋, 唐庆明 (2015). 凉水原始阔叶红松林与白桦次生林植物多样性的比较研究. 植物研究, 35, 945-951.]

特邀编委: 黄建国 责任编辑: 李 敏