

热带森林群落土壤种子库对海拔梯度的响应^{*}

张 敏^{1 2 **} 宋晓阳^{1 2}

(¹中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 在西双版纳海拔 800~1400 m 的热带森林中, 设置海拔梯度垂直样带和样地, 研究热带森林群落土壤种子库对海拔梯度的响应。结果发现: (1) 土壤种子库的密度和物种丰富度在海拔 800 m 最大, 分别为 10540 ± 1578 粒 $\cdot m^{-2}$ 和 71 个种, 最小的土壤种子库密度和物种丰富度则分别出现在海拔 1400 m 和 1200 m。基于 Bray-Curtis 相似性系数, 对 4 个海拔的土壤种子库物种进行了 NMDS 排序, 发现不同海拔土壤种子库物种组成存在显著的空间分异。(2) 土壤种子库中的异质性成分丰富度也因海拔不同存在差异, 海拔 800 m 有 9 个异质性成分种, 海拔 1400 m 只有 5 个; 而异质性成分种的多度却在海拔 1200 m 最大。(3) 土壤种子库与地上植被的相似性在 4 个海拔带都低于 15%。研究表明, 海拔变化对土壤种子库的密度、物种组成格局都能产生显著影响。

关键词 热带森林; 土壤种子库; 海拔梯度; 响应

中图分类号 Q94 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2015)9-2390-11

Responses of soil seed banks in tropical forests to an elevational gradient. ZHANG Min^{1 2 **}, SONG Xiao-yang^{1 2} (¹Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunnan, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(9): 2390–2400.

Abstract: Knowledge about how soil seed banks in tropical forests respond to elevational gradients is crucial for predicting how tropical forests adapt to climate change. Soil seed banks of tropical forests in Xishuangbanna were investigated by setting transects and plots at four elevations (800, 1000, 1200, and 1400 m), in which soils were sampled and transported to a greenhouse for seed germination. The results showed that: (1) Seed density and species richness were the highest at 800 m; while the lowest seed density and species richness occurred at 1400 and 1200 m, respectively. NMDS analyses based on Bray-Curtis similarity indices showed great distinctions in species composition of soil seed banks among the 4 elevations. (2) The abundance of nonconstituent species in soil seed banks varied along the elevation gradient; nine species were found at 800 m, while only five at 1400 m. The number of individuals for nonconstituent species peaked at 1200 m. (3) The similarity in species composition between standing vegetation and soil seed banks was low at all elevations (<15%). All of these results suggested that forest soil seed banks respond significantly to the changes in elevation in Xishuangbanna.

Key words: tropical forest; soil seed bank; elevation; response.

DOI:10.13292/j.1000-4890.2015.0208

热带森林是地球上生物多样性最丰富的生态系统。西双版纳是我国热带森林的主要分布区之一, 但由于近几十年来的经济增长, 尤其是 20 世纪 60 年代以来大规模的橡胶种植, 使得大面积的原生森

林受到破坏、热带森林面积锐减 (Zhang *et al.*, 1995)、森林片段化过程严重 (Li *et al.*, 2009)、外来种入侵加剧 (管志斌等, 2006), 导致了森林的物种多样性减少、生态系统的结构和功能退化。因此, 加强热带森林生态系统的研究与保护并提出相应的生态系统管理和保护对策, 就变得尤为迫切和重要。

土壤种子库是指埋藏在土壤中或处于土壤表层

^{*} 国家重大科学研究计划项目 (2014CB954104) 和中国科学院对外合作重点项目 (GJH201317) 资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: zhangmin@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2015-01-04 接受日期: 2015-04-23

的、具有活力(能萌发)的种子组成的储存库(曹敏等,1997)。在森林生态系统中,植物以休眠繁殖体形式存在的个体数量十分丰富。森林土壤种子库作为植被潜在更新能力的重要组成部分,与植被演替动态、林窗发育及生物多样性维持都有着密切的关系(Harper,1977; Fenner,1985),在部分情况下甚至决定了植物群落发展的进度和方向(Falińska,1999)。

我国热带森林土壤种子库研究起始于20世纪90年代末期,研究内容涉及到土壤种子库储量(曹敏等,1997; Cao *et al.*, 2000)、土壤种子库的季节变化(唐勇等,2000)、土壤种子库与地上植被的关系(唐勇等,1999)、不同生境类型和演替阶段土壤种子库储量和物种构成的比较分析(唐勇等,1998; Cao *et al.*, 2000; Tang *et al.*, 2006; 李帅锋等,2012)以及土壤种子库的异质性成分(Lin *et al.*, 2006)、边缘效应对土壤种子库的影响(林露湘,2007; Lin *et al.*, 2009)等方面。但这些研究都集中在热带低地上开展的,而对于热带山地森林土壤种子库在垂直海拔梯度的响应的研究却涉及较少。海拔梯度变异是山地地貌的显著特征,它包含了气候、温度、水分和光照等多种环境因子的变化(唐志尧等,2004)。海拔梯度作为验证全球变化对森林生态系统影响的最佳场所(Körner,2007),能够实现对森林系统对全球变化响应的很好预测。因此,基于海拔梯度,实现对热带森林群落土壤种子库在不同海拔带的观测研究,不仅可以有效评估热带森林群落土壤种子库的梯度差异变化,而且可以在更大尺度上预测热带森林生态系统在未来气候变化条件下的发展趋势。

本研究拟通过对比西双版纳热带森林土壤种子库的结构以及异质性成分在不同海拔高度的配置格局,分析森林土壤种子库与地上植被相似性的变化规律,揭示土壤种子库对海拔梯度的响应,为预测热带森林对气候变化的适应策略提供直接的科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

西双版纳位于云南省西南部,地理位置为21°09'N—22°36'N,99°58'E—101°50'E。全区地貌以山原为主,海拔变化范围为550~2429.5 m。该区地处热带北缘,长期受西南季风的影响,具有明显的干、湿季节交替。年平均温度21.5℃,平均最低气温为7.5℃。全年分为旱季(11月—次年4月)和雨季(5—10月)。年平均降雨量为1500 mm,其中80%以上的降雨主要集中在雨季,旱季降雨量稀少。森林植被类型主要有热带雨林、热带季雨林和热带山地常绿阔叶林(朱华,2007)。

本项研究的山地垂直带设在勐腊县补蚌村南贡山东部斑马山脚,东距勐腊—瑶区公路约500 m。基带样地地理位置为21°36'42"N—20°36'58"N,101°34'26"E—101°34'47"E,植被类型是以望天树林为主的热带季节雨林,优势树种有望天树(*Parashorea chinensis*)、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、云树(*Garcinia cowa*)、短刺锥(*Castanopsis echidnocarpa*)、蚁花(*Mezzettiopsis creaghii*)和毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)等(兰国玉等,2008)。

实验取样样地基本信息见表1。

1.2 样地设置

在西双版纳海拔800、1000、1200和1400 m的不同海拔带分别设置5个20 m×20 m的森林样地。

1.3 地上植被

乔木层:在土壤种子库采样的20 m×20 m的样地中,所有DBH(胸高直径)≥5 cm的乔木均挂牌标记,记录物种名,并测量胸径。

林下植被:于样地林下设置1 m×1 m的调查样方,共5个。记录DBH<5 cm的乔木幼株、灌木、藤本幼株和草本的种名、高度和数量(株·m⁻²)。克隆生长的植物每丛记为一株,对于难以区分个体的匍匐草本,估计其盖度(percentage cover)在分析

表1 样地环境基本信息

Table 1 Environmental characteristics of plots at four elevations

海拔带 (m)	实际海拔 (m)	样地编号	森林类型	林冠开度 (%)	土壤水分含量 (%)	坡度 (°)
800	739	C1-5	热带季节雨林	3.19±0.59	32.68±1.65	27.7±3.26
1000	999	C2-4	热带山地雨林	3.64±0.42	26.59±1.19	27.7±2.58
1200	1209	C3-2	热带山地常绿阔叶林	7.65±0.19	23.48±2.57	22.7±2.91
1400	1411	C4-4	热带山地常绿阔叶林	8.66±0.49	27.93±2.18	19.5±2.04

数值为平均值±标准误。

中,将盖度转换成个体数量,使用 $1\% = 1$ 株这一人为的转换标准(林露湘,2007)。

1.4 土壤种子库取样方法

土壤种子库采样于雨季末期(12月)进行。在每个海拔带上,每个海拔布置4条样带,每条样带距离5m,每条样带取5个土样,每个样点距离5m,一个海拔带共取20组,每一个面积为 $10\text{ cm} \times 10\text{ cm}$ 的土样,深度为10cm。每一组土样分成0~2cm、2~5cm、5~10cm 3层分别萌发。取样前去除土壤表面新鲜的枯枝落叶,采集的土样分层装于布袋内,带回至西双版纳热带植物园的种子萌发隔离室进行萌发实验。

1.5 室内萌发实验

将取回的土样分层平铺在底部装有无菌沙子(放在 120°C 的恒温箱里高温高压处理48h后的沙子)或蛭石的花盆中,土层厚度为1~3cm。每天浇水,保持土壤的适度湿润,萌发的前2个月每隔2d对新萌发的幼苗进行鉴定和计数一次,直至不再有新的幼苗萌发,然后定期搅拌土壤,再继续观测萌发直至停止萌发2周以后,不再有新的种子萌发,结束萌发实验(Cao *et al.*, 2000)。总共萌发实验周期为7个月。在幼苗鉴定和计数过程中,及时清除已经鉴定的幼苗,对未能鉴定的幼苗进行室外移栽,保持其生长至能够鉴定为止。同时,还设置若干对照萌发盆,即空白对照(只铺设无种子沙子或蛭石,同样进行浇水处理,以监测可能发生的外来种子的污染)。

1.6 土壤种子库相关数据测定

1.6.1 多样性指数测定

(1) Shannon 指数(H) (Magurran, 1988):

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

(2) Simpson 多样性指数(D) (Simpson, 1949):

$$D = 1 / \sum p_i^2$$

(3) Pielou 指数(J_{sw}) (Pielou, 1966):

$$J_{sw} = - \sum P_i \ln P_i / \ln S$$

式中 S 为20个采样点的土壤种子库土样(0~10cm,即3个土层)萌发出来的全部物种数目; N 为萌发出来的所有个体数之和; N_i 为采样点土壤种子库萌发的物种 i 的个体数; P_i 为第 i 种的比例多度, $P_i = N_i / N$ 。

1.6.2 土壤种子库与地上植被的物种相似性比较

(1) Sorensen 相似性系数:

$$S = 2a / (2a + b + c) \times 100$$

式中 a 为土壤种子库与地上植被共同拥有的物种数量 b 和 c 分别为土壤种子库与地上植被各自所特有的物种数量(Grei-Smith, 1983)。

1.7 数据处理

土壤种子库密度(粒 $\cdot \text{m}^{-2}$)用20个土样的萌发密度的平均值 $\pm$ 标准误差来表达,而每个土样(厚度为10cm)的萌发密度则由每个土样(3层)萌发出来的幼苗数除以0.01算出。

采用非度量的多维尺度格局分析(NMDS)(在PRIMER 6软件中进行),比较不同海拔带土壤种子库物种组成的空间变异性(Legendre *et al.*, 1998)。

为减少变量的异质性,对每个土壤样本中的幼苗数据进行 $\lg(n+1)$ 数据转换, n 为土壤样本的幼苗数。采用方差分析(ANOVA)比较不同海拔土壤样品数量差异(Cao *et al.*, 2000)。以上所有统计分析均在SPSS 20.0中实现。

2 结果与分析

2.1 各海拔带土壤种子库的萌发特征

从图1可见4个海拔的土壤种子库的绝大多数种子在60d内都实现了萌发,其中海拔800m和1000m土样的萌发率达到了93%以上,而海拔1200m和海拔1400m的萌发率分别为88.9%和75.40%,海拔1400m的萌发率相对于其他3个海拔稍低一些。4个海拔的土壤种子库萌发率均从第3周到第8周实现快速增长,其中海拔800m的萌发在第16天到第32天这期间增长率最快,其次是海拔1000、1200和1400m。总体来说,低海拔的土壤种子库种子萌发速率要比更高海拔的快。

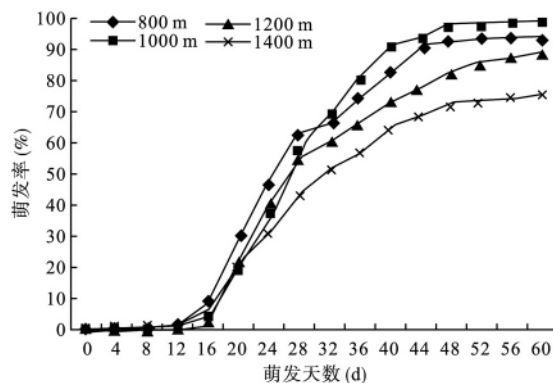


图1 土壤种子库萌发速率

Fig.1 Germination rates of soil seed banks at four elevations

表 2 海拔各层土壤种子库萌发数及海拔萌发密度
Table 2 Numbers of seeds germinated from 20 soil samples (10 cm ×10 cm×10 cm) and density of germinants along elevation

海拔 (m)	萌发数			未鉴定死亡 苗数	鉴定 幼苗数	合计	密度 (粒·m ⁻²)
	0~2 cm	2~5 cm	5~10 cm				
800	928	433	747	134	1974	2108	10540±1578 a
1000	308	376	648	106	1226	1332	6660±479 b
1200	279	483	1051	110	1703	1813	9065±659 ac
1400	170	341	554	27	1038	1065	5325±361 b

不同小写字母标记表示单因素方差检验下的差异显著,数值为平均值±标准误。n=20。

2.2 土壤种子库密度特征及其海拔梯度分布

从表 1 可知,不同的海拔土壤种子库密度的大小不同。海拔 800 m 的土壤种子库密度最大,为 10540±1577 粒·m⁻²,高于其他 3 个海拔梯度的种子库密度。海拔 1400 m 的种子库密度最小,为 5325±361 粒·m⁻²。虽然海拔 1200 m 的种子库密度(9065±659 粒·m⁻²)高于海拔 1000 m 的种子库密度(6660±479 粒·m⁻²)。对 4 个海拔带的土壤种子库密度进行单因素方差分析,结果显示,各海拔的土壤种子库密度存在显著性差异(P<0.05)。海拔 800 m 与海拔 1000、1400 m 之间存在显著性差异,与海拔 1200 m 差异不明显(P>0.05),海拔 1200 m 与 1000、1400 m 这 2 个海拔的土壤种子库密度相互之间差异显著(P<0.05)。

此外,对各海拔带的每一层土壤种子库密度同样进行 LSD 法多重比较(图 2),海拔 800 m 的上层萌发密度与中、下层之间存在显著性差异(P<0.01)。海拔 1000 m 上、中、下三层之间差异不明显(P>0.05);而海拔 1200 m 上、下层差异明显(P<0.05),中、下层则没有明显差异(P>0.05);海拔 1400 m 的上、中层差异明显(P<0.05),而中、下层之

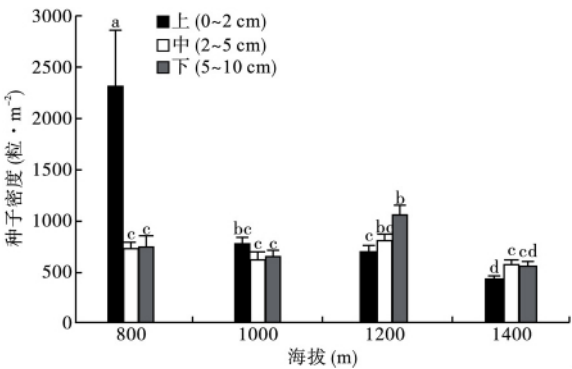


图 2 各海拔带土壤种子库各土层的种子密度
Fig.2 Vertical distribution of density in different layers along elevation

对各海拔各土层的种子密度同时进行组内(同一海拔土层间)和组间(不同海拔不同土层间)的差异比较后标;不同字母表示差异显著。

间以及上、下层之间(P>0.05)差异不显著。4 个海拔带土壤种子库中、下层密度之间均不显著。

2.3 土壤种子库物种组成及其海拔梯度分布

2.3.1 土壤种子库物种组成 经过 7 个月的土壤种子库萌发实验,4 个海拔带共有 129 个物种,隶属 48 科 103 属(表 3)。其中海拔 800 m 以茜草科(Rubiaceae)的团花(*Anthocephalus chinensis*)占绝对优势,占海拔 800 m 所有物种的 60.84%;海拔 1000 m 以茜草科的红皮水锦(*Wendlandia tinctoria*)、桑科(Moraceae)的鸡嗉子榕(*Ficus semicordata*)、禾本科(Poaceae)的马唐(*Digitaria sanguinalis*)、醉鱼草科(Buddlejaceae)的白背枫(*Buddleja asiatica*)等为主,合计占到萌发幼苗数的 84.67%;而海拔 1200 m 以马唐占绝对优势,达到 55.16%。其次是茜草科的红皮水锦、脉耳草(*Hedyotis costata*)等,为 11.50%。海拔 1400 m 以鸡嗉子榕、禾本的马唐、茜草科的红皮水锦、野牡丹科(Melastomataceae)的多花野牡丹(*Melastoma affine*)、山茶科(Theaceae)的海桐叶柃(*Eurya pittosporifolia*)为主,合计占到总数的 70.13%。

物种丰富度是指出现在样方内的物种数。海拔 800 m 土壤种子库的物种种类最为丰富,为 71 种,而海拔 1200 土壤种子库的物种种类最少,为 51 种(图 4)。就土壤种子库的生活型来看,海拔 800 m 的乔木株数占总个体数的 71.38%,主要有千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)、水同木(*Ficus fistulosa*)、鸡嗉子榕、团花、青果榕(*Ficus variegata* var. *chlorocarp*)等,表明,海拔 800 m 土壤种子库以乔木种为主,而藤本仅有 7 个种 8 株,有扁担藤(*Tetrastigma planicaule*)、杜仲藤(*Parabarium micranthum*)等。海拔 1000 m 土壤种子库中灌木和草本,分别占总个体数的 11.75%和 39.89%,其中灌木有大叶玉叶金花(*Mussaenda macrophylla*);草本有马唐等;海拔 1200 m 土壤种子库草本种达到 1027 株,主要是马唐、脉

表 3 各海拔土壤种子库的物种组成及种子数量

Table 3 Species numbers and composition of soil seed bank along elevation gradients

物种名	生活型	拉丁学名	物种数量海拔分布			
			800 m	1000 m	1200 m	1400 m
白背枫	灌木	<i>Buddleja asiatica</i>	112(5.67%)	12(0.98%)		6(0.58%)
白饭树	乔木	<i>Flueggea virosa</i>	1(0.05%)			
斑籽	灌木	<i>Baliospermum montanum</i>	9(0.45%)			
包疮叶	灌木	<i>Maesa indica</i>	14(0.71%)	2(0.16%)	16(0.94%)	16(1.54%)
薄叶羊蹄甲	藤本	<i>Bauhinia glauca</i> subsp. <i>tenuiflora</i>	1(0.05%)			
扁担藤	藤本	<i>Tetrastigma planicaule</i>	2(0.10%)	5(0.41%)		2(0.19%)
波缘大参	乔木	<i>Macropanax undulatus</i>	3(0.15%)			
草龙	草本	<i>Ludwigia hyssopifolia</i>	128(0.65%)	20(1.63%)	1(0.06%)	
翅果麻	乔木	<i>Kydia calycina</i>	3(0.15%)			
穿鞘菝葜	藤本	<i>Smilax perfoliata</i>	1(0.05%)			
刺蒴麻	灌木	<i>Triumfetta rhomboidea</i>	1(0.05%)		2(0.12%)	4(0.39%)
粗叶悬钩子	灌木	<i>Rubus alceifolius</i> var. <i>alceaefolius</i>	1(0.05%)	1(0.08%)	3(0.18%)	28(2.70%)
大叶玉叶金花	灌木	<i>Mussaenda macrophylla</i>	5(0.25%)	25(2.04%)	29(1.70%)	33(3.18%)
大叶紫珠	灌木	<i>Callicarpa macrophylla</i>	2(0.10%)		8(0.47%)	9(0.87%)
滇缅斑鸠菊	灌木	<i>Vernonia parishii</i>	1(0.05%)	3(0.24%)		
滇茜树	灌木	<i>Aidia yunnanensis</i>	14(0.71%)			
杜仲藤	藤本	<i>Parabarium micranthum</i>	1(0.05%)			
对叶榕	灌木	<i>Ficus hispida</i> var. <i>hispida</i>	2(0.10%)	8(0.65%)		
多花白头树	乔木	<i>Garuga floribunda</i> var. <i>gamblei</i>	2(0.10%)			1(0.09%)
飞机草	草本	<i>Chromolaena odorata</i>	2(0.10%)	1(0.08%)		1(0.09%)
革命菜	草本	<i>Crassocephalum crepidioides</i>	6(0.30%)	31(2.52%)	7(0.41%)	10(0.96%)
华南吴茱萸	乔木	<i>Euodia austro-sinensis</i>	2(0.10%)	3(0.2%)	4(0.23%)	
黄花蝴蝶草	草本	<i>Torenia flava</i>	1(0.05%)			
藿香蓟	草本	<i>Ageratum conyzoides</i>	3(0.15%)			
鸡嗉子榕	乔木	<i>Ficus semicordata</i>	56(2.83%)	183(14.93%)	37(2.17%)	118(11.37%)
加拿大飞蓬	草本	<i>Conyza canadensis</i>	2(0.10%)	4(0.33%)		
假马鞭	草本	<i>Stachytarpheta jamaicensis</i>	1(0.05%)			
假斜叶榕	灌木	<i>Ficus subulata</i>	6(0.30%)			
尖叶木	灌木	<i>Urophyllum chinense</i>	1(0.05%)			
浆果苔草	草本	<i>Carex baccans</i>	2(0.10%)			
聚果九节	灌木	<i>Psychotria morindoides</i>	2(0.10%)			
宽管花	灌木	<i>Eurysolen gracilis</i>	3(0.15%)			
梨叶悬钩子	灌木	<i>Rubus pirifolius</i>	1(0.1%)	4(0.33%)		2(0.19%)
栎叶枇杷	乔木	<i>Eriobotrya prinoidea</i>	1(0.1%)	9(0.73%)	2(0.12%)	2(0.19%)
连蕊藤	藤本	<i>Parabaena sagittata</i>	1(0.1%)			
柳叶箬	草本	<i>Isachne globosa</i>	1(0.1%)	5(0.41%)	1(0.06%)	3(0.29%)
马唐	草本	<i>Digitaria sanguinalis</i>	99(5.01%)	391(31.89%)	938(55.08%)	197(18.98%)
毛绞股蓝	草本	<i>Gynostemma pubescens</i>	1(0.05%)			
美脉杜英	乔木	<i>Elaeocarpus varunua</i>	10(0.51%)	3(0.24%)		
木瓜榕	乔木	<i>Ficus auriculata</i>	1(0.05%)			
攀茎耳草	灌木	<i>Hedyotis scandens</i>	1(0.05%)			
桉叶黄花稔	灌木	<i>Sida alnifolia</i>	1(0.05%)	5(0.41%)		
千果榄仁	乔木	<i>Terminalia myriocarpa</i>	43(2.18%)			
千头艾纳香	草本	<i>Blumea lanceolaria</i>	2(0.10%)	7(0.57%)		13(1.25%)
青果榕	乔木	<i>Ficus variegata</i> var. <i>chlorocarp</i>	44(2.23%)	72(5.87%)	1(0.06%)	24(2.31%)
青藤公	乔木	<i>Ficus langkokensis</i>	12(0.61%)	15(1.22%)	1(0.06%)	1(0.09%)
三桠苦	灌木	<i>Evodia lepta</i> var. <i>lapta</i>	2(0.10%)		1(0.06%)	2(0.19%)
山黄麻	乔木	<i>Trema orientalis</i>	2(0.10%)	20(1.63%)	13(0.76%)	17(1.64%)
山麻杆	灌木	<i>Alchornea davidii</i>	3(0.15%)	6(0.49%)	3(0.18%)	12(1.16%)
山油柑	乔木	<i>Acronychia pedunculata</i>	1(0.05%)			
匙叶鼠麴草	草本	<i>Gnaphalium pensylvanicum</i>	1(0.06%)	2(0.16%)		2(0.19%)
红皮水锦	乔木	<i>Wendlandia tinctoria</i>	3(0.15%)	202(16.48%)	124(7.28%)	59(5.68%)

续表 3

Table 3 Continued

物种名	生活型	拉丁学名	物种数量海拔分布			
			800 m	1000 m	1200 m	1400 m
水同木	乔木	<i>Ficus fistulosa</i>	32(1.62%)			
四裂算盘子	乔木	<i>Glochidion assamicum</i>	1(0.05%)			
四数木	乔木	<i>Tetrameles nudiflora</i>	1(0.05%)	1(0.08%)	1(0.06%)	2(0.19%)
桐叶千金藤	藤本	<i>Stephania hernandiifolia</i>	1(0.05%)	1(0.08%)		1(0.09%)
团花	乔木	<i>Anthocephalus chinensis</i>	1173(59.42%)	18(1.47%)		
歪叶榕	乔木	<i>Ficus cyrtophylla</i>	8(0.41%)	6(0.49%)		19(1.83%)
细齿锥花	灌木	<i>Gomphostemma leptodon</i>	1(0.05%)		2(0.12%)	
狭叶一担柴	乔木	<i>Colona thorelii</i>	8(0.41%)	7(0.57%)		1(0.09%)
纤梗腺萼木	灌木	<i>Mycetia gracilis</i>	2(0.10%)			
线柱苣苔	灌木	<i>Rhynchotechum obovatum</i>	52(2.63%)	1(0.08%)		2(0.19%)
小刺蒴麻	草本	<i>Triumfetta annua</i>	2(0.10%)			
小果野蕉	草本	<i>Musa acuminata</i>	40(2.02%)	9(0.73%)		
印度崖豆	灌木	<i>Millettia pulchra</i>	1(0.05%)			
羽叶楸	乔木	<i>Stereospermum colais</i>	1(0.05%)			
云南水东哥	灌木	<i>Saurauia yunnanensis</i>	6(0.30%)			
针齿铁仔	灌木	<i>Myrsine semiserrata</i>	1(0.05%)	4(0.32%)		1(0.09%)
帚序苧麻	灌木	<i>Boehmeria zollingeriana</i>	21(1.06%)	2(0.16%)	1(0.06%)	2(0.19%)
紫麻	灌木	<i>Oreocnide frutescens</i>	2(0.10%)	8(0.65%)	3(0.18%)	3(0.29%)
紫茉莉	草本	<i>Mirabilis jalapa</i>	1(0.05%)			
白楸	乔木	<i>Mallotus paniculatus</i>		2(0.16%)		
白花蛇舌草	草本	<i>Hedyotis diffusa</i>		2(0.16%)		
赤苍藤	藤本	<i>Erythralium scandens</i>		4(0.32%)	3(0.18%)	
川楝	乔木	<i>Melia toosendan</i>		1(0.08%)		
粗糠柴	灌木	<i>Mallotus philippensis</i>		2(0.16%)		
粗叶榕	灌木	<i>Ficus hirta</i> var. <i>hirta</i>		11(0.90%)	5(0.29%)	4(0.39%)
粗叶耳草	草本	<i>Hedyotis verticillata</i>		3(0.24%)		
大花虫豆	藤本	<i>Cajanus grandiflorus</i>		3(0.24%)		4(0.39%)
大叶斑鸠菊	灌木	<i>Vernonia volkameriifolia</i>		1(0.08%)		
大叶蛇根草	草本	<i>Ophiorrhiza repandicalyx</i>		1(0.08%)		
单穗水蜈蚣	草本	<i>Kyllinga monocephala</i>		5(0.41%)	8(0.47%)	16(1.54%)
构树	乔木	<i>Broussonetia papyifera</i>		4(0.32%)		1(0.09%)
多花山壳骨	草本	<i>Pseuderanthemum polyanthum</i>		2(0.16%)	1(0.06%)	3(0.29%)
光叶丰花草	草本	<i>Spermacoce remota</i>		3(0.24%)	3(0.18%)	
海桐叶铃	乔木	<i>Eurya pitosporifolia</i>		15(1.22%)	121(7.11%)	117(11.27%)
黑面神	灌木	<i>Breynia fruticosa</i>		2(0.16%)		
红丝线	灌木	<i>Lycianthes biflora</i>		2(0.16%)		
黄毛豆腐柴	灌木	<i>Premna fulva</i>		14(1.14%)		
灰毛浆果楝	乔木	<i>Cipadessa cinerascens</i>		1(0.08%)		
截菜	草本	<i>Houttuynia cordata</i>		2(0.16%)		
金珠柳	灌木	<i>Maesa montana</i>		3(0.24%)	92(5.40%)	25(2.49%)
六苞藤	藤本	<i>Symphorema involucratum</i>		1(0.08%)		
泉七	草本	<i>Steudnera colocacaeifolia</i>		4(0.32%)		
南酸枣	乔木	<i>Choerospondias axillaris</i> var. <i>axillaris</i>		1(0.08%)	2(0.12%)	
四方蒿	草本	<i>Elsholtzia blanda</i>		3(0.24%)		
四果野桐	乔木	<i>Mallotus tetracoccus</i>		1(0.08%)		
小果叶下株	灌木	<i>Phyllanthus reticulatus</i> var. <i>reticulatus</i>		3(0.24%)		
羊耳菊	灌木	<i>Inula cappa</i>		17(1.39%)	1(0.06%)	
夜香牛	草本	<i>Vernonia cinerea</i>		2(0.16%)	4(0.23%)	3(0.29%)
圆基火麻树	乔木	<i>Dendrocnide basirotunda</i>		11(0.90%)		
云南莎草	草本	<i>Cyperus duclouxii</i>		1(0.08%)	3(0.18%)	14(1.35%)
云南银柴	乔木	<i>Aporosa yunnanensis</i>		3(0.24%)		
草山杭子梢	灌木	<i>Campylotropis prainii</i>			2(0.12%)	

续表 3
Table 3 Continued

物种名	生活型	拉丁学名	物种数量海拔分布			
			800 m	1000 m	1200 m	1400 m
大叶酸藤子	灌木	<i>Embelia subcoriacea</i>			2(0.12%)	
椴叶山麻杆	乔木	<i>Alchornea tiliifolia</i>			2(0.12%)	1(0.09%)
多花野牡丹	灌木	<i>Melastoma affine</i>			167(9.81%)	128(12.33%)
多毛玉叶金花	灌木	<i>Mussaenda mollissima</i>			1(0.06%)	8(0.78%)
刚莠竹	草本	<i>Microstegium ciliatum</i>			1(0.06%)	8(0.78%)
苦玄参	草本	<i>Picria fel-terrae</i>			2(0.12%)	37(3.56%)
脉耳草	草本	<i>Hedyotis costata</i>			37(2.17%)	8(0.78%)
勐腊核果木	乔木	<i>Drypetes hoaensis</i>			2(0.12%)	
密齿酸藤子	藤本	<i>Embelia vestita</i>			9(0.53%)	1(0.09%)
母草	草本	<i>Lindernia crustacea</i>			13(0.76%)	
牛白藤	藤本	<i>Hedyotis hedyotideae</i>			2(0.12%)	
铜锤玉带草	草本	<i>Pratitia nummularia</i>			3(0.18%)	10(0.96%)
野拔子	草本	<i>Elsholtzia rugulosa</i>			4(0.23%)	4(0.39%)
羽萼木	灌木	<i>Colebrookea oppositifolia</i>			4(0.23%)	34(3.28%)
越南巴豆	灌木	<i>Croton kongensis</i>			6(0.4%)	
中平树	乔木	<i>Macaranga denticulata</i>			4(0.23%)	
网叶山胡椒	灌木	<i>Lindera metcalfiana</i> var. <i>dictyophylla</i>			1(0.06%)	1(0.09%)
杯苘	草本	<i>Cyathula prostrata</i>				1(0.09%)
穿鞘花	草本	<i>Amischotolype hispida</i>				1(0.09%)
厚果崖豆藤	藤本	<i>Millettia pachycarpa</i>				1(0.09%)
假糙苏	草本	<i>Paraphlomis javanica</i>				2(0.19%)
节鞭山姜	草本	<i>Alpinia conchigera</i>				1(0.09%)
坡油甘	草本	<i>Smithia sensitiva</i>				10(0.96%)
十字苔草	草本	<i>Carex cruciata</i>				2(0.19%)
物种合计			71	68	51	58

(%) 表示物种个体数所占该海拔总物种数量的比例。

耳草等形成了绝对的优势,也表明海拔 1200 m 的土壤种子库以草本为主;海拔 1400 m 的乔木和灌木所占种数和株数的比例相比海拔 1200 m 都有所增加,主要为乔木种鸡嗉子榕、海桐叶铃、红皮水锦,灌木种有多花野牡丹、金珠柳(*Maesa montana*) 等。而草本的株数比例下降到为海拔 1200 m 草本株数的 1/2,为 32.08%,主要为马唐、苦玄参(*Picria fel-terrae*) 和单穗水蜈蚣(*Kyllinga monocephala*) 等。

就物种数量来看,从海拔 800~1400 m,乔木、灌木和藤本的种数随海拔的升高而降低,而草本的种数随海拔的升高而增加(图 3)。而依各生活型所占

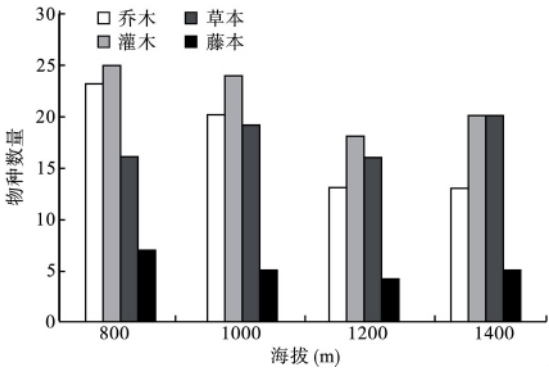


图 3 各海拔土壤种子库物种数量
Fig.3 Species richness in soil seed banks along elevation

个体数比例来看,乔木株数所占比例在海拔 800 m 最高,海拔 1200 m 最低;而灌木株数所占比例在海拔 1000 m 最低,其中海拔 1200 m 的草本株数比例在 4 个海拔带中最高(图 4)。

同时,将土壤种子库的物种数据进行对数转换后,基于 Bray-Curtis 相似性系数,对各海拔带土壤种子库的物种组成进行 NMDS 排序。在相同海拔,除去海拔 800 m 的 20 个样点的物种组成较为分散外,其他 3 个海拔(1000、1200、1400 m) 20 个样点的土

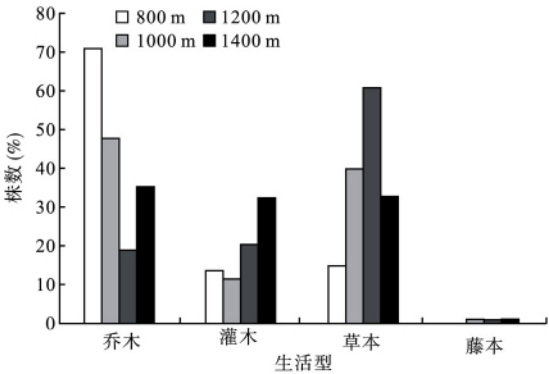


图 4 各海拔土壤种子库生活型株数所占比例
Fig.4 Proportion of life form in soil seed banks along elevation

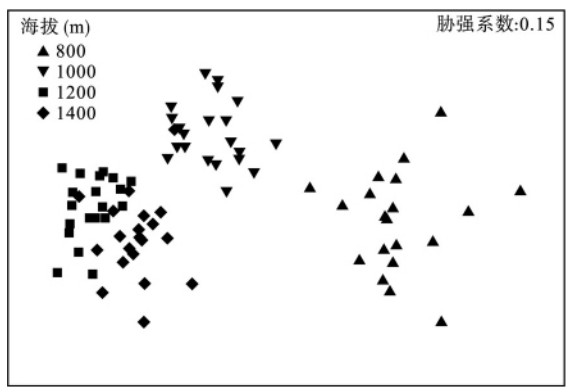


图 5 各海拔带土壤种子库的 NMDS 排序结果图
Fig.5 NMDS ordination based on the composition of soil seed banks among elevational gradients

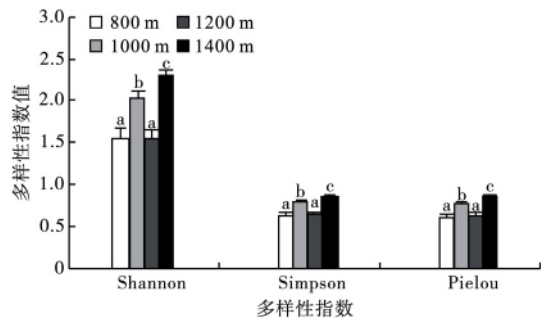


图 6 各海拔土壤种子库的物种多样性指数
Fig.6 Diversity indices of soil seed banks along elevation
对多样性指数每个组内(海拔间)的差异进行比较后标注,不同字母表示差异显著。

壤种子库中的物种组成呈现明显的相似性,样点呈聚集趋势,不同海拔样方则有明显差异($P<0.001$)。海拔 800 m 的物种组成呈现分散分布,并与以上 3 个海拔距离间隔远,表明其物种组成与其他 3 个海拔差异性较大(图 5)。

2.3.2 土壤种子库的物种多样性 1) α 多样性。以 3 个物种多样性指数(Shannon、Simpson、Pielou)为指标对海拔 800~1400 m 土壤种子库进行的分析(图 7)。具体而言,Shannon 指数在海拔 1200 m 最低,为 1.87,在海拔 1400 m 最高,为 2.96;而 Simpson 指数在海拔 800 m 最低,为 0.63,在 1400 m 最高,为 0.91。在 4 个海拔带中,海拔 800 m 的土壤种子库的 Pielou 均匀度指数最低,海拔 1400 m 的 Pielou 均匀度指数最大,为 0.73,表明海拔 1400 m 的土壤种子库物种个体数量的分布较为均匀。同时分别对 3 个多样性指数做非参检验(Kruskal-Wallis 检验),结果表明,3 个多样性指数在海拔梯度上均有明显差异($P<0.05$)。

2) 物种相似性系数。相似性系数越大,表明 2

个海拔之间物种的构成越相似。通过对各海拔之间物种组成相似性的比较发现,海拔 1200 和 1400 m 的相似性系数最大,为 0.41,而海拔 800 和 1200 m 的相似性系数最小(表 4)。除去海拔 1000 和 1400 m 的相似性系数较大外,相邻海拔之间的相似性高于间隔海拔之间的相似性。

2.4 各海拔带土壤种子库异质性成分的构成

通过对本研究涉及的 4 个海拔带土壤种子库的分析发现,异质性成分种在 4 个海拔带均有出现,主要由飞机草(*Chromolaena odorata*)、革命菜(*Crassocephalum crepidioides*)、马唐组成,其中马唐在 4 个海拔的异质性成分中都占绝对优势。海拔 800 和 1000 m 的异质性成分物种数量最多,海拔 1400 m 的物种数最少(表 4)。就异质性成分物种个体数量和其所占土壤种子库总数的比例而言,海拔 800 m 的土壤种子库的异质性成分所占比例最小,海拔 1200 m 的最大。

表 4 各海拔带之间土壤种子库物种组成的相似性
Table 4 Similarity of species composition in seed banks between elevations

海拔(m)	800 m	1000 m	1200 m	1400 m
800	1	0.33	0.26	0.32
1000		1	0.32	0.36
1200			1	0.41
1400				1

表 5 各海拔土壤种子库的异质性成分构成
Table 5 Composition of soil seed banks nonconstituent species along elevation

异质性成分种	拉丁名	海拔(m)			
		800	1000	1200	1400
白花蛇舌草	<i>Hedyotis diffusa</i>		2		
草龙	<i>Ludwigia linifolia</i>	128	20	1	
粗叶耳草	<i>Hedyotis verticillata</i>		3		
飞机草	<i>Chromolaena odorata</i>	2	1		1
革命菜	<i>Crassocephalum crepidioides</i>	6	31	7	10
光叶丰花草	<i>Spermacoce remota</i>		3	3	
藿香蓟	<i>Ageratum conyzoides</i>	3			
加拿大飞蓬	<i>Conyza canadensis</i>	2	4		
假马鞭	<i>Stachytarpheta jamaicensis</i>	1			
马唐	<i>Digitaria sanguinalis</i>	99	391	938	197
脉耳草	<i>Hedyotis costata</i>			37	8
母草	<i>Lindernia crustacea</i>			13	
匙叶鼠麴草	<i>Gnaphalium pensylvanicum</i>	1	2		2
铜锤玉带草	<i>Pratitia nummularia</i>			3	
紫茉莉	<i>Mirabilis jalapa</i>	1			
个体数小计		243	457	1002	218
比例(%)		12.31	37.28	58.84	21.00
物种数小计		9	9	7	5

表 6 土壤种子库与地上植被的关系

Table 6 Relationship between seed banks and standing vegetation along elevation

海拔 (m)	乔木层 物种数	土壤种子 库物种数	共有 物种数	Sorensen 相似性系数	林下植被 物种数	土壤种子 库物种数	共有 物种数	Sorensen 相似性系数
800	23	71	0	0	35	71	2	3.60%
1000	25	68	1	2.10%	27	68	1	2.10%
1200	10	51	1	3.20%	12	51	5	13.70%
1400	7	58	2	5.80%	7	58	2	5.80%

2.5 各海拔带土壤种子库与地上植被的关系

土壤种子库的种子来源于地上成熟植物。在 4 个海拔带上,乔木层(成熟具有繁殖能力的植株)与土壤种子库的共有物种都非常少,因而二者的相似性非常低。具体而言,海拔 800 m 的相似性最低,为 0,即 800 m 的乔木层与土壤种子库物种没有相同的种类;海拔 1400 m 的相似性最大,有 2 个共有物种。而林下植被与土壤种子库的共有物种同样也较少,但总体上高于乔木层与土壤种子库的共有物种数,林下植被与土壤种子库的相似性在海拔 1200 m 最大,为 13.70%,在海拔 1000 m 的相似性最低,为 2.10%。因此可以看出,不管是地上乔木层,还是林下幼苗植被,与土壤种子库的物种相似性都非常低。

3 讨论

3.1 土壤种子库基本特征

通过对西双版纳热带森林群落的土壤种子库海拔 800~1400 m 土样进行室内萌发鉴定实验,共萌发出种子植物 129 个种,隶属 48 科 103 属。土壤种子库的萌发速率在 4 个海拔梯度上存在差异,表明海拔梯度上土壤种子库的种子生活史策略和生活型的差异性。即由于海拔梯度下气候环境条件的不同,使低海拔地区(800 m)土壤种子库里更多的是休眠期较短的乔木种子,而在高海拔(1200、1400 m)地区土壤种子库里更多的是休眠期较长的草本种子。土壤种子库密度在海拔 800 m 处最大,为 10540 ± 1577 粒 $\cdot m^{-2}$ 。此结果比曹敏等(1997)热带季节雨林森林土壤种子库密度为 5905 ± 202 粒 $\cdot m^{-2}$ 较高。这是与来自林外的先锋种团花细小种子在土壤种子库中大量密集出现有关。最小的土壤种子库密度出现在海拔 1400 m,为 5325 ± 361 粒 $\cdot m^{-2}$ 。海拔较高,使得种子受到的散布限制较大,来自低海拔群落或群落外的种子难以到达以及高海拔不利的生境条件等因素都可能是使得 1400 m 种子库密度较低的原因。

土壤种子库的垂直分布是指种子在某一立地类型中种子的剖面分布情况。大部分的研究表明土壤种子库的密度随着土层深度的加深而减少(安树青等,1996)。在海拔 800 m 的森林中,上层与中下层的土壤种子库密度存在显著性差异,而中下层之间的密度差异不明显,这与 Cao 等(2000)对西双版纳热带森林土壤种子库的研究结果相一致。其主要是由于团花种子在土壤种子库的上层中的积累造成的。张丹桔(2006)在研究沐川亚热带常绿阔叶林土壤种子库时发现,上层的土壤中保留了 66% 的种子。同样,尹锴(2005)通过对天山云杉林土壤种子库研究发现,68% 的种子分布在 0~6 cm 的土层深度,土壤种子数随着土壤深度的增加而逐渐减少。海拔 800 m 样地土壤种子库的种类大部分为来自于群落外的先锋种类(唐勇等,2000),片段化的森林群落,更有利于先锋种类进入林内(Cao *et al.*, 2000)。在海拔 800 m 的土壤种子库中占绝对优势的团花(67.84%),为典型的热带先锋树种,其种子在郁闭的林冠下不能萌发,具有休眠特性,能够形成土壤种子库,其大量密集的出现从而使得低海拔的土壤种子库密度高于高海拔的。而随着海拔的升高,受距离散布的限制和隔离效应的影响,土壤种子库的地上种源也就相对较少,土壤种子库密度相对减少。

3.2 土壤种子库的物种构成及其沿海拔梯度的分布

彭少麟(1987)认为,优势度高的种子库物种多样性指数偏低。团花和马唐分别在海拔 800 和 1200 m 的土壤种子库中占绝对优势,因此降低了这 2 个海拔带土壤种子库的物种多样性;而在海拔 1400 m 的样地中,土壤种子库的物种种类较海拔 1200 m 多,从而提高了其物种多样性。

从生活型的角度来看,海拔 800 m 土壤种子库主要以乔木种子占绝对优势,草本物种较少。这与 Dalling 等(1998)在成熟未受干扰的热带森林里主要以乔木种子为主的观点相符,也暗示着本次海拔

800 m 取样点的热带季节雨林土壤种子库受到的干扰相对较小。曹敏等 (1997) 及唐勇等 (2000) 研究发现, 西双版纳热带森林的土壤种子库以草本为主, 乔木种子数量较少。本研究与此结论存在一定的出入, 主要是由于团花种子的大量聚集萌发, 形成绝对的优势种, 从而改变了海拔 800 m 土壤种子库的生活型谱。在海拔 1200 m 土壤种子库中草本个体数最多, 所占总数比例最大。Grombone-Guarantini 等 (2004) 认为, 大量草本种子的存在是所在生态系统不稳定和丧失抵抗力的指示, 这也表明海拔 1200 m 的森林群落更不稳定。同时, Luzuriaga 等 (2005) 认为, 在受干扰的生境中, 种子在土壤中的积累相比种子雨对群落的更新影响更大。本项研究海拔 1200 m 的样点大量草本种子在土壤中的储存, 可能与干扰活动有关。

3.3 土壤种子库的异质性成分

Lin 等 (2006) 在云南省常绿阔叶林土壤种子库物种成分中鉴别出一组新的生态学种组, 即异质性成分 (nonconstituent speices), 它是指森林生态系统中出现的外来成分, 它们不是这个生态系统的正常组成成分, 是来自这个生态系统之外的物种成分, 其实际上包括了地理尺度上和生态系统尺度上的外来种。土壤种子库的异质性成分的物种数在海拔 1400 m 最少, 而在海拔 800 m 处最多。这与外来种的丰富度在海拔最高处最小的结论 (Mallen-Cooper *et al.* 2008) 相一致。Lin 等 (2006) 研究发现, 片段化森林土壤种子库中的异质性成分远远高于受干扰较小的连续森林中的异质性成分, 并且多数异质性成分主要由杂草和一些外来种组成, 其出现通常与人类活动相关, 反映了森林生态系统对人为干扰的响应策略。土壤种子库中的异质性成分, 作为评价干扰的指示物种类群 (indicator species group) (林露湘 2007), 是森林生态系统受到人为干扰程度的重要指示者 (Lin *et al.* 2006)。因此, 土壤种子库异质性成分的数量多少可以从侧面印证干扰程度的差异。本研究发现, 土壤种子库的异质性成分物种数在高海拔较少, 也可能是由于在海拔梯度下异质性成分的繁殖体散布受限, 从而使得较高海拔异质性成分的种类较少。另一方面, 异质性成分个体数量所占百分比在海拔 1000 和 1200 m 较高的特点, 也反映出海拔 1000 和 1200 m 土壤种子库的异质性成分积累的繁殖体压力已经非常大, 在过去的森林群落历史中, 很可能受到过严重的人为干扰, 导致异质

性成分的繁殖体在土壤中的大量积累。同时相比其他 3 个海拔, 海拔 1200 m 取样点的人为干扰的程度最强。马唐具有快速生长的特点, 一旦条件合适, 会立即萌发形成地表覆盖, 与地上的树种幼苗产生竞争, 因此, 可以预见一旦森林遭到破坏, 海拔 1200 m 的林下乔木幼苗的更新将会受到抑制。

3.4 土壤种子库与地上植被的相似性

在西双版纳热带森林的 4 个海拔带上, 土壤种子库与地上植被 (乔木层和林下植被) 的相似性都非常低, 这与前人的研究 (Hopfensperger 2007) 较为一致。本研究中, 土壤种子库中大量存在的物种, 例如海拔 800 m 的团花, 海拔 1200 m 的马唐, 以及海拔 1400 m 的海桐叶柃等植物均未在地上植被中出现。同时, 一些在地上植被中占优势的物种, 比如假海桐、短刺锥、湄公栲 (*Castanopsis mekongensis*) 等植物均未在土壤种子库中出现, 这样就导致了地上植被与土壤种子库的低相似性。同时也表明了地上植被的发育与其地下土壤种子库的发育具有明显的不同步性 (唐勇等, 1999)。Amiadu 等 (2004) 认为, 地上植被与土壤种子库相似性低, 与地上植被物种的影响繁殖特性有关。在热带森林里, 地上植被物种绝大多数生产的是瞬时性种子, 即遇到合适的环境条件会选择立即萌发, 因此地上植被与土壤种子库的相关性不大 (Thompson, 1992)。张志权 (1996) 认为, 随着植被群落的演替, 其种类的组成以一些生长在稳定环境、较多的种类其种子较大、数量较少和缺乏休眠性。因而在土壤种子库中, 经常见到的是次生演替早期种类的种子。所以二者间种类组成上的差异性就越来越大。在 4 个海拔梯度上, 地上植被与土壤种子库的相似性非常低, 也表明所研究的森林群落处于植被演替后期阶段。

本研究探讨了西双版纳热带森林群落不同海拔梯度土壤种子库的储量、物种组成特征、异质性成分的海拔分布、以及种子库与地上植被的关系在海拔梯度变化, 但对于土壤种子库对海拔梯度所产生的差异性响应的内部驱动机制, 有待进一步深入的研究。

致谢 感谢西双版纳热带雨林生态系统研究站对本项研究野外工作的支持, 感谢西双版纳种子库标本馆谭运洪老师对本实验萌发物种的鉴定。

参考文献

安树青, 林向阳, 洪必恭. 1996. 宝华山主要植被类型土壤

- 种子库初探. 植物生态学报, **20**(1): 41-50.
- 曹 敏, 唐 勇, 张建侯, 等. 1997. 西双版纳热带森林的土壤种子库储量及优势成分. 云南植物研究, **19**(2): 177-183.
- 管志斌, 邓文华, 黄志玲, 等. 2006. 西双版纳外来入侵植物初步调查. 热带农业科技, **29**(4): 35-38.
- 兰国玉, 胡跃华, 曹 敏, 等. 2008. 西双版纳热带森林动态监测样地——树种组成与空间分布格局. 植物生态学报, **32**(2): 287-298.
- 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 等. 2012. 季风常绿阔叶林土壤种子库的恢复动态. 林业科学, **48**(9): 56-61.
- 林露湘. 2007. 森林林下植被和土壤种子库的边缘效应(博士学位论文). 西双版纳: 中国科学院西双版纳热带植物园.
- 彭少麟. 1987. 广东亚热带森林群落的生态优势度. 生态学报, **7**(1): 36-42.
- 唐 勇, 曹 敏, 张建侯, 等. 1998. 西双版纳白背桐次生林土壤种子库、种子雨研究. 植物生态学报, **22**(6): 505-512.
- 唐 勇, 曹 敏, 盛才余. 2000. 西双版纳热带森林土壤种子库的季节变化. 广西植物, **20**(4): 371-376.
- 唐 勇, 曹 敏, 张建侯. 1999. 西双版纳热带森林土壤种子库与地上植被的关系. 应用生态学报, **10**(3): 279-282.
- 唐志尧, 方精云. 2004. 植物物种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, **12**(1): 20-28.
- 尹 锴. 2005. 天山云杉林土壤种子库研究(硕士学位论文). 乌鲁木齐: 新疆农业大学.
- 张丹桔. 2000. 四川盆地西南缘亚热带常绿阔叶林土壤种子库与幼苗格局初探(硕士学位论文). 成都: 四川农业大学.
- 张志权. 1996. 土壤种子库. 生态学杂志, **15**(6): 36-42.
- 朱 华. 2007. 论滇南西双版纳的森林植被分类. 云南植物研究, **29**(4): 377-387.
- 邹林林. 2009. 不同海拔梯度蒙古扁桃种子库的研究(硕士学位论文). 呼和浩特: 内蒙古师范大学.
- Amiaud B, Touzard B. 2004. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **199**: 25-35.
- Cao M, Tang Y, Sheng C, et al. 2000. Viable seeds buried in the tropical forest soils of Xishuangbanna, SW China. *Seed Science Research*, **10**: 255-264.
- Dalling J, Denslow J. 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 669-678.
- Falińska K. 1999. Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Białowieża National Park. *Journal of Ecology*, **87**: 461-475.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. London: Chapman and Hall.
- Greig-Smith PG. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. California: University of California Press.
- Grombone-Guaratini MT, de Freitas Leitão Filho H, Kageyama PY. 2004. The seed bank of a gallery forest in southeastern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **47**: 793-797.
- Harper JL. 1977. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Hopfensperger KN. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, **116**: 1438-1448.
- Körner C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**: 569-574.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. New York: Elsevier.
- Lin L, Cao M, He Y, et al. 2006. Nonconstituent species in soil seed banks as indicators of anthropogenic disturbance in forest fragments. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 2300-2316.
- Lin L, Cao M. 2009. Edge effects on soil seed banks and understory vegetation in subtropical and tropical forests in Yunnan, SW China. *Forest Ecology and Management*, **257**: 1344-1352.
- Li H, Ma Y, Liu W, et al. 2009. Clearance and fragmentation of tropical rain forest in Xishuangbanna, SW China. *Biodiversity and Conservation*, **18**: 3421-3440.
- Luzuriaga AL, Escudero A, Olano JM, et al. 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecologica*, **27**: 57-66.
- Magurran AE. 1988. *Ecological Diversity and Measurement*. Princeton: Princeton University Press.
- Mallen-Cooper JANE, Pickering CM. 2008. Linear declines in exotic and native plant species richness along an increasing altitudinal gradient in the Snowy Mountains, Australia. *Australia Ecology*, **33**: 684-690.
- Pielou E. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, **13**: 131-144.
- Simpson EH. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, **163**: 688.
- Tang Y, Cao M, Fu X. 2006. Soil seedbank in a dipterocarp rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Biotropica*, **38**: 328-333.
- Thompson K. 1992. The functional ecology of soil seed banks // Fenner M. ed. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. New York, CABI Publishing Wallingford: 215-236.
- Zhang J, Cao M. 1995. Tropical forest vegetation of Xishuangbanna, SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biological Conservation*, **73**: 229-238.
- 作者简介 张 敏, 女, 1989年生, 硕士研究生, 主要从事森林生态学研究. E-mail: zhangmin@xtbg.ac.cn
- 责任编辑 王 伟