

文章编号: 1000-3142(2000) 04-0371-06

西双版纳热带森林土壤种子库的季节变化

唐 勇, 曹 敏, 盛才余

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘 要: 通过萌发实验法对西双版纳地区的一类热带季节雨林 (番龙眼、千果榄仁) 和2类次生林 (白背桐林、中平树林) 的土壤种子库的季节变化进行了探讨。结果表明: 该地区的土壤种子库动态具有明显的季节性。季节雨林的土壤种子库储量相对稳定, 土壤上层 (0 ~ 2 cm) 的种子储量在雨季末期较大。2类次生林土壤种子库的变化则相反, 土壤种子库中的种子种类在旱季末期较雨季末期多, 土壤上层的种子储量在旱季末期较大。各样地均有一些种类只出现在旱季末期或雨季末期。种子在土壤种子库的动态与植物的繁殖物候和所处的环境紧密相关, 不同种类植物的土壤种子库由于植物本身的生物学特性、传播方式和所处环境的影响而表现出不同的动态模式。

关键词: 土壤种子库; 季节动态; 热带森林

中图分类号: S722.1⁺1 **文献标识码:** A

* Seasonal soil seed bank dynamics in tropical forests in Xishuangbanna

TANG Yong, CAO Min, SHENG Cai-yu

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China)

Abstract: Seasonal dynamics in soil seed bank was studied using germination trials in tropical forests in Xishuangbanna. Twenty soil samples were taken from a seasonal rain forests and two secondary forest dominated by *Macaranga denticulata* and *Mallotus paniculatus* at the ends of two dry and rainy seasons respectively. The seasonal changes in seed storage, species composition and seed distribution in soils in the three forests were analyzed. The seed storage of two secondary forest sampled at the end of dry season was higher than that sampled at the end of rainy season, and more species presented at the end of dry season. Seed in the upper layers of soil in the two secondary forests tended to the same trends. In Contrast, the seed storage of seasonal rain forest sampled at the end of rainy season was higher, with more species presented in the upper soil layer. The seasonal changes of some dominated species in soil seed banks was also studied in this paper.

Key words: Soil seed bank; seasonal dynamic; tropical forest

收稿日期: 1999-04-13

作者简介: 唐 勇 (1970-), 男, 硕士, 助理研究员, 从事植物生态学研究。

基金项目: 中国科学院九·五重点项目 KZ952-S1-101 和云南省基金 97C043Q 资助

热带森林是大自然赋予人类最大的生物资源宝库, 是地球上生物多样性最丰富的生态系统之一。但是随着长期掠夺式的开发、利用, 使得大面积的热带森林从地球上消失, 导致生境恶化, 生物多样性损失, 许多的生物物种在人们还没有认识它们以前就永远从地球上消失了, 从1980~1990年的十年间, 热带森林以 $1.54 \times 10^7 \text{ hm}^2/\text{a}$ 的惊人速度丧失, 目前正有加剧的趋势^[1]。如何保护、恢复和持续利用这一资源已成为世界性的问题。森林土壤种子库在森林的更新、植被的恢复、演替和扩散过程中起着重要的作用。热带森林土壤种子库的研究是热带森林保护、管理和退化生态系统恢复的重要内容。

森林土壤种子库处于土壤和森林的界面上, 是一个动态的种子储存库, 种子在土壤种子库中的时间决定于它们的生理学特性(包括萌发、休眠和种子的活力)、环境条件及其变化、种子被摄食以及病害^[2]。Harper^[3]于1977描述了土壤种子库的动态过程, 将土壤种子库分为休眠种子库和活动种子库, 种子通过种子雨而进入土壤种子库, 随着种子的萌发、死亡或被摄食而形成一个动态的过程。在总结了某些草本植物土壤种子库研究结果的基础上, Garwood^[4]以种子的萌发行为和种子的散布格局为依据从植物本身的物候以及种子的生物学特性描述了热带土壤种子库的季节性, 并将其分为5种基本的土壤种子库对策, 各种不同的对策可以出现在同一土壤种子库中, 处于不同环境的同一种类种子可以表现出不同的土壤种子库对策。在热带地区, 降雨为最重要的季节性环境因子, 它可以影响种子的萌发和休眠。通过长期的自然选择, 植物在种子的萌发行为以及种子的休眠上形成了适应气候的对策, 种子往往在一定时间形成散布高峰以适应气候的变化, 在雨季初期散布的种子可以在雨季成功的定居, 而在旱季散布的种子往往形成休眠, 以避免在零星的降雨中萌发而在随后的干旱中死亡。

我国森林土壤种子库的研究处于初始阶段, 有关森林土壤种子库动态的研究已逐渐有所报道^[5-7]。通过实验研究, 我们已对西双版纳热带森林土壤种子库的组成、优势种类及其变化有了初步的认识^[8-9], 本文旨在探讨该地区的森林土壤种子库的变化。

1 样地概况及研究方法

研究地区位于西双版纳傣族自治州, 勐腊县勐仑镇。该地区处于热带北缘, 长期受到西南季风的影响, 属于北热带季风气候类型, 具有明显的干湿季季节。年降雨量平均为1 557 mm。干季(11~4月)降雨量平均为264 mm, 雨季(5~10月)平均为1 293 mm。地带性植被为热带季节性雨林和季雨林。

研究样地选取了勐仑自然保护区中具有代表型的原生季节雨林番龙眼(*Pometia tomentosa*)、千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*)群落和2类典型的次生植被—中平树(*Macaranga denticulata*)林(小腊公路47 km处)和白背桐(*Mallotus paniculatus*)林(西双版纳热带生态站旁)。分旱季(4月)和雨季(10月)2个季节取样。

土壤种子库取样采用样线取样法, 于样地内设置1条40 m的样线, 在样线上每隔2 m取一组土样, 每组土样面积为10 cm × 10 cm, 由上层(0~2 cm), 中层(2~5 cm), 下层(5~10 cm)3层组成。雨季末期和旱季末期各取20组, 共120份土样。将取回的土样置于铺垫无种子土壤的花盆中, 用透光性较好的白布覆盖花盆口防止外来种子的污染, 然后置于萌发支架上让其自然萌发, 定期适时浇水保持盆内的湿度, 定期观测幼苗的萌发情况。将已鉴定的幼苗去除, 对不能鉴定的幼苗进行移栽, 一直长到能鉴定为止。整个过程持续至盆中不再有幼苗长出, 然后将土样搅拌混合, 继续观测, 直至土样中不再有种子萌发后结束萌发实验。

2 研究结果

2.1 土壤种子库种子储量的季节动态

通过萌发实验表明, 各实验样地在不同的取样季节有不同的土壤种子库储量 (单位面积厚度为10 cm 的土壤中储藏的种子, 粒/ m^2), 白背桐林和中平树林的土壤种子库在旱季末期的储量较雨季末期大。对2次取样结果进行统计检验, 2样地的土壤种子库储量季节差异均达到了极其显著差异的水平 ($P < 0.01$)。2个样地均为典型的次生林, 植被结构简单, 许多种类能在林内萌发生长, 同时许多在旱季结果的先锋种类的种子从地上植被直接进入土壤种子库, 土壤种子库的储量受植物的繁殖物候的影响较大。同时林内小气候受当地季节性气候影响较大, 旱季林内干旱有利于种子休眠, 使种子在土壤种子库中积累; 雨季林内潮湿导致大量种子死亡或萌发从而在旱季末期土壤种子库储量大于雨季末期。

季节雨林在雨季末期表现出较大的种子库储量, 但统计检验结果2次取样差异不显著 ($P = 0.688$)。季节雨林为当地地带性植被之一, 群落结构复杂, 林内环境相对较稳定, 同时由于该样地土壤种子库中的种类大部分为来自于群落外的先锋种类, 通过各种传播途径进入林内, 而且在郁闭的林冠下不能萌发, 土壤种子库相对保持稳定。

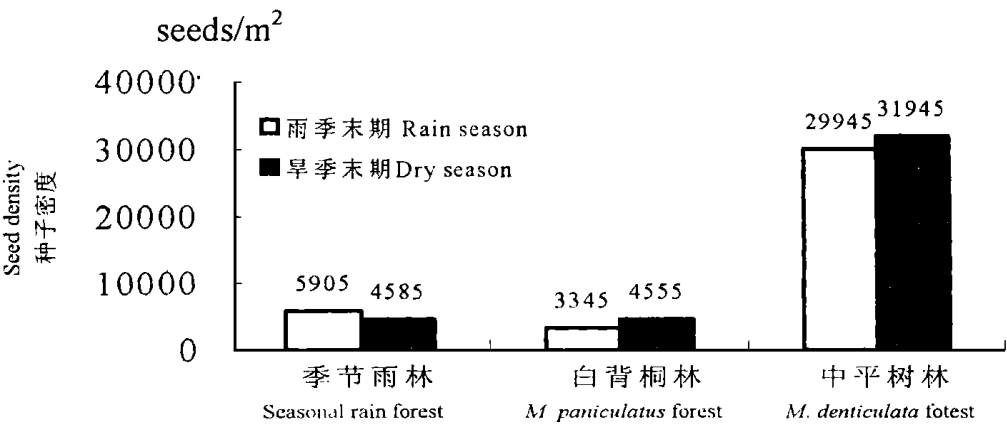


图1 各样地不同取样季节的土壤种子库储量
Fig. 1 The seed storage of the three forests at different sample season

2.2 种子在土壤中的分布

种子通过各种途径进入土壤种子库, 随着土壤加深种子的储量和种类成下降的趋势^[1]。土壤种子库季节性的种子输入、输出导致种子在土壤中的分布也出现季节性变化。从实验结果显示, 2类次生林在旱季末期土壤种子库的上层 (0~2 cm) 的种子储量较雨季末期大 (中平树林 $0.01 < P < 0.05$, 白背桐林 $p < 0.01$)。种子库的上层直接处于土壤与植被的界面上, 受到环境的影响较大, 在旱季末期由于整个旱季种子的积累, 导致种子在表层土壤中的堆积, 而在雨季由于高温、高湿的环境使得表层种子大量萌发或死亡, 同时种子向深层次转移, 导致了上层种子量的减少。

中平树林的结构较单一, 林下透光率较高, 土壤种子库中的许多种类能在林下萌发生长, 通过一个雨季的萌发, 雨季末期上层种子储量显著减少, 该群落土壤种子库在雨季末期中层 (2~5 cm) 的种子储量较旱季末期大, 且两次取样中下层种子的储量均较高, 这可能是由于

该样地受到的干扰较大^[7]，有利于种子向深层次分布。

季节雨林土壤种子库在2个季节的层次分布与次生林明显不同,雨季末期的上层种子的储量高于旱季 ($P < 0.01$)，一方面雨季末期的取样时间与玉叶金花、粽叶芦等种类种子散布的时间一致, 这些种类在林缘有大量分布, 对土壤种子库的影响较大; 另一方面, 该样地土壤种子库中的许多种类来自于群落外, 在旱季末期散布种子的许多先锋种类通过各种传播途径进入林类 (有的可能为二次甚至多次传播), 在时间上与次生林相比具有一定滞后性, 因而表现出与次生林不同的动态。

表 1 不同土壤层次土壤种子储量的季节变化
Table 1 Seasonal changes in seed storage of different soil layers

样地名称 Sample plots	土壤种子库实验萌发的幼苗数量 Seedlings germinated from soil layers					
	雨季末期 Rainy season			旱季末期 Dry season		
	0 ~ 2 cm	2 ~ 5 cm	5 ~ 10 cm	0 ~ 2cm	2 ~ 5 cm	5 ~ 10 cm
季节雨林 Seasonal rain forest	616	325	240	245	250	422
白背桐林 <i>M allotus paniculatus</i> forest	323	216	130	365	302	244
中平树林 <i>M acaranga denticulata</i> forest	1 752	2 088	2 149	1 988	1 786	2 615

2. 3 土壤种子库中种子种类的季节变化

大量的研究表明, 热带森林土壤种子库大多为先锋种类组成^[8], 而旱季为先锋种类散布种子的高峰期, 从而导致旱季末期土壤种子库种子种类较多。Garwood^[9]将热带森林土壤种子库分为暂时性 (transient)、持久性的 (persistent)、假持久性的 (pseduo-persistent)、季节性暂时的 (seasonal-transient)、滞后暂时的 (delayed-transient) 5种对策, 而在同一森林土壤种子库中可以存在多种形式的适应对策。通过实验结果分析, 各样地在两个季节的种子种类数有较大的差异, 有一些种类仅在旱季或雨季出现 (表2), 但这些种类的种子储量均较小, 种子储量较大的种类在2个季节均出现。2类次生林的土壤种子库在旱季末期拥有较多的种类, 尤其是中平树林旱季末期土壤种子库的种子种类数比雨季末期多8种。

表 2 不同季节土壤种子库种子种类的变化
Table 2 Seasonal changes in species composition of soil seed bank

样地名称 Sample plots	土壤种子库种子种类 Number of species in soil seed banks						共有种占种子储量的比例 Common species (%)		
	雨季末期 Rainy season			旱季末期 Dry season					
	科	属	种	科	属	种			
	种	雨季末期	旱季末期						
季节雨林 Seasonal rain forest	29	39	49	23	39	49	31	92%	94%
白背桐林 <i>M allotus paniculatus</i> forest	29	50	58	29	48	61	45	88%	85%
中平树林 <i>M acaranga denticulata</i> forest	29	57	66	35	64	74	48	99%	98%

季节雨林在2个季节共有种子种类仅为31种, 有37%的种类仅在旱季或雨季出现, 该样地是典型原生植被, 土壤种子库中的种类大部分来自于群落外, 种子通过各种途径远距离传入群落内, 它主要受到传播媒介的影响, 种子传播入林内具有一定随机性 (许多种类可能通过二次传播进入林类), 但这些类种子在土壤种子库中种子储量很小, 大多数的种类仅有1粒种子在土壤种子库中出现。

白背桐林被大面积橡胶林的包围, 处于一种相对隔离的状态, 种子传播的途径受到限制, 该样地土壤种子库中的鸟播种类较多, 这些原因导致了土壤种子库的季节性差异^[9]。

2. 4 土壤种子库中的优势种类的季节动态

种子在土壤中的存在状态与种子本身的生物学特性有关, 热带森林中, 顶级树种的种子较大, 种子含水量较高, 常常表现出快速萌发, 很难进入土壤种子库或仅仅是驻留很短的时间, 而先锋种类的种子一般较小, 种子含水量低, 常常具有休眠现象, 因而能在土壤种子库中长时间驻留^[11]。种子在土壤种子库中的动态与植物繁殖物候也密切相关, 同时受到所处环境和传播媒介等影响, 相同的种类在不同的环境土壤种子库会表现出不同的季节动态。

中平树林为同龄的中平树单优群落, 每年均有大量的中平树种子进入土壤种子库, 而该种在林下不能萌发, 因此2个季节在土壤种子库中均有较多的种子储存(表3), 且种子在上层土壤中堆积。由于该种在雨季初期(6月)种子成熟, 雨季末期上层土壤中种子储量显著大于旱季末期(旱季末期取样在5月), 与此具有相似动态的还有季节雨林样地的玉叶金花、尖尾榕。另一类种子在林下能萌发, 如中华地桃花在中平树林下有大量的成熟植株, 种子在旱季成熟, 因而在土壤种子库上层土壤中种子大量堆积, 经过一个雨季的萌发或死亡, 上层土壤中的种子已基本耗尽, 而中下层的种子储量保持稳定, 与此相似的有叶下珠、紫茎泽兰、半人工林的云南吴茱萸、团花、爪哇下果藤以及莠竹。

3 结论与讨论

西双版纳地区地处热带北缘, 受季风性气候的强烈影响形成了明显的干湿季节, 该地区的土壤种子库动态适应气候的变化而具有明显的季节性。由于群落的结构和组成不同, 次生林和季节雨林的土壤种子库季节变化有较大差异。

土壤种子库储量以两类次生林的季节变化较大, 在旱季末期的土壤种子库储量高于雨季末期。由于次生林的结构相对简单, 林内小环境受当地的季节性气候影响较大, 同时土壤种子库的种子大多来自于群落

本身, 受植物的繁殖物候的影响较大, 季节性较为明显。季节雨林地上植被结构复杂, 所处小环境相对稳定, 土壤种子库表现出与次生林不同的季节动态, 土壤种子库储量两个取样季节差异不大。2类次生林土壤种子库上层的种子储量在旱季末期均高于雨季末期, 而季节雨林土

表 3 土壤种子库中优势种类的季节动态							
Table 3 Seasonal changes of some dominant species in soil seed bank							
种名 Species	实验中萌发的幼苗数量 Seedling germinated from soil						
	旱季末期 Dry season			雨季末期 Rainy season			
	0 ~ 2	2 ~ 5	5 ~ 10	0 ~ 2	2 ~ 5	5 ~ 10	
中平树林							
中平树 <i>Macaranga denticulata</i>	154	70	32	297	72	34	
中华地桃花 <i>Urena lobata</i>	99	48	34	14	48	31	
绒毛抗子梢 <i>Campylotropis harmsii</i>	1	7	5	0	5	4	
叶下珠 <i>Phyllanthus flexuosus</i>	26	9	4	6	6	1	
鸡嗉子果 <i>Ficus semicordata</i>	4	18	9	2	21	20	
紫茎泽兰 <i>Eupatorium coelesticum</i>	31	20	6	14	10	11	
季节雨林							
玉叶金花 <i>Mussaenda</i> sp.	49	40	56	248	54	14	
尖尾榕 <i>Ficus</i> sp.	9	6	1	30	4	6	
粽叶芦 <i>Thysanolaena maxima</i>	19	38	76	37	87	60	
白背桐林							
团花 <i>Anthocephalus chinensis</i>	25	14	9	9	2	1	
云南吴茱萸 <i>Evodia yunnanensis</i>	9	4	2	2	2	6	
爪哇下果藤 <i>Gouania javanica</i>	19	5	1	8	5	0	
莠竹 <i>Microstegium ciliatum</i>	51	10	6	15	6	4	

壤种子库上层的种子储量在雨季末期较大。

2类次生林土壤种子库中的种子种类在旱季末期较雨季末期多,这与许多先锋种类在旱季开花结果有关。而季节雨林土壤种子库在2个季节均为49种,由于该样地土壤种子库的大多种类为来自于群落外的先锋种类,通过不同的传播途径进入林内,具有一定的随机性,有37%的种类仅出现在旱季或雨季。各样地均有一些种类只出现在旱季末期或雨季末期,具有季节性暂时的土壤种子库对策。

种子在土壤种子库的动态与植物的繁殖物候和所处的环境紧密相关,同时植物本身的生物学特性、传播方式和以及种子的被捕食和病害均为影响土壤种子库动态的重要因素,这些有待于进一步的探讨。

参考文献:

- [1] Singh K D , Janz K. Assessing the world's forest resources [J]. *Nature & Resources*, 1995, **32** (2): 32 ~ 40
- [2] Garwood N C. Tropical soil seed banks: a review. In: Leck M A, Parker V T, Simpson R L(eds.). *Ecology of Soil Seed Banks* [M], San Diego: Academic Press, Inc., 1989. 149 ~ 203
- [3] Harper J L. *Population Biology of Plants* [M]. London: Academic press. 1977
- [4] 安树青, 林向阳, 洪必恭. 宝华山主要植被类型土壤种子库初探 [J]. *植物生态学报*, 1996, **20** (1): 41 ~ 50
- [5] 王义宏, 张国仓. 水曲柳的种子库及其转化条件的初步研究 [J]. *东北林业大学学报*, 1990, **18** (5): 1 ~ 6
- [6] 王 刚, 梁学功. 沙坡头人工固沙区的种子库动态 [J]. *植物学报*, 1995, **37** (3): 231 ~ 237
- [7] 曹 敏, 唐 勇, 张建侯等. 西双版纳热带森林的土壤种子库储量及优势成分 [J]. *云南植物研究*, 1997, **19** (2): 177 ~ 183
- [8] 唐 勇, 曹 敏, 张建侯等. 刀耕火种对山黄麻林土壤种子库的影响 [J]. *云南植物研究*, 1997, **19** (4): 423 ~ 428
- [9] 唐 勇, 曹 敏, 张建侯等. 西双版纳白背桐次生林土壤种子库、种子雨研究 [J]. *植物生态学报*, 1998, **22** (6): 505 ~ 512
- [10] Whitmore T C. Secondary succession from seed in tropical rain forest [J]. *Forestry Abstracts*, 1983, **44** (12): 767 ~ 780
- [11] Vazquez-Yanes C, Orozeco-Segovia A. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest [J], *Annu Rev Ecol Syst.*, 1993, **24**: 69 ~ 87