

西双版纳热带森林土壤种子库与地上植被的关系*

唐 勇** 曹 敏 张建侯 盛才余 (中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303)

【摘要】 通过实验研究探讨了西双版纳几类热带森林的土壤种子库与地上植被的关系. 结果表明, 在森林演替的初期, 土壤种子库与地上植被共有的种类和种子储量较多, 随着林龄的增大, 外来种子的比例逐渐增加, 到季节雨林阶段, 土壤种子库中的种子大部分为来自群落外的先锋种类. 这些种子在郁闭的林冠下很难萌发, 一旦森林受到干扰出现林窗或空旷地, 这些潜在的种源将迅速萌发, 参与植被的恢复或演替.

关键词 次生演替 土壤种子库 热带森林

Relationship between soil seed bank and aboveground vegetation in tropical forest of Xishuangbanna. Tang Yong, Cao Min, Zhang Jianhou and Sheng Caiyu (*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Academia Sinica, Mengla 666303*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 1999, 10(3): 279~ 282.

The relationship between soil seed bank and aboveground vegetation in several tropical forests of Xishuangbanna was studied by experimental method. The results show that at the initial succession stage of forest, there were more species of soil seed bank common with its aboveground vegetation and their seed storage, but the proportion of seeds from exotic species was gradually increased with increased forest age. The seeds in soil seed bank at mature forest stage were mostly from pioneering species outside of the communities, which would hardly germinate under closed canopy. But, when forest gaps or opens occurred after the forests disturbed, these seeds would germinate rapidly, and play an important role in vegetation restoration or succession.

Key words Secondary succession, Soil seed bank, Tropical forest.

1 引言

土壤种子库是指埋藏于土壤中或枯枝落叶层、具有萌发能力的种子所组成的种子储藏库. 它处于森林生态系统的土壤和植被的两大界面上, 与地上植被有着密切的关系, 是森林生态系统不可分割的组成部分, 在植被恢复和演替过程中起着重要作用^[1, 5, 8, 11, 13]. 一方面地上植被是土壤种子库中许多种类的直接种源. 地上植被的生物学节律及季节变化影响着土壤种子库的动态. 另一方面, 土壤种子库中的种子能够直接参与地上植被的更新和演替, 尤其是土壤种子库的上层处于土壤与植被的界面上, 地上植被能够对土壤种子库产生直接的影响. 随着植被演替的进程, 土壤种子库也表现出相应的动态变化^[6, 13].

2 研究地区概况与研究方法

研究地区位于西双版纳傣族自治州勐腊县勐仑镇. 地理位置为 21° 41' N, 101° 25' E, 平均海拔 600~ 700m. 属北热带季风性气候, 具有明显的旱季(11~ 4月)和雨季(5~ 10月), 地带性植被为季节雨林和季雨林^[14].

研究样地选择季节雨林和 3 类处于不同演替阶段的次生林——山黄麻(*Trema orientalis*)林、中平树(*Macaranga denticulata*)林和白背桐(*Mallotus paniculatus*)林, 分旱季和雨季采取分层取土样进行萌发实验, 土壤种子库取样采用样线取样法分

层取样^{1, 2]}. 将取回的土样破碎后置于铺垫无种子土壤(取森林土壤置于 115℃ 恒温烘箱中处理 48h)的花盆中, 浇足水, 花盆口用一块透光性较好的白布覆盖, 防止外来种子的侵入, 然后将花盆置于空旷地的支架上, 让其自然萌发, 定期适时浇水, 保持盆内的湿度. 定期(每 2 天为 1 周期)观测种子萌发情况, 对已萌发的幼苗进行种类鉴定、计数后清除, 暂时不能鉴定的幼苗进行标记后移栽至盆外, 直至幼苗长到能鉴定为止. 整个过程持续至盆中不再有幼苗长出, 然后再将土样搅拌均匀, 继续观测, 直至土样中不再有种子萌发后结束萌发实验. 于林下设置 2m × 2m 的幼苗调查样方, 记录其中高度小于 50cm 的幼苗、幼树的种类和数量, 据森林类型确定小样方的个数.

3 结果与分析

3.1 季节雨林样地

季节雨林为西双版纳地区典型的地带性植被, 群落结构复杂^[3], 乔木按高度可划分成 A、B、C 3 层, 藤本和附生植物丰富, 林内郁闭度较高, 灌木草本层不发达. 通过雨季和旱季的两次萌发实验发现, 土壤种子库中的种子大部分来自于群落外的次生种类, 仅有两种乔木种类在土壤种子库中有成熟植株(表 1), 其中灌木和草本种类在土壤种子库中均无成熟植株. 并且土壤种

* 中国科学院“九五”重点项目(KZ952-S1-101)和云南省基金(97C024Q)资助项目.

** 通讯联系人.

1997-07-22 收稿, 1998-02-09 接受.

子库中的种类在郁闭林冠下也不见幼苗萌发. 林冠下灌木草本层除有一些乔木种类的幼苗外, 大部分为一些耐荫种类. 大量研究表明, 热带森林顶级种类的种子一般较大, 含水量高, 常常表现为快速萌发, 难于在土壤种子库中持留, 而先锋种类的种子较小, 含水量低, 常表现出不同程度的休眠, 能在土壤种子库中持留较长时间^[7, 10~12], 构成土壤种子库.

表 1 季节雨林样地土壤种子库与地上植被共有的种类
Table 1 Common species in soil seed bank and upper vegetation in seasonal rain forest

种 名 Species	土壤种子库各层次萌发的幼苗 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~ 2 cm	2~ 5 cm	5~ 10 cm
黄棉木 <i>Metadina trichotoma</i>	2	1	0	5	1	3
南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	2	0	0	0	0	0

土壤种子库中的种子在森林更新的初期具有较强的竞争力, 一旦森林受到干扰(如乔木风倒形成林窗、森林砍伐形成砍伐迹地等), 改变了局部小气候(光照、温度、湿度、土壤状况等), 土壤种子库的种子将很快萌发, 占领适合自己的生境, 参与森林的更新^[4, 11]. 通过季节雨林样地内近期(1~2年)形成的林窗中的幼苗调查发现(表2), 在林窗形成初期萌发的幼苗多为土壤种子库中有种子储存的种类, 占萌发幼苗总数的68%(8个2m×2m的调查样方), 这些种类大多具有先锋性质, 在土壤种子库中均有较大的种子储量. 萌发

表 2 季节雨林样地林窗中萌发的幼苗中与土壤种子库共有的种类
Table 2 Common species in soil seed bank and seedlings emerged in forest gap

共有种类 Common species	占土壤种子库实验 萌发的幼苗比例 Seed proportion in soil samples (%)		占林窗中萌发 幼苗的比例 Proportion of seedlings germinated in gap (%)
	雨季末期 Rainy season	旱季末期 Dry season	
山黄麻 <i>Trema orientalis</i>	1.3	0.5	7.2
鸡嗉子果 <i>Ficus semiordata</i>	0.1	—	3.1
玉叶金花 <i>Mussaenda elongata</i>	28.1	15.8	5.2
包疮叶 <i>Measa indica</i>	2.8	4.6	17.5
大叶醉鱼草 <i>Buddleia</i> sp.	1.8	—	4.3
广东葱木 <i>Aralia armata</i>	—	0.1	5.4
多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i>	0.3	0.3	1.2
艾纳香 <i>Blumea balsamifera</i>	2.8	3.3	3.2
白花蛇舌草 <i>Hedyotis diffusa</i>	1.2	2.3	1.3
飞机草 <i>Eupatorium odoratum</i>	1.2	0.5	1.1
革命菜 <i>Crassocephalum crepidioides</i>	0.4	0.5	1.2
紫茎泽兰 <i>Eupatorium coelesticum</i>	0.2	0.1	2.7
飞蓬 <i>Conyza canadensis</i>	—	0.1	1.3
土牛夕 <i>Achyranthes aspera</i>	0.1	—	2.5
粽叶芦 <i>Thysanolaena maxima</i>	16.4	14.5	1.1
多脉莎草 <i>Cyperus diffusus</i>	0.4	2.7	7.6
砖子苗 <i>Mariscus sumatranus</i> var. <i>evolutior</i>	—	0.1	3.2
总 数 Total	56.9	45.4	69.2

幼苗中仅云树(*Garcinia cowa*)一种为雨林中原有成熟植株的种类. 其中较为特别的为玉叶金花, 该种在雨林内部无成熟植株, 但是在林缘有较多的分布, 表现出一定的次生性, 它在土壤种子库中有相当大的种子储量. 这些种类的种子在森林形成林窗后, 种子能够迅速萌发, 对森林更新产生较大影响.

3.2 白背桐林样地

该样地的前期为山黄麻林, 山黄麻大量死亡之后形成以白背桐占优势的次生群落. 群落结构较复杂, 层间植物丰富, 林内荫蔽度较高. 土壤种子库的大部分种类不能在林下萌发生长, 乔木层中只有白背桐一种在土壤种子库中有种子储存, 但林下无该种的幼苗. 土壤种子库的种类在林下有幼苗萌发的有爪哇下果藤、包疮叶、桐叶千金藤、黄丹木姜子等少数几种. 地面植被与土壤种子库共有种类在雨季和旱季分别占土壤种子库种子储量的14.3%和23.6%. 草本种类在土壤种子库中占优势, 但在林下既无成熟种类, 也无幼苗萌发, 种子均来自于附近的次生林或农地.

表 3 白背桐林样地土壤种子库与地上植被中共有的种类
Table 3 Common species in soil seed bank and upper vegetation of *Mallotus paniculatus* forest

共有种类 Common species	土壤种子库各层次萌发的幼苗数量 Seedlings germinated from soil layers					
	雨季末期 Rainy season			旱季末期 Dry season		
	0~ 2cm	2~ 5cm	5~ 10cm	0~ 2cm	2~ 5cm	5~ 10cm
白背桐 <i>Mallotus paniculatus</i>	6	4	2	0	4	13
爪哇下果藤 <i>Gouania javanica</i>	19	5	1	8	5	0
包疮叶 <i>Measa indica</i>	1	1	1	3	6	2
桐叶千金藤 <i>Stephania hernandifolia</i>	0	0	2	0	1	0
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	0	0	0	2	0	0
多脉莎草 <i>Cyperus diffusus</i>	5	29	20	46	57	68

3.3 中平树林样地

该样地基本上为中平树单优群落, 且均为7~9年的成龄树, 群落结构简单, 具有季节性落叶现象, 林内透光率较高, 灌草层发达. 土壤种子库中的许多种类在地上植被中有成熟植株, 并能在林下萌发生长, 该类种子占土壤种子库种子种类数的30%、种子储量的43.6%. 该样地土壤种子库与地面植被的共有种类达到22种. 土壤种子库与地上植被中共有的3种乔木种类在林下均不见幼苗萌发, 尤其是中平树种子, 在旱季和雨季的两次取样中均有较大的种子储量, 上层种子数量远高于中下层, 这是由于该种具有较长的休眠期, 林下又不具有该种的萌发条件, 从而导致了该种子在土壤种子库上层的堆积. 而一些在林下能萌发的种类则表现出另外一种动态格局, 较为典型的如中华地桃

花、叶下珠等灌木种类, 种子成熟期在旱季, 在干燥环境中, 种子不具有萌发条件, 从而在表层土壤中储量较大, 而在高湿的雨季, 由于表层土壤中种子萌发或死亡, 种子储量则显著下降. 中下层由于环境相对稳定, 种子处于休眠状态, 两个季节间的变化不大.

草本植物中的光宿包豆、藿香蓟等许多种类由于地上有成熟植株, 种子不断输入土壤种子库, 这些种类在土壤种子库中储量较大, 但由于这些草本植物在林下可以萌发, 而且它们的种子常常表现出快速萌发模式, 种子寿命也较短, 所以在上层土壤中也并没有造成种子的堆积, 种子储量较中下层相差不大. 同时该样地受到的干扰较大, 群落结构单一, 导致土壤种子库中的种子种类较其他的样地多.

表 4 中平树群落土壤种子库与地上植被共有种类

Table 4 Common species in soil seed bank and upper vegetation in <i>Macaranga denticulata</i> forest		Seedlings germinated from soil layers					
生活型 Life form	种 名 Species	雨季末期 Rainy season			旱季末期 Dry season		
		0~ 2cm	2~ 5cm	5~ 10cm	0~ 2cm	2~ 5cm	5~ 10cm
乔木 Tree	中平树 <i>Macaranga denticulata</i>	297	72	34	154	70	32
	黄牛木 <i>Cratoxylon cochindinensis</i>	0	0	0	1	0	0
	苦丁茶 <i>Cratoxylon formosum</i>	0	0	0	2	1	0
	云南盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	1	2	1	4	3	2
灌木 Shrub	中华地桃花 <i>Urena lobata</i>	14	48	31	99	48	34
	叶下珠 <i>Phyllanthus urinaria</i>	6	6	1	26	9	4
	大乌泡 <i>Rubus multibracteatus</i>	17	32	21	21	19	64
	多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i>	6	10	0	3	16	12
	玉叶金花 <i>Mussaenda elongata</i>	0	2	0	4	2	2
	绒毛杭子梢 <i>Campylotropis pinatorum</i>	1	7	5	0	5	4
	银叶巴豆 <i>Croton argyratus</i>	1	0	0	0	1	0
	包疮叶 <i>Mussa indica</i>	0	1	0	0	0	1
	藿香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	853	1216	1602	654	558	987
	紫茎泽兰 <i>Eupatorium coelesticum</i>	14	10	11	31	20	6
草本 Herb	光宿包豆 <i>Shutteria glabrata</i>	13	67	75	23	21	48
	飞机草 <i>Eupatorium odoratum</i>	25	3	1	19	4	1
	瘤子草 <i>Nesonia canesens</i>	5	0	0	15	9	0
	耳 草 <i>Hedyotis auricularia</i>	17	20	13	8	11	10
	白花苋 <i>Aerva sanguinolenta</i>	8	1	1	4	1	0
	铜锤玉带草 <i>Pratia nummularia</i>	24	12	4	1	2	4
	飞 蓬 <i>Conyza canadensis</i>	10	1	0	1	1	1
	竹叶草 <i>Opilismenus compositus</i>	22	18	10	63	45	22

表 5 山黄麻林地土壤种子库与地上植被中的共有种类

Table 5 Common species in soil seed bank and upper vegetation in <i>Trema orientalis</i> forest		Seedlings germinated from soil layers					
生活型 Life form	共有种类 Common species	4 龄山黄麻林 4 year old <i>T. orientalis</i> forest			6 龄山黄麻林 6-year old <i>T. orientalis</i> forest		
		0~ 2cm	2~ 5cm	5~ 10cm	0~ 2cm	2~ 5cm	5~ 10cm
乔木 Tree	山黄麻 <i>Trema orientalis</i>	116	31	16	45	17	5
	长叶水麻 <i>Debergeasia longifolia</i>	138	53	17	26	8	1
	鸡嗉子果 <i>Ficus semicordata</i>	1	4	7	1	2	0
	粗毛榕 <i>Ficus hirta</i>	0	0	1	0	0	0
	对叶榕 <i>Ficus hispida</i>	0	3	1	3	2	0
	白背桐 <i>Malotus paniculatus</i>	1	0	0	0	0	0
灌木 Shrub	假烟叶树 <i>Solanum verbacifolium</i>	5	1	7	3	1	1
	包疮叶 <i>Mussa indica</i>	1	1	2	2	4	1
	多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i>	3	1	1	1	1	0
草本 Herb	藿香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	5729	2217	319	1547	766	66
	飞机草 <i>Eupatorium odoratum</i>	14	4	1	167	5	3
	肉半支莲 <i>Lobelia succulenta</i>	1	0	0	34	10	0
	竹叶草 <i>Opilismenus compositus</i>	52	8	4	112	37	12
	粽叶芦 <i>Thysanolaena maxima</i>	25	34	43	3	0	0

4 结 论

4.1 从以上结果可以看出,森林土壤种子库与地上植被之间具有密切的关系,幼龄次生林土壤种子库与地上植被的共有种类较多,但大多不能在郁闭的林下萌发,它们是林下潜在的更新力量,一旦森林受到干扰,土壤种子库将参与植被的更新和演替,发挥重要作用。随着林龄的增加,地上植被与土壤种子库的共有种类逐渐减少。成熟林土壤种子库中的种类大多为来自于群落外的次生种类,它们在林窗更新的早期起着很大作用。中平树林由于受干扰较大,土壤种子库中的许多种类在林下能萌发、生长,从而在林下形成一个繁盛的灌草层,土壤种子库与地上植被共有的种类也较其它森林类型多。

4.2 随着林龄的增加,土壤种子库与地上植被共有种类的储量明显下降。到季节雨林阶段,土壤种子库种仅有两种乔木种类来自于群落内部。这些外源种子处于不同程度的休眠状态,一旦环境条件适合(如形成林窗、森林砍伐、自然灾害等),它们将迅速萌发,参与植被的恢复和演替。

参考文献

- 曹敏、唐勇、张建侯等. 1997. 西双版纳热带森林土壤种子库储量和优势成分. 云南植物研究, **19**(2): 177~183.
- 唐勇、曹敏、张建侯等. 1997. 刀耕火种对山黄麻林土壤种子库的影响研究. 云南植物研究, **19**(4): 423~428.
- Cao Min, Zhang Jianhou, Feng Zhili *et al.* 1996. Tree species composition of a seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China.

- Trop. Ecol.*, **37**(2): 183~192.
- Chandrashekhara, U. M. and Ramakrishnan, P. S. 1993. Germinable soil seed bank dynamics during the gap phase of a humid tropical forest in the Western Ghats of Kerala, India. *J. Trop. Ecol.*, **9**: 455~467.
 - Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. In: Leck, M. A., Parker, V. T. and Simpson, R. L. (eds.). *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego: Academic Press, Inc. 149~209.
 - Rico-Gray, V. and Garcia-Franco, J. G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *J. Veget. Sci.*, **3**: 617~624.
 - Swaine, M. D. and Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, **75**: 81~86.
 - Uhl, C., Clark, K. H. and Murphy, P. G. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *J. Ecol.*, **69**: 631~649.
 - Vazquez-Yanes, C. and Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: A review. In Medina, E., Mooney, H. A. and Vazquez-Yanes, C. (eds.). *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. The Hague: Dr. W. Junk. pp. 37~50.
 - Vazquez-Yanes, C. and Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rain forest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **24**: 69~87.
 - Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forestry Abstracts*, **44**(12): 767~780.
 - Whittaker, R. B., Partomihardjo, T. and Riswan, S. 1995. Surface and buried seed banks from Krakatau, Indonesia: implications for the sterilization hypothesis. *Biotropica*, **23**(3): 346~354.
 - Young, K. R., Ewel, J. J. and Brown, B. J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio*, **71**: 157~173.
 - Zhang, J. H. and Cao, M. 1995. Tropical forest vegetation of Xishuangbanna SW China and its secondary changes, with special reference to some problems in local nature conservation. *Biol. Conser.*, **73**: 229~238.

作者简介 唐勇,男,28岁,硕士,助理研究员,主要从事森林生态学研究,发表论文4篇。
