

昭通南方草山退化及人工改造对土壤种子库的影响

朱虹^{1,3}, 沈有信^{1,2*}, 陈发军^{1,3}, 付珣^{1,3}, 王文⁴

(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 昆明 650223; 2. 中国科学院核心植物园, 云南 勐仑 666303; 3. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049; 4. 云南省种羊繁殖推广中心, 云南 寻甸 655204)

摘要:土壤种子库在退化生态系统的恢复中发挥着重要作用。本研究选取了昭通南方草山的4类草地,采集土样后通过萌发实验揭示其土壤种子库特征。结果表明:4类样地的土壤样品中共萌发出45种植物,隶属于20科39属,种子库储量为3 087~18 553粒·m⁻²,种子库密度随土层加深均在逐渐降低。与轻度放牧草地相比,过度放牧草地的土壤种子库密度下降,但物种数量和多样性增加;严重退化的稀草裸斑土地种子库密度则显著降低($P<0.05$),物种数量和多样性减少;而人工改造后的草地种子库密度显著增高($P<0.05$),物种数量和多样性也达到最高。昭通南方草山种子库与地上植被的总相似性系数为0.22~0.45,过度放牧草地、稀草裸斑土地和人工改造草地种子库与地上植被的相似系数均高于轻度放牧草地。总之,昭通南方草山退化和人工改造对土壤种子库产生巨大影响,上述结果可为后期退化草地治理提供理论依据。

关键词:土壤种子库;草山;恢复潜力;干扰

中图分类号:S812.5

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2022)06-1359-11

Impacts of the Degraded Grassy Hill and Artificial Reconstruction on Soil Seed Bank in Southern Zhaotong

ZHU Hong^{1,3}, SHEN You-xin^{1,2*}, CHEN Fa-jun^{1,3}, FU Xun^{1,3}, WANG Wen⁴

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan Province 650223, China; 2. Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Menglun, Yunnan Province 666303, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4. Yunnan Sheep Breeding Promotion Center, Kunming, Yunnan Province 655204, China)

Abstract: Soil seed banks play important roles in the restoration of degraded ecosystems. In this study, four types of grassland in the grassy hill of southern Zhaotong were selected, and the characteristics of soil seed banks were revealed through germination experiments. The results show that: there were 45 plant species appeared in the soil seed banks, which belong to 20 families and 39 genera. The density of soil seed banks was between 3 087~18 553 seeds · m⁻², and the seed density decreased with increase of soil depth. Compared with light grazing grassland, the density of soil seed bank in overgrazing grassland decreased, but the number and diversity of species increased. However, the density of soil seed bank in bare grassland decreased significantly ($P<0.05$), and the number and diversity of species decreased. After artificial reconstruction, the density of seed bank increased significantly ($P<0.05$), and the number and diversity of species reached the highest number. The total similarity coefficient between seed bank and aboveground vegetation in grassy hill of southern Zhaotong is between 0.22 and 0.45. This similarity coefficient in overgrazing grassland, bare grassland and artificial grassland was higher than light grazing grassland. In conclusion, the degraded grassy hill and artificial reconstruction has a huge impact on soil seed banks in southern Zhaotong, and those results can provide a basis for the management of degraded grasslands at a later stage.

Key words: Soil seed bank; Grassy hill; Disturbance; Restoration potentiality

种子库被称为“隐藏的生物多样性库”,它是指埋藏在土壤中或处于土壤表层的、具有活力的种子

收稿日期:2021-10-22;修回日期:2021-12-29

基金项目:中国科学院战略性先导科技专项-昭通南方草地恢复技术与优质牧草群落构建(XDA26020203-2)资助。

作者简介:朱虹(1996-),女,汉族,云南楚雄人,硕士研究生,主要从事种子生态和恢复生态学研究, E-mail: zhuhong@xtbg.ac.cn; * 通信作者, Author for correspondence, E-mail: yxshen@xtbg.ac.cn

组成储存库^[1-2]。与地上植被相比,土壤种子库对人为干扰、病虫害和动物捕食的耐受性更强,能减少物种灭绝风险,将种子保持在安全备用的条件下^[3-5]。土壤种子库作为潜在种源,在退化群落的恢复过程中发挥着重要作用,其数量、物种组成,以及分布等特征更直接关系区域内物种多样性、群落构建和植被演替等问题^[6-7]。识别退化生态系统的土壤种子库特征,有助于指导受损生态系统的恢复与重建。

历史上,我国南方地区水热条件较好的区域,森林砍伐后,经过垦种放荒、长期放牧所形成的次生草地,是我国南方草山草坡畜牧业发展的重要组成部分^[8-9]。由于长期依赖这些天然草地,很多草山已经退化或被改造后种植现代的牧草品种。就云南而言,草地面积有1 984.3万亩,但大部分草地均发生了退化^[10-11]。昭通是云南省草地资源分布较为集中的区域,成片的草山草坡受人类活动的影响而表现出草层低矮化、植被稀疏化和草群劣质化等退化特点^[12]。目前,区域内常见的草地类型主要有3种,分别是:(1)过牧草地:原有的传统草山因自由放牧而出现的退化类型,主要表现为植被高度和覆盖度降低、优良禾草少,有害杂草增多;(2)人工改造草地:原先的草地被人为耕作或种草,年限不一,由于管护不当,草地植物群落发生改变,丢荒后农地杂草茂盛,有退化的趋势;(3)裸斑土地:退化最为严重的区域,多在路旁、沟边和陡坡处,地表植物稀少,局部滑坡引发水土流失而出现的裸露土壤斑块。

土壤种子库的储量决定着退化生态系统的植被恢复对策^[13-16]。根据国际生态恢复的准则,生态恢复方法包括:自然再生、辅助再生以及重建3种方式,自然再生又被称为被动修复,是指在一定时间范围内,植物依靠土壤种子库或附近自然散落传播的种子萌发而实现群落的恢复;而辅助再生和重建则属于主动恢复方式,即通过采取积极主动的干预措施,消除退化原因或引入理想生物种群来促进群落的恢复^[17]。有研究表明,退化生态系统若存有丰富的种子库资源,可以采取被动修复式的方法进行恢复,如匈牙利东北部的沼泽性草甸^[18],以及我国浑善达克沙地^[19];若种子库资源匮乏,再生潜力低时,则要采取更为积极主动的手段进行恢复,如:西非热带因过度放牧而退化的草地^[20],我国黄土丘陵沟壑的退耕地^[21]和物种匮乏的矿山地区^[22]。我国在高

寒草地^[4,7,23]、荒漠草原^[24-25]、温性草原^[15]、矿区^[16,22]和湿地^[26]等退化区域的种子库研究很多,但我国南方退化草山的种子库研究还未见报道,草山退化和人工改造对土壤种子库的影响及种子库的恢复潜力也尚未可知。本研究以昭通大山包的草山作为研究对象,研究不同草地类型的种子库数量特征、垂直分布特征及与地上植被的关系,以期为区域内退化草山的恢复治理和生物多样性保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于云南省昭通市昭阳区西北部的大山包境内(27°18'38"~27°29'15" N,103°14'50"~103°23'52" E),总面积19200 hm²,草地面积近13 300 hm²。区域内大小山丘起伏,山丘顶部较为平缓,平均海拔约3 100 m,属暖温性高原季风气候,冬季寒冷,夏季温凉,高原气候显著,其年均温5.1~10.3℃,日均温≥10℃的持续日数仅65 d,区域内霜期长约8个月,积雪期长约半年;年降水量在824.6~1 205.8 mm,夏秋季以降雨为主,冬季以降雪为主,平均风速4.8 m·s,是云南省风速最大的区域之一。大山包地区主要发育暗棕壤、黄壤,植被类型主要是亚高山草甸,是历史上森林被砍伐后人类牧耕形成的次生草甸,优势植物曾有羊茅(*Festuca ovina*)、细叶芨芨草(*Achnatherum chingii*)和野青茅(*Deyeuxia arundinacea*)等^[27];由于过度放牧,当地可饲禾本科植物逐渐变少,而委陵菜属(*Potentilla*)、香青属(*Anaphalis*)等不可饲用植物逐渐增加。

经过实地调查,并咨询了当地畜牧站的管理人员和牧民而得知,该区域的天然草山主要为放牧服务,少部分区域放牧程度较轻,大部分区域存有过度放牧的情况,还有一些区域地形地势特殊,受水土流失影响,地表破损形成了退化严重的稀草裸斑土地。而在地势相对平坦的区域,草地经过人工改造,种植饲草物种。本研究选择了昭通大山包的轻度放牧草地、过度放牧草地、严重退化的稀草裸斑土地和人工改造草地作为研究对象,揭示草山退化和人工改造对土壤种子库的影响。各样地的具体环境参数见表1。

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic information about research plots

样地 site	代号 No	经纬度 Longitude and Latitude	坡向 Aspect	坡度 Slope/ °	海拔 Elevation/ m	盖度 Coverage/ %	可饲用植物生物量 Forage plants biomass/g · m ⁻²	概况 General situation
轻度放牧草地 Light grazing grassland	LG	27°21'33" N,103°20'36" E	SW194	21	3 062	100	141	天然放牧草地,牧民偶尔放牧,地上植被有轻微啃食的痕迹。优势植物有羊茅(<i>Festuca ovina</i>)、西南野古草(<i>Arundinella hookeri</i>)等
过度放牧草地 Overgrazing grassland	OG	27°22'03" N,103°21'05" E	SW204	16	2 982	92	68	天然放牧草地,全年自由放牧,啃食严重,饲草低矮,土壤轻微裸露,优势植物有西南委陵菜(<i>Potentilla lineata</i>)、胀萼蓝钟花(<i>Cyananthus inflatus</i>),地表有害杂草物种丰度达 60
稀草裸斑土地 Bare grass- land	BG	27°22'03" N,103°20'26" E	S161	24	3 012	23	33	天然草地,受水土流失影响,而出现的裸露土壤斑块,土质疏松,并包含大量碎石,地上植被较少,偶有胀萼蓝钟花(<i>Cyananthus inflatus</i>)
人工改造草地 Artificial grassland	AG	27°22'31" N,103°20'32" E	SW199	19	3 022	89	72	人工改造后的撂荒草地,偶见马匹啃食,之前有进行垦殖耕种、牧草补播活动,补播种有白车轴草(<i>Trifolium repens</i>),鸭茅(<i>Dactylis glomerata</i>)等,由于缺乏管护,地表杂草旺盛,优势植物有香薷(<i>Elsholtzia ciliate</i>)等

1.2 野外取样

2020 年 10 月底,在每类样地内,从坡顶到坡底设置 4 条 30 m 长的样线,每条样线间隔 10 m 左右。样线内从起点开始每隔 5 m 设置一个采样点,清除采样点的地表植物残体和枯枝落叶,采集 10 cm×10 cm×10 cm 土样,分为 3 层(0~2 cm;2~5 cm;5~10 cm)装入布袋,带回温室萌发。每种类型样地共采 84 个土样,最后共计 336 个土样。

1.3 植被调查

植被调查于 2021 年植物生长季(8 月)进行,在种子库样线与样线的中间布设 1 m×1 m 的样方,样方间距约 10 m,每个样地内共设置 9 个样方,共计 36 个样方,统计样方内的物种及数量。每类样地内选择了 5 个 0.5 m×0.5 m 的小样方,分类群收获地上部分,测定生物量。

1.4 萌发鉴定

采用萌发法来检测土壤种子库中的物种和数量。将野外取样带回的种子库样品平铺风干,去除

杂质,再将土样用水冲洗过筛^[28-29],将剩余的中心部分平铺至萌发盒内,萌发盒内预先铺入 3 cm 的珍珠岩作为基垫。萌发盒编号置于温室中,隔离外界的干扰,每天早晚各浇水一次以保持土壤湿润,同时设置了 7 个无菌细沙的萌发盒作为对照。每天记录种子萌发情况,对萌发出的幼苗进行鉴定,计数后再移除。无法鉴定的物种移栽到花盆里培养,直到长出明显的鉴别特征后,再确定物种名称。萌发期持续 10 个月,连续两周内不再有幼苗产生,整个实验结束。实验期间,无菌细沙萌发盒中未出现幼苗,表明种子萌发未受外来干扰。

1.5 数据统计与分析

将取样面积 10 cm×10 cm 内萌发的种子转化为 1 m² 面积内萌发的种子数,以此作为土壤种子库的密度。通过计算 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数来比对样地间的物种多样性。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)比较不同草地类型

下土壤种子库间各指数的差异,并利用最小显著差异法(LSD)检验各样地间的差异显著性。采用Sørensen相似性系数(similarity coefficient, SC)来计算地上植被和土壤种子库之间物种组成的相似程度。在Excel 2019中进行数据预处理,在IBM-SPSS22.0软件中进行统计分析,再用Origin和Excel软件作图表。相关计算公式如下:

Margalef 丰富度指数: $D = (S - 1) / \ln N$

Shannon-Wiener 多样性指数: $H = - \sum_{i=1}^S (P_i \times \ln P_i)$

Simpson 优势度指数: $D = - \sum_{i=1}^S (P_i)^2$

Pielou 均匀度指数: $E = \frac{H}{\ln S}$

Sørensen 相似性系数: $SC = 2a / (A + B)$

式中, S 为土壤种子库萌发的总物种数, N 为总个体数量, P_i 为第 i 种植物萌发的个体数占土壤种子库中萌发的总个体数的比例; a 为地上植被和土壤种子库的相同物种数, A 和 B 分别为地上植被和土壤种子库各自出现的物种数。

1.6 饲用植物分类

种子库中饲用植物的分类,在咨询当地畜牧站管理人员和牧民的基础上,参考了《中国饲用植物志》《云南野生饲用植物》和《云南草地资源》书籍。

2 结果与分析

2.1 昭通南方草山的土壤种子库物种组成特征

区域内4类样地的种子库中共萌发了45种植物,隶属于20科39属,以蔷薇科(Rosaceae)、禾本科(Gramineae)、石竹科(Caryophyllaceae)和菊科(Compositae)植物的种子数量较高;可饲用植物有22种,不可饲用植物有23种。4类草地中可饲用物种数均高于不可饲用物种,其中可饲用植物共有种有10种,以羊茅属(*Festuca*)植物的种子数量较大,不可饲用植物仅有4种共有种,表明不可饲用植物的种类在不同样地的种子库中差异较大(表2)。

大山包地区4类草地种子库的物种数量、组成和生活型上也存异同。轻度放牧草地有28种物种,过度放牧草地的总物种数高于轻度放牧草地,有31种,而稀草裸斑土地的物种数则最低,仅有21种,但天然草山中的3类草地种子库植物生活型均以多年生植物为主,以西南委陵菜(*P. fulgens*)和羊茅属植物的种子密度较高。人工改造草地种子库物种数最为丰富,有39种物种,但种子库以一年生草本植物为主,其中大爪草(*Spergula arvensis*)和秋拟鼠麴草(*Gnaphalium hypoleucum*)的种子密度较高,分别占种子总数的37.63%和17.05%(表2,图1A、1B)。

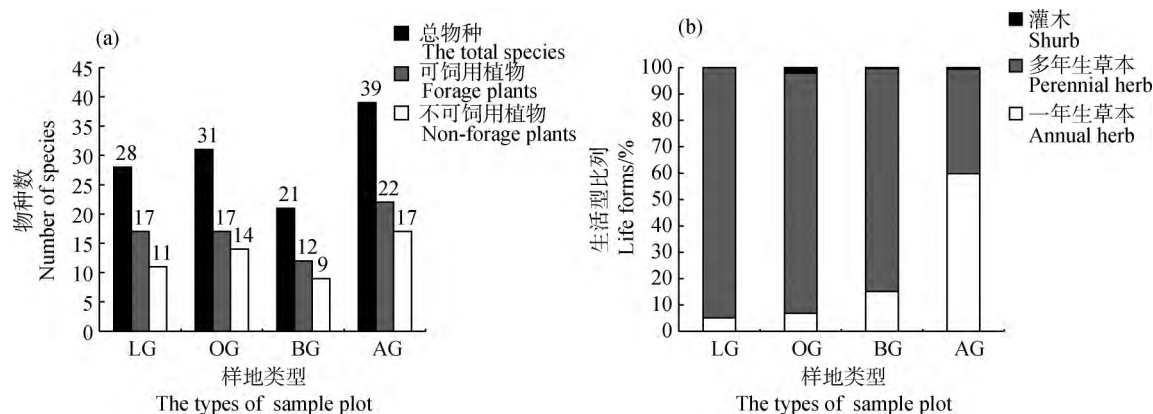


图1 研究样地土壤种子库物种数(A)和生活型比例(B)

Fig. 1 The number of specie (A) and the proportion of life forms (B) about seed bank in sample plots

注: LG, 轻度放牧草地; OG, 过度放牧草地; BG, 稀草裸斑土地; AG, 人工改造草地

Note: LG, light grazing grassland; OG, overgrazing grassland; BG, bare grassland; AG, artificial grassland

表 2 土壤种子物种组成及其密度

Table 2 Species composition and density of soil seed bank

饲用类型	物种	科	属	生活型	不同样地的种子库密度			
					Density of soil seed bank in different sample plots/seeds • m ⁻²			
Forage types	Species	Family	Genus	Life form	LG	OG	BG	AG
可饲用植物	羽状短柄草	禾本科	短柄草属	P	619±210	307±132	13±10	336±225
Forage plants	<i>Brachypodium pinnatum</i>	Gramineae	<i>Brachypodium</i>					
	小画眉草	禾本科	画眉草属	A	64±41	96±95	228±95	671±407
	<i>Eragrostis minor</i>	Gramineae	<i>Eragrostis</i>	P	18±27	14±20	3±6	29±26
	知风草	禾本科	画眉草属					
	<i>Eragrostis ferruginea</i>	Gramineae	<i>Eragrostis</i>	P	46±14	50±34	53±43	111±6
	蜈蚣草	禾本科	蜈蚣草属					
	<i>Eremochloa ciliaris</i>	Gramineae	<i>Eremochloa</i>	P	1 329±448	1 500±816	1 128±488	2 389±570
	羊茅 <i>Festuca</i> spp.	禾本科	羊茅属					
	牛毛毡	莎草科	荸荠属	P		11±21		
	<i>Heleocharis yokoscensis</i>	Cyperaceae	<i>Eleocharis</i>					
	薹草 <i>Carex</i> spp.	莎草科	薹草属	P	143±90	146±84	13±14	96±62
	独穗飘拂草	莎草科	飘拂草属					
	<i>Fimbristylis monotachya</i>	Cyperaceae	<i>Fimbristylis</i>	P	39±21	64±30	31±30	25±14
	百脉根 <i>Lotus corniculatus</i>	豆科	百脉根属					
	紫雀花	豆科	紫雀花属	P	4±7		3±6	18±7
	<i>Parochetus communis</i>	Leguminosae	<i>Parochetus</i>					
	白车轴草 <i>Trifolium repens</i>	豆科	车轴草属	P		18±7		
	欧洲油菜 <i>Brassica napus</i>	十字花科	芸薹属					
	碎米荠 <i>Cardamine hirsuta</i>	十字花科	碎米荠属	A	4±7			
	小鱼眼草	菊科	鱼眼草属					
	<i>Dichrocephala bentharii</i>	菊科	苦苣菜属	A	7±8	7±8		64±72
	苦苣菜 <i>Ixeris polycephala</i>	菊科	苦苣菜属					
	苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	菊科	苦苣菜属	A	7±8	4±7		7±8
	凹头苋 <i>Amaranthus lividus</i>	苋科	苋属					
	猪殃殃 <i>Galium aparine</i>	茜草科	拉拉藤属	P	43±67	11±7	6±7	18±36
	var. <i>tenerum</i>	茜草科	拉拉藤属					
	小花灯心草	灯心草科	灯心草属	P	11±21	7±14		
	<i>Juncus articulatus</i>	灯心草科	灯心草属					
	尼泊尔蓼	蓼科	蓼属	A	7±8	32±29	6±13	64±18
	<i>Polygonum nepalense</i>	蓼科	蓼属					
	车前 <i>Plantago asiatica</i>	车前科	车前属	P	4±7	18±36		161±47
	大爪草 <i>Spergula arvensis</i>	石竹科	大爪草属					
	尼泊尔香青	菊科	香青属	A		7±14		6 982±2 757
	<i>Anaphalis nepalensis</i>	菊科	香青属					
不可饲用植物	珠光香青	菊科	香青属	P	25±14	86±143		261±145
Non-forage plants	<i>Anaphalis margaritacea</i>	菊科	香青属					
	野艾蒿	菊科	蒿属	P		82±56	25±50	
	<i>Artemisia lavandulifolia</i>	菊科	蒿属					
	两面刺 <i>Cirsium chlorolepis</i>	菊科	蓟属	P	4±7		4 ±	7
		菊科	蓟属					

续表 2

饲用类型 Forage types	物种 Species	科 Family	属 Genus	生活型 Life form	不同样地的种子库密度 Density of soil seed bank in different sample plots/seeds · m ⁻²			
					LG	OG	BG	AG
	火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	菊科 Compositae	火绒草属 <i>Leontopodium</i>	P		32±29	16±16	368±65
	秋鼠麴草 <i>Gnaphalium hypoleucum</i>	菊科 Compositae	拟鼠麴草属 <i>Gnaphalium</i>	A	100±56	79±44	94±77	3164±957
	还阳参 <i>Crepis rigescens</i>	菊科 Compositae	还阳参属 <i>Crepis</i>	P		4±7		39±24
	寸金草 <i>Clinopodium megalanthum</i>	唇形科 Labiatae	风轮菜属 <i>Clinopodium</i>	P		7±8		
	匍匐风轮菜 <i>Clinopodium repens</i>	唇形科 Labiatae	风轮菜属 <i>Clinopodium</i>	P	25±24	61±50		211±105
	柳叶菜 <i>Epilobium hirsutum</i>	柳叶菜科 Onagraceae	柳叶菜属 <i>Epilobium</i>	P		3±6	43±42	
	毛脉柳叶菜 <i>Epilobium amurense</i>	柳叶菜科 Onagraceae	柳叶菜属 <i>Epilobium</i>	P	4±7			
	胀萼蓝钟花 <i>Cyananthus inflatus</i>	桔梗科 Campanulaceae	蓝钟花属 <i>Cyananthus</i>	A		14±12	56±43	
	西南风铃草 <i>Campanula pallida</i>	桔梗科 Campanulaceae	风铃草属 <i>Campanula</i>	P	4±7			11±7
	过路黄 <i>Lysimachia christinae</i>	报春花科 Primulaceae	珍珠菜属 <i>Lysimachia</i>	P			9±19	
	小寸金黄 <i>Lysimachia deltoidea</i> var. <i>cinerascens</i>	报春花科 Primulaceae	珍珠菜属 <i>Lysimachia</i>	P	39±45	11±21		
	柔毛委陵菜 <i>Potentilla griffithii</i>	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	P	1 389±309	282±93	91±36	364±135
	西南委陵菜 <i>Potentilla fulgens</i>	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	P	2 025±500	1 243±484	1 244±346	2 668±303
	鞭打绣球 <i>Hemiphragma heterophyllum</i>	玄参科 Scrophulariaceae	鞭打绣球属 <i>Hemiphragma</i>	P	121±72		3±6	
	陌上菜 <i>Lindernia procumbens</i>	玄参科 Scrophulariaceae	陌上菜属 <i>Lindernia</i>	A	4±7	4±7		7±14
	茅膏菜 <i>Drosera peltata</i> var. <i>multise-pala</i>	茅膏菜科 Droseraceae	茅膏菜属 <i>Drosera</i>	P	4±7	7±8		4±7
	尼泊尔老鹳草 <i>Geranium nepalense</i>	牻牛儿苗科 Geraniaceae	老鹳草属 <i>Geranium</i>	P		18±27		43±35
	遍地金 <i>Hypericum wightianum</i>	藤黄科 Guttiferae	金丝桃属 <i>Hypericum</i>	A	25±24	29±34	44±36	29±12
	戟叶酸模 <i>Rumex hastatus</i>	蓼科 Polygonaceae	酸模属 <i>Rumex</i>	S		89±179	9±19	104±82

注: A, 1 年生草本; P, 多年生草本; S, 灌木。LG, 轻度放牧草地; OG, 过度放牧草地; BG, 稀草裸斑土地; AG, 人工改造草地

Note: A, annual herb; P, perennial herb; S, shrub. LG, light grazing grassland; OG, overgrazing grassland; BG, bare grassland; AG, artificial grassland

2.2 昭通南方草山的土壤种子库密度特征

昭通南方草山各类样地的土壤种子库密度大小表现为: 人工改造草地($18\ 553 \pm 2\ 425$ 粒 · m⁻²) > 轻度放牧草地(6168 ± 1362 粒 · m⁻²) > 过度放牧草地($4\ 235 \pm 1\ 222$ 粒 · m⁻²) > 稀草裸斑土地($3\ 087 \pm 924$ 粒 · m⁻²) (图 2)。与轻度放牧草地相比, 过度放牧草地种子库总密度和可饲用植物种子密度未存在显著差异, 但不可饲用植物种子发生了

显著下降 ($P < 0.05$); 稀草裸斑土地种子库总密度和不可饲用植物种子密度均发生显著下降 ($P < 0.05$), 但在可饲用植物种子密度上未存在显著差异; 人工改造草地种子库总密度、可饲用植物和不可饲用植物的种子密度均显著提高 ($P < 0.05$)。除轻度放牧草地种子库中饲用植物种子显著低于不可饲用植物种子 ($P < 0.05$) 外, 其余样地内饲用与不可饲用植物种子密度上未存在显著差异。

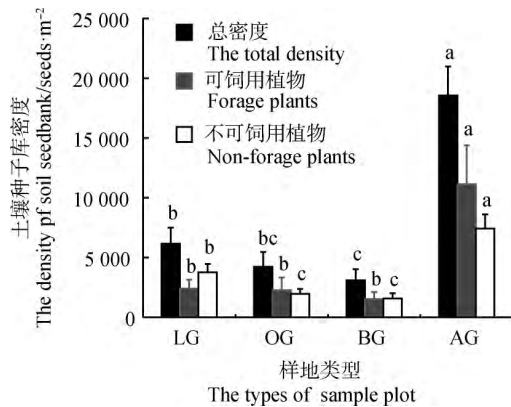


图2 研究样地土壤种子库密度

Fig. 2 Seed density of the soil seed bank in the sample plots
注: LG, 轻度放牧草地; OG, 过度放牧草地; BG, 稀草裸斑土地; AG, 人工改造草地。不同字母表示不同样地间总密度、可饲用植物和不可饲用植物土壤种子库密度间差异显著 ($P < 0.05$)

Note: LG, light grazing grassland; OG, overgrazing grassland; BG, bare grassland; AG, artificial grassland. Different letters indicate the significant differences in the total, forage and non-forage seed density of soil seed banks among different plots at the 0.05 level

2.3 昭通南方草山的土壤种子库垂直分布特征

区域内4类样地种子库的密度均表现出随着土

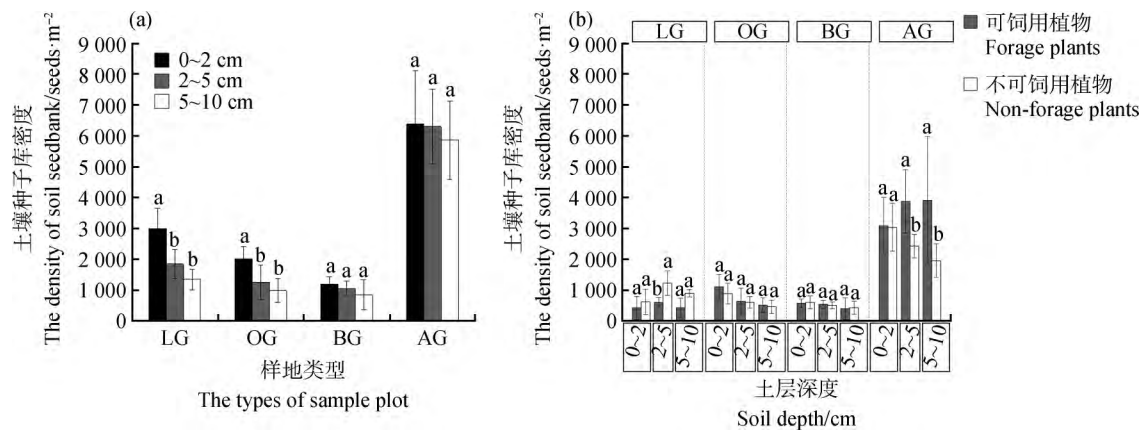


图3 研究区土壤种子库垂直密度分布特征

Fig. 3 Vertical distribution characteristics of the seed density in the soil seed bank across the sample plots

注: LG, 轻度放牧草地; OG, 过度放牧草地; BG, 稀草裸斑土地; AG, 人工改造草地。图3A不同字母表示不同土层间土壤种子库密度差异显著 ($P < 0.05$)。图3B不同字母表示可饲用植物和不可饲用植物种子库密度差异显著 ($P < 0.05$)

Note: LG, light grazing grassland; OG, overgrazing grassland; BG, bare grassland; AG, artificial grassland. Different letters in Figure 3A indicate significant differences in seed bank density between different soil layers at the 0.05 level. Different letters in Figure 3B indicate significant differences in seed bank density between forage plants and non-forage plants at the 0.05 level

2.4 昭通南方草山的土壤种子库物种多样性特征

相较于轻度放牧草地, 过度放牧草地的物种多样性略高, 但二者在4类指数上并未存在显著差异, 表明区域放牧强度的不同并未对种子库物种多样性产生显著影响; 而稀草裸斑土地物种多样性发生降

层加深而逐渐减少的趋势, 即0~2 cm土层>2~5 cm土层>5~10 cm土层, 各样地土层间种子密度差异变化不一致(图3A)。轻度放牧草地与过度放牧草地均表现出0~2 cm土层种子密度显著高于其他土层 ($P < 0.05$), 但2~5 cm与5~10 cm土层间种子密度差异并不显著, 人工改造草地和稀草裸斑土地各土层间种子密度差异均不显著(图3A)。图3B表明, 轻度放牧草地中, 各层均表现出不可饲用植物种子密度高于可饲用植物种子, 在2~5 cm土层中差异显著 ($P < 0.05$); 过度放牧草地中, 各土层间可饲用植物种子密度均高于不可饲用植物, 但未存在显著差异; 稀草裸斑土地中, 0~2 cm与5~10 cm土层不可饲用植物种子密度高于可饲用植物种子, 而在2~5 cm土层则反之, 各土层间可饲用植物与不可饲用植物种子密度无显著差异; 人工改造草地各土层均表现出可饲用植物种子密度高于不可饲用植物, 其中在2~5 cm和5~10 cm土层差异显著 ($P < 0.05$), 可饲用植物种子有深层化的发展趋势。

低, 在Shannon-Wiener和Simpson指数上与轻度放牧草地有显著差异 ($P < 0.05$); 人工改造的形式提高了草地的物种多样性, 4类指数均高于轻度放牧草地, 其中在Shannon-Wiener和Margalef指数上有显著差异 ($P < 0.05$)。

表 3 研究样地土壤种子库物种多样性特征

Table 3 Species diversity indexes of the soil seed bank in the sample plots

样地类型	Shannon-Wiener 多样性指数	Simpson 优势度指数	Pielou 均匀度指数	Margalef 丰富度指数
Sample plots	Shannon-Wiener index	Simpson diversity index	Pielou evenness index	Margalef richness Index
LG	1.69±0.13 ^b	0.74±0.03 ^a	0.58±0.03 ^{ab}	2.91±0.46 ^{bc}
OG	1.89±0.15 ^{ab}	0.76±0.04 ^a	0.64±0.06 ^a	3.17±0.39 ^b
BG	1.43±0.10 ^c	0.66±0.04 ^b	0.55±0.04 ^b	2.26±0.33 ^c
AG	1.98±0.19 ^a	0.78±0.06 ^a	0.59±0.04 ^{ab}	4.00±0.69 ^a

注:LG,轻度放牧草地;OG,过度放牧草地;BG,稀草裸斑土地;AG,人工改造草地。同列不同小写字母表示物种多样性差异显著($P<0.05$)

Note:LG,light grazing grassland;OG,overgrazing grassland;BG,bare grassland;AG,artificial grassland. Different letters in the same column indicate the significant differences of species diversity at the 0.05 level

2.5 昭通南方草山的土壤种子库与地上植被的相似性

由表 4 可知,昭通南方草山土壤种子库与地上植被的总相似性系数在 0.22~0.45 之间,表明地上植被与土壤种子库存在差异,共有物种偏少。过度放牧草地、稀草裸斑土地和人工改造草地种子库与地上植被的各类相似系数均高于轻度放牧草地。除人工改造草地可饲用植物与地上植被的相似性高于不可饲用植物,其余样地均表现出可饲用植物与地上植被的相似性均低于不可饲用植物。

表 4 土壤种子库与地上植被群落的相似性

Table 4 The similarity between soil seed bank and aboveground vegetation in community

样地类型	总相似性	可饲用植物	不可饲用植物
Sample plots	Total similarity	Forage plants	Non-forage plants
LG	0.22	0.14	0.28
OG	0.40	0.38	0.42
BG	0.33	0.25	0.40
AG	0.45	0.52	0.39

注:LG,轻度放牧草地;OG,过度放牧草地;BG,稀草裸斑土地;AG,人工改造草地

Note:LG,light grazing grassland;OG,overgrazing grassland;BG,bare grassland;AG,artificial grassland

3 讨论

3.1 草山退化及人工改造对土壤种子库数量特征的影响

土壤种子库的数量特征反映了区域生境种子储量情况,不同的研究方法^[29]、采样时间^[30]、以及干扰的方式和强度^[32]均会对研究结果产生影响。本次研究中,4 类样地土壤种子库的平均密度在 3 087~18 553 粒·m⁻² 之间,物种数在 21~39 种之间,处于 Silvertown^[32]、沈有信等^[33]研究统计的种子库密度与组成范围内。4 类草地的种子库组成和密度间的较大差异,反映了区域草山退化和人工改造对土

壤种子库产生了巨大影响。

本研究中,天然传统草山中的 3 类草地种子库物种生活型均以多年生草本植物为主,这可能与当前的植被类型和历史群落有关^[27,34]。以多年生草本为主的植物群落,其繁殖方式更倾向于无性繁殖,对种子库的贡献能力有限^[35],这也是天然草山种子密度和物种数量小于人工改造草地的原因。相较于轻度放牧草地,过度放牧草地的种子库密度有所降低,但未达到统计差异,物种多样性也未有显著差异,表明区域放牧强度对种子库密度和物种多样性的影响不大,种子库在放牧干扰的情况下,具有一定的抵抗性,这与 Ma 等对放牧制度下高寒沼泽草甸的研究结果有类似之处^[36],可能与植物的繁殖特性有关。但放牧强度的不同,种子库中可饲用植物与不可饲用植物的种子密度已发生了明显变化,轻度放牧草地可饲用植物的种子密度显著低于不可饲用植物,这可能是更多禾本科可饲用植物在面对轻度放牧的干扰,植物产籽少或改变繁殖策略所致^[37]。当区域天然草地退化严重到损伤地表,水土流失致使种子进一步损失,稀草裸斑土地种子库的密度和物种数量均低于其他草地。申波等^[38]对青藏高原高寒草甸的研究以及李志强等^[39]对荒漠草原的研究均表明,相较于其他放牧草地,轻度放牧草地种子库有较高的物种多样性。然而,在本研究中,过度放牧草地的物种多样性指数高于轻度放牧草地和稀草裸斑土地,这可能是由于频繁放牧降低了优势种的多度而允许被压制种的增加,进而提高土壤种子库的物种多样性^[40]。退化区域种子库中是否有可饲种源关系到草地的利用与可持续发展,张起鹏等^[41]对高寒退化草地群落的种子库研究曾发现,在放牧干扰的背景下,退化草地群落的可食草种子密度占比很小,不可食草占有很大的种子密度。在本研究中,传统草山各类草地的种子库中包含了不少可饲物种,

这些物种的存在可能与种子库的储存记忆特征有关^[42],在后期恢复治理中具有一定的利用价值。

为满足畜牧养殖需求,改造传统草山,营造现代牧草品种草地,多数南方草山从上世纪80年代已经被陆续改造^[10]。这样的改造,也改变了草地种子库的组成与结构。本研究表明,人工改造草地种子密度、物种数以及物种多样性均高于天然草山,且种子库的生活型已经发生了巨大改变,以一年生草本植物为主。发生上述情况的原因与改造历史以及外来种子输入有关,草山改造时的物种补播扩充了种子库的储量,如一年生植物大爪草(*S. arvensis*),该物种是20世纪90年代飞播草籽时引入的,具有产籽量高、传播速度快^[43]等特点,在本次实验中形成了密度较大的土壤种子库;此外,种植外来草种后,生境的改变也为一些农耕地杂草的入侵和生长创造了条件,从而扩充了该类草地种子库的密度和物种数。值得一提的是,人工改造草地虽经过物种补播,但种子库中并未出现大量的优质牧草物种,优势物种大爪草(*S. arvensis*),虽有一定饲用价值,但由于数量大、繁殖快等特点,也会危害其他作物的生长^[43];且该样地地上植被可饲用植物的生物量接近于过牧草地,表明撂荒后的人工改造草地,目前利用价值不太理想。

3.2 草山退化及人工改造对土壤种子库垂直分布格局的影响

种子散落后,大部分散布于土壤表层,无外界干扰下,种子很难向下层运输^[44]。大量的研究表明,土壤种子库的垂直分布主要表现为种子密度随着土层加深呈递减趋势^[16,23,38,45-46],本研究中4类样地的种子密度也表现出相同的变化趋势,但由于4类样地存在干扰方式或程度的不同,各土层间种子密度的差异性并未存在一致变化。2类放牧草地中,因为牲畜践踏,使地表变得紧实,种子向下运输能力差^[35],所以大部分种子都停留在0~2 cm的表层土壤中。稀草裸斑土地各土层间种子密度差异不显著,可能是水土流失造成的。人工改造草地各土层间种子密度差异不显著,且人工改造草地可饲植物种子有深层化的发展趋向,这可能与之前垦殖和翻耕的历史有关,翻耕使土壤变得松软,一些补播或散落的小种子在外力作用(雨水冲刷、动物活动)下更易涌入土层深处。

3.3 种子库与地上植被的关系

昭通南方草山的种子库与地上植被的总相似性系数在0.22~0.45之间,处于中等偏低水平,表明区

域地上植被与土壤种子库中的物种存在一定差异,可能是因为该区域是经过森林砍伐后,人类牧耕形成的次生草甸,地上植被群落虽发生变化,但种子库有储存记忆的功能^[42],保留一些历史遗留物种;此外,该区域风速较大,风力促使一些草本种子能够远距离扩散,人类的放牧行为也为种子传输提供了新的渠道,种子若遇到适宜生境便能很快萌发,若未遇到适宜生境则可能在土壤中保持休眠,从而使种子库与地上植被的共有物种数较少。Bossuyt等^[47]的研究曾指出,干扰较少的稳定群落中,种子库与地上植被的相似程度较低。本研究中,轻度放牧草地是4类样地中干扰最小的样地,群落结构相对稳定,地上植被对种子库的贡献较小,致使相似性最低^[48],稀草裸斑土地虽受严重的自然干扰,但因地表植物稀少,与种子库中的共有种少,相似性系数也较低。此外,本研究中天然传统草山中的3类样地均表现出不可饲用植物的相似度高于可饲用植物,这可能与家畜采食偏好有关,可饲用植物经常被采食导致结实率下降,对种子库贡献较小;不可饲用植物因缺乏采食价值,在无特殊干扰的情况下,能在地上植被中稳定存在,结实正常,从而对种子库的贡献较大;而人工改造草地可饲用植物的相似性高于不可饲用植物,可能与该样地可食草生物量低,放牧活动少有关。

我国南方草山大多是由森林砍伐而形成的,受人类活动的影响,地上植被发生改变,草山的种子库也发生了相应的变化,尽管昭通南方草山不同类型草地的种子库特征存在差异,种子库与地上植被的相似性较低,但种子库内仍然有一定数量的饲草种质资源,这些种子对今后地上植被的补充更新具有重要作用,在退化区域的恢复中具有一定潜力。即使在退化严重的稀草裸斑土地,仍然有高达3087粒·m⁻²的种子,为草山地表植被的再生提供了坚实的种源基础,当然仅靠激活种子库资源,其恢复难度大且时间长,今后应该在保护的基础上,引入一些根系发达、护土固坡的物种,来防止水土流失;对于过牧的草山和撂荒的人工草地,能在良好土壤种子库的基础上通过减少放牧干扰,或加强管护后实现植物群落的恢复。目前,南方草山土壤种子库的研究还较为薄弱,与地上植被的历史联系密切且较为复杂,今后在退化区域的作用还有待深入研究。

4 结论

昭通南方草山的4类草地共萌发了45种植物,

种子库储量在 $3\,087\sim 18\,553$ 粒 $\cdot\text{m}^{-2}$ 之间,种子库密度随土层加深均而逐渐降低。草山退化和人工改造对土壤种子库产生了巨大影响,天然草山中3类样地的种子库均以多年生草本为主,而人工改造草地的种子库以一年生草本更占优势;相较于轻度放牧草地,过牧草地的种子密度下降,但物种数量和多样性增加;表皮破损的稀草裸斑土地种子密度发生显著降低($P<0.05$),物种数量和多样性也随之减少;而人工改造的形式显著提高草地的种子库密度($P<0.05$)、物种数和物种多样性达到最高;昭通南方草山种子库与地上植被的总相似性在 $0.22\sim 0.45$ 之间,过度放牧草地、稀草裸斑土地和人工改造草地种子库与地上植被的相似系数均高于轻度放牧草地。

参考文献

- [1] ESKELINEN A E, ELWOOD S, HARRISON E, et al. Vulnerability of grassland seed banks to resource-enhancing global changes[J]. *Ecology*, 2021, e03512
- [2] 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]. *云南植物志*, 1997, 19(02): 77-83
- [3] DEANDRAD L G A, SANCHEZ-TAPIA A, DEANDRADE A C S. Germination, viability and dormancy of 47 species from threatened tropical montane grassland in southeast Brazil: Implications for ex situ conservation[J]. *Plant Biology*, 2021, 23(5): 735-742
- [4] MA M, ZHOU X, MA Z, et al. Composition of the soil seed bank and vegetation changes after wetland drying and soil salinization on the Tibetan Plateau[J]. *Ecological Engineering*, 2012(44): 18-24
- [5] 李聪, 马真, 武林, 等. 种子大小和原位埋藏对17种高寒草甸植物种子萌发率和死亡率的影响[J]. *草地学报*, 2021, 29(10): 2169-2175
- [6] WARR S J, THOMPSON K, KENT M. Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques[J]. *Progress in Physical Geography-Earth and Environment*, 1993, 17(3): 329-347
- [7] MA M, DU G, ZHOU X. Role of the Soil Seed Bank during Succession in a Subalpine Meadow on the Tibetan Plateau[J]. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 2009, 41(4): 469-477
- [8] 李博. 我国草地资源现状、问题及对策[J]. *中国科学院院刊*, 1997, 12(1): 49-51
- [9] 张新时, 李博, 史培军. 南方草地资源开发利用对策研究[J]. *自然资源学报*, 1998, 13(1): 1-7
- [10] 云南省第三次全国国土调查领导小组办公室, 云南省自然资源厅, 云南省统计局. 云南省第三次全国国土调查主要数据公报[R]. http://dnr.yn.gov.cn/html/2021-12/101559_1.html, 2021-12-22
- [11] 洪世奇, 李晓兵, 刘学敏, 等. 云南省生态建设与常绿草地畜牧业基地的建设[J]. *资源科学*, 2004, 26(3): 35-43
- [12] 陈功, 余成群, 沈振西, 等. 草地质量监控[M]. 云南大学出版社, 2018: 313-315
- [13] TEKLE K, BEKELE T. The role of soil seed banks in the rehabilitation of degraded hillslopes in southern Wello, Ethiopia[J]. *Biotropica*, 2000, 32(1): 23-32
- [14] 孙映通, 夏礼庆, 林琳, 等. 香格里拉高山森林带退化群落土壤种子库特征与土壤理化性质分析[J]. *云南大学学报(自然科学版)*, 2020, 42(5): 1014-1026
- [15] 牛瑞芳, 吴铁航, 柴宝峰. 黄土高原亚高山草地退化对土壤种子库的影响[J]. *草地学报*, 2021, 29(05): 972-981
- [16] 冯昶栋, 郭小平, 罗超, 等. 干旱矿区不同干扰强度下土壤种子库特征[J]. *草业科学*, 2021, 38(03): 443-452
- [17] GANN G D, MCDONALD T, WALDER B, et al. International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition[J]. *Restoration Ecology*, 2019, 27(S1): S3-S46
- [18] VALKO O, TOROK P, TOTHMERESZ B, et al. Restoration Potential in Seed Banks of Acidic Fen and Dry-Mesophilous Meadows: Can Restoration Be Based on Local Seed Banks? [J]. *Restoration Ecology*, 2011, 19(101): 9-15
- [19] LIU M, JIANG G, YU S, et al. The Role of Soil Seed Banks in Natural Restoration of the Degraded Hunshandak Sandlands, Northern China[J]. *Restoration Ecology*, 2009, 17(1): 127-136
- [20] SANOU L, ZIDA D, SAVADOGO P, et al. Comparison of aboveground vegetation and soil seed bank composition at sites of different grazing intensity around a savanna-woodland watering point in West Africa[J]. *Journal of Plant Research*, 2018, 131(3): 773-788
- [21] 白文娟, 焦菊英, 张振国. 黄土丘陵沟壑区退耕地土壤种子库对植被恢复的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2008, 30(04): 65-71
- [22] 张涛, 陈智平, 车克钧, 等. 干旱区矿区不同立地类型土壤种子库特征[J]. *干旱区研究*, 2017, 34(1): 51-58
- [23] 赵晓男, 唐进年, 樊宝丽, 等. 高寒地区不同程度沙化草地土壤种子库特征[J]. *草业科学*, 2020, 37(12): 2431-2443
- [24] 赵丽娅, 李锋瑞. 沙漠化过程土壤种子库特征的研究[J]. *干旱区研究*, 2003, 20(04): 317-321
- [25] 刘洪来, 毛林灿, 靳瑰丽, 等. 伊犁绢蒿荒漠不同退化阶段草地土壤种子库分析[J]. *草地学报*, 2012, 20(3): 413-418
- [26] 力志, 操瑜, 付文龙, 等. 天鹅洲湿地退化区土壤种子库与地面植被关系初探[J]. *水生态学杂志*, 2016, 37(3): 34-41
- [27] 云南植被编写组. 云南植被[M]. 科学出版社, 1987: 591-608
- [28] TERHEERDT G N J, VERWEIJ G L, BEKKER R M, et al. An improved method for seed-bank analysis: Seedling emergence after removing the soil by sieving[J]. *Functional Ecology*, 1996, 10(1): 144-151
- [29] 沈有信, 刘文耀, 官会林. 土壤种子库样品萌发的前处理方法: 水洗减量[J]. *土壤学报*, 2008, 45(6): 1199-1202
- [30] 李国旗, 李淑君, 蒙静, 等. 土壤种子库研究方法评述[J]. *生态环境学报*, 2013, 22(10): 1721-1726

- [31] JACQUEMYN H, MECHELEN C V, BRYN R, et al. Management effects on the vegetation and soil seed bank of calcareous grasslands: An 11-year experiment[J]. *Biological Conservation*, 2011, 144(1): 416-422
- [32] SILVERTOWN J W. Introduction to plant population ecology [M]. New York: Longman Group Limited, 1982: 35-56
- [33] 沈有信, 赵春燕. 中国土壤种子库研究进展与挑战[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(2): 467-473
- [34] 李嵘, 李恒. 大山包黑颈鹤国家级自然保护区的植物生态生活型研究[J]. *西部林业科学*, 2012, 41(1): 69-76
- [35] GONZALEZ S L, GHERMANDI L. Overgrazing causes a reduction in the vegetation cover and seed bank of Patagonian grasslands[J]. *Plant and Soil*, 2021, 464(1-2): 75-87
- [36] MA M, WALCK J L, ZHEN M, et al. Grazing disturbance increases transient but decreases persistent soil seed bank[J]. *Ecological Applications*, 2018, 28(4): 1020-1031
- [37] 赵丽娅, 李元哲, 陈红兵, 等. 科尔沁沙地恢复过程中地上定植群落与土壤种子库特征及其关系研究[J]. *生态环境学报*, 2018, 27(02): 5-14
- [38] 申波, 马青青, 程云湘, 等. 不同放牧制度对土壤种子库的影响——以青藏高原东缘高寒草甸为例[J]. *草业科学*, 2018, 35(04): 791-799
- [39] 李志强, 王明玖, 陈海军, 等. 短花针茅荒漠草原土壤种子库对不同放牧强度的响应[J]. *干旱区资源与环境*, 2010, 24(06): 184-188
- [40] 蒋德明, 李荣平, 刘志民, 等. 科尔沁草甸草地放牧和割草条件下土壤种子库研究[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 170-174
- [41] 张起鹏, 赵成章, 王倩, 等. 高寒干旱退化草地披针叶黄华群落土壤种子库[J]. *干旱区地理*, 2015, 38(2): 305-311
- [42] TEMPLETON A R, LEVIN D A. Evolutionary consequences of seed pools[J]. *The American Naturalist*, 1979, 114(2): 232-249
- [43] 季青梅. 浅析外来杂草大爪草在昭通市的分布及危害[J]. *云南农业*, 2014(06): 16-17
- [44] LI X W, MA W J, XING F. A review of seed ecology of poisonous plants in the world's grasslands[J]. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 2021(110), 103711
- [45] 李国旗, 邵文山, 赵盼盼, 等. 荒漠草原区4种植物群落土壤种子库特征及其土壤理化性质[J]. *生态学报*, 2019, 39(17): 6282-6292
- [46] 沈有信, 江洁, 陈胜国, 等. 滇东南岩溶山地退化植被土壤种子库的储量与组成[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(1): 101-106
- [47] BOSSUYT B, HONNAY O. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(6): 875-884
- [48] GONZALEZ S, GHERMANDI L. Postfire seed bank dynamics in semiarid grasslands[J]. *Plant Ecology*, 2008, 199(2): 175-185

(责任编辑 郭建鑫)