

# 黔西北喀斯特土壤种子库季节动态及种子库对策<sup>\*</sup>

唐樱殷<sup>1,2,3</sup> 谢永贵<sup>4</sup> 余刚国<sup>4</sup> 吴春平<sup>4</sup> 刘崇欣<sup>4</sup> 毕 宁<sup>4</sup> 沈有信<sup>1,2,\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院热带森林生态学重点实验室(西双版纳热带植物园), 云南 勐仑 660303; <sup>2</sup>中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; <sup>3</sup>中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>4</sup>毕节地区林业科学研究所, 贵州毕节 551700)

**摘 要** 采用野外样线取样与温室萌发相结合的方法,研究了贵州省西北部喀斯特区域处于不同演替阶段群落的土壤种子库季节动态与种子库对策。实验共检测出 130 个物种,种子库密度变动于 541~11180 粒·m<sup>-2</sup>,草本种子的密度和物种数远大于木本种子。采样时间和地点对土壤种子库平均物种数和密度有显著影响。各群落类型的土壤种子库平均物种数都在 4 月达到最高,除草地外在 12 月下降到最低,草地在 8 月下降到最低。各群落类型土壤种子库密度都在 4 月达到最高,8 月、12 月以及次年 5 月的密度差异不显著。至少两种种子仅存在于 1 年中某些时段的短暂性土壤种子库类型和两种种子在全年的土壤种子库中都存在的持久性土壤种子库类型。植物的种子库对策是物种本身固有的生活史对策,但某些物种的种子库对策可能受干扰历史及微环境因素的影响,使其在种子数量上表现出不同的季节动态。

**关键词** 喀斯特退化植被;持久性土壤种子库;种子库对策;季节动态

**中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)7-1454-07

**Seasonal dynamics and strategies of soil seed banks in karst region of northwest Guizhou**  
TANG Ying-yin<sup>1,2,3</sup>, XIE Yong-gui<sup>4</sup>, YU Gang-guo<sup>4</sup>, WU Chun-pin<sup>4</sup>, LIU Cong-xin<sup>4</sup>, BI Ning<sup>4</sup>, SHEN You-xin<sup>1,2,\*</sup> (<sup>1</sup>Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303 Yunnan, China; <sup>2</sup>Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223 China; <sup>3</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049 China; <sup>4</sup>Forest Research Institute of Bijie Prefecture, Bijie 551700 Guizhou, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(7): 1454–1460

**Abstract** In this paper, 0–10 cm soil samples were collected four times (April, August and December of 2008, and May 2009) from five sites with plant communities at different succession stages in karst region of northwest Guizhou, and germinated in a greenhouse, aimed to understand the seasonal dynamics and strategies of the soil seed banks. In the soil seed banks, a total of 130 species were identified, and the seed density varied from 541 to 11180 ind·m<sup>-2</sup>. Herbaceous plants seed density and species number were far greater than woody plants', and sampling time and sites had significant effects on the mean values of the seed density and species number in the soil seed banks. At all five sites, the mean species number in the seed banks was the highest in April and the lowest in December, with an exception in grassland where the species number in soil seed bank was the lowest in August. The seed density peaked in April, and had no significant differences in August, December, and next May. The peaks of the seed density and species number in April could be due to the seed input/output pattern, which highly related to phenology and to the persistence of seeds from previous years. Four seasonal soil seed bank strategies were identified, two transient and two persistent. Soil seed-bank strategy is a life-history trait of plant species, but the disturbance history and microenvironmental factors also have effects on the seasonal variations in seed quantity of some species.

**Key words** degraded karst vegetation; persistent soil seed bank; seed bank strategy; seasonal dynamics

\* 国家科技支撑计划项目(2007BAD53B02)资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: yxshen@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2010-12-16 接受日期: 2011-03-21

土壤种子库 (soil seed bank, SSB) 的数量和分布状况是决定群落种子更新的重要物质基础, 对未来植被的构成至关重要 (Fenner 1992, Bana 1998, Tekle & Bekele 2000)。种子通过种子雨进入土壤种子库, 物种成熟节律和种子散落规律首先影响着土壤种子库的季节变化, 然后随着种子的萌发、死亡或被摄食而形成一个动态的过程。一些研究者依据种子在土壤中的寿命是否超过 1 年或 1 个萌发季节将种子分为具有暂时性土壤种子库 (transient soil seed bank, TSSB) 和持久性土壤种子库 (persistent soil seed bank, PSSB) 的 2 种类型 (Thompson & Grime 1979, Walck *et al.*, 2005)。暂时性土壤种子库种子能利用植被中季节性的、可预测的破坏和死亡所形成的空隙, 而持久性土壤种子库种子能在承受了空间或时间上不可预测的干扰的植被中发挥繁殖能力。当生境有“好”、“坏”年景差异时, 这些具不同种子库对策的植物的后代繁殖机会差异是显而易见的 (Kalisz & McPeck 1993, Thompson 2000)。认清种子库动态将为退化植被的有效管理和恢复实践提供重要信息和理论参考 (Thompson 2000)。

黔西北地区 (毕节地区) 岩溶面积占全区总面积的 62.5%, 土地垦殖率仅为 38.5%, 生态恶化的不断加剧与贫困落后相辅相成, 在岩溶山区极具典型性和代表性。由于该地区的特殊性和脆弱性, 植被遭受破坏后恢复十分困难 (姚长宏等, 2001)。土壤种子库在植被承受干扰和破坏后的恢复中起到关键作用 (Shaw, 1996), 但目前对喀斯特区域植被的土壤种子库季节动态和对策还不清楚, 需要更多探讨种子进入土壤后的变化 (Shen *et al.*, 2007)。本文通过研究黔西北喀斯特森林和退化植被的土壤种子库季节变化, 探讨了处于不同演替阶段群落的土壤种子库的季节变化, 及其与种子输入节律的关系; 黔西北喀斯特植被的土壤种子库对策类型及不同群落类型中相同物种土壤种子库的季节动态的差异, 为该喀斯特区域植被恢复实践的探索提供理论依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 自然概况

研究样地位于毕节地区大方县的乌江支流六冲河北岸 ( $26^{\circ}50'02''\text{N}$ — $27^{\circ}36'04''\text{N}$ ;  $105^{\circ}15'47''\text{E}$ — $106^{\circ}08'04''\text{E}$ ), 海拔 720~2325 m, 暖温带湿润季风气候明显。由于该区域人地矛盾突出, 人为干扰导

致的偏途、不同演替阶段群落共存现象明显, 现存植被为各种处于不同演替阶段的群落类型组成。通过野外踏查, 本文选择了 5 类退化群落作为样地。依据群落处于的不同演替阶段, 将这 5 类群落类型分别定义为处于草本群落阶段的草地、处于灌丛阶段的藤刺灌丛、处于灌木林阶段的灌木林、处于灌乔过渡阶段的灌乔林、处于乔林阶段的次生乔林, 各样地基本情况见表 1。草地以 1 年生草本植物为主, 主要组成物种为鬼针草 (*Bidens pilosa*)、小蓬草 (*Conyza canadensis*)、牛膝菊 (*Galinsoga parviflora*) 和狗尾草 (*Setaria viridis*) 等。藤刺灌丛主要组成物种是铁仔 (*Myrsine africana*)、异叶鼠李 (*Rhamnus heterophylla*)、薄叶鼠李 (*Rhamnus leptophylla*)、匍匐栒子 (*Cotoneaster adpressus*)、小果蔷薇 (*Rosa cymosa*)、蓝果蛇葡萄 (*Ampelopsis bodinieri*)、粗齿铁线莲 (*Clematis argenticulca*) 和鸡矢藤 (*Paecleria scandens*) 等灌木及藤本植物。灌木林主要组成物种是响叶杨 (*Populus adenopoda*)、圆果化香 (*Platycarya longipes*)、金丝桃 (*Hypericum monogynum*)、铁仔、火棘 (*Pyracantha fortuneana*) 等。灌乔林主要组成物种是响叶杨、槲栎 (*Quercus aliena*)、圆果化香、盐肤木 (*Rhus chinensis*) 和刺楸 (*Kalopanax septem*) 等。次生乔林为石灰岩常绿、落叶阔叶混交林主要组成物种是青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、窄叶石栎 (*Lithocarpus confines*)、云贵鹅耳枥 (*Carpinus pubescens*)、化香 (*Platycarya strobilacea*)、石灰花楸 (*Sorbus folgneri*) 和云南樟 (*Cinnamomum glanduliferum*) 等 (陈坤浩等, 2009)。

### 1.2 研究方法

2008 年 4 月、8 月、12 月, 2009 年 5 月在上述研究样地采集土壤样品, 形成一个完整的采样周期。在所选样地内, 平行选取 3~4 条 50 m 的样线, 每 10 m 取 10 cm × 10 cm × 10 cm 土样 1 个, 其中 8 月每样地采集 20 个土样, 其余月份每样地 15 个土样。

表 1 研究样地概况

Table 1 Basic information of research sites

| 群落类型 | 退耕年限<br>(年) | 坡向 | 海拔<br>(m) | 坡度<br>(°) | 群落盖度<br>(%) |
|------|-------------|----|-----------|-----------|-------------|
| 草地   | 3           | SE | 1450      | 25        | 72.4        |
| 藤刺灌丛 | 10          | SW | 1470      | 25        | 86.7        |
| 灌木林  | 15          | SW | 1480      | 30        | 90.1        |
| 灌乔林  | 30          | SE | 1470      | 25        | 94.3        |
| 次生乔林 | 90          | NE | 1400      | 45        | 95.8        |

不同时间的采样样点尽量控制在相邻区域,但受喀斯特区域石质基岩的影响,当上次采集地旁已经无土可采时,于最近区域寻找新的样点。取回土样用水冲洗过 5 目 ( 4 mm ) 和 75 目 ( 0. 21 mm ) 筛,将中间部分转入萌发皿,编号后置于温室内,隔离外界可能的种子干扰,保持土壤湿润以利于种子萌发。记录出苗种类与数量,直到一周内无新苗出现为止。

表 2 不同月份各样地的土壤种子库中各生活型主要物种的种子密度 (粒 · m<sup>-2</sup>)

Table 2 Seed density ( ind · m<sup>-2</sup> ) of main species in the seed banks of five sites at different months

| 种名                                                           | 草地    |      |      |                 | 藤刺灌丛 |      |     |                 | 灌木林  |      |     |                 | 灌 乔 林 |      |     |                 | 次生乔林 |      |     |                 | 合计    |
|--------------------------------------------------------------|-------|------|------|-----------------|------|------|-----|-----------------|------|------|-----|-----------------|-------|------|-----|-----------------|------|------|-----|-----------------|-------|
|                                                              | 4月    | 8月   | 12月  | 5月 <sup>*</sup> | 4月   | 8月   | 12月 | 5月 <sup>*</sup> | 4月   | 8月   | 12月 | 5月 <sup>*</sup> | 4月    | 8月   | 12月 | 5月 <sup>*</sup> | 4月   | 8月   | 12月 | 5月 <sup>*</sup> |       |
| 乔木                                                           |       |      |      |                 |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       |      |     |                 |      |      |     |                 |       |
| 川 櫟 <i>Corylus heterophylla</i><br>var. <i>szechuenensis</i> |       |      |      |                 |      |      |     |                 | 13   |      |     |                 |       |      |     |                 |      |      |     |                 | 13    |
| 构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>                            |       |      |      |                 |      |      |     |                 | 13   |      |     |                 | 33    |      |     |                 |      |      |     |                 | 46    |
| 朴树 <i>Celtis sinensis</i>                                    |       |      |      |                 |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       |      |     |                 | 5    |      |     |                 | 5     |
| 榕属一种 <i>Ficus</i>                                            |       |      |      | 7               |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       |      |     |                 |      |      |     |                 | 7     |
| 灌木                                                           |       |      |      |                 |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       |      |     |                 |      |      |     |                 |       |
| 长叶水麻<br><i>Debregeasia longifolia</i>                        | 20    |      |      |                 | 7    | 10   |     |                 | 7    | 5    | 7   |                 | 93    | 10   |     |                 | 347  | 135  |     | 33              | 674   |
| 醉鱼草 <i>Buddleia lindleyana</i>                               | 27    |      |      |                 |      | 5    |     |                 | 27   |      |     | 20              |       |      |     | 220             |      |      |     | 7               | 306   |
| 光叶绣线菊 <i>Spiraea japonica</i><br>var. <i>fortunei</i>        |       |      |      |                 |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       |      |     |                 | 247  | 5    |     |                 | 252   |
| 黄脉梅 <i>Rubus xanthoneurus</i>                                |       |      |      |                 |      | 5    |     |                 | 7    |      | 20  | 7               | 40    | 5    |     | 20              | 147  | 80   |     |                 | 331   |
| 水麻 <i>Debregeasia orientalis</i>                             |       |      |      |                 |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       | 5    |     | 207             |      | 30   |     |                 | 242   |
| 其他 ( 11种 )                                                   | 13    | 5    |      |                 | 67   | 5    | 7   | 27              | 47   | 20   | 13  | 33              | 127   | 50   | 13  | 13              | 273  | 105  | 33  | 67              | 918   |
| 草本和藤本                                                        |       |      |      |                 |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       |      |     |                 |      |      |     |                 |       |
| 莎草 <i>Cyperus rotundus</i>                                   | 7     |      |      | 7               | 373  | 320  | 113 | 240             | 327  | 240  | 147 | 133             | 719   | 365  | 113 | 220             | 893  | 305  | 347 | 540             | 5609  |
| 巫山繁缕<br><i>Stellaria wushanensis</i>                         | 1000  | 755  | 1833 | 1700            |      | 15   | 47  | 47              | 20   | 5    | 7   | 73              | 20    | 10   | 33  | 7               |      |      | 53  |                 | 5625  |
| 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>                                     | 3213  | 275  | 320  | 180             | 7    | 45   | 20  |                 |      | 5    |     |                 |       |      | 15  |                 |      | 5    |     |                 | 4085  |
| 辣子草 <i>Galinsoga parviflora</i>                              | 2160  | 705  | 453  | 580             |      |      |     |                 |      |      |     |                 |       |      |     |                 |      |      |     |                 | 3898  |
| 牛至 <i>Origanum vulgare</i>                                   |       |      |      |                 | 207  | 10   | 7   | 93              | 760  | 105  | 93  | 27              | 1960  |      | 67  | 7               | 253  | 15   | 27  | 33              | 3664  |
| 白酒草属 1种 <i>Conyza</i>                                        | 453   | 25   | 533  | 160             | 387  | 15   | 20  | 113             | 493  | 60   | 33  | 100             | 633   | 15   | 7   | 73              | 200  | 50   |     | 20              | 3390  |
| 节节菜 <i>Rotula indica</i>                                     | 27    | 5    |      | 33              | 467  | 30   | 27  | 120             | 53   | 35   | 107 | 60              | 373   | 15   | 27  | 33              | 1740 | 15   | 13  | 7               | 3187  |
| 禾本科 1种 Poaceae                                               |       | 205  | 13   | 27              | 1520 |      |     | 7               | 407  | 20   |     | 13              | 440   |      | 7   | 7               |      |      |     |                 | 2666  |
| 小蓬草 <i>Conyza canadensis</i>                                 | 427   |      | 220  | 87              | 147  | 75   |     | 13              | 73   | 745  |     |                 | 127   | 140  | 7   |                 | 80   | 30   |     |                 | 2171  |
| 地石榴 <i>Ficus tikoua</i>                                      |       |      | 13   |                 | 1053 | 45   | 80  | 93              | 180  | 50   | 147 | 33              | 113   | 45   | 7   | 7               | 33   | 5    |     |                 | 1904  |
| 茜草 <i>Rubia cordifolia</i>                                   |       | 15   | 7    |                 | 167  | 165  | 40  | 107             | 173  | 140  | 47  | 60              | 427   | 40   | 47  | 47              |      | 5    |     |                 | 1487  |
| 禾本科 1种 Poaceae                                               |       |      | 7    |                 | 873  |      | 93  | 127             | 80   | 10   | 7   | 80              | 53    | 40   | 13  | 47              |      |      |     |                 | 1430  |
| 小藜 <i>Chenopodium serotinum</i>                              | 1067  | 80   | 147  | 60              |      | 5    | 20  | 7               |      |      |     | 7               |       |      |     |                 |      |      |     |                 | 1393  |
| 禾本科 1种 Poaceae                                               |       |      |      | 20              | 480  |      | 13  | 260             | 67   | 10   | 7   | 53              | 327   |      |     | 93              |      |      |     |                 | 1330  |
| 醉浆草 <i>Oxalis corniculata</i>                                | 93    | 55   | 27   | 307             | 173  | 90   | 20  | 87              | 40   | 15   |     | 87              | 80    | 75   |     | 60              | 27   | 7    | 7   | 7               | 1257  |
| 狗尾草 <i>Setaria viridis</i>                                   | 720   | 10   | 247  | 100             |      | 10   |     |                 | 7    |      | 7   |                 | 20    | 5    |     |                 |      |      |     |                 | 1126  |
| 马鞭草 <i>Verbena officinalis</i>                               | 53    | 5    |      |                 | 367  | 150  | 47  | 7               |      |      | 7   | 13              | 13    | 140  | 7   |                 |      | 5    | 7   | 7               | 828   |
| 臭灵丹 <i>Laggera pterodonta</i>                                | 147   |      | 87   |                 | 193  | 50   | 206 |                 |      | 5    | 67  |                 | 67    | 10   | 7   |                 | 13   |      |     |                 | 852   |
| 白花地丁 <i>Viola patrinii</i>                                   |       | 30   | 33   | 7               | 33   | 15   | 47  | 40              | 107  | 120  | 7   | 33              | 87    | 25   | 7   | 13              | 133  | 20   |     | 33              | 790   |
| 禾本科 1种 Poaceae                                               |       | 15   | 13   |                 |      | 35   | 53  | 60              |      | 15   | 107 | 40              | 167   | 5    | 53  | 253             |      |      |     |                 | 816   |
| 艾 <i>Artemisia argyi</i>                                     | 287   | 45   | 7    |                 | 173  | 10   |     |                 | 27   | 10   | 7   |                 | 20    |      |     |                 | 40   |      |     |                 | 626   |
| 异齿紫堇<br><i>Corydalis heterodonta</i>                         | 73    | 40   | 7    | 7               | 67   | 95   | 13  | 27              | 20   | 90   |     | 7               | 7     | 25   | 13  | 7               | 13   | 5    |     |                 | 516   |
| 其他 ( 88种 )                                                   | 1393  | 335  | 160  | 223             | 753  | 280  | 40  | 313             | 233  | 190  | 147 | 247             | 687   | 130  | 113 | 287             | 1573 | 305  | 100 | 160             | 7669  |
|                                                              | 11180 | 2605 | 4134 | 3498            | 7514 | 1485 | 913 | 1788            | 3181 | 1895 | 984 | 1126            | 6633  | 1170 | 541 | 1194            | 6439 | 1332 | 587 | 914             | 39113 |

\* 次年。

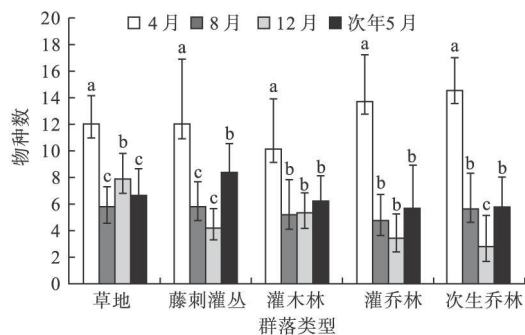


图 1 不同采样时间各群落类型土壤种子库的物种数

Fig 1 Mean number of species of soil seed banks in five community types at different sampling time

数据为平均值  $\pm$  标准差; 不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

种, 39个科。其中乔木 4种, 占总种子库数量比例变动于 0~0.5%, 平均为 0.1%, 只在 4月的土壤种子库中出现。灌木有 16种, 占总种子库数量比例变动于 0.4%~33.5%, 平均为 10.5%, 有 8种在全年的土壤种子库中均出现。草本和藤本 110种, 占总种子库数量比例变动于 66%~100%, 平均为 89.3%, 大部分物种在全年的土壤种子库中均出现。土壤种子库的平均物种数变动于 14.7种 (次生乔林, 4月) 和 2.9种 (次生乔林, 12月) 之间。各植被类型的土壤种子库平均物种数均在 4月达到最高, 除草地外 12月下降到最低, 草地在 8月下降到最低, 到次年 5月回升 (图 1)。不同采样时间 ( $F_{3,320} = 138.9, P < 0.001$ ) 和不同群落类型 ( $F_{4,320} = 3.0, P < 0.05$ ) 的土壤种子库平均物种数差异显著。

## 2.2 不同群落类型下的土壤种子库密度及其季节变化

土壤种子库密度变动于  $541 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$  (灌乔林, 12月) 和  $11180 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$  (草地, 4月) 之间, 平均为  $2901.9 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$ 。各群落类型的土壤种子库密度都在 4月达到最高, 显著高于其他月份, 8月、12月和次年 5月的密度差异不显著 (图 2)。不同采样时间 ( $F_{3,320} = 70.4, P < 0.001$ ) 和不同群落类型 ( $F_{4,320} = 14.1, P < 0.01$ ) 的土壤种子库密度差异显著。各生活型主要物种的土壤种子库密度见表 2。乔木种类少且密度极小。灌木种类密度都在 4月达到最高 (次生乔林,  $147 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$ ), 其余月份密度较低或没有种子。草本种类占据了各群落类型土壤种子库的绝大部分, 巫山繁缕密度最高, 其次是莎草。

## 2.3 土壤种子库的不同季节模式

不同物种种子在土壤中出现的时间节律有较大

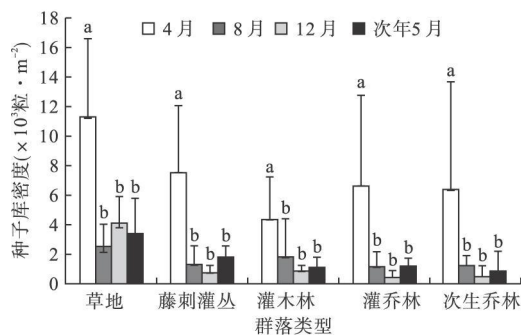


图 2 不同采样时间各群落类型的土壤种子库密度

Fig 2 Mean soil seed bank density in five community types at different sampling time

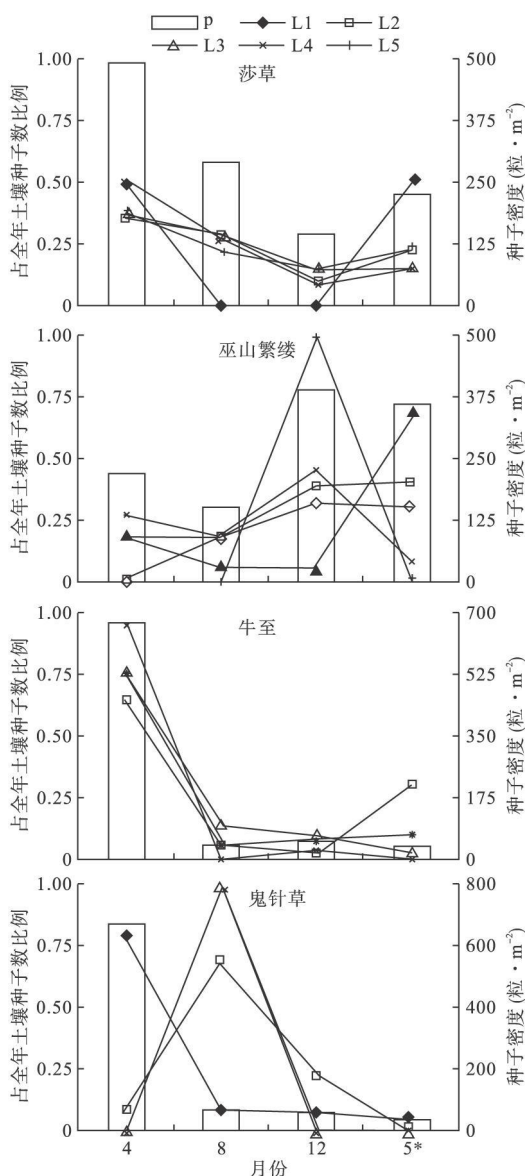


图 3 一些物种的土壤种子库平均密度的季节变化和不同群落类型下土壤种子库的季节动态

Fig 3 Seasonal variation in mean soil seed banks density and seasonal patterns of some species in each of the five community types

\* 次年: L1 草地, L2 藤刺灌丛, L3 灌木林, L4 灌乔林, L5 次生乔林。

差异。在物种水平上,至少可归纳出以下几种土壤种子库的季节模式:1)种子只出现在 4 月的土壤种子库中,如构树、光叶绣线菊等;2)种子只出现在 8 月的土壤种子库中,如山乌龟 (*Stephania delavayi*)、堇菜 (*Viola philippica*) 等;3)种子出现在全年的土壤种子库中,种子密度全年均较高且季节性变化不大,如莎草、巫山繁缕等;4)种子出现在全年的土壤种子库中,种子密度在 4 月的土壤种子库中达到峰值如牛至、鬼针草等(图 3)。以不同月份的土壤种子数量占全年土壤中种子总数的比例来分析物种在全年土壤种子库中的数量分布特征,发现某些物种的土壤种子库季节动态在不同群落类型中具有相近的趋势,如莎草、牛至,而另一些物种,如鬼针草、巫山繁缕的季节动态在不同群落类型的土壤种子库中变异则较大(图 3)。

### 3 讨论

研究检测出的黔西北喀斯特退化植被土壤种子库中的活力种子密度变动于  $541 \sim 11180$  粒  $\cdot m^{-2}$ 。这一密度值高于相邻的贵州茂兰喀斯特山地退化植被的土壤种子库种子密度  $522 \sim 2267$  粒  $\cdot m^{-2}$  (陈清惠, 2008), 但是这一密度值却远低于云南东南部地区的  $4090 \sim 14930$  粒  $\cdot m^{-2}$  (沈有信等, 2004) 和中部地区的  $685 \sim 13650$  粒  $\cdot m^{-2}$  (Shen *et al.*, 2007) 喀斯特退化植被的土壤种子库种子密度。对比这些不同研究结果的物种结构后发现, 草本植物种子对这些差异贡献最大。贵州茂兰喀斯特退化植被位于当地相对完好的喀斯特森林周遭, 外源性草本种子较少; 而外来入侵植物紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum*) 的巨大种子储量可能是导致云南喀斯特山地土壤种子库种子密度远高于黔西北的主要原因。

该研究中的种子平均物种数和密度在黔西北喀斯特森林及各退化群落类型的土壤种子库中都以 4 月最高, 而 8 月或 12 月为最低, 到次年 5 月有所上升, 充分反映了该区域土壤种子库的巨大的时间变异特征。种子的输入和输出是决定土壤种子库季节变化的物质基础, 而这与物种成熟节律和种子散落规律密切相关。5—10 月是黔西北区域的雨季, 大量植物于 4—5 月开花, 9—12 月果熟。也有少数物种 2 月开花, 5 月果熟 (陈发军等, 2010)。一些植物的种子成熟后还有推迟散落的特征 (Lamont *et al.*

1991), 雨季前期的 4 月或 5 月因承接了大量的上年秋熟散落的种子而使土壤种子库的物种数和密度达到高值, 雨季的萌发和死亡使土壤种子库的物种数和密度达到低值, 可见 4 月取样更接近 PSSB。很多研究也发现土壤种子库的密度和物种组成具有明显的季节动态。例如, Russi 等 (1992) 通过对地中海藤刺灌丛 3 年的研究发现土壤种子库的最大密度出现在每年春季末期种子成熟的时候 (5 月), 而最低密度则出现在种子散布之前 (4 月), 相似的结果也在阿根廷 (Mayore *et al.*, 2003) 和巴塔哥尼亚 (Bertiller 1992) 的藤刺灌丛土壤种子库出现。西班牙北部的天然林和人工松林的土壤种子库密度和物种丰富度都表现为春季高于夏季和秋季, 原因是具有大量的 PSSB (Onaindia & Amezaga 2000), 这与本研究结果相近。当然, 4 月的土壤种子库与次年 5 月的土壤种子库之间也存在巨大差异, 可能由于雨季早期 (5 月) 有较多的种子萌发, 也可能由于种子库的输入/输出量在年际间的存在巨大变化, 还有待于进一步验证。年降水量、温度等气候因子的变异, 物种本身的生活史对策均会导致种子产量的年度变异 (Pake & Venable 1996; Cerabolini *et al.*, 2007)。

种子在土壤中的存活能力是影响土壤种子库组成和密度的另外一个重要因素, 而这种能力极大地取决于物种本身固有的生活史对策 (Thompson & Grime 1979; Roberts & Neilson 1981; Baskin & Baskin 1985, 1986; Garwood 1989), 结合本研究中的土壤种子库季节变化数据, 在黔西北喀斯特森林和退化植被的土壤种子库中至少可寻找到两类短暂性土壤种子库 (TSSB) 和两类持久性土壤种子库 (PSSB)。

TSSB1 种子于夏季成熟散落后很快萌发。这类植物的种子经历了夏季的光、温条件后便萌发, 所以在土壤中于夏季 (8 月) 存在着它们的种子, 而秋季至春季则较少或没有它们的种子。这种类型与 Thompson 和 Grime 类型 I 相似, 如堇菜、豪猪刺 (*Berberis julianae*)、山乌龟。TSSB2 种子于夏秋季成熟, 需要较寒冷的条件以解除休眠在春季萌发。由于存在冠层种子库以及种子易被捕食或毁坏等原因, 在 12 月的种子库中极少或未发现这类种子, 因此仅存在于 4 月 (种子萌发前) 的种子库。如光叶绣线菊、构树等。这两种类型的种子只在 1 年中某

个时间段存在, 表明其从种子散落到萌发的时间有限, 如果在此时间段内萌发受阻, 物种种子将死亡, 新的幼苗补充必须等到下一个种子季节。

PSSB1 种子成熟于夏末秋初, 只有少数较快萌发, 而大部分都处于休眠状态而进入持久种子库中。土壤种子库在数量上的季节性变化不大, 这种类型与 Thompson 和 Grime 类型 IV 相似, 如巫山繁缕、莎草、辣子草、百花地丁等。PSSB2 种子于夏末秋初成熟并在很长一段时期内逐步散布, 其中大部分种子在次年春季大量萌发, 而少量种子会休眠进入到持久种子库中。因此, 它们在春季种子萌发前 (4 月) 由于上 1 年种子完全散布和持久性种子库的积累致使在土壤中会有较大数量的种子, 而其他月份种子数量则少很多。这类植物如牛至、鬼针草、小藜、早熟禾 (*Poa annua*) 等。这两种类型的种子成熟散落能在土壤中存活 1 年以上, 萌发受阻 (当年的环境条件不适宜) 时仍能等到来年萌发, 因此即使某个年份植株母体不能产生种子, 该物种的土壤种子库也能供应种子, 保证该物种的延续而避免灭绝。对于退化土地而言, 由于某时刻的人为干扰而使母体不能产生种子时, 种子库也能保证该物种能萌发新的个体。从本研究表明, 黔西北喀斯特不同群落类型下的土壤种子库都以两种 PSSB 类型为主。

植物的种子库对策是物种本身固有的生活史对策。同一物种在不同群落类型土壤种子库中的季节动态很相近, 证明了植物种子库这一固有属性。在地中海的藤刺灌丛系统、西班牙的森林系统 (Lavorel *et al.*, 1993; Onaindia & Amezaga, 2000) 的研究中也发现了类似的种子库特性。但从全年的种子数量分布特征来看也有一些物种在不同群落类型土壤种子库中的季节动态差异较大。虽然现在还不能断言气候、干扰历史和二者的交互作用哪个对植物的种子库对策的作用更强 (Woodward & Cramer, 1996), 但从本研究结果来看, 研究地区不同的群落类型具有相似的气候特征却有不同干扰历史, 表明干扰历史对植物的生活史对策具有重要作用。但部分研究也证明, 当微环境因素的作用足够大时, 同一物种的种子库季节模式也有可能发生改变。例如, 在新墨西哥的沙漠中发现, *Lesquerella fendleri* 的种子在不同环境内 (灌丛下和灌丛间) 的数量变化有明显差异

(Cabin *et al.*, 2000)。因此, 干扰历史及微环境因素可能影响植物的种子库季节动态。

致谢 感谢李锡文老师对部分物种所作的鉴定。

## 参考文献

- 陈发军, 陈坤浩, 谢永贵, 等. 2010 黔西北喀斯特生态系统中主要植物物候格局. 山地学报, 28(6): 695–701.
- 陈坤浩, 谢永贵, 沈有信, 等. 2009 黔西北喀斯特区植被自然恢复演替过程中物种多样性研究. 安徽农业科学, 37(23): 11076–11083.
- 陈清惠. 2008 贵州茂兰喀斯特山地土壤种子库储量及主要组成. 地球与环境, 36(3): 207–212.
- 沈有信, 江洁, 陈胜国, 等. 2004 滇东南岩溶山地退化植被土壤种子库的储量与组成. 植物生态学报, 28(1): 101–106.
- 沈有信, 刘文耀, 官会林. 2008 土壤种子库样品萌发的前处理方法: 水洗减量. 土壤学报, 45(6): 1199–1202.
- 姚长宏, 杨桂芳, 蒋忠诚. 2001 贵州省岩溶地区石漠化的形成及其生态治理. 地质科技情报, 20(2): 75–78.
- Baskin JM, Baskin CC. 1985 Does seed dormancy play a role in the germination ecology of *Rumex crispus*? Weed Science, 33: 340–343.
- Baskin JM, Baskin CC. 1986 Seasonal changes in the germination responses of buried witchgrass (*Panicum capillare*) seeds. Weed Science, 34: 22–24.
- Bertiller MR. 1992 Seasonal variation in the seed bank of a Patagonian grassland in relation to grazing and topography. Journal of Vegetation Science, 3: 47–54.
- Bruna EM. 1998 Seed germination in rain forest fragments. Bioscience, 48: 607–615.
- Cabin RJ, Marshall DL. 2000 The demographic role of soil seed banks I. Spatial and temporal comparisons of below- and above-ground populations of the desert mustard *Lesquerella fendleri*. Journal of Ecology, 88: 283–292.
- Cerabolini B, Ceriani MR, Caccianiga M, *et al.* 2007. Seed size, shape and persistence in soil: A test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. Seed Science Research, 13: 75–85.
- Fenner M. 1992 Seed The ecology of regeneration in plant community. UK: CAB International, 211–235.
- Gawood NC. 1989 Tropical Soil Seed Banks Ecology of Soil Seed Banks. San Diego: Academic Press.
- Kalisz S, Mpeck MA. 1993 Extinction dynamics, population growth and seed banks. Oecologia, 95: 314–320.
- Lamont BB, Maire DC, Cowling RM, *et al.* 1991 Canopy seed storage in woody plants. The Botanical Review, 57: 277–317.

- Lavorel S, Debussche M, Lebreton DJ, *et al*. 1993 Seasonal patterns in the seed bank of Mediterranean old-fields *Oikos*, **67**: 114–128
- Mayor MD, Boo RM, Pekecz DV, *et al*. 2003 Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover *Journal of Arid Environments*, **53**: 467–477.
- Onaindia M, Amezcua I. 2000 Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. *Forest Ecology and Management*, **126**: 163–172
- Pake CE, Venable DL. 1996 Seed banks in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*, **77**: 1427–1435.
- Roberts HA, Neilson JE. 1981 Seed survival and periodicity of seedling emergence in some species of *Atriplex*, *Chenopodium*, *Polygonum* and *Rumex*. *Annals of Applied Biology*, **97**: 325–334.
- Russi L, Cocks PS, Roberts EH. 1992 Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland *Journal of Applied Ecology*, **29**: 763–771.
- Shaw PG. 1996 Role of seedbank substrates in the revegetation of fly ash and gypsum in the UK. *Restoration Ecology*, **4**: 61–69.
- Shen YX, Liu WY, Cao M, *et al*. 2007 Seasonal variation in density and species richness of soil seed-banks in karst forests and degraded vegetation in central Yunnan, SW China. *Seed Science Research*, **17**: 99–107
- Tekle K, Bekele T. 2000 The role of soil seed banks in the rehabilitation of degraded hillslopes in Southern Wello, Ethiopia. *Biotropica*, **32**: 23–32.
- Ter Heerdt GN, Verweij GL, Bekker RM, *et al*. 1996 An improved method for seed-bank analysis: Seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology*, **10**: 144–151.
- Thompson K, Grime JP. 1979 Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **67**: 893–921.
- Thompson K. 2000 The functional ecology of soil seed banks // Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities (2nd edition). Wallingford: CAB International.
- Walck JL, Baskin JM, Baskin CC, *et al*. 2005 Defining transient and persistent seed banks in species with pronounced seasonal dormancy and germination patterns. *Seed Science Research*, **15**: 189–196.
- Woodward FI, Cramer W. 1996 Plant functional types and climatic change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 306–308.

---

作者简介 唐樱殷, 女, 1986年生, 硕士研究生。主要从事恢复生态及土壤种子库的研究。E-mail: mising2008@126.com

责任编辑 王伟

---