

坡向与海拔对青海省拉鸡山不同植被土壤种子库的影响*

黄瑞灵^{1,2} 周华坤^{1**} 刘泽华² 雷占兰² 姚步青¹ 汪新川³ 王文颖² 赵新全¹

(¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ²青海师范大学, 西宁 810008; ³青海省牧草良种繁殖场, 青海同德 813201)

摘要 于2006年5和10月调查了青海省拉鸡山不同海拔(3100~3920 m)和坡向(阳坡、阴坡和山脊)土壤种子库,研究海拔和坡向对土壤种子库分布格局的影响。结果表明:春、秋季土壤种子库的物种生活型较接近,主要以多年生草本为主,1年生或2年生草本次之,落叶灌木很少出现。土壤样品中种子库储量、物种组成随海拔的增加,阳坡总体上呈下降趋势,阴坡亦具有趋同性,但阳坡波动较阴坡剧烈,山脊土壤种子库储量最小;土壤种子库在垂直方向有递减的规律,土壤样品中的种子主要分布在0~3 cm土层内,其次是3~6 cm,且随深度的增加土层中所含种子库储量呈逐渐递减趋势;土壤种子库储量大小具有季节动态,且10月份(种子雨结束后季节)大于5月份(种子萌发季节)。

关键词 海拔;坡向;时空特征;多样性

中图分类号 Q14 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)10-2679-08

Effects of slope aspect and altitude on the soil seed bank under different vegetations in Laji Mountains of Qinghai Province, Northwest China. HUANG Rui-ling^{1,2}, ZHOU Hua-kun^{1**}, LIU Ze-hua², LEI Zhan-lan², YAO Bu-qing¹, WANG Xin-chuan³, WANG Wen-ying², ZHAO Xin-quan¹ (¹Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ²Qinghai Normal University, Xining 810008, China; ³Qinghai Forage Thoroughbred Breeding Grounds, Tongde 813201, Qinghai, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(10): 2679-2686.

Abstract: In May (spring) and October (autumn), 2006, an investigation was conducted on the soil seed bank at different altitudes (3100-3920 m) and slope aspects (sunny slope, shady slope, and ridge) in the Laji Mountain of Qinghai, aimed to study the effects of slope aspect and altitude on the distribution pattern of the soil seed bank. The species life forms in the soil seed bank were similar in spring and autumn, mainly dominated by perennial herbs, followed by annual herbs, and deciduous shrub rarely appeared. The storage and species composition of the soil seed bank increased with altitude and presented a decreasing trend on the sunny slope and shady slope, but had more obvious fluctuation on the sunny slope. The storage of the soil seed bank was the minimum on the ridge. The soil seed bank in vertical direction had a diminishing pattern. The seeds were mainly distributed in 0-3 cm soil layer, followed by in 3-6 cm soil layer, and decreased gradually with increasing soil depth. The storage of the soil seed bank had seasonal dynamics, being greater in October (seed-rain finished season) than in May (seed germination season).

Key words: altitude; slope aspect; spatiotemporal characteristics; diversity.

* 国家自然科学基金项目(31172247和41030105)、国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102)和国家科技支撑课题专项(2011BAC09B06-02)资助。

** 通讯作者 E-mail: qzhkhk1974@yahoo.com.cn

收稿日期: 2013-03-08 接受日期: 2013-06-25

土壤种子库是指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部存活种子的总和(Simpson, 1989),它不仅是一个潜在的植物群落体系,还是生态系统的重要组成部分,直接反映群落过去、现在和未来特点的一个

重要因素(Coffin & Lauenroth, 1989)。土壤种子库作为繁殖体的储备库,能够直接参与植被自然更新,可见土壤种子库是植被动态的重要制约因素,对植被的演替和恢复具有促进作用。因此,研究土壤种子库组成、动态可以了解种群生存、生态对策、物种进化和种群发展,有助于深入了解退化生态系统植被恢复和未来植被的构成。

近年来,国外大量学者(Enright, 1985; Peco *et al.*, 1998; Faliska, 1999; Jalilia *et al.*, 2003)通过研究土壤种子库探讨其对植被恢复的影响,证实了土壤种子库对受损自然植被恢复具有很大的可行性。国内学者对土壤种子库的研究集中在林地、草地和农田。其中,草地土壤种子库的研究主要集中在退化草地植被的恢复(邓自发等, 1997; 周国英等, 2005; 周华坤等, 2012),而地形对草地土壤种子库的影响研究报道较少。在山地环境中,海拔、坡向等地形因素,既有其特定的生态作用,也受一定的地形复合体的影响。地形要素通过改变能量的平衡导致植被的分布状况发生改变,从而也影响土壤种子库变化。因此,本文选择青海省海南州拉鸡山一连续坡面在不同海拔上分别采集阳坡、阴坡与山脊土壤样品,探讨不同海拔和坡向对土壤种子库的影响,以期对高寒植被的保护、恢复治理与合理利用提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况

研究地位于青海省海南州贵德县境内,境内地理坐标为100°58'8"E—101°47'50"E, 35°29'45"N—36°23'35"N,属高原大陆性气候。年均气温7.2℃,年降水量251~559 mm,且集中于夏、秋季。年日照时数为2928 h,全年无霜期258 d。土壤类型主要是高山草甸土。

所选样地位于境内的拉鸡山上。拉鸡山北坡险峻,山岩多有裸露,除夏季外,山坡常常白雪覆盖;南坡平缓,宜牧草生长。试验区植被垂直分布明显,多种生态类型相间,既有高山草甸,又有高山湿地,还有高山灌木和山腰乔木,山下农田生态系统。阳坡植被盖度60%~100%,主要植物种有小嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、茅类草(*Imperata cylindrica*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、黄花蒿(*Artemisia annua*)、西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*);阴坡植被盖度80%~100%,主要植物种是金露梅(*Potentilla fruticosa*)、苔草(*Carex dispalata*)、西伯利亚蓼,二柱头蘆草(*Scirpus distigmaticus*)、锦鸡儿(*Caragana sinica*),山脊植被盖度90%左右,主要植物种是小嵩草、矮火绒草(*Leontopodium podimnanum*)和蒲公英(*Taraxacum officinale*)。

1.2 材料与方法

1.2.1 取样方法 土壤种子库取样时间分别于2006年5月初、10月末进行,为了更好地了解研究区不同生态类型植被土壤种子库特征及其空间异质性,从山底公路旁开始(海拔3100 m)至山脊(海拔3920 m)共设置9个样地,各样地植物群落基本特征见表1。土样采集用样方法,样方规格为25 cm×25 cm,分4层取样(0~3、3~6、6~10、10~15 cm),6次重复,共432个土壤样品。将所取样品放入布袋,标上标签带回实验室。

1.2.2 室内实验 土壤种子库的大小采用萌发法(Thompson *et al.*, 1997)进行鉴定。对野外采集土壤样品中的种子在中国科学院西北高原生物研究所光温温室进行萌发实验,鉴定并统计土壤中种子的物种组成及其数量。首先,将采集土样中进行人工捏碎,然后除去土样中的枯枝落叶、石块和草根,将样品放在温室内的萌发框中,保持适宜的温度、湿

表1 各样地群落基本特征

Table 1 Basic characteristics of communities in each sampling plot

| 样地 | 坡向 | 海拔(m) | 植被类型 | 经度(N) | 纬度(E) | 盖度(%) |
|----|-----|-------|------------|-------------|--------------|--------------|
| C | 阳/南 | 3233 | 高寒草原 | 36°13'23.3" | 101°31'33.3" | 50 |
| D | | 3410 | 矮嵩草草甸 | 36°19'03.3" | 101°30'42.5" | 80 |
| E | | 3602 | 矮嵩草草甸 | 36°20'04.6" | 101°27'51.7" | 80 |
| F | 阴/北 | 3847 | 小嵩草草甸 | 36°21'20.5" | 101°26'52.9" | 80 |
| G | | 3100 | 高寒金露梅-杜鹃灌丛 | 36°22'27.6" | 101°31'53.5" | 95 |
| A | | 3315 | 金露梅-西番柳灌丛 | 36°21'35.1" | 101°30'19.6" | 85 |
| B | | 3601 | 金露梅灌丛 | 36°21'51.0" | 101°27'22.1" | 85 |
| H | | 3850 | 杂类草草甸 | 36°21'21.3" | 101°26'53.3" | 70 |
| I | | 山脊 | 3920 | 小嵩草草甸 | 36°21'11.7" | 101°27'15.4" |

度、光照。每天观测并记录种子的萌发情况,对已萌发并经鉴定的幼苗计数,然后把鉴定过的幼苗从萌发框中轻轻拔掉。将暂时无法鉴定的幼苗挂牌标记,直至物种能够鉴定。萌发实验持续时间为3个月,直到不再出现新幼苗为止。

1.3 数据处理

使用 Excel 2003 整理数据,并结合 SPSS 10.0 处理系统对土壤种子库进行单因素方差分析及显著性检验。同时利用 Margalef 指数、Shannon 多样性指数及 Pielou 均匀度指数(林鹏,1986)分析种子库的物种多样性,以此衡量一定地区生物种类丰富程度并判断群落的稳定性。计算公式为:

$$M = (S-1) / \ln N \quad (1)$$

Shannon 多样性指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (2)$$

Pielou 均匀度指数:

$$E = H' / \ln S \quad (3)$$

式中,S 为土壤种子库中物种总数;N 为土壤种子库所有物种个体总数; P_i 为第 i 个物种数比例多度。

2 结果与分析

2.1 土壤种子库的物种组成

2006 年 5 月份土壤样品中统计到 36 种植物,分属于 14 个科(表 2),而 2006 年 10 月份土壤样品中统计到 45 种植物,分属于 20 个科(表 3)。由表 2、3 可以看出,土壤种子库的物种数在相同的海

表 2 5 月初植物返青期土壤种子库特征(粒)

Table 2 Characteristics of soil seed bank during plant green-up in early May

| 科 | 种 | 生活型 | C | D | E | F | G | A | B | H | I |
|------|---|-------|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 禾本科 | 星星草 <i>Puccinellia tenuiflora</i> | PH | 3 | 4 | 0 | 4 | 2 | 3 | 0 | 0 | 4 |
| | 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> | PH | 101 | 11 | 1 | 3 | 20 | 22 | 59 | 15 | 3 |
| | 异针茅 <i>Stipa aliena</i> | PH | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| | 早熟禾 <i>Poa pretensis</i> | PH | 19 | 6 | 1 | 0 | 7 | 11 | 5 | 17 | 3 |
| | 老芒麦 <i>Elymus sibiricus</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| 菊科 | 蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i> | AH/PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 2 | 0 |
| | 小薊 <i>Cirsium setosum</i> | PH | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 青海风毛菊 <i>Saussurea qinghaiensis</i> | PH | 1 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 |
| | 柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i> | PH | 0 | 7 | 0 | 2 | 2 | 0 | 5 | 8 | 8 |
| | 黄花蒿 <i>Artemisia annua</i> | PH | 34 | 80 | 0 | 8 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 |
| | 细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 豆科 | 乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i> | AH | 49 | 21 | 4 | 2 | 2 | 1 | 0 | 0 | 7 |
| | 苜蓿 <i>Medicago sativa</i> | AH/PH | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 米口袋 <i>Gueldenstaedtia multiflora</i> | PH | 1 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 蓼科 | 黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i> | PH | 18 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i> | PH | 0 | 2 | 1 | 1 | 42 | 37 | 21 | 16 | 4 |
| 毛茛科 | 高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i> | PH | 1 | 27 | 3 | 5 | 17 | 9 | 22 | 2 | 4 |
| | 三裂叶碱毛茛 <i>Halerpestes tricuspis</i> | PH | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 6 | 8 | 3 | 0 |
| | 高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i> | AH/PH | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 玄参科 | 兰石草 <i>Lancea tibetica</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 2 | 0 | 0 |
| | 长果婆婆纳 <i>Veronica ciliata</i> | AH/PH | 0 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 |
| 车前科 | 车前 <i>Plantago asiatica</i> | PH | 0 | 4 | 0 | 1 | 1 | 70 | 3 | 0 | 0 |
| | 苔草 <i>Carex dispalata</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 18 | 2 | 2 | 2 | 0 |
| 莎草科 | 矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i> | PH | 7 | 21 | 5 | 2 | 38 | 3 | 2 | 2 | 0 |
| | 细叶嵩草 <i>Kobresia filifolia</i> | PH | 68 | 7 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 微孔草 <i>Microula sikkimensis</i> | PH | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 紫草科 | 野胡萝卜 <i>Daucus carota</i> | PH | 13 | 14 | 2 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| | 三脉梅花草 <i>Parnassia trinervis</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 1 | 4 | 0 | 0 |
| 虎耳草科 | 金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> | SH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 8 | 1 | 0 |
| | 多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i> var. <i>multifida</i> | PH | 3 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 蔷薇科 | 雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i> | PH | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 0 |
| | 二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| | 芥菜 <i>Capsella bursa-pastoris</i> | AH/PH | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 藜科 | 灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i> | AH | 31 | 82 | 4 | 0 | 14 | 14 | 16 | 13 | 10 |
| | 细果角茴香 <i>Hyecoum leptocarpum</i> | AH | 31 | 84 | 39 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 |
| 罂粟科 | 地丁 <i>Viola japonica</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 0 |
| | 物种数 | | 17 | 23 | 11 | 15 | 12 | 19 | 19 | 15 | 14 |

表3 10月末植物枯黄期土壤种子库特征(粒)
Table 3 Characteristics of soil seed bank during plant wilting in late October

| 科 | 种 | 生活型 | C | D | E | F | G | A | B | H | I |
|---------------------------------------|---|-----------------------------------|-------|-----|----|----|----|-----|----|----|----|
| 禾本科 | 星星草 <i>Puccinellia tenuiflora</i> | PH | 35 | 10 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| | 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> | PH | 140 | 30 | 18 | 13 | 13 | 248 | 79 | 40 | 14 |
| | 异针茅 <i>Stipa aliena</i> | PH | 4 | 3 | 3 | 0 | 0 | 10 | 14 | 0 | 0 |
| | 早熟禾 <i>Poa pretensis</i> | PH | 102 | 5 | 10 | 6 | 49 | 13 | 9 | 17 | 5 |
| | 老芒麦 <i>Elymus sibiricus</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 |
| 菊科 | 蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i> | AH/PH | 0 | 0 | 5 | 0 | 1 | 3 | 0 | 1 | 0 |
| | 小薊 <i>Cirsium setosum</i> | PH | 3 | 4 | 4 | 4 | 3 | 1 | 0 | 0 | 2 |
| | 青海风毛菊 <i>Saussurea qinghaiensis</i> | PH | 0 | 16 | 0 | 1 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| | 美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i> | PH | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i> | PH | 0 | 8 | 6 | 12 | 9 | 9 | 23 | 13 | 3 |
| | 黄花蒿 <i>Artemisia annua</i> | PH | 31 | 102 | 5 | 2 | 4 | 0 | 7 | 5 | 11 |
| | 细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i> | PH | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i> | PH | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 |
| | 乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i> | AH | 14 | 48 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| | 豆科 | 苜蓿 <i>Medicago sativa</i> | AH/PH | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 米口袋 <i>Gueldenstaedtia multiflora</i> | | PH | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i> | | PH | 14 | 4 | 0 | 0 | 0 | 5 | 5 | 0 | 0 |
| 蓼科 | 珠芽蓼 <i>Oxytropis ochrocephala</i> | PH | 7 | 8 | 32 | 8 | 36 | 77 | 51 | 8 | 5 |
| | 毛茛科 | 高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i> | PH | 4 | 78 | 13 | 18 | 7 | 58 | 55 | 19 |
| 三裂叶碱毛茛 <i>Halerpestes tricuspis</i> | | PH | 4 | 32 | 0 | 0 | 2 | 26 | 9 | 5 | 2 |
| 高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i> | | AH/PH | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 玄参科 | 兰石草 <i>Lancea tibetica</i> | PH | 0 | 2 | 5 | 0 | 1 | 0 | 9 | 7 | 0 |
| | 长果婆婆纳 <i>Veronica ciliata</i> | AH/PH | 2 | 23 | 2 | 1 | 3 | 17 | 0 | 2 | 3 |
| 车前科 | 车前 <i>Plantago asiatica</i> | PH | 29 | 20 | 8 | 0 | 0 | 13 | 5 | 0 | 2 |
| 莎草科 | 苔草 <i>Carex dispalata</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i> | PH | 9 | 1 | 5 | 1 | 9 | 1 | 0 | 3 | 2 |
| | 细叶嵩草 <i>Kobresia filifolia</i> | PH | 234 | 12 | 8 | 1 | 8 | 4 | 6 | 8 | 17 |
| 紫草科 | 微孔草 <i>Microula sikkimensis</i> | PH | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 野胡萝卜 <i>Daucus carota</i> | PH | 27 | 3 | 4 | 7 | 7 | 3 | 0 | 6 | 1 |
| 虎耳草科 | 三脉梅花草 <i>Parnassia trinervis</i> | PH | 0 | 3 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| 蔷薇科 | 金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i> | SH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 6 | 5 | 0 |
| | 多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i> var. <i>multifida</i> | PH | 2 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i> | PH | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 8 | 1 | 0 |
| | 二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i> | PH | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 伞形科 | 青海棱子芹 <i>Pleurospermum szechenyii</i> | PH | 4 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 茜草科 | 拉拉藤 <i>Galium aparine</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 9 | 2 | 1 |
| 十字花科 | 芥菜 <i>Capsella bursa-pastoris</i> | AH/PH | 1 | 0 | 0 | 20 | 2 | 1 | 1 | 0 | 3 |
| 报春花科 | 海乳草 <i>Glaux maritima</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 藜科 | 灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i> | AH | 9 | 92 | 6 | 5 | 12 | 8 | 10 | 20 | 14 |
| 苋科 | 莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i> | PH | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 5 | 1 |
| 瑞香科 | 狼毒大戟 <i>Euphorbia fischeriana</i> | PH | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 罂粟科 | 绿绒蒿 <i>Meconopsis</i> | AH/PH | 1 | 1 | 0 | 30 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 细果角茴香 <i>Hypocoum leptocarpum</i> | AH | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 地丁 <i>Viola japonica</i> | PH | 48 | 86 | 7 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 7 |
| 胡颓子科 | 沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i> | SH | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 物种数 | | | 27 | 31 | 21 | 18 | 20 | 24 | 22 | 19 | 20 |

AH:1年生草本植物;PH:多年生草本植物;SH:灌木。

拔和坡向下,5、10月物种科、种组成较相似,且10月份土壤种子库的物种数高于5月份。ANOVA分析结果表明,种子库物种组成在5月份(植物返青期)和10月份(植物枯黄期)存在着极显著差异($F=9.351, P=0.007$),表明土壤种子库中种子较大部分来源于地上植被种子雨的输入。其中,E样地物种数变化最大,由11种增加至21种,其次是C、D样地,分别增加了9种和8种,变化较小的是F、A、B、H样地,说明较高海拔、阴坡影响样地物种数组成。

另外,通过对拉鸡山土壤种子库中出现的物种生活型统计分析表明,物种生活型组成以多年生草本为主,占到77%,且菊科、禾本科植物占绝对优势,说明菊科与禾本科植物的生态位较广,具有较强的生态适应能力,主要与菊科和禾本科植物可以产生大量的种子有关;1年或越年生植物次之,占18%;落叶灌木最少,仅占5%,如胡颓子科的沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、金露梅仅在高寒金露梅-杜鹃灌丛、高寒金露梅-西番柳灌丛、高寒金露梅灌丛为优势种的植被类型中出现。

2.2 土壤种子库物种储量特征

土壤种子库大小随时间呈规律性变化,且具有季节动态特征。2006年10月份阳坡-山脊土壤种子库储量按照C>D>E>F>I次序递减(图1),表明

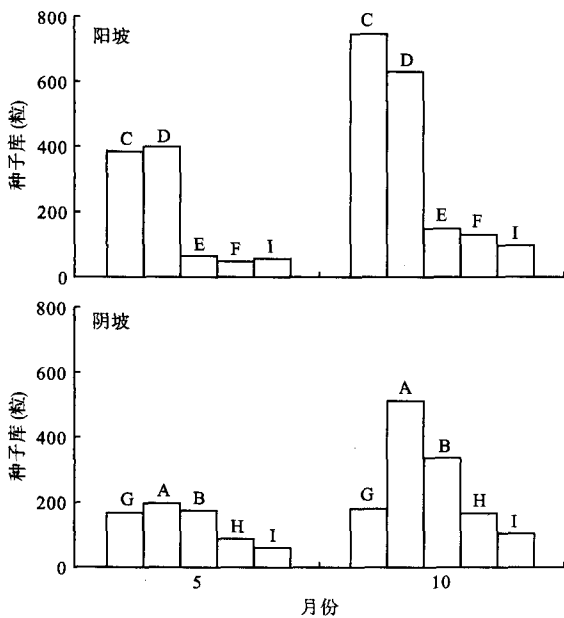


图1 土壤种子库储量的动态变化

Fig. 1 Temporal variation of soil seed bank storage

纵坐标种子库为25 cm × 25 cm的4个土层中的总和;图柱上方字母为样地。

2006年10月份阳坡-山脊土壤种子库储量随海拔的增加而呈下降的趋势,而5月份的排序则按照D>C>E>I>F次序递减,无规律性变化。2006年10月份阴坡-山脊土壤种子库储量按照A>B>G>H>I次序递减(图1),而5月份的排序与10月份的排序具有趋同性且递减幅度较小,中海拔种子库储量最大。由图1可以看出,植被种子成熟后散落在地面(10月下旬,植物枯黄期)土壤种子库储量大于种子萌发季节(5月初,植物返青期)的土壤种子库储量,但差异不显著($F=2.744, P=0.117$)。阳坡土壤种子库储量大于阴坡($F=3.754, P=0.032$),但最低值与最高值均出现在阳坡,说明阳坡种子库储量波动较大,而阴坡相对稳定。表明,该区土壤种子库储量大小受坡向的影响显著。

2.3 土壤种子库储量垂直分布

土壤种子库中种子在土壤剖面上具有递减的垂直分布规律,从而使种子库具有立体结构,即土壤种子库储量随着土层加深而减少。在该研究区内,土壤种子库中的种子主要分布在0~3 cm土层内,其次是3~6 cm,而6~10和10~15 cm土层的种子分布较少,大约有34%的活力种子(表4)。但由于下层种子所处的水热环境相对稳定,种子可以存活的时间长,从而形成天然基因库,对于该区植被的恢复及生物多样性的维持具有重要意义。

2.4 土壤种子库物种多样性

物种多样性指数通常用数值表示群落内种类多样性的 高低,用来判断群落的稳定性指标。一般来说,植被类型越复杂,其物种数目越多,物种多样性越高。本研究中,不同植被类型的土壤种子库多样性指数、丰富度指数、均匀度指数存在着差异(图2)。土壤种子库的物种多样性除丰富度指数在10月份都高于5月份的指数值,说明了10月份由于种子雨输入的种子未经动物的摄取或捕食,以致种子库的物种丰富度较高,且差异显著($P<0.05$),而其他2个指标差异不显著,表明季节和植物物候是影响物种丰富度的主要因素,这一结果与 Onaindia 和 Amezaga(2000)研究天然林种子库相一致,种子库的变化主要是由种子的物候特征所引起的。另外,多样性指数和均匀度指数与海拔和坡向有关,海拔越高,多样性和均匀度指数越低且阳坡>阴坡>山脊。

表4 土壤种子库垂直分布格局(粒)

Table 4 Vertical distribution patterns of soil seed banks in sample plots

| 样地 | 5月土层深度(cm) | | | | 10月土层深度(cm) | | | |
|----|------------|-----|------|-------|-------------|-----|------|-------|
| | 0-3 | 3-6 | 6-10 | 10-15 | 0-3 | 3-6 | 6-10 | 10-15 |
| C | 203 | 76 | 56 | 51 | 471 | 109 | 88 | 77 |
| D | 154 | 146 | 51 | 56 | 225 | 183 | 115 | 104 |
| E | 27 | 24 | 9 | 7 | 88 | 28 | 22 | 11 |
| F | 6 | 8 | 15 | 22 | 27 | 30 | 50 | 33 |
| G | 43 | 66 | 30 | 27 | 66 | 51 | 39 | 23 |
| A | 97 | 43 | 33 | 26 | 259 | 154 | 53 | 52 |
| B | 66 | 43 | 40 | 25 | 202 | 83 | 16 | 19 |
| H | 41 | 28 | 9 | 10 | 78 | 41 | 27 | 23 |
| I | 17 | 16 | 16 | 12 | 46 | 33 | 18 | 8 |

土壤种子库为25 cm×25 cm面积不同深度的种子数。

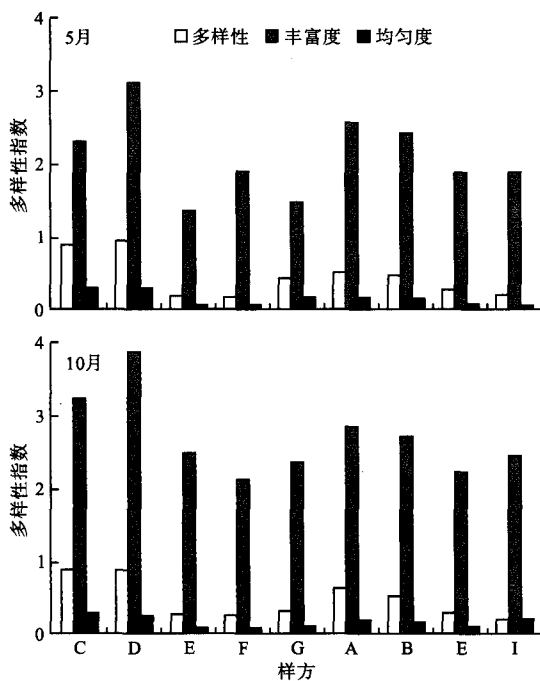


图2 土壤种子库物种多样性

Fig.2 Species diversity of soil seed banks in different plots

3 讨论

3.1 土壤种子库物种组成

土壤种子库物种数组成的大小决定了土壤种子库群落的稳定性。本研究表明,海拔、坡向、植被类型及取样时间对土壤种子库的科、种组成均有一定影响,表现为土壤种子库在一连续坡面、不同海拔高度上既有一定的区域整体性,又表现出明显的垂直变化规律,即随着海拔的增加物种组成发生相应变化。本研究区土壤种子库物种生活型组成相对简单,以多年生草本为主,一年生或越年生草本植物次

之,落叶灌木很少出现。

3.2 土壤种子库储量大小、多样性

土壤种子库储量大小与地上植被有关,直接影响植被更新库的数量和构成,并与植物繁殖能力、繁殖水平、繁殖方式和环境适应性紧密相关(Ashton *et al.*, 1998; Assaeed & Al-Doss, 2002; Díaz-Villa *et al.*, 2003)。本实验结果表明,土壤种子库中种子数量大的有2种植物,一种是地上繁殖能力大的植物,二是地上不存在、之前植被演替过程中遗留在土壤种子库中大量种子的植物,且从植物分类统计看,大部分集中于菊科、禾本科、毛茛科、莎草科、豆科等植物,基本上代表了研究区地上植被的优势植物成分,具有较广的生态幅,其传播能力极强,有利于找到适宜的生存环境(段吉闯等, 2009)。从这个结果可以推测,如果地上植被退化则会向杂草类草地演替。从文献报道来看,群落稳定其草地植被具有较高物种多样性和种子规模。通过公式计算,研究区丰富度指数在1.355~3.876、多样性指数在0.190~0.956、均匀度指数在0.070~0.304。分析得出,季节是影响丰富度的主要因素,而多样性和均匀度与海拔和坡向呈负相关,即海拔越高,物种多样性和均匀度越低。

3.3 土壤种子库时空特征

土壤种子库随时间呈规律性变化,具有季节动态特征。在其他研究中,土壤种子库季节动态并不一致,动态变化较大的一般在2个时期,一是种子雨散布结束后、另一个是种子萌发季节结束后(Tompson *et al.*, 1997)。一般生态系统中种子雨散布后种子库达到最大,随后逐渐降低,而有些地上植被的优势植物则一直具有较高的土壤种子库,季节变化不明显。然而,在高寒地区,大多植物种子的繁殖策略是在进入冷季前种子散布结束,然后迅速进入休眠,以便度过漫长的冬季,待第2年进行繁殖,更甚者,则干脆不指望种子繁殖,如嵩草属植物(邓自发等, 2001),因为种子繁殖对策在高寒地区具有很大的风险,造成了进入冬季前植物种子散布后土壤种子库中可萌发种子少于第2年暖季来临种子适合萌发时候土壤种子库可萌发种子数量。本研究表明,大部分植物在种子雨输入后,经历漫长冬季其土壤种子库产生了损失,少数植物种子在春季种子萌发

季节产生了集体萌发行为,导致种子数量在2006年5月份较小。

土壤种子库规模和构成是变化的,不仅受自身植被种子生物学特征的影响,还受外界因素如干扰强度、海拔、植被类型、地形梯度、演替阶段的影响(Martin & Ogden, 2002; Fenner & Thompson, 2005)。草地系统植被相对稳定,除开垦外,家畜、老鼠、蚂蚁等动物的干扰最大,大部分草地植被土壤种子库集中于表层,如普列里高草地土壤种子库66.5%集中于土层表面2 cm范围内(Johnson & Anderson, 1986)。阿根廷中部山地草地土壤种子库随海拔变化(1200~2200 m),物种变化不大,但是种子密度和多样性则降低,大部分物种都存在一个长久种子库,其比例则随海拔升高而降低。本文取样地点海拔从山底公路旁开始(海拔3100 m)至山脊(海拔3920 m),与文献报道一致,海拔对土壤种子库的影响甚大。Osem等(2006)报道了地中海一年生草地不同地形下土壤种子库密度特征,不同地形下其土壤种子库变化范围2500~18000 seeds·m⁻²,草地封育对南、北山坡草地土壤种子库分别提高了51%和18%,但对小山丘顶部土壤种子库没有作用。本实验由于北坡险峻,山岩多有裸露,除夏季外,山坡常常白雪覆盖,而南坡平缓,宜牧草生长,使得阳/南坡>阴/北坡>山脊土壤种子库。

在本研究中,不论是土壤种子库物种组成、储量的大小,还是时空格局及物种多样性,都可以看出,海拔、坡向与季节对土壤种子库的影响很大。阴坡、阳坡土壤种子库与海拔($P<0.001$)极显著负相关,阴坡和阳坡土壤种子库随海拔的增加而减少。土壤种子库物种多样性受多种生态因素的影响,但各因素对其影响程度在不同地区却不尽相同。目前这一问题仍没有形成统一的结论,但本研究结果表明,中海拔水平拥有最高的物种多样性,与Ashton(1998)等研究落叶林的土壤种子库动态发现处于中坡位置的种子库物种数量与谷底和山脊的物种数量丰富基本一致;Miller和Cummins(2003)研究土壤中夏枯草种子库特征时发现,海拔等环境因素对种子库的动态变化有很大的影响。土壤种子库物种多样性在阳坡、阴坡都随海拔的升高呈现单峰分布格局,增加-降低趋势明显,即中海拔物种多样性水平最高,

可能与中海拔地段是热量和水分组合最好的生境,从而使得资源的可利用率较高有关,成为导致中海拔地区土壤种子库物种组成和多样性最高的原因之一。

参考文献

- 邓自发, 谢晓玲, 周兴民. 2001. 高寒草甸矮嵩草种群繁殖对策的研究. 应用与环境生物学报, 7(4): 332-334.
- 邓自发, 周兴民, 王启基. 1997. 青藏高原矮嵩草甸种子库的初步研究. 生态学杂志, 16(5): 19-23.
- 段吉闯, 周华坤, 汪诗平, 等. 2009. 高寒草地土壤种子库研究进展及展望. 草业科学, 26(2): 39-46.
- 林 鹏. 1986. 植物群落学. 上海: 上海科学技术出版社.
- 周国英, 陈桂琛, 王顺忠, 等. 2005. 青海湖地区芨芨草草地土壤种子库的初步研究. 生态学杂志, 24(7): 724-728.
- 周华坤, 赵新全, 温 军, 等. 2012. 黄河源区高寒草原的植被退化与土壤退化特征. 草业学报, 21(5): 1-11.
- Ashton PS, Harris PG, Thadani R. 1998. Soil seed bank dynamics in relation to topographic position of a mixed-deciduous forest in southern New England. *Forest Ecology and Management*, 111: 15-22.
- Assaeed AM, Al-Doss AA. 2002. Soil seed bank of a desert range site infested with *Rhazya stricta* in Raudhat al-Khafsm, Saudi Arabia. *Arid Land Research and Management*, 16: 83-95.
- Coffin DP, Lauenroth WK. 1989. Spatial and temporal variation in the seed bank of semi-arid grassland. *American Journal of Botany*, 76: 53-58.
- Díaz-Villa MD, Arroyo J, Garrido B. 2003. Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 14: 701-709.
- Enright N. 1985. Existence of a soil seed bank under rainforest in New Guinea. *Australian Journal of Ecology*, 10: 67-71.
- Faliska 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, Thompson K. 2005. The ecology of seeds. London: Cambridge University Press.
- Jalilia A, Hamzeh' eea B, Asri Y, et al. 2003. Soil seed banks in the Arasbaran protected area of Iran and their significance for conservation management. *Biological Conservation*, 109: 425-431.
- Johnson RG, Anderson RC. 1986. The seed bank of a tall grass prairie in Illinois. *American Midland Naturalist*, 115: 123-130.

- Martin TJ, Ogden J. 2002. The seed ecology of *Ascarina lucida*: A rare New Zealand tree adapted to disturbance. *New Zealand Journal of Botany*, **40**: 397–404.
- Miller GR, Cummins RP. 2003. Soil seed banks of woodland, heathland, grassland, mire and montane communities, Cairngorm Mountains, Scotland. *Plant Ecology*, **168**: 255–266.
- Onaindia M, Amezaga I. 2000. Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. *Forest Ecology and Management*, **126**: 163–172.
- Osem Y, Perevolotsky A, Kigel J. 2006. Size traits and site conditions determine changes in seed bank structure caused by grazing exclusion in semiarid annual plant communities. *Ecography*, **29**: 11–20.
- Peco B, Ortega M, Levassor C. 1998. Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: Predictive model. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 815–828.
- Simpson RL. 1989. Ecology of Soil Seed Bank. San Diego: Academic Press.
- Thompson K, Bakker JP, Bekker RM. 1997. The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity. London: Cambridge University Press.
-
- 作者简介 黄瑞灵,1984年生,女,硕士研究生,主要从事草地生态学研究。E-mail: akhuang001@163.com
- 责任编辑 魏中青
-