

青海湖地区芨芨草草地土壤种子库的初步研究*

周国英^{1,2} 陈桂琛^{1**} 王顺忠^{2,3} 韩友吉^{1,2}

(¹ 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ² 中国科学院研究生院, 北京 100039;

³ 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

摘要 选择青海湖地区的次生芨芨草草地为研究对象, 以围栏内封育和围栏外自由放牧的草地做对照, 研究了围栏内外土壤种子库的萌发状况、密度和数量、物种多样性, 以及土壤种子库与地上植被的关系。结果表明, 围栏内外土壤种子库的萌发趋势非常相似, 但是萌发种子累计数量不同; 围栏内外土壤种子库中萌发种子的平均密度分别为 3 660 和 2 460 粒 $\cdot m^{-2}$, 围栏内萌发种子数比围栏外提高了 48.8%; 围栏内外土壤种子库的物种多样性指数差异较大, 围栏内外丰富度指数 R_1 分别为 17 和 13, R_2 为 3.693 和 2.832, 丰富度围栏内大于围栏外, 多样性指数和丰富度指数具有相同的规律, 均匀度指数围栏内外分别为 0.812 和 0.857, 则是围栏外大于围栏内。围栏内外地上植被群落组成存在显著差异, 围栏内的封育草地的物种丰富度和多样性指数均大于围栏外的放牧草地, 而均匀度指数则呈相反趋势。

关键词 青海湖地区, 芨芨草草地, 土壤种子库, 物种多样性

中图分类号 Q948 **文献标识码** A **文章编号** 1000 - 4890(2005)07 - 0724 - 05

Soil seed banks of *Achnatherum splendens* steppes in the Qinghai Lake area. ZHOU Guoying^{1,2}, CHEN Guichen¹, WANG Shunzhong^{2,3}, HAN Youji^{1,2} (¹ Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ² Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; ³ Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(7): 724 ~ 728.

The study was conducted in the sheep breeding pasture-land of Sanjiao in Qinghai Province, which was located on the northern bank of Qinghai Lake. The germinated seed accumulation, density, amount, diversity of *Achnatherum splendens* communities, soil seed banks, and relationship between the vegetation and soil seed banks were studied and compared within and out of the fence. The results showed that the germination trend of soil seed banks was similar within and out of the fence, while the seed accumulation was different. The average density of germination seed within and out of the fence was 3660 seeds $\cdot m^{-2}$ and 2460 seeds $\cdot m^{-2}$. The number of seed accumulation was between 10^3 and 10^4 seeds $\cdot m^{-2}$. Diversity indices of soil seed banks within and out of the fence were significantly different. Richness indices R_1 and R_2 within and out of the fence were 17 and 13, 3.693 and 2.832, respectively. The change of diversity indices was the same as richness indices. Evenness indices E_1 within and out of the fence were 0.812 and 0.857 respectively. The community composition within and out of the fence was significantly different. The diversity index change of vegetation was the same as the soil seed banks.

Key words Qinghai Lake, *Achnatherum splendens* steppes, soil seed banks, species diversity.

1 引言

土壤种子库是指存在于土壤表面和土壤中全部存活种子的总和^[25]。种子库内种子作为潜在的植物种群, 在植物生态学研究占据重要地位, 而成为植物种群生态学和植被生态学研究热点之一。在国外, 种子库的研究始于 1930 年 Ridley 的经典工作^[17], 但主要的研究集中在最近的 20 年。研究内容包括种子的生产、散布和外界因子(火、动物和气候等)对种子生产及散布的影响^[16, 20, 21]; 土壤种子库中种子的分布格局、被摄食及被分解过程、数量动

态、种类组成与地上植被的关系、种子休眠及萌发特征^[3, 15, 18, 26, 27]; 种子及种子库寿命、种子库在植物遗传变异及进化上的意义^[22, 23]等。在我国, 种子库的研究在最近 10 年来得到蓬勃发展, 从土壤种子库研究的总结和评述^[4, 6], 西双版纳热带森林土壤种子库与地上植被的研究^[10], 常绿阔叶林的种子雨和种子库的研究^[11, 12], 不同演替阶段种子库的比较^[13], 松嫩草原种子雨和种子库动态的研究^[7~9]到

* 国家中西部专项资金资助项目(K99-05-11)。

** 通讯作者

收稿日期: 2004 - 09 - 19 改回日期: 2004 - 11 - 16

对青藏高原矮高草甸土壤种子库的研究^[2]。

土壤种子库部分地反映了植被的历史,同样影响植被的未来,不仅与植被演替动态而且与生物多样性有密切关系,同时退化生态系统的恢复与重建都涉及到种子库的时空格局、种子萌发和幼苗的补充更新^[5]。基于种子库在生态学上的作用及意义,本文以青海湖北岸芨芨草群落为研究对象,对种子库的种类组成、种子数量和物种多样性以及它与地上植被的关系进行了比较研究,为退化高寒草原的治理、恢复及重建提供理论依据。

2 研究地区与方法

2.1 自然概况

青海湖是我国最大的高原内陆微咸水湖,位于青藏高原的东北部、祁连山南麓,地理范围为 36°15'~38°20' N, 97°50'~101°20' E。以青海湖北岸湖滨地区的刚察县为例,研究区域地势由北向南倾斜,海拔 3 200~3 800 m。该地区地势高寒,具有寒冷期长,太阳辐射强,气温日差较大,干旱少雨,降水比较集中,雨热同季,无明显四季之分,属高原大陆性气候,据刚察县气象观测资料分析,多年平均气温为 -0.6℃,极端最高温 25℃,极端最低温 -31℃,0℃的年积温为 1 299℃,多年平均降水量 370.3 mm,年蒸发量 607.4 mm,干旱指数为 4.34,平均风力 >8 级,最大冻土深度 2.88 m;土壤为栗钙土。

样地选择青海省三角城种羊场地区的芨芨草草地,该地区芨芨草草地于 20 世纪 50 年代末期被开垦后,由于不适宜耕种而弃耕,群落自然演替成为次生芨芨草草地,并于 80 年代初开始围栏封育,围栏内外形成鲜明的对比。

2.2 方法

2.2.1 野外取样 调查样地选择植物生长均匀、微地形取样差异较小、面积较大的群落在围栏内外分别随机取样,取样面积 10 cm × 10 cm,深度 5 cm。在草场开始返青前时,于 2003 年 4 月中旬在围栏内外分别取土样 10 个重复带回实验室。用发芽法记数土样中有发芽力的种子含量,连续测定了 70 d。并于同年 8 月做样方调查,记录群落的高度、物候期和盖度以及海拔等环境因子。

2.2.2 室内萌发 将带回实验室的土样拣净石头、枯枝落叶等杂物,并将土块轻轻敲碎后分别装入自制的 25 cm × 25 cm × 7 cm 木盒中,木盒置入土中约 3 cm(木盒底部钻孔,可保持土壤水分;也可防止外

界种子进入),开始萌发实验。适时浇水保持土壤湿润。定期观察、记录种子萌发状况。萌发实验从 2003 年 5 月 10 日至 2003 年 7 月 20 日共 70 d,后期不再有种子萌发。

2.2.3 数据处理 土壤种子库的密度:将取样面积 10 cm × 10 cm 的种子数目换算为面积 1 m × 1 m 的数量即为种子库的种子密度。

土壤种子库的多样性指数:

$$\text{丰富度指数: } R_1 = S; R_2 = \frac{S-1}{\ln N}$$

物种多样性指数:Shannon-Wiener 指数:

$$H' = - \sum (P_i \ln P_i)$$

$$\text{Simpson 指数: } = \frac{N_i(N_i - 1)}{N \cdot (N - 1)}$$

$$\text{Hill 指数: } D_1 = e^{H'}$$

$$\text{均匀度指数: } E_1 = \frac{H'}{\ln S}$$

$$\text{相似性系数: } S \text{ rensen 指数: } IS_s = \frac{2C}{A+B}$$

式中, S 为群落中的总种数, N 为群落中全部种的总个体数。

3 结果与分析

3.1 种子库的萌芽状况

从种子萌发实验第 3 天开始有幼苗出现,以后逐渐增多,到第 25 天左右,萌发幼苗个体数达到高峰,在此后的 40 天中再无第 2 次高峰出现,这与 Thompson 等^[26]和熊利民等^[11]对森林土壤种子库的研究有两次萌发高峰的研究结果不同。萌发种子数达到高峰的时间大约有 80% 的种子萌发。

围栏内封育区和围栏外自由放牧区土壤种子库的萌发趋势如图 1 所示,由图 1 可见,在二者的萌发

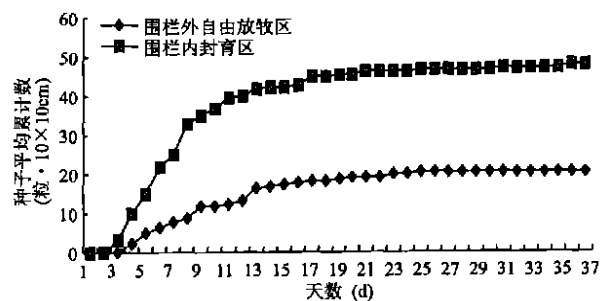


图 1 干扰梯度上芨芨草群落土壤种子库萌发状况

Fig. 1 Germinated seed accumulation of *Achnatherum splendens* communities in soil seed banks

注:自 5 月 10 日后天数(d).

趋势非常接近,只是萌发种子累计数量不同,围栏内远大于围栏外。对萌发趋势进行曲线拟合,显示萌发种子累计数与时间呈对数曲线关系,拟合方程分别为 $y = 7.2478 \ln x - 3.5377$ ($r = 0.9521$) 和 $y = 14.589 \ln x + 0.3537$ ($r = 0.9209$)。

3.2 种子库的密度及数量

围栏外自由放牧草地土壤种子库中植物种数为 13 种,隶属 8 科 13 属,围栏内封育草地土壤种子库中植物种数为 17 种,属 9 科 16 属,后者的物种数比前者提高了 33.3%。两者土壤种子库中萌发种子的平均密度分别为 2 460 和 3 660 粒 $\cdot m^{-2}$ (表 1),围栏封育草地萌发种子数比围栏外自由放牧草地提高了 48.8%,种子库数量介于 $10^3 \sim 10^4$ 粒 $\cdot m^{-2}$,与张志权^[15]的结论一致。自由放牧区地处开垦后的围栏外,放牧强度较大,由于牲畜的践踏,土壤板结较重,植被盖度较小,大部分种子尚未成熟就为牲畜采食,损失种子多,所以萌发数量少,密度小;封育区地处开垦后的围栏内,受到围栏封育的保护,放牧强度小,种子成熟度高和成熟种子的数量大,所以萌发密度大。

表 1 土壤种子库主要种类及密度

Tab. 1 Main species and their density of soil seed banks

种名	围栏外自由放牧区			围栏内封育区		
	萌发	频度 (%)	密度 (粒 $\cdot m^{-2}$)	萌发	频度 (%)	密度 (粒 $\cdot m^{-2}$)
芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	Y	10	20	Y	20	60
早熟禾 <i>Poa</i> spp.	Y	40	800	Y	50	2080
海乳草 <i>Glaux maritima</i>	Y	30	720	Y	20	120
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	Y	20	60	Y	30	160
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	Y	10	40	Y	20	260
青海苔草 <i>Carex ivnovae</i>	Y	20	180	Y	10	20
多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	Y	10	20	Y	10	20
西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	Y	10	20	Y	10	60
棘豆 <i>Oxytropis</i> spp.	Y	10	20	Y	10	20
白茎盐生草 <i>Salicornia europaea</i>	Y	30	380	Y	40	300
纤杆蒿 <i>Artemisia gansuensis</i>	Y	10	80	Y	30	320
灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	Y	30	100	Y	20	80
碱茅 <i>Puccinellia</i> spp.	Y	10	20	Y	10	40
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	N	-	-	Y	20	60
独行菜 <i>Lepidium capitatum</i>	N	-	-	Y	10	20
针茅 <i>Stipa</i> spp.	N	-	-	Y	10	20
刺儿菜 <i>Cirsium setosum</i>	N	-	-	Y	10	20
合计			2460			3660

注: Y 为萌发; N 为未萌发; - 不存在。

野外调查表明,在围栏外自由放牧区由于常年过度放牧,在返青之前,芨芨草群落蓄存的立枯物高度极低,除芨芨草外其他植物均非常少,种子不宜停留,易被风吹走,土壤种子库取样在返青前的 4 月份,这可能围栏外土壤种子库种子数目较小的另一重要原因。围栏内封育区种子萌发曲线陡度大于围栏外自由放牧区,说明围栏内种子库中有活力的种子数量较多。

另外,围栏内外土壤种子库组成上存在一定的差异。围栏外自由放牧区种子库群落中,最丰富的 3 种植物依次是早熟禾、海乳草和白茎盐生草,其种子库密度占土壤种子库总密度的 77%。围栏内封育区的土壤种子库群落中,最丰富的 3 种植物依次是早熟禾、白茎盐生草和纤杆蒿,其种子库密度占土壤种子库总密度的 73%。土壤种子库中不同植物种对放牧干扰的响应模式明显不同。以禾本科植物为例,在发现的 6 种禾草中,芨芨草、早熟禾、赖草、垂穗披碱草、针茅种子库密度分别由围栏内封育区草地的 60、2080、160、260、40 和 60 粒 $\cdot m^{-2}$ 降至围栏外自由放牧区的 20、800、60、40、20 和 0 粒 $\cdot m^{-2}$; 相反,优势杂类草如海乳草、白茎盐生草和灰绿藜的种子库密度从围栏内封育区草地的 120、300 和 80 粒 $\cdot m^{-2}$ 增至围栏外自由放牧区草地的 720、380 和 100 粒 $\cdot m^{-2}$ 。

3.3 种子库的多样性

植物群落物种多样性作为生态系统多样性最直接和最易于观察研究的一个层次,一直受到重视,对它的研究可以更好地认识群落组成、变化和发展,并能够揭示群落与环境的关系上有着重要作用。表 2 为围栏内外芨芨草群落土壤种子库的物种多样性指数的变化。

由表 2 可见,围栏内外土壤种子库群落的物种多样性指数差异较大。丰富度指数反映种子库中植物种类的多少,围栏内外 R_1 分别为 17 和 13, R_2 为 3.693 和 2.832,种子库中的种子种类围栏内大于围栏外;围栏内外物种多样性指数 Shannon-Wiener 指数 H 、Simpson 指数 D 和 Hill 指数 D_1 分别为 2.301

表 2 土壤种子库群落结构指标

Tab. 2 Index of community structure of soil seed banks

样地	丰富度指数		均匀度指数	物种多样性指数		
	R_1	R_2	E	H	D_1	
围栏外自由放牧区	13	2.823	0.857	2.195	0.136	8.977
围栏内封育区	17	3.693	0.812	2.301	0.158	9.987

和 2.195、0.158 和 0.136、9.987 和 8.977,可见多样性指数和丰富度指数具有相同的规律,均为围栏内大于围栏外;而均匀度指数则是围栏外大于围栏内,围栏内外分别为 0.812 和 0.857,说明围栏外的优势种明显。多样性指数和均匀度指数的变化可在一定程度上间接说明生境条件的差异,一般而言,生境条件越适宜,多样性就越高^[1]。由此可见,不同植物群落,其群落环境、群落结构、群落稳定性等方面都不相同,从而导致群落物种多样性的差异。

3.4 地上植被与土壤种子库特征的对比

在围栏内外地上植被的群落结构如表 3 所示,地上植被群落组成存在显著差异。围栏内封育草地地上植物群落的植物种数为 24,与围栏外自由放牧草地的 18 种相比提高了 33.3%。围栏封育草地土壤种子库的植物种数为 17,与围栏外自由放牧草地的 13 种相比提高了 30.7%。同样,围栏封育和围栏外自由放牧草地在地上植物群落组成上亦存在显著的差异。在封育草地定植群落中,群落平均总盖度为 63.04%,而围栏外放牧草地为 47.37%,封育草地中重要值最大的 3 个种是芨芨草、裸花碱茅和纤秆蒿,其重要值分别为 29.06、14.54 和 10.18,围栏外放牧草地中重要值最大的 3 个种是芨芨草、赖草和碱蓬,其重要值分别为 27.162、19.140 和 9.355。

围栏内外地上植被物种多样性的规律见表 3,围栏内外地上植被的丰富度指数 R_1 分别为 24 和 18, R_2 为 5.212 和 3.909,多样性指数 Shannon-Wiener 指数 H 、Simpson 指数 和 Hill 指数 D_1 分别为 2.501 和 2.344、0.124 和 0.131、12.195 和 10.423,均匀度指数分别为 0.787 和 0.811,可见地上植被和土壤种子库在物种多样性方面存在相同的规律,即围栏内的封育草地的物种丰富度和多样性指数均大于围栏外的放牧草地,而均匀度指数则呈相反趋势。

表 3 地上植被群落结构指标

Tab.3 Index of community structure of the vegetation

样地	丰富度指数		均匀度指数	物种多样性指数		
	R_1	R_2		H	D_1	N_1
围栏外自由放牧区	18	3.909	0.811	2.344	0.131	10.423
围栏内封育区	24	5.212	0.787	2.501	0.124	12.195

在围栏封育草地地上植被与土壤种子库的共有种数是 13,占地上植被物种数的 54%,占土壤种子库物种数的 76%。在围栏外自由放牧草地,地上植

被与土壤种子库的共有种数是 9,占地上植被物种数和土壤种子库物种数的比例分别为 50%和 69%。从计算出的 S rensen 的相似性系数可知,围栏封育草地地上植被与土壤种子库的组成相似性程度(相似性系数为 0.634),要高于围栏外自由放牧草地(相似性系数为 0.581),表明放牧降低了地上植被与土壤种子库的共有种数,从而降低了地上植被与土壤种子库组成上的相似性。另外,还发现围栏封育和围栏外自由放牧草地在土壤种子库组成上的相似性(相似性系数为 0.867)要显著高于在地上植被组成上的相似性(相似性系数为 0.581),表明放牧对地上植被组成的影响要大于对土壤种子库组成的影响。同时也表明土壤种子库中的物种与地上植株间有着一定的关系,这一结果与 Roach^[24]在阿拉斯加北极圈内的研究一致,但与熊利民^[20]对亚热带常绿阔叶林的研究、Wilson^[28]和 Arroyo 等^[14]对高山冻原和亚高山地区对森林植被的研究结果不同,他们发现地上植被与土壤种子库组成上的相似性很低。

4 结 论

对开垦后自然恢复的芨芨草草地实施封育措施后明显提高了土壤种子库的密度和物种丰富度,特别是显著增加了土壤种子库群落中优良禾草的种数和密度,使草地质量得到很大改善,进一步表明了封育是促进垦后芨芨草草地地上植被和土壤种子库修复的有效措施之一。在草地退化过程中,地上群落与土壤种子库对放牧干扰的响应机理不同,放牧对地上植被物种丰富度的影响要明显大于土壤种子库,而对土壤种子库密度的影响明显大于地上植被。从封育到自由放牧草地,地上植被物种多样性提高了 33%,而土壤种子库物种多样性提高了 30.7%。物种多样性而言放牧对于地上植被的影响要大于对土壤种子库的影响。但是地上植被和土壤种子库的物种多样性具有相同的变化规律。

放牧显著降低了地上植被与土壤种子库的共有种的数量,从而降低了地上植被与土壤种子库组成上的相似性。另外,围栏内封育和围栏外自由放牧草地的土壤种子库组成的相似性要高于地上植被组成的相似性,这是自由放牧对地上植被组成的影响大于对土壤种子库组成影响的另一个重要证明。

参考文献

[1] 马克平. 1999. 中国重点地区与类型生态系统多样性[M]. 杭

- 州:浙江科学技术出版社,233~235.
- [2] 邓自发,周兴民,王启基.1997.青藏高原矮高草甸种子库的初步研究[J].生态学杂志,16(5):19~23.
- [3] 刘庆洪.1988.红松阔叶林中红松种子的分布及更新[J].植物生态与地植物学报,12(2):134~142.
- [4] 安树青,林向阳,洪必恭.1996.宝华山主要植被类型土壤种子库初探[J].植物生态学报,20(1):41~50.
- [5] 安树青,林金安,林向阳.1994.土壤种子库研究评述[A].见:林金安,等.植物科学综论[C].哈尔滨:东北林业大学出版社,211~221.
- [6] 张志权.1996.土壤种子库[J].生态学杂志,15(6):36~42.
- [7] 杨允菲.1990.松嫩平原碱化草甸星星草种子散布的研究[J].生态学报,10(2):288~290.
- [8] 杨允菲,祝廷成.1989.草本植物群落种子雨的初步研究[J].植物学通报,(1):48~51.
- [9] 杨允菲,祝廷成.1991.松嫩平原大针茅群落种子雨动态的研究[J].植物生态与地植物学报,15(1):46~55.
- [10] 唐勇,曹敏,张建侯,等.1999.西双版纳热带森林土壤种子库与地上植被的关系[J].应用生态学报,10(3):279~282.
- [11] 彭军,李旭光,付永川,等.2000.重庆四面山亚热带常绿阔叶林种子库研究[J].植物生态学报,24(2):209~214.
- [12] 彭军,李旭光,董鸣,等.2000.重庆四面山亚热带常绿阔叶林建群种种子雨、种子库研究[J].应用生态学报,11(1):22~24.
- [13] 熊利民,钟章成,李旭光.1992.亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究[J].植物生态学与地植物学报,16(3):249~257.
- [14] Arroyo MTK,Lohengrin A,Castor CC.1999. Relationship between soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes[J]. *Oecologia*,119:126~132.
- [15] Brown AHF,Oosterhus L.1981. The role of buried seed in cope weed[J]. *Biol. Cons.*,21:19~38.
- [16] Culver CB.1980. The fate of *Viola* seed dispersed by ants[J]. *Amer. J. Bot.*,67:710~714.
- [17] Grime J.P.1981. The role of seed dormancy in vegetation dynamics[J]. *Amer. Appl. Biol.*,98:555~558.
- [18] Grime J.P.1989. Seed banks in ecological perspectives[A]. In: Leck MA,ed. *Ecology of Soil Seed Bank*[C]. San Diego:Academic Press,xv~xxii.
- [19] Hall J.P.,Swaine M.D.1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils[J]. *Biotropica*,12:256~268.
- [20] Keeley J.E.1977. Seed production,seed population in the soil and seeding production after fire for two cogenneric pairs of sprouting and non-sprouting chaparral shrubs[J]. *Ecology*,58:820~829.
- [21] Lamont B.B.,et al.1991. Seed bank and population dynamics of *Banksia cuneata*:The role of time,fire and moisture[J]. *Bot. Gazzete*,152(1):114~122.
- [22] McGraw J.B.1991. Ecological studies on the buried viable seed population in soil of the forest communities of Miyajima Island[J]. *Southwestern Japan II: Hikobia*,9:109~122.
- [23] Pickeet S.T.A.,McDonnell M.J.1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest[A]. In:Leck M.A,eds. *Ecology of Soil Bank*[C]. San Diego:Academic Press,123~147.
- [24] Roach D.A.1983. Buried seed and standing vegetation in two adjacent tundra habitats,northern Alaska[J]. *Oecologia*,60:359~364.
- [25] Roberts H.A.1981. Seed banks in soil[A]. In:Coaker T.H,ed. *Advances in Applied Biology*[C]. London:Academic Press,1~55.
- [26] Thompson K,Grime J.P.1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats[J]. *J. Ecol.*,67:893~921.
- [27] Van der Valk A.G.,Davis C.B.1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial mashers[J]. *Ecology*,59:322~325.
- [28] Wilson M.F.1993. Dispersal mode,seed shadows and colonization patterns[J]. *Vegetation*,107:261~280

作者简介 周国英,男,1974年生,助理研究员,博士生。主要从事植物生态学方面的工作。E-mail:guoyingzhou941125@hotmail.com
责任编辑 王伟