

高寒小嵩草草甸种子库和种子雨动态分析*

邓自发** 谢晓玲 王启基¹ 周兴民¹

(南通师范学院生命科学与技术系 江苏南通 226007)

(¹中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

摘要 对小嵩草草甸种子库的大小和物种组成及与种子雨、地上植被的关系进行了初步研究。结果表明,返青期和枯黄期小嵩草草甸种子库单位体积(1.0 m × 1.0 m × 0.1 m)分别有种子 $n_g = 10\,550$ 粒和 $n_k = 13\,815$ 粒,分别由 22 种和 24 种植物组成,分属 9 个科。其中,莎草科、豆科和龙胆科占优势,禾本科所占比例较小。每平方米种子雨 $n_r = 8\,436.4$ 粒,由 25 种植物组成,分属 10 个科,莎草科和禾本科所占比例较大。种子库和种子雨在物种组成上有一定的相似性($r = 0.7600$, $P < 0.01$),二者共有 19 个种,分别占种子库和种子雨物种总数的 82.61% 和 90.48%。地上植被与种子库的相似性较小,地上植被中有 43.24% 和 51.35% 的植物分别在返青期和枯黄期种子库中出现,60% 的植物出现于种子雨中。在物种分布和优势度上,地上植被与种子雨间一致性较高,但它们与种子库间有一定的分歧。从地上植被到返青期时的种子库,物种多样性降低了 1.61%,从而说明种子库不仅是地上植被补充更新的源泉之一,而且是维持植物物种多样性的一种机制。图 3 参 13

关键词 小嵩草草甸;种子库;种子雨;多样性指数

CLC Q948.15

DYNAMIC ANALYSIS OF SEED RAIN AND SEED BANK IN KOBRESIA PYGMAEA MEADOW*

DENG Zifa**, XIE Xiaoling, WANG Qiji¹ & ZHOU Xingmin¹

(Department of Life Sciences & Technology, Nantong Normal College, Nantong, Jiangsu 226007, China)

(¹Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academic of Sciences, Xining 810001, China)

Abstract The dynamic of seed rain and seed bank of *Kobresia pygmaea* meadow in Qing - Zang Plateau were analysed primarily, and the relationships among seed rain, seed bank and above ground vegetation were discussed. The results showed that there were 10 550 (22 species) and 13 815 (24 species) seeds per unit (1.0 m × 1.0 m × 0.1 m) in seed bank during green up stage and withering stage, respectively. In the species of seed bank, Cyperaceae, Leguminosae and Gentianaceae occupied dominant positions, and the percents of Gramineae was lower. There was 8 436.4 seeds per m² and 10 families in seed rain, and Cyperaceae and Gramineae were dominant families. The species of seed bank was correlated with that of seed rain ($r = 0.7600$, $P < 0.01$), and there was 19 common species. Only 43.24% and 51.35% of above ground vegetation species presented in seed bank during green up stage and withering stage, respectively, and there was 60% above ground vegetation species in seed rain. From vegetation to the seed bank in green up stage, the species diversity decreased by 1.61%, so seed bank was not only a source of vegetation replenishment and regeneration, but a mechanism of preserving plant species diversity. Fig 3, Ref 13

Keywords *Kobresia pygmaea* meadow; seed bank; seed rain; species diversity

CLC Q948.15

种子库 (seed bank, seed pool) 是指存在于一定体积土壤中有活性的、休眠及未休眠种子的总和。而种子库是种子雨 (seed rain) 的结果,它一方面由种子雨不断输入,同时又由于萌发、腐烂、动物搬运、取食而不断输出,所以种子库与种子雨以及与地上植被间存在着密不可分的关系^[1]。许多种子散布到地面上以后要经过一个休眠期,因此植物群落的种子库是对

它过去状况的“进化记忆”(evolutionary memory),也是反映现在和未来特点的一个重要因素^[2]。要完全描述一个植物群落,就必须包括埋藏在土壤中的种子,因为它们和地上植被一样是物种的组成者,部分反映了植被的历史,同样影响植被的未来^[3]。此外,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。

基于种子库在生产实践及生态学理论上的意义和作用,国内外许多学者对种子库的研究十分重视。本文作者以青藏高原小嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 草甸为研究对象,对其种子库、种子雨的种类组成、种子数量、动态和物种多样性以及它们和地上植被的关系进行了分析,为高寒草甸生态系统生物多样性的保护以

收稿日期: 2001-12-25 接受日期: 2002-03-08

*中国科学院海北高寒草甸生态系统开放试验站基金课题和南通师范学院课题资助 Supported by the Experimental Station Fund of the Chinese Academy of Sciences and Nantong Normal College in Jingsu, China

**通讯作者 Corresponding author

及退化草地的恢复与重建、'黑土滩'的治理提供理论依据。

1 研究方法

1.1 方法

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放试验站地区进行。站区的地理环境和植被状况已有专文报道^[4,5]。

5月上旬(返青期),在小嵩草草甸植被较均匀、微地形差异较小的地段,采用样线法选点16个(4条样线,每条线上取点4个),每一样点相距3m,取样体积为10cm×10cm×10

cm(包括地上的枯枝落叶),将样土装入编号的纸袋中带回,分别泡在容器中使之尽量离散开,然后将混合物用水冲洗,通过两层筛子(上层孔径为2mm,下层孔径为0.5mm),再将过滤物分别收集在吸水纸上晾干,在5×的放大镜下将所有种子挑出,30℃恒温烘干保存。在枯黄期(9月底)再进行一次种子库的调查,方法同前。另外,在站区植物成熟过程中采集各种植物种子标本,并依此为根据对种子库中的种子进行分种鉴定并计数。

表1 小嵩草草甸种子库物种组成 (1.0m×1.0m×0.1m, N=16)

Tab 1 Species composition of seed bank in *Koreshia pygmaea* meadow (1.0m×1.0m×0.1m, N=16)

物种 Species	返青期种子数 No. of seeds in green up	枯黄期种子数 No. of seeds in withering	重要值* Importance value*
小嵩草 <i>Koreshia pygmaea</i>	1388 ±530.8	2583 ±1444.2	20.32
矮嵩草 <i>K. humilis</i>	200 ±112.2	483 ±125.3	2.51
黑褐苔草 <i>Carex atro-fusca</i>	450 ±211.3	633 ±256.7	2.07
洽草 <i>Koeleria oristata</i>	216 ±96.2	375 ±102.6	1.62
垂穗披针草 <i>Elymus nutans</i>	100 ±33.5	300 ±88.5	4.44
异针茅 <i>Stipa aliena</i>		117 ±61.7	8.22
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>		167 ±59.3	2.77
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	803 ±153.8	992 ±177.8	2.87
花苜蓿 <i>Trigonella ruthenica</i>	87 ±23.0	150 ±44.2	1.12
甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	150 ±49.9	310 ±193.5	-
黄花棘豆 <i>O. caerulea</i>	183 ±66.5	322 ±166.0	-
风毛菊 <i>Saussurea</i> spp.	1502 ±226.3	1074 ±244.5	8.87
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>	733 ±388.7	817 ±402.2	2.49
婆婆那 <i>Veronica eriogyna</i>	117 ±58.4	300 ±189.9	1.09
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	650 ±80.0	183 ±78.8	1.47
二裂委陵菜 <i>P. bifurca</i>	100 ±35.2	175 ±56.0	0.75
纯叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	317 ±161.1	450 ±167.2	1.62
长叶碱毛茛 <i>Halerpestes ruthenica</i>	667 ±274.5	716 ±310.5	1.39
麻花苳 <i>Gentiana straminea</i>	1083 ±675.2	1683 ±374.6	3.78
獐牙菜 <i>Swertia tetraptera</i>		250 ±126.2	1.47
湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	467 ±239.0	700 ±289.0	2.07
摩苓草 <i>Morina chinensis</i>	150 ±61.3	217 ±88.4	1.71
其它种 Other species	1187 ±404.8(3**)	817 ±245(2**)	47.55 (16**)
合计 Total	10550 ±2312.5(22**)	13815 ±5537.3(24**)	100(35**)

*重要值 = (相对密度 + 相对频度 + 相对高度 + 相对盖度 + 相对生物量) / 5

Importance value = (relative density + relative frequency + relative height + relative coverage + relative biomass) / 5

**物种数 No. of species

7月上旬在小嵩草草甸采用样线法选点16个,方法同上。每一样点放置一个内径为12.0cm的培养皿作为种子捕器(seed trap)。培养皿口与地面平齐。此后以15d为间隔,以样点为单位,分别收集种子捕器中的种子,到10月上旬止,依据种子标本对捕器中的种子进行分种鉴定和计数。

1.2 数据处理

将种子库的调查数据换算成1.0m×1.0m×0.1m体积上的种子数量,种子雨(seed rain)的调查数据换算成1m²面积上的种子数量,并依此计算其生物多样性和均匀度,多样性指数用Simpson指数(D):

$$D = 1 - P_i^2$$

式中 P_i 为第 i 个物种种子数占总种子数的比例。

均匀度的测定采用Pielou^[6]的均匀度指数:

$$J_s = D / (1 - 1/S)$$

式中 J_s 为均匀度指数, S 为种子库或种子雨的物种总数。

2 结果与分析

2.1 小嵩草草甸种子库动态

从表1可以看出,小嵩草草甸在枯黄期种子库主要由24种植物组成,分属9个科,平均单位体积(1.0m×1.0m×0.1m)有种子 $n_k = 13815$ 粒。其中单子叶植物占33.72%,建群种小嵩草的种子数占种子总数的18.70%。种子库中莎草科、龙

胆科、豆科植物占优势,分别占 26.78%、19.06%和 12.85%,其次是毛茛科(8.44%)和菊科(7.77%),其它科属(包括未鉴定出的 2 种植物,占种子总数的 5.91%)共占 25.1%。在返青期种子库 $n_t = 10\ 550$ 粒,物种组成与枯黄期的差异不大,共有 22 种植物种子出现,但各物种所占比例发生明显变化。单子叶植物所占比例为 22.32%,其中莎草科降至 19.32%,禾本科也由枯黄期的 6.94%降至 3%,建群种小嵩草种子降至 13.16%。在种子库的种属分布上与枯黄期的基本一致,仍是莎草科、龙胆科(14.7%)、菊科(14.24%)、豆科(12.94%)和毛茛科(9.32%)占绝对优势。在各科内部,种子数量也主要集中在 1~2 个种上,如莎草科的小嵩草、豆科的异叶米口袋、龙胆科的麻花苳等。从枯黄期到返青期这一过程中,禾本科和莎草科降幅较大,而在野外又极少发现这类植物的实生苗,尤其是小嵩草种子野外萌发率仅有 1%,他们种子数量的减少主要是由于各种动物的取食造成的。两次调查结果可以看出,由于小嵩草甸土壤含水量较低,且植毡较密,虽然经过漫长的冬季,种子库中除返青时部分种子萌发成幼苗和其他原因造成种子损失外,种子的存留率达到 76.37%,明显高于分布于同一地区平坦地段、土壤含水量较高的矮嵩草甸种子库种子的存留率(62.32%)^[7]。

2.2 小嵩草甸种子雨

小嵩草甸种子雨主要由 25 种植物组成,隶属 10 个科,种子密度 $n_r = 8\ 436.4\ m^{-2}$ (表 2)。在其物种组成上,单子叶植物占 46.52%,其中莎草科占 25.9%,禾本科为 20.62%。建群种小嵩草占 17.02%,优势比较明显。种子雨的科属分布主要集中于莎草科、禾本科和龙胆科(15.77%)、菊科(11.66%)以及豆科(9.01%)。小嵩草、异针茅(8.17%)、异叶米口袋(8.51%)、美丽风毛菊(8.99%)和麻花苳(7.26%)等物种的量远大于其他物种。在种子雨组成的时间分布上可以看出,种子散布主要集中于 9 月份,8 月 30 日~10 月 10 日的 3 次调查数占种子总数的 81.32%,尤其是 9 月 15 日的调查数就占到 34.3%,且仅有 3 种植物(小嵩草、异针茅和钝叶银莲花)的种子散布贯穿于整个调查期。从物候上分析,早熟的植物主要集中于禾本科和毛茛科,其他科相对较晚。

2.3 种子库与种子雨和地上植被的关系

通过表 1 和表 2 的比较分析,小嵩草甸种子库和种子雨在物种组成上有一定的相似性($r = 0.760\ 0$, $P < 0.01$),二者共有 19 个种,分别占种子库和种子雨物种总数的 82.61%和 90.48%。在科的层次上,二者分布有一定的差异,莎草科和龙胆科的优势都较明显,建群种小嵩草所占比例也都较大,但其他科的比例都有较大变化,禾本科在种子库中是小比例科,而在种子雨中的分布比例明显提高。

表 2 小嵩草甸种子雨的物种组成及动态 ($N = 16$)

Tab 2 Species composition and dynamics of seed rain in *Kobresia pygmaea* meadow ($N = 16$)

物种 Species	种子数 No. of seeds					合计 Total
	取样时间(日/月) Sampling time(date/month)					
	7/30	8/15	8/30	9/15	10/10	
小嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	83.2 ±42.1	257.2 ±186.7	568.1 ±305.3	401.0 ±228.5	126.5 ±85.6	1436.0
矮嵩草 <i>K. humilis</i>		36.0 ±19.8	82.3 ±42.6	67.6 ±26.9	14.6 ±12.3	200.5
黑褐苔草 <i>Carex atro-fusca</i>			133.9 ±56.7	162.8 ±45.5	252.6 ±102.6	549.3
洽草 <i>Koeleria oristata</i>		160.8 ±14.7	85.5 ±12.0	97.7 ±10.9		344.0
垂穗披针草 <i>Elymus nutans</i>	32.6 ±15.8	182.6 ±65.8	115.0 ±53.3	76.3 ±25.1		406.5
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	87.9 ±31.1	186.6 ±70.7	223.5 ±98.9	149.6 ±62.4	41.4 ±8.2	689.0
紫羊茅 <i>Festuca rubra</i>	55.3 ±20.5	65.2 ±26.7	31.0 ±19.4			151.5
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	85.7 ±20.6	25.8 ±5.5	35.9 ±10.0			147.4
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>			110.6 ±23.3	386.8 ±23.3	220.6 ±22.9	718.0
花苳苳 <i>Trigonella ruthenica</i>			27.8 ±5.7	14.1 ±4.2		41.9
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>			86.6 ±12.5	226.6 ±23.5	255.9 ±54.7	569.1
婆婆那 <i>Veronica eriogyna</i>			62.2 ±8.8	15.1 ±2.5	33.1 ±2.8	110.4
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>			33.3 ±6.1	70.0 ±17.2	54.4 ±17.0	157.7
二裂委陵菜 <i>P. bifurca</i>			20.2 ±3.8	63.3 ±5.8	76.1 ±23.1	159.6
钝叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	36.5 ±3.9	60.0 ±9.3	56.7 ±10.8	15.6 ±12.3	32.2 ±6.8	201.0
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	35.4 ±4.7	33.2 ±4.8				68.6
蒲公英 <i>Taraxacum</i> spp.	30.5 ±14.3	22.3 ±2.2				52.8
长叶碱毛茛 <i>Halerpestes ruthenica</i>	50.8 ±23.0	17.1 ±8.7				67.9
风毛菊 <i>Saussurea</i> spp.			110.0 ±10.5	410.9 ±54.4	237.3 ±106.7	758.2
柔软紫菀 <i>Aster flaccidusa</i>			56.6 ±15.2	68.1 ±19.0	47.7 ±28.6	172.4
麻花苳 <i>Gentiana straminea</i>			65.3 ±25.5	336.2 ±66.5	211.4 ±110.2	612.9
獐牙菜 <i>Swertia tetraptera</i>			32.7 ±7.3	52.3 ±9.7	44.5 ±5.7	129.5
湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>			80.9 ±6.9	109.3 ±12.5	56.5 ±9.9	246.7
线叶龙胆 <i>Gentiana farrer</i>				155.5 ±52.3	186.1 ±59.7	341.6
摩荇草 <i>Morina chinensis</i>		31.2 ±3.3	36.3 ±3.5	15.2 ±1.4	21.2 ±2.3	103.9
合计 Total	497.9	1078	2054.4	2894	1912.1	8436.4

表 3 小嵩草草甸种子库、种子雨和地上植被的多样性指数与均匀度指数

Tab 3 Species diversity index and evenness index of seed bank and seed rain and vegetation in *Kobresia pygmaea* meadow

	多样性指数 Diversity index	均匀度指数 Evenness index
种子库(返青期) Seed bank (green up)	0.9143	0.9624
种子库(枯黄期) Seed bank(withering)	0.9183	0.9602
种子雨 Seed rain	0.9201	0.9584
地上植被 Above ground vegetation	0.9318	0.9592

从表 3 可以看出,多样性指数有如下规律:地上植被 > 种子雨 > 枯黄期种子库 > 返青期种子库。均匀度指数却表现出近乎相反的趋势,物种数增加,多样性指数增大,但各物种间的种子数和重要值的分歧就有增大的可能,而随着时间的推移,许多种子或被动物取食或萌发,尤其是鸟类和啮齿类动物对莎草科、禾本科种子的取食而使种子库种子数大大减少,种间的种子数变异减小,导致均匀度指数增加。

3 讨论

种子雨的来源取决于各种植物的种子产量,种子雨的大小和降落格局又因植物的生物学特性和环境因素而异,有的植物种子雨在时间维上较短,而有的持续时间很长。在调查中就发现种子雨各物种在空间分布的特点,小嵩草等植株较矮,种子相对较重的植物,尽管所处环境风力较大,其种子散布的范围较小,主要集中于种源附近,每个种子捕器中的种子数量变异较大;而植株较高的禾草及其他杂草种子散布的距离相对较远,在每个种子捕器中的数量不多,但变异较小。这种现象也和地面植被的分布格局相关,小嵩草种群在水平格局上呈斑块状丛生,而其他植物的分布相对均匀得多。不同植物在自然环境中的生活史对策及其种子的生物、物理特性各有不同,包括繁殖策略、种子产量、种子大小、外部特征等,这些因素都直接影响植物种在地上植被、种子库和种子雨中的地位 and 比例,即各物种在地上植被、种子库和种子雨中的多度决定于它们的生活史,这也是长期进化的结果。因此,建群种小嵩草种子之所以在种子库和种子雨中占有较高比例,是与其生物学特性分不开的,包括种子的形态和结构、种群密度和分布格局,小嵩草每平方米种子产量 $n_p = 4\ 553.8$ 粒,但种子种皮较厚,野外萌发率较低,仅为 1% 左右^[8]。异针茅和垂穗披碱草等禾本科植物种子种皮薄、种子相对较大、营养丰富,易被动物取食,也易腐烂和萌发,所以尽管在种子雨中该类种子比例较高,但在种子库中的比例却较小,在繁殖策略上多采取营养繁殖形成分蘖芽为主,辅以有性繁殖形成实生苗。而麻花苣等植物主要依赖于有性繁殖传宗接代,它们的种子较小而数量较大,不易被动物取食而易被土壤所掩埋,所以尽管它们在天上植被中处于次要地位,但在种子库和种子雨中占有较高比例。由此可以看出,小嵩草等莎草科和禾本科植物在地上植被中的优势地位主要是依赖于营养繁殖来维持和巩固的,在其种群的延续上种子虽然也起一定的作用,但营养繁殖的作用更大,而在种子库中占较大比例的一年生或多年生次要种植物,在高寒生境中多采用的是有性繁殖或以有性繁殖为主、营养繁殖为辅的繁殖对策,主要依靠种子萌发和定居来完成种群的补充更新。

大多数种子库的研究都表明,其物种组成与地面植被的物种组成很少相似^[9,10],然而也有学者的研究结果表明,在多变环境或高水平种子捕食的条件下,二者的相似性达 40% ~ 60%,有的高达 80% ~ 95%^[11]。在本研究中,地上植被中有 43.24% 和 51.35% 的植物分别在返青期和枯黄期种子库中出现,这和其他对高寒生境植物群落种子库研究的结果基本一致(共有种比例为 27% ~ 45%)^[12]。另外有人总结 1990 年以前的文献后,提出在北极/高寒地带的植物群落中有 51 ± 6% 的植物种为种子库和地面植被所共有^[13]。高寒生境作为一个特殊地带,这里的植物群落中物种对该环境已经过长期适应,物种间经过长期的协同进化,所有的关系也达到了一种长期相对稳定的格局,这样所有的物种几乎都是“本地种”,“外来户”因难以适应高寒生境成为竞争劣势种而不能定居延续种群,所以土壤种子库与植被的物种组成相似性与其他生境相比有增大的趋势。

种子从脱落经种子雨到达地面进入种子库这一历程中,地上植被到种子雨这一过程物种多样性下降幅度较大,而种子雨到种子库以及种子库的自然变化过程(从枯黄期经过漫长冬季进入返青期)中物种多样性降低幅度较小。从地上植被直接到返青期种子库,物种多样性降低了 1.61%。因此可以认为,土壤种子库不仅是地上植被补充更新的源泉,还是维持植物物种多样性的一种机制。

References

- Sun SC(孙书存), Chen LZ(陈灵芝). Seed demography of *Quercus liaotungensis* in Dongling mountain region. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), 2000, **24**(2): 215 ~ 221
- Bigwood DW, Inouye DW. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology*, 1988, **69**(2): 497 ~ 507
- Chambers JC. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Can J Bot*, 1993, **71**: 471 ~ 485
- 杨福国. 海北高寒草甸生态系统定位站自然概况. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 1 ~ 8
- 周兴民. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 9 ~ 18
- Pielou EC. *Ecological Diversity*. New York: Wiley, 1975
- Deng ZF(邓自发), Zhou XM(周兴民), Wang QI(王启基). The studies of *Kobresia humilis* meadow in Qing - Zang Plateau. *Chin J Ecol*, (生态学杂志), 1997, **16**(5): 19 ~ 23
- Deng ZF(邓自发), Xie XL(谢晓玲), Zhou XM(周兴民). The study on reproductive ecology of *Kobresia pygmaea* population in alpine meadow. *Acta Bot Bor Occid Sin* (西北植物学报), 2002, **22**(2): 344 ~ 349
- Sudebilige H(苏德毕力格), Li YH(李永宏), Yong SP(雍世鹏), Sa R(萨仁). Germinable soil seed bank of *Artemisia frigida* grassland and its response to grazing. *Acta Ecol Sin*, 2000, **20**(1): 43 ~ 48
- Thompson K, Grime JP: Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats. *J Ecol*, 1979, **67**: 893 ~ 921
- Henderson CB. Spatial and temporal pattern in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *J Ecol*, 1988, **76**: 717 ~ 728
- Diemer M, Prock S. Estimates of alpine seed bank size in two central European and one Scandinavian subarctic plant communities. *Arc Alp Res*, 1993, **25**(3): 194 ~ 200
- McGraw JB. The role of buried viable seed in arctic and alpine plant community. In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL eds. *Ecology of Soil Seed Banks*. New York: Academic Press, 1989. 91 ~ 104