

普洱市周边地区 4 种土地利用类型土壤种子库特征*

李帅锋¹ 刘万德¹ 苏建荣^{1**} 张志钧¹ 刘庆云²

(¹中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650224; ²云南省普洱市林业科学研究所, 云南普洱 665000)

摘要 通过对云南普洱市周边地区次生季风常绿阔叶林、针阔混交林、人工更新形成的针叶林及茶园等 4 种土地利用类型的野外调查及土壤种子库的萌发实验, 探讨其土壤种子库的密度大小、物种丰富度和组成及与地上植被的关系。结果表明: 干扰强度与频度不同导致土地利用类型之间土壤种子库密度与物种丰富度存在较大差异, 土壤种子库密度大小顺序为: 针叶林(248.67±116.86)粒·m⁻²>针阔混交林(186.00±43.27)粒·m⁻²>次生季风常绿阔叶林(107.33±16.48)粒·m⁻²>茶园(51.67±10.17)粒·m⁻²; 茶园土壤种子库物种丰富度要显著低于其他类型。4 种土地利用类型土壤种子库生活型组成差异极显著, 主要以草本植物组成, 以菊科与禾本科占优势; 针阔混交林的草本植物种子密度最多, 非森林的原生物种是草本植物的主要组成; 针叶林外来物种的种子密度要显著高于其他类型, 紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)是其主要组成。土壤种子库与地上植被的相似性系数较低, 其大小顺序为: 次生季风常绿阔叶林(0.175)<针阔混交林(0.176)<针叶林(0.215)。

关键词 土壤种子库; 植物功能型; 次生演替; 季风常绿阔叶林; 针阔混交林; 针叶林; 茶园
中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2012)3-0569-08

Soil seed bank characteristics of four land use types in the surrounding areas of Pu'er City, Yunnan Province of Southwest China. LI Shuai-feng¹, LIU Wan-de¹, SU Jian-rong^{1**}, ZHANG Zhi-jun¹, LIU Qing-yun² (¹Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China; ²Forestry Research Institute of Pu'er Municipality, Pu'er 665000, Yunnan, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(3): 569-576.

Abstract: Based on the field survey data and the germination experiment of the soil seed banks of four land use types (secondary monsoon broad-leaved evergreen forest, coniferous and broad-leaved mixed forest, coniferous forest formed after human-assisted natural regeneration, and *Camellia sinensis* var. *assamica* plantation) in the surrounding areas of Pu'er City, this paper studied the soil seed bank density, its species richness and composition, and its relationships with aboveground vegetations of the four land use types. There existed greater differences in the soil seed bank density and its species richness and composition among the four land use types, due to the different disturbance intensity and frequency. The soil seed bank density was the highest in coniferous forest formed after human-assisted natural regeneration (248.67±116.86 seeds·m⁻²), followed by in coniferous and broad-leaved mixed forest (186.00±43.27 seeds·m⁻²), secondary monsoon broad-leaved evergreen forest (107.33±16.48 seeds·m⁻²), and *C. sinensis* var. *assamica* plantation (51.67±10.17 seeds·m⁻²). The species richness of the soil seed bank in *C. sinensis* var. *assamica* plantation was significantly lower than that in other land use types. There also existed significant differences in the life forms of the soil seed banks among the four land use types. Herbaceous plants, especially Poaceae and Compositae, dominated the soil seed banks. Coniferous and broad-leaved mixed forest had the highest proportion of herbaceous plants (mostly native plants) in its soil seed bank, while coniferous forest had the highest proportion of non-native herbaceous plants (mainly *Eupatorium adenophorum*) in its soil seed bank.

* 中国林科院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2008001, riricaf201002M)资助。

** 通讯作者 E-mail: jianrongsu@vip.sina.com

收稿日期: 2011-09-09 接受日期: 2011-11-30

The similarity coefficient of the species composition between soil seed bank and aboveground vegetation was relatively low, and was the highest in coniferous forest formed after human-assisted natural regeneration (0.215), followed by in coniferous and broad-leaved mixed forest (0.176) and secondary monsoon broad-leaved evergreen forest (0.175).

Key words: soil seed bank; plant functional type; secondary succession; monsoon broad-leaved evergreen forest; coniferous and broad-leaved mixed forest; coniferous forest; *Camellia sinensis* var. *assamica* plantation.

随着20世纪人口快速增长导致资源和农业土地需求的增加(Tilman, 2001), 大面积原始森林被采伐和火烧(Laurance *et al.*, 2001), 或者转换成农业用地, 人类活动正逐渐改变着全球的景观, 土地利用方式的改变使生态环境逐渐恶化(Foley *et al.*, 2005)。不合理的土地利用也加剧了我国森林资源的退化(Li, 2004), 出现了不同程度的退化生态系统。退化森林的次生演替过程正成为恢复生态研究重要方向, 随着人类对生态系统理解的不断加深, 土壤种子库的研究日益受到重视, 土壤种子库在次生演替过程中的变化成为森林恢复生态学研究的重要内容(Looney & Gibson, 1995; Decocq *et al.*, 2004)。土壤种子库是存在于土壤上层凋落物和土壤中全部存活种子的综合, 可以反映群落现在和将来的特点(Cox & Allen, 2008), 目前已成为研究植物群落物种多样性及其演替动态的重要方法(Butler & Chazdon, 1998; Bossuyt *et al.*, 2002)。森林地上植被的种子雨是土壤种子库的主要来源, 二者关系十分紧密(Egawa *et al.*, 2009), 不同土地利用类型土壤种子库的物种组成也反映了地上植被的演替进展(李生等, 2008)。人类土地利用活动促进了外来植物的入侵, 其在土壤种子库的所占的比重能揭示外来植物入侵对景观格局改变的影响, 因而, 成为入侵生态学研究的重要方向之一(党伟光等, 2008; 唐樱殷和沈有信, 2011)。

在云南热带亚热带区域, 季节雨林与该植被遭破坏形成的次生植被土壤种子库已开展大量研究(曹敏等, 1997; 唐勇等, 1999, 2000; Tang *et al.*, 2006; Lin & Cao, 2009), 而该区域的季风常绿阔叶林及其遭破坏形成的土地利用类型土壤种子库的全面和深入研究还未见报道。季风常绿阔叶林是我国最复杂、生产力最高、生物多样性最丰富的地带性植被类型之一, 对保护环境、维持全球性碳循环的平衡和人类的持续发展等具有极重要的作用(王志高等, 2008)。普洱市是云南省季风常绿阔叶林主要分布地区, 大规模发展热带经济作物和经济林导致

季风常绿阔叶林的类型和数量减少, 取而代之的是大面积处于不同退化程度的次生植被、人工林与茶园(*Camellia sinensis* var. *assamica* plantation)等土地利用类型。本文通过对普洱地区不同土地利用类型土壤种子库的基本特征、外来物种对土壤种子库的入侵情况及与地上植被关系研究, 来评估普洱地区主要土地利用类型受干扰程度、恢复潜力以及对保护生物多样性的影响, 以期对森林生态系统的管理和植被恢复提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究区域位于云南省中南部普洱市翠云区所辖梅子湖林区、信房水库林区、曼歇坝的林区与茶园, 地理位置为22°41'N—22°45'N, 100°56'E—100°57'E, 海拔1200~1600 m。该区域处于滇南热带与南亚热带的过渡位置, 气候主要受印度洋西南季风暖湿气流影响, 属南亚热带高原季风气候, 形成夏秋季多雨, 冬春季干旱, 干湿季分明。该地区年平均气温17.7℃, 年日照时数2122.9 h, ≥10℃的积温为6353.5℃, 年均降雨量1547.6 mm, 但分布不均, 5—10月为雨季, 占全年降雨量的87.3%, 年平均蒸发量1590 mm, 相对湿度82%。森林地带性土壤为赤红壤。

有林地和茶园是普洱周边主要土地利用类型。研究区域有林地主要为次生季风常绿阔叶林、针阔混交林及针叶林, 针阔混交林与针叶林分别是季风常绿阔叶林自然与人工恢复形成的森林类型, 生态外貌与优势物种组成为划分森林类型的主要依据; 茶园亦主要为次生季风常绿阔叶林改造而成。次生季风常绿阔叶林群落外貌呈团簇状, 由常绿壳斗科(Fagaceae)与樟科(Lauraceae)等阔叶树种组成, 乔木层主要组成物种为短刺栲(*Castanopsis echidnocarpa*)、华南石栎(*Lithocarpus fenestratus*)、红木荷(*Schima wallichii*)、粗壮润楠(*Machilus robusta*)、隐距越桔(*Vaccinium exaristatum*)等; 灌木层主要组成

物种为短刺栲等乔木幼树占优势;草本层主要组成物种有毛果珍珠茅(*Scleria levis*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)、芒萁(*Dicranopteris pedata*)等。针阔混交林中主要优势物种为思茅松,同时与短刺栲、红木荷、小果栲(*Castanopsis fleuryi*)、刺栲(*C. hystrix*)等常绿阔叶树种成为群落的主要物种组成,占据群落的中上层,使群落外貌易与针叶林区分;灌木层主要组成物种以乔木幼苗为主;草本层主要组成物种有芒萁、毛果珍珠茅等;藤本植物主要是菝葜(*Smilax* spp.)、来江藤(*Brandisia hancei*)等。针叶林是当地主要的人工林,从群落外貌看森林中思茅松的优势十分明显,同时林中伴生物种有短刺栲、红木荷、中平树(*Macaranga denticulata*)、红皮水锦树(*Wendlandia tinctoria* subsp. *intermedia*)等;灌木层主要组成物种乔木幼苗,如短刺栲等,真正的灌木种类有展枝斑鸠菊(*Vernonia extensa*)、梯脉紫金牛(*Ardisia scalarinervis*)、多花野牡丹(*Melastoma polyanthum*)、粗叶榕(*Ficus hirta*)等;草本层以飞机草(*Eupatorium odoratum*)占优势。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 根据土地利用类型不同划分 4 种: I) 次生季风常绿阔叶林林地。样地为森林砍伐后自然恢复 30 年; II) 针阔混交林林地。样地为森林砍伐自然恢复 30 年; III) 针叶林林地。样地为次生林改造人工林,林龄有 15 年; IV) 茶园。样地为 15 年前次生林改造而成,已开始茶叶生产活动。在海拔 1200~1400 m 内立地条件相似的地段,针对有林地采用典型取样法设置样地进行植被调查,对次生季风常绿阔叶林林地、针阔混交林林地及针叶林林地设置重复样地 3 个,共计样地 9 个,每个样地面积为 900 m²,在样地内设置 36 个 5 m×5 m 乔木样方,18 个 1 m×1 m 草本样方,调查内容:对样地内高度≥1.3 m 的所有木本植物,记录其物种名称、胸径、树高和物候等;草本样方记录种类、高度、盖度和株数。由于茶园地上植被已遭到破坏,故未进行地上植被调查。

1.2.2 土壤种子库取样 在原来植被调查样地的基础上对 4 种土地利用类型进行土壤种子库的采集。在各样地中心及四角选取 5 组土壤种子库的取样点,每组土壤面积为 10 cm×20 cm,由 0~2 cm 层、2~5 cm 层与 5~10 cm 层组成,每个土地利用类型取 5 组、15 个土样,分 3 次重复共计 45 份,不清除土壤表层的凋落物。分别装入透气良好的布

袋,带回温室以备萌发实验。

1.2.3 温室萌发实验 室内萌发实验点在普洱市林业科学研究所的智能温室内进行。首先将土样过筛去除杂物后土样进行萌发实验,适时浇水保持土壤湿润。定期观察、记录种子萌发状况。对能鉴定的幼苗进行种类鉴定,计数后清楚;对暂时不能鉴定的幼苗进行标记后移植,直到幼苗长大能鉴定时为止,萌发时间持续 8 个月。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值

土壤种子库重要值=(相对多度+相对频度)/2

相对多度=(某种的多度/所有种的多度之和)×100

相对频度=(某种的频度/所有种的频度之和)×100

1.3.2 物种多样性指数 土壤种子库物种多样性采用丰富度指数(即物种数)、Shannon 指数和 Pielou 均匀度指数(李生等,2008):

$$\text{Shannon 指数: } H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

$$\text{Pielou 均匀度指数: } E = H / \ln S$$

式中: S 为土壤种子库的物种总数; P_i 为样地中属于 i 种的所有个体占总个体数的比例。

1.3.3 功能型划分 将土壤种子库中的物种的生活型划为乔木、灌木、藤本植物及草本植物 5 个类型,同时将草本植物划为森林的原生物种、非森林的原生物种与外来物种,本文中森林的原生物种主要指自然存在于森林环境的草本植物,非森林的原生物种主要指在自然存在于森林环境外的草本植物,外来物种主要指从由于各种原因被引入当地的草本植物,尤其是入侵物种。

1.3.4 土壤种子库与地上植被相似性 相似性系数用 Sørensen 指数: $CC = 2C / (a + b)$, 式中, CC 为 Sørensen 指数; C 为土壤种子库与地上植被皆出现的物种数; a 和 b 分别对应于土壤种子库与地上植被出现的物种数。

1.4 数据处理

针对土壤种子库的密度、物种丰富度、生物多样性指数与生活型进行单因素方差分析(one-way ANOVA)的方法检验和最小显著差异法(LSD)。进行方差分析之前,对土壤种子库密度数据进行对数转换。4 种类型土壤种子库不同生活型的差异性用卡方检验。文中所有数据均在 SPSS 17.0 中完成,显著度水平为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 土壤种子库密度与物种丰富度

实验中共萌发出幼苗 1781 株, 分属 37 科 79 属 97 种。4 种土地利用类型土壤种子库密度及物种丰富度如表 1 所示, 其中总密度大小顺序为: 针叶林林

地 (248.67 ± 116.86) 粒 \cdot m^{-2} > 针阔混交林林地 (186 ± 43.27) 粒 \cdot m^{-2} > 次生季风常绿阔叶林林地 (107.33 ± 16.48) 粒 \cdot m^{-2} > 茶园 (51.67 ± 10.17) 粒 \cdot m^{-2} 。针叶林林地 0~2 cm 土层的土壤种子库密度要显著大于 5~10 cm 的土层, 其他类型各层之间土壤种子库密度无显著差异。

表 1 4 种土地利用类型土壤种子库种子密度与物种多样性

Table 1 Seed density and species richness of soil seed bank in four land use types

类型	土层 (cm)	土地利用类型			
		I	II	III	IV
土壤种子库密度 (粒 \cdot m^{-2})	0~2	24.00 \pm 1.53 a	77.67 \pm 22.59 a	164 \pm 85.65 a	20 \pm 3.51 a
	2~5	40.33 \pm 3.84 a	59 \pm 10.21 a	62.33 \pm 25.44 ab	9 \pm 1.15 a
	5~10	43 \pm 18.33 a	49.33 \pm 10.59 a	22.33 \pm 6.36 b	22.67 \pm 6.98 a
	合计	107.33 \pm 16.48 ab	186 \pm 43.27 a	248.67 \pm 116.86 a	51.67 \pm 10.17 b
物种丰富度	0~2	13.33 \pm 2.3 a	26 \pm 2 a	25 \pm 7 a	7.33 \pm 1.2 a
	2~5	16.67 \pm 1.86 a	21 \pm 2.08 ab	14.33 \pm 2.19 ab	4.67 \pm 0.67 a
	5~10	13 \pm 4.04 a	13.33 \pm 0.67 b	9.67 \pm 1.2 b	7.33 \pm 0.67 a
	合计	28.67 \pm 1.86 a	39.33 \pm 2.33 a	31 \pm 6 a	11.67 \pm 1.86 b
Shannon 指数		2.85 \pm 0.05 ac	2.99 \pm 0.12 a	2.46 \pm 0.1 bc	2.06 \pm 0.18 c
Pielou 指数		0.85 \pm 0.02 a	0.81 \pm 0.02 ab	0.73 \pm 0.06 b	0.85 \pm 0.02 ab

I 次生季风常绿阔叶林林地; II 针阔混交林林地; III 针叶林林地; IV 茶园。下同; 同行数据(种子密度和丰富度分层同列数据)中相同字母的数据差异不显著($P < 0.05$)。

表 2 4 种土地利用类型土壤种子库主要物种组成及重要值

Table 2 Main species composition and abundance of soil seed bank in four land use types

物种	I		II		III		IV		生活型
	多度	重要值	多度	重要值	多度	重要值	多度	重要值	
包疮叶 <i>Maesa indica</i>	38	7.06	28	3.78	-	-	-	-	灌木
毛果珍珠茅 <i>Scleria levis</i>	30	6.40	-	-	47	4.76	7	5.12	草本
野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i>	27	5.94	21	3.15	30	3.62	27	13.00	草本
棕叶芦 <i>Thysanolaena maxima</i>	21	5.01	11	2.26	35	3.96	-	-	草本
糙叶水锦树 <i>Wendlandia scabra</i>	12	3.61	-	-	-	-	-	-	乔木
臭灵丹 <i>Laggera pterodonta</i>	14	3.34	-	-	-	-	-	-	草本
粗叶榕 <i>Ficus hirta</i>	13	3.18	-	-	-	-	-	-	灌木
多花野牡丹 <i>Melastoma polyanthum</i>	12	3.03	33	4.23	46	4.70	2	2.07	灌木
短刺栲 <i>Castanopsis echidnocarpa</i>	12	3.03	-	-	-	-	-	-	乔木
飞机草 <i>Eupatorium odoratum</i>	11	2.87	-	-	10	2.28	-	-	草本
刚莠竹 <i>Microstegium ciliatum</i>	10	2.72	20	3.06	79	6.91	4	4.15	草本
霍香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	7	2.25	-	-	-	-	18	8.66	草本
鸡嗉子榕 <i>Ficus semicordata</i>	6	2.09	12	2.35	7	2.08	-	-	乔木
金毛耳草 <i>Hedyotis chrysotricha</i>	5	1.94	-	-	-	-	-	-	草本
柳叶地胆 <i>Sonerila epilobioides</i>	-	-	61	6.74	10	2.28	-	-	草本
岗稔 <i>Eurya groffii</i>	-	-	51	5.84	-	-	-	-	乔木
柱穗醉鱼草 <i>Buddleja cylindrostachya</i>	-	-	29	3.87	14	2.55	2	3.50	灌木
白花蛇舌草 <i>Hedyotis diffusa</i>	-	-	35	3.56	172	12.60	-	-	草本
薄叶新耳草 <i>Neanotis hirsuta</i>	-	-	22	3.24	-	-	-	-	草本
紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i>	-	-	17	2.79	149	11.60	3	3.82	草本
心叶稷 <i>Panicum notatum</i>	-	-	15	2.62	-	-	-	-	草本
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	-	-	6	1.81	-	-	3	2.40	草本
遍地金 <i>Hypericum wightianum</i>	-	-	-	-	12	2.42	-	-	草本
大将军 <i>Lobelia clavata</i>	-	-	-	-	15	2.08	-	-	草本
双穗雀稗 <i>Paspalum paspalodes</i>	-	-	-	-	15	2.08	-	-	草本
紫马唐 <i>Digitaria violascens</i>	-	-	-	-	-	-	20	9.31	草本
皱叶狗尾草 <i>Setaria plicata</i>	-	-	-	-	-	-	18	7.24	草本
白酒草 <i>Conyza japonica</i>	-	-	-	-	-	-	8	6.87	草本
宽叶母草 <i>Lindernia nummularifolia</i>	-	-	-	-	-	-	13	5.62	草本
疏穗莎草 <i>Cyperus distans</i>	-	-	-	-	-	-	11	4.98	草本
狭叶红紫珠 <i>Callicarpa rubella</i>	-	-	-	-	-	-	5	3.04	草本
圆果雀稗 <i>Paspalum orbiculare</i>	-	-	-	-	-	-	3	2.40	灌木
其他	123	44.83	102	40.92	91	33.52	11	17.83	

茶园中土壤种子库物种丰富度要显著低于其他3种类型,其他3种类型之间无显著差异,针阔混交林与针叶林林地0~2 cm的土层中土壤种子库物种丰富度要显著高于5~10 cm的土层,次生季风常绿阔叶林林地与茶园土壤种子库物种丰富度在3个土层之间无显著差异;针阔混交林林地的 Shannon 指数显著高于针叶林林地和茶园;次生季风常绿阔叶林林地中 Pielou 指数要显著高于针叶林林地。

2.2 土壤种子库物种组成

4种土地利用类型土壤种子库中萌发的主要物种多度与重要值如表2所示,次生季风常绿阔叶林林地土壤种子库的主要组成科为禾本科(Poaceae)(10种)、菊科(Compositae)(9种)、茜草科(Rubiaceae)(7种);针阔混交林林地的主要组成科为禾本科(15种)、菊科(14种)、茜草科(7种);针叶林林地的主要组成科为禾本科(13种)、菊科(9种);茶园的主要组成科为菊科(8种)、禾本科(5种)。

由表2可知,包疮叶(*Maesa indica*)、毛果珍珠茅及野苘蒿(*Crassocephalum crepidioides*)为次生季风常绿阔叶林林地土壤种子库的主要组成物种,同时季风常绿阔叶林优势物种短刺栲也仅在该类型中出现;柳叶地胆(*Sonerila epilobioides*)、岗桉(*Eurya*

groffii)及多花野牡丹是针阔混交林林地土壤种子库的主要组成物种;白花蛇舌草(*Hedyotis diffusa*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)及刚莠竹(*Microstegium ciliatum*)是针叶林林地土壤种子库的主要组成物种;野苘蒿、紫马唐(*Digitaria violascens*)及藿香蓟(*Ageratum conyzoides*)是茶园土壤种子库中的主要组成物种。

2.3 土壤种子库功能型

土壤种子库物种组成不同生活型密度在4种土地利用类型中差异极显著($\chi^2 = 280.96, df = 9, P < 0.001$),草本植物是土壤种子库的主要成分,次生季风常绿阔叶林林地、针阔混交林林地、针叶林林地与茶园草本植物分别占全部萌发幼苗的49.8%、67.7%、87.4%与92.2%。由图1可见,茶园土壤种子库中草本植物的密度与物种丰富度要显著低于其他类型;针阔混交林林地中乔木的种子密度要显著高于其他类型,其物种丰富度与次生季风常绿阔叶林林地之间无显著差异,而显著高于针叶林林地和茶园;针阔混交林林地与针叶林林地灌木种子密度要显著大于其他2种类型;藤本植物的密度在4种类型之间无显著差异。

4种类型土壤种子库中不同类型的草本植物密

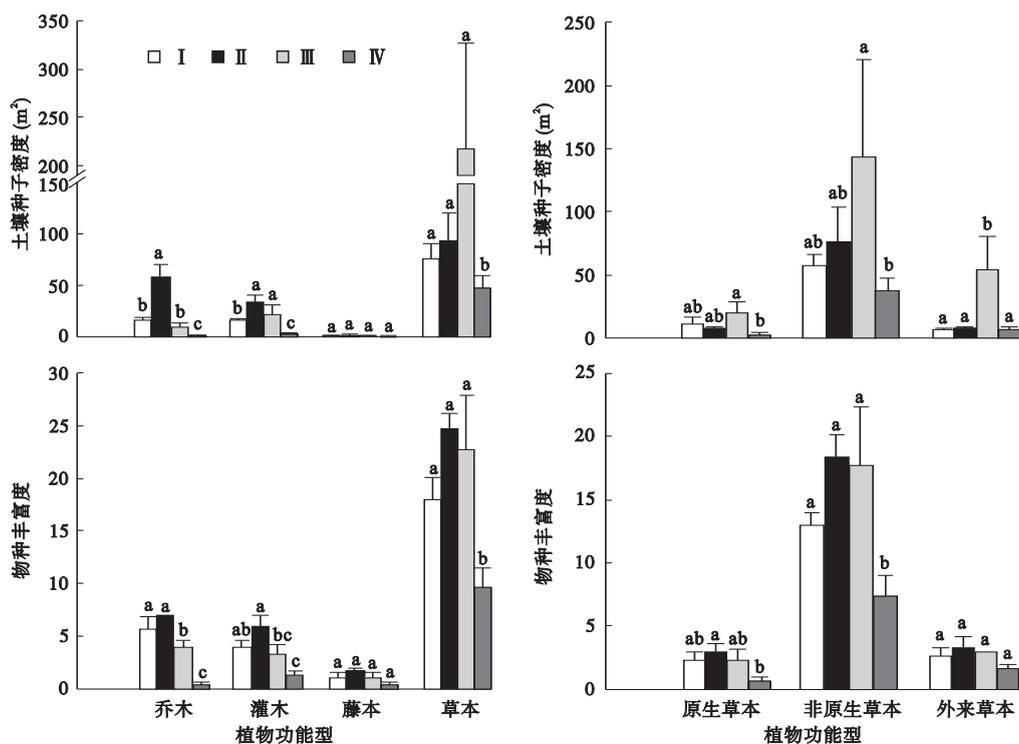


图1 4种土地利用类型土壤种子库生活型与不同草本植物密度及物种丰富度

Fig. 1 Density and species richness of life form and different herbaceous plants of soil seed bank in four land-use types

柱状图顶部字母的不同表示存在显著性差异($P < 0.05$)。

度之间差异极显著($\chi^2 = 63.16, df = 9, P < 0.001$),非森林的原生物种是草本植物的主要成分。土壤种子库中外来物种组成主要以菊科植物为主,次生季风常绿阔叶林林地、针阔混交林林地、针叶林林地及茶园分别有4、6、4及3种,入侵物种紫茎泽兰是土壤种子库中主要的外来物种。根据图1所示,针叶林林地的外来物种的密度显著高于其他3种类型,其中萌发紫茎泽兰幼苗多度达149株。

2.4 土壤种子库与地上植被的关系

土壤种子库和地上植被的关系对评估土壤种子库对植被的潜在更新能力十分重要。4种土地利用类型土壤种子库与地上植被的相似性系数大小排序为:次生季风常绿阔叶林(0.175) < 针阔混交林(0.176) < 人工林(0.215),显示随着土地利用强度的加强,相似性系数呈增加趋势,更能反映地上植被的物种组成。

3 讨论

3.1 土壤种子库密度变化

4种土地利用类型土壤种子库密度变化差异较大,受干扰的群落土壤种子库与地上植被相似性要大于未干扰的样地(Chang *et al.*, 2001)。针叶林林地土壤种子库密度最大,且多集中在土壤表层,这是因为针叶林是在次生季风常绿阔叶林基础上人工更新而成,由于造林时期干扰强度大,大量喜光植物在群落内定居,为土壤种子库提供了充足的种子来源;同时由于大量森林边缘和干扰生境的物种经常能够出现在森林土壤种子库中(Bossuyt *et al.*, 2002),在土壤中萌发并逐渐累积,尤其是入侵性很强的种子(Lin & Cao, 2009),因而有大量种子扩散至针叶林中。同时针叶林林相整齐,森林高度较低,允许更多的风力传播的种子在土壤中累积(Looney & Gibson, 1995; Dalling *et al.*, 1998),包含更丰富的种类组成和种子密度(Yu *et al.*, 2008);同样的原因,针阔混交林林地土壤种子库密度与物种丰富度与针叶林林地之间无显著差异,也体现出干扰对土壤种子库密度及物种组成的影响,在西双版纳热带雨林土壤种子库研究中亦表明干扰和森林片段化可以增加土壤种子库的储量(曹敏等, 1997; Tang *et al.*, 2006)。与此对应的是,在次生季风常绿阔叶林转变为茶园时,干扰强度同样大,然而茶园土壤种子库密度和物种丰富度均为最少,这主要与茶园的干扰频度有关,普洱地区茶园的采茶活动每年要持续8个月之久,

频繁的人为干扰及精细管理使茶园地表极少有其他植物,同时损害大量扩散到茶园的种子,使其不易在土壤中存活定居。

在普洱地区,针叶林与针阔混交林通过人工与自然2种恢复方式有逐步演变成次生季风常绿阔叶林的趋势,可以看作是当地森林次生演替的3个阶段,研究表明,3种土地利用类型土壤种子库密度随着次生演替的进行而逐渐减少,与西双版纳热带森林的研究相似(曹敏等, 1997)。次生季风常绿阔叶林土壤种子库密度在3个阶段中最低,这是因为森林恢复影响到土壤种子库大小(Godefroid *et al.*, 2006),一方面,次生演替后期对种子的存活影响较大,因为群落的内部环境使先锋物种在森林土壤中不易存活(唐勇等, 1999),次生季风常绿阔叶林相对于针叶林与针阔混交林而言,其森林郁闭程度通过减少径流,增加渗流与增加蒸腾作用的水分流失与光照数量的影响,可以显著改善林内土壤的温度和湿度状况(Godefroid *et al.*, 2006),使一部分种子易于遭受真菌感染、动物捕食而损失,难以萌发;另一方面,次生演替不同阶段种子补给不同,本研究中土壤种子库与地上植被的相似性系数在次生演替的过程均较低,事实上,地上植被并不能真正反映出土壤种子的构成(Chaideftou *et al.*, 2009),原因在于群落优势物种多为中生或耐荫树种,而耐荫树种的种子很难在土壤中持续存活(Bossuyt *et al.*, 2002),林下耐荫物种常常产生少量相对短寿命的种子(Zobel *et al.*, 2007),这些物种的种子不易在土壤中累积,同时非森林的外部植物的种子很难扩散存活在次生季风常绿阔叶林中。

3.2 土壤种子库功能型与物种组成变化

在4种土地利用类型土壤种子库的生活型组成上,草本植物在数量上明显占有优势。草本植物种子的特点是通常较小,产量也高,到达合适地点的概率更高(Pearson *et al.*, 2002),同时在土壤中存活的时间也长,因此,经常成为土壤种子库的主要组成部分。如菊科和禾本科植物成为土壤种子库的主要物种,种子扩散方式发挥了重要作用(Howe *et al.*, 2010),菊科植物种子的风力传播方式容易扩散在不同群落类型的土壤中并累积,而禾本科植物多是杂草类植物,而杂草类物种往往是土壤种子库的主要来源(Halpern *et al.*, 1999),由于其具有很强的竞争性,在土壤中易持久存活,此类种子在演替的不同阶段均有出现(Marcante *et al.*, 2009),因此,成为不

同土地利用类型中土壤种子库的常见物种。茶园的土壤种子库中密度显著小于其他土地利用类型,但是其草本植物占土壤种子库组成的比例却是最高,以往的研究亦表明土地利用强度越强,草本植物所占比例越多(杨小波等,1999);茶园中1年生草本植物野茼蒿与藿香蓟在土壤种子库中出现较多,主要是由于这2个物种在茶园周围广泛分布,每年都有充足的种源,借助风力传播易于扩散茶园的土层中。针阔混交林林地土壤种子库中乔木密度要显著高于其他土地利用类型,其中主要由于阳生物种红皮水锦树与岗稔的种子补给差异造成的,这2个物种在次生演替的初期最为常见,在针阔混交林中已成大树,能够补充种子,而在针叶林中,由于灌木和草本植物与乔木幼苗地上地下的竞争作用可以抑制这些乔木幼苗的生长(Guariguata & Ostertag,2001),因而种子的补充主要靠森林外部。

在4种土地利用类型不同类型的草本植物上,针叶林土壤种子库中外来植物要显著高于其他类型,Halpern等(1999)在研究针叶林土壤种子库时亦表明,人工林更有利于外来物种在土层中定居。紫茎泽兰成为外来物种的主要组成,为我国主要外来入侵植物之一,这是由于紫茎泽兰种子繁殖量大、籽粒微小并带有纤毛的特征,在风力、交通工具及河流等媒介作用得以快速发展,然而针叶林的草本层中优势物种为外来入侵物种飞机草,却在土壤种子库中出现较少,其原因应进一步进行研究。紫茎泽兰可以在土壤中保持较大且有持久性的土壤种子库(沈有信和刘文耀,2004),因此,一旦植被遭到破坏,将对其植被的恢复与重建将形成潜在的危害。从土壤种子库中外来物种密度的变化可以看出,不同土地利用类型对入侵植物抵御强度的差异,针叶林最易入侵,次生季风常绿阔叶林的抵御能力最强,这是由于紫茎泽兰生长的最佳光照以全光照50%~80%为佳,遮荫对其成苗生长有明显的抑制作用(唐樱殷和沈有信,2011),次生季风常绿阔叶林与针阔混交林由于光照少从而限制外来物种扩散,同时森林演替的发展与林冠的重叠郁闭使这些草本种类逐步失去其优势地位,甚至最终从土壤种子库中消失(曹敏等,1997),因而紫茎泽兰在其土壤种子库密度最小甚至没有出现,而茶园由于人类的精细劳作有力的遏制了外来物种的侵入。由此看来,外来物种尤其是入侵物种对不同土地利用类型的影响存在着较大差异,因而,在森林的不同利用方

式中应考虑到土壤中外来物种对经营目标的影响,从而充分发挥森林的服务价值。

参考文献

- 曹敏,唐勇,张建侯,等.1997.西双版纳热带森林的土壤种子库储量及优势成分.云南植物研究,19(2):177-183.
- 党伟光,高贤明,王瑾芳,等.2008.茎泽兰入侵地区土壤种子库特征.生物多样性,16(2):126-132.
- 李生,姚小华,任华东,等.2008.黔中石漠化地区不同土地利用类型土壤种子库特征.生态学报,28(9):4602-4608.
- 沈有信,刘文耀.2004.长久性紫茎泽兰土壤种子库.植物生态学报,28(6):768-772.
- 唐勇,曹敏,盛才余.2000.西双版纳热带森林土壤种子库的季节变化.广西植物,20(4):371-376.
- 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.应用生态学报,10(3):279-282.
- 唐樱殷,沈有信.2011.云南南部和中部地区公路旁紫茎泽兰土壤种子库分布格局.生态学报,31(12):3368-3375.
- 王志高,叶文辉,曹洪麟,等.2008.鼎湖山季风常绿阔叶林物种多样性指数空间分布特征.生物多样性,16(5):454-461.
- 杨小波,陈明智,吴庆书.1999.热带地区不同土地利用系统土壤种子库的研究.土壤学报,36(3):327-333.
- Bossuyt B, Heyn M, Hermy M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: Consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecology*, 162: 33-48.
- Butler BJ, Chazdon RL. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica*, 30: 214-222.
- Chaideftou E, Thanos CA, Bergmeier E, et al. 2009. Seed bank composition and above-ground vegetation in response to grazing in sub-Mediterranean oak forests (NW Greece). *Plant Ecology*, 201: 255-265.
- Chang ER, Jefferies RL, Carleton TJ. 2001. Relationship between vegetation and soil seed banks in an arctic coastal marsh. *Journal of Ecology*, 89: 367-384.
- Cox RD, Allen EB. 2008. Composition of soil seed banks in southern California coastal sage scrub and adjacent exotic grassland. *Plant Ecology*, 198: 37-46.
- Dalling JW, Swaine MD, Garwood NC. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79: 564-578.
- Decocq G, Valentin B, Toussaint B, et al. 2004. Soil seed bank composition and diversity in a managed temperate deciduous forest. *Biodiversity and Conservation*, 13: 2845-2509.
- Egawa C, Koyama A, Tsuyuzaki S. 2009. Relationships between the developments of seedbank, standing vegetation

- and litter in a post-mined peatland. *Plant Ecology*, **203**: 217–288.
- Foley JA, Defries R, Asner GP, *et al.* 2005. Global consequences of land use. *Science*, **309**: 570–574.
- Godefroid S, Phartyal SS, Koedam N. 2006. Depth distribution and composition of seed banks under different tree layers in a managed temperate forest ecosystem. *Acta Oecologica*, **29**: 283–292.
- Guariguata MR, Ostertag R. 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, **148**: 185–206.
- Halpern CB, Evans SA, Nielson S. 1999. Soil seed banks in young, closed-canopy forests of the Olympic Peninsula, Washington: Potential contributions to understory reinitiation. *Canadian Journal of Botany*, **77**: 922–935.
- Howe HF, Urincho-Pantaleon Y, de la Peña-Domene M, *et al.* 2010. Early seed fall and seedling emergence: Precursors to tropical restoration. *Oecologia*, **164**: 731–740.
- Laurance WF, Pérez-Salicrup D, Delamônica P, *et al.* 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*, **82**: 105–116.
- Li WH. 2004. Degradation and restoration of forest ecosystems in China. *Forest Ecology and Management*, **201**: 33–41.
- Lin L, Cao M. 2009. Edge effects on soil seed banks and understory vegetation in subtropical and tropical forests in Yunnan, SW China. *Forest Ecology and Management*, **257**: 1344–1352.
- Looney PB, Gibson DJ. 1995. The relationship between the soil seed bank and above-ground vegetation of a coastal barrier island. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 825–836.
- Marcante S, Schwienbacher E, Erschbamer B. 2009. Genesis of a soil seed bank on a primary succession in the Central Alps (Ötztal, Austria). *Flora*, **204**: 434–444.
- Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, *et al.* 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, **83**: 2798–2807.
- Tang Y, Cao M, Fu XH. 2006. Soil seedbank in a dipterocarp rain forest in Xishuangbanna, southwest China. *Biotropica*, **38**: 328–333.
- Tilman D. 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, **292**: 281–284.
- Yu S, Bell D, Sternberg M, *et al.* 2008. The effect of microhabitats on vegetation and its relationships with seedlings and soil seed bank in a Mediterranean coastal sand dune community. *Journal of Arid Environments*, **72**: 2040–2053.
- Zobel M, Kalamees R, Püssa K, *et al.* 2007. Soil seed bank and vegetation in mixed coniferous forest stands with different disturbance regimes. *Forest Ecology and Management*, **250**: 71–76.
-
- 作者简介 李帅锋,男,1982年生,博士,助理研究员,主要从事恢复生态学研究。E-mail: shuaifengli@163.com
责任编辑 王伟
-