

南亚热带森林不同演替阶段土壤种子库的初步研究

黄忠良 孔国辉 魏平 王俊浩 黄玉佳 张佑昌

(中国科学院华南植物研究所鼎湖山定位研究站, 肇庆 526070)

摘要 本文对鼎湖山不同演替阶段的森林(马尾松林、针阔叶混交林、季风常绿阔叶林)的土壤种子库进行了初步研究。分别从各个阶段的样地内抽取4或8个 $1 \times 1\text{m}$ 的小样地,分三层(共10cm厚)采集土样,带回实验室,通过萌发法观察记录其土壤种子库状况。通过统计分析,其结果如下:1.种子数量和物种多样性一般随演替发展而减少,种子数目以3-5cm厚土层为最多。2.各演替阶段土壤种子库的种类组成均以草本植物为主。3.在光照和湿度基本一致的情况下,萌发种子数与温度成正相关。4.雨季取的种子数目较早季多,且种类组成有所不同。这是因为南亚热带森林内植物种子的休眠期短,在旱季采集土样时许多种的种子尚未下落。5.种子库组成与地上植物相关性不明显,但演替早期阶段的相关性比演替后期更密切。

关键词 南亚热带森林;土壤种子库;演替阶段;种类组成

A STUDY ON THE SOIL SEED BANKS AT THE DIFFERENT SUCCESSION STAGES OF SOUTH SUBTROPICAL FORESTS

Huang Zhongliang Kong Guohui Wei Ping Wang Junhao Huang Yujia Zhang Youchang
(Dinghushan Nature Reserve, South China Institute of Botany, Academia Sinica, Zhaoqing 526070)

Abstract Soil seed banks at four succession stages of southsubtropical forests (Pine forest, Pine and broad-leaf mixed forest, young monsoon evergreen broad-leaf forest and mature monsoon evergreen broad-leaf forest) in Dinghushan Nature Reserve, Guangdong Province, were investigated. Four quadrates ($1\text{m} \times 1\text{m}$ each) were measured three times (one was in dry, one in rainy season, another was before rainy season) for each stages, and three soil stratifications were sampled for each quadrate. The soil samples were set in laboratory under sufficient humidity and nature sunlight, and seed germination was noted daily. The results showed that the number of seeds in the soil seed banks decreased with the development of forest succession, but the species diversity increased. The number of seeds and the species diversity were both higher in rainy season than in dry season. The number of seeds in the stratification at 3-5cm depth was almost the highest as compared with other stratifications. According to a regression analysis, species composition in the soil seed banks was less related to that on the ground vegetation. The seeds of herb species were dominant, but a few dominant species of ground vegetation were not found in the soil seed banks because of

本研究得到中国科学院广州分院、广东省科学院台站基金,国家科委85重大项目“中国生物多样性保护生态的基础研究”的专题资助

1994-08-22 收稿; 1996-05-31 修回

the short life of some seeds and eating by animals. The germination of seeds in the soil seed banks was more closely related to temperature than to humidity. The roles of soil seed banks in forest succession were discussed.

Key words Soil seed bank; South subtropical forests; Succession stages; Species composition

土壤种子库的研究近来已成为较活跃的领域^[1,2], 在农业和林业生产中, 它具有重要的经济意义。国内外大部分土壤种子库的研究对象集中于草原、农业、而对于森林的种子库研究甚少。森林种子库的研究, 除了对林业生产具有指导意义以外, 对于阐明森林植被演替的机理、预测演替趋势、研究种群动态以及植物进化都有重要理论意义。本文对亚热带森林不同演替阶段土壤种子库的种类组成、种子数目、季节变化及与地上植物种的关系进行了初步研究。

1 研究地概况

研究地在广东省肇庆市鼎湖山国家级自然保护区内。鼎湖山位于北纬 $23^{\circ}10'$, 东经 $112^{\circ}34'$ 。样地土壤为砂岩和砂页岩发育而成的赤红壤, 海拔 $100-280\text{m}$, 属季风气候, 年平均气温 20.9°C , 年平均降雨量 1956mm , 全年干湿季明显。3-9月为雨季, 10月-次年2月为旱季^[3]。样地处于严密保护之下, 避免了人为干扰。土壤采自4个分别处于不同演替阶段的样地。^[4,5]

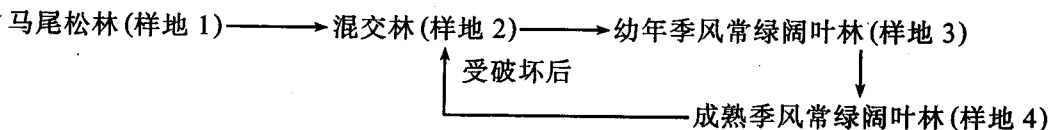
样地1—马尾松林, 是华南地区最大面积的森林类型, 其特点是乔木层仅由马尾松 (*Pinus massoniana*) 组成, 林下较开阔, 因而灌木草本较茂盛。它是亚热带森林演替的第一阶段。

样地2—混交林, 即马尾松和阔叶树种的混交林。马尾松林在无大的人为干扰情况下, 阔叶树种入侵将逐渐向混交林方向演替, 因而混交林是亚热带森林植被演替的中间阶段。该样地特点是乔木层由马尾松和荷木 (*Schima superba*)、黧蒴 (*Castanopsis fissa*) 等阳性阔叶树种组成。混交林经过一段时间, 马尾松逐渐被淘汰, 进而消失, 便成了季风常绿阔叶林。

样地3—幼年季风常绿阔叶林。季风常绿阔叶林是亚热带的地带性植被类型, 该样地特点是层次多, 结构复杂。乔木层第一亚层以锥栗 (*Castanopsis chinensis*)、荷木等高大的阳性乔木构成; 第二、三亚层主要由耐阴树种构成。

样地4—成熟季风常绿阔叶林。该样地与样地3的差异为其乔木树体较大, 幼树较少, 因而立木密度较小。

各样地间的演替关系



2 研究方法

土壤种子库的研究一般有两种方法: 其一是将土样带回实验室进行萌发观察记录, 直到在一定时间内不再有种子萌发后, 将所得到的数据整理、分析。其二是用物理方法分离土样, 直至得到种子, 将得到的种子数目统计分析。二者各有利弊。我们采用第一种方法, 并与第二种方法进行过比较, 结果差别不大。证明这种方法可行。经许多其他学者使用证明也是可行的^[1,6,7]。

野外工作 在所选定的四个演替阶段的4个样地内,划二条对角线,在每条对角线上取两个 $1 \times 1\text{m}$ 小样方。考虑到样地3和样地4的种类成分较复杂,因此在这两个样地以中心点为交叉点再划一个十字,每条线上取两个样方,而各取8个样方。第三次取样时在每个样地均除了对角线和十字线上各取4个样方外,再加上中心点和一随机样点,而各取10个样方。在每个样方内,分A(0-3cm)、B(3-5cm)、C(5-10cm)三个层次采集土样。每个样地的土样达到 10000cm^3 ,同时在各样地进行地上植物的调查。

为了了解土壤种子库的季节动态,在1992年10月(旱季)、1993年5月(雨季)和1995年1月(雨季前)各进行一次采样。将各小样方的各层土进行分装,带回实验室。

实验室工作 将带回实验室的各份土样分别均匀铺于萌发框中。萌发框由细竹条编成,便于透水透气,但不漏土和种子。带土萌发框置于阳光充足的平台上,保持湿度,定时观察记录萌发情况。直到连续三个星期未有种子萌发时,停止观察记录。对暂不能确认种名的幼苗移栽它处,培育至能确认其种名。离实验室不远处设有气象观测点。同时进行各种条件下的种子萌发试验,予以对照。

3 结果与分析

自1992年10月第一次取样,1993年12月后停止观察记录;1993年5月第二次取样,1994年2月停止观察记录;1995年1月进行第三次取样,1995年7月停止观察记录。每次停止观察时各土样均已三个星期未有种子萌发。

种子丰度和物种多样性指数的测定结果见表1。可以看出:马尾松林(1号样地)的种子丰度较大,其原因是马尾松林林下较开阔,草本生长茂盛,特别是禾本科植物,它们生产的种子数量较大,但该样地种数较少,因而其物种多样性指数较低。其它样地的种子丰度和物种多样性指数差别不大,基本上随着演替的进展,物种多样性指数增加。

表1 各样地土壤种子库丰度(粒 m^{-2})和物种多样性指数

Table 1 Seed richness and species diversity indexes in soil seed bank of the plots

样地号 P	采样时期 Sampling season	各层种子数			总数 T	物种多样性指数	
		Seed number in layer				Species diversity index	
		A*	B	C		Shannon-Weiner	Simpson
1	旱季 Dry	463	71	16	550	2.611	3.367
	1月 January	91	174	21	286	1.432	2.421
	雨季 Rainy	111	314	137	562	3.039	6.033
2	旱季 Dry	45	45	22	112	3.569	7.081
	1月 January	24	65	35	124	2.266	7.321
	雨季 Rainy	66	103	25	194	3.817	9.013
3	旱季 Dry	26	53	23	102	4.234	12.625
	雨季前 Before rainy	32	45	15	92	3.845	8.456
	雨季 Rainy	23	80	54	157	3.832	7.666
4	旱季 Dry	13	48	47	108	4.208	9.857
	1月 January	24	43	17	84	3.765	8.532
	雨季 Rainy	13	96	41	150	4.377	15.116

*A, B and C represent the soil depths at 0-3cm, 3-5cm and 5-10cm, respective;

T is the total number of seeds

就层次而言, B层的种子丰度最大。在演替的前期阶段, 一般A层的种子丰度大于C层(松林雨季例外)。而在演替的后期阶段, C层的大于A层(幼年季风常绿阔叶林在旱季例外)。

从表1中也可看出种子丰度和物种多样性的季节变化, 在雨季采的土样的种子丰度高于旱季, 也高于雨季前。物种多样性也呈同样趋势(第3样地的例外)。这似乎难以解释。因为雨季时多数种子业已萌发, 按理土壤种子库中种子数应较少。旱季种子少尚可解释为旱季采样时许多种子虽已成熟, 但未下落。而雨季前正值许多乔木种子成熟下落之时。经仔细分析其种类组成便可找出其原因, 原来许多草本植物的种子是在雨季成熟下落, 而样地中的种子数量草本植物多于木本植物。

各样地土壤种子库的种类组成见表2, 我们依据各植物出现在何演替阶段将它们分成三个种组。由表上可以看出: 演替后期种只在演替的较后期阶段的种子库中出现, 而演替的先锋种则可以在各个阶段的土壤种子库中出现。当然, 在演替的初始阶段, 它们的数量较多。在我们的研究中, 乔木种子中以血桐属、野桐属(*Mallotus*)等先锋种为主, 这解释了为什么顶极阶段的森林一旦遭到破坏, 即急速通向演替。林窗的试验研究也证实了这一点。中期种只出现在中期和后期阶段, 而在前期阶段没有出现。这是因为我们选取的样地1周围距这些种类的大树较远, 风力或动物等传播媒介无法将种子送到该处。

表2 各样地土壤种子库种类组成

Table 2 Species composition of soil seed bank in the four plots

种组 ¹ Species type	生活型 ² Life form	种名 Species	各样地种子数 ³ (m ⁻²) Seed number in plots			
			1	2	3	4
L	T	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>			2	3
L	T	黄果厚壳桂 <i>C. concinna</i>			4	6
L	T	白颜树 <i>Gironniera subaequalis</i>				2
L	T	笔罗子 <i>Meliosma rigida</i>			1	1
L	T	水石梓 <i>Sarcosperma laurium</i>			2	2
L	T	黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>			1	1
L	T	云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>			2	2
L	T	肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>			3	3
L	T	光叶山黄皮 <i>Randia canthioides</i>			3	
L	T	谷木 <i>Memecylon ligustri folium</i>				1
L	T	翅子树 <i>Pterospermum lanceae folium</i>				1
L	T	大叶臭椒 <i>Zanthoxylum rhetsoides</i>		2	4	7
L	T	鼎湖血桐 <i>Macaranga sampsoni</i>			58	43
L	S	柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>		9	18	21
L	S	罗伞树 <i>Ardisia quinquegora</i>		1	1	1
L	S	朱砂根 <i>A. crenata</i>			2	
L	S	柳叶通心花 <i>Maesa salisifolia</i>				2
L	S	粗叶木 <i>Lasianthus chienensis</i>			2	
L	V	大青藤 <i>Illigera platyandra</i>			2	2
L	V	扁担藤 <i>Tetrastigma planicaule</i>		1		1
L	H	鼎湖耳草 <i>Hedyotis effusa</i>		14	7	3
L	H	香港苔草 <i>Carex harlandii</i>			1	7
L	H	茅叶苔草 <i>C. cryptostachys</i>			1	23
L	H	复叶耳蕨 <i>Arachnoides exilis</i>	5		4	2
L	H	中华里白 <i>Hicriopteris chinensis</i>			2	2
P	T	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	3	1		
P	T	荷木 <i>Schima superba</i>	1	2	2	3

续表 2

种组 ¹ Species type	生活型 ² Life form	种名 Species	各样地种子数 ³ (m ²) Seed number in plots			
			1	2	3	4
P	T	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>		1	7	6
P	T	山苍子 <i>Litsea cubeba</i>	2	3	5	5
P	T	蕈蕈 <i>Castanopsis fissa</i>	4	5		
P	S	岗松 <i>Baeckea frutescens</i>	43	1		
P	S	桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	6	4		
P	S	野牡丹 <i>Melastoma candidum</i>	226	47	8	2
P	S	毛稔 <i>M. sanguineum</i>	5	24	20	27
P	S	豺皮樟 <i>Litsea rotundifolia</i> var. <i>oblongifolia</i>		9		
P	S	变叶榕 <i>Ficus variolosa</i>	2			
P	H	芒萁 <i>Dicranopteris linearis</i> var. <i>dichot</i>	5			
P	H	红裂稗草 <i>Schizachyrium sabguineum</i>	39	10		
P	H	纤毛鸭嘴草 <i>Ischaemum ciliare</i>	631			
P	H	鹧鸪草 <i>Eriachne pallescens</i>	169	5		
P	H	棕叶芦 <i>Thysanolaena maxima</i>		1	1	2
P	H	山菅兰 <i>Dianella ensifolia</i>	73	7		1
P	H	蜈蚣草 <i>Eremochloa ciliaris</i>	7			
M	T	锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>		1	2	2
M	T	华润楠 <i>Machilus chinensis</i>		2	17	8
M	T	鸭脚木 <i>Schefflera octophylla</i>		1	4	7
M	T	臀形果 <i>Pygeum topengii</i>				1
M	T	大叶土密树 <i>Bridelia minutiflora</i>			1	
M	S	九节 <i>Psychotria rubra</i>	2	2	1	1
M	S	梅叶冬青 <i>Ilex asprella</i>			1	
M	S	毛冬青 <i>I. pubescens</i>		1		
M	S	三叉苦 <i>Evodia lepta</i>	2	73	13	5
M	S	狭叶山黄麻 <i>Trema angustifolia</i>		10	9	6
M	S	山黄麻 <i>T. orientalis</i>			1	1
M	S	对叶榕 <i>Ficus hispida</i>		2		1
M	S	掌叶榕 <i>F. hirta</i>	1	9	3	6
M	S	龙船花 <i>Ixora chinensis</i>	4			
M	S	鬼灯笼 <i>Clerodendron fortunatum</i>	2		2	
M	S	黄牛木 <i>Cratoxylon ligustrinum</i>	5	2	3	3
M	S	白背算盘子 <i>Glochidion wrightii</i>		2	2	3
M	S	了哥黄 <i>Wikstroemia indica</i>		2		
M	S	白背叶 <i>Mallotus apelta</i>		33	16	21
M	S	木防己 <i>Cocculus orbiculatus</i>			2	
M	S	杜茎山 <i>Maesa japonica</i>			3	6
M	V	蔓九节 <i>Psychotria serpens</i>	12	7	3	9
M	V	鸡眼藤 <i>Morinda umbellata</i>		1	1	
M	V	买麻藤 <i>Gnetum montanum</i>		2		
M	V	玉叶金花 <i>Psychotria pubescens</i>	68	13	76	55
M	H	黑莎草 <i>Gahnia tristis</i>	46	86	18	10
M	H	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	11	23	4	2
总计 Total			1375	421	348	333

¹ L为演替后期种(Climax species), P为先锋种(Pioneer species), M为中期种(Species at middle stage of succession)² T为乔木(Tree), S灌木(Shrub), V藤本(Vine), H草本(Herb)³ 种子总数少于2的种未列入(Species with less than 2 seeds are not listed)

从表 2 还可看出, 草本的种子丰度要大大高于乔木和灌木种。究其原因有二: 一是乔灌木生产的种子数量相对于草本较少, 二是乔灌木的种子个体较大, 易被觅食者发现, 因而多被鸟兽取食。这些种子多数淀粉含量大, 如壳斗科 (Fagaceae) 种子, 它们被鸟兽食后不再具发芽能力。

土壤种子库种类组成的季节变化也很明显, 在两个季节的土样中共有种类约占总种数的 13%。在三次取样中均出现的种类约占总种数的 8%。它们中一部分是一年中多次开花结果或果熟期较长的草本植物, 另一部分是由于其种子寿命较长。

图 1 显示的是环境与种子库萌发的关系。从图上可以看出, 三个类型的种子全年都有萌发, 但萌发曲线稍有不同, 演替后期种的萌发曲线呈单峰型, 高峰出现在 7 月, 这与气温变化趋势基本一致。其它两种类型的则呈双峰型, 高峰出现在 7 月和 10 月, 但还是 7 月最高, 仅与气温变化趋势稍有不同。说明气温与种子萌发关系密切, 较高的气温可促进种子萌发。相对湿度的变化与种子库种子萌发曲线关系不大, 这可能是因为实验室经常保持土壤湿润, 满足了种子萌发对水分的需要。

土壤种子库的种子来源于地上成熟植物, 土壤种子库的种类组成与地上成熟植物种类组成之间的关系是一个值得探索的问题。而土壤种子库对地上幼苗种类组成的影响在决定森林演替的方向方面作用甚大。为探讨地上成熟种子植物对森林土壤种子库的影响以及土壤种子库对地上幼苗结构组成的作用, 我们对三个样地土壤种子库中主要植物的种子数与相应种的地上成熟植物株数和幼苗株数进行了统计分析, 其结果见图 2, 图中仅列出了各样地的主要种, 成熟植物对于乔木指高于 2m 的植株, 对于灌木和草本则指一年生以上的植株。可以看出, 地上植物与土壤种子库的相关关系不管在演替早期阶段, 还是在中后期阶段都不紧密。回归分析的结果与此相同。部分

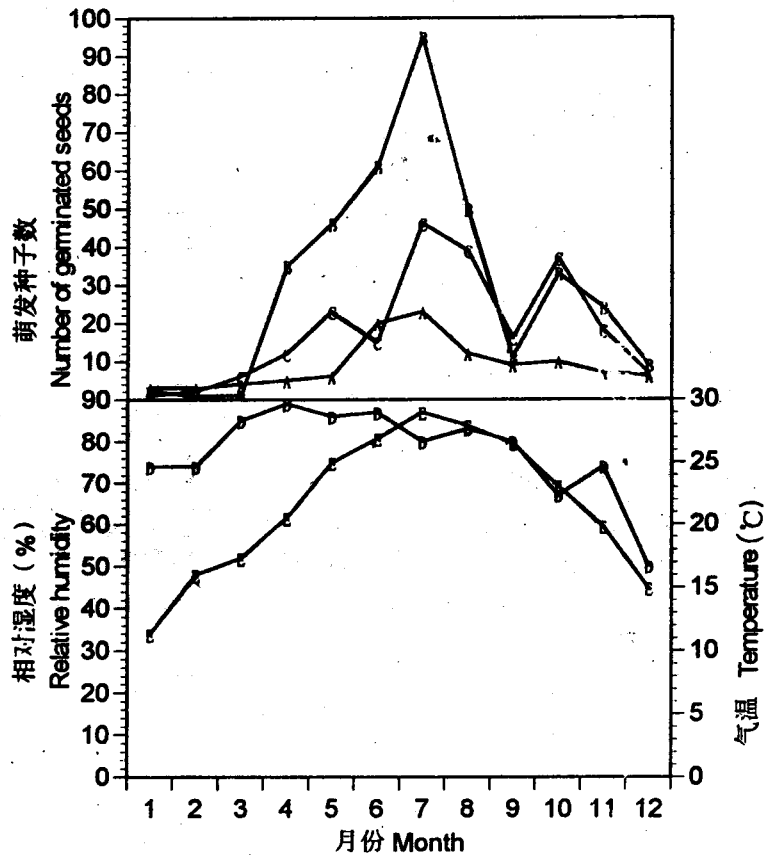


图 1 气温和湿度与种子库种子萌发的关系

Fig. 1 Seed germination in soil seed banks in relation to temperature and relative humidity

- A- 为顶极种 Climax species;
- B- 为先锋种 Pioneer species;
- C- 为中期种 Species at the middle stage of succession;
- D- 为相对湿度 Relative humidity;
- E- 为月平均气温 Average monthly temperature.

地上植物中的优势种在土壤种子库中没有出现,原因有二:一是这些主要植物的种子大都寿命较短,土样中可能有这些种的种子,但它们已失去了萌发能力;二是采样时这些种的种子尚未成熟或尚未下落到土壤中。

4 讨论

取样体积和次数 由于热带亚热带森林结构复杂,其土壤种子库的研究要求较大的取样体积,否则不能全面真实地反映土壤种子库的情况。本项研究对演替后期阶段的第一、二次取样体积达到 8000cm³,但仍显不足。第三次取样体积达到 10000cm³,其效果较好。因此我们认为:热带亚热带森林种子库研究取样体积应在 10000cm³。南亚热带森林植物种子寿命短,取样次数应增多,以一年 3-4 次为宜。

南亚热带森林种子库的性质 根据一些学者研究的结果^[5,8],在成熟的热带或温带森林里,土壤种子库的丰度较低,具有持久的种子库的乔灌木种多局限于人为干扰程度较大的植被类型里。本项研究显示,演替后期阶段成熟林的土壤种子库丰度低于演替前期森林,而以持久的“幼苗库”代替,即数量较多的幼苗能在林下较荫蔽的环境下长期生存,一旦出现林窗,这些幼苗便能快速长成大树。这与这些学者的结论相符。且乔木种子中以野桐属 (*Mallotus*) 等先锋种为主,这与 Liew (1973) 在马来西亚和 Cheke 等在泰国的研究结果接近^[9]。许多在演替后期阶段出现的种没有出现在土壤种子库中,或在种子库中种子甚少,而它们的幼苗较多(关于幼苗的研究,将另文报道)。

土壤种子库对植被动态的影响

土壤种子库对某些植被的动态影响很大,如草原和受人为

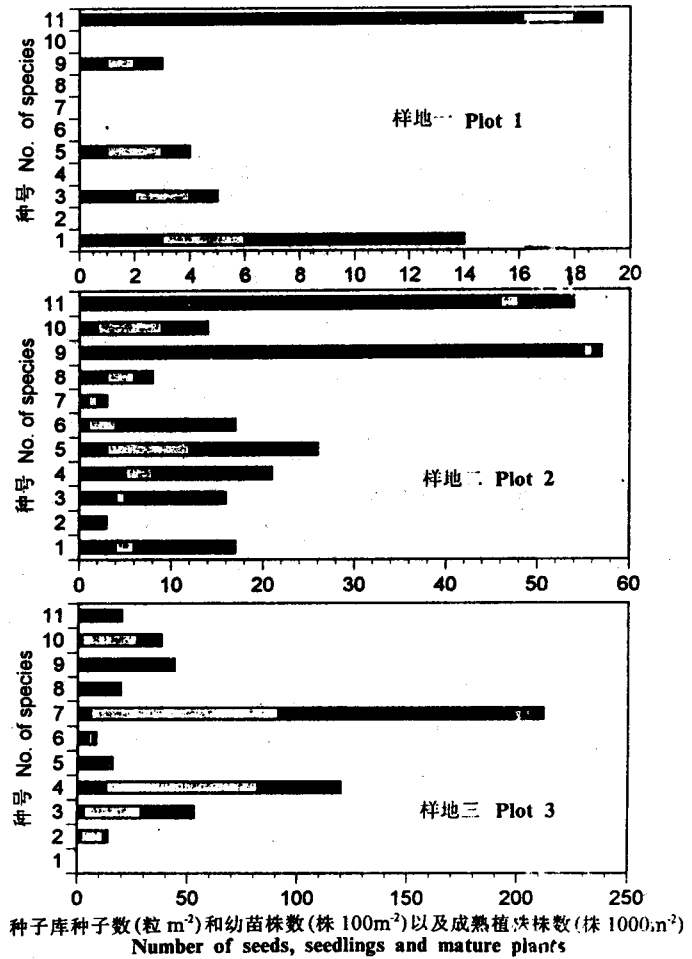


图2 土壤种子库主要植物种子数与相应的地上株数

Fig. 2 Number of seeds in soil seed bank and number of seedlings and mature plants of related major species on the ground

- 1 马尾松 *Pinus massoniana*; 2 谷木 *Memecylon ligustrifolium*;
- 3 九节 *Psychotria rubra*; 4 黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*;
- 5 荷木 *Schima superba*; 6 锥栗 *Castanopsis chinensis*;
- 7 云南银柴 *Aporosa yunnanensis*; 8 华润楠 *Machilus chinensis*;
- 9 白背叶 *Mallotus apelta*; 10 罗伞树 *Ardisia quinquegora*;
- 11 黑莎草 *Gahinia tristis*;

干扰频度较大的(如火灾频繁)森林,以及演替前期的植被类型。这些植被类型一旦遭到破坏,环境便变得有利于土壤种子的萌发,随后发展的植被类型便决定于土壤种子库的组成。但对演替后期阶段的森林,如鼎湖山的季风常绿阔叶林,种子库对其动态和发展影响不大,而幼苗库的组成对其影响较大。

参考文献

- 1 熊利民, 钟章成, 李旭光等. 亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(3):249-256
- 2 Allesioleek M, Park V T, Simpson R L. Ecology of soil seed banks. Academic Press Ins, 1989, 1-21
- 3 Kong Guohui et al. Dinghushan Biosphere Reserve—Ecological History and Perspective. Beijing, New York, Science Press, 1993, 3-7
- 4 王伯荪, 彭少麟. 鼎湖山森林群落分析 V. 群落演替. 中山大学学报(自然科学版), 1985, (4):75-80
- 5 王铸豪, 何道泉等. 鼎湖山自然保护区的植被. 热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 1982, 77-141
- 6 Hspkins M S. Viable soil seed banks in disturbed lowland tropical rainforest sites in north Queensland. Australia J of Ecology, 1984, 9:71-79
- 7 John G Mcivor, Christopher J Garfener. Soil seed densities and emergence patterns in pastures in the seasonally dry tropics of northeastern Australia. Australian J of Ecology, 1991, 16:159-169
- 8 Gilles Houle, Serge Payette. Seed Dynamics of *Betula alleghaniensis* in a deciduous forest of North-Eastern North America. J of Ecology, 1990, 78:677-690
- 9 Vazquez-Yanes C et al. Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. 1984, 37-50