

淡水湿地种子库的小尺度空间格局

刘贵华, 刘幼平, 李 伟*

(中国科学院武汉植物园, 武汉 430074)

摘要:以长江中下游淡水湿地湖里沼泽为对象,研究了种子库在小尺度空间范围的水平分布格局。在沼泽中选择地表植被分布比较均一的 16m×4m 大小的方形区域,按 1 m 间隔获取 64 个内径 7.8 cm、深 5 cm 的圆柱状土样,通过幼苗萌发法鉴定每个土样的种子库组成。采用 2 个格局指数(离散系数和 Lloyd 平均拥挤指数)以及 Moran 空间自相关系数分析了种子库中优势种的空间分布格局。结果显示种子库由 17 个物种组成,多年生的锐棱荸荠(*Eleocharis acutangula*)和龙师草(*E. tetraquet*)是种子库中密度最大的物种。两个格局指数显示 7 个分布频率大于 10% 的物种的种子全部为聚集分布。Moran's *I* 统计分析显示其中只有 3 个物种为显著的的正的空间自相关,表明这 3 个物种的种子斑块大小超过了目前的两个取样单位之间的距离(1 m),而其它 4 个物种的种子斑块则小于这个尺度。

关键词:空间格局;种子库;淡水湿地;扩散

文章编号:1000-0933(2006)08-2739-05 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

Small-scale heterogeneity in seed bank of a freshwater marsh

LIU Gui-Hua, LIU You-Ping, LI Wei* (Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2739 ~ 2743.

Abstract: The small-scale heterogeneity of seed bank was analysed in Huli marsh, a freshwater wetland. Sixty-four soil cores were collected from a 16m×4m grid area in December 2003. Two indices of pattern detection (variance/mean ratio and Lloyd's index of mean crowding) and Moran's *I* statistic of spatial autocorrelation were computed. In total, 17 species were detected from the seed bank. Two perennials, *Eleocharis acutangula* and *E. tetraquet*, had greatest seed density in the seed bank. For all 7 species with frequency higher than 10%, the seed pattern was aggregated as indicated by two indices of pattern detection. Moran's *I* statistic of spatial autocorrelation was significantly greater than $E(I)$ at $p = 0.05$ for three species. However, the other four species showed no significant difference from $E(I)$ even though they were classed as having an aggregated distribution by the other indices. This suggests that the patch size of the four species is smaller than the distance between two sample unites (1 m).

Key words: spatial pattern; seed bank; freshwater marsh; dispersal

湿地种子库作为植物群落的潜在种群,在湿地保护和恢复中起着重要作用^[1]。在长江中下游地区,长江及其众多支流泛滥形成了极具代表性的淡水湿地群。一些研究已经探讨了这类湿地种子库的物种组成、种子库与地表植被的关系以及种子库在季节性水位变化导致的地表植被演替中的作用^[2-4]。然而,对于种子库的分布格局了解甚少。

湿地中,无论是种子还是地表植被,聚集分布是最常见的分布形式^[5-7]。种子库的聚集分布可以发生在

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(2002CB412300);中国科学院知识创新工程重大资助项目(KSCX2-1-10)

收稿日期:2005-06-20; **修订日期:**2006-01-20

作者简介:刘贵华(1968~),男,湖南新化人,博士,从事湿地生态学研究。E-mail: liugh@rose.whiob.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lapb@public.wh.hb.cn

Foundation item: The project was supported by the Innovation Key project of CAS (No. KSCX2-1-10), The State Key Basic Research and Development Plan of China (No. 2002CB412300)

Received date: 2005-06-20; **Accepted date:** 2006-01-20

Biography: LIU Gui-Hua, Ph. D. mainly engaged in wetland ecology. E-mail: liugh@rose.whiob.ac.cn

几米^[5, 8-10]甚至更小的空间尺度^[11]。种子库在小尺度格局上的空间变化可以直接对地表植物群落的形成产生影响,例如,影响物种扩散^[12, 13]、植物密度^[14, 15]和空间格局^[16, 17]以及与邻体植物之间的竞争关系^[18]等。种子在土壤中的分布格局主要是由种子寿命、种子的休眠机制和扩散过程决定的,因此,与地表植被、生境类型和气候条件密切相关。

研究种子库的分布格局具有重要的理论和实践意义。在理论上,通过研究种子库的分布格局,可以探讨种子扩散机制,同时加深对地表植被的形成过程与演替规律的理解;在实践上,了解种子库的分布格局对于种子库研究的取样设计具有重要的指导意义。已有的少数研究揭示了草地^[5]、麦地^[19]和农田^[20]生境中种子库的小尺度分布格局,然而,还缺乏对亚热带淡水湿地种子库分布格局的了解。本研究采用2个格局指数(离散系数和Lloyd平均拥挤指数)以及Moran空间自相关系数分析了淡水湿地种子库中优势种的微尺度空间分布格局。

1 研究方法

1.1 种子库取样

湖南茶陵湖里沼泽是普通野生稻北缘种群分布点之一,由于多样而复杂的微地形变化,形成了由多种植物群落组成的小斑块的地表植物群落分布格局^[2, 3, 21]。主要群落类型包括菹菜-锐棱荸荠群落(*Brasenia schreberi-Eleocharis acutangula* Comm.)、水毛花群落(*Scirpus triangulates* Comm.)、普通野生稻群落(*Oryza rufipogon* comm.)和疏忽蓼群落(*Polygonum praetermissum* comm.)等。本研究选择面积较大的菹菜-锐棱荸荠群落作为研究对象。

2003年12月从湖里沼泽取样。选择地表植被分布均一的菹菜-锐棱荸荠群落,在群落中首先确定一个大小为4 m × 16 m的样地,将其划分为64个1 m × 1 m的样方,在每个样方中央取5 cm深的土柱(内径7.8 cm)。将土柱分别装入保鲜袋中带回实验室,在室外过冬。

用幼苗萌发法估计种子库的种子数量,2004年3月中旬开始萌发实验。将土样平铺到25 cm × 20 cm × 5 cm高的萌发盒(已装入经120℃烘箱处理12 h的3 cm厚的砂子作为基质)中,在不供热的温室中萌发。萌发过程中每天加水1次,保持土样湿润。

种子开始萌发后,每星期记录一次萌发的物种种类及数量,幼苗一经鉴定即移走,暂不能鉴定的幼苗移栽培养箱中培养至可鉴定为止。2004年8月底不再有新的种子萌发,延期一个月至9月底结束种子萌发实验。

1.2 数据分析

将每个样方中萌发的每个物种的幼苗数转换为每平方米的幼苗数,计算平均幼苗密度、标准差。通过含有该物种的样方数占总样方数的百分比计算其分布频率。

通过3个指数从不同方面描述种子库的空间分布格局^[22]。

首先计算每个物种萌发的幼苗的离散系数(V/m),描述种子库空间分布的异质性。同时检验其偏离均匀分布的显著性。

其次,选择对密度变化相对不敏感的Lloyd的平均拥挤指数(mean crowding, m^*)^[23]分析。计算方法如下:

$$m^* = 1/N \sum_{i=1}^Q X_i (X_i - 1), \text{ 其中 } X_i \text{ 是第 } i \text{ 个土样中该物种的种子数, } Q \text{ 是土样的数目, } N = \sum X_i.$$

最后,采用了空间自相关分析的Moran's I 指数,进一步揭示种子分布与取样位点的空间信息的关系。计算表达式为: $I = (1/W) \sum_{i=1}^Q \sum_{j=1}^Q (w_{ij} (X_i - X_m)(X_j - X_m)) / (1/Q) \sum_{i=1}^Q (X_i - X_m)^2$, 式中, X_m 是种子的平均密度, w_{ij} 为样方 i 和其相邻样方 j 的权重值, W 为所有权重值的总和。

2 结果

2.1 种类组成

种子库由17个物种组成,幼苗密度为(3577 ± 2947) ind. m⁻² (表1)。所有物种的标准差以及单个样方中

的最大幼苗密度都远远大于平均幼苗密度,显示种子分布极不均匀。

表 1 种子库物种组成描述统计

Table 1 Descriptive statistics of the soil seed bank

物种 Species	平均 Mean	标准差 S. D.	最大值 Maximum	频率 Frequency
水筛 <i>Blyxa japonica</i>	235.6	454.7	2722.5	43.8
畦畔莎草 <i>Cyperus haspen</i>	274.9	363.5	1884.8	62.5
泽苔草 <i>Caldesia parnassifolia</i>	39.3	104.7	628.27	15.6
锐棱荸荠 <i>Eleocharis acutangula</i>	1361.3	1734.6	7120.4	81.3
龙师草 <i>E. tetraqueter</i>	1184.6	1184.2	5654.5	85.9
谷精草 <i>Eriocaulon buergerianum</i>	258.5	376.4	1466	50.0
灯心草 <i>Juncus effusus</i>	157.1	247.5	1047.1	40.6
李氏禾 <i>Leersia hexandra</i>	9.8	44.6	209.42	4.7
石龙尾 <i>Limnophila sessiliflora</i>	3.3	26.2	209.42	1.6
水竹叶 <i>Murdannia triquetra</i>	3.3	26.2	209.42	1.6
普通野生稻 <i>Oryza rufipogon</i>	6.5	36.7	209.42	3.1
早熟禾 <i>Poa annua</i>	3.3	26.2	209.42	1.6
水蓼 <i>Polygonum hydropiper</i>	3.3	26.2	209.42	1.6
小慈姑 <i>Sagittaria potamogetifolia</i>	13.1	51.1	209.42	6.3
水毛茛 <i>Scirpus triangulatus</i>	6.5	36.7	209.42	3.1
黄花狸藻 <i>Utricularia aurea</i>	6.5	36.7	209.42	3.1
苦草 <i>Vallisneria natans</i>	9.8	58.2	418.85	3.1
合计 Total	3576.6	2946.7		

多年生物种锐棱荸荠 (*Eleocharis acutangula*) 和龙师草 (*E. tetraqueter*) 是种子库中幼苗密度最大的物种。此外,种子库分布频率大于 10% 的物种还包括多年生物种畦畔莎草 (*Cyperus haspen*)、灯心草 (*Juncus effusus*) 以及 1 年生物种谷精草 (*Eriocaulon buergerianum*)、水筛 (*Blyxa japonica*) 和泽苔草 (*Caldesia parnassifolia*)。这 7 个物种的幼苗数占种子库总幼苗数的 98.2%。本研究选择这 7 个物种进一步分析每个物种的空间分布格局。其它 10 个物种的密度和分布频率都很低,难以作进一步分析。

2.2 空间格局

7 个物种的离散系数都显著大于均匀分布的预期值 1 ($p < 0.01$), 显示它们都为聚集分布格局(表 2)。

表 2 离散系数、平均拥挤指数和自相关系数估计

Table 2 Estimates of variance mean ratio (V/m), mean crowding (m^*) and Moran's I autocorrelation

物种 Species	V/m	m^*	m^*/m	I	$P(I = E(I))$
水筛 <i>Blyxa japonica</i>	3.90**	4.37	2.81	0.04	0.148
泽苔草 <i>Caldesia parnassifolia</i>	1.33**	0.50	2.63	0.08*	0.026
畦畔莎草 <i>Cyperus haspen</i>	2.74**	3.45	1.94	0.01	0.342
锐棱荸荠 <i>Eleocharis acutangula</i>	13.07**	20.08	2.41	0.27**	0.000
龙师草 <i>Eleocharis tetraqueter</i>	6.53**	12.86	1.73	-0.04	0.347
谷精草 <i>Eriocaulon buergerianum</i>	3.66**	4.36	2.45	0.13**	0.006
灯心草 <i>Juncus effusus</i>	2.71**	2.62	2.71	0.05	0.122

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; 只计算分布频率 > 10% 的物种 The data refer to the species with frequency > 10%

平均拥挤指数的范围由 0.50(泽苔草)至 20.08(锐棱荸荠)。可以根据 Iwao^[21] 提出的分析方法来对平均拥挤指数作进一步的格局分析:根据经验得出平均拥挤指数 m^* 和平均密度 m 为线性关系,因此,可以选择两者线性回归得到的斜率作为分析的基础,当线性回归的斜率为 1 时,则所有种群为随机分布;当斜率大于 1 时,种群为聚集分布;当斜率小于 1 时,种群为均匀分布。本研究的所有 7 个物种的 m^*/m 都大于 1,在 m^*-m 图上均位于 Iwao 参考线($m^* = m$)的上方(图 2)。平均拥挤指数(m^*)与均值(m)的直线回归方程为: $m^* = 2.07m + 0.42$ ($r = 0.97$, $p < 0.01$),斜率显著偏离均匀分布。因此,平均拥挤指数分析也表明这些物种在种子库中属于聚集分布类型。

空间自相关分析的 Moran's I 指数显示泽苔草、锐棱荸荠和谷精草在目前的取样间距(1 m)有显著的正的空间自相关($p < 0.05$)。其它 4 个物种除龙师草外,也都显示为正相关,但没有达到显著差异($p > 0.05$)。

3 讨论

理论上,种子成熟后从母体脱落,可能在土壤种子库中形成不同的分布格局。种子扩散能力与多种因素有关,如种子源离地表的高度和距离、种子源的多少、种子的扩散能力(大小、形状)、传播体的种类和活性(如风速、风向等)以及亲本所处生境的异质性等^[25-27]。此外,一些以种子为食物的动物也对种子的分布有显著影响^[28]。

本研究中,两个格局指数(离散系数和 Lloyd 平均拥挤指数)产生类似的结果。所有 7 个物种在两个指数上都显示聚集分布格局,这与前人在其它湿地生境类型中所得的结论是一致的^[5, 8, 19, 20]。然而,空间自相关分析显示的各物种间聚集的斑块大小是不同的。本研究中只有 3 个物种有显著的正的空间自相关,表明其聚集分布格局的尺度大于目前取样的两个样点的间距(1 m)。

而其它物种都没有显著的相关性,显示取样间距已经超过了它们的种子斑块的大小。

本研究在最初设计取样尺度时主要基于以下考虑:首先,种子分布格局既依赖于种子的初始扩散,同时也和种子年复一年的累积有关。由于表层 5 cm 种子库的种子可能是多年累积的结果,考虑到种子在不同年度从母体脱离到地表时的环境条件会有差异,以及种子进入地表后的再次扩散,因此取样间隔不宜过小。此外,在 Dessaint 等^[19]以及 Shaukat 和 Siddiqui^[20]对农田杂草的空间分布格局研究中,采用了 0.5 m 的间距取样,结果显示大部分物种在此范围内表现为显著的正的空间自相关。与农田杂草比,本研究湿地的植物个体更为高大,理论上种子扩散的空间范围也应该更大。基于上述考虑,在设计实验时考虑了 1 m 的取样间隔尺度。

目前的结果显示,湿地植物种子的扩散能力比预期的要低。本研究中显著正相关的 3 个物种中,锐棱荸荠是样地中密度最大的物种,也是地表植被中的优势种,因而其种子斑块较大;谷精草作为 1 年生生物种,每个个体的种子产量很大,种子体积较其它几个物种小,种子可能有较强的扩散能力;泽苔草虽然平均种子密度较小,但其每个个体的繁殖枝多而高大且比较分散,可以占领较大的空间范围,因此虽然其在地表植被中的个体数量较少,但单个个体产生的种子可以扩散在较大范围。其它几个物种中,龙师草的种子密度也很大,其种子的小斑块尺度可能与其密集生长和个体矮小有关。

种子扩散是种子生态学研究中的重要内容。理论上,种子扩散对于植物至少具有如下 4 方面的意义:(1) 可以避免由母体吸引和支持的捕食者和各种病原体的伤害;(2) 分散突发的环境灾难带来的灭绝风险^[29];(3) 减小和避免子代与母体之间的竞争;(4) 利于种子找到更合适的“安全岛”。然而,许多对幼苗再生情况的研究结果都表明,种子更可能以聚集分布的方式存在于母体周围。聚集分布的种子虽然在扩散和萌发的早期死亡率高,分布在母体周围可能有利于其长期存活。这是因为一方面母体占领的生境本身就是利于其生存的有利环境,另一方面母体可以为种子萌发和立苗提供有利的环境,如早期幼苗遮阴等^[30]。关于长江中下游淡水湿地的种子扩散特点、机制和生态适应性,有待于深入研究。

本研究的 7 个优势种的种子库都为聚集分布,且分布的斑块局限于较小的空间尺度。种子库的这种分布格局要求我们在进行种子库研究中,必须要有大的取样数目,才有可能准确地反映种子库中的种子密度。

References:

- [1] Li W, Liu G H, Zhou J, Huang D S. Studied on the seed bank of freshwater wetland: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22: 395 ~ 402.
 [2] Liu G H, Li W, Wang X L, Zhang X J. Relationship between seed banks and standing vegetation in Huli marsh, Chaling, Hu'nan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24: 450 ~ 456.

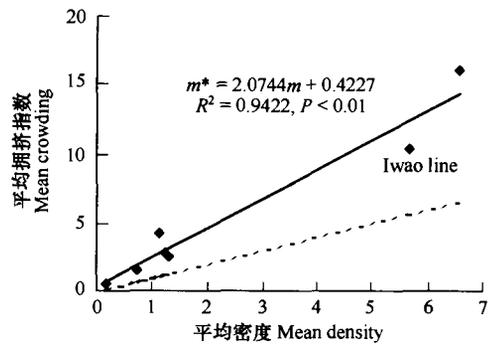


图 1 平均拥挤指数对平均密度的回归曲线

Fig. 1 Mean crowding (m^*) plotted against mean density (m)

图中仅包括分布频率大于 10% 的物种 The data refer to the species with frequency > 10% ; 1: 锐棱荸荠 *Eleocharis acutangula*; 2: 龙师草 *Eleocharis tetraquetra*; 3: 谷精草 *Eriocaulon buergerianum*; 4: 畦畔莎草 *Cyperus haspen*; 5: 水筛 *Blyxa japonica*; 6: 灯心草 *Juncus effuses*; 7: 泽苔草 *Caldesia parnassifolia*

- [3] Liu G H, Zhou J, Li W, Cheng Y. The seed bank in a subtropical freshwater marsh: implications for wetland restoration. *Aquatic Botany*, 2005, 81: 1 ~ 11.
- [4] Liu G H, Li W, Zhou J, Liu W Z, Yang D, Davy A J. How does the propagule bank contribute to cyclic vegetation change in a lakeshore marsh with seasonal drawdown? *Aquatic Botany*, 2006, 84: 137 ~ 143.
- [5] Thompson K. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *Journal of Ecology*, 1986, 74: 733 ~ 738.
- [6] Rees M, Grubb P J, Kelly D. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, 1996, 147: 1 ~ 32.
- [7] Maranon T. Soil seed bank and community dynamics in an annual-dominated Mediterranean salt-marsh. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9: 371 ~ 378.
- [8] Henderson C B, Petersen K E, Redak R A. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 717 ~ 728.
- [9] Mitchell R J, Marrs R H, Auld M H D. A comparative study of the seedbanks of heathland and successional habitats in Dorset, Southern England. *Journal of Ecology*, 1998, 86: 588 ~ 596.
- [10] Arroyo M T K, Cavieres L A, Castor C. Persistent soil seed bank and standing vegetation at a high alpine site in the central Chilean Andes. *Oecologia*, 1999, 119: 126 ~ 132.
- [11] Olano J M, Caballero I, Laskurain N A. Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 775 ~ 784.
- [12] Brophy L S, Mundt C. Influence of plant spatial patterns on disease dynamics, plant competition and grain yield in genetically diverse wheat populations. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 1991, 35: 1 ~ 12.
- [13] Bergelson J, Newman J A, Floresroux E M. Rates of weed spread in spatially heterogeneous environments. *Ecology*, 1993, 74: 999 ~ 1011.
- [14] Schmid B, Harper J L. Clonal growth in grassland perennials I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology*, 1985, 73: 793 ~ 808.
- [15] Miller T E, Winn A A, Schemske D W. The effects of density and spatial distribution on selection for emergence time in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). *American Journal of Botany*, 1994, 81: 1 ~ 6.
- [16] Houle G. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology*, 1998, 79: 807 ~ 818.
- [17] Houle G, McKenna M F, LaPointe L. Spatiotemporal dynamics of *Floerkea proserpinacoides* (Limnathaceae), an annual plant of the deciduous forest of eastern North America. *American Journal of Botany*, 2001, 88: 594 ~ 607.
- [18] Stoll P, Prati D. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, 2001, 82: 319 ~ 327.
- [19] Dessaint F, Chadoeuf R, Barallis G. Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. *Journal of Applied Ecology*, 1991, 28: 721 ~ 730.
- [20] Shaikat S S, Siddiqui I A. Spatial pattern analysis of seeds of an arable soil seed bank and its relationship with above-ground vegetation in an arid region. *Journal of Arid Environments*, 2004, 57: 311 ~ 327.
- [21] Liu G H, Zhou J, Huang D S, Li W. Spatial and temporal dynamics of a restored population of *Oryza rufipogon* in Huli Marsh, South China. *Restoration Ecology*, 2004, 12: 456 ~ 463.
- [22] Mueller-Dombois D, Ellenberg H. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York: Wiley, 1974. 547.
- [23] Lloyd M L. Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, 1967, 36: 1 ~ 30.
- [24] Iwao S. The $m^* - m$ method for analyzing the distribution patterns of single and mixed species populations. In: Patil G P, Rosenzweig M L, eds. *Contemporary Quantitative Ecology and Related Ecometrics*. International Co-operative Publishing House, Fairland, MD, 1979. 215 ~ 228.
- [25] Harper J L. *The Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977.
- [26] Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 201 ~ 228.
- [27] Bertiller M N. Spatial patterns of the germinable soil seed bank in northern Patagonia. *Seed Science Research*, 1998, 8: 39 ~ 45.
- [28] Price M V, Reichman O J. Distribution of seeds in Sonoran Desert Soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology*, 1987, 68: 1797 ~ 1811.
- [29] Venable D L, Brown J S. The selective interaction of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*, 1988, 131: 360 ~ 384.
- [30] Catovsky S, Bazzaz F A. The role of resource interaction and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stands. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 100 ~ 112.

参考文献:

- [1] 李伟, 刘贵华, 周进, 等. 淡水湿地种子库研究综述. *生态学报*, 2002, 22: 395 ~ 402.
- [2] 刘贵华, 李伟, 王相磊, 等. 湖南茶陵湖沼沼泽种子库与地表植被的关系. *生态学报*, 2004, 24: 450 ~ 456.