

内蒙古锡林郭勒克氏针茅退化草原土壤种子库特征

全 川^{1,2,*}, 冯 秀², 仲延凯²

(1. 湿润亚热带生态地理过程省部共建教育部重点实验室, 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007;

2. 内蒙古大学, 生态与环境科学系, 呼和浩特 010021)

摘要: 以内蒙古锡林郭勒地区克氏针茅 (*Stipa krylovii*) 草原不同退化等级群落为对象, 研究克氏针茅退化草原可萌发土壤种子库特征。结果表明, 随着草原退化程度的增加, 不论是土壤总种子库还是持久土壤种子库, 组成和密度均明显下降, 重度和极度退化草原土壤总种子库密度下降至仅为轻度退化草原的 46.8% 和 11.1%。代表土壤总种子库的 4 月份取样, 轻度、中度、重度和极度退化草原各样地 0~9 cm 土壤种子库密度分别为 2800、1278、1311 和 311 粒·m⁻²; 代表持久土壤种子库的 6 月底取样, 4 个样地土壤种子库密度分别为 1667、967、334 和 167 粒·m⁻²。多数植物土壤种子库主要分布在 0~6 cm 土层, 各样地种子库密度随土壤深度的增加而减少, 轻度、中度、重度和极度退化草原 4 月份 0~6 cm 土层种子库分别占总种子库 (0~9 cm) 的 98.4、96.5、95.8 和 85.7%。不同退化等级草原地上植被与土壤种子库的 Sorensen 相似性指数介于 0.24~0.48。

关键词: 克氏针茅草原; 退化系列; 土壤总种子库; 持久土壤种子库; 垂直分布

文章编号: 1000-0933(2009)09-4710-10 中图分类号: Q143, Q948, S812 文献标识码: A

Soil seed banks of *Stipa krylovii* degraded steppe in the Xilin River Basin

TONG Chuan^{1,2,*}, FENG Xiu², ZHONG Yan-Kai²

1 Key Laboratory of Humid Sub-tropical Eco-geographical Process of Ministry of Education, School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Department of Ecology and Environmental Sciences, Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(9): 4710~4719.

Abstract: The soil seed bank is important for vegetation regeneration and natural succession, and it may change as a result of over-grazing. In August 2004, we investigated the community of four sites with different degraded ranks of *S. krylovii* steppe in the Xilin River Basin, Inner Mongolia. The species present in the vegetation was assessed using five 1 m × 1 m quadrats distributed randomly in each area. In spring 2005, in the same sites, fifteen soil cores (15 cm × 15 cm × 3 cm) were collected from three depth layers (0–3 cm, 3–6 cm and 6–9 cm) for each degraded ranks. The composition and density of the soil germinable seed bank was evaluated by monitoring seedling emergence. The similarity of soil seed bank and the standing vegetation was assessed using the Sorensen index. The results indicated that the composition and density of both total soil seed bank and persistent soil seed bank all decreased with the increase of degradation degree, the soil seed density of heavily degraded and extremely degraded steppe dropped to only 46.8% and 11.1% of slightly degraded steppe. The total soil seed banks (0–9 cm depth) of slightly degraded, moderately degraded, heavily degraded and extremely degraded steppe in April 2005 had 2800, 1278, 1311 and 311 seeds·m⁻² respectively. In June results were lower but showed the same pattern (i. e. 1667, 967, 334 and 167 seeds·m⁻²). Most soil seeds were found in the top 0–6 cm, and there was a decrease with depth. The soil seed density (0–6 cm depth) of slightly degraded, moderately degraded, heavily degraded and extremely degraded steppe in April was 98.4, 96.5, 95.8 and 85.7% of the soil seed density (0–9 cm depth). Sorensen similarity index of seed bank composition and standing vegetation was 0.24–0.48.

基金项目: 内蒙古自然科学基金重点资助项目 (200408020502); 内蒙古高等学校科学研究资助项目 (NJ04092)

收稿日期: 2008-06-11; 修订日期: 2009-04-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tongch@fjnu.edu.cn

Key Words: *Stipa krylovii* steppe; degraded series; total soil seed bank; persistent soil seed bank; vertical structure

土壤种子库是指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部存活种子的总和^[1]。土壤种子库与植被群落动态密切相关,是潜在的植物群落,对退化生态系统的恢复至关重要^[2]。土壤种子库可分为持久和短暂种子库。持久土壤种子库(permanent or persistent soil seed bank)指种子在土壤中休眠期至少 1 a,在土壤中存活 2 ~ 100 a 也都归为持久土壤种子库^[3],短暂土壤种子库(transient soil seed bank)指种子在土壤中存留时间不超过 1 a^[3, 4]。植物种子的持久性是对环境的一种进化适应,在多个季节萌发可分担环境震荡的风险^[5],它提出和划分,对于生物多样性保护和植物遗传种质资源保护具有重要意义^[6]。内蒙古高原草原位于欧亚大草原的最东段,锡林郭勒草原位于内蒙古高原草原中部,具有极强的代表性,近 30 ~ 40 a 的过度放牧利用造成该区域草原严重退化,阻碍了当地社会、经济与环境的可持续发展,同时,该区域作为我国北方绿色生态屏障的功能也在日益减弱。关于退化草原土壤种子库以及其在退化草原生态恢复中的潜力的研究越来越受到关注^[7, 8],目前关于内蒙古高原典型草原退化演替序列不同阶段的土壤种子库的研究还非常薄弱,仅见对于放牧和围栏 2 种处理下的草原土壤种子库的比较^[9]。关于退化草原土壤种子库的研究不仅可以丰富对于草原土壤种子库特征的认识,同时也可以对由于退化引起的草原土壤种子库的变化规律加以揭示,回答政府决策和牧民关心的问题。

克氏针茅(*Stipa krylovii*)草原是锡林郭勒草原典型的植被类型,分布广,面积大,是内蒙古最重要的天然牧场。由于过度放牧利用,克氏针茅草原严重退化,对于克氏针茅草原的研究已受到生态学家的重视,研究内容包括不同退化等级下的克氏针茅生长和繁殖^[10]、种群遗传分化^[11]等,但目前还未见对于克氏针茅草原不同退化等级土壤种子库特征的报道,开展克氏针茅草原不同退化阶段土壤种子库特征研究,揭示过度放牧对于草原土壤种子库的影响,探讨其持久性土壤种子库的组成和密度特征以及不同草原退化等级土壤种子库中一年生植物的贡献等问题,将在理论上丰富草原生态学的内容,具有重要的理论价值,同时,研究成果可为内蒙古草原可持续利用与管理以及退化草原的生态恢复提供基础数据和决策依据,具有重要的实践价值。

1 研究样地与研究方法

1.1 研究区域概况

研究区位于锡林郭勒草原东南部的白音锡勒牧场,中温带大陆性气候,年均降水量 350 mm,年均气温 2.0℃^[12]。地带性土壤为栗钙土,多砂壤质地,沙性较重,过牧后易遭受风蚀。草原植被具有蒙古草原性质,大针茅(*Stipa grandis*)草原、克氏针茅草原和羊草(*Leymus chinensis*)草原是该区域典型草原的主体。

1.2 样地概况

研究样地选在白音锡勒牧场四连范围内,在四连场部周围选取一个克氏针茅草原退化系列,样地地势平坦,植被组成均匀,基本以场部为中心向外辐射形成不同的草原退化等级,本研究共确定以下 4 个退化等级,并以此为研究样地,具体样地特征如下:

① 轻度退化草原(slightly degraded steppe, SDS), (116°40'36.6"E, 43°45'42.4"N), 群落类型为克氏针茅 + 糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*) + 羊草,克氏针茅仍占明显的优势,植株密度(280 ± 25)株/m²。植被总生物量为(104 ± 2) g/m²,地上生物量较大的前 3 种植物为克氏针茅、糙隐子草、羊草,分别占总生物量的 58.44%、26.05% 和 7.30%。

② 中度退化草原(moderately degraded steppe, MDS), (116°40'50.7"E, 43°47'14.9"N), 群落类型为糙隐子草 + 克氏针茅 + 冰草(*Agropyron cristatum*),糙隐子草占优势,但克氏针茅和冰草仍有一定的比例。植株密度为(394 ± 32)株/m²,糙隐子草占总密度的 41.40%,地上总生物量为(87 ± 5) g/m²,生物量较大的前 3 种植物为糙隐子草、克氏针茅、黄囊苔草(*Carex korshinskyi*),分别占总生物量的 38.23%、30.52% 和 11.38%。

③ 重度退化草原(heavily degraded steppe, HDS), (116°41'04.7"E, 43°46'19.9"N), 群落类型为糙隐子草 + 冰草草原,糙隐子草占绝对优势,植株密度为(198 ± 17)株/m²,糙隐子草、黄囊苔草和冰草分别占 56.14%,

12.78% 和 12.10%, 地上总生物量为 $(24 \pm 3) \text{ g/m}^2$, 生物量较大的为糙隐子草和冰草(占地上总生物量 48.80% 和 28.39%)。

④ 极度退化草原(extremely degraded steppe, EDS), ($116^{\circ}41'04.5''\text{E}$, $43^{\circ}46'15.0''\text{N}$), 由于牲畜长期的过度践踏, 已退化成为裸地, 地上生物量几乎为零。

1.3 植物群落调查和土壤种子库取样

2005 年 8 月对研究样地植被进行群落调查, 在每个样地中心随机设置 5 个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 样方, 样方间距 10 m, 调查记录样方内的植物种类以及各物种在样方中的株数。在各样方点做一标记以便第 2 年进行土壤种子库的取样。

土壤种子库取样时间分别为 2006 年 4 月中旬和 2006 年 6 月底。4 月份土壤种子库取样代表土壤总种子库。休眠期至少一年才萌发的种子可以通过特别的取样时间来估测, 但如何区分 2a、3a 以至更长的时间才可萌发的种子, 需要探究精确的技术^[6]。锡林郭勒草原土壤中种子主要在春季萌发, 夏秋季节萌发的很少(只有少量的蒿属和葱属植物的种子夏秋季散布后可立刻萌发, 但据观测立刻萌发的只占总散布量的很小比例), 6 月底取样的主要目的是研究在土壤中保留时间至少超过 1 a 以上的持久土壤种子库。在研究区只有极少数种植物种子在 6 月底就开始散布, 如委陵菜属植物。

土样种子库取样采用随机法, 在植物群落调查样方附近进行种子库取样。土壤种子库取样器为特制的 $15 \text{ cm} \times 15 \text{ cm} \times 11 \text{ cm}$ 的钢制取样器。考虑到研究围封样地面积不大, 植被和地形地貌均质性很强, 同时土壤分层取样较多地增加了样品数, 本研究在每个样地中心选一个点, 以此为中心随机地选取 5 个取样点^[13~15]。锡林郭勒草原土深 8 cm 以下很少有种子存在^[13], 取土深度分为 0~3 cm(用取样器取该层时, 实际同时将土壤表面的一层较薄的凋落物一起取出, 这里并没有单独地分出凋落物层)、3~6 cm、6~9 cm 3 层, 每个退化等级样地共采集土壤种子库土样 15 个。土样装入布袋, 带回实验室萌发。

1.4 种子库组成和密度鉴定

草原生态系统绝大多数植物种子较小, 直接对种子进行鉴定困难。萌发法是观测土壤种子库的一种可行的方法^[16~20], 本研究采用萌发法鉴定土壤中的可萌发的种子, 土样过筛除去杂物后, 均匀平摊在发芽盘内, 厚度约 2 cm, 将发芽盘置于室内进行种子发芽和幼苗种属诊断。在种子萌发期间, 每天定时向发芽盆中喷洒适量水分。2 次萌发实验均进行了近 90 d 的观察期。幼苗鉴别时参考仲延凯绘制的草原植物幼苗图及一些常用的鉴别经验(如通过幼苗的形态特征、颜色和气味等)进行种的鉴定。

1.5 数据处理

土壤种子库与地上植被的相似性选用 Sorensen 指数:

$$CC = 2C / (S_1 + S_2)$$

式中, CC 为 Sorensen 指数; C 为植被与土壤种子库中都出现的物种数目; S_1 和 S_2 分别对应于植被和土壤种子库中出现的物种数目。

统计分析应用 SPSS11.5 统计软件对不同分层土壤种子库密度数据进行显著性检验等。

2 结果

2.1 土壤总种子库

轻度退化草原 0~9 cm 土壤总种子库密度为 $(2800 \pm 122) \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$, 中度退化为 $(1278 \pm 148) \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$, 重度退化为 $(1311 \pm 257) \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$, 极度退化为 $(311 \pm 31) \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$ 。随着草原退化程度的增加, 土壤总种子库密度明显下降。极度退化草原土壤种子库密度远小于轻度和中度退化草原, 分别只是轻度和中度退化草原的 11.1% 和 24.3%。

4 月份各样地不同植物土壤总种子库密度均随土壤深度的增加呈明显下降趋势(表 1), 轻度退化草原 0~3 cm 土壤种子库密度为 $(2344 \pm 160) \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$, 3~6 cm 为 $(411 \pm 91) \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$, 6~9 cm 为 $(44 \pm 0.0) \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$; ANOVA 分析 3 分层土壤种子库密度差异极显著($F = 135.449$, $P < 0.001$, $df = 11$); 中度退化草原

0~3 cm 土壤种子库密度为 (1067 ± 81) 粒 $\cdot m^{-2}$, 3~6 cm 为 (167 ± 78) 粒 $\cdot m^{-2}$, 6~9 cm 为 (44 ± 31) 粒 $\cdot m^{-2}$, ANOVA 分析 3 分层土壤种子库密度差异极显著 ($F = 68.644, P < 0.001, df = 11$); 重度退化草原 0~3 cm 土壤种子库密度为 (1200 ± 248) 粒 $\cdot m^{-2}$, 3~6 cm 为 (56 ± 21) 粒 $\cdot m^{-2}$, 6~9 cm 为 (56 ± 28) 粒 $\cdot m^{-2}$, ANOVA 分析 3 分层土壤种子库密度差异极显著 ($F = 20.857, P < 0.001, df = 11$); 极度退化样地 0~3 cm 土壤种子库密度为 (189 ± 58) 粒 $\cdot m^{-2}$, 3~6 cm 为 (78 ± 64) 粒 $\cdot m^{-2}$, 6~9 cm 为 (44 ± 26) 粒 $\cdot m^{-2}$, ANOVA 分析 3 分层土壤种子库密度差异不显著 ($F = 2.106, P = 0.178, df = 11$)。草原退化后, 0~3 cm 土壤种子库密度减少的幅度最大, 极度退化草原 0~3 cm 土壤种子库密度仅为轻度退化的 8.06%, 其次是 3~6 cm, 而 6~9 cm 的种子库密度基本上没有变化。各样地土壤总种子库主要分布在 0~3 cm, 轻度、中度、重度和极度退化各样地 0~3 cm 土壤种子库密度分别占 0~9 cm 土壤种子库密度的 83.7%、83.5%、91.5% 和 60.7%。

表 1 4 月份各样地土壤总种子库密度垂直分布 (粒 $\cdot m^{-2}$)Table 1 Densities (Mean $\pm$ SE, seeds $\cdot m^{-2}$) of soil seed bank in four sites and three soil layers in April

物种 Species	SDS			MDS		
深度 Depth (cm)	0~3	3~6	6~9	0~3	3~6	6~9
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	122 $\pm$ 93	11 $\pm$ 11	—	67 $\pm$ 53	—	—
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	—	—	—	67 $\pm$ 39	—	—
克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	355 $\pm$ 31	22 $\pm$ 12	—	44 $\pm$ 26	11 $\pm$ 11	—
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	833 $\pm$ 102	78 $\pm$ 33	—	689 $\pm$ 103	22 $\pm$ 22	—
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	11 $\pm$ 11	—	—	—	—	—
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	833 $\pm$ 90	200 $\pm$ 76	11 $\pm$ 11	100 $\pm$ 33	44 $\pm$ 44	11 $\pm$ 11
扁宿豆 <i>Melilotoides ruthenica</i>	—	11 $\pm$ 11	22 $\pm$ 13	—	—	—
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza dahurica</i>	—	—	—	—	—	—
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	16 $\pm$ 12	33 $\pm$ 21	11 $\pm$ 11	—	44 $\pm$ 44	22 $\pm$ 13
刺穗藜 <i>Chenopodium aristatum</i>	11 $\pm$ 11	—	—	11 $\pm$ 11	22 $\pm$ 12	—
轴藜 <i>Axyris amaranthoides</i>	—	—	—	11 $\pm$ 11	11 $\pm$ 11	—
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	—	—	—	—	—	—
藜 <i>Chenopodium album</i>	—	—	—	44 $\pm$ 18	—	—
反枝苋 <i>Amaranthus retroflexus</i>	11 $\pm$ 11	—	—	33 $\pm$ 18	—	—
女娄菜 <i>Melandrium apricum</i>	—	22 $\pm$ 22	—	—	—	11 $\pm$ 11
车前 <i>Plantago asiatica</i>	—	22 $\pm$ 12	—	—	—	—
独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>	11 $\pm$ 11	11 $\pm$ 11	—	—	11 $\pm$ 11	—
总计 Total	2344 $\pm$ 160	411 $\pm$ 91	44 $\pm$ 0	1067 $\pm$ 81	167 $\pm$ 78	44 $\pm$ 31
物种 Species	HDS			EDS		
深度 Depth (cm)	0~3	3~6	6~9	0~3	3~6	6~9
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	133 $\pm$ 31	—	11 $\pm$ 11	11 $\pm$ 11	—	—
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	—	—	—	—	—	—
克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	67 $\pm$ 13	—	—	—	—	—
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	144 $\pm$ 53	—	—	78 $\pm$ 21	—	—
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	—	—	—	11 $\pm$ 11	—	11 $\pm$ 11
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	57 $\pm$ 28	—	11 $\pm$ 11	—	11 $\pm$ 11	—
扁宿豆 <i>Melilotoides ruthenica</i>	—	—	11 $\pm$ 11	33 $\pm$ 11	67 $\pm$ 67	—
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza dahurica</i>	11 $\pm$ 11	11 $\pm$ 11	—	—	—	—
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	—	—	—	33 $\pm$ 21	—	11 $\pm$ 11
刺穗藜 <i>Chenopodium aristatum</i>	756 $\pm$ 206	33 $\pm$ 21	—	11 $\pm$ 1.1	—	22 $\pm$ 22
轴藜 <i>Axyris amaranthoides</i>	—	—	—	—	—	—
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	22 $\pm$ 13	—	—	11 $\pm$ 9	—	—
藜 <i>Chenopodium album</i>	11 $\pm$ 11	11 $\pm$ 11	22 $\pm$ 10	—	—	—
反枝苋 <i>Amaranthus retroflexus</i>	—	—	—	—	—	—
女娄菜 <i>Melandrium apricum</i>	—	—	—	—	—	—
车前 <i>Plantago asiatica</i>	—	—	—	—	—	—
独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>	—	—	—	—	—	—
总计 Total	1200 $\pm$ 248	56 $\pm$ 21	56 $\pm$ 28	189 $\pm$ 58	78 $\pm$ 64	44 $\pm$ 26

“—”表示在该样地该层中没有发现该种 means this species was not found in this layer and this sample spot

4 月份轻度、中度和极度退化草原表层(0~3 cm)和 0~9 cm 多年生植物种子库密度均大于 1 年生植物,只有重度退化草原 0~3 cm 多年生植物种子库密度小于 1 年生植物。1 年生植物黄蒿(*Artemisa scoparia*)在不同退化等级草原土壤种子库中均有分布,且密度较大,构成了土壤总种子库密度的主要部分,特别是在轻度退化草原,占土壤种子库总数的 37.3%,同时,在各垂直分层中均有较多分布。1 年生植物刺穗藜(*Chenopodium aristatum*)在重度退化草原土壤种子库中数量较多(占土壤总种子库的 60.2%)。对于轻度、中度、重度和极度退化草原,4 月份禾本科植物种子库密度分别占各自土壤种子库密度的 51.19%、70.43%、27.11% 和 35.71%,可见禾本科植物种子在中度和轻度退化草原土壤种子库中占有非常重要的地位,其中,糙隐子草占有绝对的优势,分别占轻度、中度、重度和极度退化草原土壤总种子库的 32.5%、55.6%、11.0% 和 25.1%。多年生中旱生杂类草女娄菜(*Melandrium apricum*)和车前(*Plantago asiatica*)在重度和极度退化草原土壤种子库中均未出现。

各样地 4 月份土样经萌发共记录幼苗 513 株,17 个种。轻度退化草原土壤种子库 12 个种;中度退化 12 个种;重度退化 9 个种;极度退化 8 个种。4 月份土壤种子库 17 个物种中多年生植物 8 种,占总植物种类的 47.1%,1 年生植物 9 种,占 52.9%。4 月份各样地各层土壤种子库中多年生植物和 1 年生植物物种数基本随着土壤深度的增加而减少(表 2)。图 1 为不同退化样地不同生活型植物种子库密度的垂直分布,各样地各层土壤种子库中多年生植物和 1 年生植物密度同样随着土壤深度的增加而减少。

表 2 4 月份各样地各层土壤种子库生活型构成(种)

Table 2 Life forms composition of species of soil seed bank in three soil layers in April

分层 Layer (cm)	SDS		MDS		HDS		EDS	
	多年生 Perennials	一年生 Annuals	多年生 Perennials	一年生 Annuals	多年生 Perennials	一年生 Annuals	多年生 Perennials	一年生 Annuals
0~3	4	5	4	5	4	4	4	3
3~6	6	3	3	4	1	2	1	1
6~9	3	2	1	2	2	2	1	2

2.2 持久土壤种子库

轻度退化草原 0~9 cm 持久土壤种子库密度为 (1667 ± 324) 粒 $\cdot m^{-2}$, 中度退化为 (967 ± 103) 粒 $\cdot m^{-2}$, 重度退化为 (334 ± 133) 粒 $\cdot m^{-2}$, 极度退化为 (167 ± 122) 粒 $\cdot m^{-2}$ 。同土壤总种子库的规律一样,随着草原退化程度的增加,持久性土壤种子库密度也明显下降,极度退化草原持久土壤种子库密度远小于轻度退化和中度退化草原,分别是两者的 10.0% 和 17.3%。

表 3 给出了 6 月份各样地不同植物持久性土壤种子库密度垂直分布情况,轻度退化 0~3 cm 持久土壤种子库密度为 (767 ± 296) 粒 $\cdot m^{-2}$, 3~6 cm 为 (622 ± 188) 粒 $\cdot m^{-2}$, 6~9 cm 为 (278 ± 114) 粒 $\cdot m^{-2}$, ANOVA 分析 3 分层土壤种子库密度差异不显著($F = 1.396$, $P = 0.296$, $df = 11$);中度退化 0~3 cm 为 (522 ± 76) 粒 $\cdot m^{-2}$, 3~6 cm 为 (389 ± 64) 粒 $\cdot m^{-2}$, 6~9 cm 为 (56 ± 21) 粒 $\cdot m^{-2}$, ANOVA 分析 3 分层土壤种子库密度差异显著($F = 16.916$, $P < 0.05$, $df = 11$),重度退化 0~3 cm 为 (256 ± 111) 粒 $\cdot m^{-2}$, 3~6 cm 为 67 ± 29 粒 $\cdot m^{-2}$, 6~9 cm 为 (11 ± 11) 粒 $\cdot m^{-2}$, ANOVA 分析 3 分层土壤种子库密度差异不显著($F = 3.717$, $P = 0.067$, $df = 11$),极度退化 0~3 cm 为 (122 ± 93) 粒 $\cdot m^{-2}$, 3~6 cm 为 (44 ± 31) 粒 $\cdot m^{-2}$, 6~9 cm 为 0,通过 ANOVA 分析,3 分层土壤种子库密度差异不显著($F = 1.187$, $P = 0.349$, $df = 11$)。

持续土壤种子库垂直剖面密度分布与土壤总种子库明显不同,土壤总种子库除了极度退化样地 3 土层间差异不显著以外,其它 3 个退化等级 3 土层间均差异极显著,而持续性土壤种子库所有退化等级 3 土层间差异均不显著。也就是说,持续性土壤种子库并不象土壤总种子库那样主要分布在 0~3 cm,而是在 3~6 cm 亚层同样也分布有较大比例的种子库。轻度、中度、重度和极度退化各样地 3~6 cm 土壤种子库密度分别占相应样地 0~9 cm 土壤总种子库密度的 37.3%、40.2%、20.1% 和 26.3%。

表 3 6 月份各样地持久土壤种子库密度垂直分布 (粒·m⁻²)Table 3 Densities (Mean ± SE, seeds·m⁻²) of soil seed bank in four sites and three soil layers in June

物种 Species	SDS			MDS		
深度 Depth (cm)	0 ~ 3	3 ~ 6	6 ~ 9	0 ~ 3	3 ~ 6	6 ~ 9
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	289 ± 155	—	—	333 ± 21	11 ± 11	—
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	11 ± 6	—	—	78 ± 49	33 ± 33	—
克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	111 ± 59	11 ± 11	—	89 ± 31	33 ± 21	—
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	11 ± 11	22 ± 12	—	67 ± 39	11 ± 7	—
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	133 ± 104	278 ± 136	111 ± 53	100 ± 49	189 ± 58	11 ± 11
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza dahurica</i>	—	11 ± 11	—	—	—	—
星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	—	11 ± 11	11 ± 11	—	—	—
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	—	111 ± 59	67 ± 67	56 ± 42	67 ± 22	—
刺穗藜 <i>Chenopodium aristatum</i>	—	—	—	44 ± 44	11 ± 11	44 ± 18
轴藜 <i>Axyris amaranthoides</i>	—	—	—	—	—	—
藜 <i>Chenopodium album</i>	—	—	—	—	—	—
女娄菜 <i>Melandrium apricum</i>	156 ± 156	100 ± 58	56 ± 28	22 ± 22	33 ± 21	—
车前 <i>Plantago asiatica</i>	56 ± 21	56 ± 33	22 ± 13	—	—	—
独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>	—	22 ± 13	11 ± 11	33 ± 33	—	—
鹤虱 <i>Lappula myosotis</i>	—	—	—	—	—	—
总计 Total	767 ± 296	622 ± 188	278 ± 114	522 ± 76	389 ± 64	55 ± 21
物种 Species	HDS			EDS		
深度 Depth (cm)	100 ± 58	—	—	0 ~ 3	3 ~ 6	6 ~ 9
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	100 ± 58	—	—	—	—	—
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	11 ± 11	—	—	—	—	—
克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	56 ± 42	22 ± 13	—	—	—	—
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	—	—	—	—	—	—
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	—	—	—	22 ± 22	11 ± 11	—
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza dahurica</i>	—	11 ± 11	—	—	—	—
星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	11 ± 11	—	—	—	—	—
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	—	—	—	89 ± 75	33 ± 21	—
刺穗藜 <i>Chenopodium aristatum</i>	56 ± 42	33 ± 21	11 ± 11	—	—	—
轴藜 <i>Axyris amaranthoides</i>	11 ± 11	—	—	—	—	—
藜 <i>Chenopodium album</i>	11 ± 11	—	—	—	—	—
女娄菜 <i>Melandrium apricum</i>	—	—	—	—	—	—
车前 <i>Plantago asiatica</i>	—	—	—	—	—	—
独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>	—	—	—	—	—	—
鹤虱 <i>Lappula myosotis</i>	—	—	—	11 ± 11	—	—
总计 Total	256 ± 111	67 ± 29	11 ± 11	122 ± 93	44 ± 31	0

“—”表示在该样地该层中没有发现该种 means this species was not found in this layer and this sample spot

不同植物土壤种子库密度对不同退化程度的响应模式也不同。对于轻度、中度、重度和极度退化草原,6 月份禾本科植物种子库密度分别占各自土壤种子库密度的 27.3%、36.8%、56.7% 和 0%,可见中度和重度退化草原土壤持久性种子库中,禾本科植物占有较重要的地位,而女娄菜、车前等多年生中旱生杂类草土壤种子库主要分布在轻度退化和中度退化草原。6 月各样地土壤种子库中多年生和 1 年生草本植物数量基本上都随着土层深度的增加而减少(表 4),除极度退化样地外,6 月各样地 0 ~ 3 cm 土层多年生植物种子库密度均大于 1 年生植物(图 1)。

2.3 土壤种子库与地上植被的关系

4 月份轻度、中度、重度和极度退化样地土壤种子库物种种类分别为 12、12、9 种和 8 种,轻度退化样地地上植被与土壤种子库共有种包括克氏针茅、糙隐子草、黄蒿、菊叶委陵菜、扁蓿豆,中度退化包括克氏针茅、早熟禾、冰草、糙隐子草、黄蒿,重度退化仅包括克氏针茅、糙隐子草和扁蓿豆 3 种。6 月轻度、中度、重度和极度退化样地土壤种子库的物种种类分别为 11、9、8 种和 3 种,轻度退化样地地上植被与土壤种子库共有种包括克氏针茅、糙隐子草、黄蒿、菊叶委陵菜,中度退化包括克氏针茅、糙隐子草、早熟禾、冰草和黄蒿,重度退化仅

包括克氏针茅和冰草 2 种。4 月和 6 月份各样地及各样地各层土壤种子库与地上植被的相似性系数见表 5。

表 4 6 月份各样地各层土壤种子库生活型构成(种)

Table 4 Life forms composition of species of soil seed bank in three soil layers in June

分层 Layer (cm)	SDS		MDS		HDS		EDS	
	多年生 Perennials	1 年生 Annuals	多年生 Perennials	1 年生 Annuals	多年生 Perennials	1 年生 Annuals	多年生 Perennials	1 年生 Annuals
0 ~ 3	5	2	5	4	4	3	1	2
3 ~ 6	6	3	5	3	2	1	1	1
6 ~ 9	3	3	0	2	0	1	0	0

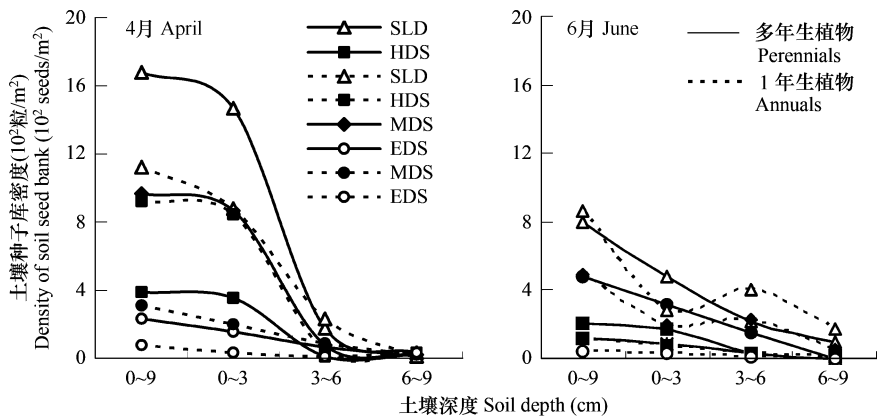


图 1 退化草原各样地不同生活型植物土壤种子库密度

Fig. 1 Density of soil seed banks of different life forms species in steppe degradation series

表 5 各样地各层土壤种子库与地上植被的相似性系数

Table 5 Similarity of seed banks and standing vegetation for three soil layers in April and June

地上植被 Above ground vegetation	土壤种子库 Soil seed bank	SDS		MDS		HDS	
		4 月 April	6 月 June	4 月 April	6 月 June	4 月 April	6 月 June
	土壤深度 Soil depth (cm)						
SDS	0 ~ 9	0.417	0.348				
	0 ~ 3	0.381	0.333				
	3 ~ 6	0.476	0.400				
	6 ~ 9	0.400	0.235				
MDS	0 ~ 9			0.417	0.476		
	0 ~ 3			0.476	0.476		
	3 ~ 6			0.316	0.500		
	6 ~ 9			0.133	0.143		
HDS	0 ~ 9					0.333	0.235
	0 ~ 3					0.235	0.250
	3 ~ 6					0.000	0.167
	6 ~ 9					0.154	0.000

4、6 两个月份,各样地 0 ~ 9 cm 土层土壤种子库与地上植被的相似性系数介于 0.235 ~ 0.476(表 5),中度和重度退化草原土壤表层(0 ~ 3 cm) 土壤种子库与相应地上植被有较高的相似性。

3 讨论

3.1 草原退化与土壤种子库组成和密度

随着退化程度的增加,克氏针茅草原不论是土壤总种子库,还是持久土壤种子库的组成和密度均明显下

降,草原退化不仅影响到地上植物群落的组成和生物量,同时也极大地减少了草原土壤种子库的物种组成和种子库密度,这一结论与他人的研究结果^[19,21,22]相同。放牧退化草原土壤种子库物种组成和密度减少的最直接的解释就是过度放牧将减少一些物种种子的产量,甚至使一些物种从放牧地植物群落中消失而完全切断了这些植物种子的供给。当然,这种物种的消失或种子产量的减少只发生在一定的退化区域内,Hodgkinson and Froudenberger^[23]研究表明在干旱地区,一个地方土壤种子库来源可能是通过风或水的作用从更远地方传输过来。此外,放牧退化造成的放牧地适合种子保留的微生境的改变也不利于土壤种子库的形成^[24]。

6 月份表层(0~3 cm)土壤种子库中 1 年生植物物种数明显减少,说明 1 年生植物种子绝大多数春季萌发,种子在土壤中存留时间不超过 1 a。本研究中克氏针茅退化草原初春 0~9 cm 土壤种子库密度(2800 粒·m⁻²)与锡林郭勒多伦县克氏针茅放牧地初春土壤种子库密度 3664 粒·m⁻²(0~5 cm)^[9]处于同一水平。

3.2 短暂和持久土壤种子库

土壤种子库的分类是一个复杂的问题,国际上也先后出现了不少的分类系统。于顺利^[6]较全面地总结了目前国际上报道的近 10 个土壤种子库分类系统。最经典和常用的是 Thompson & Grime 在 1979 年提出的土壤种子库分类系统,即简单地分为持久土壤种子库(permanent or persistent soil seed bank)和短暂土壤种子库(transient soil seed bank),其中对持久土壤种子库下的定义为:指种子在土壤中休眠期至少 1 a,这样在土壤中存活 2~100 a 都归为持久土壤种子库^[3]。Hodgson^[4]又进一步将持久土壤种子库分为:短期持久土壤种子库(种子在土壤中休眠期超过 1 a,但少于 5 a)和长期土壤种子库(种子在土壤中休眠期超过 5 a)两类。

Thompson & Grime 1979 年提出的土壤种子库分类系统中进一步将短暂土壤种子库分为两类,一类是种子散布后即可立即萌发,另一类种子散布后需经过一个冬季的休眠和春化,在春季才萌发^[3]。锡林郭勒草原中部地区,种子散布后即可迅速萌发的仅见蒿属、葱属和猪毛菜属植物散布的一小部分种子,据观测,立刻萌发的只占总散布量的很小一部分,大多数土壤种子库需要冬季的休眠和春化并在次年或以后各年的春季萌发。

4 月初的内蒙古高原草原土壤种子库可做为已得到上一年夏秋季种子雨补充、冬季的低温过程但还未经历春季种子萌发的土壤总种子库(这期间,一部分土壤种子库可能被捕食和衰老,总土壤种子库取样时间应为 10 月末,但该时刻取样的土壤种子未经历冬季的低温过程,将会影响萌发实验的效果)。6 月底取样的土壤种子库可近似看做在土壤中保留时间至少超过 1 a 的持久土壤种子库,如在 7、8 月或 9 月份取样,又有当年大量的新种子输入到土壤种子库中,则无法与前 1a 落下,并经历了一个春季并没有萌发的土壤种子库相区别,而这一部分种子库在土壤中至少已保存了 1a 的时间。在内蒙古锡林郭勒草原东南部地区只有极少数种植物的种子在 6 月底便开始散布,主要是委陵菜属植物。

Warr 等^[25]认为在多年生植物和/或夏季 1 年生植物占优势的群落中,研究持久土壤种子库应该在夏天取土样,即在春季萌发完成之后,种子成熟和散布开始之前;而如果想要在土样中即包含持久种子库又包括短暂种子库,应该在早春取样,即在萌发开始之前取土样。这一取样时间正与本研究设计相吻合。

根据短暂土壤种子库的定义,克氏针茅严重退化草原瞬时土壤种子库最多占其总土壤种子库 74.5% (因为这里春季萌发的种子既包括上一年秋季草原落下的种子(短暂土壤种子库中的种子),又包括前几年落下的种子(持久土壤种子库),其余 25.5% 为持久土壤种子库。这一结论与羊草+大针茅草原严重退化变体冷蒿+糙隐子草草原瞬时土壤种子库比例低,持久土壤种子库比例高的结论相反^[26],这也说明,对于退化草原,短暂和持久土壤库两者谁的比例大,与研究样地退化草原土壤种子库的物种组成,特别是一些一年生植物种子数量最为直接相关,本研究中的克氏针茅严重退化草原为糙隐子草草原,样地土壤种子库中含有大量的 1 年生植物刺穗藜种子;而羊草+大针茅草原严重退化变体冷蒿草原,研究样地土壤种子库中 1 年生植物种子很少,包括刺穗藜的种子^[26]。同样,对于未退化或轻度退化的草原,土壤种子库中 1 年生植物种子密度的高低也决定着其瞬时土壤种子库和持久土壤种子库的相对比例。在锡林郭勒草原中部地区,具体到某一种植物,很难绝对说它是属于短暂或持久种子库,每种植物的种子都有可能构成持久土壤种子库或短暂土壤种子

库中的一员,但有些植物(如各种 1 年生植物藜)的种子明显地多数构成了短暂土壤种子库,而一些植物,如黄囊苔草的种子在土壤中的休眠期较长,不易萌发,则主要形成了土壤持久种子库。

虽然萌发法目前是研究草原土壤种子库常用的方法,但萌发法观测的实际上只是土壤种子库中可萌发(germinable)的土壤种子库,而不是土壤种子库中所保存的所有的种子。一些植物的种子,在自然条件下能萌发,而在室内条件下很难萌发,如黄囊苔草、细叶鸢尾(*Iriss tenuifolia*)和芍药(*Paeonia lactiflora*)等,在室内进行这些种子的发芽试验需进行特殊的处理^[17]。本研究得出的可萌发的种子库种子数量可能偏低,因为一些进行深度休眠的种子,不可能在 90 d 内萌发成功。另外,更严格地说,室内萌发确定的可萌发土壤种子库与原位实际萌发土壤种子库也有不同。这也是用萌发法研究土壤种子库的一个缺陷,但这并不妨碍萌发法作为研究草原土壤种子库的主要方法而被普遍采用。

6 月底土壤种子库是经过春季萌发但当年的新种子还未落下时的土壤种子库,两者之差即是当年春季草原萌发的土壤种子数,轻度、中度、重度和极度退化草原当年萌发的土壤种子数分别为 1133、311、977 粒·m⁻²和 144 粒·m⁻²,分别占 4 月份土壤总种子库的 40.5%、24.3%、74.5 和 46.3%,其中,重度退化草原当年萌发的土壤种子库密度高达 977 粒·m⁻²,原因是重度退化草原样地 1 年生植物刺穗藜达 778 粒·m⁻²的高萌发率所造成。

References:

- [1] Simpson R L. Ecology of soil seed bank. Academic Press, San Diego, 1989, 313—317.
- [2] Coffin D P, Lauenroth WR. Spatial and temporal variation in the seed bank of semiarid grassland. American Journal of Botany, 1989, 76(1): 53—58.
- [3] Thompson K, Grime J P. Seasonal variation in the seed bank of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology, 1979, 67: 893—921.
- [4] Hodgson J G, Grime J P, Thompson K. The electronic comparative plant ecology. London: Chapman & Hall, 1995.
- [5] Csontos P and Tom S J. Comparison of soil seed bank classification systems. Seed Science Research, 2003, 101—111.
- [6] Yu S L, Chen H W, Lang, N J. The classification system of soil seed banks and seed persistence in soil. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27: 2099—2018.
- [7] Lyaruu H V M. Soil seed bank and regeneration potential on eroded hill slopes in the Kondoa Irangi Hills, central Tranzania. Applied Vegetation Science, 1999, 2: 209—214.
- [8] Matus G, Verhagen R, Bekker R M. Restoration of the *Cirsio dissecti*-*Molinietum* in The Netherlands: Can we rely on the soil seed banks? Applied Vegetation Science, 2003, 6: 73—84.
- [9] Zhan X M, Li L H, Li X, *et al.* Effects of grazing on the soil seed bank of a *Stipa Krylovii* steppe community. Journal of Plant Ecology, 2005, 29: 747—752.
- [10] Bai Y F, Li DX, Xu Z X, *et al.* Growth and reproduction of *Stipa Krylovii* population on a grazing gradient. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19: 479—484.
- [11] Han B, Wang J, Zhao M L, *et al.* Genetic differentiation of *Stipa Krylovii* in different degraded Soil. Acta Agretia Sinica, 2003, 11(2): 146—153.
- [12] Chen Z Z. Topography and climate of the Xilin River Basin. Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station. Research on Grassland Ecosystem (No.3). Beijing: Science Press, 1988. 13—19.
- [13] Bao Q H, Zhong Y K, Sun W, *et al.* The influence of mowing on the seed amount and composition in soil seed bank of typical steppe II: the amount of seed having vitality and its vertical distribution. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol, 2000, 31: 93—97.
- [14] Tong C and Zhong Y K. Influence on the number in of viable seeds bank under different mowing treatment in typical steppe. Grassland of China, 2001, 23: 5—38.
- [15] Shang Z H, Long R J, Ma Y S, *et al.* Soil seed bank of degraded alpine grassland in headwater region of the quantities and dynamics of seed germination. Chin J Appl Environ Biol, 2006, 12: 149—209.
- [16] Pugnaire F I, Lázaro R. Seed bank and understory speices composition in a semi-arid environment: the effect of shrub age and rainfall. Annals Botany, 2000, 86: 807—813
- [17] Zhong Y K, Bao Q H, Sun W *et al.* The influence of mowing on the seed amount and composition in soil seed bank of typical steppe IV-the

- comparing of the compositions of community biomass and seed amount. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol*, 2000, 32: 551 — 556.
- [18] Zhong Y K, Zhang H Y. The influence of mowing on the seed amount and composition in soil seed bank of typical steppe V. inquiring the research methods of soil seed bank. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol*, 2001, 32: 645 — 648.
- [19] Kinloch J E and Friedel M H. Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 1: seed bank and vegetation. *Journal Arid Environment*, 2005, 60: 131 — 161.
- [20] Zhao L Y, Li Z H, Zhao J H, *et al.* Comparison on the difference in soil seed bank between grazed and enclosed grasslands in Horqin sand land. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30: 617 — 623.
- [21] Russi L, Cocks P S, Roberts E H. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29: 763 — 771.
- [22] Wang S M, Zhang X, Li Y, *et al.* Spatial distribution pattern of the soil seed bank of *Stipa grostis pennata* (Trin.) de winter in the Gurbantonggut Desert of north-west China. *Journal of Arid Environment*, 2005, 63: 203 — 222.
- [23] Hodgkinson K, Freudenberger D. Production pulses and flow in rangeland landscapes. In: Ludwig J, Tongway D, Freudenberger D, Noble J, Hodgkinson K eds. *Landscape Ecology: Function and Management: Principles from Australia's Rangelands*, CSIRO Publishing, Melbourne, 1997.
- [24] Tongway D J, Sparrow A D, Friedel M H. Degradation and recovery processes in arid grazing lands of central Australia, Part 1: soil and land resources. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55, 301 — 326, doi:10.1016/S0140-1963(03)00025.
- [25] Wart S J, Kent M, Thompson J P. Seed bank composition and variability in five woodlands in southwest England. *Journal of Biogeography*, 1994, 21: 152 — 168.
- [26] Tong C, Feng X, Zhang Y M, *et al.* Soil seed banks in different grazing exclusion restoring succession stages in the Xiligole degraded steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(5): 1991 — 2002.

参考文献:

- [6] 于顺利, 陈宏伟, 郎南军. 土壤种子库的分类系统和种子在土壤中的持久性. *生态学报*, 2007, 27: 2099 ~ 2108.
- [9] 詹学明, 李凌浩, 李鑫, 等. 放牧和围封条件下克氏针茅草原土壤中种子库的比较. *植物生态学报*, 2005, 29, 747 ~ 752.
- [10] 白永飞, 李德新, 许志信, 等. 牧压梯度对克氏针茅生长和繁殖的影响. *生态学报*, 1999, 19: 479 ~ 484.
- [11] 韩冰, 王俊, 赵萌莉, 等. 退化梯度对克氏针茅种群遗传分化的影响. *草业学报*, 2003, 11(2): 146 ~ 153.
- [12] 陈佐忠. 锡林河流域地形与气候概况. 中国科学院内蒙古草原生态系统定位站编, 草原生态系统研究(第3集). 北京: 科学出版社, 1988. 13 ~ 19.
- [13] 包青海, 仲延凯, 孙维, 等. 割草干扰对典型草原土壤种子库数量与组成的影响 II. 具有生命力的种子数量与其垂直分布. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2000, 31: 93 ~ 97.
- [14] 全川, 仲延凯. 割草对典型草原土壤中具活力的种子数量的影响. *中国草地*, 2001, 2: 35 ~ 38.
- [15] 尚占环, 龙瑞军, 马玉寿, 等. 黄河源区退化高寒草地土壤种子库种子萌发数量和动态. *应用与环境生物学报*, 2006, 12: 149 ~ 209.
- [17] 仲延凯, 包青海, 孙维, 等. 割草干扰对典型草原土壤种子库种子数量与组成的影响 IV——群落生物量的组成与种子数量组成的比较. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2001, 32: 551 ~ 556.
- [18] 仲延凯, 张海燕. 割草干扰对典型草原土壤种子库种子数量与组成的影响 V——土壤种子库研究方法的探讨. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2001, 32: 645 ~ 648.
- [20] 赵丽娅, 李兆华, 赵锦慧, 等. 科尔沁沙质草地放牧和围封条件下的土壤种子库. *植物生态学报*, 2006, 30: 617 ~ 623.
- [26] 全川, 冯秀, 张远鸣, 等. 锡林郭勒退化草原长期围栏禁牧恢复演替下的土壤种子库特征. *生态学报*, 2008, 28: 1991 ~ 2002.