

# 松嫩平原两种碱蓬群落土壤种子库 通量及幼苗死亡的分析\*

杨允菲 祝玲<sup>√</sup>张宏一

(东北师范大学草地生态工程实验室, 长春, 130024)

Q949.745-1

A

**摘要** 角碱蓬和翅碱蓬都是 1a 生耐碱性较强的藜科植物。在松嫩平原碱化草甸 2 个固定的单优碱蓬群落土壤中有活力种子的数量动态和种群动态的研究结果表明: 土壤种子库存量在尚未萌发输出以前为最大, 角碱蓬群落为 22260 粒/m<sup>2</sup>, 翅碱蓬群落为 37230 粒/m<sup>2</sup>。整个生长季均有种子输出, 2 群落的种子库存量随着时间呈渐近形式规律地下降。现存植株数量角碱蓬种群以 5 月上旬最大, 为 19480 株/m<sup>2</sup>, 翅碱蓬则在 4 月上旬最大, 为 24430 株/m<sup>2</sup>。幼苗累积死亡率随着时间角碱蓬种群呈 Logistic 曲线形式增加, 翅碱蓬种群呈单分子曲线形式增加。

**关键词:** 种子库, 种群动态, 角碱蓬, 翅碱蓬, 松嫩平原。

角碱蓬(*Suaeda corniculata*)和翅碱蓬(*S. heteroptera*)都是 1a 生藜科碱蓬属植物, 具有较强的耐碱性, 在 pH10—10.5 的重碱斑上均可形成单优群落<sup>[1]</sup>。据测定, 在孕蕾至开花期 2 种植物的地上生物量可达 350—650g/m<sup>2</sup>。它们是松嫩平原碱化草甸的主要先锋种和碱斑上有机质的主要提供者; 对碱斑群落演替过程起着重要的作用。研究分析其土壤种子库在生长季的通量及其幼苗存活与死亡等状况随时间的变化, 有助于进一步从个体和种群水平上认识植物的某些特征与环境之间的关系。

有关土壤种子库的研究, 国外早在 30 年代初先后就农田杂草<sup>[2]</sup>、草原<sup>[3,4]</sup>、荒漠<sup>[5,6]</sup>、沼泽<sup>[7,8]</sup>、森林<sup>[9,11]</sup>等的种子库组成及其与群落植物组成、以及不同人为干扰群落之间<sup>[12,13]</sup>关系做了比较分析。70 年代以后, 相继采用天然的<sup>[14-18]</sup>和实验的<sup>[19-21]</sup>种群为材料, 研究了生长季内种子萌发时间与幼苗存活的关系。国内有关土壤种子库的研究报道甚少<sup>[22-24]</sup>, 对生长季不同时间出苗的幼苗存活与死亡的调查研究, 迄今尚未见报道。

## 1 材料与方

本项研究是在松嫩平原南部、吉林省长岭种马场、东北师范大学草地生态定位研究站的天然碱化草甸上进行, 地理位置在 44°45'N 和 123°45'E 附近<sup>[25]</sup>。

样地设在围栏 20hm<sup>2</sup> 严重碱化的实验研究区内, 在地形平坦、微地形和土壤条件较一致的单优角碱蓬群落和单优翅碱蓬群落设立了固定样地。每个样地的面积约为 600m<sup>2</sup>。1989 11 20, 在植株尚处立枯、部分种子尚未散布之时, 根据群落特征、植株大小及其分布的均匀状况选定样地, 同时随机取样一次。1990 04 05 种子开始萌发, 从 4 月 10 日起, 每个月份月上旬均在有植株生长的样地内随机取样, 至 10 月中旬在植株又处立枯时最后一次取样。由于两种碱蓬的种子小, 其千粒重角碱蓬仅为 0.3217 ± 0.0076g, 翅碱蓬为 1.0023 ± 0.0410g, 所以, 取样单位

\* 国家自然科学基金资助项目。张宝田参加了部分工作, 特此致谢。

收稿日期, 1993 03 29, 修改稿收到日期, 1994 08 06。

设计为 10cm×10cm×5cm,10 次重复。采用发芽法记数土壤种子含量,每隔 10d 拔苗记数一次并翻动一次土样,连续观测 30d。从 4 月 10 日至 9 月 4 日,在生长季的 6 次取样中,同时记数每个样方中活植株的数量。用换算为常规单位面积(1m<sup>2</sup>)的统计平均值代表土壤种子库存量及现存植株的数量。根据 2 组观测数据,计算出种子库存量率和实际消减率,以及植株的实际消长率和幼苗的累积死亡率。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤种子库的数量动态

表 1 两种单优碱蓬群落土壤中有活力种子库存量随时间的变化  
Table 1 Changes of standing storage on viable seeds in the soil in communities of two single species of *Suaeda* along with time (Seeds/m<sup>2</sup>)

| 时间<br>Date                   | 1989  |       | 1990 |      |      |      |     |     |       |
|------------------------------|-------|-------|------|------|------|------|-----|-----|-------|
|                              | 20/11 | 5/4   | 10/4 | 8/5  | 5/6  | 5/7  | 6/8 | 4/9 | 13/10 |
| 角碱蓬<br><i>S. corniculata</i> | 8440  | 22260 | 6180 | 1980 | 1410 | 1010 | 720 | 520 | 2870  |
| 翅碱蓬<br><i>S. heteroptera</i> | 4740  | 37230 | 2800 | 2420 | 1340 | 630  | 520 | 340 | 1200  |

不同时间 2 种碱蓬群落的土壤种子库存量详见表 1。可以看出,在整个生长季内,2 种碱蓬群落土壤种子库总是在不断地输出,呈现出库存量从生长季初期的陡度到 5 月份以后的缓慢减少过程。经统计分析,在生长季内,2 种碱蓬群落的土壤种子库存量率随时间均符合于变形双曲线函数变化,其拟合的方程,角

碱蓬群落为:

$$Y = 4.3687 + 96.4740/x \quad (n = 7, r = 0.9978) \quad (1)$$

翅碱蓬群落为:

$$Y = 3.2850 + 98.9057/x \quad (n = 7, r = 0.9902) \quad (2)$$

它们的观测值及拟合曲线见图 1。

方程(1)和方程(2)反映出,2 种碱蓬群落的土壤种子库存量率(Y)随着生长季时间(x)的推移,角碱蓬群落渐近于 4.3687%,翅碱蓬群落渐近于 3.2850%。由于这里的土壤种子库存量率是以种子尚未开始萌发输出的 4 月 5 日为 100%,所以,各月份的库存量率仅反映土壤种子库存量的相对比率状况,对于生长季内各月份土壤种子库存量的实际消减状况见图 2。

图 2 中 2 种碱蓬群落土壤种子库存量随时间的消减率均以生长季内前 2 次调查测定的消减幅度较大,在 4 月上旬土壤种子刚刚开始萌发出苗,角碱蓬群落便消减了库存量的 72.2%,翅碱蓬群落消减了 65.5%,到了 5 月上旬,角碱蓬群落又消减了库存量的 68.0%,翅碱蓬群落消减了 81.1%,以后 6—9 月份角碱蓬群落的库存消减率基本稳定在 28%左右,翅碱蓬群落则在 17.5%—44.6%之间波动。

2 种碱蓬的种子萌发速度较快,发芽率较高。经测定,在 18—25℃变温条件下,48h 内发芽率可达 85%以上。但是,从土壤种子库土样的发芽测定过程看,即使将土样在发芽床铺得很薄(约 2cm),翻动土样也会促进其继续出苗,反映了埋土深度对其种子萌发有一定的制约作用。根据实验区气象资料,1990 年春季雨量较大,4 月份的降水量为 45.6mm,比历年平均高 2.04 倍,5 月份的降水量为 101.6mm,比历年平均高 1.83 倍。可见,两种碱蓬群落在生长季初期土壤种子库消减率大,不仅与两种植物本身的生物学特性有关,而且与该阶段降水量较多,致使土壤的水分条件较好有关。此外,整个生长季均有种子从土壤库输出,以至生长季末期土壤中仍保留着一定数量有活力的种子,表明土壤中不同深度埋藏的种子所处的具体环境条件是

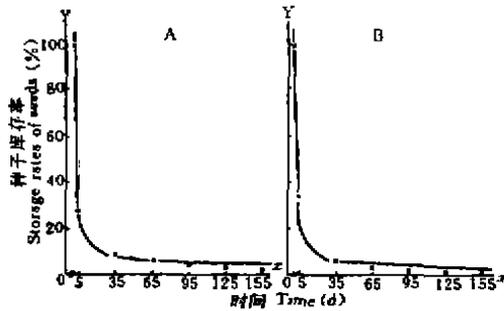


图1 生长季内2种碱蓬群落土壤种子库存率随时间的变化

Fig. 1 Changes of the storage rates on visible seeds in the soil in communities of two single species of *Suaeda* along with time during growth season  
A—*S. corniculata* B—*S. heteroptera*

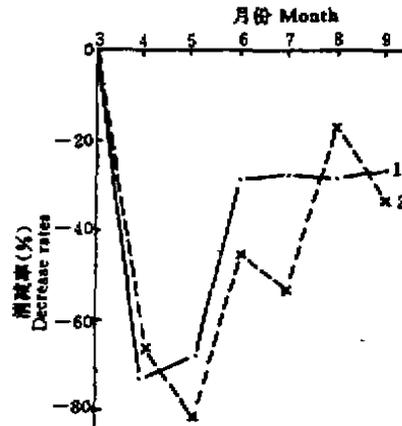


图2 生长季内2种碱蓬群落土壤种子库存消减率随时间的变化

Fig. 2 Changes on decrease rates of the storage of viable seeds in the soil in communities of two single species of *Suaeda* along with time during growth season 1—*S. corniculata* 2—*S. heteroptera*

有差异的,而这种差异则导致其种子在萌发时所需要的水热条件也不尽相同,同时还表明,两种碱蓬植物的种子,在土壤中至少可以度过一个生长季的时间而仍能保持着活力。

### 2.2 种群动态

表2表明了不同时间两种碱蓬种群的现存植株数量。角碱蓬种群的现存植株数以5月上旬最多,6月上旬次之,4月上旬居第3位,自6月份以后呈不断减少趋势;翅碱蓬种群是以4月上旬最多,以后则随时间呈不断减少趋势。经进一步统计,除了角碱蓬种群的现存植株数在4—5月增长了21%以外,其它各月份间以及翅蓬种群从生长季开始各月份间均呈不同程度的消减,其中,角碱蓬种群6—7月间和7—8月间的消减幅度较大,分别达到了50%和53%,翅碱蓬种群6—7月间的消减幅度大,达到72%。各月份消长状况见图3。

表2 两种碱蓬种群现存植株随时间的变化

Table 2 Changes of standing plants of two species populations of *Suaeda* along with time (Plants/m<sup>2</sup>)

| 日期 Date                      | 10/4  | 8/5   | 5/6   | 5/7  | 6/8  | 4/9  |
|------------------------------|-------|-------|-------|------|------|------|
| 角碱蓬<br><i>S. corniculata</i> | 16080 | 19480 | 16280 | 8170 | 3830 | 3410 |
| 翅碱蓬<br><i>S. heteroptera</i> | 24430 | 22360 | 15720 | 4390 | 2420 | 2380 |

在松嫩平原,重碱斑大多丧失了表土层,因而微地形稍低,在Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>和NaHCO<sub>3</sub>的作用下,土壤结构很差,土粒细、质地粘重、渗透性小,雨时易积水,干后易龟裂,整个生长季将多次出现类似的现象,由此造成部分苗株根系的机械损伤。如果干旱时间较长,龟裂缝隙附近的苗株将因干旱失水而死亡。此外,一般在6月中下旬降水量开始增多,由于雨热同季,气候适宜,植株也开始迅速生长,个体间的竞争作用不断增大,弱小苗株及萌发新芽也将因光照不足而发生死亡。如果将前者因环境条件的不利变化而引起的死亡视为非密度制约的死亡,将后者因植物对空间与资源的竞争而引起的死亡视为密度制约的死亡,则在植株处于缓慢生长的生长季前期,苗株的死亡应视为非密度制约所致;而进入旺盛生长期以后,则应视为非密度制约和密度制约的共同作用结果。经统计分析,幼苗累计死亡率随时间角碱蓬种群呈逻辑斯谛曲线变化,其拟合的方程为:

$$Y = \frac{84.4}{1 + e^{7.5424 - 0.0964x}} \quad (n = 6, r = -0.9803) \quad (3)$$

翅碱蓬种群则呈单分子曲线变化, 其拟合的方程为:

$$Y = 100 - e^{4.6992 - 0.0208x} \quad (n = 6, r = -0.9702) \quad (4)$$

它们的观测值及拟合曲线见图 4。

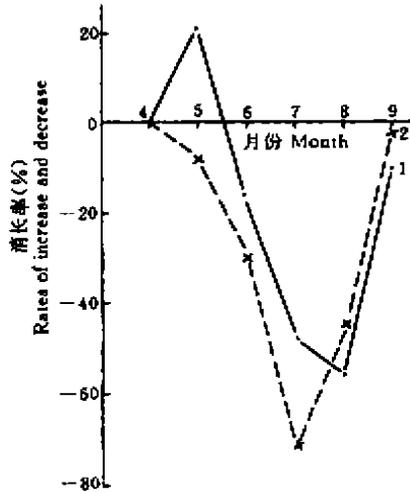


图 3 2 种碱蓬种群现存植株的消长率随时间的变化  
Fig. 3 Changes of increase or decrease rates on standing plants of two single populations of *Suaeda* along with time

1. *S. corniculata* 2. *S. heteroptera*

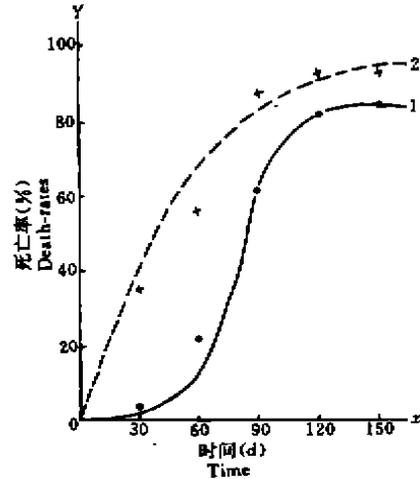


图 4 2 种碱蓬种群幼苗累积死亡率随时间的变化  
Fig. 4 Changes of accumulates death-rates on the seedlings of two species populations of *Suaeda* along with time

1. *S. corniculata* 2. *S. heteroptera*

方程(3)和方程(4)是 2 种不同形式的饱和曲线。方程(3)表明, 角碱蓬种群的幼苗累积死亡率(Y)是随着生长季时间(x)的推移, 有一个初期缓慢、中期迅速、后期又趋于缓慢的 S 型增长过程, 而且至生长季末期, 最高也不能超过 84.4% 的数量比率; 而方程(4)则表明, 翅碱蓬种群的幼苗累积死亡率则是一个初、中期迅速, 后期趋于缓慢的单分子型增长过程, 而且最高饱和点为 100%。但从图 4 中可以看出, 生长季后期的 9 月份, 翅碱蓬种群幼苗累积死亡率的理论值约为 95% 左右。此外, 从图 4 还可以看出, 翅碱蓬种群的幼苗累积死亡率始终高于角碱蓬种群, 这不仅与种子库到不同时间的萌发、出苗、生长等数量上的差异有关, 而且与两种碱蓬的生物学及生态学特性有关, 如在不同生长发育阶段的抗逆性, 以及因株高、分枝等特性的差异而产生由密度制约的死亡比率的差异等。据观察, 相对而言, 翅碱蓬的植株高大而粗壮, 并且上部多分枝, 所以个体间的竞争力较强, 进入旺盛生长期后, 由密度制约的死亡比率也更大。

### 3 讨论与结论

2 种碱蓬群落土壤种子库存量均较大, 在 4 月初, 角碱蓬群落达 22260 粒/m<sup>2</sup>, 翅碱蓬群落高达 37230 粒/m<sup>2</sup>, 反映了 1 年生植物产籽量多这一普遍的生物学特性。

2 种碱蓬群落在整个生长季内均有种子从土壤库中不断输出, 但至生长季末期, 土壤中仍保留着一定数量的有活力的种子。如果将群落内地表层的种子被水或风搬运去与搬运来视为一个恒量, 则种子的输出主要体现在发芽上。因此, 上述结果反映出: ①在土壤中不同深度埋藏的种子所处的具体环境条件是有差异的, 这种差异导致其种子在萌发所需要的水、气、热等

条件也不尽相同;②2种碱蓬的种子在土壤环境中,至少可以经历一个复杂多变的生长季以后具有活力;③即使输出的种子发生了全部未完成生活史的意外情况,种群尚仍有以待再繁荣的潜力。

2种碱蓬群落的土壤种子库在9月下旬、即籽实成熟以后方有输入,但至10月中旬乃至植株全部干枯的11月下旬输入量均不大。据观测,除了翅碱蓬的种子比角碱蓬稍大,前者的千粒重比后者多2倍以外,其它在结实特征、种子形态特征、籽实散布特征等大体相同,例如它们均为3—6朵花簇生于叶腋,并在分枝上排列成间断的穗状花序;胞果包于花被内,果时花被增厚;种子卵圆形或椭圆形,2面凸,稍扁,有光泽;籽实成熟后多连同花被一并脱落,以及自然落粒性较差等。植物的落粒性与其扩展潜在生态位空间有着一定的联系,具有重要的生态学意义。因为自然落粒性强的植物,种子成熟后容易随即脱落于母株附近,种子散布的范围就相对较小;而自然落粒性差的植物,种子成熟后要借助于某些外力,如风力、摩擦力等的作用方能脱落,种子散布的范围相对较大。2种碱蓬虽然表现为落粒性较差,但其具体的标准乃至种子散布范围的估计,尚需进一步研究。

在生长季内,两种碱蓬群落的土壤种子库存率均是随着时间有规律地渐近减少,但是,这种定量关系是否稳定、是否可以作为预测模型,还需要作进一步的检验。

角碱蓬种群的现存植株数量以5月上旬最大,达19480株/m<sup>2</sup>,以后不断减少,至生长季后期的9月份仅存3410株/m<sup>2</sup>;翅碱蓬种群则以4月上旬最大,为24430株/m<sup>2</sup>,至9月份仅存2380株/m<sup>2</sup>。以2种群在各月份间的植株消减率均以生长旺盛时期的6—8月间较大这一共同现象反映出,在2种碱蓬的种群动态中,存在着密度效应的种群调节机制。

2种碱蓬种群的幼苗累积死亡率是由种子库输出量和现存植株数量来估计的,忽略了生长季各期间可能被小动物采食和可能失去活力等数量比率。因此,对于2种群的幼苗累积死亡率随时间的定量化参数,还需要做进一步的修正工作。

### 参 考 文 献

- 1 葛 崑,刘庚长等. 松嫩平原重碱地改良方法的初步研究. 中国草地科学研究与发展战略. 北京:农业科学技术出版社. 1991, 223—226
- 2 Brechley W E and Warrington K. The weed seed population of arable soil; I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *J. Ecol.*, 1930, 18, 235—272
- 3 Champness S S and Morris K. The population of buried weed seeds in relation to contrasting pasture and soil types. *J. Ecol.*, 1948, 36, 147—173
- 4 Lippert R D and Hopkins H.H. Study of viable seeds in various habitats in mixed prairies. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 1950, 53, 355—364
- 5 Chippendale H G and Milton E J. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. *J. Ecol.*, 1934, 22, 508—531
- 6 Henderson C B. *et al.* Spatial and temporal pattern in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *J. Ecol.*, 1988, 76, 717—728
- 7 Leck M A and Graveline K J. The seed bank of a freshwater tidal marsh. *Am. J. Bot.*, 1979, 66, 1006—1015
- 8 Milton E J. The occurrence of buried viable seeds in soils at different elevations and on a salt marsh. *J. Ecol.*, 1939, 27, 149—159
- 9 Johnson E A. Buried seed population in the subarctic forest east of Great Slave Lake. Northwest Territories. *Can. J. Bot.*, 1975, 52, 2933—2941
- 10 Kellman M C. The viable seed content of some forest soils in coastal British Columbia. *Can. J. Bot.*, 1970, 48, 1383—1385
- 11 Whipple S A. The relationship of buried, germinating seeds to vegetation in an old growth Colorado subalpine forest. *Can. J. Bot.*, 1978, 56, 1050—1059
- 12 Kellman M C. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. *J. Appl. Ecol.*, 1974, 11, 669—677

- 13 Thompson K and Grime J P. Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in the contrasting habitats. *J. Ecol.*, 1979, **67**: 893—921
- 14 Baskin J M and Baskin C C. Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of *Leavenworthia stylosa*. *Am. Midl. Nat.*, 1972, 318—323
- 15 Cook R E. Germination and size dependent mortality in *Viola blanda*. *Oecologia*, 1980, **47**: 115—117
- 16 Granstrom A. Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. *J. Ecol.*, 1987, **75**: 321—331
- 17 Hill M O and Stevens P A. The density of viable seed in soil of forest plantations in upland Britain. *J. Ecol.*, 1981, **69**: 693—709
- 18 Symonides E. Mortality of seedlings in natural psammophyte populations. *Ekol. Pol.*, 1977, **25**: 635—651
- 19 Lonsdale W M. Interpretating seed survivorship curves. *Oikos*, 1988, **52**: 361—364
- 20 Marks M and Prince S. Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola*. *Oikos*, 1981, **36**: 326—330
- 21 Weaver S E and Cavers P B. The effects of emergence date and emergence order on seedling survival rates in *Rumex crispus* and *R. obtusifolius*. *Can. J. Bot.*, 1979, **57**: 730—738
- 22 刘庆洪. 红松阔叶林中红松种子的分布及更新. 植物生态学与地植物学学报. 1988, **12**(2): 134—142
- 23 祝廷成, 李建东等. 羊草割草场和针茅放牧场种子含量的测定. 吉林农业科学, 1965, **2**(2): 14, 20
- 24 熊利民, 钟章成等. 亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究. 生态学研究进展. 北京, 中国科学技术出版社, 1991, 120—121
- 25 杨允菲. 松嫩平原碱化草甸星星草种子散布的研究. 生态学报, 1990, **10**(2): 288—290

## ANALYSIS ON THE FLUX OF SOIL SEED BANK AND THE SEEDLING MORTALITY IN THE COMMUNITIES OF TWO SPECIES OF *SUAEDA* IN THE SONGNEN PLAIN IN CHINA

Yang Yunfei, Zhu Ling Zhang Hongyi

(Laboratory of Grassland Ecological Engineering, Northeast Normal University, Changchun, 130024)

*Suaeda corniculata* and *S. heteroptera* which are two more alkali-resisting and annotinous species of herb in *Chenopodiaceae* growing in the alkalinized meadow of the Songnen Plain in Northeast China were examined by random sampling on a periodical basis from their two fixed mono-dominant communities to investigate the changes in the storages of their viable seeds in soils and the dynamics of their populations. The results show that the viable seeds in soils have the greatest standing storage immediately before initiating their germinations, i. e., of 22260 seeds/m<sup>2</sup> for *S. corniculata* and of 37230 seeds/m<sup>2</sup> for *S. heteroptera*. Throughout the growth season, the seeds are constantly output from the soil seed banks and the storages in the soil seed banks of both communities are regularly reduced in a variate hyperbolic form with time. The standing plants have the largest number of 19480 plants/m<sup>2</sup> for *S. corniculata* population in the first ten-day period of May and of 24430 plants/m<sup>2</sup> for *S. heteroptera* population in the first ten-day period of April. The accumulative seedling mortality increases by following a logistic curve for *S. corniculata* population and by following a monomolecular curve for *S. heteroptera* population, with time.

**Key words:** Soil seed bank, population dynamics, *Suaeda corniculata*, *Suaeda heteroptera*, the Songnen Plain.