

DOI: 10.5846/stxb201305101011

王东丽, 焦菊英, 陈宇, 寇萌, 尹秋龙, 于卫洁. 黄土丘陵沟壑区主要物种植冠种子库动态及其生态策略. 生态学报, 2015, 35(5): 1513-1520.

Wang D L, Jiao J Y, Chen Y, Kou M, Yin Q L, Yu W J. Dynamics and ecological strategies of aerial seed bank of main species in the hill-gully Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(5): 1513-1520.

黄土丘陵沟壑区主要物种植冠种子库动态及其生态策略

王东丽¹, 焦菊英^{1,2,*}, 陈宇^{1,3}, 寇萌⁴, 尹秋龙⁴, 于卫洁⁵

1 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100

2 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

3 水利部海河水利委员会海河流域水土保持监测中心站, 天津 300171

4 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

5 西北农林科技大学水保所, 杨凌 712100

摘要: 植冠种子库是植物适应环境并应对外界干扰的种子生态策略之一, 研究了黄土丘陵沟壑区 12 种主要物种植冠种子库动态, 结果表明: 杠柳不具有植冠种子库, 其他 11 种植物均具有植冠种子库; 除了黄刺玫种子在翌年 5 月达到脱落高峰, 其他植物大部分种子在冬季脱落, 其中杠柳、达乌里胡枝子、茭蒿、黄柏刺和水栒子的大部分种子脱落集中偏早, 铁杆蒿和土庄绣线菊的大部分种子脱落集中偏晚; 植冠宿存对大部分植物种子的萌发特性表现为促进作用; 但不同植物种子的萌发时滞对植冠宿存响应差异较大; 9 种植物种子在植冠上宿存至翌年 2 月底, 其种子活力仍能维持达 60% 以上; 该区植物表现出不同的植冠种子库策略, 通过不同的方式来减少干扰的威胁, 提高成功萌发与更新的几率, 它们或具有较大规模的宿存量、或调控种子萌发特性、或提高种子维持活力的百分比。此外, 全面了解该区植物形成植冠种子库的机理及对应的生态策略还有待于全面、深入的研究。

关键词: 植冠种子库; 宿存量; 种子活力; 土壤侵蚀; 黄土丘陵沟壑区

Dynamics and ecological strategies of aerial seed bank of main species in the hill-gully Loess Plateau

WANG Dongli¹, JIAO Juying^{1,2,*}, CHEN Yu^{1,3}, KOU Meng⁴, YIN Qiulong⁴, YU Weijie⁴

1 College of Resources and Environment, Northwest Agriculture and Forest University, Yangling, Shaanxi 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences & Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China

3 Soil and Water Conservation Monitoring Center, Haihe River Watershed, Haihe River Water Resource Commission, Ministry of Water Resource, Tianjin 300171, China

4 College of Forestry, Northwest Agriculture and Forest University, Yangling, Shaanxi 712100, China

5 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forest University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract: Delayed seed dispersal, leading to form an aerial seed bank, is one way to deal with disturbances in the special environment. Previous studies on aerial seed bank have focused on the fire-prone and arid desert habitats. However, there are few studies on aerial seed storage in the eroded slope habits, where lack of available soil water due to low soil water holding capacity caused by water erosion and drought. The dynamics of aerial seed banks, the seed germination and viability characteristics of 12 main species were studied in the hill-gully Loess Plateau, then the aerial seed bank strategies were

基金项目: 中国科学院重要方向项目 (KZCX2-EW-406); 国家自然科学基金重点项目 (41030532)

收稿日期: 2013-05-10; **网络出版日期:** 2014-04-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jyjiao@ms.iswc.ac.cn

analyzed which adapt the disturbances in the study region. The results showed that the seeds of *Periploca sepium* can't form aerial seed bank with no seed stored on plants until the end of the next February. While the seeds of the *Rose xanthina* can form the persistent aerial seed bank with seeds stored on plants until the next October. The other 10 species excepted *Periploca sepium* and *Rose xanthina* also can form aerial seed bank, which density are not significant high with percentages of seeds stored on plants below 5% up to the next May. Most seeds of the other 11 species dispersed during the winter, except the seeds of the *Rose xanthina* dispersed intensively until the next May. The seeds of the *Periploca sepium*, *Lespedeza davurica*, *Artemisia giraldii*, *Berberis virgetorum* and *Cotoneaster multiflorus* dispersed intensively earlier among 12 species while the seeds of the *Artemisia gmelinii* and *Spiraea salicifolia* dispersed intensively later among 12 species. Delayed seed dispersal promoted the ability of seed germination for most species. The cumulative percentage of seed germination rate reached the peak in December for *Artemisia giraldii*, *Artemisia gmelinii* and *Hippophae rhamnoides*, and at the end of the next February for *Sophora davidii*, *Potentilla chinensis*, *Syringa oblata*, *Spiraea salicifolia*, and in the next May for *Lespedeza davurica*. However, delayed seed dispersal reduced the ability of seed germination for the *Berberis virgetorum*. The seeds stored on plants belonged to different species need different time for seeds beginning to germinate. The seeds of nine species can retain on plants until the end of the next February, of which the percentage of seed with viability reached up to 60%. The percentages of the seeds with viability from five species were increased after stored on plants until the end of the next February. There were different aerial seed bank strategies for the species to deal with disturbances in the study region. The seeds avoided threaten from uncertainties of the erosion environments, then germinated and regenerated successfully by storing more seeds on the canopy, regulating the seed germination and increasing the percentage of viable seeds. Moreover, it's uncertain that weather the seeds can form aerial seed bank in different environments or in different years. The aerial seed bank types of some species varied as the environmental condition changed, which indicated that the aerial seed bank dynamics of some species had variability. Thus, more studies should be done in this field.

Key Words: aerial seed bank; canopy-stored seeds; seed viability; soil erosion; the hill-gully Loess Plateau

植物将成熟种子储存在植冠中并推迟脱落,可形成植冠种子库^[1]。种子的延缓传播可使繁殖体免受种子败育、捕食及不可预测环境条件等带来的威胁,而且有些种子能够选择合适的时机释放休眠,保证了种子萌发、幼苗建植及植被更新的种源^[1-4],因而具有重要的生态意义。

植冠种子库的研究最早可追溯到 1880 年,Engelmann 研究发现北美针叶树的球果具有宿存现象,而且需要火烧产生的热量引发球果种子脱落^[1],此后生态学家们对植冠种子库进行了大量研究,主要集中在易发生火灾的森林、灌丛及干旱荒漠等生态系统,涉及种子在植冠上的储存规模与动态、种子脱落规律与机制、储存种子萌发特性与活力维持、储存种子对土壤种子库与幼苗库的补充和更新潜力,及其对环境适应与干扰响应的生态功能等方面^[2,5-10]。

Lamont 假设具植冠种子库的一些植物存在于具有季节性雨季的干旱地区^[1]。黄土丘陵沟壑区,由于强烈的土壤侵蚀作用,降水在坡面难以保持,且土壤持水力很弱,具有很强的干旱特征^[11];同时,该区降雨集中,具有典型的雨季,其植物表现为适应干湿交替的生态策略,符合能够形成植冠种子库的假设之一^[1]。另外,以往研究对象多集中在植冠种子库储存时间 1a 以上的植物,而少量研究发现,在干旱区植冠种子库储存时间小于 1 年的植物也具有重要的生态功能^[8]。然而,该区相关研究鲜有报道,只有张小彦等^[12]研究发现,该区猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、芡蒿(*Artemisia giraldii*)、黄刺玫(*Rose xanthina*)、狼牙刺(*Sophora davidii*)和杠柳(*Periploca sepium*)6 种植物具有植冠种子库,并对其储存动态进行了监测。同时,研究发现种子脱落受火烧、降雨等影响显著^[3, 13],推迟脱落的种子会依据环境条件适当调整萌发特性^[8-9],而且种子活力是衡量植冠种子库生态功能的主要标准。植冠种子库储存的种子被认为提高了活力并可以抓住适宜的时机及时释放休眠完成萌发,提高幼苗成活、建植的几率^[1,8],从而保证了种群的更新以及群落的稳定

性和多样性^[1,14-15]。研究区土壤侵蚀严重,侵蚀干扰贯穿于植物的整个生长、繁殖、更新的过程,而植冠种子库作为一种生态策略对植物适应侵蚀干扰环境,提高植物的更新、拓展方面应具有重要的作用,但该区相关研究未见报道。因此,通过研究该区 12 种植物植冠种子库规模动态、种子脱落动态、萌发特性及其活力维持,探究土壤侵蚀环境下植冠种子库的生态功能及策略,以完善种子库理论,指导该区植被的生态恢复。

1 材料与方法

1.1 研究物种的选择

基于已有的研究与野外观测^[12],在黄土丘陵沟壑区典型小流域纸坊沟和宋家沟选择了 12 种主要物种进行了调查,包括演替中后期的多年生草本菊叶委陵菜(*Potentilla chinensis*),半灌木达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、铁杆蒿和茺蒿,灌木群落的建群种沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、狼牙刺、杠柳、黄刺玫、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)、土庄绣线菊(*Spiraea salicifolia*)、紫丁香(*Syringa oblata*)及主要伴生种黄柏刺(*Berberis virgetorum*)。12 种植物的基本特征见表 1。

表 1 研究物种的组成结构与生态特征

Table 1 The species composition and ecological characteristics of study species

物种 Species	科 Family	生活型 Life form	水分生活型 Water ecotype	花果期 Flower and fruit time	果实类型 Fruit type
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	菊科	SS	X	8—10	瘦果
茺蒿 <i>Artemisia giralaui</i>	菊科	SS	MX	8—11	瘦果
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	豆科	SS	X	7—9	荚果
狼牙刺 <i>Sophora davidii</i>	豆科	S	XM	6—10	荚果
菊叶委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	蔷薇科	PH	MX	5—10	蓇葖果
土庄绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	蔷薇科	SS	XM	6—9	蓇葖果
黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i>	蔷薇科	S	XM	5—8	聚合果
水栒子 <i>Cotoneaster multiflorus</i>	蔷薇科	SS	XM	5—10	核果
杠柳 <i>Periploca sepium</i>	萝藦科	S	M	5—9	蓇葖果
紫丁香 <i>Syringa oblata</i>	木犀科	S	M	4—10	蒴果
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	胡颓子科	S	MX	4—9	浆果
黄柏刺 <i>Berberis virgetorum</i>	小檗科	S	M	8—10	浆果

PH: 多年生草本 Perennial herb; S: 灌木 Shrub; SS: 半灌木 Semi-shrub. X: 旱生 Xerophyte; XM: 旱中生 Xerophytic-mesophyte; M: 中生 Mesophyte; MX: 中旱生 Mesoxerophyte

1.2 植冠宿存量的调查

于研究物种种子成熟期,在研究区选取 6 个包含研究物种的稳定群落作为调查样地,每种研究物种选择 3—10 株大小不同的植株作为固定观测对象。于 2011 年 11 月 8 日,对植物种子量进行测定,作为植冠种子库的初始宿存量;由于大部分种子成熟后进行传播,成熟后 1 个月内宿存量发生较大的变化,于 2011 年 12 月 4 日初进行了种子宿存量调查;鉴于植冠种子库可能对降水、温度等环境因子的响应,表现出不同的响应策略,于 2012 年春、夏季(2 月 28 日、4 月 9 日、5 月 10 日和 6 月 8 日)进行了种子宿存量调查。种子宿存量以具体方法测定。

(1) 直接计数法

单个果实的物种(包括水栒子、沙棘、黄柏刺和达乌里胡枝子),每次调查直接统计测定植株果实个数 N 作为植冠种子库宿存量。

(2) 间接计数法

对于荚果(狼牙刺)、聚合果(黄刺玫)、蓇葖果(杠柳、土庄绣线菊和菊叶委陵菜)、蒴果(紫丁香),先统计测定植株果实个数 m ,再从样地内非测定植株随机摘取 15 个果实,统计果实内种子个数并求得平均种子个数 n ,则植冠种子库宿存量 $N=m \times n$;对于以生殖枝为结实单位的物种(包括铁杆蒿和茺蒿),首先统计观测植株的生殖枝数 m ,再统计单位生殖枝上头状花序数 n 。每次调查从样地内选择与观测植株生长状况相似的植株

作为采集植株,植物种子的结实具有位置效应^[16],在采集种子时,要保证从不同方向由里向外、由上往下随机采集 10 个头状花序,带回实验室,测定并计算单位头状花序平均宿存量 M ,进而计算对应观测植株单位生殖枝种子宿存量和整个植株的种子宿存量 $N=m \times n \times M$ 。

1.3 种子萌发特性的测定

萌发特性测定的种子采自群落内非观测植株,采用室内萌发实验。每个物种设置 3 个重复,考虑到灌木种子较大且较少,每个重复 50 粒,小种子物种每个重复 100 粒。采用直径 9 cm 的培养皿和双层滤纸作培养床,萌发前用 100 ℃ 热水消毒杀菌,置于人工气候培养箱。依据研究区的多年平均气象观测资料,培养条件设置为白天(光照时段)13 h,温度 25 ℃,夜晚(黑暗时段)11 h,温度为 16 ℃,光照为 8800 lx,湿度为 60%。从种子置床起,每 24 h 记录 1 次种子萌发数;种子萌发以胚突破种皮且长为种子长度的一半时为标准(参考《国际种子发芽规程》);记数直到连续 5 d 不出现有种子萌发时为止^[17]。萌发特性用以下指标来表征:

1) 萌发率(%) = 种子萌发总数/供试种子数 $\times$ 100%。

2) 萌发时滞(d),即萌发开始的时间,就是从萌发实验开始到第 1 粒种子开始萌发所持续的时间。

1.4 种子活力的测定

对于没有萌发的种子采用 TTC 法进行活力测定。TTC (2,3,5-三苯基氯化四氮唑)法原理为:有生活力种子的胚细胞含有脱氢酶,具有脱氢还原作用,而四唑溶液作为一种无色的指示剂,接受活细胞内三羧酸代谢途径中释放出来的氢离子,被还原成一种红色、稳定不扩散的三苯基甲臍(triphenyl formazam)。依据四唑染成的颜色和部位区分种子有生活力(红色的)部分和死亡(无色的)部分。本实验将未萌发的种子移入新的培养皿中,根据不同种子进行斜切、横切、穿刺或不处理后,加入 0.5% 的四唑染色溶液,以淹没种子为度,移至温度为 32.5 ℃ 的黑暗恒温箱内进行染色反应。萌发的种子数与 TTC 法染色的种子数之和即为植冠种子库中具有活力的种子总数。

植冠种子库种子活力变化选择 2011 年 12 月初(所有植物种子经过后熟趋于稳定)和 2012 年 2 月底(能够在植冠上宿存至翌年 2 月底的种子即为具有植冠种子库的种子)的种子做比较。

2 结果与分析

2.1 植冠种子库的宿存动态

12 种植物种子在植冠上宿存的规模与时间表现出较大的差异(表 2)。杠柳种子宿存能力弱,宿存量在当年 12 月初已下降到初始宿存量的 3.8%,宿存时间不超过 4 个月;菊叶委陵菜、沙棘、水栒子和土庄绣线菊

表 2 12 种植物种子宿存量动态

Table 2 Dynamics of seed storing on plants of 12 species

植物种 Species	平均宿存量 $\pm$ 标准差(粒/株) Mean $\pm$ SD(seeds/plant)					
	第 1 次调查 First survey (2011-11-08)	第 2 次调查 Second survey (2011-12-04)	第 3 次调查 Third survey (2012-02-26)	第 4 次调查 Fourth survey (2012-04-09)	第 5 次调查 Fifth survey (2012-05-10)	第 6 次调查 Sixth survey (2012-06-08)
铁杆蒿 <i>A. gmelinii</i>	1233 $\pm$ 376	993 $\pm$ 368	129 $\pm$ 42	61 $\pm$ 24	9 $\pm$ 3	1 $\pm$ 0
芡蒿 <i>A. giralaui</i>	3478 $\pm$ 1371	385 $\pm$ 146	77 $\pm$ 44	21 $\pm$ 21	13 $\pm$ 15	3 $\pm$ 3
达乌里胡枝 <i>L. davurica</i>	9377 $\pm$ 4473	640 $\pm$ 210	327 $\pm$ 50	169 $\pm$ 161	35 $\pm$ 23	9 $\pm$ 15
狼牙刺 <i>S. davidii</i>	5043 $\pm$ 2702	2986 $\pm$ 1791	1097 $\pm$ 978	294 $\pm$ 126	153 $\pm$ 138	32 $\pm$ 45
菊叶委陵菜 <i>P. chinensis</i>	1947 $\pm$ 1766	676 $\pm$ 335	173 $\pm$ 181	151 $\pm$ 171	91 $\pm$ 158	0
土庄绣线菊 <i>S. salicifolia</i>	3015 $\pm$ 1055	2376 $\pm$ 1338	124 $\pm$ 51	75 $\pm$ 54	61 $\pm$ 37	0 $\pm$ 9
黄刺玫 <i>R. xanthina</i>	147 $\pm$ 19	124 $\pm$ 17	107 $\pm$ 22	83 $\pm$ 40	43 $\pm$ 27	11 $\pm$ 2
水栒子 <i>C. multiflorus</i>	120 $\pm$ 53	34 $\pm$ 16	16 $\pm$ 8	8 $\pm$ 7	1 $\pm$ 2	0
杠柳 <i>P. sepium</i>	2692 $\pm$ 1100	102 $\pm$ 80	0	0	0	0
紫丁香 <i>S. oblata</i>	1993 $\pm$ 1504	689 $\pm$ 573	263 $\pm$ 153	190 $\pm$ 165	72 $\pm$ 84	28 $\pm$ 51
沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	3541 $\pm$ 1254	1668 $\pm$ 1208	309 $\pm$ 92	216 $\pm$ 57	140 $\pm$ 47	0
黄柏刺 <i>B. virgetorum</i>	6647 $\pm$ 2530	956 $\pm$ 318	577 $\pm$ 149	499 $\pm$ 133	276 $\pm$ 45	45 $\pm$ 43

种子在植冠上可宿存至翌年 5 月,宿存期可达 7 个月之久,但是宿存量均很低(1—140 粒/株),占初始宿存量的 0.8%—4.7%;其他 7 种植物种子的宿存期可超过 8 个月,宿存量更低(1—45 粒/株),除了紫丁香和黄刺玫种子的宿存量仍可达到初始宿存量的 1.4% 和 7.7%,其余物种种子的宿存量均低于初始宿存量的 1%。

2.2 植冠种子库种子的脱落动态

12 种植物种子由于脱落机制不同表现出不同的脱落动态(图 1)。

大部分(8 种)植物种子脱落集中在成熟后 1 月内,50%以上的种子在此期间发生脱落。其中杠柳、达乌里胡枝子、茺蒿、黄柏刺和水栒子的种子脱落率高达 71.9%—96.2%。铁杆蒿和土庄绣线菊种子在翌年 2 月底迎来了第 1 个脱落高峰,脱落率分别为 68.8% 和 74.7%;黄刺玫在翌年 5 月达到脱落高峰(脱落率为 27.6%);其他 9 种植物种子均在翌年 2 月底迎来了第 2 次脱落高峰,此后茺蒿、达乌里胡枝子、狼牙刺和水栒子种子脱落率随着脱落时间表现为下降趋势,而菊叶委陵菜、黄柏刺、沙棘和紫丁香种子在翌年 5、6 月时表现为比 4 月时种子脱落多。

2.3 植冠种子库种子的萌发特征动态

在不同植冠宿存期,12 种主要物种的种子萌发特征表现出不同的变化(图 2)。

水栒子和黄刺玫种子在不同的植冠宿存期均未发生萌发。

狼牙刺和达乌里胡枝子种子,在其刚成熟时种子累积萌发率非常低(均为 1.3%)。随着在植冠上宿存时间的增加,达乌里胡枝子种子萌发能力逐渐增强,种子累积萌发率最高可达到 47.3%,而且种子萌发速率均表现为先期波动性快速萌发,后持续性地缓慢萌发。而狼牙刺种子累积萌发率表现为在 12 月和翌年 2 月底提高,特别是在翌年 2 月底表现为持续性地缓慢萌发,累积萌发率达到 12.3%,随后在翌年 4 月和 5 月种子又波动在刚成熟时的水平。同时,种子在植冠上的宿存时间对达乌里胡枝子种子萌发时滞没有明显的影响,而狼牙刺种子在翌年 2 月和 5 月较刚成熟时有所提前。

菊叶委陵菜、紫丁香和土庄绣线菊种子累积萌发率在翌年 2 月底均达到最大值,分别为 58.7%、70.0% 和 100%,随着在植冠上宿存时间的增加,种子累积萌发率反而低于刚成熟时的水平。另外,菊叶委陵菜随着在植冠上宿存时间的增加,其种子萌发时滞均有所缩短,而土庄绣线菊种子表现为萌发时滞延长的特性。

沙棘、茺蒿和铁杆蒿种子累积萌发率在 12 月达到最大值,此后,随着在植冠上宿存时间的增加有不同程度的降低。另外,植冠宿存对沙棘种子萌发时滞没有影响,对茺蒿种子萌发时滞有所推迟,铁杆蒿种子萌发时滞有所缩短。

黄柏刺种子在植冠上宿存后,其种子累积萌发率均有所降低,特别是 12 月份下降到最低(53.0%)。另外,植冠宿存时间对其种子萌发时滞没有影响。

杠柳种子在 12 月较刚成熟时更早地启动萌发,但宿存时间对其种子累积萌发率没有影响。

2.4 种子活力的维持

杠柳种子不能在植冠宿存至翌年春季,这里不做其种子活力变化比较;而水栒子和黄刺玫种子由于种皮木质化难以测定活力,这里不做比较;其他 9 种植物种子在植冠上宿存至翌年 2 月底时,能够维持活力的种子

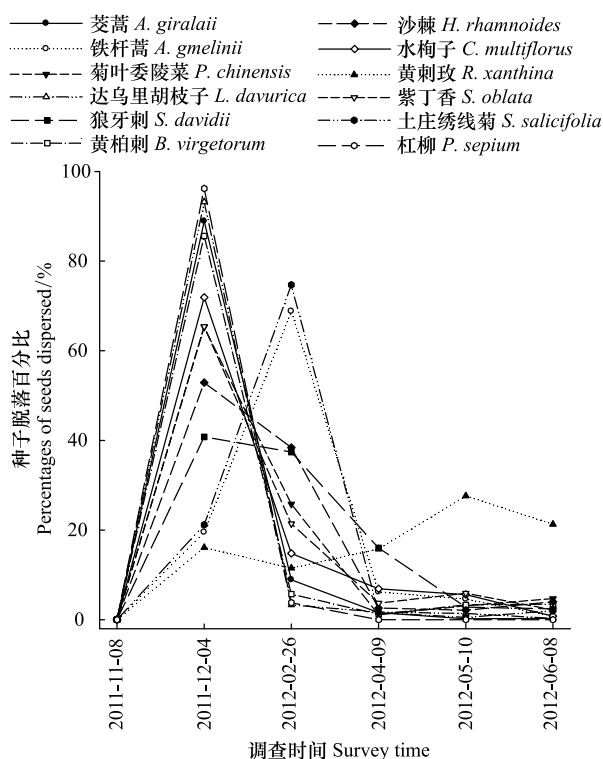


图 1 12 种植物种子脱落动态

Fig.1 Dynamics of seed dispersal of 12 species

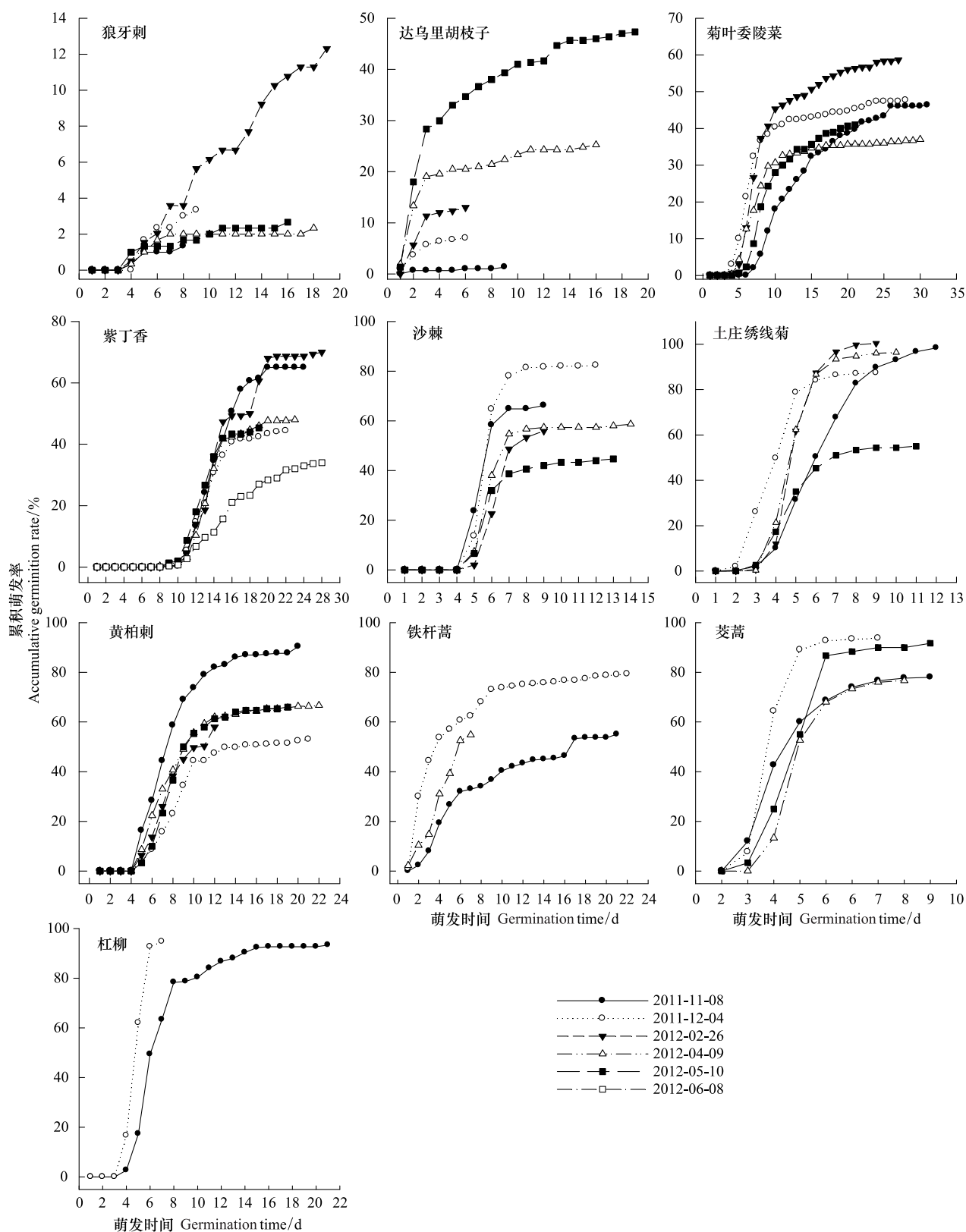


图2 植物种子萌发特征动态

Fig.2 Dynamics of seed germination of plant

均能达到测定数的 60%以上。5 种植物宿存在植冠至翌年 2 月底的种子能够维持活力的百分比较成熟当年均有不同程度的提高(图 3)。黄柏刺种子活力百分比提高最小,为 2.7%,而紫丁香种子活力百分比提高最

大,为 25.0%,狼牙刺和土庄绣线菊种子在植冠上宿存一个冬季后,其活力百分比甚至达到 100%。然而,达乌里胡枝子、沙棘、芡蒿和铁杆蒿植冠种子库宿存的具有活力的种子百分比比较成熟当年均有所下降,其中达乌里胡枝子种子能够维持活力的百分比下降幅度极小,而且其种子活力始终能维持较高水平。

3 讨论

综合黄土丘陵沟壑区 12 种植物种子在植冠上宿存的规模与时间、萌发特性及其种子活力的维持,对该区植物植冠种子库生态策略进行如下的讨论与总结:

植物的植冠种子库动态,一方面表明了植物长期对环境条件的适应,另一方面体现了植物对当年外界干扰的响应,具有重要的生态功能。研究区属于高原大陆性中温带季风气候区,冬季风力较大。一些物种的种子只有风力达到一定的程度才能够脱落,继而增加其借助风力扩散的机会^[18],也有研究显示带有种子的枝条或者植株较单粒的种子更易随风长距离传播^[19]。而本研究中大部物种的植冠种子库在 12 月初到翌年的 2 月下旬这一时间段发生了大量的脱落、扩散,这样有利于这些物种借助风力实现长距离扩散传播,完成种群的拓展。同时,本研究中,除杠柳外的物种种子均可宿存至翌年 5 月,其中菊叶委陵菜、芡蒿、铁杆蒿和达乌里胡枝子单株种子宿存量少,但是它们作为黄土丘陵沟壑区的优势种,在该区具有较大的多度与频度^[20],而且研究区雨季主要分布在夏季,这一时期伴随降雨事件而散落的种子能够在较好土壤水分条件下萌发,增加幼苗建植成功率,所以这些物种的植冠种子库密度对于其物种更新与种群发展具有重要的作用。

本研究中 11 种植物具有植冠种子库,其平均规模为初始宿存量的 15.3%,且大多数物种的植冠宿存种子累积萌发率及活力都较成熟初期有一定程度的提高,而且部分物种的种子萌发时滞还缩短了。可见,种子在植冠宿存阶段完成了后熟,提高了其在适宜条件下迅速、大量萌发的可能性。这一特性正好适应研究区降水分配不均,表层土壤水分长期处于干燥状态,种子抓住有利的降雨事件完成迅速的萌发就能够增加这些物种成功更新的几率,与以往学者对植冠种子库在干旱区生态功能的研究结果一致^[1, 15]。但是,萌发后的幼苗还面临着降雨事件的波动,干旱半干旱地区长时期无有效降雨是造成大量幼苗死亡的主要因素^[21]。所以植冠种子库中宿存的具有活力的种子逐渐脱落,能够分摊这些物种萌发、建植失败的风险,增加其在侵蚀干扰环境中成功更新的几率。同时,土壤侵蚀可造成整个植株或生殖枝发生迁移、掩埋^[22],其上保存的种子作为植冠种子库的一部分将选择其他方式完成生态功能,相关研究有待开展。

此外,土壤侵蚀作为黄土丘陵沟壑区独特的干扰方式,对该区植物的种子生态过程的影响具有两面性,一方面水土流失可引起种子的流失,进而制约植被的更新与恢复;另一方面种子随径流泥沙迁移、淤积^[23-24],在空间分布上拥有新的机会,可以重新寻找适宜的环境完成萌发,可见该区植物将种子推迟在雨季脱落,还能够利用水力作用完成二次分布来适应土壤侵蚀的策略。

尽管黄土丘陵沟壑区植冠种子库具有适应侵蚀环境的生态功能,然而不同植物的植冠种子库实现其生态功能的策略不尽相同。有些植物侧重通过维持一定大小的植冠种子库规模来实现,有些植物通过调整萌发特性来实现,有些植物则通过提高种子活力百分比来实现。具体到更多物种植冠种子库的生态适应策略还有待于进一步深入的研究。

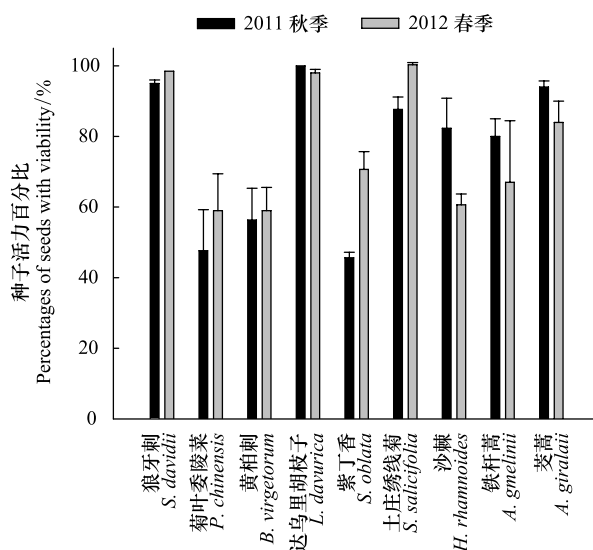


图3 植冠种子库种子活力的变化
Fig.3 Changes of seed viabilities for seeds from aerial seed bank

参考文献 (References):

- [1] Lamont B B, Le Maitre D C, Cowling R M, Enright N J. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review*, 1991, 57(4): 277-317.
- [2] Günster A. Seed bank dynamics—longevity, viability and predation of seeds of serotinous plants in the central Namib Desert. *Journal of Arid Environments*, 1994, 28(3): 195-205.
- [3] Tapias R, Gil L, Fuentes-Utrilla P, Pardos J A. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Journal of Ecology*, 2001, 89(4): 629-638.
- [4] Narita K, Wada N. Ecological significance of the aerial seed pool of a desert lignified annual, *Blepharis sindica* (Acanthaceae). *Plant Ecology*, 1998, 135(2): 177-184.
- [5] Borchert M, Johnson M, Schreiner D S, Vander Wall S B. Early postfire seed dispersal, seedling establishment and seedling mortality of *Pinus coulteri* (D. Don) in central coastal California, USA. *Plant Ecology*, 2003, 168(2): 207-220.
- [6] Enright N J, Lamont B B, Marsula R. Canopy seed bank dynamics and optimum fire regime for the highly serotinous shrub, *Banksia hookeriana*. *Journal of Ecology*, 1996, 84(1): 9-17.
- [7] Liu Z M, Yan Q L, Baskin C C, Ma J L. Burial of canopy-stored seeds in the annual psammophyte *Agriophyllum squarrosum* Moq. (Chenopodiaceae) and its ecological significance. *Plant and soil*, 2006, 288(1/2): 71-80.
- [8] 马君玲, 刘志民. 沙丘区植物冠层储藏种子的活力和萌发特征. *应用生态学报*, 2008, 19(2): 252-256.
- [9] Rodríguez-Ortega C, Franco M, Mandujano M C. Serotiny and seed germination in three threatened species of *Mammillaria* (Cactaceae). *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7(6): 533-544.
- [10] Bastida F, González-Andújar J L, Monteagudo F J, Menéndez J. Aerial seed bank dynamics and seedling emergence patterns in two annual Mediterranean Asteraceae. *Journal of Vegetation Science*. 2010, 21(3): 541-550.
- [11] 赵荟, 朱清科, 秦伟, 张英, 安彦川, 薛智德, 刘中奇. 黄土高原沟壑区干旱阳坡的地域分异特征. *地理科学进展*, 2010, 29(3): 327-334.
- [12] 张小彦, 焦菊英, 王宁, 贾燕锋, 韩鲁艳, 杜华栋, 张世杰. 陕北黄土丘陵区 6 种植物冠层种子库的初步研究. *武汉植物学研究*, 2010, 28(6): 767-771.
- [13] Aguado M, Vicente M J, Miralles J, Franco J A, Martínez-Sánchez J J. Aerial seed bank and dispersal traits in *Anthemis chrysantha* (Asteraceae), a critically endangered species. *Flora*, 2012, 207(4): 275-282.
- [14] Van Oudtshoorn K V R, Van Rooyen M W. *Dispersal Biology of Desert Plants*. Berlin: Springer, 1998.
- [15] 马君玲, 刘志民. 植冠种子库及其生态意义研究. *生态学杂志*, 2005, 24(11): 1329-1333.
- [16] 谢田朋, 杜国祯, 张格非, 赵志刚. 黄帚橐吾种子生产的花序位置效应及其对幼苗建植的影响. *植物生态学报*, 2010, 34(4): 418-426.
- [17] 李雪华, 蒋德明, 刘志民, 李晓兰. 温带半干旱地区一年生植物种子的萌发特性. *生态学报*, 2006, 26(4): 1194-1199.
- [18] Bullock J M, Clarke R T. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 2000, 124(4): 506-521.
- [19] 刘志民, 蒋德明, 阎巧玲, 李雪华, 李荣平, 骆永明, 王红梅. 科尔沁草原主要草地植物传播生物学简析. *草业学报*, 2005, 14(6): 23-33.
- [20] 焦菊英, 张振国, 贾燕锋, 王宁, 白文娟. 陕北丘陵沟壑区撂荒地自然恢复植被的组成结构与数量分类. *生态学报*, 2008, 28(7): 2981-2997.
- [21] García-Fayos P, Recatalá T M, Cerdá A, Calvo A. Seed population dynamics on badland slopes in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 1995, 6(5): 691-696.
- [22] Wang N, Jiao J Y, Lei D, Chen Y, Wang D L. Effect of rainfall erosion: Seedling damage and establishment problems. *Land Degradation & Development*, 2012, DOI: 10.1002/ldr.2183.
- [23] Wang N, Jiao J Y, Jia Y F, Zhang X Y. Soil seed bank composition and distribution on eroded slopes in the hill-gully Loess Plateau region (China): influence on natural vegetation colonization. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2011, 36(13): 1825-1835.
- [24] Han L Y, Jiao J Y, Jia Y F, Wang N, Lei D, Li L Y. Seed removal on loess slopes in relation to runoff and sediment yield. *Catena*, 2011, 85(1): 12-21.