

南洞庭湖杨树 (*Populus deltoides*) 清理迹地恢复初期涨水前后土壤种子库特征*

刘静逸^{1,2,3}, 牛艳东^{1,3,4**}, 郭克疾⁵, 蒋丽娟², 罗学卫⁶, 吴小丽^{1,3,4}, 徐佳雯^{1,3,4}

(1: 湖南省林业科学院, 长沙 410004)

(2: 中南林业科技大学, 长沙 410004)

(3: 湖南洞庭湖湿地生态系统国家定位观测研究站, 岳阳 414000)

(4: 洞庭湖流域生态系统管理与水资源可持续利用国际科技合作基地, 长沙 410004)

(5: 国家林业和草原局中南调查规划设计院, 长沙 410014)

(6: 益阳南洞庭湖自然保护区沅江市管理局, 益阳 413100)

摘要: 本文研究了南洞庭湖杨树清理 1 a、2 a 后的迹地 (简称 1 a 和 2 a) 和未清理杨树洲滩 (ck) 涨水前后土壤种子库特征变化及其与地上植被的关系。结果显示: 杨树清理迹地土壤种子库共萌发物种 23 科 59 属 65 种, 涨水前后土壤种子库密度和种类均表现出 1 a > 2 a > ck 的趋势, 且随着土层加深而递减。退水后 ck、1 a、2 a 不同土层物种数量和密度较涨水前均有所减少, 其中一或二年生物种较涨水前有所减少, 多年生物种占比增加; 湿生物种与中生物种数目较涨水前均有所减少, 而 2 a 土壤种子库中生物种比例较涨水前有所增加。涨水前后土壤种子库 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数变化较小, 退水后 Margalef 指数较涨水前有所下降。退水后地上植被物种 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数高于涨水前地上植被, 而 Margalef 指数有所下降。涨水前 Sørensen 相似性系数表现为 1 a > 2 a > ck 的趋势, 退水后表现为 2 a > 1 a > ck 的趋势, 涨水前后不同恢复年份土壤种子库和地上植被优势物种所占比例有所差异。研究表明, 南洞庭湖杨树清理迹地退水后土壤种子库密度和种类显著下降, 随着恢复年份和水淹频次的增加, 一或二年生物种迅速减少, 多年生物种比例增加, 地上植被物种均匀性有所增加, 可见水文因子是影响南洞庭湖杨树清理迹地种子库恢复能力的重要因素。

关键词: 南洞庭湖; 杨树; 清理迹地; 涨水; 土壤种子库

The characteristics of soil seed bank in the early restoration period before and after the flooding season of *Populus deltoides* cutting slash in south Lake Dongting*

Liu Jingyi^{1,2,3}, Niu Yandong^{1,3,4**}, Guo Keji⁵, Jiang Lijuan², Luo Xuewei⁶, Wu Xiaoli^{1,3,4} & Xu Jialuan^{1,3,4}

(1: Hunan Academy of Forestry, Changsha 410004, P.R.China)

(2: Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, P.R.China)

(3: Dongting Lake National Positioning Observation and Research Station of Wetland Ecosystem of Hunan Province, Yueyang 414000, P.R.China)

(4: International Technological Cooperation Base for Ecosystem Management and Sustainable Utilization of Water Resources in Dongting Lake Basin, Changsha 410004, P.R.China)

(5: Central South Inventory and Planning Institute of National Forestry and Grassland Administration Changsha 410014, P.R.China)

(6: Yiyang South Dongting Lake Yuanjiang Protection Bureau, Yiyang 413100, P.R.China)

Abstract: The relationship between the characteristics of the soil seed bank and aboveground vegetation before and after the flood-

* 2020-05-14 收稿; 2020-08-04 收修改稿。

湖南省重点研发项目 (2019NK2011)、湖南省林业科技创新专项湿地保护项目 (湘财建指【2019】31 号)、湖南省林业科技创新专项重点项目 (XLK201901) 和全球环境基金项目 (GCP/CPR/043/GEF) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: stsnyd@163.com.

ing season were studied in the one year and two years after the *Populus deltoides* cutting slash and uncutting beach in south Lake Dongting. A total of 65 species of 23 families and 59 genera were germinated in the soil seed bank of the *P. deltoides* cutting slash, and 43 species were germinated after flooding season, the density and species number of the soil seed bank showed a trend of $1a > 2a > ck$ before and after the flooding season and decreased along with the soil depth. The number and density of species in different soil layers of ck, 1a, and 2a decreased after the flooding season, among them, the number of annual or biennial plants, hygrophyte and mesophytes species decreased after the flooding season, the proportion of perennial plants increased and the proportion of mesophytes species increased in 2a after the flooding season. The Shannon-Wiener and Simpson indexes of the soil seed bank before and after the flooding season changed slightly while the Margalef index decreased after the flooding season. The Shannon-Wiener and Simpson index of aboveground vegetation species after the flooding season increased than before, while the Margalef index decreased. The Sørensen index shows a trend of $1a > 2a > ck$ before the flooding season, and after the flooding season, it shows a trend of $2a > 1a > ck$. The proportions of dominant species in soil seed banks and aboveground vegetation differed in different restoration years before and after the flooding season. Therefore, the density and species of soil seed banks in *P. deltoides* cutting slash in south Lake Dongting decreased significantly after the flooding season, as the year of restoration and the frequency of flooding increased, the annual or biennial species decrease rapidly while the proportion of perennial species and the species evenness of aboveground vegetation increased, it can be seen that the hydrological factor is an important factor affected the recovery capacity of the *P. deltoides* cutting slash in south Lake Dongting.

Keywords: South Lake Dongting; *Populus deltoides*; cutting slash; flooding season; soil seed bank

湿地植物是湿地生态系统三大基本要素之一,是湿地生态系统保持健康稳定的关键部分,恢复和重建湿地植物群落是受损或退化湿地生态恢复的首要工作. 土壤种子库对于成功恢复植物群落有重要的作用^[1-3],首先,土壤种子库是退化湿地地上植被恢复的潜在来源,能够促进湿地植被的更新和演替,通过研究其数量特征和多样性的变化可以一定程度上评判退化湿地物种资源储备和预示地上植被群落演替的方向和潜在趋势,湿地土壤种子库物种多样性较高,在退化年限不长的湿地恢复初期和中期能够作为重要的繁殖库促进地表植被恢复;其次,种子库存在于土壤底泥中,受到干扰较小且具有更强的忍耐性,因此土壤种子库在湿地物种恢复过程中的作用不可替代^[4-8]. 湿地土壤种子库的存留和萌发受到环境因素的影响,如气候条件、土壤营养元素、水文波动、人类活动等都对湿地植物种子分布格局和萌发生长起着重要的作用^[9-11],其中水文波动对湿地中植物的空间分布和生态系统功能产生直接影响^[2]. 目前国内外对于土壤种子库的研究已取得较大的进展,而对于重要生态工程实施后土壤种子库在退化湿地植被恢复中作用的研究相对较少,另外关于水文波动对湿地种子库的影响研究主要集中于不同水位梯度和淹水时长对种子库萌发率和分布格局的影响方面,而关于水文波动对湿地植物种子的演替和更新方面的研究较少^[12-13].

南洞庭湖是洞庭湖的重要组成部分,物种资源极其丰富,具有重要生态价值. 1990s 中期以来,欧美黑杨已在南洞庭湖西部洲滩呈片状分布,通过开展挖沟抬垄造林试验后开始大面积推广种植,使原有洲滩湿地类型受到破坏,湿地生态功能显著下降. 为修复受损的湿地生态系统,2017 年洞庭湖开始逐步清除保护区内所种植的欧美黑杨,同时,清理迹地的生态修复工作也正在逐步开展. 本文通过研究涨水前后南洞庭湖杨树清理迹地不同恢复年份土壤种子库数量特征、与地上植被的关系,了解洞庭湖水文节律对杨树清理迹地土壤种子库及其地上植被恢复和演替的影响,为研究洞庭湖湿地生态系统对湿地水文变化的响应和后续生态恢复、保护管理工作提供数据支撑和参考.

1 研究区概况

南洞庭湖(28°45′47.5″~29°11′08.1″N, 112°14′32.1″~112°56′18.3″E)位于洞庭湖西南湖南省益阳市境内,总面积 8.01 万 km²,属于内陆湿地和水域生态系统类型自然保护区. 澧水、沅江、资江汇流注入湖体,是沟通东洞庭湖、西洞庭湖、横岭湖的重要水域,其特殊的地理位置对长江的洪水调蓄作用极其重要,是我国第二批申报成功的国际重要湿地之一(图 1). 该区域属于华中地区亚热带湿润型气候,湖区多年平均气温 16.2~16.9℃,年降水量 1300~1400 mm,具有冬冷夏热、湿度较高、无霜期长等湖区气候特点. 区域水资源年际变化大,年内丰枯水位可达 6~7 m,5—10 月为汛期. 受季节性涨退水影响,湖区沼泽湿地广泛分布而且多

样,具有“水涨为湖、水落为洲”的动态景观特征.生境的异质性和生态水文过程的复杂性使区域内湿地洲滩植被物种多样性高,植被类型丰富,空间格局上呈现片状和带状分布,多年生草本植物为区域优势植物,其主要优势种为芦苇(*Phragmites australis*)、南荻(*Miscanthus lutarioriparius*)、苔草(*Carex* spp.)等.

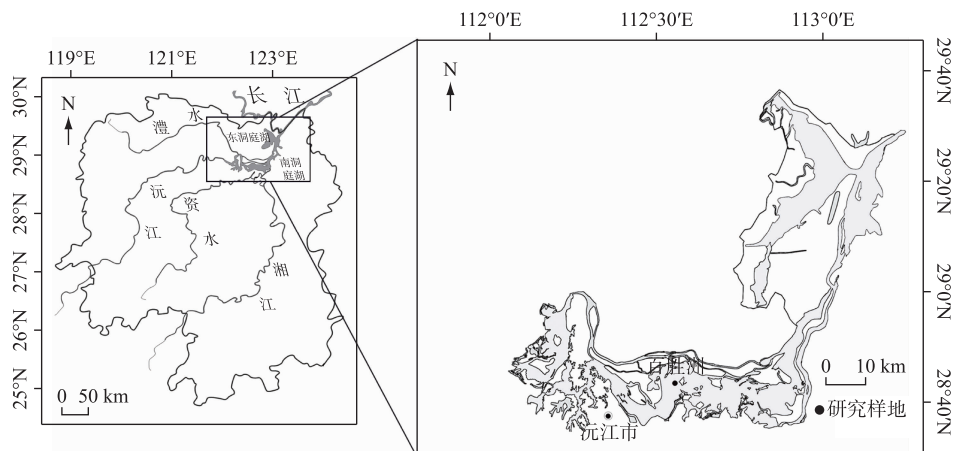


图 1 研究区域及采样点位置

Fig.1 The location of study area and sampling sites

2 研究方法

2.1 土壤取样与种子萌发测定

2019年4月和9月,在南洞庭湖百胜洲杨树清理迹地(28°49'14.75"N,112°30'28.89"E)涨水前后选取立地条件相同的清理1a和2a后的迹地为实验区域(以下简称1a和2a),以未清理杨树样地(以下简称ck)作为参照组,分别设置3个100 m×100 m的重复样地,共9个样地.样地平均海拔35 m,1a和2a迹地在杨树清理后分别经过1次和2次汛期水位涨落影响,水淹时间为5—9月.每个样地内各按五点取样法设置5个样方,共45个样方,在每个样方内用直径50 mm钢制取样器分上中下3层(0~2、2~5、5~10 cm)取样^[14],将各层土样混匀后分别装入布袋中,及时带回实验室内敞口放置,涨水前后两次所得样品共计270份.

将同一样方同一土层种子库土样混匀后用孔径1700 μm土壤筛过筛,放入带有透水孔的萌发盒(19 cm×13 cm×6 cm)中,将种子库土样平铺在3 cm厚、经高温灭活后的蛭石基质上,在维持萌发温度15~25℃,土壤含水率在55%~65%的大棚内进行萌发实验.在实验进行两周后对每个萌发盒内萌发植物的种类和数量进行鉴定,并在记录后及时移出,每周进行一次鉴定统计.对于无法鉴定的物种,移栽至另外的萌发盒培养至形态可鉴定为止,如一个月内不再有新的物种萌发即结束实验^[14-15].

2.2 地上植被群落调查

在进行土壤种子库取样的同时,在取样点按草本(1 m×1 m)、灌木(4 m×4 m)以及乔木(10 m×10 m)的样方规格进行地上植被群落调查,记录样方内植物种类和群落特征(株数、频数、高度等).

2.3 数据处理

物种密度:将萌发盒中记录到的种子萌发数据换算成每平方米幼苗的数量即土壤种子库密度,以此表示土壤种子库的大小.

物种优势度:该物种在群落中的相对密度^[16].

物种多样性采用Shannon-Wiener多样性指数(H')、Simpson多样性指数(D)、Margalef丰富度指数(R)进行计算^[17]:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (1)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \tag{2}$$

$$R = (S - 1) / \ln N \tag{3}$$

式中, P_i 为第 i 个物种占总物种数的比例, S 为物种数, N 为物种的个体总数.

土壤种子库与地上植被相似性采用 Sørensen 的相似性系数 (SC) 计算^[18]:

$$SC = 2W / (a + b) \tag{4}$$

式中, W 为种子库和地上植被共有物种数, a 为土壤种子库中的物种数, b 为地上植被的物种数.

采用 SPSS 19.0 软件对土壤种子库密度进行最小差异显著性 (LSD) 和单因素方差 (one-way ANOVA) 分析, 采用 Excel 2016 对数据进行作图.

3 结果及分析

3.1 涨水前后土壤种子库物种组成特征

3.1.1 土壤种子库物种组成 杨树清理迹地土壤种子库共萌发物种 23 科 59 属 65 种, 退水后杨树清理迹地共萌发物种 43 种, 隶属于 17 科 39 属, 较涨水前减少 6 科 20 属 22 种 (表 1), 其中禾本科和菊科分别减少 4 种, 伞形科减少 3 种. 涨退水前后土壤种子库物种数均表现出 1 a (49 种、34 种) > 2 a (44 种、29 种) > ck (29 种、23 种) 的趋势, 其中 1 a 和 2 a 退水后均减少 15 种, ck 物种数变化较小. 涨水前芦苇、通泉草和苔草为优势物种, 分别占萌发物种个体总数的 10.65%、10.18% 和 9.94%; 退水后萌发数量前三的物种为野胡萝卜、苔草和芦苇, 分别占萌发物种个体总数的 11.60%、9.07% 和 8.30%, 禾本科和菊科物种在涨水前后土壤种子库中萌发物种数较多.

表 1 涨水前后土壤种子库萌发物种组成特征 (粒/m²)

Tab.1 Composition characteristics of germinated species in soil seed bank before and after the flooding season

物种名称 (拉丁名)	生活型	涨水前	退水后
艾蒿 <i>Artemisia argyi</i>	PH	366.02	91.50
白车轴草 <i>Trifolium repens</i>	PH	65.36	19.61
苍耳 <i>Xanthium sibiricum</i>	AH	49.02	—
常春藤 <i>Hedera nepalensis</i> var. <i>sinensis</i>	PH	26.14	—
车前 <i>Plantago asiatica</i>	PH	58.82	52.29
丁香蓼 <i>Ludwigia prostrata</i>	AH	679.74	411.77
豆瓣菜 <i>Nasturtium officinale</i>	PH	78.43	169.94
繁缕 <i>Stellaria media</i>	AH	346.41	111.11
风轮菜 <i>Clinopodium chinense</i>	PH	336.60	—
附地菜 <i>Trigonotis peduncularis</i>	AH	2330.08	617.65
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	AH	179.74	—
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	PH	212.42	62.09
蔊菜 <i>Rorippa indica</i>	AH	418.30	803.93
和尚菜 <i>Adenocaulon himalaicum</i>	AH	104.58	—
黄鹌菜 <i>Youngia Japonica</i>	AH	107.84	395.43
鸡矢藤 <i>Paederia foetida</i>	AH	225.49	539.22
积雪草 <i>Centella asiatica</i>	PH	124.18	—
剪股颖 <i>Agrostis matsumurae</i>	PH	496.74	81.70
结缕草 <i>Zoysia japonica</i>	PH	26.14	19.61
芥菜 <i>Brassica juncea</i>	AH	75.16	—
金丝草 <i>Pogonatherum crinitum</i>	AH	32.68	—
如意草 <i>Viola arcuata</i>	PH	228.76	—
葎草 <i>Arthraxon hispidus</i>	AH	98.04	—
卷耳 <i>Cerastium arvense</i>	PH	284.32	52.29

续表 1

物种名称(拉丁名)	生活型	涨水前	退水后
看麦娘 <i>Alopecurus aequalis</i>	AH	98.04	94.77
冷水花 <i>Pilea notata</i>	PH	16.34	—
莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i>	PH	166.67	519.61
蒺藜 <i>Artemisia selengensis</i>	PH	130.72	274.51
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	PH	3006.56	954.26
马齿苋 <i>Portulaca oleracea</i>	AH	120.92	—
马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	AH	1287.59	395.43
毛茛 <i>Ranunculus japonicus</i>	PH	369.28	104.58
南荻 <i>Miscanthus lutarioriparius</i>	PH	1264.72	454.25
泥胡菜 <i>Hemisteptia lyrata</i>	AH	88.24	—
扁穗牛鞭草 <i>Hemarthria compressa</i>	PH	212.42	78.43
牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	AH	91.50	—
婆婆纳 <i>Veronica polita</i>	AH	114.38	81.70
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	PH	58.82	42.48
窃衣 <i>Torilis scabra</i>	AH	516.34	16.34
雀稗 <i>Paspalum thunbergii</i>	PH	160.13	741.84
伞房花耳草 <i>Hedyotis corymbosa</i>	AH	16.34	—
异型莎草 <i>Cyperus difformis</i>	PH	218.96	133.99
少花龙葵 <i>Solanum americanum</i>	AH	65.36	—
石胡荽 <i>Centipeda minima</i>	AH	130.72	—
石龙芮 <i>Ranunculus sceleratus</i>	AH	81.70	91.50
拟鼠麴草 <i>Pseudognaphalium affine</i>	AH	261.44	91.50
水蓼 <i>Polygonum hydropiper</i>	AH	1362.76	395.43
酸模 <i>Rumex acetosa</i>	AH	98.04	—
碎米荠 <i>Cardamine hirsuta</i>	AH	2081.72	137.26
苔草 <i>Carex</i> spp.	PH	2807.21	1042.49
通泉草 <i>Mazus pumilus</i>	AH	2872.57	258.17
喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	PH	382.36	29.41
香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	AH	310.46	62.09
野大豆 <i>Glycine soja</i>	AH	16.34	—
野胡萝卜 <i>Daucus carota</i>	PH	735.30	1333.34
一年蓬 <i>Erigeron annuus</i>	AH	539.22	78.43
藨草 <i>Phalaris arundinacea</i>	PH	320.26	130.72
芸薹 <i>Brassica rapa</i> var. <i>oleifera</i>	AH	81.70	91.50
芫荽 <i>Coriandrum sativum</i>	AH	32.68	—
沼生水马齿 <i>Callitriche palustris</i>	AH	75.16	75.16
中华天胡荽 <i>Hydrocotyle hookeri</i> subsp. <i>chinensis</i>	PH	196.08	—
猪殃殃 <i>Galium spurium</i>	AH	81.70	215.69
苎麻 <i>Boehmeria nivea</i>	PH	408.50	62.09
紫云英 <i>Astragalus sinicus</i>	PH	225.49	81.70
酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	PH	176.47	—
合计		28232.25	11496.82

PH:多年生物种, AH:一或二年生物种.

退水后土壤种子库不同土层物种数量较涨水前有所减少(表 2),其中 0~2 cm 土层 2 a、1 a 和 ck 土壤种子库物种分别较涨水前减少 12、12 和 7 种,差异较大;5~10 cm 土层 2 a、1 a 和 ck 土壤种子库物种分别较涨水前减少 8、6 和 4 种,差异相对较小.

表 2 涨水前后土壤种子库物种数量
Tab.2 Number of species in soil seed bank before and after the flooding season

土层深度	涨水前			退水后		
	ck	1 a	2 a	ck	1 a	2 a
0~2 cm	25	43	38	18	31	26
2~5 cm	17	34	32	15	28	21
5~10 cm	17	24	23	13	18	15
总物种数	29	49	44	23	34	29

3.1.2 土壤种子库种子密度 由表 3 可知,杨树清理迹地涨水前后土壤种子库密度差异显著 ($P<0.05$),涨退水前后土壤种子库密度均表现出 1 a>2 a>ck 的趋势. 涨水后土壤种子库平均密度较涨水前减少 59.28%,差异较大,其中退水后 1 a 土壤种子库密度最大为 5679.78 粒/ m^2 ,为涨水前土壤种子库密度的 48.09%;ck 退水后土壤种子库密度为 2238.58 粒/ m^2 ,减少量较 1 a 和 2 a 小,较涨水前减少 4496.77 粒/ m^2 .

涨水前后不同土层种子库密度也表现出明显的差异($P<0.05$),2 a、1 a 和 ck 0~2 cm 土层种子库密度均最高,5~10 cm 土层种子库密度均最低. 退水后不同土层种子库密度均较涨水前有所降低,其中退水后 0~2 cm 土层 2 a、1 a 和 ck 土壤种子库密度较涨水前分别降低 67.81%、57.51%和 61.89%;5~10 cm 土层种子库密度差异相对较小,退水后 2 a、1 a 和 ck 种子库密度分别减少了 790.86、830.07 和 1006.54 粒/ m^2 .

表 3 涨水前后土壤种子库密度(粒/ m^2) *
Tab.3 Soil seed bank density before and after the flooding season

土层深度	涨水前			退水后		
	ck	1 a	2 a	ck	1 a	2 a
0~2 cm	3120.94±415.29 ^{bA}	5915.08±515.46 ^{aA}	5258.21±255.72 ^{aA}	1189.55±20.41 ^{dA}	2513.09±361.33 ^{cA}	1692.82±69.56 ^{dA}
2~5 cm	2183.02±167.05 ^{cB}	3771.27±665.69 ^{aB}	2908.52±571.78 ^{bB}	624.19±39.62 ^{dB}	1872.56±220.75 ^{cB}	1156.87±76.57 ^{dB}
5~10 cm	1431.38±102.36 ^{bC}	2124.2±622.02 ^{aC}	1519.62±148.04 ^{bC}	424.84±141.85 ^{cB}	1294.13±129.69 ^{bC}	728.76±46.33 ^{cC}
合计	6735.35±657.89	11810.55±1775.48	9686.35±509.53	2238.58±127.95	5679.78±589.90	3578.46±189.09

* 数据为平均值±标准差,不同小写字母表示同一土层之间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示不同土层之间差异显著($P<0.05$).

3.1.3 土壤种子库物种生活型与生态型 由表 4 可知,涨水前后 2a 土壤种子库中多年生物种占比较大,1 a 土壤种子库中一或二年生物种占比较大. 退水后 2 a 和 1 a 土壤种子库一或二年生物种较涨水前差异较大,分别减少 10 种和 8 种,ck 差异较小,减少 4 种. 退水后不同恢复年份多年生物种也有所减少,ck、1 a 和 2 a 退水后多年生物种分别减少 13.33%、26.32%和 25.93%,差异相对一或二年生物种较小,而其土壤种子库物种占比分别增加 4.80%、2.40%和 7.60%.

表 4 涨水前后土壤种子库物种生活型、生态型占比(%)
Tab.4 Species life form and ecological form of soil seed bank before and after the flooding season

		一年生	多年生	湿生	中生
涨水前	ck	48.28	51.72	37.93	62.07
	1 a	61.22	38.78	48.98	51.02
	2 a	38.64	61.36	45.45	54.55
退水后	ck	43.48	56.52	39.13	60.87
	1 a	58.82	41.18	55.88	44.12
	2 a	31.03	68.97	41.38	58.62

涨水前 1 a、2 a 和 ck 土壤种子库均以中生物种为主,不同恢复年份退水后湿生物种与中生物种较涨水

前均有所减少,而其物种数占比变化趋势有所不同,其中退水后 2 a 土壤种子库中生物种较涨水前增加 4.08%;1 a 和 ck 土壤种子库湿生物种占比有所提高,分别增加 6.90% 和 1.20%,退水后 1 a 土壤种子库湿生植物占比较大。

3.1.4 土壤种子库多样性指数 由图 2 可知,涨水前后杨树清理迹地不同恢复年份之间土壤种子库 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数变化较小,ck、1 a 和 2 a 退水后 Margalef 指数较涨水前分别下降了 0.43、1.31 和 1.38,差异较大。其中涨水前 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数 2 a 最高,Margalef 指数 1 a 最高,ck 均最低;退水后 1 a 三个指数均为最高,ck 均最低。

3.2 涨水前后土壤种子库与地上植被的关系

3.2.1 地上植被物种多样性指数 涨水前后地上植被物种多样性指数均低于土壤种子库(图 3),涨水前地上植被 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数 2 a 最高,1 a 次之,ck 最低,Margalef 指数表现为 1 a>2 a>ck 的趋势。退水后 Simpson 指数和 Margalef 指数 2 a 均为最高,Shannon-Wiener 指数 1 a 最高(2.65),Margalef 指数和 Shannon-Wiener 指数 ck 最低,Simpson 指数 1 a 最低(为 0.91)。不同恢复年份退水后地上植被物种 Shannon-Wiener 和 Simpson 指数均值分别为 2.63 和 0.92,均高于涨水前地上植被(2.44、0.88),Margalef 指数均值为 2.52,低于涨水前地上植被(3.45)。

3.2.2 土壤种子库与地上植被相似性 由图 3 可知,涨水前相似性系数表现为 1 a>2 a>ck 的趋势,退水后 2 a 土壤种子库与地上植被共有种 17 种,相似性系数最高为 0.68,1 a 次之,ck 共有种为 13 种,相似性系数最低为 0.59。涨退水前后土壤种子库和地上植被相似性有所差异,1 a 退水后相似性系数为 0.64,较涨水前减少 2.51%,2 a 和 ck 退水后相似性系数较涨水前分别增加 19.80% 和 39.67%。

涨水前后不同恢复年份土壤种子库和地上植被优势物种所占比例有所差异(表 5),涨水前后 ck 和 1 a 芦苇和苔草等多年生物种在土壤种子库中占比较小,在地上植被中占比较大,2 a 芦苇、苔草在地上植被和土壤种子库中占比较大。退水后 1 a 和 2 a 苔草和野胡萝卜等物种在地上植被中较涨水前占比均有所增加,附地菜占比分别降低 8.06% 和 5.90%;ck 土壤种子库和地上植被中芦苇、苔草、水蓼和鸡矢藤均较涨水前有所减少。

4 讨论

4.1 涨水前后杨树清理迹地土壤种子库变化特征

我国湿地土壤种子库密度在 1227~66681 粒/ m^2 之间,物种数在 24~110 之间^[6,19-20]。本研究中对杨树清理迹地土壤种子库物种组成较为丰富,涨退水前后土壤种子库密度在 2238.58~11810.55 粒/ m^2 之间,共萌发物种 65 种,退水后平均密度较涨水前减少 59.28%,物种数较涨水前减少 22 种,

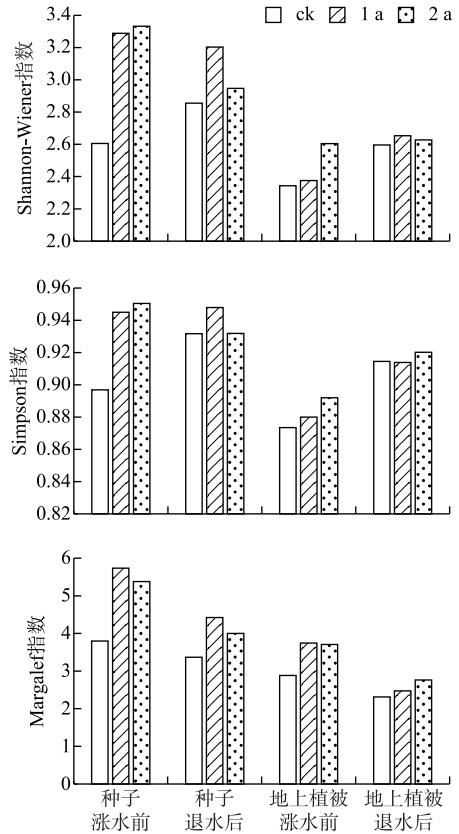


图 2 涨水前后土壤种子库和地上植被物种多样性指数

Fig.2 Species diversity indexes of soil seed bank and aboveground vegetation before and after the flooding season

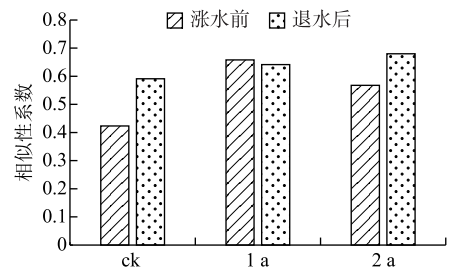


图 3 涨水前后土壤种子库和地上植被相似性系数

Fig.3 Sørensen index of soil seed bank and aboveground vegetation before and after the flooding season

与涨水前相比土壤种子库密度和物种数均有明显的降低. 涨退水前后 1 a 土壤种子库密度与物种数均最高, ck 最低. 从恢复年限和水淹周期看, 涨退水前后 1 a 和 2 a 土壤种子库密度和物种数差异较大; 相对于 5~10 cm 土层, 0~2 cm 土层土壤种子库密度和物种数涨退水前后差异较大.

表 5 涨水前后土壤种子库与地上植被优势种比较(%) *

Tab.5 Comparisons between composition of dominant species in soil seed bank and aboveground vegetation before and after the flooding season

			优势种						
			<i>Pa</i>	<i>Cs</i>	<i>Dc</i>	<i>Tl</i>	<i>Ps</i>	<i>Ph</i>	<i>Tp</i>
涨水前	种子库	ck	5.97	9.41	2.28	—	14.51	10.72	—
		1 a	7.36	9.88	3.27	6.20	—	3.74	8.30
		2 a	11.98	10.39	—	3.64	1.48	2.06	6.78
	地上植被	ck	15.03	12.55	8.28	—	16.55	13.31	—
		1 a	11.65	12.17	9.13	12.61	—	16.22	13.91
		2 a	16.79	10.00	—	19.37	6.32	8.00	12.37
退水后	种子库	ck	4.53	5.69	13.58	4.82	7.30	1.02	7.88
		1 a	6.10	8.86	12.31	3.80	2.88	4.72	5.52
		2 a	14.16	11.51	9.22	3.65	5.94	2.92	3.56
	地上植被	ck	8.39	6.42	3.46	—	10.37	3.46	2.96
		1 a	15.14	13.08	12.04	12.39	7.23	3.44	5.85
		2 a	16.52	13.86	5.39	12.86	5.39	4.31	6.47

* *Pa*: 芦苇, *Cs*: 苔草, *Dc*: 野胡萝卜, *Tl*: 南荻, *Ps*: 鸡矢藤, *Ph*: 水蓼, *Tp*: 附地菜; —表示数据缺失.

本研究结果显示杨树清理迹地自然恢复一年后土壤种子库密度和种类最高, 恢复两年清理迹地密度与种类有所下降, 而物种均匀性有所增加, 未清理杨树洲滩物种多样性最低, 主要由于迹地杨树清理后, 地表一或二年生草本植物未受到乔木层干扰, 物种多样性迅速增加, 产生大量种子且附着于土壤表层, 本研究根据湿地土壤种子库垂直分布特征在 0~10 cm 土层取样并使萌发实验周期维持一个月, 以减少苔类对萌发物种多样性的影响, 保持萌发数据稳定性和准确性^[14], 因此恢复一年后表层土壤萌发物种数迅速增加. 迹地经过一年萌发稳定期以及洪水干扰后, 土壤环境逐渐稳定, 以无性繁殖为主要策略的多年生植物分配更多比例至芽库^[21], 一或二年生物种比例减少, 多年生植物物种数增加, 物种分布趋于均匀.

国内外研究表明, 水文波动是湿地生态系统功能特征变化的主要因子, 植物群落的分布格局和演替受到水文因子的直接影响, 湿地土壤种子库大小与淹水时间和强度关系较为显著^[22], 其密度和种类受到水位涨落影响较大^[23-26], 但较短时间的水文波动对土壤种子库组成影响较小^[27]. 洞庭湖是我国第二大淡水湖, 由东、南、西洞庭湖和横岭湖组成, 是长江重要的通江湖泊, 每年 5 月进入汛期, 9 月汛期结束. 研究区域所处南洞庭湖丰水期和枯水期水位落差达 6~7 m, 呈现汛期长水位落差大的水文特征. 研究表明稳定的汛期水文变化可减少种子密度、植物物种的多样性^[28-29], 洪水期地表径流也将携带走部分种子使物种数和密度减少^[30], 长时间的水淹可使种子腐烂死亡, 且缺氧可加速种子老化, 阻碍部分物种在萌发季节萌发使其进入休眠^[31-32]. 杨树清理 1 a 和 2 a 后, 土壤种子库密度和物种数增加, 且 0~2 cm 土层种子库物种数量较多, 经过汛期水淹后, 一部分种子死亡, 一部分种子被洪水带走, 使涨水前后土壤种子库密度和物种数差异较大. 另外, 土壤种子库物种组成和密度有明显的季节性^[19], 3—5 月份涨水前土壤种子主要来源于上一年秋季地表植被种子雨, 储量且经过冬季休眠后在春季适宜的土壤和气候环境下得以大量萌发. 9 月份退水后土壤种子库储量减少且地表植被未处于种子成熟期, 使得退水后土壤种子库萌发物种数和密度显著降低, 因此洞庭湖长期稳定的水文波动和季节变化特征是影响洞庭湖杨树清理迹地涨水前后土壤种子库数量特征变化的主要原因.

4.2 涨水前后杨树清理迹地土壤种子库与地上植被相似性

土壤种子库物种组成和大小与地上植被群落的关系随着演替周期会发生改变^[33], 湿地土壤种子库和地

上植被相似性也受到水位变动的影响^[34],国内外关于水位变动对两者相似性关系的结论不一致,一些研究表明水位消涨过程可提高土壤种子库与地上植被的相似性系数^[13,35-36],另一些研究表明较大的水文波动频率使湿地地表植被与地下种子库的物种相似性系数较低^[37-38]。

洞庭湖湿地汛期具有季节性和稳定性特点,湿地植物群落在长期适应机制下,一或二年生植物一方面生长史较短,以提早开花和产生种子时间规避洪水干扰,另一方面为增加种子生存比例,一或二年生植物减少种子资源分配比,重量相对较轻且种皮较薄,可随水漂移;多年生植物生长期具有有性繁殖和无性繁殖两种繁殖模式,一些大型多年生水生植物如藓草、水蓼、苔草等在洪水来临前芽库密度较小以减少生存成本,在汛期结束时芽库迅速萌发进入营养繁殖为主的阶段。退化湿地恢复后期,在稳定的土壤环境和适宜的竞争条件下,无性繁殖在地表植物群落恢复中的贡献较有性繁殖大^[12,39-41],因此洞庭湖杨树清理迹地土壤种子库与地表植被之间具有一定的差异性。本研究结果表明 2 a 和 ck 退水后相似性系数较涨水前分别增加 19.80% 和 39.67%, 1 a 相似性系数较涨水前减少 2.51%, 主要由于涨水前 ck 和 2 a 土壤种子库内以多年生植物为主,一或二年生植物经过汛期水淹后,一部分种子腐烂或进入休眠状态,另一部分被洪水带走,使退水后一或二年生萌发物种显著减少,如马齿苋、芥菜、芸薹、狗尾草、石胡荽等,种子越冬后于早春萌发,涨水前已开始花果期,产生的种子细小,经过长时间水淹后种子易腐烂且易随水漂移,另外如野大豆、牛筋草等一年生中生物种,花果期为 6—10 月,原本涨水前土壤种子库内密度较小,受到水淹胁迫后种皮受到浸泡失活或进入休眠状态使得退水后土壤种子库储量减少,统计鉴定时未被记录,而种子库中多年生萌发物种减少量相对较小,且物种占比有所增加。另外,地表植被经过汛期后,芦苇、苔草、南荻等多年生根系发达且生长速度快的物种依靠芽库迅速无性营养繁殖,受水位涨落影响较小,物种占比较涨水前有所增加,因此相似性系数有所升高;1 a 涨水前土壤种子库以一或二年生植物为主,退水后地上植被多年生植物占比有所增加,相似性系数随之下降,且在汛期结束后进入花果期的多年生植物种子补充进入 2 a 土壤种子库中,第二年春季 2 a 土壤种子库多年生萌发物种数得以增加,使地表植被群落结构趋于稳定,促进了杨树清理迹地自然恢复过程植被演替向后期发展。

因此,洞庭湖杨树清理迹地退水后土壤种子库物种数和密度显著减少,而地上植被物种均匀性有所增加。随着恢复年份和水淹频次的增加,一或二年生湿生物种迅速减少,芦苇、南荻以及多年生中生物种所占比例增加。可见,水文因子与南洞庭湖杨树清理迹地种子库恢复能力密切相关,是驱动洞庭湖杨树清理迹地地表植被群落向顶级优势种群落方向演替的重要因素。

5 参考文献

- [1] Zhang YZ, Wang H. A review of ecological restoration studies on natural wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(2): 309-314. [张永泽, 王烜. 自然湿地生态恢复研究综述. 生态学报, 2001, **21**(2): 309-314.]
- [2] Cui NX, Wu J, Cheng SP *et al.* Research progress of seed bank for restoration of wetland vegetation. *J Lake Sci*, 2013, **25**(1): 1-8. DOI: 10.18307/2013.0101. [崔娜欣, 吴娟, 成水平等. 湿地种子库及其植被恢复研究进展. 湖泊科学, 2013, **25**(1): 1-8.]
- [3] Cui LJ, Zhao XS, Zhang Y *et al.* Theories and strategies of degraded wetland ecosystem restoration. *World Forestry Research*, 2011, **24**(2): 1-4. [崔丽娟, 赵欣胜, 张岩等. 退化湿地生态系统恢复的相关理论问题. 世界林业研究, 2011, **24**(2): 1-4.]
- [4] Wang GD, Wang M, Lu XG *et al.* Duration of farming is an indicator of natural restoration potential of sedge meadows. *Scientific Reports*, 2017, **7**(1): 10692. DOI: 10.1038/s41598-017-11429-0.
- [5] Wang GD, Wang M, Lu XG *et al.* Effects of farming on the soil seed banks and wetland restoration potential in Sanjiang Plain, Northeast of China. *Ecological Engineering*, 2015, **77**: 265-274. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2015.01.039.
- [6] Yin XW, Jiang ZX, Ji SH *et al.* Research summary of wetland vegetation restoration using soil seed bank. *Wetland Science*, 2019, **17**(6): 697-704. [尹新卫, 姜志翔, 纪书华等. 利用土壤种子库的湿地植物恢复研究概述. 湿地科学, 2019, **17**(6): 697-704.]
- [7] Cavers PB. Seed banks—Memory in soil. *Canadian Journal of Soil Science*, 1995, **75**(1): 11-13. DOI: 10.4141/cjss95-003.

- [8] Wang ZW, Zhu TC. The seedbank features and its relations to the established vegetation following flooding disturbance on Songnen Steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(9): 1392-1398. [王正文, 祝廷成. 松嫩草地水淹干扰后的土壤种子库特征及其与植被关系. 生态学报, 2002, **22**(9): 1392-1398.]
- [9] Johnson S. Effects of water level and phosphorus enrichment on seedling emergence from marsh seed banks collected from northern Belize. *Aquatic Botany*, 2004, **79**(4). DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.05.003.
- [10] Tomlinson KW, O'Connor TG. Control of tiller recruitment in bunchgrasses: uniting physiology and ecology. *Functional Ecology*, 2004, **18**(4). DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00873.x.
- [11] Goodson JM. Riparian seed banks: structure, process and implications for riparian management. *Progress in Physical Geography*, 2001, **25**(3). DOI: 10.1191/030913301680193797.
- [12] Cai YH. Characteristics of reproduction bank of typical plant communities in Lake Dongting wetland and its response mechanism to water level changes [Dissertation]. Chengdu: Sichuan Normal University, 2019. [蔡云鹤. 洞庭湖湿地典型植物群落繁殖库特征及对水位变化的响应分析[学位论文]. 成都: 四川师范大学, 2019.]
- [13] Zhang M, Chen FQ, Wang YJ *et al.* The characteristics of soil seed banks under different restoration patterns and their responses to water-level fluctuation in fluctuating belt of Xiangxi River. *Wetland Science*, 2016, **14**(2): 194-200. [张森, 陈芳清, 王娅傲等. 不同植物恢复模式下香溪河消落带土壤种子库特征及其对水位消涨的响应. 湿地科学, 2016, **14**(2): 194-200.]
- [14] Li W, Liu GH, Zhou J *et al.* Studies on the seed bank of freshwater wetland: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(3): 395-402. [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**(3): 395-402.]
- [15] Li GQ, Li SJ, Meng J *et al.* Review of research methods of soil seed bank. *Ecology and Environmental Sciences*, 2013, **22**(10): 1721-1726. [李国旗, 李淑君, 蒙静等. 土壤种子库研究方法评述. 生态环境学报, 2013, **22**(10): 1721-1726.]
- [16] Yang C ed. *Ecology*. Beijing: Higher Education Press, 2008. [杨持. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2008.]
- [17] Zhang JT ed. *Quantitative ecology*. Beijing: Science Press, 2006. [张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2006.]
- [18] Sorensen TA. A method establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of vegetation on Danish Commons. *Biologiske Skrifter*, 1948, **5**: 1-34.
- [19] Zhang X, Dong WJ, Shen SK *et al.* Studies on soil seed bank of lakeside zone: A review. *Wetland Science*, 2016, **14**(1): 97-102. [张雪, 董文婧, 申仕康等. 湖滨带土壤种子库研究进展. 湿地科学, 2016, **14**(1): 97-102.]
- [20] Huang R. Study on characteristics of seed bank during wetland restoration in lakeshore of West Maoli Lake [Dissertation]. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2018. [黄蓉. 西毛里湖湖滨带湿地恢复过程中种子库特征研究[学位论文]. 长沙: 中南林业科技大学, 2018.]
- [21] Chen XS, Li YF, Xie YH *et al.* Trade-off between allocation to reproductive ramets and rhizome buds in *Carex brevicuspis* populations along a small-scale elevational gradient. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 12688. DOI: 10.1038/srep12688.
- [22] Hou ZY, Xie YH, Yu XY *et al.* Characteristics of soil seed banks in different water level areas after returning farmland into lake in Qingshanyuan of Lake Dongting. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, **20**(6): 1323-1328. DOI: 10.13287/j.1001-9332.2009.0203. [侯志勇, 谢永宏, 于晓英等. 洞庭湖青山垌退耕地不同水位土壤种子库特征. 应用生态学报, 2009, **20**(6): 1323-1328.]
- [23] Xu ZG, He Y, Yan BX *et al.* Effects of nutrients and water level fluctuation on wetland plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, **25**(1): 87-92. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2006.0017. [徐治国, 何岩, 闫百兴等. 营养物质及水位变化对湿地植物的影响. 生态学杂志, 2006, **25**(1): 87-92.]
- [24] Baldwin AH, Egnatovich MS, Clarke E. Hydrologic change and vegetation of tidal freshwater marshes: Field, greenhouse, and seed-bank experiments. *Wetlands*, 2001, **21**(4). DOI: 10.1672/0277-5212(2001)021[0519:HCAVOT]2.0.CO;2.
- [25] Johnson S. Effects of water level and phosphorus enrichment on seedling emergence from marsh seed banks collected from northern Belize. *Aquatic Botany*, 2004, **79**(4). DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.05.003.
- [26] Yang T, Guan HL, Hu JM *et al.* Influences of long-term water stress on typical plant populations in the Sanjiang Plain Wetlands. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, **30**(9): 1887-1894. [杨涛, 官辉力, 胡金明等. 水分胁迫对三江平原典型湿地植物种群高度与密度的影响. 西北植物学报, 2010, **30**(9): 1887-1894.]
- [27] Li MJ. The response of plant propagation bank to water-level change in the wetland of Poyang Lake [Dissertation]. Nanchang: Nanchang University, 2015. [李美娟. 鄱阳湖湿地植物繁殖库对水位变化的响应[学位论文]. 南昌: 南昌大

- 学, 2015.]
- [28] Liao N. Response of soil seed bank to water-level change in the Poyang Lake Wetland [Dissertation]. Nanchang: Nanchang University, 2013. [廖宁. 鄱阳湖典型湿地土壤种子库对水位变化的响应[学位论文]. 南昌: 南昌大学, 2013.]
- [29] Poiani KA, Johnson WC. Effect of hydroperiod on seed-bank composition in semipermanent prairie wetlands. *NRC Research Press Ottawa, Canada*, 1989, **67**(3). DOI: 10.1139/b89-115.
- [30] Xing F, Wang Y, Xu K *et al.* Characteristics of soil seed banks of community successional series in marshes in the Sanjiang Plain. *Wetland Science*, 2008, **6**(3): 351-358. [邢福, 王莹, 许坤等. 三江平原沼泽湿地群落演替系列的土壤种子库特征. 湿地科学, 2008, **6**(3): 351-358.]
- [31] Baskin CC, Baskin JM, Chester EW. Effect of flooding on the annual dormancy cycle and on germination of seeds of the summer annual *Schoenoplectus purshianus* (Cyperaceae). *Aquatic Botany*, 2000, **67**(2). DOI: 10.1016/S0304-3770(00)00085-1.
- [32] Hendry GAF, Crawford RMM. Oxygen and environmental stress in plants—an overview. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, 1994, **102**. DOI: 10.1017/S0269727000013932.
- [33] Leck MA, Simpson RL. Tidal freshwater wetland zonation: seed and seedling dynamics. *Aquatic Botany*, 1994, **47**(1): 61-75. DOI: 10.1016/0304-3770(94)90049-3.
- [34] Cheng X. Study on the influence of water level change on seed bank and aboveground vegetation of three sub-lakes in Poyang Lake [Dissertation]. Jingzhou: Yangtze University, 2019. [程旭. 水位变化对鄱阳湖三个子湖种子库及地上植被的影响变化研究[学位论文]. 荆州: 长江大学, 2019.]
- [35] Li JM, Xu HL, Zhang ZJ *et al.* Characteristics of standing vegetation and soil seed bank in desert riparian forest in lower reaches of Tarim River under effects of river-flooding. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(8): 1651-1657. DOI: 10.13287/j.1001-9332.2008.0296. [李吉玫, 徐海量, 张占江等. 河水漫溢对塔里木河下游荒漠河岸林地地表植被与土壤种子库的影响. 应用生态学报, 2008, **19**(8): 1651-1657.]
- [36] Capon SJ, Brock MA. Flooding, soil seed bank dynamics and vegetation resilience of a hydrologically variable desert floodplain. *Freshwater Biology*, 2006, **51**(2): 206-223. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2005.01484.x.
- [37] Wang GD. Effects of agricultural activities on wetland soil seed banks in Sanjiang Plain [Dissertation]. Changchun: Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, 2014. [王国栋. 农业活动对三江平原湿地土壤种子库的影响研究[学位论文]. 长春: 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 2014.]
- [38] Hopfensperger KN. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 2007, **116**(9): 1438-1448. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15818.x.
- [39] Chen XS, Deng ZM, Xie YH *et al.* Belowground bud banks of four dominant macrophytes along a small-scale elevational gradient in Lake Dongting wetlands, China. *Aquatic Botany*, 2015, **122**: 9-14. DOI: 10.1016/j.aquabot.2014.12.006.
- [40] Xie YH, Chen XS. Effects of Three-Gorge Project on succession of wetland vegetation in Lake Dongting. *Research of Agricultural Modernization*, 2008, **29**(6): 684-687. [谢永宏, 陈心胜. 三峡工程对洞庭湖湿地植被演替的影响. 农业现代化研究, 2008, **29**(6): 684-687.]
- [41] Luo WB, Xie YH, Song FB. Survival strategies of wetland plants in flooding environments. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, **26**(9): 1478-1485. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2007.0251. [罗文泊, 谢永宏, 宋凤斌. 洪水条件下湿地植物的生存策略. 生态学杂志, 2007, **26**(9): 1478-1485.]