

黄土丘陵沟壑区土壤侵蚀环境下芽库的季节动态及垂直分布*

杜华栋¹ 焦菊英^{1,2,*} 寇萌³ 王宁¹

(¹中国科学院-水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ³西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100)

摘要 研究了陕北黄土丘陵沟壑区5种土壤侵蚀环境(阳沟坡、阳峁坡、峁顶、阴峁坡、阴沟坡)下的植被组成、芽库组成、芽库季节动态及垂直分布特征。结果表明:该区拥有永久性芽库的多年生物种占总物种数的80.3%,具季节性芽库的一年生植物占19.7%。在侵蚀严重的阳沟坡和阳峁坡,植物返青期的永久性芽库存量较大,而在侵蚀强度较小的峁顶、阴沟坡和阴峁坡,植物开花结实期的季节性芽库密度较大。不同侵蚀环境下地下部分芽库库存量占总永久性芽库的比例较稳定,地面永久性芽库存量在阳坡较大,而地上部分季节性芽库存量在阴坡和峁顶较大。由于不同侵蚀环境下植物群落的物种组成不同,加上土壤侵蚀干扰和植物季节更新,影响了芽库在季节及垂直分布上的变化。在黄土丘陵沟壑区植被更新过程中,芽库具有重要作用。

关键词 芽库 生态适应 黄土高原 繁殖生物学 土壤侵蚀

文章编号 1001-9332(2013)05-1269-08 **中图分类号** Q142, Q948.1 **文献标识码** A

Seasonal dynamics and vertical distribution pattern of bud bank in different erosion environments on hilly-gully Loess Plateau of Northwest China. DU Hua-dong¹, JIAO Ju-ying^{1,2}, KOU Meng³, WANG Ning¹ (¹*Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China*; ²*Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China*; ³*College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24(5): 1269-1276.

Abstract: This paper studied the vegetation composition, bud composition, and the seasonal dynamics and vertical distribution pattern of bud bank in five erosion environments (sunny gully slope, sunny hilly slope, hilltop, shady hilly slope, and shady gully slope) on the hilly-gully Loess Plateau of North Shaanxi. In the study area, the perennial species with perennial bud bank accounted for 80.3% of the total species, while the annual species with seasonal bud bank took up 19.7% of the total. In vegetation turning-green season, there was a relatively large perennial bud bank stock on the sunny hilly-gully slope where serious erosion occurred, while seasonal bud bank showed a higher bud bank density in blossom and fruit-setting season on the hilltop and two shady slopes where soil erosion intensity was relatively gentle. The proportion of underground bud bank to total perennial bud bank in different erosion environments was relatively stable. On the land surface, the perennial bud bank stock was larger on the sunny slope where the soil disturbance often occurred, whereas the seasonal bud bank stock was larger on the shady slope and hilltop. Due to the different species composition of plant communities in different erosion environments, in addition to the disturbance of soil erosion and the seasonal plant regeneration, the seasonal dynamics and vertical distribution pattern of bud bank changed. It was suggested that bud bank played an important role in the vegetation regeneration after the disturbance of soil erosion on the hilly-gully Loess Plateau of North Shaanxi.

Key words: bud bank; ecological adaptability; Loess Plateau; reproductive biology; soil erosion.

* 国家自然科学基金重点项目(41030532)和中国科学院重要方向性项目(KZCX2-EW-406)资助。

** 通讯作者. E-mail: jyjiao@ma.iswc.ac.cn

2012-11-09 收稿, 2013-02-17 接受。

植被通过截留雨水、增加土壤渗透、加强土壤稳定性等影响土壤侵蚀过程^[1],而土壤侵蚀也干扰着植物个体发育与植物群落组成^[2].在陕北黄土丘陵沟壑区,土壤以土质疏松、抗蚀性差的黄绵土为主,加之该地区暴雨频发,导致水土流失严重,生态环境非常脆弱^[3],因而该地区的生态系统功能恢复是当务之急.植被恢复是生态系统功能恢复的基础,而植被的自然恢复及群落的演替依赖于物种的自然更新.种子是有性繁殖的潜在种群,芽是营养繁殖的潜在种群^[4],种子库和芽库分别代表着植物不同生殖更新策略的投入^[5].

植物芽库指所有潜在的能进行营养繁殖芽的集合.根据季节动态、扩散能力和休眠方式的不同,可将芽库分为3类:永久芽库(perennial bud bank)、季节芽库(seasonal bud bank)和潜在芽库(potential bud bank)^[6].永久性芽库在植物群落维持和更新中占据着主要作用^[7-8];季节性芽库在决定植物枝系构型、植被结构及生产力等方面意义重大^[9];潜在性芽库在植物适应环境、恢复胁迫方面起作用^[10].因此,芽库在一定程度上决定了植物枝系构型^[11]、繁殖更新和抵抗干扰能力等特征^[12],进而影响着植物种群动态与群落格局^[13-14].目前,国外相关研究主要集中在放牧、火烧、土壤水分养分和光照等环境干扰对芽库的影响^[6],国内研究主要集中于东北松嫩平原碱化草甸芽库的动态变化^[4],而关于土壤侵蚀与芽库的关系研究较少.

目前,黄土高原地区植物繁殖策略与方式的研究主要集中于种子分布格局^[15]、种子库组成及大小^[16]、种子雨动态等方面^[17],有关植物芽库的研究还未见文献报道.由于该地区广泛分布着具有营养繁殖策略的物种^[18],因此推测芽库在植被更新过程中有着重要作用.本文通过分析陕北黄土丘陵沟壑区不同侵蚀环境下植物芽库的组成、季节动态及垂直分布,探讨土壤侵蚀对芽库存储量的影响,以及芽库在植被更新中的生态功能,旨在为该地区的植被更新和生态环境恢复提供理论指导.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省安塞县纸坊沟和宋家沟小流域(36°42'—36°46' N, 109°13'—109°16' E),海拔约1300 m,处于森林草原植被交错带,流域面积共计14 km².该地区属于暖温带、半湿润气候向温带、半干旱气候过渡区,年日照时数2415.6 h,年辐射量

552.7 kJ·cm⁻²;年均气温8.8℃,无霜期157~194 d;干燥度1.5,年平均水面蒸发量1486.7 mm;年平均降水量542.5 mm,但分布极不均匀,7—9月平均降水量占年降水量的61.1%,且多为暴雨,加上流域内土壤大部分为质地疏松的黄绵土,造成了严重的土壤侵蚀.流域内地形梁峁起伏、破碎,立地环境复杂多变,沟壑密度高达8.06 km·km⁻²,属典型的黄土高原丘陵沟壑地貌.

1.2 样地选择

在所选流域内选择3个峁坡断面作为重复.每个峁坡断面依据水力侵蚀类型和微地形,将其划分为阳沟坡(sunny gully slope, SG)、阳峁坡(sunny hill slope, SH)、峁顶(hilltop, HT)、阴峁坡(shady hill slope, HH)、阴沟坡(shady gully slope, HG)5种不同土壤侵蚀环境(图1、表1),共15个样地.其中,阳沟坡的坡度大,土壤有机质含量低,土壤侵蚀严重,土壤水分、养分条件差,使物种建植成功率低、植被覆盖度小,土壤抗蚀性能下降^[19];阳峁坡的坡度相对较大,土壤侵蚀强度大,地势高、光照强,土壤水分条件差、植被覆盖度较小;峁顶坡度小,土壤侵蚀强度小,土壤养分、水分流失率小,但其海拔高、光照强、空气流动速度快,植物地上部分受伤害程度较大;阴峁坡土壤水分、养分条件较好,植被覆盖度高,有效减小了土壤侵蚀强度;阴沟坡的坡度小,植被恢复时间长,同时受沟间地来水、来沙的影响,土壤水分养分条件较好,植被覆盖度较大,侵蚀强度较弱.

1.3 调查方法

分别在植物生长季末期(2011-11)、返青期(2012-03)和开花结实期(2012-08)进行植被和芽库的调查.

植被调查:在每个样地内草本群落选择3个2 m×2 m样方进行地上植被调查(每种侵蚀环境有

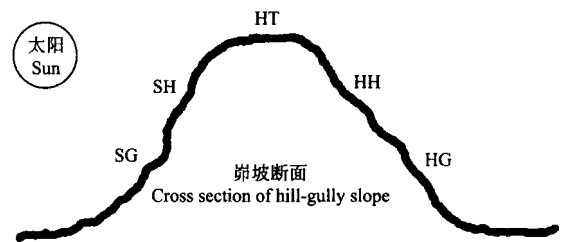


图1 样地示意图

Fig.1 Plots diagram.

SG:阳沟坡 Sunny gully slope; SH:阳峁坡 Sunny hill slope; HT:峁顶 Hilltop; HH:阴峁坡 Shady hill slope; HG:阴沟坡 Shady gully slope. 下同 The same below.

表 1 样地基本概况

Table 1 Basic conditions of sampling plots

项目 Item	阳沟坡 SG	阳崩坡 SH	崩顶 HT	阴崩坡 HH	阴沟坡 HG	
坡度 Slope(°)	42.5	23	5	20.7	10	
海拔 Altitude (m)	1147	1161	1195	1186	1101	
土壤含水量 Soil moisture content (0~60 cm, %)	9	15	14	18	23	
退耕年限 Vegetation restoration years	老荒坡	20	25	40	老荒坡	
植被盖度 Vegetation coverage (%)	20	36	45	42	84	
光照强度 Light intensity	强	强	强	中	弱	
土壤侵蚀方式 Soil erosion mode	鳞片、细沟、 浅沟、重力	鳞片、细沟、 浅沟	溅蚀	鳞片、细沟	细沟、浅沟	
植被类型 Vegetation type	铁杆蒿+茭蒿 群落	铁杆蒿+茭蒿+ 白羊草群落	铁杆蒿+长芒 草群落	铁杆蒿群落	苔草+野菊花 群落	
土壤养分 Soil nutrients	有机质 Organic matter (g·kg ⁻¹)	3.15±0.32c	4.36±0.98c	11.35±1.31a	8.61±1.12b	13.42±2.31a
全氮 Total N (g·kg ⁻¹)	0.24±0.04c	0.38±0.09c	0.77±0.05a	0.42±0.03b	0.80±0.07a	
(0~30 cm, 有效氮 Available N (mg·kg ⁻¹))	16.66±2.12b	19.14±2.34b	42.26±6.32a	46.60±5.45a	50.26±5.69a	
速效磷 Available P (mg·kg ⁻¹)	0.98±0.12c	1.32±0.15c	2.21±0.24a	1.78±0.21b	2.24±0.33a	

不同小写字母表示各样地间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters indicated significant difference within different plots at 0.05 level.

9 个样方重复), 记录植被物种组成、个数和冠幅等。

芽库调查: 在每个样地内每种植物选取生长良好的 5 株植株(每种侵蚀环境下每个物种有 15 株重复), 首先测量冠幅, 然后挖掘整体植株, 分别统计距离地面 < -10 cm、 $-10 \sim 0$ cm、 0 cm、 $0 \sim 10$ cm、 > 10 cm 5 个层次的芽库特征^[10]。并依据 Klimešová 和 Klimeš^[6] 芽库类型划分, 分别统计永久性芽库和季节性芽库的数量。在统计地下芽体数量时, 对于游击型植物, 其根茎上的芽及少量芽痕通过肉眼即可辨认出来; 而对于密丛型禾草及密集型枝系构型植物, 如禾本科植物、铁杆蒿 (*Artemisia gmelinii*)、茭蒿 (*A. giralaui*)、苔草 (*Carex tristachya*), 大多数芽体位于植株基部, 需要对植株基部进行解剖并在解剖镜下计数。

1.4 芽库密度计算

1.4.1 芽库密度 依据植物枝系构型的不同, 按式(1)或式(2)分别统计每种植物永久性和季节性芽库密度, 再依据式(3)计算总芽库密度。

1) 单个物种芽库密度: 由于密丛型禾草及密集型枝系构型植物(如禾本科植物、铁杆蒿、茭蒿、苔草等)的冠幅在样地内变化较大, 故 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ 样方内的芽库密度计算公式为:

$$BD_i = \frac{\sum_{i=1}^n BC_i PS_i / BS_i}{4} \quad (1)$$

对于其他枝系构型植物, 其在样地内的冠幅变化较小, 故 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ 样方内的芽库密度按式(2)计算:

$$BD_i = \frac{\sum_{i=1}^n BC_i}{4} \quad (2)$$

其中: i 为第 i 个物种; n 为第 i 个物种数量; BD_i 为物种 i 在样方内的芽库密度 ($\text{buds} \cdot \text{m}^{-2}$); BC_i 为物种 i 单株在样地内的芽库数量 (buds); BS_i 为样地内与 BC_i 对应的植物冠幅面积 (以椭圆计, m^2); PS_i 为样方内物种 i 冠幅面积 (以椭圆计, m^2); 4 为样方面积 (m^2)。

2) 样方内芽库总密度:

$$BD = \sum_{i=1}^m BD_i \quad (3)$$

其中: m 为物种个数; BD_i 为物种 i 在样方内芽库密度 ($\text{buds} \cdot \text{m}^{-2}$), 包括永久性和季节性芽库。

1.4.2 芽库垂直分布 分别统计距离地面 < -10 cm、 $-10 \sim 0$ cm、 0 cm、 $0 \sim 10$ cm、 > 10 cm 5 个层次永久性与季节性芽库密度, 然后依据式(4)计算各层次永久性芽库占总永久性芽库密度的比例, 依据式(5)计算各层次季节性芽库占总季节性芽库密度比例:

$$PBP = PBD / TBD_p \quad (4)$$

$$SBP = SBD / TBD_s \quad (5)$$

其中: PBP 为各层次永久性芽库密度占总永久性芽库密度比例; SBP 为各层次季节性芽库密度占总季节性芽库密度比例; PBD 为各层次永久性芽库密度; SBD 为各层次季节性芽库密度; TBD_p 为总永久性芽库密度; TBD_s 为总季节性芽库密度。

1.4.3 植物群落组成 依据 Raunkiaer 生活型划分 (即植物更新芽所处的位置)^[10], 将植物划分为高位

芽植物 (phanerophyte, PH)、地上芽植物 (chamaephyte, CH)、半隐芽植物 (hemicytrophite, HC)、隐芽植物 (cryptophyte, CR)、一年生植物 (therophyte, TH) 和藤本植物 (liana, LI) 等, 统计不同侵蚀环境下植物群落生活型组成特征, 依据式 (6) 计算不同侵蚀环境下各生活型植物所占比例:

$$GP_S = N_S / TN \quad (6)$$

其中: GP_S 为生活型 S 的物种数占样方物种总数的比例; N_S 为样方内生活型 S 的物种数; TN 为样方内总物种数.

1.5 数据处理

采用 SPSS 16.0 软件对数据进行统计检验, 用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 比较不同数据组间的差异 ($\alpha = 0.05$). 结果用平均值 \pm 标准偏差 (SD) 表示.

2 结果与分析

2.1 不同侵蚀环境下植被组成及芽库特征

在黄土丘陵沟壑区崩坡不同侵蚀环境下, 从阳沟坡至阴沟坡随着侵蚀强度的减小, 物种数量增加 (图 2), 出现了 6 种不同生活型植物: 高位芽植物、地上芽植物、地面芽植物、地下芽植物、一年生植物和藤本植物. 其中, 在侵蚀程度最强的阳沟坡和最弱的阴沟坡, 高位芽、隐芽和半隐芽植物所占比例较大; 侵蚀强度较弱的崩顶 1 年生植物所占比例较大; 阴坡环境下各生活型植物分布较其他侵蚀环境均匀. 地上芽植物组成在不同侵蚀环境下差异不显著; 藤本植物出现在崩顶和阴坡 (图 3). 拥有永久性芽库的多年生物种占总物种数的 80.3%, 而具季节性芽库的一年生植物占 19.7% (表 2).

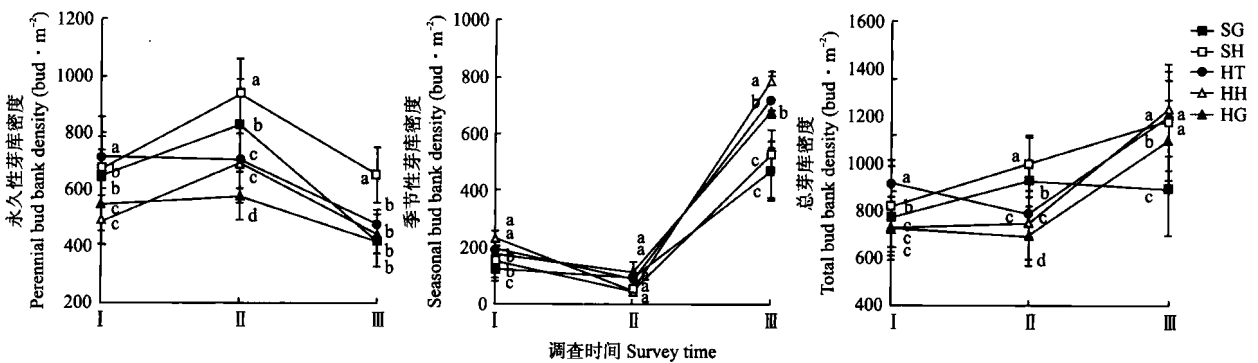


图 4 不同侵蚀环境下芽库的季节动态

Fig. 4 Seasonal variations of bud bank at different erosion environments.

I: 生长季末期 Late growing period (2011-11); II: 返青期 Vegetation greenup period (2012-04); III: 开花结实期 Blossom and fruit-setting period (2012-08). 下同 The same below.

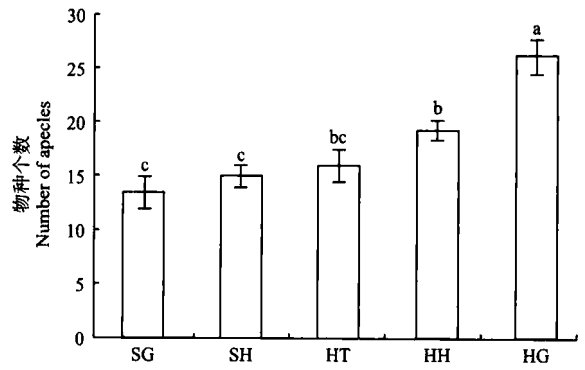


图 2 不同侵蚀环境下物种个数

Fig. 2 Number of species at different erosion environments.

不同小写字母表示不同侵蚀条件下物种差异显著 Different small letters indicated significant difference at different erosion environments. 下同 The same below.

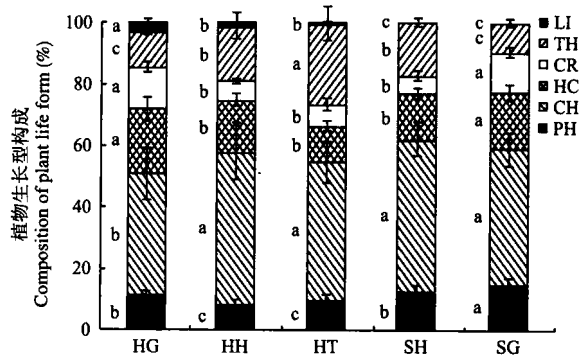


图 3 不同侵蚀环境下植物生活型构成

Fig. 3 Composition of plant life forms at different erosion environments.

PH: 高位芽植物 Phanerophyte; CH: 地上芽植物 Chamaephyte; HC: 半隐芽植物 Hemicytrophite; CR: 隐芽植物 Cryptophyte; TH: 一年生植物 Therophyte; LI: 藤本植物 Liana. 下同 The same below.

2.2 不同侵蚀环境下芽库密度的季节动态

由图 4 可以看出, 在 5 种侵蚀环境下, 永久性芽库密度一般表现为: 返青期 > 生长末期 > 开花结实

表 2 芽库类型与调查涉及物种

Table 2 Bud bank types and survey referencing species

芽库类型 Bud bank type	芽类型与调查涉及物种 Bud types and referencing species
永久性芽库 Perennial bud bank	<p>1) 多年生植物多年生枝条休眠腋芽, 包括物种: 丁香 (<i>Syringa pekinensis</i>, PH), 杠柳 (<i>Periploca sepium</i>, PH), 灌木铁线莲 (<i>Clematis fruticosa</i>, PH), 黄刺玫 (<i>Rosa xanthina</i>, PH), 狼牙刺 (<i>Sophora vicifolia</i>, PH), 铁杆蒿 (<i>Artemisia gmelinii</i>, PH).</p> <p>2) 草本植物地下多年生根茎芽, 包括物种: 阿尔泰狗娃花 (<i>Heteropappus altaicus</i>, CH), 败酱 (<i>Patrinia heterophylla</i>, HC), 白头翁 (<i>Pulsatilla chinensis</i>, HC), 凤毛菊 (<i>Saussurea japonica</i>, HC), 麻花头 (<i>Serratula centauroides</i>, HC), 糙叶黄芪 (<i>Astragalus scaberrimus</i>, HC), 达乌里胡枝子 (<i>Lespedeza davurica</i>, CH), 二裂叶萎陵菜 (<i>Potentilla bifurca</i>, CH), 二色棘豆 (<i>Oxytropis discolor</i>, HC), 地稍瓜 (<i>Cynanchum thesioides</i>, CR), 大蓟 (<i>Cirsium japonicum</i>, CR), 甘草 (<i>Glycyrrhiza uralensis</i>, CR), 拐轴鸭葱 (<i>Scorzonera divaricata</i>, CH), 火绒草 (<i>Leontopodium leontopodioides</i>, HC), 灰叶黄芪 (<i>Astragalus discolor</i>, LI), 茭蒿 (<i>Artemisia giraltai</i>, PH), 黄鼠草 (<i>Ixeris chinensis</i>, HC), 截叶胡枝子 (<i>Lespedeza juncea</i>, CH), 菊叶萎陵菜 (<i>Potentilla tanacetifolia</i>, CH), 苦苣菜 (<i>Ixeris denticulata</i>, HC), 苦苣菜 (<i>Soncus arvensis</i>, HC), 绢毛匍匐萎陵菜 (<i>Potentilla reptans</i>, CH), 苔草 (<i>Carex tristachya</i>, CH), 狼尾花 (<i>Lysimachia barystachys</i>, HC), 蒙古蒿 (<i>Artemisia mongolica</i>, HC), 苜蓿 (<i>Medicago sativa</i>, HC), 披针叶黄华 (<i>Thermopsis lanceolata</i>, HC), 蒲公英 (<i>Taraxacum mongolicum</i>, HC), 唐松草 (<i>Thalictrum petaloideum</i>, HC), 西伯利亚远志 (<i>Polygala sibirica</i>, HC), 细叶鳶尾 (<i>Iris tenuifolia</i>, HC), 小蓟 (<i>Cirsium segetum</i>, CR), 野菊花 (<i>Dendranthema indicum</i>, HC), 萎陵菜 (<i>Potentilla supina</i>, CH), 远志 (<i>Polygala tenuifolia</i>, CR), 籽蒿 (<i>Artemisia ordosica</i>, HC).</p> <p>3) 多年生禾本科植物分蘖, 包括物种: 白羊草 (<i>Bothriochloa ischaemum</i>, CH), 北京隐子草 (<i>Cleistogenes pekingensis</i>, CH), 糙隐子草 (<i>Cleistogenes squarrosa</i>, CH), 臭草 (<i>Ruta graveolens</i>, CH), 大针茅 (<i>Stipa grandis</i>, CH), 鹅冠草 (<i>Roegneria kamoji</i>, CH), 赖草 (<i>Leymus secalinus</i>, CH), 芦苇 (<i>Phragmites communis</i>, CR), 硬质早熟禾 (<i>Poa sphondylodes</i>, CH), 长芒草 (<i>Stipa bungeana</i>, CH), 中华隐子草 (<i>Cleistogenes chinensis</i>, CH).</p> <p>4) 贮藏块根茎, 包括物种: 柴胡 (<i>Bupleurum scorzoniferolium</i>, CR), 地黄 (<i>Rehmannia glutinosa</i>, CR), 蓝刺头 (<i>Echinopsis latifolius</i>, CR), 泡沙参 (<i>Adnophora potaninii</i>, CR), 野胡萝卜 (<i>Daucus carota</i>, CR).</p> <p>5) 鳞茎、鳞芽, 包括物种: 山丹 (<i>Lilium pumilum</i>, CR), 野小葱 (<i>Allium chrysanthum</i>, CR), 野小蒜 (<i>Allium macrostemon</i>, CR).</p>
季节性芽库 Seasonal bud bank	<p>1) 永久性芽库植物一年生枝上芽.</p> <p>2) 一年生草本植物腋芽, 包括物种: 并头黄芩 (<i>Scutellaria scordifolia</i>, TH), 地丁 (<i>Viola philippica</i>, TH), 风轮草 (<i>Clinopodium chinense</i>, TH), 佛子茅 (<i>Calamagrostis epigeios</i>, TH), 鬼针草 (<i>Bidens tripartita</i>, TH), 裂叶董菜 (<i>Viola dissecta</i>, TH), 牻牛儿苗 (<i>Erodium stephanianum</i>, TH), 香青兰 (<i>Dracocephalum moldavica</i>, TH), 狭叶米口袋 (<i>Gueldenstaedtia multiflora</i>, TH), 亚麻 (<i>Linum usitatissimum</i>, TH), 狗尾草 (<i>Setaria viridis</i>, TH), 野豌豆 (<i>Vicia amoena</i>, TH), 獐牙菜 (<i>Swertia bimaculata</i>, TH), 猪毛菜 (<i>Salsola ruthenica</i>, TH).</p> <p>3) 地下假一年生器官上的芽, 包括物种: 猪毛蒿 (<i>Artemisia scoparia</i>, TH).</p>

PH: 高位芽植物 Phanerophyte; CH: 地上芽植物 Chamaephyte; HC: 半隐芽植物 Hemicryptophyte; CR: 隐芽植物 Cryptophyte; TH: 一年生植物 Therophyte; LI: 藤本植物 Liana.

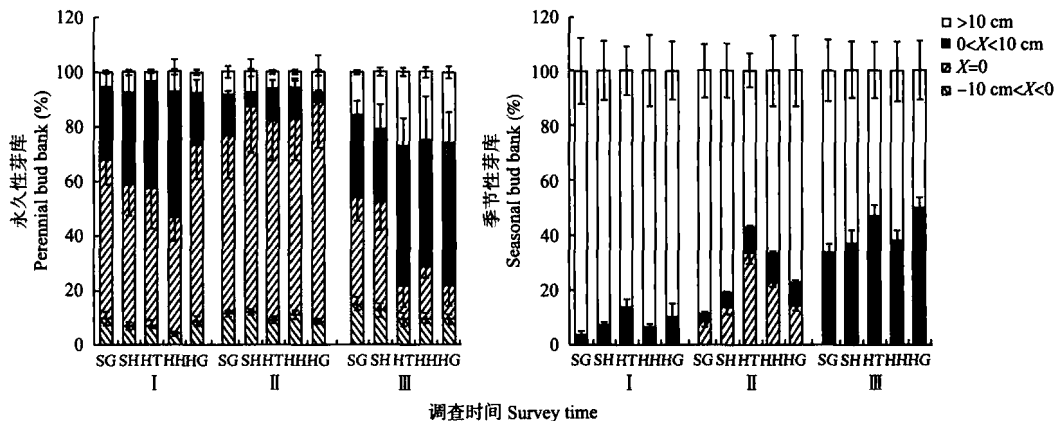


图 5 不同侵蚀环境下芽库的垂直分布
Fig. 5 Vertical distribution of bud bank at different erosion environments.

期, 而季节性芽库密度动态呈相反趋势, 植物同一生长期的永久性芽库密度与季节性芽库密度亦呈反比关系; 永久性芽库在强侵蚀环境的阳峁坡、阳沟坡植物生长季末期和返青期存量较大, 其存量随植物生长进程大量减少, 至植物开花结实期不同侵蚀环境下差异不显著 (阳峁坡除外); 季节性芽库在物种较丰富的阴沟坡存量较大, 其存量在植物开花结实期

迅速增加; 总芽库密度在植物开花结实期存量增加, 但其在阳沟坡植物各生长期的变幅较小.

2.3 不同侵蚀环境下芽库的垂直分布

由图 5 可以看出, 黄土丘陵沟壑区植物永久性芽库主要分布在距离地面 -10 ~ 0 cm, 0 cm; 而季节性芽库主要分布在植物地上部分. 距离地面 10 cm 以下土壤空间芽库存量占永久性芽库存量比例不足

1%, 主要涉及达乌里胡枝子 (*Lespedeza davurica*)、芦苇 (*Phragmites communis*)、甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*)、小薊 (*Cirsium segetum*) 等根系分布较深的植物。-10 ~ 0 cm 土壤空间芽库存量比例在不同侵蚀环境下差异不显著。地面 (0 cm) 永久性芽库占总永久性芽库比例在侵蚀强烈的阳坡环境下增大; 地面季节性芽库只在植物返青期种子萌发时出现。距离地面 0 ~ 10 cm 空间, 不同侵蚀环境下永久性芽库所占比例随立地物种数增多而增加; 此空间季节性芽库占总季节性芽库比例在植物开花结实期升高。距离地面 >10 cm 空间, 永久性芽库与季节性芽库存量占各自总芽库比例都随着侵蚀强度的减小而增加。

3 讨 论

3.1 不同侵蚀环境下植被组成及芽库特征

Vesk 和 Westoby^[20] 认为, 由于环境生态承载力或干扰限制, 在以多年生草本植物为主的生态系统中, 植被的恢复能力主要依赖于芽库。调查发现, 黄土丘陵沟壑区植物大部分是拥有永久性芽库的多年生草本植物 (图 3、表 2), 这些物种拥有大的芽库存量, 可为该区植物完成枝系更新或物种繁殖提供基础。同时, 芽库在植被繁殖更新时比种子萌发形成新个体要求的环境宽松^[21], 使该区植物群落对环境的忍耐能力较高, 以适应半干旱的气候和土壤侵蚀造成的干扰。

阳沟坡和阳坡强烈的土壤侵蚀导致该立地环境土壤养分水分条件较差, 限制了植物种子萌发与幼苗建植, 物种数量较少, 但该立地条件下隐芽植物和半隐芽植物所占比例较大 (图 2、图 3)。这些物种更新芽所处位置的生长环境条件较为稳定, 降低了芽在胁迫环境下死亡的危险^[22]。因此, 黄土丘陵沟壑区阳坡植物群落的物种生活型构成使其对不利环境有着较高的耐受性, 有利于该立地环境下群落的维持。土壤侵蚀程度较小的峁顶有利于种子的定居与萌发, 使种子产量较大的一年生物种在该立地环境下所占物种比例增大, 这与 Bochet 等^[23] 在地中海易土壤侵蚀区植被调查结果相仿。

不同生活型植物拥有的芽库存量差异较大, 一般多年生灌木及草本植物可产生较大的芽库存量, 如狼牙刺 (*Sophora viciifolia*)、白羊草 (*Bothriochloa ischaemun*)、铁杆蒿等; 而贮藏块根茎植物每年只有一个永久性芽库, 如蓝刺头 (*Echinopsis latifolius*)、泡沙参 (*Adnophora Potaninii*) 等。同时, 不同生活型植

物芽库的空间分布也有较大差异, 且芽体的位置决定着植物更新和环境适应方式^[6]。因此, 黄土丘陵沟壑区多样的微地形, 导致其上植物群落生活型构成的差异, 从而使芽库在季节性及垂直分布上发生变化。

3.2 不同侵蚀环境下芽库的季节动态

植物芽库的季节变化既是植物生活史策略的反映, 也是植物生长发育与环境协调的结果^[6, 24]。在黄土丘陵沟壑区, 返青期中有大量永久性芽库的存在, 使得植物越冬后环境改善时芽可立即生长, 快速完成植被更新。构成季节性芽库的主要是一年生草本植物的地上部分和多年生草本幼嫩茎上腋芽, 植物这部分器官正是植物光合作用最主要且效率最高的部分, 因此在开花结实期季节性芽库密度增加, 有利于植物初级生产力的积累, 以供植物开花结实的需要。该区芽库季节动态与 Hogg 和 Lieffers^[25] 在加拿大 Alberta 地区研究结果相似, 说明植物通过调控芽库的格局度过严酷的环境, 而在适宜条件下完成植物生长过程。

多年生植物通常可通过有性和无性繁殖两种方式来完成个体更新^[26]。有研究表明, 土壤水分和养分的增加可使群落芽库存量增加^[7, 27], 但本研究区土壤水分和养分较差, 且在扰动大的阳坡侵蚀条件下, 植物返青期拥有较大存量的永久性芽库。这可使该立地条件下的植物能以克隆方式完成定居、生长和繁殖, 以较少能量投入和较大存活几率的芽库作为潜在种群完成植被的更新, 有利于减小土壤胁迫环境对植物群落生长与生殖的影响。Guerrero-Campo 等^[21] 研究发现, 多年生灌木、根系出芽型植物对强的侵蚀环境有较好的适应性。而在土壤水分和养分较好的峁顶和阴坡侵蚀环境下, 物种受到胁迫的程度较小, 且该立地地下植被由较多的地上芽植物和一年生植物组成 (图 3), 这些植物主要通过能量投入较大的有性繁殖方式进行植被更新^[28]。因此, 峁顶和阴坡侵蚀环境下, 植物开花结实期较大的季节性芽库存量为植物新生枝条生长奠定了基础, 使植物在生长旺盛期分枝与叶群体数量增多, 光合产物积累量增大, 有助于植物生殖投入能量增加。

3.3 不同侵蚀环境下芽库的垂直分布

在本研究中, 不同侵蚀环境下, 地下芽库 (距离地面 -10 ~ 0 cm、< -10 cm) 占总芽库比例较稳定, 此空间芽主要保持休眠状态作为储备芽保存于土壤中。这些地下芽保证了研究区植物在受到强烈干扰 (如坡面径流冲刷等) 后有已存芽体迅速萌发, 从而

保障地上植被的更新。

黄土丘陵沟壑区坡面最常见的侵蚀类型为雨滴溅蚀、面蚀和细沟侵蚀^[29],其对土壤表面扰动最大。因此,地上芽植物和半隐芽植物的地面(0 cm)部位受到的影响较大,其枝系更新和花芽分化受到干扰。但是,适度的扰动可以刺激扰动部位产生新芽或使休眠芽迅速打破休眠成为更新芽^[10]。研究表明,在上述两种生活型植物分布比例较大的阳坡,地面永久性芽库比例增加,为地上植物枝系干扰后的补充更新提供了条件,保证植物能顺利完成生长与繁殖过程。

地上部分芽库(距离地面 0~10 cm、>10 cm)的芽主要为叶腋枝芽。该部位芽体主要是植物枝条空间扩张或无性繁殖扩增的芽,其生长分化可有效地提高植物枝系密度。阴坡较好的土壤条件有利于植物新生枝的生长;崮顶较强的光照、快的空气流动速度虽限制了植物顶端优势,但使植物分枝数增加^[30],因此阴坡和崮顶地上部分永久性芽库和季节性芽库所占比例都较大,从而使植物枝系的密度增加。这可使植物有效截留雨水、增加土壤渗透性,从而减小阴坡和崮顶环境的坡面土壤侵蚀强度^[31]。同时,地上部分芽库也可以在植被被掩埋时(如侵蚀堆积、滑坡等)抽出枝条,增加植物在极端生境下的存活能力。

综上所述,在黄土丘陵沟壑区,芽库在一定程度上保障了该区植被的繁殖与枝系更新。有关物种芽库动态变化的机理研究还有待于进一步探索。

参考文献

- [1] Qin F-C (秦富仓), Yu X-X (余新晓), Zhang M-L (张满良), *et al.* Mechanism of watershed soil erosion control by vegetation. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(9): 1618-1622 (in Chinese)
- [2] Zou H-Y (邹厚远), Jiao J-Y (焦菊英). Erosion-resistant plants in the hilly-gullied area of the Loess Plateau. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 2010, **8**(1): 22-27 (in Chinese)
- [3] Shi H, Shao MA. Soil and water loss from the Loess Plateau in China. *Journal of Arid Environments*, 2000, **45**: 9-20
- [4] Yang Y-F (杨允菲), Wei C-Y (魏春雁), Zhang B-T (张宝田), *et al.* Dynamics of bud flow and bud bank of *Phragmites communis* population in dry land habitat of alkalized meadow in the Songnen Plains of China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(5): 854-858 (in Chinese)
- [5] Wang H-Y (王洪义), Wang Z-W (王正文), Li L-H (李凌浩), *et al.* Reproductive tendency of clonal plants in various habitats. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2005, **24**(6): 670-676 (in Chinese)
- [6] Klimešová J, Klimeš L. Bud banks and their role in vegetative regeneration: A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2007, **8**: 115-129
- [7] Dalglish HJ, Hartnett DC. Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: A test of the meristem limitation hypothesis. *New Phytologist*, 2006, **171**: 81-89
- [8] Hartnett DC, Setshogo MP, Dalglish HJ. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, 2006, **44**: 256-263
- [9] Vesk PA, Westoby M. Drought damage and recovery: A conceptual model. *New Phytologist*, 2003, **160**: 7-14
- [10] Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, *et al.* The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 2008, **96**: 1266-1274
- [11] Hendrickson JR, Briske DD. Axillary bud banks of two semiarid perennial grasses: Occurrence, longevity, and contribution to population persistence. *Oecologia*, 1997, **110**: 584-591
- [12] Bond WJ, Midgley JJ. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**: 45-51
- [13] Klimešová J, Klimeš L. Clonal growth diversity and bud banks in the Czech flora: Evaluation using CLO-PLA3 database. *Preslia*, 2007, **80**: 255-275
- [14] Latzel V, Mihulka S, Klimesová J. Plant traits and regeneration of urban plant communities after disturbance: Does the bud bank play any role? *Applied Vegetation Science*, 2008, **11**: 387-394
- [15] Cheng J-M (程积民), Wan H-E (万惠娥), Hu X-M (胡相明). Soil seed bank and meadow renewal in the grassland on Loess Plateau. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 2006, **43**(4): 679-683 (in Chinese)
- [16] Jiao JY, Han LY, Jia YF, *et al.* Can seed removal through soil erosion explain the scarcity of vegetation in the Chinese Loess Plateau? *Geomorphology*, 2011, **132**: 35-40
- [17] Zhang X-B (张希彪), Wang R-J (王瑞娟), Shang-guan Z-P (上官周平). Dynamics of seed rain and soil seed bank in *Pinus tabulaeformis* Carr. forests in eroded hilly loess regions of the Loess Plateau in China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(4): 1877-

- 1884 (in Chinese)
- [18] Wang N (王宁). Effects of Slope-gully Erosion Environment on the Propagule and Seedling Establishment: A Case Study in Zhifanggou Ansai on Loess Plateau. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University, 2008 (in Chinese)
- [19] Morgan RPC, Quinton JN, Smith RE, *et al.* The European Soil Erosion Model (EUROSEM): A dynamic approach for predicting sediment transport from fields and small catchments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 1998, **23**: 527–544
- [20] Vesk PA, Westoby M. Funding the bud bank: A review of the costs of buds. *Oikos*, 2004, **106**: 200–208
- [21] Guerrero-Campo J, Palacio S, Montserrat-Martí G. Plant traits enabling survival in Mediterranean badlands in northeastern Spain suffering from soil erosion. *Journal of Vegetation Science*, 2008, **19**: 457–464
- [22] Benson EJ, Hartnett DC, Mann KH. Belowground bud banks and meristem limitation in tallgrass prairieplant populations. *American Journal of Botany*, 2004, **91**: 416–421
- [23] Bochet E, García-Fayos P, Poesen J. Topographic thresholds for plant colonization on semi-arid eroded slopes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2009, **34**: 1758–1771
- [24] Lehtilä K, Tuomi J, Sulkinoja M. Bud demography of the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *Tortuosa* near tree line. *Ecology*, 1994, **75**: 945–955
- [25] Hogg EH, Lieffers VJ. Seasonal changes in shoot regrowth potential in *Calamagrostis canadensis*. *Oecologia*, 1991, **85**: 596–602
- [26] Eckert CG. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 2001, **15**: 501–520
- [27] Klimeš L, Klimešová J. Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels. *Plant Ecology*, 1999, **141**: 33–39
- [28] Dong M (董鸣). Clonal Plant Ecology. Beijing: Science Press, 2011 (in Chinese)
- [29] Xiao P-Q (肖培青), Zheng F-L (郑粉莉), Shi X-J (史学建). Recent research progress on erosion vertical zones and erosion and sediment at loess hillslopes. *Research of Soil and Water Conservation* (水土保持研究), 2002, **9**(1): 1–8 (in Chinese)
- [30] Valladares F, Saldana A, Gianoli E. Costs versus risks: Architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology*, 2012, **37**: 35–43
- [31] de Baets S, Poesen J, Reubens B, *et al.* Methodological framework to select plant species for controlling rill and gully erosion: Application to a Mediterranean ecosystem. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2009, **34**: 1374–1392

作者简介 杜华栋,男,1982年生,博士研究生.主要从事植物解剖与生理生态适应性研究. E-mail: dhuadong@gmail.com

责任编辑 李凤琴
