

## 常绿阔叶林不同方式采伐 32 年后土壤种子库特征

赵厚本<sup>1,3</sup>, 邹滨<sup>2</sup>, 蔡继醇<sup>1,3</sup>, 周光益<sup>1,3</sup>, 王旭<sup>1,3</sup>, 李兆佳<sup>1,3\*</sup>

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520; 2. 广东乐昌大瑶山省级自然保护区管理处, 广东 乐昌 512200; 3. 南岭北江源森林生态系统国家定位观测研究站, 广州 510520)

**摘要:** 土壤种子库既是过去植被的基因记忆又是未来植被的发展趋势, 对探究受干扰森林恢复过程的机制和未来演替方向具有重要生态学意义。为了揭示土壤种子库在森林恢复过程中的作用, 为亚热带次生林的经营管理和人工促进恢复技术开发提供科学基础和理论指导, 该文以广东天井山林场皆伐 (CC) 和择伐 (SC) 32 年后自然恢复的常绿阔叶林次生林为研究对象, 以同地带未采伐常绿阔叶林 (NC) 为对照, 研究不同方式采伐经 32 年恢复后对土壤种子库的影响。通过土壤种子萌发实验研究了不同方式采伐 32 年后林下土壤种子库的分布、密度、物种组成和多样性等特征, 结合植被调查分析了土壤种子库和地上植被的关系。结果表明: (1) 不同采伐方式林下土壤种子库中的种子均以草本为主, 灌木次之, 乔木最少; 乔木和灌木的种子密度在不同采伐方式间依次为 NC>CC>SC, 其中 NC 显著高于 CC 和 SC ( $P<0.05$ ), CC 和 SC 间无显著差异; 草本种子密度在不同采伐方式间无显著差异。(2) 土壤种子库中共发现 43 个植物种, 主要为阳生性植物种, 其中乔木 7 种, NC=CC>SC; 灌木 15 种, NC>CC>SC; 草本 21 种, CC>NC>SC。(3) 乔木种子的 Shannon 多样性指数、Simpson 多样性指数和 Pielou 均匀度指数在不同采伐方式间的大小顺序为 NC>CC>SC; 灌木和草本种子的多样性指数和均匀度指数在不同采伐方式间大多无显著差异。(4) 不同采伐方式林下土壤种子库和地上植被的相似性都很低, 种子库和地上植被的共有乔木种有 4 种, 其中 NC 3 种, SC 1 种, 共有灌木种有 2 种, SC 和 CC 各有 1 种, 共有草本种 1 种, 仅在 NC 中出现。综上所述, 常绿阔叶林采伐后经 32 年自然恢复土壤种子库中的种子密度、种数和多样性指数仍小于未采伐森林; 土壤种子库不能支持受干扰森林快速自然恢复。

**关键词:** 种子生态, 地上植被, 相似性, 择伐, 皆伐, 多样性

中图分类号: Q948

文献标识码: A

## Characteristics of soil seed bank after 32 years of different harvesting methods in evergreen broadleaf forests

ZHAO Houben<sup>1,3</sup>, ZOU Bin<sup>2</sup>, CAI Jichun<sup>1,3</sup>, ZHOU Guangyi<sup>1,3</sup>, WANG Xu<sup>1,3</sup>, LI Zhaojia<sup>1,3\*</sup>

(1. *Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China*; 2. *Administration Bureau of Dayao Mountain Nature Reserve, Lechang 512200, Guangdong, China*; 3. *Beijianguan National Forest Ecosystem Research Station, Nanling Mts. China, Guangzhou 510520, China*)

**Abstract:** Soil seed bank is both the genetic memory and the future in vegetation succession, and plays an important role in revealing the mechanism in the recovery process of disturbed forests and in predicting its successional direction. In order to reveal the role of soil seed bank in the process of forest restoration, and to provide scientific basis and theoretical guidance for the management of subtropical secondary forests and the development of artificial restoration techniques, the soil seed banks from secondary forests which undertook different modes of harvesting and have recovered ever since, were analyzed. The comparisons were conducted between forests naturally restored for 32 years after clear cutting (CC) or selective cutting

**基金项目:** 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 (CAFYBB2021SY002); 广东省林业科技创新项目 (2019KJCX026)。

**第一作者:** 赵厚本 (1981—), 博士, 副研究员, 主要从事恢复生态学研究, (E-mail) zhaohouben@163.com。

**\*通信作者:** 李兆佳, 博士, 助理研究员, 主要从事植物生理生态研究, (E-mail) zjli@caf.ac.cn。

(SC) in Tianjingshan Forest Farm, Guangdong, with noncutting (NC) evergreen broad-leaved forests in the same area as controls. The distribution, density, species composition and diversity of the soil seed bank in these three types of forest were investigated through vegetation surveys and soil seed germination experiments, and the relationship between the soil seed bank and the above-ground vegetation was analyzed. The results were as follows: (1) The seed banks of understory soils of different harvesting methods were dominated by herbs, followed by shrubs and least by trees. The seed densities of trees and shrubs were in the order of NC>CC>SC, with NC significantly higher than CC and SC ( $P<0.05$ ), and there was no significant difference between CC and SC; the seed densities of herbs were not significantly different among different harvesting methods. (2) A total of 43 plant species were found in the soil seed banks, most of which were light-damanded species, including 7 tree species (which were NC=CC>SC), 15 shrubs (which were NC>CC>SC), and 21 herbs (which were CC>NC>SC). (3) Shannon's diversity index, Simpson's diversity index and Pielou's evenness index of trees in the seed banks were in the order of NC>CC>SC among different harvesting methods, the diversity indices and evenness indices of shrubs and herbs were mostly not significantly different among different harvesting methods. (4) The similarity between soil seed banks and vegetation was low in all investigated forests, with 4 shared tree species including 3 in NC and 1 in SC, 2 shared shrub species, one each in SC and CC, and 1 shared herbaceous species in NC. In conclusion, the seed density, number of species and diversity indices in the soil seed bank after 32 years of natural recovery from logging in broadleaved evergreen forests are still smaller than those in unharvested forests, the soil seed bank cannot support rapid natural recovery of disturbed forests.

**Keywords:** seed ecology, above-ground vegetation, similarity, selective cutting, clear cutting, diversity

种子的产生和萌发是植物实现有性生殖和种群延续发展的重要和敏感阶段(Martinez et al., 2017)。植物的种子成熟后,经重力、弹射、风力、动物等方式传播并最终散落在地面上,其中大部分得不到适宜的萌发条件最终失去活力而死亡,极少部分得以萌发形成林下更新幼苗,另一部分因具有休眠特性可以保持萌发活力进入土壤形成土壤种子库(李雪华等, 2024)。因此土壤种子库是指存在于土壤表面和土壤中具有活力的种子的总和(Amiaud et al., 2004)。土壤种子库是一个潜在的植物群落体系,可以看作是对地上植被过去状况的“进化记忆”(evolutionary memory)(杨跃军等, 2001),为未来植被恢复和演替提供必需的种源基础,在生态系统受到极端破坏后减少物种灭绝概率(Roshan et al., 2022),是能反映群落现在和将来特点的重要因素(李雪华等, 2024)。

自 80 年代末以来,关于种子库的研究已成为国内植物生态学研究的热点之一,对亚热带常绿阔叶林的种子库研究已有不少报道。这些研究主要集中在不同森林类型和演替阶段土壤种子库特征比较(吴敏等, 2011; 段文军等, 2024)以及林岭、土壤、生态恢复等对土壤种子库的影响(张敏等, 2015; 刘颖等, 2020; 张洋洋等, 2021),同时也有一些学者研究了土壤种子库和地上植被的关系(李翠等, 2019; 彭文成等, 2023)。针对受到人工干扰的亚热带常绿阔叶林土壤种子库研究多集中在不同干扰和退化程度下土壤种子库特征研究(史鸿飞等, 2011; 曾加芹等, 2013),较少有受干扰森林经过一定时间恢复后土壤种子库恢复状况的报道。

亚热带常绿阔叶林具有极高的生产力,其分布面积约占我国森林面积的四分之一(Wang et al., 2007),贡献了世界森林生态系统净生产力的 8%(Yu et al., 2014),对维持区域生态系统稳定和全球碳循环上具有重要作用。但是由于历史上的大面积采伐,我国亚热带常绿阔叶林现大多被次生林所取代(王希华等, 2005)。森林采伐是林业生产和森林经营活动的重要组成部分,是森林生态系统的重要干扰类型之一,对森林的群落环境、物种组成、演替过程等均具有重要影响(郭东罡等, 2011)。采伐干扰的强度和次数对恢复过程有决定作用,一般认为适度的择伐不会破坏森林固有的群落环境,同时具有疏开林冠、增加林下光照、促进枯落物分解等作用,有利于群落的自然更新和生物多样性维持。皆伐则会彻底破坏群落环境,同时造成地表径流增加、土壤侵蚀等后果,引起森林退化(韩景军

等, 2000)。但不同干扰程度对土壤种子库影响的研究则有不同的结论, 如针对不同退化程度川滇高山栎群落种子库研究中, 轻度退化林种子库密度高于中度、重度和极度退化林(曾加芹等, 2013), 而西双版纳热带森林季节雨林种子库密度则小于次生林(曹敏等, 1997)。开展不同采伐方式对森林土壤种子库影响的研究, 可以一定程度上揭示不同干扰强度下森林的恢复规律, 同时预测森林未来的演替方向, 这一点对于退化森林生态系统的恢复管理尤为重要。

受到干扰后, 森林生态系统如留存有较完善的种子库则可迅速恢复, 此时丰富的种子库是促进森林恢复的驱动因子, 反之如种子库缺失, 则森林恢复非常缓慢, 此时贫瘠的种子库成为森林恢复的限制因子(An et al., 2022)。利用土壤种子库进行生态恢复在退化草原生态系统中成效非常显著(Buisson et al., 2021), 在林道、边坡等地的生态修复中也有较多成功案例(Nakamura et al., 2005)。土壤种子库中是否存在植被恢复目标物种的种子是利用种子进行生态恢复的关键。因此, 土壤种子库对于探究受干扰森林恢复重建过程的机制和受干扰森林恢复方案的选择都具有重要意义。本研究选取不同采伐方式自然恢复 32 年后的亚热带常绿阔叶林为研究对象, 以同区域未采伐森林为对照, 研究不同方式采伐经 32 年恢复后对土壤种子库的影响, 分析土壤种子库和地上植被的关系, 进而揭示土壤种子库在受采伐干扰森林恢复过程中的作用, 旨在为南亚热带次生林的经营管理与人工促进恢复技术开发提供科学基础和理论指导。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区处于广东乳源县境内的天井山林场, 位于乳源瑶族自治县西部, 地处南岭支脉五岭的南麓(112°53'—113°15' E、24°39'—24°51' N)。气候属中亚热带湿润气候大区南岭气候区, 为中山山地气候, 雨量充沛, 干湿季分明。年平均气温 17~20 °C, 年均降水量为 2 800 mm。成土母岩为花岗岩。区内分布有山地红壤、山地黄壤、黑色石灰土 3 个大类的土壤。地带性植被为中亚热带常绿阔叶林。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样方设定与样地调查

在天井山林场仙溪电站附近分别选取未采伐常绿阔叶林(non cutting, NC)、择伐林(selective cutting, SC)和皆伐林(clear cutting, CC)作为研究对象。NC 为该地区因交通不便保留下来的原生植被, 林龄大于 100 年, 树种组成复杂, 主要优势树种为蕈树(*Altingia chinensis*)、米楮(*Castanopsis carlesii*)、大果马蹄荷(*Exbucklandia tonkinensis*)和青冈(*Quercus glauca*); 据查阅林场史料和走访林场老年职工得知, SC 和 CC 前身为和 NC 同区域同类型原生林, 1989 年择伐掉小班内胸径大于 40 cm 的树木后未经人工干预自然恢复形成的次生林, 主要优势树种为蕈树、米楮、黧蒴锥(*Castanopsis fissa*)。CC 为 1989 年皆伐掉小班内所有树木后未经人工干预自然恢复形成的次生林, 林内萌生有大量的竹子, 主要优势树种为黧蒴锥、木莲(*Manglietia fordiana*)和米锥。

2021 年 11 月, 在每个采伐类型各设置 3 个规格为 30 m × 40 m 的植物样地, 共 9 个样地, 重复样地间距离大于 20 m, 每个样地划分成 12 个 10 m × 10 m 的小样方以便开展调查, 各样地信息见表 1。对每个样方内所有胸径 > 1 cm 的乔木和灌木用铝牌标记, 每木检尺, 记录编号、种名、胸径、树高、冠幅、坐标。在每个乔木样方内采用对角线法设置 3 个 2 m × 2 m 的灌木样方调查灌木层, 记录灌木(包含所有高度大于 50 cm 的灌木、乔木幼苗和木质藤本)的种名、株数、高度、基径、盖度。在每个灌木样方内设置 1 个 1 m × 1 m 的草本样方调查草本层, 记录草本植物(包含竹子和草质藤本)的种名、株(丛)数、高度、盖度。

表 1 样地设置及信息

Table 1 Sample site settings and information

样地	经度	纬度	海拔	坡度	坡向
Sample site	Longitude	Latitude	Elevation (m)	Slope	Aspect

NC	113°04'1.14" E	24°46'5.23" N	592~631	28°	东 East
SC	113°03'57.45" E	24°45'53.09" N	578~610	33°	东南 Southeast
CC	113°03'54.16" E	24°45'45.50" N	580~623	23°	西北 Northwest

### 1.2.2 土壤取样与种子萌发测定

土壤取样在 2022 年 1 月大多数种子成熟散落且雨季到来之前开展。每个样地内均匀布设 5 个取样点，每个取样点周围 1 m 范围内取 4 个样，取样时捡去表层凋落物后用边长为 10 cm 的正方形土壤种子库取样器分 0~5 cm、5~10 cm 两层采集土样，合并同层土样，共采集土样 90 份。将采集的土样过 5 mm 筛（如有大粒种子放回土样）以去除杂物和石块并充分混合。

土壤种子库测定常用的方法有直接萌发法(史军辉等, 2006; 孙瑜硕等, 2022)、网筛分选法(吴敏等, 2011; 高郊等, 2021)和漂浮法(彭军等, 2000; 宋垚彬等, 2010)。直接萌发法可鉴定出有活力的种子，是使用最为广泛的种子库测定方法，因此本文采用直接萌发法对种子库进行测定。

萌发实验在育苗温室内开展，先在地面铺设一层厚度约 5 cm 的经过高温消毒的黄心土基底，将经筛选的土样均匀平铺到底部带透水孔的塑料萌发盆（30 cm × 30 cm）中，土样厚度约 5 cm，适时浇水以保持土壤湿度。将萌发盒放置在黄心土基底上，用深色遮阳网将顶部和四周围住以防强光和外来种子侵入。待有种子萌发后定期观测，待幼苗可鉴定种类后进行种类鉴定并计数后拔除，同时对萌发盒中的土样翻动以促进土样下层需光的种子萌发，至连续 6 周没有新的种子萌发后结束观测，整个观测过程持续 1 年。

### 1.2.3 地上植被和土壤种子库关系分析

土壤种子库种子密度 ( $\text{grains} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 用鉴定完毕的幼苗数量换算为  $1 \text{ m}^2$  的数量来表示。

土壤种子库的物种多样性用 Shannon 多样性指数 ( $H$ )、Simpson 多样性指数 ( $D$ ) 和 Pielou 均匀度指数 ( $E$ ) 进行统计分析。Shannon 多样性指数和 Simpson 多样性指数均是基于物种数量反映群落种类多样性，其数值越大，代表群落中生物种类越多，群落的复杂程度越高。Pielou 均匀度指数反映群落的均匀度，其值越大代表物种分布越均匀。各指数计算公式如下：

$$H = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i; D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2; E = H / \ln S.$$

式中： $S$  为物种的数目； $P_i$  为第  $i$  个物种所占物种总数的比例（可代表相对盖度、相对密度等）。

将土壤种子库分为乔木、灌木和草本分别与地上相同植物类型进行比较。采用 Sorensen 相似性系数 ( $S_c$ ) 计算土壤种子库与地上植被群落间的相似性，公式如下：

$$S_c = 2w / (a + b).$$

式中： $a$  为土壤种子库中物种数； $b$  为地表植被物种数； $w$  为土壤种子库和地表植被共有物种数。

## 1.3 数据处理

采用 Excel 2021 对数据进行统计整理和作图，采用 SPSS 21.0 对数据进行统计分析。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 比较不同采伐方式林下种子库密度和多样性。

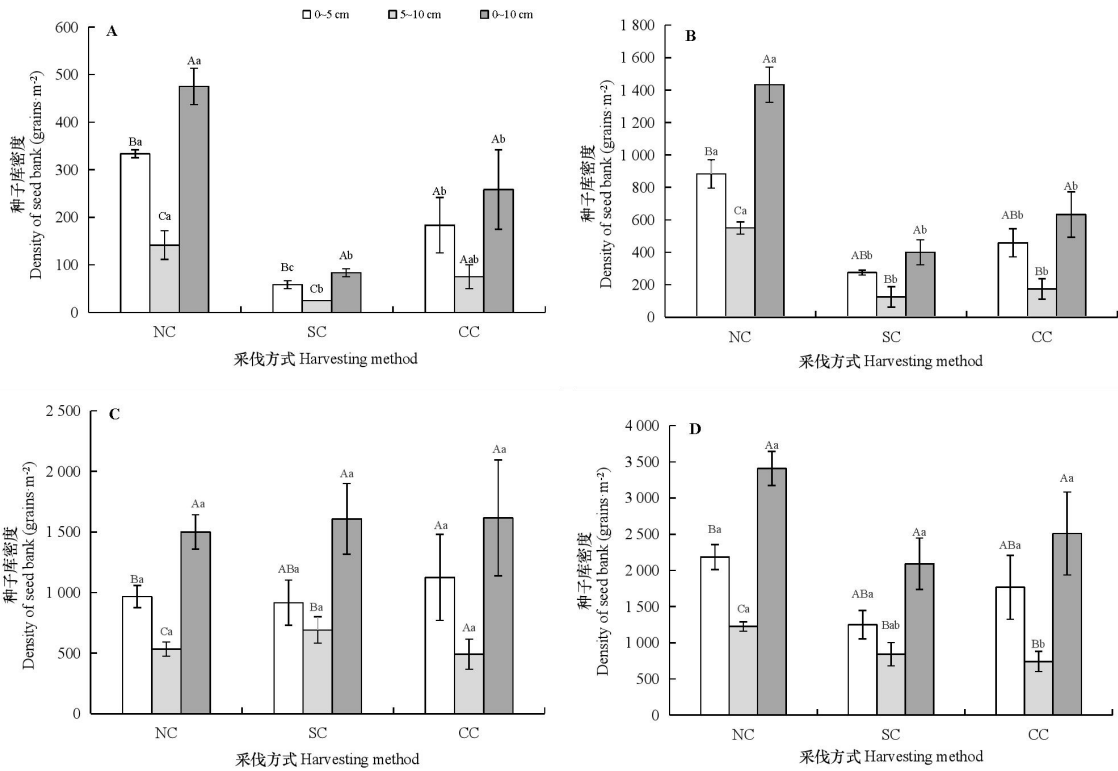
## 2 结果与分析

### 2.1 土壤种子库的密度与垂直分布

不同采伐方式常绿阔叶林经过 32 a 自然恢复后林下土壤种子库密度 NC 最高，平均为  $3408.3 \text{ grains} \cdot \text{m}^{-2}$ ，CC 次之，平均为  $2508.3 \text{ grains} \cdot \text{m}^{-2}$ ，SC 最低，平均为  $2091.7 \text{ grains} \cdot \text{m}^{-2}$ ，不同采伐方式间差异不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 1)。种子的不同生活型中，乔木种子密度最低，平均为  $272.2 \text{ grains} \cdot \text{m}^{-2}$ ，灌木种子密度次之，平均为  $822.2 \text{ grains} \cdot \text{m}^{-2}$ ，草本种子密度最高，平均达到了  $1575.0 \text{ grains} \cdot \text{m}^{-2}$ 。乔木和灌木的种子密度在不同采伐方式间差异均表现为  $\text{NC} > \text{CC} > \text{SC}$ ，其中 NC 显著高于 CC 和 SC ( $P < 0.05$ )，CC 和 SC 间无显著差异；草本种子密度在不同采伐方式间无显著差异 (图 1)。

土壤种子库总密度和不同生活型种子密度的垂直分布在不同采伐方式间均表现为 0~5 cm 层高

于 5~10 cm 层。NC 的乔木、灌木、草本和总种子密度在土层间差异均达到了显著程度；SC 的乔木种子密度在土层间差异达到显著程度，灌木、草本和总种子密度在土层间差异不显著；CC 的乔木、灌木、草本和总种子密度在土层间差异均不显著。



A. 乔木; B. 灌木; C. 草本; D. 全部。柱子上不同大写字母表示不同土层间存在显著差异 ( $P < 0.05$ )，不同小写字母表示不同采伐方式间存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。

A. Trees; B. Shrubs; C. Herbs; D. All. Different capital letters on the columns indicate significant differences between different soil layers ( $P < 0.05$ ), different lowercase letters indicate significant differences between harvesting methods ( $P < 0.05$ ).

图 1 不同方式采伐 32 a 后林下土壤种子库密度及垂直分布

Fig.1 Soil seed bank density and vertical distribution in the understory of forest after 32 years of different harvesting methods

## 2.2 土壤种子库的物种数量和组成

由表 2 可知，不同采伐方式林下土壤种子库中乔木的种子种数较少，共有 7 种，其中 NC 和 CC 均有 4 种，而 SC 仅有 2 种。乔木种子以阳生性树种为主，其中光叶山黄麻 (*Trema cannabina*) 的种子数量最多且在 3 种林型都有出现，在 NC 中的密度显著高于 SC，是土壤种子库的优势树种；樟叶泡花树 (*Meliosma squamulata*) 在 NC 和 CC 中均有出现但数量较少，其他种只在其中一个林型中出现。灌木种子的种数共有 15 种，其中 NC 有 11 种，SC 有 7 种，CC 有 9 种，以阳生性灌木或木质藤本为主，主要优势种为梅叶冬青 (*Ilex asprella*)、玉叶金花 (*Mussaenda pubescens*) 和鲫鱼胆 (*Maesa perlaris*)，并且前两种在 NC 中的密度显著高于 SC 和 CC。草本种子的种数最多，共有 21 种，其中 NC 有 12 种，SC 有 9 种，CC 有 16 种，以莎草科、菊科和禾本科的阳生性草本植物为主，主要优势种为香附子 (*Cyperus rotundus*)、蜈蚣草 (*Eremochloa ciliaris*) 和叶下珠 (*Phyllanthus urinaria*)，其中香附子密度远高于其他草本植物，并且在 NC 和 SC 中的密度显著高于 CC，蜈蚣草和叶下珠则在 CC 中的密度远高于 NC 和 SC。

表 2 不同方式采伐 32 a 后林下土壤种子库物种组成及密度

Table 2 Species composition and density of soil seed banks in the understory of forest after 32 years of different harvesting methods

生活型 Life form	物种 Species	种子密度 Seed density (grains·m <sup>-2</sup> )		
		NC	SC	CC
乔木 Tree	光叶山黄麻 <i>Trema cannabina</i>	366.7±41.7a	75.0±0.0b	216.7±79.5ab
	蕈树 <i>Altingia chinensis</i>	58.3±22.0		
	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	33.3±22.0		
	黧蒴锥 <i>Castanopsis fissa</i>			25.0±14.4
	樟叶泡花树 <i>Meliosma squamulata</i>	16.7±8.3a		8.3±8.3a
	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>		8.3±8.3	
	楮 <i>Broussonetia monoica</i>			8.3±8.3
灌木 Shrub	梅叶冬青 <i>Ilex asprella</i>	708.3±44.1a	191.7±104.4b	241.7±92.8b
	玉叶金花 <i>Mussaenda pubescens</i>	408.3±36.3a	108.3±16.7b	75.0±25.0c
	鲫鱼胆 <i>Maesa perlaris</i>	108.3±30.0a	25.0±25.0a	108.3±33.3a
	山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>	116.7±72.6a		58.3±30.0a
	红背山麻秆 <i>Alchornea trewioides</i>	25.0±25.0a	41.7±41.7a	58.3±16.7a
	竹叶花椒 <i>Zanthoxylum armatum</i>	8.3±8.3a	8.3±8.3a	66.7±44.1a
	红叶野桐 <i>Mallotus tenuifolius</i> var. <i>paxii</i>	25.0±14.4		
	杜虹花 <i>Callicarpa pedunculata</i>	8.3±8.3a		8.3±8.3a
	山油麻 <i>Trema cannabina</i> var. <i>dielsiana</i>		16.7±16.7	
	粗叶悬钩子 <i>Rubus alceaefolius</i>		8.3±8.3a	
	粉叶轮环藤 <i>Cyclea hypoglauca</i>			8.3±8.3
	广东紫珠 <i>Callicarpa kwangtungensis</i>	8.3±8.3		
	石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	8.3±8.3		
	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>	8.3±8.3		
	小柱悬钩子 <i>Rubus columellaris</i>			8.3±8.3
草本 Herb	香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	966.7±84.6a	1233.3±329.9a	225.0±118.1b
	蜈蚣草 <i>Eremochloa ciliaris</i>	66.7±8.3b	58.3±36.3b	491.7±140.2a
	叶下珠 <i>Phyllanthus urinaria</i>	25.0±25.0a	16.7±16.7a	425.0±376.1a
	空心蕨 <i>Rubus rosaefolius</i>	125.0±90.1a	183.3±136.4a	75.0±38.2a
	藿香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	133.3±66.7a	16.7±16.7a	75.0±38.2a
	鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	58.3±46.4a	16.7±16.7a	41.7±22.0a
	粗叶耳草 <i>Hedyotis verticillata</i>	25.0±25.0a		75.0±14.4a
	阔托叶耳草 <i>H. platystipula</i>	41.7±22.0a		41.7±22.0a
	马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>			58.3±58.3
	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i>	16.7±16.7a		33.3±33.3a
	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>		41.7±41.7	
	山蓼 <i>Oxyria digyna</i>	8.3±8.3a	25.0±25.0a	
	母草 <i>Lindernia crustacea</i>			25.0±25.0
	狭叶水竹叶 <i>Murdannia kainantensis</i>	25.0±25.0		
	铜锤玉带草 <i>Lobelia nummularia</i>		16.7±16.7	
	小蓬草 <i>Conyza canadensis</i>			16.7±8.3
	车前 <i>Plantago asiatica</i>			8.3±8.3
	饭包草 <i>Commelina bengalensis</i>			8.3±8.3

ChinaXiv:202411.00085v1

黄葵 <i>Abelmoschus moschatus</i>	8.3±8.3
金线吊乌龟 <i>Stephania cepharantha</i>	8.3±8.3
野苘蒿 <i>Crassocephalum crepidioides</i>	8.3±8.3

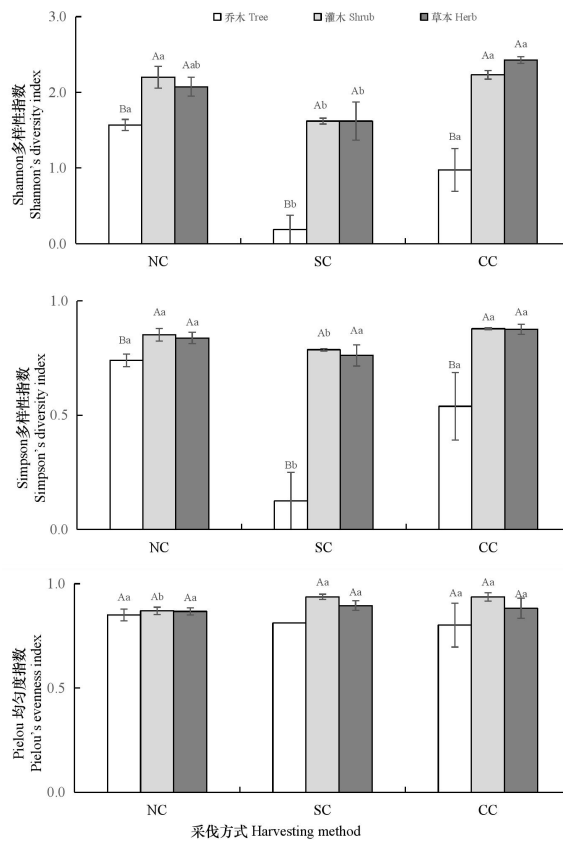
注: 同行不同小写字母表示不同采伐方式间差异显著( $P<0.05$ )。

Note: Different lowercase letters in the same row indicate significant differences between different harvesting methods ( $P<0.05$ ).

### 2.3 土壤种子库的物种多样性

不同采伐方式林下土壤种子库的 Shannon 多样性指数和 Simpson 多样性指数均表现为乔木显著小于灌木和草本, 灌木和草本间无显著差异(图 2)。乔木的种子多样性在 NC 中最高, 其次为 CC, 在 SC 中最低, 并且不同采伐方式间存在显著差异。灌木和草本的种子多样性在 NC 和 CC 间差异不显著, 均高于 SC, 其中 Shannon 多样性指数差异达到显著水平。

不同采伐方式林下土壤种子库的 Pielou 均匀度指数均表现为乔木小于灌木和草本, 但差异大多未达到显著水平(图 2)。乔木种子的 Pielou 均匀度指数表现为 NC 大于 SC 和 CC, 而灌木和草本的 Pielou 均匀度指数则相反, 表现为 NC 小于 SC 和 CC, 但均未达到显著水平。



不同大写字母表示不同生活型间存在显著差异( $P<0.05$ ), 不同小写字母表示不同采伐方式间存在显著差异( $P<0.05$ )。Different capital letters indicate significant differences between different life forms ( $P<0.05$ ), different lowercase letters indicate significant differences between harvesting methods ( $P<0.05$ ).

图 2 不同方式采伐 32 a 后林下土壤种子库多样性指数

Fig. 2 Soil seed bank diversity index in the understory of forests after 32 years of different harvesting methods

### 2.4 土壤种子库与地上植被的相似性

不同采伐方式林下土壤种子库与地上植被相似性极低，Sorensen 相似系数平均为 0.04（表 3）。林下土壤种子库与地上植被的共有物种中。其中，乔木有 4 种，NC 有 3 种，占种子库物种数的 75%，SC 有 1 种，占种子库物种数的 50%，CC 无；灌木有 2 种，NC 无，SC 和 CC 各有 1 种；草本有 1 种，在 NC 中。

表 3 不同方式采伐 32 a 后林下土壤种子库与地上植被相似性

Table 3 Similarity between soil seed banks in the understory and aboveground vegetation of forests after 32 years of different method harvesting

生活型 Life form	采伐方式 Harvesting method	地上植被物种数 Number of species in aboveground vegetation	种子库物种数 Number of species in soil seed bank	共有物种数 Number of species in common	共有物种 Species in common	Sorensen 相似系数 Coefficient of Sorensen
乔木 Tree	NC	146	4	3	蕈树, 盐肤木, 樟叶泡花树 <i>Altingia chinensis</i> , <i>Rhus chinensis</i> , <i>Meliosma squamulata</i>	0.04
	SC	71	2	1	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	0.03
	CC	78	4	0		0.00
灌木 Shrub	NC	10	11	0		0.00
	SC	16	7	1	梅叶冬青 <i>Ilex asprella</i>	0.09
	CC	15	9	1	梅叶冬青 <i>I. asprella</i>	0.08
草本 Herb	NC	9	12	1	芒萁 <i>Dicranopteris dichotoma</i>	0.10
	SC	20	9	0		0.00
	CC	17	16	0		0.00

### 3 讨论

#### 3.1 不同方式采伐对土壤种子库密度和垂直分布的影响

土壤种子库的种子密度可用来预测地上植被发展方向，对森林的保护管理和受干扰植被的恢复具有指导意义(李国旗等, 2022)。不同植被类型的土壤种子库密度差距很大，人为扰动也会造成种子库密度的变化(曾加芹等, 2013; 孙瑜硕等, 2022)。本研究中，NC 土壤种子库中乔木和灌木种子密度显著高于采伐森林，表明采伐干扰降低了土壤种子库中乔木和灌木种子的密度，且经过 32 年仍未恢复至正常水平。该结果和其他类型森林的研究结果一致，如不同退化程度川滇高山栎群落种子库中，轻度退化林种子库密度高于中度、重度和极度退化林(曾加芹等, 2013)。SC 和 CC 间土壤种子库密度不存在显著差异，表明择伐和皆伐对土壤种子库密度的影响差异不大，这和不同采伐方式对森林群落其他生态因子的影响不同，相对于皆伐，择伐虽能改善群落环境提高生物多样性但不能提高土壤种子库密度。

植物种子在土壤中的垂直分布特征是种子库的立体结构，对种子的保存和萌发具有重要影响(Li et al., 2007)。由于林冠层和枯枝落叶层的阻挡，大部分的种子均分布在地表的凋落物层和浅层土壤中(刘济明等, 2000; 肖治术等, 2001)。种子可通过雨水、动物、土壤缝隙等方式向土壤下层运动。由于下层土壤环境较为稳定且可减少霉菌的侵染，种子可存活较长时间且更容易发芽从而维持一个植物的天然基因库，对生物多样性的维持具有重要意义(Teketay, 1997; 杨跃军等, 2001)。本研究中，

NC 的上层土壤 (0~5 cm) 中的种子密度显著高于下层土壤 (5~10 cm), 这与大多数研究报道相同(刘济明等, 2000; 张敏等, 2015)。但除 SC 的乔木种子外, 采伐过的森林土壤种子库密度在土壤上层和下层间差异并未达到显著水平, 这可能是由于采伐干扰减少了表层的种子输入, 也可能是由于采伐干扰促进了种子向下层运动, 或二者兼有, 这有待进一步研究。

### 3.2 不同方式采伐对土壤种子库物种组成和多样性的影响

本研究在土壤种子库中共发现植物种 43 个, 其中乔木 7 种, 灌木 15 种, 草本 21 种。与其他同一气候带的亚热带常绿阔叶林相比, 略低于宝华山落叶常绿混交林(安村青等, 1996), 高于缙云山和黑石顶亚热带常绿阔叶林(熊利民等, 1992; 周先叶等, 2000)。不同采伐方式林下土壤种子库中乔木种子数量都很少且以阳生性先锋树种为主, 这与黑石顶(周先叶等, 2000)和鼎湖山(黄忠良等, 1996)常绿阔叶林相似。乔木种子种类少可能有多种原因: 乔木一般种子个体大但产生的数量少且往往富含淀粉, 容易被动物所采食(黄忠良等, 1996), 本研究取样时间为种子集中萌发前的 1 月份, 此时乔木成熟的种子有相当大一部分被动物如鸟类、松鼠、野猪等采食或储藏起来; 亚热带的气候温热多雨, 种子极易霉变腐烂, 而霉变是种子活力丧失的重要原因(Gómez-Aparicio et al., 2010)。NC 土壤种子库中乔木种子的多样性指数高于 SC 和 CC, 且存在蕈树这一地带性植被优势树种, 而 SC 和 CC 则均为阳生性先锋种, 这表明采伐干扰 32 年后林下土壤种子库中仍缺乏支撑林下植被更新和群落正向演替的乔木种子。土壤种子库中乔木种子种类少且缺乏演替中后期阶段树种的种子可能是受干扰森林自然恢复缓慢的限制因子之一。不同采伐方式林下土壤种子库中的灌木和草本植物种子在物种数量和多样性指数间并无明显差异, 均以阳生性先锋种为主, 与同气候带其他亚热带常绿阔叶林一致(刘颖等, 2020; 王昌辉等, 2020)。这主要是因为这些植物对环境适应性强, 种子个体小产生量极大且容易扩散, 在林隙产生后可以大量萌生迅速占据生态位(Pearson et al., 2002), 这也是森林在受到破坏后林内短时间内出现大量先锋种的幼苗从而急速逆向演替的原因之一。

### 3.3 土壤种子库与地上植被的相似性

土壤种子库与地表植被之间的关系, 可为预测群落演替方向和植被更新、恢复状态提供依据(刘庆艳等, 2014)。因此, 有关干扰对地上植被和土壤种子库相似性影响的数据, 对于了解植物群落动态和制定适当的退化植被恢复策略至关重要(An et al., 2022)。本研究中, 不同采伐方式林下土壤种子库与地上植被相似性都很低, 地上植被主要优势种为中生性阔叶树种和耐阴灌木, 而土壤种子库优势种为阳生性先锋物种, 这和先前研究报道相符, 土壤种子库与植被间以低相似性为主, 而高相似性的研究案例相对较少(李雪华等, 2024)。该结果表明, 地上植被的物种组成并不能反映到土壤种子库中(Chaideftou et al., 2009), 这可能和地上植被物种的繁殖策略有关: 群落优势物种多为中生或耐阴树种, 这些植物的种子往往体积较大、数量较少且缺乏休眠性, 遇到合适的环境条件会选择立即萌发, 因此很难在土壤中持续存活(Zobel et al., 2007)。NC 土壤种子库中乔木种子中的 4 种有 3 种存在地上母株, 比例和数量均高于采伐森林, 这可能是由于 NC 丰富的物种组成造成的, 表明采伐干扰降低了林下土壤乔木种子库与地上植被的相似性, 不利于林下植被更新。

### 3.4 土壤种子库在森林恢复中的作用

利用土壤种子库对受干扰植被进行恢复是一种低成本易操作的恢复方式, 可借助围封等措施实现自然恢复。但实际情况中, 由于土壤种子库中多以一年生杂草植物和早期演替物种等瞬时性种子为主, 恢复目标物种的种子不存在或较少, 单纯利用土壤种子库自然恢复至受干扰前植被的成功概率非常小。土壤种子库比较现实的作用是在土壤基质未受到严重破坏的干扰(如采伐、台风等)后迅速恢复成以先锋种为主的过渡性植被, 以保护土壤和群落环境, 以利于进一步恢复和演替。要实现恢复至特定目标植被还需在一些关键环节进行必要的管理抚育。

## 4 结论

(1) 采伐 32 年后土壤种子库中的种子密度、种数和多样性指数仍小于未采伐森林, 表明采伐干扰后森林土壤种子库恢复需要更长的时间;

(2) 择伐和皆伐对土壤种子库的影响差异不显著;

(3) 土壤种子库中乔木种子种类少且缺乏演替中后期阶段树种的种子可能是受干扰森林不能靠土壤种子库中的种子快速恢复的原因之一。

#### 参考文献:

- AMIAUD B, TOUZARD B, 2004. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France[J]. *Flora*, 199(1): 25-35.
- AN H, BASKIN CC, MA M, 2022. Nonlinear response of the soil seed bank and its role in plant community regeneration with increased grazing disturbance[J]. *Journal of Applied Ecology*, 59(10): 2593-2603.
- AN CQ, LIN XY, HONG BG, 1996. A preliminary study on the soil seed banks of the dominant vegetation forms on Baohua Mountain[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 20(1): 41-50. [安村青, 林向阳, 洪必恭, 1996. 宝华山主要植被类型土壤种子库初探[J]. *植物生态学报*, 20(1): 41-50.]
- BUISSON E, De ALMEIDA T, DURBECQ A, et al., 2021. Key issues in Northwestern Mediterranean dry grassland restoration[J]. *Restoration Ecology*, 29(S1): e13258.
- CAO M, TANG Y, ZHANG JH, et al., 1997. Storage and dominants in soil seed banks under the tropical forests of Xishuangbanna[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 19(2): 177-183. [曹敏, 唐勇, 张建侯, 等, 1997. 西双版纳热带森林的土壤种子库储量及优势成分[J]. *云南植物研究*, 19(2): 177-183.]
- CHAIDEFTOU E, THANOS CA, BERGMEIER E, et al., 2009. Seed bank composition and above-ground vegetation in response to grazing in sub-mediterranean oak forests (NW Greece)[J]. *Plant Ecology*, 201(1): 255-265.
- DUAN WJ, LI D, LI C, 2024. Soil seed bank characteristic of *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* plantations in lower subtropical China[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 32(1): 75-81. [段文军, 李达, 李冲, 2024. 南亚热带尾巨桉人工林土壤种子库特征研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 32(1): 75-81.]
- GAO T, LI ZQ, LU J, et al., 2021. Study on spatial distribution dynamic characteristics of soil seed bank of *Pinus densata* forest in Gongbu Nature Reserve, Tibet[J]. *Forest Research*, 34(2): 158-165. [高郟, 李照青, 卢杰, 等, 2021. 西藏工布自然保护区高山松林土壤种子库空间分布动态特征[J]. *林业科学研究*, 34(2): 158-165.]
- GÓMEZ-APARICIO L, GÓMEZ JM, ZAMORA R, 2010. Spatiotemporal patterns of seed dispersal in a wind-dispersed Mediterranean tree (*Acer opalus* subsp. *granatense*): implications for regeneration[J]. *Ecography*, 30(1): 13-22.
- GUO DG, SHANGGUAN TL, BAI ZK, et al., 2011. The ecological responses of *Pinus tabulaeformis* forests in Taiyue Mountains of Shanxi to artificial Harvesting[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 31(12): 3296-3307. [郭东罡, 上官铁梁, 白中科, 等, 2011. 山西太岳山油松群落对采伐干扰的生态响应[J]. *生态学报*, 31(12): 3296-3307.]
- HAN JJ, XIAO WF, LUO JC, 2000. Effects of different cutting methods on regeneration and habitat for spruce-fir forests[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(1): 90-96. [韩景军, 肖文发, 罗菊春, 2000. 不同采伐方式对云冷杉林更新与生境的影响[J]. *林业科学*, 36(1): 90-96.]
- HUANG ZL, KONG GH, WEI P, et al., 1996. A study on the soil seed banks at the different succession stages of south subtropical forests[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 4(4): 42-49. [黄忠良, 孔国辉, 魏平, 等, 1996. 南亚热带森林不同演替阶段土壤种子库的初步研究[J]. *热带亚热带植物学报*, 4(4): 42-49.]
- LI N, FENG G, TIAN CY, 2007. Characteristics and dynamics of the soil seed bank at the north edge of Taklimakan Desert[J]. *Science in China Series D*, 50(z1): 122-127.
- LI C, WANG QH, CHEN C, et al., 2019. The characteristic of soil seed bank and its relationship with vegetation

and soil factor in the wetland region of Caijiahe, Beijing[J]. *Ecological Science*, 38(3): 133-142. [李翠, 王庆海, 陈超, 等, 2019. 蔡家河湿地土壤种子库特征及其与地上植被和土壤因子的关系[J]. *生态科学*, 38(3): 133-142.]

LI GQ, XIE BX, JIE S, et al., 2022. Research progress of soil seed bank based on bibliometric analysis[J]. *Soils*, 54(1): 103-113. [李国旗, 谢博勋, 解盛, 等, 2022. 基于文献计量学的土壤种子库研究进展分析[J]. *土壤*, 54(1): 103-113.]

LI XH, JI FL, LIU ZM, et al., 2024. Relationship between soil seed bank and vegetation: Role of seeds in ecosystem restoration[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 43(7): 1966-1972. [李雪华, 季飞龙, 刘志民, 等, 2024. 土壤种子库与植被的关系: 种子在生态系统恢复中的作用[J]. *生态学杂志*, 43(7): 1966-1972.]

LIU JM, ZHONG ZC, 2000. Nature of seed rain, the seed bank and regeneration of a *castanopsis fargesii* community on Fanjing Mountain[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 24(4): 402-407. [刘济明, 钟章成, 2000. 梵净山栲树群落的种子雨、种子库及更新[J]. *植物生态学报*, 24(4): 402-407.]

LIU QY, JIANG M, LU XG, et al., 2014. A review of similarity between soil seed bank and aboveground vegetation in wetlands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 34(24): 7456-7474. [刘庆艳, 姜明, 吕宪国, 等, 2014. 湿地土壤种子库与地上植被相似性关系研究评述[J]. *生态学报*, 34(24): 7456-7474.]

LIU Y, HE JW, LI SY, et al., 2020. Soil seed bank characteristics in different altitude gradients in Jiangjia Gulley watershed, Yunnan[J]. *Journal of Forest and Environment*, 40(3): 225-233. [刘颖, 贺静雯, 李松阳, 等, 2020. 云南蒋家沟流域不同海拔梯度土壤种子库特征[J]. *森林与环境学报*, 40(3): 225-233.]

MARTINEZ D, GARCIA D, 2017. Role of avian seed dispersers in tree recruitment in woodland pastures[J]. *Ecosystems*, 20(3): 616-629.

NAKAMURA K, ISHIZAKA T, TANIGUCHI S, 2005. A case study on the revegetation method using topsoil seedbank[J]. *Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology*, 31: 107-110.

PEARSON TRH, BURSLEM DFRP, MULLINS CE, et al., 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size[J]. *Ecology*, 83(10): 2798-2807.

PENG J, LI XG, DONG M, et al., 2000. Soil seed banks of subtropical evergreen broad-leaved forest on Simian Mountain, Chongqing[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 24(2): 209-214. [彭军, 李旭光, 董鸣, 等, 2000. 重庆四面山亚热带常绿阔叶林种子库研究[J]. *植物生态学报*, 24(2): 209-214.]

PENG WC, HUANG SQ, WANG R, et al., 2023. Study on the relationship between soil seed bank and aboveground natural vegetation in *Acacia mangium* plantations[J]. *Tropical Forestry*, 51(4): 4-10. [彭文成, 黄士绮, 王如, 等, 2023. 马占相思人工林土壤种子库和地上天然植被关系研究[J]. *热带林业*, 51(4): 4-10.]

ROSHAN SA, HEYDARI M, WAIT A, et al., 2022. Divergent successional trajectories of soil seed bank and post-fire vegetation in a semiarid oak forest: Implications for post-fire ecological restoration[J]. *Ecological Engineering*, 182: 106736.

SHI HF, ZHANG JF, LI YP, et al., 2011. Soil seed banks in subalpine degraded forestlands in northwest Yunnan[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 39(4): 67-70. [史鸿飞, 张劲峰, 李勇鹏, 等, 2011. 滇西北亚高山退化林地的土壤种子库[J]. *东北林业大学学报*, 39(4): 67-70.]

SHI JH, HUANG ZL, OU YXJ, et al., 2006. Composition of vegetation and soil seed bank in low subtropical forests and their relationship[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 28(4): 22-27. [史军辉, 黄忠良, 欧阳学军, 等, 2006. 南亚热带森林土壤种子库与地上植被的组成特征及其关系[J]. *北京林业大学学报*, 28(4): 22-27.]

SONG YB, ZHANG QP, DA LJ, 2010. Experimental ecology research on destroyed evergreen broad-leaved forests in TNFP, Zhejiang (IV): Contribution of seed bank to early restoration of destroyed evergreen broad-leaved forests[J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, (3): 1-9. [宋壹彬, 张奇

平, 达良俊, 2010. 浙江天童受损常绿阔叶林实验生态学研究(IV):土壤种子库在受损常绿阔叶林恢复初期中的作用[J]. 华东师范大学学报(自然科学版), (3): 1-9.]

SUN YS, CHANG XX, ZHANG X, et al., 2022. Diversity of soil seed banks under different vegetation types in the southeastern margin of the Tengger desert, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 33(9): 2356-2362. [孙瑜硕, 常选选, 张雪, 等, 2022. 腾格里沙漠东南缘不同植被类型土壤种子库多样性[J]. 应用生态学报, 33(9): 2356-2362.]

TEKETAY D, 1997. The impact of clearing and conversion of dry Afromontane forests into arable land on the composition and density of soil seed banks[J]. Acta Oecologica, 18(5): 557-573.

WANG X, KENT M, FANG X, 2007. Evergreen broad-leaved forest in Eastern China: its ecology and conservation and the importance of resprouting in forest restoration[J]. Forest Ecology and Management, 245(1): 76-87.

WANG CH, LIU QQ, WEN ZM, et al., 2020. Variation characteristics of soil seed bank during vegetation restoration in red soil erosion area[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 31(2): 417-423. [王昌辉, 刘青青, 文竹梅, 等, 2020. 红壤侵蚀区植被恢复过程中土壤种子库变化特征[J]. 应用生态学报, 31(2): 417-423.]

WANG XH, YAN ER, YAN X, et al., 2005. Analysis of degraded evergreen broad-leaved forest communities in Eastern China and issues in forest restoration[J]. Acta Ecologica Sinica, 25(7): 1796-1803. [王希华, 闫恩荣, 严晓, 等, 2005. 中国东部常绿阔叶林退化群落分析及恢复重建研究的一些问题[J]. 生态学报, 25(7): 1796-1803.]

WU M, ZHANG WH, ZHOU JY, et al., 2011. Dynamics of *Quercus variabilis* seed rain and soil seed bank in different habitats on the north slope of Qinling Mountains[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 22(11): 2807-2814. [吴敏, 张文辉, 周建云, 等, 2011. 秦岭北坡不同生境栓皮栎种子雨和土壤种子库动态[J]. 应用生态学报, 22(11): 2807-2814.]

XIAO ZS, WANG YS, ZHANG ZB, 2001. Seed bank and the factors influencing it for three Fagaceae species in Dujiangyan Region Sichuan[J]. Biodiversity Science, 9(4): 373-381. [肖治术, 王玉山, 张知彬, 2001. 都江堰地区三种壳斗科植物的种子库及其影响因素研究[J]. 生物多样性, 9(4): 373-381.]

XIONG LM, ZHONG ZC, LI XG, et al., 1992. A preliminary study on the soil seed bank of different successional stages of subtropical evergreen broadleaved forests[J]. Acta Phytoecologica Et Geobotanica Sinica, 16(3): 249-257. [熊利民, 钟章成, 李旭光, 等, 1992. 亚热带常绿阔叶林不同演替阶段土壤种子库的初步研究[J]. 植物生态学与地植物学学报, 16(3): 249-257.]

YANG YJ, SUN XY, WANG BP, 2001. Forest soil seed bank and natural regeneration[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 12(2): 304-308. [杨跃军, 孙向阳, 王保平, 2001. 森林土壤种子库与天然更新[J]. 应用生态学报, 12(2): 304-308.]

YU G, CHEN Z, PIAO S, et al., 2014. High carbon dioxide uptake by subtropical forest ecosystems in the East Asian monsoon region[J]. Proceedings of the National Academy of Science, 111(13): 4910-4915.

ZENG JQ, WEI M, CHANG ZJ, et al., 2013. Characteristics of soil seed bank under different degradation degree of *Quercus aquifolioides* community[J]. Anhui Agronomy Science Bulletin, 19(14): 25-26. [曾加芹, 卫敏, 常占军, 等, 2013. 不同退化程度下川滇高山栎群落土壤种子库特征研究[J]. 安徽农学通报, 19(14): 25-26.]

ZHANG M, SONG XY, 2015. Responses of soil seed banks in tropical forests to an elevational gradient[J]. Chinese Journal of Ecology, 34(9): 2390-2400. [张敏, 宋晓阳, 2015. 热带森林群落土壤种子库对海拔梯度的响应[J]. 生态学杂志, 34(9): 2390-2400.]

ZHANG YY, ZOU QH, XU JY, et al., 2021. Impacts of stand density on diversity of understory plant and soil seed banks in a *Pinus massoniana* plantation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 32(7): 2355-2362. [张

洋洋, 周清慧, 许骄阳, 等, 2021. 林分密度对马尾松林下植物与土壤种子库多样性的影响[J]. 应用生态学报, 32(7): 2355-2362.]

ZHOU XY, LI MG, WANG BS, et al., 2000. Soil seed banks in a series of successional secondary forest communities in Heishiding Nature Reserve, Guangdong province[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 24(2): 222-230. [周先叶, 李鸣光, 王伯荪, 等, 2000. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替不同阶段土壤种子库的研究[J]. 植物生态学报, 24(2): 222-230.]

ZOBEL M, KALAMEES R, PÜSSA K, et al., 2007. Soil seed bank and vegetation in mixed coniferous forest stands with different disturbance regimes[J]. *Forest Ecology and Management*, 250(1/2): 71-76.