

土壤种子库的分类系统和种子在土壤中的持久性

于顺利¹, 陈宏伟², 郎南军²

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室, 北京 100093 2. 云南省林业科学院, 云南 昆明 650204)

摘要 对国际上已经发表的 10 个土壤种子库分类系统的内容进行了总结和阐述, 并对土壤种子库分类系统进行了评述, 其中 Thompson & Grime 在 1979 年提出的把土壤种子库分为短暂土壤种子库 (Transient soil seed bank) 和持久土壤种子库 (Persistent seed bank) 的二元分类系统以及 Thompson 等人提出的把土壤种子库分为 (1) 短暂土壤种子库, (2) 短期持久土壤种子库 (Short term persistent seed bank), (3) 长期土壤种子库 (Long term persistent seed bank) 的三元分类系统在生态学文献中已被广泛采用。在此分类的基础上产生了植物种子在土壤中的持久性 (Persistence) 概念, 持久性是指植物的一种特性, 是指植物的种子在土壤中能够存活超过 1a 的特性, 植物种子的持久性被认为是一种对环境的进化适应, 它可以在多个生长季节萌发从而分担环境震荡的风险, 持久土壤种子库不仅在不稳定的环境里占有优势, 即使在稳定的环境里, 也被认为能够减少种内和种间的竞争, 造成持久性的原因可分为环境因子和种子本身的特性比如休眠等两个方面, 持久土壤种子库的出现使得土壤种子库的研究与进化生物学结合起来, 使得土壤种子库的研究进入一个新的领域, 更易激发人们的兴趣。关于种子的大小、形状及持久性的关系问题已经引起了相当的争论, 基本上有 4 种格局: 一是种子大小和形状与种子在土壤中的持久性有关, 小而圆或扁的种子在土壤易存活持久; 二是种子大小与种子在土壤中的持久性有关, 小种子在土壤中易存活持久, 但种子形状与持久性无关; 三是种子大小、形状与种子在土壤中的持久性无关; 四为较大的种子在土壤易存活持久, 而种子形状与种子在土壤中的持久性无关。影响种子在土壤中的持久性因子比较复杂, 总结过去的文献发现主要有以下几个因子: ①种子的散布方式 ②捕食 ③植被的物种组成 ④风 ⑤土壤基质 ⑥火 ⑦干扰等。通过比较分析和研究, 提出影响种子大小和在土壤中的持久性关系格局的关键因子是气候, 特别是生态系统所在地的雨量, 湿润气候下容易产生前两种格局, 而干旱环境下的生境容易产生后两种格局。

关键词 土壤种子库分类系统, 土壤持久种子库, 持久性, 种子大小和形状

文章编号: 1000-0933 (2007) 05-2099-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

The classification systems of soil seed banks and seed persistence in soil

YU Shun-Li¹, CHEN Hong-Wei², LANG Nan-Jun²

1 Key Laboratory of Vegetation and Environmental changes, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 The Forestry Academy of Yunnan Province, Kunming 650204

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (5) 2099 ~ 2108.

Abstract : Persistence refers to the ability of the seeds of a species to survive in the soil more than one year. In the past forty decades, ten soil seed bank classification systems related to persistence have been published. In fact the concept of persistence in seeds in the soil seed bank was introduced by the appearance in the literature of soil seed bank classification system. To our knowledge the first soil seed bank classification system was proposed in 1969 by Schafer and Chilcote. Since 1969, a further nine systems have been suggested by ecologists such as Thompson and Grime (1979), Grime (1981),

基金项目: 云南省自然科学基金重点资助项目 (2005C0013Z); 国家自然科学基金专项 (40641004); 云南省自然科学基金重点资助项目 (2002C0010Z); 云南省科技攻关课题资助项目 (2004NG05-01)

收稿日期: 2006-04-10; 修订日期: 2007-01-15

作者简介: 于顺利 (1965 ~) 男, 山东临朐人, 博士, 主要从事植被生态学、种子生态学研究。

Foundation item : This work was financially supported by the key program of natural sciences of Yunnan Province (No. 2005C0013Z; 2002C0010Z, 2004NG05-01); National Natural Science Foundation of China (No. 40641004)

Received date 2006-04-10; **Accepted date** 2007-01-15

Biography : YU Shun-Li, Ph. D., mainly engaged in vegetation ecology and seed ecology

Nakagoshi (1985), Gardwood (1989), Bakker (1989) and Poshchold and Jackel (1993). In these 10 systems, the number of recognized seed bank categories proposed varies from three to twelve. The classification system suggested in 1979 by Thompson et al. has been recognized and cited widely in the literature. In 1993, Thompson et al. divided soil seed banks into three types: (1) transient soil seed banks, (2) short term persistent seed banks, and (3) long term persistent seed banks. Persistence and dormancy are not necessarily closely related since dormancy is neither a necessary nor a sufficient condition for the accumulation of a persistent seed bank. Persistence was originally considered to be an adaptation of a species to unpredictable environment. Previous studies have found that an initially proposed pattern relating seed weight, shape and persistence was not universal globally. Three different hypotheses on these relationships can be proposed from past studies. First, seed weight and shape can predict persistence since small and compact seeds tend to be persistent in soil. Second, seed weight is related to persistence in soil, but seed shape is not. Third, there is apparently no relationship at all between seed weight, shape and persistence. Fourth, large seeds tend to form persistent soil seed banks, but seed shape is irrelevant. Data from all eight floras studied to date suggest that difference in climate may determine diverse patterns in the relationships between seed weight and shape and persistence. The pattern that small and compact seeds tend to be persistent in the soil seed bank is likely to occur in humid climates. In contrast the pattern where large-seeded species with persistent seed banks are abundant seems more likely to be a consequence of an arid climate. In addition, the importance of the scale of investigation (or the range of habitats studied) is emphasized when the relationships between seed weight and shape and persistence are investigated.

Key Words: classification systems of soil seed banks; persistent soil seed bank; persistence; seed size and seed shape

土壤种子库是指土壤中存活种子的总体,关于土壤种子库的知识算是比较古老,例如种子散布后到达土壤表面、然后被埋藏的知识以及种子的萌发、在不利条件下的种子休眠、农田中没有播种而出现的杂草现象等知识应该是各地的农民或农场主最先注意到的,但对土壤种子库的科学观察应该是从 Chales Darwin 开始的,《物种起源》一书记述了泥塘土壤种子库中种子的存在和萌发情况。在过去的几十年里,大量的土壤种子库文献不断涌出,人类已经积累了丰富的土壤种子库知识。迫切需要对土壤种子库进行分类、总结和综合。自从 1969 年以来,较多的关于土壤种子库的分类系统问世了。本文首先介绍了国际上报道了 10 个土壤种子库的分类系统,并对它们进行了简单评述,其次还对持久土壤种子库划分而出现的持久性概念进行了阐释,探讨了它与休眠的关系;另外,本文还介绍了关于种子重量与持久性关系的几种格局,并进行了机理探讨。对土壤种子库的分类系统进行比较和分析不仅在科学研究方面有利于对合适的系统进行选择,而且土壤种子库的分类系统还能促进种子生态学领域几个重要方面的发展,在恢复生态学中种子的散布至少与种子库一样重要^[1],以种子散布、持久性和休眠等特性为基础的土壤种子库的分类系统在恢复生态学的研究领域是一个有用的工具,探索土壤种子库的类型与种子或植物易测的生物学性状(比如种子的大小)之间的显著相关性,可以不用直接实验就能够预测大量物种的土壤种子库类型;一旦知道种子库类型的植物种类的数量到达一定的阈值,就可能获得或估计到这些植物之间的系统与进化关系,从而探索相关的规律^[2]。

由于影响土壤种子库的因素颇多,不同种群和不同的植被区系以及不同的发育阶段、不同生态龛、不同土壤等都对土壤种子库产生重大影响,因此对土壤种子库的研究结论需要诸多约束条件,该文提及的一些分类系统只是对个别植被区系研究的总结,对其它生态系统未必适用,仅具有参考价值。当然,对土壤种子库分类的终极目标是探询一个具有普遍意义的分类系统。

国内已有数位学者对国际上土壤种子库的分类系统进行了简单的介绍^[3-5],但介绍的还不够全面,也不够详细,有必要在这方面进一步开展工作。

1 土壤种子库的几种分类系统的比较

关于土壤种子库的分类问题,倍受关注。自 1969 年以来,已经陆续报道了 10 个土壤种子库的分类系

统,被认可的土壤种子库分类类型的数目从 3 个到 12 个不等(表 1)。种子在土壤中存活的时间长短是这些分类类型划分的主要因子,当然,休眠和萌发类型对于土壤种子库的分类也非常重要。在当代植物生态学中,几种比较简单的分类系统已经比较受欢迎,而对相对复杂的分类系统来说,由于缺乏物种方面详细的生态学知识,因而没有引起人们极大的兴趣。对不同的土壤种子库分类系统的理解有利于为一些特别的研究目的选择适当的系统。除了这种内部的优势外,分类系统可以促进种子生态学的几个重要方面的研究。例如,越来越多的证据显示种子的散布至少与恢复生态学中的土壤种子库同样重要。根据种子在土壤中存留时间的长短,陆续出现了下列的几种分类方法。

1.1 Schafer & Chilcote 土壤种子库分类系统

根据拥有的资料,最早的土壤种子库分类系统是 Schafer & Chilcote 通过研究土壤中杂草种子后提出的^[6],他们把种子库分为以下 4 种类型:类型 I:包括那些由于外部条件引起的静止状态的种子,例如极端环境造成的;类型 II:包括由于内在原因引起休眠的种子,这些种子即使在适合萌发的外在条件下,也不萌发;类型 III:包括现在条件下就能萌发的种子;类型 IV:包括土壤中已经死亡的种子。

这个系统的划分主要是根据种子能否萌发和休眠的原因而划分的,而不是根据种子在土壤中存留时间的长短,特别之处在于他们把死亡的种子也划分为一个类型。类型 I 只是属于瞬时性的种子库。

1.2 Thompson & Grime 的 1979 年的土壤种子库分类系统

Thompson & Grime 在 1979 年通过研究英国草地土壤种子库后,对土壤种子库提出了一个等级的分类系统^[7],简单地说,土壤种子库首先分为两种类型,即短暂土壤种子库(Transient soil seed banks)和持久土壤种子库(Permanent soil seed banks or persistent soil seed banks)。短暂土壤种子库是指种子在土壤中存活不超过一年,而持久土壤种子库是指种子在土壤中休眠期至少一年,这样在土壤中存活 2a 和 100a 的种子都归为后一类型。土壤种子库可分为 4 种类型,短暂土壤种子库有分为两种类型,即:类型 I 种子散布后,在夏天和秋天萌发的种子,种子在土壤存留几个月;类型 II 种子散布后,进行冬天休眠,在春天完全萌发,种子在土壤存留的时间不超过一年;持久土壤种子库也分为两个亚型,类型 III 为当年生产的种子仅有很少一部分休眠,大部分种子在一年内萌发;另一种类型为类型 IV:当年生产的种子大部分进入休眠状态,休眠期超过一年,进入持久土壤种子库,而仅有少量萌发。种子库中的持久成分包含随时间累积的种群遗传潜能库,借此在自然选择中能最终保存自己的基因型^[8]。植物种子的持久性被认为是一种对环境的进化适应,它可以在多个生长季节分担环境震荡的风险,持久土壤种子库在不稳定的环境里占有优势,即使在稳定的环境里,持久土壤种子库被认为能够减少种内和种间的竞争^[2]。类型 I 为在干旱和被干扰的生境很快就能萌发的 1 年生和多年生禾草种子库,类型 II 为在早春时节,移栽植被间隙的 1 年生和多年生草本植物种子库,类型 III 在大部分种子散布并很快萌发后,维持在秋天萌发的一年生和多年生的较少量的草本植物种子库,IV 具有大量的 1 年生、多年生草本植物和灌丛种子的持久种子库,前两种为短暂土壤种子库^[7]。

1.3 Grime 在 1981 年和 Thompson 在 1992 年修改的土壤种子库分类系统

Grime 在 1981 年为了精练 Thompson & Grime 在 1979 年的分类系统,他把 1979 年的类型 I 划分为 4 个类型,类型 III 划分为两个亚型,类型 II 和类型 IV 未变^[9]。亚型的划分主要根据以下个性状的结合,比如种子释放的时间、休眠的形式、休眠存在与否、萌发需求的季节格局。Grime 强调了占据相同生境的植物具有多种多样土壤种子库类型的适应进化意义,他认为多样性的种子特性使物种能够在不同干扰的生境类型下生存,这也解释(或至少部分的解释)了植物种类丰富的群落中的物种的共存现象。

Thompson 在 1992 年又将短暂土壤种子库描述为以下两种类型^[10],类型 I 为秋天散布后马上萌发的大种子禾草,这些植物的种子在秋季下雨之后迅速萌发,填充了由于夏天干旱形成的空隙,在英国属于类型 I 的很多物种是多年生植物,但是在具有更干旱夏季的地中海气候一年生植物最为普遍;类型 II 是在种子萌发之前需要春化作用(寒季),在寒温带气候,随着冬天的结束而萌发、具较大种子的阔叶草本植物,如猪殃殃(*Galium aparine*)、独活(*Heracleum sphondylium*)等就是典型的这种类型。

1.4 Nakagoshi 土壤种子库分类系统

日本生态学家在广泛研究当地土壤种子库的基础上,对 Thompson & Grime 的分类系统进行了改进。Nakagoshi^[1]通过研究日本温带森林群落的土壤种子库,将 Thompson & Grime 的分类系统的瞬时土壤种子库划归为一类,而保留了另外两种持久土壤种子库的类型,这样植物种群的土壤种子库归纳为 3 种类型:(1)短暂土壤种子库:在生长季节因种子萌发而不存在有萌发能力种子的土壤种子库,(2)具有显著季节动态的持久土壤种子库:在生长季节因种子萌发而仅存在少量有萌发能力种子的土壤种子库,(3)没有显著季节动态的持久土壤种子库:全年保持着基本恒定的种子数量的土壤种子库。他把这 3 种种子库类型与生活型(草本、灌木和乔木)结合起来,这样导致了 9 个种子库的类型,另外再加上对每一个生活型没有种子产出的可能性,就共有 12 种类型。

这个系统是所有系统中分类类型最多的一个系统,它除了根据种子在土壤中的寿命划分外,还结合了生活型的特点,但最特别的还是它提出了一个没有明显季节动态的一个土壤种子库类型。

1.5 Grubb 土壤种子库分类系统

与生活型相比,土壤种子库与干扰的联系更为密切,Grubb 以森林、草地等植被类型对此进行了讨论^[1],他根据环境影响(干扰)以及相关的土壤种子库活动(恢复)把土壤种子库分为 3 种类型。(1)物种对干扰反应迅速而敏感的土壤种子库,属于干扰打破类型;这些物种为自然界的先锋树种,首先在风暴摧毁的生境出现,或为占据被干扰草地片段的短命植物。很多被火影响的植被类型的种类包含在内。(2)在不利条件下保存部分休眠种子库的类型,属于风险扩散类型,这对于幼苗在某些年份死亡率极高的有些物种来说是非常重要的。分散在几个年份萌发和风险分散通常是由于种子的原生休眠。(3)等待来自环境的特殊信号(如火灾)的种子,预示着适当气候的发生,为天气依赖型,在半干旱地区,经常存有这种类型,信号就是土壤的变湿润。

该系统的划分也是根据种子的休眠特性划分的,第 1 种类型应属于能被光打破休眠的种子类型,第 2 种类型属于持久种子库,第 3 种类型应属于瞬时土壤种子库。

1.6 Garwood 土壤种子库分类系统

Garwood 以赤道热带雨林的种子的萌发行为及种子散布的时间格局为依据,将土壤种子库分为 5 种类型^[2]:(1)短暂(Transient)土壤种子库:这些物种的种子只在土壤中存活较短的一段时间,就很快萌发;而对有些物种,存在持久的幼苗库。(2)持久性的(Persistent)土壤种子库:种子在土壤中存活 2a 以上。(3)假持久性的(Pseudo-persistent)土壤种子库:这种类型只在热带条件下存在,由于成熟的种子持续散布,即使个体种子不会持久,但物种维持有持久的土壤种子库。(4)季节性的短暂土壤种子库(Seasonal-transient)这些种子在土壤中的存留时间不超过 1a,进行短期休眠,在合适的季节萌发。(5)滞后暂时性的(Delayed-transient)土壤种子库:本类型种子库类似于短期的持久种子库,种子的萌发具有延迟现象,并不同步,种子在土壤中存活 1~2a。

这个系统是按照种子在土壤中的寿命划分的,同时也参考了其它的特性,但有些类型的划分不易区分,如类型 1 和类型 4,因而也不实用。

1.7 Bakker 土壤种子库分类系统

Bakker 依据自己对草地土壤种子库研究的大量数据基础上,在 1989 年修订了 Thompson & Grime 的分类系统,他把持久土壤种子库分为两个类型^[3],第一类命名为雏菊(*Bellis perennis*)组,其种子大部分分布在土壤表层两厘米处;另一类为漆姑草(*Sagina procumbens*)组,这些物种的种子大多数存在土壤的深层,而不是存在在土壤表层两厘米处,即使本物种在地上植被中已经不存在,其种子依然在土壤中存留数年。Bakker 没有强调短暂土壤种子库,而是注意到其它方面,比如,他认为第二种类型的土壤种子库在植被恢复方面更具有重要作用。

该分类系统是一个比较独特的系统,其贡献在于它强调了土壤深层种子存在的重要性,这是其它系统所不具备的,但是这个分类系统只适用于具有雏菊和漆姑草等种类的草地生态系统,对其它系统仅有参考作用。

接表 1

1.8 Thompson 等人改进的土壤种子库分类系统

Thompson 等人提出了一个三元分类系统^[4], Hodgson 等进行了总结^[5], 他们把土壤种子库分为以下 3 种类型: (1) 短暂土壤种子库, 这些种子在土壤中存在不超过 1a 就萌发; (2) 短期持久土壤种子库, 种子在土壤中的存活期超过 1a, 但少于 5a; (3) 长期土壤种子库, 种子在土壤中的存留期超过 5a。

该分类系统与二元分类系统相比没有革命性的进展, 只是把 1a 以上划分为两个时间段而已, 如果想要有突破性的进展, 还需要做大量的工作。

1.9 Poschold & Jackel 的土壤种子库分类系统

Poschold & Jackel 把土壤种子库分为以下 4 种类型^[6]: (1) 种子在土壤中存留时间不超过 1a 就萌发; (2) 种子在土壤中存在 1~2a; (3) 种子在土壤中存在数年; (4) 种子在土壤中存在数十年。处于栖息地保护的目的是恢复生态学的可能应用, Poschold 等人^[7]把上述分类系统改编为: (1) 种子在土壤中存在不超过一年就萌发; (2) 种子在土壤中存在 1~2a; (3) 种子在土壤中存在 3a; (4) 种子在土壤中存在不超过 10a; (5) 种子在土壤中存在数十年。

与前一个分类系统相类似, 该系统的贡献也没有显著性的变化, 只是时间长短的划分。几种类型没有与植物学的其它性状相结合。

1.10 对以上系统的总结

以上几种分类方法, 虽然都有一定的道理, 但没有任何一个系统可被看作是最好的, 可能是因为研究目的和研究领域范围的多种多样, 最好的土壤种子库分类系统从来就没有出现, 随着研究的深入, 一定会有更好的分类系统出现。

最有用的分类系统当属 1979 年 Thompson & Grime 以及 1993 年 Thompson 的分类系统, 1979 年的系统一经出现就被认可, 并广泛地被采用^[7, 17~20]。1993 年的系统也已经逐渐引起人们的兴趣, 这两个系统不仅简单明晰, 而且比较有意义, 主要表现在持久土壤种子库的出现, 使得土壤种子库与进化生物学的结合, 使土壤种子库的研究更能引起人们的兴趣, 具有深远的研究意义。

为了有更好的土壤种子库分类系统的出现, 广泛性的种子萌发生理生态学研究需要加强, 土壤中种子的持久性与植物学的其它性状如生活型、植物的寿命、种子的大小等需要进一步研究。

2 持久土壤种子库、持久性及休眠的关系

在土壤种子库的研究中, 一个非常重要的贡献就是把持久土壤种子库从土壤种子库中划分出来, 成为一个新类型, 持久土壤种子库的存在对生物多样性的保护和植物遗传种质资源的保护具有重要意义。持久土壤种子库概念的出现以及对持久土壤种子库的研究, 标志着宏观种子生态学的研究进入一个的新的领域, 即与进化生物学的结合。

伴随着持久土壤种子库的产生, 出现了持久性的概念, 持久性是指植物物种的一种特性, 是指植物的种子在土壤中的存活能力, 植物的种子在土壤中存活超过一年才被认为具有持久性, 种子的持久性是对环境的一种进化适应, 持久性是环境因子和种子本身特性相结合产生的一种现象^[21]。

持久性和休眠没有必然的联系, 休眠不是持久性产生的必要条件, 也不是充分条件^[21]; 很多物种的种子在土壤中存活几年甚至几十年, 不是由于休眠, 而是由于其它的各种因素, 比如种子埋藏较深、种子外面有果皮包被等萌发条件不足。但是在过去的很多文献中, 生态学家一直把持久性和休眠看作是不可分的^[21], 混乱产生的根源主要在于 Harper 对种子休眠类型的划分, 即先天 (innate) 休眠、诱导 (induced) 休眠和强迫 (enforced) 休眠^[22]。现在流行最广的被普遍接受的是 Baskin 夫妇把先天和诱导休眠划分为原生 (primary) 休眠和次生 (secondary) 休眠, 而所谓的强迫休眠根本不是休眠, 只是由于缺乏萌发的基本条件而导致的静止 (quiescent)^[23]。

3 种子大小、形状及其在土壤中的持久性

关于种子大小、形状和种子在土壤中的持久性问题, 在国际上引起了一定的重视, 截止现在为止共出现 4

种格局,即(1)重量较小形状紧缩的种子在土壤中的更持久;(2)重量较小的种子在土壤中越持久,但种子形状与持久性无关;(3)种子的大小和形状与持久性无关,(4)较重的种子在土壤中容易能够持久,种子形状与持久性无关。影响这些格局的因子进行了总结(表2)。

3.1 种子持久性的埋藏假说

对于英国禾草植物物种来说,小而圆(或扁)的种子比大而长的种子在土壤中存留的时间要长,容易形成持久土壤种子库^[24-27]。Thompson 等人提出产生这种现象的机理是小而圆(或扁)的种子在土壤中更容易埋藏,因为埋藏的种子被捕食的概率比留在土壤表面的种子大大降低^[28]。种子捕食是种子持久性的主要决定因素之一^[29];另外,如果种子埋藏的很深,种子欠缺萌发的条件,从而导致种子在土壤中的持久性。上面就是埋藏假说的主要内容。

埋藏机理强调的格局已在较多的生态系统被发现,比如西北欧洲的禾草生态系统^[24,27]、阿根廷温带山地草地生态系统^[18],又如从阿尔卑斯山脉到地中海沿岸的意大利植物区系也是这种格局^[30]。

3.2 种子持久性的新西兰植物区系格局及其解释

对于新西兰的植物来说,小种子具有持久性的趋势,但持久土壤种子库的种子也有一些尺寸较大的种子;种子形状与持久性无关。产生这种格局的原因是由于新西兰生态系统种子捕食率的降低,另外植被的独特物种组成也可能导致产生这种格局的原因之一^[19]。

Thompson 等人对伊朗植被的研究也发现与新西兰植物区系类似的格局,种子的大小与它们在土壤中的永久性具有负相关的关系,就像英国草本群落的格局一样,这里强调的原因小种子不容易被捕食^[31]。

Peco 等人对西班牙中部地中海沿岸灌草丛群落研究发现,持久性的种子比短期性的种子在重量和体积上明显的小,但种子形状与种子的持久性无关,种子的重量和形状方面没有明显的界线来预测持久性^[32]。这里强调的机理除了小种子容易埋藏外,还可能因为小种子数量多,与大种子相比,在土壤中被发现的几率大。

3.3 种子持久性的澳大利亚生态系统格局及解释

对澳大利亚分布的宽生境范围的群落类型研究发现,种子的大小和形状与种子在土壤中的持久性无关^[33],产生这种格局的原因一是澳大利亚生态系统的独特的植被结构和物种组成,二可能是由于干扰如经常性的火的存在。在澳大利亚的悉尼地区、西部和北部地区、南新威尔士地区、昆士兰地区以及维多利亚等地的灌丛或森林生态系统,具有大量的硬种子植物种类,这些持久性种子比那些短暂休眠就萌发的种子具有较大重量。在澳大利亚由于经常性的火的存在,那些很容易被火烧死的种子的植物逐渐消失,使得硬种子植物种类得以保存。总之,该地区的植被所具有独特的生命进化史决定了种子的大小和形状与种子在土壤中的持久性没有明显的相关性。

3.4 种子持久性的以色列东海岸生态系统格局及解释

通过研究以色列首都特拉维夫附近的 Poleg 自然保护区植物,发现持久土壤种子库中有一大批较高重量的植物种子^[34],当然,持久土壤种子库中也有一部分小重量的种子,没有清晰的界限从种子重量上来划分那些种子能够在土壤中生命力更持久,而那些更短暂。另外,发现种子的形状与种子持久性没有任何关系。

之所以能发生这样的格局,强调的格局是有以下3个原因:植被的结构、动物对大种子捕食的相对缺乏以及大量凋落物的存在。可能是由于独特的植被演化史和半干旱的地中海式气候,豆科植物比较丰富,由于豆科植物具有不易渗水的种子,容易形成土壤种子库,这些种子具有相对较高的重量;Poleg 自然保护区主要动物是蚂蚁,蚂蚁一般捕食小种子^[29],一些较大重量的种子得以幸存,凋落物的存在保护种子免遭被捕食的,另外凋落物的存在不利于某些种子的埋藏,使得种子萌发条件不够而处于静止状态。最后,小种子更容易被地表水冲走^[35],也可能是造成这种格局的原因之一。

4 土壤种子库分类系统和持久性的未来发展趋势

关于土壤种子库的分类问题尚待完善,随着对全球不同生态系统类型土壤种子库的广度研究以及对土壤种子库分类的深度研究,肯定会有更合理、更完善的分类系统出现,在这个方面还需要继续努力。种子的大小

接表2

和种子的散布机理很可能是丰富土壤种子库分类系统的又一个参考变量 ;与种子有关的那些植物学性状很可能为本分类系统的创建提供更有用的信息 ,也帮助人们更好地理解种子库生态学 ;幼苗特性的应用也可能值得的考虑 ,因为种子库的终极目的就是植被的再生 ,而幼苗是植被必然经过的一个阶段。

土壤种子库的分类方面存在一个问题 ,就是土壤中种子的年龄结构的测定 ,超过一年才萌发的种子可以通过特别的取样时间来估测 ,但如何区分两年、三年以至更多年才萌发的种子 ,需要探究精确和简便的技术。随着土壤持久种子库的出现 ,土壤持久种子库中的年龄结构也是未来的一个研究方向 ,这就需要引入一些新的技术 ,比如稳定同位素放射技术等。在这方面很可能有所突破。

种子在土壤中持久性的机理也是未来研究的一个重要方向 ,究竟是植物的哪些特性决定了种子的这种行为 ,还是环境因子更为重要 ,需要深入研究。另外 ,关于种子大小和形状与种子在土壤中的持久性的关系问题 ,现在颇有争论 ,也算是一个新的研究话题 ,需要在全世界不同气候条件下 (特别是不同的雨量)的生态系统继续开展工作。

References :

- [1] Halassy M. Possible role of the seed bank in the restoration of open sand grassland in old fields. *Community Ecology* ,2001 ,2 :101 — 108.
- [2] Csontos P and Tam s J. Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Science Research* ,2003 ,13 :101 — 111.
- [3] An S Q , Lin X Y , Lin J A. A review on soil seed bank study. In : Lin J A eds. *General Review on Plant Science*. Haerbin , Northeastern Forestry University Press. 1993. 211 — 220.
- [4] Yan Q L , Liu Z M , Li R P. A review on persistent soil seed bank study. *Chinese Journal of Ecology* ,2005 ,24 :948 — 952.
- [5] Yu S L , Jiang G M. The research development of soil seed bank and several hot topics. *Acta Phytocologica Sinica* ,2003 ,27 :552 — 56.
- [6] Russi L , Cocks P S , Roberts E H. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Application Ecology* ,1992 ,29 :763 — 771.
- [7] Rees M. Delayed germination of seeds : a look at the effects of adult longevity , the timing of reproduction , and population age/stage structure. *American Naturalist* ,1994 ,144 :43 — 64.
- [8] Grubb P J. The uncoupling of disturbance and recruitment , two kinds of seed bank , and persistence of plant populations at the regional and local scales. *Annals Zoologici Fennici* ,1998 ,25 :23 — 36.
- [9] Grime J P. The role of seed dormancy in vegetation dynamics. *Annals of Applied Biology* ,1981 ,98 :555 — 558
- [10] Schafer D E and Chilcote D O. Factors influencing persistence and depletion in buried seed populations I . A model for analysis of parameters of buried seed persistence and depletion. *Crop Science* ,1969 ,9 :417 — 419.
- [11] Nakagoshi N. Buried viable seeds in temperate forests. In : White J ed. *The population structure of vegetation*. Dordrecht W. Junk Published , 1985. 551 — 570.
- [12] Garwood N C. Tropical soil seed banks : a review. In : Leck M A , Parker V T and Simpson R L. Eds. *Ecology of soil seed banks*. San Diego , Academic Press , 1989. 149 — 209.
- [13] Bakker J P. *Nature management by grazing and cutting*. Dordrecht , Kluwer Academic Publishers , 1989.
- [14] Thompson K. The functional ecology of seed bank. In : M. Fenner , ed. *Seeds-the ecology of regeneration in plant communities*. London : ABC Car International , 1992.
- [15] Hodgson J G , Grime J P and Thompson K. *The electronic comparative plant ecology*. London : Chapman & Hall , 1995.
- [16] Poschold P. Die Dauerhaftigkeit von generativen Diasporenbanken in B den am Beispiel von kalkmagerrasenpflanzen und deren bedeutung fur den botanischen Arten- und Biotopschutz. *Verhandlungen der Gesellschaften fur Okologie* ,1993 ,22 :229 — 240.
- [17] Philippi T. Bet-hedging germination of desert annuals : beyond the first year. *American Naturalist* ,1993 ,142 :474 — 487.
- [18] Fenner M. *Seed ecology*. London , Champman & Hall , 1985.
- [19] Moles A T , Hodson D W and Webb C J. Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos* ,2000 ,89 :541 — 545.
- [20] Pake C E and Venable D L. Seed banks in desert annuals : implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* ,1996 ,77 :1427 — 1435
- [21] Thompson K , Ceriani R M , Bakker J P , Bekker R M. Are seed dormancy and persistence in soil related ? *Seed Science Research* ,2003 ,13 :97 — 100.
- [22] Harper J L. *Population biology of plant*. London : Academic Press , 1977. 256 — 263.
- [23] Baskin J M and Baskin C C. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In : Leck M. A. , Parker V. T. , and

Simpson R. L. eds. Ecology of soil seed banks. New York : Academic Press , NY , 1989. 53 — 66.

- [24] Bekker R M , Bakker J P , Grandin U , *et al.* Seed size , shape and vertical distribution in the soil : indicators of seed longevity. *Functional Ecology* , 1998 , 12 : 834 — 842.
- [25] Thompson K and Grime J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* , 1979 67 : 893 — 921.
- [26] Thompson K. Seeds and seed banks. *New Phytologist* , 1987. 106 : 23 — 34.
- [27] Thompson K , Band S R and Hodgson J G. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* , 1993 , 7 : 236 — 241.
- [28] Hulme P E. Post — dispersal seed predation in grassland-Its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* , 1994 , 82 : 645 — 652.
- [29] Hulme P E. Post-dispersal seed predation and seed bank persistence. *Seed Science Research* , 1998 , 8 : 513 — 519.
- [30] Cerabolini B , Ceruani R M , Caccianiga M , Andreis R D and Raimondi B. Seed size , shape and persistence in soil : a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. *Seed Science Research* , 2003 , 13 : 75 — 85
- [31] Thompson K , Jalili A , Hodgson J , Hamzeh 'ee B , Asri Y , Shaw S , Shirvany A , Yazdani S , Khoshnevis M , Zarrinkamar F , Ghahramani M A and Safavi R. Seed size , shape , and persistence in the soil in an Iranian flora. *Seed Science Research* , 2001 , 11 : 345 — 355.
- [32] Peco B , Traba J , Levasor C , Sanchez A M and Azc nteran F M. Seed size , shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research* , 2003 , 13 : 87 — 95.
- [33] Leishman M R , Westoby M. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* , 1998 , 12 : 480 — 485.
- [34] Yu S L , Sternberg M , Jiang G M , Kutiel P. Heterogeneity in soil seed banks in a Mediterranean coastal sand dune. *Acta Botanica Sinica* , 2003 , 45 : 536 — 543.
- [35] Garcia-Fayos P and Cerda A. Seed losses by surface wash in degraded Mediterranean environments. *Catena* , 1997 , 29 : 73 — 83.
- [36] Poschlod P and Jackel A K. Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Klkmagerrasen (The dynamics of the generative diaspore bank of calcareous grassland plants.). *Flora* , 1993 , 188 : 49 — 71
- [37] Thompson K , Bakker J P , Bekker R M and Hodgson J G. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology* , 1998 , 86 : 163 — 169.
- [38] Bakker J P , Bakker E S , Ros n E , Verweij G L , Bekker R M. Soil seed bank composition along a gradient from dry *alvar* to *Juniperus* shrubland. *Journal of Vegetation Science* , 1996 , 7 : 165 — 176.
- [39] McDonald A W , Bakker J P , Vegelin K. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. *Journal Vegetation Science* , 1996 , 7 : 157 — 164.
- [40] Funes G , Basconcelo S , Diaz S and Cabido M. Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Science Research* , 1999 , 9 : 341 — 345
- [41] Peco B , Ortego M , Levasor C. Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland : a predictive model. *Journal Vegetation Science* , 1998 , 9 : 815 — 828.

参考文献 :

- [3] 安树青 , 林向阳 , 林金安. 土壤种子库研究评述. 见: 林金安主编. 植物科学总论. 哈尔滨 : 东北林业大学出版社 , 1993. 211 ~ 220.
- [4] 闫巧铃 , 刘志民 , 李荣平. 持久土壤种子库研究综述. *生态学杂志* , 2005 , 24 : 948 ~ 952
- [5] 于顺利 , 蒋高明. 土壤种子库研究进展及其几个热点问题. *植物生态学报* , 2003 , 27 : 552 ~ 556.

表1 土壤种子库分类系统综合表 (参照 Csontos 等人总结)

Table 1 Comprehensive table of seed bank classification systems (from Csontos *et al.*, 2003)

文献 Reference	分类类型总数 The No. of classification types	依据以下特性分类的类型数		进一步细节 Further details	相关的植被类型 Related vegetation types	评语 Evaluation remarks
		持久性 Persistence	休眠或萌发特性 The characteristics of dormancy or germination			
[10]	4	—	3	包括死亡种子 Including dead seeds	农业用地 Agricultural land	
[25]	4	2, T and P	2, 在 T 组内 Within T groups	每年的部分种子进入种子库 (P 组) A fraction of a year's seeds enters the seed bank	温带气候植被 Vegetation in temperate climate	等级系统, 主要依据持久性的 分类 Hierarchical systems, main classification is based on longev- ity
[9]	8	2, T and P	5, 在 T 组内 Within T groups 2, 在 P 组内 Within P groups	每年的输入比率和种子库总 量 (P 组) Ratio of yearly Input and total amount of seed bank (within P groups)		等级系统, 主要依据持久性的 分类 Hierarchical systems, main classification is based on longev- ity
[11]	12	2, T and P		每年的输入比率和种子库总 量 (P 组); 3 个主要类型被 3 个生活型分类扩增 Ratio of yearly Input and total amount of seed bank; 3 main types are broadened by 3 life types	限于日本森林案例研究 Just in the case of Japanese forest	对无种子生产的物种的 3 个 额外分类 3 additional classifi- cation to species without output of seeds
[8]	3		3, 干扰打破, 风险扩展, 天气依赖 Disturbance broken, risk spreading, weather dependent		广泛应用 Applicable widely	从环境影响的观点讨论休眠 和萌发 Discussing dormancy and germination from the view point of environmental impact
[12]	5	3, T, SP and LP		“假-永久性”; 由于持续的种 子散布, 表面上为 P “Pseudo- persistence”; It seems persist- ence because of sustainable seed dispersion	赤道气候下的雨林和相关的 植被类型 Rain forest and relat- ed vegetation types under equa- torial climate,	SP 被 Garwood 称为延续短暂 Short-term persistent is called SP by Gardwood
[26]	3	3, T, SP and LP			发展于温带植被, 但广泛应用 Developed from temperate vege- tation, but applicable widely	被二歧检索表支持 Supported by dichotomous key (Thompson <i>et al.</i> 1997)
[36]	7	4, T1 (< 1a) T2 (1 — 2year) And P1, P2	前 3 个持久类型有 2 个亚型 (有或无原 生休眠) The first 3 longevity types have 2 subtypes (with and without innate dormancy)		温带气候植被 Temperate cli- mate vegetation	Poschlod 发表该系统的修订版 本 A modified version of this system was reported by Poschlod

表2 文献中出现的关于持久性与种子大小和形状的几种重要关系及其机理

Table 2 Significant relations detected in several papers that link persistence to seed weight and shape and their causes

地区 Region	植被类型 Vegetation type	与重量的显著性 关系 Significant relationship with weight	与形态的显著性 关系 Significant relationship with shape	捕食 Predation	平均每年的降 雨量 Mean annual rainfall amount (mm)	植被结构 Vegetation struc- ture	土壤质地 Soil texture	文献 References
西北欧 North west Europe	草本植物 Herbaceous	有 Yes	有 Yes	由于小种子易埋藏而具有低的捕 食率 Low rate because of burial for small seeds	> 1000	不特殊 Not Special	非沙质 Not siliceous	[27 ,37]
瑞典 Sweden	乔木、灌丛、草本 Trees shrubs , herbacous	有 Yes	有 Yes	由于小种子易埋藏而具有低的捕 食率 Low rate because of burial for small seeds	600 ~ 800	不特殊 Not Special	非沙质 Not siliceous	[38]
英格兰南部 Southern England	草本植物 Herbaceous	有 Yes	有 Yes	由于小种子易埋藏而具有低的捕 食率由于小种子易埋藏而具有低 的捕食率 Low rate because of burial for small seeds	> 1000	不特殊 Not Special	非沙质 Not siliceous	[39]
阿根廷中部 Central Argentina	草本植物 Herbaceous	有 Yes	有 Yes	由于小种子易埋藏而具有低的捕 食率 Low rate because of burial for small seeds	800 ~ 911	不特殊 Not Special	非沙质 Not siliceous	[40]
意大利 Italy	灌丛、草本植物 Shrubs , herbacous	有 Yes	有 Yes	由于小种子易埋藏而具有低的捕 食率 Low rate because of burial for small seeds	> 1000	不特殊 Not Special	粗糙的土壤 Coarse soil	[30]
澳大利亚 Australia	乔木、灌丛、草本 Trees , shrubs , herbacous	没有 No	没有 No	由鸟造成的高捕食率 High rate by birds	250 ~ 2000	特殊 Special	沙质或非沙质 Siliceous or not	[3]
新西兰 New Zealand	乔木、灌丛、草本 Trees , shrubs , herbacous	有负向关系 Yes ,negative	没有 No	低捕食率 Low rate	1000 ~ 3000	不特殊 Not Special	非沙质 Not siliceous	[19]
伊朗 Iran	乔木、灌木 Trees , shrubs	有 Yes	没有 No	对小种子的高捕食率 High levels for small seeds	316 ~ 686	不特殊 Not Special	沙质粘土 Sandy loam	[31]
西班牙中部 Central Spain	草本植物 Herbaceous	有 Yes	没有 No	对小种子的低捕食率 Low rate for small seed	450 ~ 500	不特殊 Not Special	沙质 Siliceous sustrata	[41]
以色列 Israel	灌丛、草本 Shrubs , herbacous	有正向关系 Yes ,positive	没有 No	缺少大种子 Lack for large seed	350 ~ 600	特殊 Special	沙质 Siliceous sustrata	This paper