

土壤种子库研究综述——规模、格局及影响因素

尚占环,任国华,龙瑞军*

(兰州大学青藏高原生态系统管理国际中心 兰州大学草地农业科技学院,甘肃 兰州 730020)

摘要:土壤种子库物种构成及数量特征一直是植被科学研究的热点问题,同时土壤种子库数量特征具有空间、时间分布属性,这些问题的研究对揭示土壤种子库的植被生态学机制具有重要意义。影响土壤种子库形成的各种因素干扰着种子库存在状态和输入、输出特征,因此研究土壤种子库外在影响因素具有重要意义,土壤种子库的研究方法对土壤种子库数量结果影响很大,因此综合前人研究,发展适宜研究对象的取样、分析方法能够得到可靠的结果。以后的研究还应集中于所研究植被的土壤种子库容量探查上,明确种子库物种构成,这对植被演替、发展及植被管理有重要指导意义。

关键词:土壤种子库;物种构成;数量特征;研究方法

中图分类号:Q948 **文献标识码:**A **文章编号:**1004-5759(2009)01-0144-11

* 近20年来,关于土壤种子库的研究都根据 Simpson 等^[1]的定义,即所有存在于土壤上、土壤中或土壤上枯落物中的活种子构成土壤种子库。所见到的关于土壤种子库的文献,从根本上说都是关于“有效种子库”(effective seed bank)的研究^[2,3]。土壤种子库一直是生态学、植被科学中的热点问题,研究土壤种子库是认识陆地和水生生态系统地下生态学格局和过程的重要内容,对生态系统健康和保护生物学具有重要实践意义。土壤种子库的规模、格局等一直是土壤种子库有效性的主要内容,与土壤种子库的恢复生态学功能关系密切。

1 土壤种子库规模及构成

1.1 土壤种子库规模

到目前几乎所有植被类型的土壤种子库都已经被研究过。Silvertown^[4]根据不同研究者所得到的材料,归纳出陆地上典型植被类型土壤种子库的规模。大部分森林土壤中的种子含量为 $10^2 \sim 10^3$ 粒/ m^2 ,草地土壤为 $10^3 \sim 10^6$ 粒/ m^2 ,耕作土为 $10^3 \sim 10^5$ 粒/ m^2 。Rice^[5]对温带主要草地类型的可萌发土壤种子库规模进行汇总,物种数范围是7~62种,种子密度范围是287~31 344粒/ m^2 ;未知种子数量最多的是美国密苏里州的高草普列里(tall-grass prairie)草地(6 368粒/ m^2),密度最高的是英国威尔士各种草地(9 860~31 344粒/ m^2),密度较低的是堪萨斯州的普列里草地(287~761粒/ m^2)。Parker和Kelly^[6]总结了加利福尼亚林地和地中海主要植被类型土壤种子库,加利福尼亚的亚热带蔷薇科小下田菊(*Adenostoma fasciculatum*)林地种子库最高达320 000粒/ m^2 ,而蓟木属植物白皮美洲茶(*Ceanothus leucodermis*)林地则只有87粒/ m^2 ;澳大利亚拔克西木灌丛种子库密度相对较低(15~2 133粒/ m^2),南非的帝王花属(*Protea*,又称普罗地亚,山龙眼科植物)植物灌丛植被种子库也很少(45.4~177.8粒/ m^2)。意大利药材田地的杂草种子库高达28 000~65 000粒/ m^2 ^[7]。Symonides^[8]报道农田杂草土壤种子库则更高(70 000粒/ m^2)。普列里高草地可萌发土壤种子库达到2 019粒/ m^2 ^[9]。加拿大温带落叶林土壤种子库物种数(40种/ m^2)较高^[10],种子密度为1 218粒/ m^2 。干旱林地土壤种子库密度^[11]低于高寒草地土壤种子库密度。McGraw和Vavrek^[12]对极地和高山地区的研究进行总结,得出了这些地区土壤种子库的规模:干燥冻原地区土壤种子库(0~3 142粒/ m^2)较少,物种数只有0~5种;湿地冻原的土壤中可萌发的种子数量(1~3 367粒/ m^2)较多,物种数为1~13种;水域冻原最少(0~2 802粒/ m^2),物种数只有0~5种。草地植被土壤种子库规模一般高于森林植被土壤种子库,但所含物种数不一定高。

迄今为止,并没有人试图将全球土壤种子库大小分布格局全部汇总。尽管这样做具有一定科学价值,但由于

* 收稿日期:2008-02-28;改回日期:2008-04-25

基金项目:国家自然科学基金(30600426;30730069)资助。

作者简介:尚占环(1978-),男,河北玉田人,博士。E-mail: shangzhzh@lzu.edu.cn

* 通讯作者。E-mail: longrj@lzu.edu.cn

许多地区资料的缺乏、所得数据时间和研究方法的不同,以及物种多样性的种子产量年际变化对种子库的影响很大,所以很难实现^[13]。

1.2 土壤种子库构成

从研究全球土壤种子库构成的文献中发现,土壤种子库的构成在不同生态区并没有较强的规律性,这也是土壤种子库研究中比较困惑的问题。爱沙尼亚东部草地在管理下其土壤种子库拥有较多的物种数,而长期恢复的草地土壤种子库拥有最大种子密度,但是这些草地有 1/3 地上植物在土壤种子库中被发现^[14]。De Villiers 等^[15]在南非矿区植被土壤种子库中一共调查到 108 种植物,其中有 50% 的植物在地上植被中发现,有 7 种植物在土壤种子库中唯一存在。维吉尼亚海岸灌木丛植被土壤种子库的构成并不代表了地上植被构成,可能是该灌木丛植被演替的先锋植物^[16]。美国南部新英格兰混合落叶林土壤种子库中大多数种子都是草本植物,其次才是乔木^[17]。西班牙南部森林—草地镶嵌地带,森林中总物种达 71~78 种,但只有 12~15 种发现在土壤种子库中^[18]。Assaeed 和 Al-Doss^[19]发现阿拉伯半岛沙地草地土壤种子库构成可分为 4 个类群:灌木、豆科、草本和杂草,总共有 44 种植物,大部分是一年生植物。

Rice^[5]认为土壤种子库构成依赖于以前的植被构成和种子寿命。Wagner 等^[20]在爱沙尼亚半天然草地土壤种子库中发现了 40 种植物,且多数是莎草植物,禾草植物较少。地中海干草地和灌丛林地的持久土壤种子库比暂时土壤种子库含有较多的小种子,而且圆形的种子也较多^[21],Funes 等^[22]对阿根廷温带山地草地的研究也支持了上面的结论,但是 Leishman 和 Westoby^[23]采用同样方法研究了澳大利亚的草地,认为种子大小与其在土壤中存在年限并不存在相关性,甚至有负相关的趋势,新西兰森林地的研究也证实了这种相关性不强^[24]。在高寒地区,随着草地退化,当杂草植物占据了草地优势地位,其土壤种子库规模也逐渐增大,但是大多种子集中于少数产生大量种子的物种^[25]。

土壤种子库的构成另一个研究方向是土壤种子库的分类,分类的目的也是研究土壤种子库的构成。到目前为止,除了 Thompson 等^[26]的分类系统外,还发展了其他近 10 种分类系统^[27],所含土壤种子库的类别从 3 种到 12 种不等。较少组分的分类系统能够得到广泛的应用,而数目较多组分的分类系统受关注较少,因为那需要详细的种群生态学知识掌握和搜集才能完成。Csontos 和 Tamás^[27]对目前发展的 10 种土壤种子库分类系统进行了全面比较和评论,通过大量事实,他们认为 Thompson 等^[26]的分类系统比较容易应用,但是缺陷在于区域的限制,无论如何,一个统一的分类模式很难发展起来。Csontos 和 Tamás^[27]同时指出希望在分类标准中能根据种子大小和幼苗特征进行分类,同时他们根据种子大小将种子分成 8 类。Thompson 等^[28,29]发表了系列研究报告,很大程度认为土壤种子库按种子大小在分类上的可行性。Csontos 和 Tamás^[27]将自己的分类系统与 Thompson 等^[26]的系统进行了比较,发现 2 个分类系统存在生态学上的相关性^[27]。

2 土壤种子库时空格局

2.1 土壤种子库水平分布格局

目前,专门针对土壤种子库空间格局的文献报道不多。Shaukat 和 Siddiqui^[30]对于旱地区耕作地土壤种子库构成物种的空间格局进行研究,采用了方差/均值、Lloyd 平均拥挤度指数、Morisita 聚集度指数和空间自相关 Moran 的 I 系数对所有物种在土壤种子库中的空间格局进行分析,结果表明所有物种中只有野苋菜(*Amaranthus viridis*)是随机分布,其他物种土壤种子库是聚集分布,认为由于地上植被丛生导致母株周围种子聚集。García-Fayos 和 Verdú^[31]发现地中海乳香黄连木(*Pistacia lentiscus*)灌丛下土壤种子库高于开阔地带,并且这种灌木种子随着时间延长在土壤中积累增加,但其萌发能力很快降低,因为这种灌丛形成的是暂时土壤种子库。Olano 等^[32]对温带次生林土壤种子库空间格局进行研究,采用地统计学和空间自相关 Moran 的 I 系数进行数据分析,发现土壤种子库空间聚集的范围是 0~8 m,在这个范围内空间相关。

Peterson 和 Baldwin^[33]采用变异系数(CV)对潮汐地带土壤种子库进行研究,发现潮汐湿地土壤种子库空间变异在 36%~180%,而低洼的小地形下土壤种子库聚集较多。北美沙地植被中灌丛植被土壤种子库变异系数最高,其次是多年生草本植被,一年生植被土壤种子库最少^[34],所有土壤种子库密度空间变异系数数值在 61%~211%,说明沙地植被土壤种子库空间异质性很高。

2.2 种子库数量垂直分布

土壤种子库在土壤中具有明显的垂直分布格局,一般数量和物种构成都集中于表层土壤^[35,36]。普列里高草地土壤种子库 66.5%集中于土层表面 2 cm 范围内^[9]。Willms 和 Quinton^[37]发现可萌发种子绝大多数在土壤表层到 6 cm 范围内,并逐渐减少。Perez 等^[38]也发现,可萌发的种子在 0~5 cm 内多于其他深度。植物种子在时间较长或较稳定的植被土壤种子库中存在随土壤深度的增加一般有 2 种情况,一是在表层,土壤种子数量随深度增加而增加,到一定深度后,则随深度增加而降低,存在深层的种子一般形成持久种子库;另一种则随土壤深度的增加一直降低,这些种子则更多成为暂时土壤种子库^[39,40]。干扰较大的生境中,土壤种子库的垂直分布则出现不同的变化,水淹、翻耕等干扰下种子库一般集中于下层土壤,这与干扰强度相关,另外分布层次也与种子寿命、大小有关,这也是植物种群一种适应对策^[24,41]。Grundy 等^[42]研究表明,3 种田园杂草(*Veronica hederifolia*—常春藤婆婆纳—玄参科,婆婆纳属;*Tripleuro spermum inodorum*—新疆三肋果—菊科,三肋果属;*Veronica arvensis*—直立婆婆纳)种子产量最丰富和最多的植物常春藤婆婆纳幼苗从土壤最深处生长出来;相反,新疆三肋果、直立婆婆纳的植物种子在土壤深度超过 1 cm 就急剧减少。

2.3 土壤种子库数量时间格局

土壤种子库的动态依赖于种子库种子输入和输出^[43]。Harper^[44]将影响土壤种子库动态的因素模型化,并给出了土壤种子库—幼苗—植被—种子雨循环的普遍化模式,这个模式考虑了土壤种子库动态的几乎所有特征,对植被循环的研究具有重要意义^[13,45]。Simpson 等^[1]也给出了一个类似的模型,与 Harper^[44]模型内容基本一致,只不过表述方法有些区别。在土壤种子库季节动态上,最经典的是 Thompson 和 Grime^[46]对温带地区土壤种子库季节模型的工作,后来 Thompson 等^[26]作出一个新的分类系统,并基于新的系统对其土壤种子库动态进行研究。常规的土壤种子库动态应该是一个时间的序列,不同季节、不同年份具有不同的规模和物种组成特征^[47,48]。长期定位研究对于探讨土壤种子库动态具有重要价值,因为土壤种子库的形成不是短时间的生态学过程^[49~51]。

土壤种子库季节动态变化较大的一般在 2 个时期,一个是种子雨散布结束后,另一个是种子萌发季节结束后^[26]。一般生态系统中种子雨散布后种子库达到最大,随后逐渐降低。例如,农田杂草种子库在秋季种子雨散布后很高,而到第 2 年春季种子萌发前可萌发的种子降低很快^[52]。美国宾尼法尼亚州温带落叶林的土壤种子库种子密度和多样性在种子雨补充后的第 2 年降低,可能由于种子在冬季消耗^[53],而在土壤中发生的各种生物学过程都影响种子在土壤中的生存,其中包括真菌、病毒等一些因素^[54]。Gull 和 Weber^[55]对犹他州沙漠盆地中植被土壤种子库研究表明,大部分植物土壤种子库在种子散布后具有最大的种子密度,以后则逐渐减少,而有些地上植被的优势植物则一直具有较高的土壤种子库,季节变化不明显。植物种子一般寻求最大、最佳繁殖后代策略进行世代繁衍,“植物结果和种子散布时间正好调整在最佳种子萌发的季节到来之前”这个假说也说明了植物的最佳繁殖对策理论^[56,57]。

3 影响土壤种子库数量特征及变化的因素

3.1 干扰

土壤种子库对干扰的反应较敏感,放牧和其他农艺措施对该类土壤种子库的影响较大,长期放牧干扰和耕作会导致某些种群的土壤种子库降低甚至消失^[58~60],在一些有利干扰下(施肥等)则增加^[39],特别是在土壤表层^[61]。土壤翻动会导致垂直层次上土壤种子库结构发生变化,有的中层土壤种子库较多,大于表层,有的更深层储藏较多的种子^[17]。西班牙比利牛斯山草地在不同农艺干扰下土壤种子库发生变化,土壤种子库密度较大,在 6 029~54 517 粒/m² 内变动^[62]。草地物种构成和种子密度随着放牧加剧有的增加^[63],有的减少^[64]。草原中蚂蚁对种子库的影响很显著,蚂蚁在很大程度上成为种子的贮存者,另一方面也成为种子萌发的促进者^[65]。

扰动或不稳定性大的植被土壤种子库规模较小,这在沙地植被中表现显著,Yan 等^[66]对中国北方沙地植被土壤种子库进行研究,发现平均土壤种子库密度从稳定的固定沙丘到流动沙丘降低,并且所有土壤层次(0~2, 2~5 和 5~10 cm)变化都是如此,同时土壤种子库与地上植被相似性大小也是稳定的固定沙丘大于不稳定的流动沙丘。规律性变化的环境对土壤种子库种子的萌发是可预知的,这样的土壤种子库时间动态也相对有规律和

稳定^[2,67,68]。干旱地区捕食、降水、温度等因素,以及放牧等随机性的干扰都是导致土壤种子库不稳定的重要因素^[59,69,70]。火烧对表层的土壤种子库密度和可萌发性产生显著影响^[71,72]。

相对而言,气候变化则不如具体的小范围干扰对土壤种子库影响大,例如真菌病原体等^[23]。Schafer 和 Kotanen^[73]发现土壤真菌对土壤种子库丧失的影响和环境湿度关系很紧密。土壤 pH 值、水分及微生物活动等情况参与了种子腐烂变化,对种子缺失产生重要影响,因此高度异质的土壤环境也造成了土壤种子库空间异质性^[74~76]。干扰条件下“植物—种子库”动态的模式化研究可以为保护生物学和植被恢复提供很好的帮助,具有重要参考价值^[77,78]。

3.2 植被的特征

不同植被类型土壤种子数量变幅很大^[79]。Thompson 等^[29]研究表明一年生植被土壤种子库的容量比多年生植被要多。林地土壤种子库的容量普遍都低,Fenner 和 Thompson^[2]总结认为至少存在以下 3 方面的原因,1) 成熟林地生境稳定,对于大部分埋藏于土壤中的长寿命种子,干扰发生的机会很少,同地点干扰很难引起种子的萌动,单纯种子库对策(不包括有效的散布)一般不发生在自然不受管理的林地中,因此得到种子密度不大。2) 林地的遮荫环境对提高种子大小有利,但是这种自身作用降低了环境变动对种子萌发的影响,也就是遮荫的自然选择作用倾向于提高种子大小,降低种子萌发机会。3) 大种子被捕食的机会大,如果很少可能被埋藏,那么也不可能进化生存下来。北美沙地植被中,土壤种子库灌丛植被最高,其次是多年生草本植被,而一年生植被土壤种子库最少^[34]。处于长期退化状态(大于 50 年)的热带雨林土壤种子库是未退化热带雨林的近 2 倍,但是物种数并没有显著的差异,而构成上发生了变化。土壤种子库与植被年限具有很大相关性,Witkowski 等^[80]研究了澳大利亚拔克西木属 2 种植物,它们土壤种子库的密度随植株年龄成指数增加。土壤种子库的时间动态与种子库的年龄结构有很大关系^[5]。

土壤种子库首先是不同时间内植被种子库输入的积累,植被演替不同阶段土壤种子库表现出一些差异。De Villiers 等^[15]对新西兰 15 个湖泊湿地植被土壤种子库进行研究,发现从种子库中萌发幼苗与植被发展历史关系并不显著,但是不同层次湿地沉积物中发现的幼苗则代表了植被历史不同发展阶段。Crawford 和 Young^[16]认为在灌丛植被土壤种子库的物种代表了地上植被的不同演替阶段,而较多是先锋群落记忆。Bossuyt 等^[79]发现海岸沙地植被 5~55 年演替系列在最初演替阶段种子密度和物种数都很低;一些早期演替阶段的种子存在于土壤种子库中,但是数量较少;大部分沙丘典型植物没有形成长期种子库。Mineke 和 Bakker^[81]发现荷兰盐沼地大部分物种都有暂时土壤种子库,大部分物种种子都能漂流聚集到地势高的盐沼地中,当植被发生演替时,前面植物建立的种子库被后面植被建立的种子库代替,但是有几种植物种子库存在于整个演替过程中,成为植被演替的见证。

3.3 地理因素

以前人们认为土壤种子库跟地理纬度或海拔有关,随纬度和海拔的升高而降低,但是后来的研究表明这种关系不适合类型多样性陆地生态系统,应该与植物生物学特性有很大关系^[82]。Fox^[83]统计表明在北极冻原带阿拉斯加山区土壤种子库数量与植物生产力有关,这个关系很可能源于多样性与生产力的关系。阿根廷中部山地草地土壤种子库随海拔变化(1 200 m→2 200 m)物种变化不大,但是种子密度和多样性则降低,长久种子库比例则随海拔升高而降低^[2]。土壤种子库与海拔关系较复杂,不过 Cummins 和 Miller^[84]研究结果表明,苏格兰石楠(*Calluna vulgaris*)在苏格兰的烟水晶山地(Cairngorm Mountains)土壤种子库数量在海拔 300 m 以下是植被种子雨数量的一半,植被种子雨随海拔的变化较大,土壤种子库变化不大,在海拔 800 m 以上土壤种子库大小是植被种子雨的 200 倍。地理纬度对土壤种子的影响一般与地形、海拔植被类型交织作用,但总体上看寒带地区植被土壤种子一般较低,温带和热带地区植被土壤种子库数量较大。

3.4 地形因素

地形复杂造成了土壤种子库在空间分布不均匀,种子低洼地形聚集现象非常突出。地形对土壤种子库萌发能力具有重要影响,新西兰北部稀有植物蛔形兰(*Ascarina lucida*)的种子在山脚下土壤种子库中的种子萌发能力(76%)高于平地上种子库萌发能力(32%)^[85]。Osem 等^[86]报道了地中海一年生草地不同地形下土壤种子库

变化在 2 500~18 000 粒/m²,封育对河床、南、北山坡的草地土壤种子库提高分别是 78%,51%和 18%,但对小山丘顶部土壤种子库没有作用。Yu 等^[87]发现地中海沙地微地形对种子库影响很大,进而影响沙地植被格局。Wilson 和 Witkowski^[88]报道非洲萨旺纳稀树草地大多数伯克苏木土壤种子库中 69%种子是新输入的,且 94%散布在树叶枯草中,埋藏的种子比在表面的种子具有较大的萌发能力,在树下种子密度最大(750 000 粒/hm²)。Chambers^[89]的研究表明,微地形对种群保护和生态恢复具有重要意义,因为微地形比宽阔平坦的地形对种子捕获、保护和形成萌发条件更具有优势。

3.5 土壤种子库研究方法多样造成结果差异

3.5.1 取样数量和大小 同一研究对象,取样方法不同造成的结果各异。通常采用的 3 种取样数量和大小方法是,大数量小样方法、小数量大样方法、大样方内再取小样方的方法,第 3 种方法其实是前 2 种方法的综合,应用比较广泛^[90~92]。Thompson^[93]与 Bigwood 和 Inouye^[94]都推荐大样本小样方的方法。Forcella^[95]在进行种子库可萌发种子的种-面积曲线时发现,土壤表面积超过 200 cm²时新物种出现的机会很少,但是研究土壤种子库时其目的是得到最多物种,还是得到最多种子数量则不能确定。取样大小和数量并没有一定的规律,一般根据小样方多数量原则,尽量使得取样能代表研究结果^[26]。在澳大利亚的一个草场中,多个随机分布的样地中采集样本表面积合并超过 1 000 cm²时,土壤种子库的物种丰富度并没有显著增加^[95]。Benoit 等^[96]在加拿大安大略省的一块野外耕作实验地,定量研究藜(*Chenopodium* sp.)的种子库时需要 60 个样本,样本差异随着样本大小的增加而减少,分别使用了直径为 1.9, 2.7 和 3.3 cm 的土壤钻孔。Forcella^[97]认为判定单一物种的每个样本的土壤最小量应该是 100 g。目前报道的文献中土芯取样数量一般在 5~20。

3.5.2 取样时间 土壤种子库研究中取样时间是一个主要问题,取样时间段不同,所得结果代表的内容和意义也不同,一般根据研究目的和土壤种子库类型来选择取样时间^[2]。Carol 和 Jerry^[98]认为在许多研究中,土壤取样很可能包含短暂种子库和持久种子库的综合,或是仅仅只含有短暂种子库。在考察土壤种子库动态时候大部分取样选择在考察对象植被种子雨散布结束后(温带一般是秋季末期)和种子在开始萌发前(春季或冬季末期)^[52]。

3.5.3 土壤种子库种子的鉴定方法差异 鉴定方法不同,得到种子库数据差别很大。分析土壤种子库规模和组分的方法一般有 2 个,一是直接从土壤中分离出种子来,然后记数;二是采用直接萌发方法,计数和鉴定幼苗^[99~101]。文献统计结果是,大约 90%关于土壤种子库的工作采用萌发法^[26],大多数研究是将土样直接置于花盆或培养盘中直接进行萌发试验^[11,15,102~105]。Wolters 和 Bakker^[106]采用了先萌发,后干旱,再浇水,最后镜检,用探针查找活的种子,最后新找到物种占总数的 1%~3%。Hammerstrom 和 Kenworthy^[107]认为从土壤种子库中分析出小种子植物十分困难,为此他们发展了采用硅溶胶分离的方法来分离小种子,他们的方法可以分离出 78%~100%的小种子。比较起来,萌发法和筛选分离法都有缺点,目前还没有更好的方法被提出。

直接萌发法存在较大争议,特别是在萌发时间长度上。Hartzler 和 Smidt^[108]并不乐观的认为萌发法很有效,并指出温室萌发方法一般能估计出 60%以上的种子库,原因是温室萌发方法不能区别那些休眠的种子,他们建议采用冷冻解除休眠、干旱后再萌发,或者采用萌发后土壤样品再分析等方法补充,绝大多数种子都被分离出来。Kinloch 和 Friedel^[59]指出,尽管萌发法被广泛应用,但是萌发法不可能将所有植物都鉴定出,鉴定到属也能说明问题^[11]。

现有的研究更侧重于种子库直接分离和萌发法相结合,Rahman 等^[52]发现萌发法与直接分离法产生的结果相关性很显著。Ishikawa-Goto 和 Tsuyuzaki^[100]采用 K₂CO₃ 萃取和萌发法结合,并对 2 种方法进行评估,结果表明,K₂CO₃ 萃取的种子数量和物种数多于萌发法的结果,但是萃取出的种子大多不萌发,而且可萃取的种子范围较小,建议采用 2 种方法结合来分析种子库,单一的方法可能会产生遗漏。Brown^[109]采用盐溶液进行土壤种子库分离,同时采用温室对土样进行萌发(5 个月),结果物理分离出种子密度是 125 000 粒/m²,萌发法得到 3 800 粒/m²;2 种方法的种子构成区别较大;物理分离出 102 种植物,萌发法得到植物 60 种。从这个案例中不难发现,即使是同时采用 2 种方法进行研究也不可能得到完全的土壤种子库结果,并且该研究中一个很明显的问题是萌发法时间过于短,并且没有进行其他处理。

4 小结

土壤种子库规模构成特征不仅与地理区域、植被类型、地形特征紧密相连,而且与构成该地区的植被自身繁殖模式有重要关系。有关土壤种子库的研究在很大部分都集中于探明种子库物种构成、规模等内容上。从文献总结来看,以后的研究还应集中于所研究植被的土壤种子库规模探查上,明确种子库物种规模和构成,对植被演替、发展及植被管理有重要指导意义。研究中应该充分考虑影响土壤种子库的各种因素,因为它们干扰着种子库存在状态和输入、输出特征,造成研究结果差异较大。

参考文献:

- [1] Simpson R L, Lerck M A, Parker V T. Seed banks: General concepts and methodological issues[A]. Ecology of Soil Seed Banks[M]. New York: Academic Press, 1989. 3-8.
- [2] Fenner M, Thompson K. The Ecology of Seeds[M]. UK: Cambridge University Press, 2005.
- [3] Roschewitz I, Gabriel D, Tschardt T, *et al.* The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming[J]. Journal of Applied Ecology, 2005,42:873-882.
- [4] Silvertown J W. Introduction to Plant Population Ecology[M]. New York: Longman Group Limited, 1982.
- [5] Rice K. Impacts of seed banks on grassland community structure and population dynamics[A]. Ecology of Soil Seed Banks[M]. New York: Academic Press, 1989. 211-230.
- [6] Parker V T, Kelly V R. Seed banks in California chaparral and other Mediterranean climate shrublands[A]. Ecology of Soil Seed Banks[M]. New York: Academic Press, 1989. 231-255.
- [7] Benvenuti S, Falorni C, Simonelli G, *et al.* Weed seedbank evaluation and relative emergence dynamics in three perennial medicinal crops of organic farming systems[J]. Italian Journal of Agronomy, 2001,5:29-37.
- [8] Symonides E. Seed bank in old-field successional ecosystems[J]. Ekologia Polska, 1986,34:3-29.
- [9] Johnson R G, Anderson R C. The seed bank of a tallgrass prairie in Illinois[J]. American Midland Naturalist, 1986, 115(1): 123-130.
- [10] Leckie S, Vellend M, Bell G, *et al.* The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest[J]. Canadian Journal of Botany, 2000,78:181-192.
- [11] Mengistu T, Teketay D, Hulthen H, *et al.* The role of enclosures in the recovery of woody vegetation in degraded dryland hillsides of central and northern Ethiopia[J]. Journal of Arid Environments, 2005,60:259-281.
- [12] McGraw J B, Vavrek M C. The role of buried viable seeds in Arctic and alpine plant communities[A]. Ecology of Soil Seed Banks[M]. New York: Academic Press, 1989. 91-106.
- [13] Baker H G. Some aspects of the natural history of seed banks[A]. Ecology of Soil Seed Banks[M]. New York: Academic Press, 1989. 9-21.
- [14] Kalamees R, Zobel M. Soil seed bank composition in different successional stages of a species rich wooded meadow in Laelatu, western Estonia[J]. Acta Oecologica, 1998,19(2):175-180.
- [15] De Villiers A J, Van Rooyen M W, Theron G K. Similarity between the soil seed bank and the standing vegetation in the Strandveld Succulent Karoo, South Africa[J]. Land Degradation & Development, 2003,14:527-540.
- [16] Crawford E R, Young D R. Spatial/temporal variations in shrub thicket soil seed banks on an Atlantic coast Barrier Island[J]. American Journal of Botany, 1998,85(12):1739-1744.
- [17] Ashton P M S, Harris P G, Thadani R. Soil seed bank dynamics in relation to topographic position of a mixed-deciduous forest in southern New England, USA[J]. Forest Ecology and Management, 1998,111:15-22.
- [18] Díaz-Villa M D, Marañón T, Arroyo J, *et al.* Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain[J]. Journal of Vegetation Science, 2003,14:701-709.
- [19] Assaeed A M, Al-Doss A A. Siuk seed bank of a desert range site infested with *Rhazya stricta* in Raudhat al-Khafsm, Saudi Arabia[J]. Arid Land Research and Management, 2002,16:83-95.
- [20] Wagner M, Poschod P, Setchfield R P. Soil seed bank in managed and abandoned semi-natural meadows in Soomaa National Park, Estonia[J]. Annales Botanici Fennici, 2003,40:87-100.

- [21] Peco B, Traba J, Levassor C, *et al.* Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands[J]. *Seed Science Research*, 2003,13:87-95.
- [22] Funes G, Basconcelo S, Díaz S, *et al.* Seed bank dynamics in tall-tussock grasslands along an altitudinal gradient[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2003,14:253-260.
- [23] Leishman M R, Westoby M. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way in Britain[J]. *Functional Ecology*, 1998,12:480-485.
- [24] Moles A T, Hodson D W, Webb C J. Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora[J]. *Oikos*, 2000,89:541-545.
- [25] 尚占环. 江河源区退化高寒草地土壤种子库及其植被更新[D]. 兰州:甘肃农业大学博士学位论文,2006.
- [26] Thompson K, Bakker J P, Bekker R M. The soil banks of North West Europe[A]. *Methodology, Density and Longevity*[M]. London: Cambridge University Press, 1997.
- [27] Csontos P, Tamás J. Comparisons of soil seed bank classification systems[J]. *Seed Science Research*, 2003,13:101-111.
- [28] Thompson K, Band S R, Hodgson J G. Seedsize and shape predict persistence in soil[J]. *Functional Ecology*, 1993, 7:236-241.
- [29] Thompson K, Bakker J P, Bekker R M, *et al.* Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora[J]. *Journal of Ecology*, 1998,86:163-169.
- [30] Shaukat S S, Siddiqui I A. Spatial pattern analysis of seeds of an arable soil seed bank and its relationship with above-ground vegetation in an arid region[J]. *Journal of Arid Environments*, 2004,57:311-327.
- [31] García-Fayos P, Verdú M. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub; *Pistacia lentiscus* L. [J]. *Acta Oecologica*, 1998,19(4):357-366.
- [32] Olano J M, Caballero I, Laskurain N A, *et al.* Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2002,13(6):775-784.
- [33] Peterson J E, Baldwin A H. Seedling emergence from seed banks of tidal freshwater wetlands; Response to inundation and sedimentation[J]. *Aquatic Botany*, 2004,78:243-254.
- [34] Guo Q F, Rundel P W, Goodall D W. Structure of desert seed banks; Comparisons across four North American desert sites[J]. *Journal of Arid Environments*, 1999,42:1-14.
- [35] Gonzalez-Andujar J L. A matrix model for the population dynamics and vertical distribution of weed seedbanks[J]. *Ecological Modelling*, 1997,97:117-120.
- [36] Boudell J A, Link S O, Johansen J R. Effect of soil microtopography on seed bank distribution in the shrub-steppe[J]. *Western North American Naturalist*, 2002,62:14-24.
- [37] Willms W D, Quinton D A. Grazing effects on germinable seeds on the fescue prairie[J]. *Journal of Range Management*, 1995,48:423-430.
- [38] Perez C J, Waller S S, Moser L E, *et al.* Seed bank characteristics of a Nebraska sandhills prairie[J]. *Journal of Range Management*, 1998,51:55-62.
- [39] Akinola M O, Thompson K, Buckland S M. Soil seed bank of an upland calcareous grassland after 6 years of climate and management manipulations[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1998,35:544-552.
- [40] Conn J S. Weed seed bank by tillage intensity for barley in Alaska[J]. *Soil & Tillage Research*, 2006, 90: 156-161.
- [41] Norbert H, Annette O. Assessing soil seed bank persistence in flood-meadows; The search for reliable traits[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004,15:93-100.
- [42] Grundy A C, Mead A, Burston S. Modelling the emergence response of weed seeds to burial depth; Interactions with seed density, weight and shape[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2003,40(4):757-770.
- [43] Parker V T, Simpson R L, Leck M A. Pattern and process in the dynamics of seed banks[A]. *Ecology of Soil Seed Banks*[M]. New York: Academic Press, 1989. 367-384.
- [44] Harper J L. *Population Biology of Plants*[M]. London: Academic Press, 1977. 61-83.
- [45] Mistro D C, Rodrigues L A D, Schmid A B. A mathematical model for dispersal of an annual plant population with a seed

- bank[J]. *Ecological Modelling*, 2005,188:52-61.
- [46] Thompson K, Grime J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats[J]. *Journal of Ecology*, 1979,67:893-921.
- [47] Marone L, Rossi B E, Horno M E. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert[J]. *Plant Ecology*, 1998,137:143-150.
- [48] Nathan R, Safriel U N, Noy-Meir I, *et al.* Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from Pius Halepensis trees[J]. *Ecology*, 2000,81(8):2156-2169.
- [49] Tørresen K S, Skuterud R, Tandsaether H J, *et al.* Long-term experiments with reduced tillage in spring cereals I. Effects on weed flora, weed seedbank and rain yield[J]. *Crop Protection*, 2003,22:185-200.
- [50] Moonen A C, Bärberi P. Size and composition of the weed seedbank after 7 years of different over-crop-maize management systems[J]. *Weed Research*, 2004,44:163-177.
- [51] Mason T J, French K, Russell K G. Moderate impacts of plant invasion and management regimes in coastal hind dune seed banks[J]. *Biological Conservation*, 2007,134:428-439.
- [52] Rahman A, James T K, Mellsop J M, *et al.* Weed seedbank dynamics in maize under different herbicide regimes[J]. *New Zealand Plant Protection*, 2001,54:168-173.
- [53] Hyatt L A, Casper B B. Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest[J]. *Journal of Ecology*, 2000,88:516-527.
- [54] Leishman M R, Masters G J, Clarke I P, *et al.* Seed bank dynamics: The role of fungal pathogens and climate change[J]. *Functional Ecology*, 2000,14:293-299.
- [55] Gull B, Weber D J. Seed bank dynamics in a Great Basin salt playa[J]. *Journal of Arid Environments*, 2001,49:785-794.
- [56] Primack R B. Relationship among flowers, fruits, and seeds[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1987,18:409-430.
- [57] 曹敏. 热带季节雨林更新动态研究[D]. 昆明: 云南大学博士学位论文, 2001.
- [58] Oswald A, Ransom J K. Striga control and improved farm productivity using crop rotation[J]. *Crop Protection*, 2001,20:113-120.
- [59] Kinloch J E, Friedel M H. Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 1: Seed bank and vegetation dynamics[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005,60:133-161.
- [60] Pekrum C, Lane P W, Lutman P J W. Modelling seedbank dynamics of volunteer oilseed rape (*Brassica napus*) [J]. *Agricultural Systems*, 2005,84:1-20.
- [61] Feldman S R, Alzugaray C, Torres P S, *et al.* The effect of different tillage systems on the composition of the seedbank[J]. *Weed Research*, 1997,37:71-76.
- [62] Reiné R, Chocarro C, Fillat F. Soil seed bank and management regimes of semi-natural mountain meadow communities[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2004,104:567-575.
- [63] McDonald A W, Bakker J P, Vegelin K. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flooded-meadows[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1996,7:156-164.
- [64] Russi L, Cocks P S, Roberts E H. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1992,29:763-771.
- [65] Dauber J, Rommeler A, Wolters V. The ant *Lasius flavus* alters the viable seed bank in pastures[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2006,42:157-163.
- [66] Yan Q L, Liu Z M, Zhu J J, *et al.* Structure, pattern and mechanisms of formation of seed banks in sand dune systems in northeastern Inner Mongolia, China[J]. *Plant and Soil*, 2005,277:175-184.
- [67] Vleeshouwers L M, Kropff M. Modelling field emergence patterns in arable weeds[J]. *New Phytologist*, 2000,148:445-457.
- [68] Florentin S K, Westbrooke M E, Gosney K, *et al.* The arid land invasive weed *Nicotiana glauca* R. Graham(Solanaceae): Population and soil seed bank dynamics, seed germination patterns and seedling response to flood and drought[J]. *Journal of Arid Environments*, 2006,66:218-230.

- [69] 白文娟, 焦菊英, 张振国. 黄土丘陵沟壑区退耕地土壤种子库与地上植被的关系[J]. 草业学报, 2007, 16(6): 30-38.
- [70] Hérault B, Hiernaux P. Soil seed bank and vegetation dynamics in Sahelian fallows: The impact of past cropping and current grazing treatments[J]. Journal of Tropical Ecology, 2004, 20: 683-691.
- [71] Urretavizcaya M F, Defossé G E. Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of southern Patagonia, Argentina[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 187: 361-372.
- [72] Esposito A, Strumia S, Caporaso S, et al. The effect of fire intensity on soil seed bank in Mediterranean macchia[J]. Forest Ecology and Management, 2006, 207-234.
- [73] Schafer M, Kotanen P M. The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi[J]. Acta Oecologica, 2003, 24: 255-263.
- [74] 徐海量, 李吉玫, 叶茂, 等. 塔里木河下游不同地下水埋深下的土壤种子库特征[J]. 草业学报, 2008, 17(3): 111-118.
- [75] White E, Tucker N, Meyers N, et al. Seed dispersal to revegetated isolated rainforest patches in North Queensland[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 192: 409-426.
- [76] Manzano P, Malo J E, Peco B. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds[J]. Seed Science Research, 2005, 15: 21-28.
- [77] Colbach N, Dürr C, Gruber S, et al. Modelling the seed bank evolution and emergence of oilseed rape volunteers for managing co-existence of GM and non-GM varieties[J]. European Journal of Agronomy, 2008, 28: 19-32.
- [78] Mistro D C, Rodrigues L A D, Schmid A B. A mathematical model for dispersal of an annual plant population with a seed bank[J]. Ecological Modelling, 2005, 188: 52-61.
- [79] Bossuyt B, Butaye J, Honnay O. Seed bank composition of open and overgrown calcareous grassland soils—a case study from Southern Belgium[J]. Journal of Environmental Management, 2006, 79: 364-371.
- [80] Witkowski E T F, Lamont B B, Connell S J. Seed bank dynamics of three co-occurring banksias in South Coastal Western Australia: The role of plant age, cockatoos, senescence and interfere establishment[J]. Australian Journal of Botany, 1991, 39(4): 385-397.
- [81] Mineke W, Bakker J P. Soil seed bank and driftline composition along a successional gradient on a temperate salt marsh[J]. Applied Vegetation Science, 2002, 5: 55-62.
- [82] Cavieres L A, Arroyo M T K. Persistent soil seed banks in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): Experimental detection of variation along an altitudinal gradient in the Andes of central Chile(33° S) [J]. Journal of Ecology, 2001, 89(1): 31-38.
- [83] Fox J F. Germinable seed banks of interior Alaskan USA tundra[J]. Arctic and Alpine Research, 1983, 15: 405-412.
- [84] Cummins R P, Miller G R. Altitudinal gradients in seed dynamics of *Calluna vulgaris* in eastern Scotland[J]. Journal of Vegetation Science, 2002, 13: 859-866.
- [85] Martin T J, Ogden J. The seed ecology of *Ascarina lucida*: A rare New Zealand tree adapted to disturbance[J]. New Zealand Journal of Botany, 2002, 40: 397-404.
- [86] Osem Y, Perevolotsky A, Kigel J. Size traits and site conditions determine changes in seed bank structure caused by grazing exclusion in semiarid annual plant communities[J]. Ecography, 2006, 29: 11-20.
- [87] Yu S, Bell D, Stenberg M, et al. The effect of microhabitats on vegetation and its relationships with seedlings and soil bank in a Mediterranean coastal sand dune community[J]. Journal of Agronomy, 2008, 72: 2040-2053.
- [88] Wilson B G, Witkowski E T F. Seed banks, bark thickness and change in age and size structure (1978—1999) of the African savanna tree, *Burkea Africana*[J]. Plant Ecology, 2003, 167(1): 151-162.
- [89] Chambers J C. Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems: Impactions for restoration[J]. Ecological Applications, 2000, 10(5): 1400-1413.
- [90] Adams V M, Marsh D M, Knox J S. Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb[J]. Biological Conservation, 2005, 124: 425-436.
- [91] Page M J, Baxter G S, Lisle A T. Evaluating the adequacy of sampling germinable soil seed banks in semi-arid systems[J]. Journal of Arid Environments, 2006, 64: 323-341.

- [92] Mason T J, French K, Russell K G. Moderate impacts of plant invasion and management regimes in coastal hind dune seed banks[J]. *Biological Conservation*, 2007,134:428-439.
- [93] Thompson K. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland[J]. *The Journal of Ecology*, 1986,74:733-738.
- [94] Bigwood D W, Inouye D W. Spatial pattern analysis of seed banks: Animal proved method and optimized sampling[J]. *Ecology*, 1988,69(2):497-507.
- [95] Forcella F. A species-area curve for buried viable seeds[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1984,35:645-652.
- [96] Benoit D L, Kenkel N C, Cavers P B. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1989,67:2833-2840.
- [97] Forcella F. Prediction of weed seedling densities from buried seed reserves[J]. *Weed Research*, 1992,32:29-38.
- [98] Carol C B, Jerry M B. *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*[M]. San Diego: Academic Press,1998. 133-179.
- [99] Boedeltje G, ter Heerdt G N J, Bakker J P. Applying the seedling-emergence method under waterlogged conditions to detect the seed bank of aquatic plants in submerged sediments[J]. *Aquatic Botany*, 2002,72:121-128.
- [100] Ishikawa-Goto M, Tsuyuzaki S. Methods of estimating seed banks with reference to long-term seed burial[J]. *Journal of Plant Research*, 2004,117:245-248.
- [101] Cherry J A, Gough L. Temporary floating island formation maintains wetland plant species richness: The role of the seed bank[J]. *Aquatic Botany*, 2006,85:29-36.
- [102] Brock M A, Rogers K H. The regeneration potential of the seed bank of an ephemeral floodplain in South African[J]. *Aquatic Botany*, 1998,61:123-135.
- [103] Mamedea M de A, de Araújo F S. Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil[J]. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72: 458-470.
- [104] Amiaud B, Touzard B. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France[J]. *Flora*, 2004,199:25-35.
- [105] Liu G H, Zhou J, Li W, *et al.* The seed bank in a subtropical freshwater marsh: Implications for wetland restoration[J]. *Aquatic Botany*, 2005,81:1-11.
- [106] Wolters M, Bakker J P. Soil seed bank and driftline composition along a successional gradient on a temperate salt marsh[J]. *Applied Vegetation Science*, 2002,5:55-62.
- [107] Hammerstrom K K, Kenworthy W J. A new method for estimation of *Halophila decipiens* Ostenfeld seed banks using density separation[J]. *Aquatic Botany*, 2003,76:79-86.
- [108] Hartzler R G, Smidt T B. Utilizing potential weed pressures to improve efficiency of weed management programs[J]. *Competitive Grant Report (Leopold Center Progress Reports-USA)*, 1993,2:37-40.
- [109] Brown D. Estimating the composition of a forest seed bank: A comparison of the seed extraction and seedling emergence methods[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1992,70:1603-1612.

Review of soil seed bank studies: Size, pattern and impacting factors

SHANG Zhan-huan, REN Guo-hua, LONG Rui-jun

(International Centre for Tibetan Plateau Ecosystem Management, College of Pastoral Agriculture
Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China)

Abstract: In our study to understand soil seed bank mechanisms we investigated several topics such as species diversity, seed number and their spatio-temporal pattern. All these are important for understanding soil seed bank mechanisms in vegetation ecology. A knowledge of soil seed banks can help with the planning to optimize inputs for vegetation regeneration source and nutrition. All of these factors influenced soil seed bank form, disturbed soil seed bank state, and inputs/outputs. In the study of factors influencing soil seed banks, research methods are an important factor that can affect the result, so we should refer to former experiments to develop good, objective methods to obtain reliable results. In the future, studies of soil seed banks should focus on soil seed bank capacity and composition, as these are important guides to vegetation succession, development and management.

Key words: soil seed bank; species composition; number characteristics; research methods