土壤种子库的研究进展及若干研究热点

于顺利 蒋高明

(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘 要 土壤种子库是指存在于表层土壤(包括凋落物)中的有生命的种子。土壤种子库的研究已是植物生态学研究不可缺少的一部分, 现已成为植物种群生态学中比较活跃的领域。土壤种子库时期是植物种群生活史的一个重要阶段, 有人称之为潜种群阶段。土壤种子库对一年生植物来说尤其重要。土壤种子库简单地可分为瞬时土壤种子库和长久土壤种子库, 即使给予理想的萌发条件如季节、温度、湿度等, 土壤种子库中也仍有部分种子保持休眠状态, 休眠的种子组成了土壤长久种子库的成分。时空异质性是土壤种子库的基本特性之一, 不仅不同植被类型的土壤种子库具有不同的组成、大小和多样性, 而且微环境也影响土壤种子库的分布格局。由于萌发、捕食和衰老等原因, 土壤种子库具有季节动态, 一般在旧种子萌发之后, 新种子散布之前达到最低点。在高等植物占据的大多数生境中, 以休眠繁殖体形式存在的个体远远超过地上植株的数量; 土壤种子库、幼苗库和成年植被相互联系相互影响。由于各种原因如群落类型的差异、群落的演替阶段、取样的时间等, 地上植被和土壤种子库之间关系大体上可分为两种情况, 即相似性和差异性; 研究土壤种子库的方法通常有萌发法和物理分离法。土壤种子库能部分反应群落的历史, 对退化生态系统的恢复起着重要的作用。目前土壤种子库的主要研究热点问题可分为以下几个方面: 1) 土壤种子库的研究方法, 2) 土壤种子库的分类问题, 3) 土壤种子库分布的时空格局, 4) 地上植被和土壤种子库的关系, 5) 土壤种子库的动态等。

关键词 土壤种子库 瞬时土壤种子库 长久土壤种子库 时空异质性 季节动态 植被恢复

THE RESEARCH DEVELOPMENT OF SOIL SEED BANK AND SEVERAL HOT TOPICS

YU Shun-Li and JIANG Gao-Ming

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract All viable seeds present on or in the soil or associated litter constitute the soil seed bank. Seed bank input is determined by the seed rain. Seed rain comes from seed dispersion from mother plants and also from secondary dispersion. Seed losses result from germination, animal predation, deep burial, redispersal, natural senescence and death caused by pathogens and some animals. Seeds in the soil display horizontal and vertical dispersion, reflecting initial dispersal onto the soil and subsequent movement. Investigation of the seed and spore bank has become a recognized and indispensable part of plant ecology now and has been an active research area. The soil seed bank is one of the life history stages of plant populations, which is called subpopulation stage. Some soil seed bank classification methods had been provided by scientists, but simply the soil seed bank can be classified into the transient soil seed bank, with seeds that germinate within a year of initial dispersal, and the permanent soil seed bank, with seeds that remain in the soil more than one year. Even given ideal germination conditions such as season, temperature and moisture, some seeds in the soil still remain dormant; these comprise the persistent soil seed bank. Temporal and spatial heterogeneity is the basic characteristic of the soil seed bank. Not only are the floristic composition, size and diversity of the soil seed bank different in different plant communities, but microsites or microhabitats greatly affect the distribution patterns of the soil seed bank. The number of reproductive individuals existing in a dormant state is significantly greater than that of aboveground individuals in most habitats dominated by higher plants. Because of reasons such as germination, predation and decay, soil seed banks have seasonal dynamics. The soil seed bank, seedling bank and adult vegetation can interconnect and interact with each other. The relationship between soil seed banks and their aboveground vegetation is similar or dissimilar because of different plant community types, different succession stages and different sampling time. Germination in the greenhouse and physical separation methods were used to research the soil seed bank. The soil seed bank can partly reflect the history of communities, and plays an important role in the restoration of degraded ecosystems.

The main hot topics about soil seed bank research are summed up as following: 1) the research methods about soil seed banks; 2) the classification of soil seed banks; 3) the temporal and spatial distribution patterns of soil seed banks; 4) the relationships between aboveground vegetation and soil seed bank; 5) the dynamics of soil seed banks.

Key words Soil seed bank, Persistent soil seed bank, Transient soil seed bank, Temporal and spatial heterogeneity, Seasonal dynamics, Vegetation restoration

土壤种子库是指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部存活种子的总和 (Simpson, 1989)。在土壤中并不是所有的种子都能萌发, 有些种子被捕食者或分解者破坏, 另外一些由于自然的原因而丧失生命力, 比如由于自然衰老等原因而丧失萌发能力。土壤种子库时期是植物种群生活史的一个阶段, Harper (1977) 把它称为潜种群阶段。土壤种子库动态的研究对于种群生态对策、物种进化等方面问题的解决具有重要的学术价值; 在高等植物占据的大多数生境中, 以休眠繁殖体形式存在的个体远远超过地上植株的数量 (班勇, 1995), 对土壤种子库的组成、数量及分布的研究, 具有重要的理论和实践意义。首先可以揭示种群和群落动态, 土壤种子库的时空格局对退化生态系统的恢复和未来植被的构成至关重要, 土壤种子库是潜在的植物种群或群落, 研究它有助于对植被更新的了解。作为一个种群或群落类型要在自然界长期存在下去, 其繁殖更新是关键。因此土壤种子库是植被天然更新的物质基础 (Moles & Drake, 1999); 土壤种子库的研究是生物多样性研究中不可缺少的一部分, 土壤种子库中的长命种子具有重要的遗传学意义, 种子库被认为是植物种群基因多样性的潜在提供者 (Harper, 1977), 所以土壤种子库在维持种群和群落的生态多样性和遗传多样性方面具有重要意义。其次, 从实践上来说, 在生长季刚开始的时候, 了解种子库的组成和多度可以帮助我们预测牧场的生产量、生产质量及承载量 (Russi *et al.*, 1992)。研究土壤种子库的组成、动态以及它在植被恢复和演替中的作用, 确实有助于对农田、森林和自然保护区的管理, 可以帮助人类在环境治理方面作出合理的决策和措施。

Darwin (1859) 可能是研究土壤种子库的第一位学者, 在《物种起源》一书中他曾描述了一个湖底泥土中种子的存在情况。在土壤种子库方面, 对农田杂草种子库的研究是最早受到重视的研究之一, 例如 Brenchley 在 1918 年对农田杂草种子库的研究 (Grime, 1989)。此后各种群落或生态系统的土壤种子库研究逐渐开展起来, 如对农田杂草 (Brenchley & Warrington, 1930; Champness & Morris, 1948)、草原

(Chippindale & Milton, 1934; Schenkeveld & Verkaar, 1984; Thompson, 1986)、荒漠 (Henderson *et al.*, 1988; Guo *et al.*, 1998)、沼泽 (Leck & Graveline, 1979)、森林 (Frank & Safford, 1970; Nakagoshi, 1985) 等的研究。在植物种群生态学研究土壤中土壤种子库问题一直受到广泛关注, 国外近 20 年来, 土壤种子库的研究一直是植物种群生态学中比较活跃的领域。土壤种子库的调查已成为植物生态学研究不可缺少的一部分, 大量文献不断涌出 (Grime, 1989)。

概括地说, 目前土壤种子库的主要研究热点问题可分为以下几个方面: 1) 土壤种子库的研究方法, 2) 土壤种子库的分类问题, 3) 土壤种子库分布的时空格局, 4) 地上植被和土壤种子库的关系, 5) 土壤种子库的动态。

1 土壤种子库的研究方法

1.1 土壤样品的取样方法

由于种子在土壤中的分布是极不均匀的, 因此减少取样的随机误差, 提高取样的精确性, 是研究土壤种子库的首要问题, 到目前为止, 经常采用的有 3 种办法, 即 1) 大量数的小样方法, 2) 小数量的大样方法, 3) 大单位内子样方再分亚单位小样方法 (安树青等, 1996)。通过对这 3 种方法的实验对比发现, 大量数的小样方法具有较高的可靠性 (Bigwood, 1988)。

1.2 土壤种子库物种组成的鉴定方法

当土壤样品被采集后, 为了明确土壤种子库的物种组成和密度, 有两种技术方法可被采用, 即: 物理分离法 (或称直接统计法) 和幼苗萌发法 (Grime, 1989)。物理分离法是应用物理方法如水漂洗、筛子筛选 (Harper, 1977; 彭军等, 2000) 以及在解剖镜 (或显微镜) 下观察并分离等方法 (Nakagoshi, 1985), 先把种子从土壤中挑选出来, 通过鉴定和统计种子的数量来决定土壤中种子的物种组成和数量。本方法需要鉴定种子的活力, 通常用下列 3 种方法来鉴定种子的活力, 即四唑 (Tetrazolium) 染色法、直接检验胚法 (具有汁液、油性及新鲜的胚的种子被认为是存活的种子) (Paker & Venable, 1996) 和种子萌发

实验法。幼苗萌发法就是把土壤样品放在合适的条件下进行萌发,通过鉴定幼苗来判断种子库组成,通过统计幼苗出现的数目来估测种子总数的方法(Thompson & Grime, 1979; 熊利民等, 1992; 王刚等, 1995; 杨允菲等, 1995)。应用幼苗萌发法来测定种子库的大小,对有些群落来说可能大大低估活性种子的丰富度(Grime, 1989),因为萌发条件很少能够同时满足所有种子的萌发要求。种子萌发对光、振荡的温度、氧气的利用、土壤质地及其它一些因子都很敏感。况且即使在合适的萌发条件下,也有一些种子处于休眠状态,暂时不能萌发(Thomas, 1993),另外萌发法耗时也太长(Grime, 1989)。比较起来,直接计数法可以克服萌发法的一些缺点,较为省时,但也不省力。另外它要求对种子的鉴定要准确,最好能采集地上植被及其邻近生境植物的成熟种子作为鉴定标本,并参考相应的种子图鉴。

2 土壤种子库研究相关的几个假说

通过对一些群落或生态系统的土壤种子库的研究和总结后,有人提出了以下几个假说:1) 双面下注假说(Bet-hedging hypothesis),其基本思想如下:即使给予理想的萌发条件如适当的季节、温度、湿度和种子埋藏深度等,有些种子仍然保持休眠状态,等到来年或以后若干年萌发。这被认为是植物对于环境不确定性的一种进化适应(Thomas, 1993)。例如对沙漠一年生植物来说,其部分种子可以通过休眠来渡过不利环境,种子分散在几年内萌发可增加其基因型保存的几率(Thomas, 1993)。本假说已得到一些实验的证实,如对英国的草地生态系统(Thompson & Grime, 1979)、地中海牧场生态系统(Ortega *et al.*, 1997)、阿根廷中部的稀疏灌丛草地(Mayor *et al.*, 1999)、北美洲沙漠的一年生植物(Paker & Venable, 1996)等的研究都发现土壤中具有长久种子库(Permanent soil seed bank)。2) 种子质量(或大小)与种子休眠假说,其内容如下:大质量(或大体积)的种子在土壤中较少休眠,而小种子具有较高的休眠率(Rees, 1993; Thompson *et al.*, 1993)。Rees (1996)总结认为,被风和动物散布的植物种子,其质量(或大小)与种子的休眠呈否定关系,而无媒介帮助散布的植物种子,其质量(或大小)与种子休眠无关。关于本假说现在有争论,有人认为种子大小与种子休眠无明显的关系(Leishman & Westoby, 1998),也有实验证明这种关系存在(Paker & Venable, 1996),产生这种格局的原因可能是生态系统或群落类型的差

异,因此在这方面还需要进行大量的工作。3) 不同散布方式的植物与其种子休眠假说,具有有效空间散布的物种(如风散布和动物散布)具有较小比率的种子休眠,没有有效空间散布的物种具有较大比率的种子休眠(Rees, 1993);也就是说,空间散布强的种子,其时间散布(休眠)弱,空间散布弱的种子,其时间散布就强。例如散布不理想的植物种子需在土壤中生存足够长的时间来连接同一地点连续干扰所造成的时间空隙,有些植物种子的长久性至今还不清楚,但樱桃(*Prunus pensylvanica*)的种子在土壤中可存活 60 ~ 100 年(Marks, 1974)。截至目前为止,在这方面所做的工作还不够多,需要大量工作来进行验证。4) 植物本身个体寿命与其种子休眠假说,即个体寿命长的植物(如多年生植物)具有较少的休眠种子,寿命短的植物(如一年生植物)具有较多的种子休眠(Rees, 1993)。本假说得到部分验证,对一部分种群来说的确如此,例如,一些沙漠多年生植物通过延长寿命以渡过不利环境,而不是靠土壤种子库(Kemp, 1989),当然这方面的工作做的还较少,需要进一步开展。

3 土壤种子库的几种分类方法

关于土壤种子库的分类问题,倍受关注。根据种子在土壤中存留时间的长短,陆续出现了如下几种分类方法。

简单地说,土壤种子库通常分为两种类型,即瞬时土壤种子库(Transient soil seed banks)和长久土壤种子库(Permanent soil seed banks or persistent soil seed banks)(Thompson & Grime, 1979)。瞬时土壤种子库是指种子在土壤中存活不超过一年,而长久土壤种子库是指种子在土壤中休眠期至少一年。种子库中的长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(Grime, 1989)。详细地说,土壤种子库可分为 4 种类型,即 I 在干旱和被干扰的生境能很快就萌发的一年生和多年生禾草种子库,II 在早春时节,移植植被间隙的一年生和多年生草本植物种子库,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 具有大量的一年生、多年生草本植物和灌丛种子的长久种子库,前两种为瞬时土壤种子库(Thompson & Grime, 1979)。Thompson 在 1992 年又将瞬时土壤种子库描述为以下两种类型,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),在寒温带气候条件下,随着冬天的结束而萌发、具较大种子的宽叶草本植物,如猪殃殃(*Galium aparine*)、独活(*Heracleum sphondylium*)等就是典型的这种类型。

Nakagoshi (1985) 通过研究日本温带森林群落的土壤种子库,将植物种群的土壤种子库归纳为 3 种类型:1) 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) 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) 全年保持着基本恒定的种子数量的土壤种子库。

Garwood (1989) 以种子的萌发行为及种子散布的时间格局为依据,将热带土壤种子库分为暂时性(Transient)、长久性(Persistent)、假长久性(Pseudo-persistent)、季节暂时性(Seasonal-transient)和滞后暂时性(Delayed-transient)等 5 种类型。

还有一种分类方法是 Hodgson 等(1995)提出的,他们把土壤种子库分为以下 3 种类型:1) 瞬时土壤种子库,这些种子在土壤中存留不超过 1 年就萌发;2) 短期土壤种子库,种子在土壤中的存留期超过 1 年,但少于 5 年,3) 长期土壤种子库,种子在土壤中的存留期超过 5 年。

以上几种分类方法,都有一定的道理,随着研究的深入,一定会有更好的方法出现。

4 土壤种子库的时空格局

土壤种子库中的每一个植物或种群的种子都有其时间和空间尺度,在空间上种子具有水平及垂直分布格局,这反应了种子向土壤中的初始分布和以后的运动状况。土壤种子库的组成和大小都具有高度的空间变异性(Henderson *et al.*, 1988; Kemp, 1989),在时间上具有季节动态和年季变化。

4.1 土壤种子库的空间格局

4.1.1 群落(或植被)类型影响土壤种子库的物种组成、大小及分布

土壤种子库的物种组成和大小一直是土壤种子库研究的基本内容,是开展土壤种子库各方面研究的基础。不同植被或群落类型的土壤种子库具有不同的物种组成,不同群落如沙漠(Reichman, 1984)、干旱草地(Thompson, 1986)和森林(Izhaki & Ne'eman, 2000)等的很多研究显示,土壤中存在着一个由具有萌发能力的种子组成的土壤种子库,并且各群

落的土壤种子库物种组成具有很高的变异性,因为土壤种子库的物种组成主要受其地上植被的影响。另外群落所处演替阶段、动物捕食行为、种子的生化特性等各种因素也影响土壤种子库的物种组成。

在土壤种子库组成的长久分化行为中,种子的生物化学特征起了重要的作用。在对土壤种子库的组成研究中,发现豆科植物种子往往具有较大的休眠比例,其长久性主要是由于坚硬和难渗透的种皮的存在(Quinlivan, 1971),有些种子是否具有毒性物质还需要进一步研究。Schenkeveld 和 Verkaar (1984)发现短命物种分布格局在时间上比在空间上分异更大,短命植物如一年生植物,其种子往往通过延长尺度上的分布——休眠来渡过不利环境。Thompson 和 Grime (1979) 也发现种子库的季节格局与地点无关,而是由于物种本身。热带森林的土壤种子库几乎全是木本植物,而温带森林主要是草本,原因可能是温带的陆地现已被人类、农业和杂草控制了,而热带陆地依然是森林占优势地位(Thompson, 1992)。热带森林的长久砍伐产生了大量禾草和宽叶草本植物的土壤种子库,且显示了种子库长久存在下去的迹象(Uhl & Clark, 1983)。大量的调查研究说明,温带森林的木本土壤种子库是瞬时土壤种子库,或者是短期长久性的(Clarke & Boyce, 1964; Frank & Safford, 1970; Marquis, 1975; Conn *et al.*, 1984)。

不同植被或群落类型土壤种子库的种子密度具有较大的差异,一般情况下耕作农田的种子库数量大于草地,草地大于森林(张志权, 1996; 杨跃军等, 2001)。有的群落土壤种子库密度很大,例如西班牙西南的盐生沼泽地种子平均数量为 $49\ 110\ \text{ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ (Maranon, 1998),而有的土壤种子库密度很小,如美国科罗拉多州的原生亚高山针叶林种子密度仅为 $3 \sim 53\ \text{ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ (张志权, 1996)。

4.1.2 微生境影响土壤种子库的水平分布

即使在相同的群落内部,土壤中种子的分布也是不均匀的。通过调查发现,不同样点种子的分布密度具有高度的克陶特克模式(Kurtotic pattern)分布,即一些样点具有较大数目的种子,而另外一些样点仅有很少种子或没有种子。种子高度聚集分布对沙漠种子库来说非常普遍(Kemp, 1989),因为微生境影响土壤种子库的水平分布(Izhaki & Ne'eman, 2000),例如:在沙漠生态系统,灌木丛下能积聚凋落物和种子,其单位土壤面积的种子数目要比灌木之间的开阔地高(Guo *et al.*, 1998);而在地中海

沿岸沙丘生态系统,开阔地土壤种子库密度显著大于灌丛(未发表的资料)。

4.1.3 土壤种子库的垂直分布

沙漠中土壤种子大部分分布在土壤的表面,这些种子大约有 80% ~ 90% 分布在土壤上层两厘米处,这两厘米处的种子大多数又分布在凋落物层或土壤上层的几毫米处(Kemp, 1989)。随着土壤深度的增加,单位面积种子数目下降(Guo *et al.*, 1998)。分布在土壤深处大约 1 cm 以下的大多数沙漠一年生植物的种子,就不能萌发或再现,分布在土壤 4 cm 以下的沙漠灌木种子也不能萌发,在 7 cm 以下已很难搜寻到种子。因此分布在土壤下 7 cm 深处的少量种子可被认为已从沙漠土壤种子库中消失,因为它们已不能萌发、被捕食和再分布或不能再参与与其它土壤种子库的动态直接有关的过程(Kemp, 1989)。

4.2 土壤种子库的时间动态

4.2.1 土壤种子库的季节动态

土壤种子库的组成和大小随时间呈现有规律的变化,尤其是其物种组成和数量具有季节动态(Levassor *et al.*, 1990; Lavorel *et al.*, 1993; 杨允菲等, 1995)。因为较多物种的种子散布后,在土壤中存留较短的时间就萌发了,而另外一些物种的种子除有一部分萌发外,另有一部分仍留存在土壤中,处于休眠状态。如对地中海草地的研究发现(Russi *et al.*, 1992):土壤中的种子库最大在 5 月和 6 月,即牧场上植物种子成熟并散布后;然后下降到最低点,下一年的 3 月至 4 月,即在新种子散布之前。这时该萌发的种子已经萌发,在秋季和冬季,种子的减少主要是由于萌发和种子的腐烂,当然有些种子可能被动物吃掉。在北温带地区如中国的华北,土壤种子库的最大值应在晚秋的 9 月和 10 月,最小值当在 6 月和 7 月。

4.2.2 土壤种子库的年际变化

土壤种子库不仅具有季节动态,而且具有年际变化。主要是由于降雨量等气候因子的变化、植被的演替以及植物结实的周期性变化等原因(Kemp, 1989)。演替阶段影响土壤种子库的大小。对可耕地的研究发现,随着演替的进行,土壤种子库的密度增加(Dessaint *et al.*, 1997)。但是,这种增加并不是无限的,顶极群落的土壤种子库往往变化较小,在顶极群落中种子占优势的物种反而在地上植被中不存在(Thompson, 1992)。土壤种子库中存在而在植被中不存在的物种很可能有两种情况,一是种子靠风

散布,二是由演替早期的植被遗存下来的物种。无论是欧亚旧大陆还是美洲新大陆的热带森林,它们的土壤种子库都很小。但比较起来新大陆趋向于有较大的土壤种子库,它的组成成分与大小都具有较大的变异性,这依赖于森林的年龄与受干扰的距离。例如一个处于演替早期 75 年的次生林具有一个较大的土壤种子库,但距林缘 150 m 的相同年龄的样地,其土壤种子库仅有前者的 1/3 (Young *et al.*, 1987)。比如具有木本植物生长的草地在不同演替阶段其种子库大小由 6 052 ind. · m⁻²变化到 944 ind. · m⁻²(Kalamees & Zobel, 1998)。

5 土壤种子库与地上植被的关系

通过研究发现,土壤种子库和地上植被的关系大致有两种情况,即不相似性和相似性。这主要是由于不同群落类型的差异造成的,环境因子如干燥度和演替阶段等也影响这二者的关系。通过对多年生禾草占优势的草地研究发现:土壤种子库和地上植被之间具有较低的相似性(Douglas, 1965; Johnston *et al.*, 1969; Hayashi & Numata, 1975)。这种不相似性是由于优势草本物种对土壤种子库形成的较小贡献所致(Champness & Morris, 1948)。这些植物物种一般具有较低的种子产量或植物种子在土壤中具有短寿命(Thompson, 1992)。

在多年生植物占优势的牧场,成年植物的密度与其种子库中的种子密度无关(Chippindale & Milton, 1934; Champness & Morris, 1948; Thompson & Grime, 1979; Thompson, 1986)。在过去的研究中,发现一些物种在土壤种子库中存在而在植被中不存在,这与顶极群落或顶极植被特别符合,因为它们亚顶极物种的种子在土壤中可休眠 100 年或更长时间(Kemp, 1989)。即使在一年生植物的草地,在一年内的某些时间段,由于土壤种子库的季节动态,植物物种个体的丰富度与土壤种子库中种子的丰富度也不可能具有紧密的联系(Russi *et al.*, 1992)。

最近几年的有些研究陆续发现,土壤种子库与地上植被具有密切的相似性,如 Leck 和 Gravelline (1979) 对淡水潮汐沼泽的研究、Levassor 等(1990)、Peco 等(1998)和 Maranon (1998)对地中海一年生牧场的研究、Henderson 等(1988)对沙漠矮草群落的研究、我们对地中海沿岸沙丘群落的研究(待发表的资料)。这种结果往往与系统经常受不可预测的干扰有关,群落植物种一般以一年生植物为主。

Holzappel 等(1992)发现:随着干燥度的提高,

地上植被与土壤种子库或种子雨的相似性有提高的趋势,因为随着干旱梯度的增加,一年生植物的个体数目占总物种数目的比例有增加的趋势 (Holzapfel *et al.*, 1993)。

演替影响土壤种子库与地上植被的关系。Leck 和 Leck (1998) 发现:随着时间的推移,弃耕地种子库与地上植被逐渐趋向分异。对次生演替阶段常绿阔叶林土壤种子库的研究发现,演替初期阶段种子库的组成与地上植被的种类组成较一致,可达 50%,而演替的其它阶段二者种类组成差异较大,相似度仅为 10% ~ 30% (周先叶等,2000)。唐勇等 (1999) 对西双版纳几类热带森林的研究也发现类似的结论,在森林演替的初期,土壤种子库与地上植被共有的种类种子储量较多,随着林龄的增大,外来种子的比例逐渐增加。

6 土壤种子库的动态

6.1 土壤种子库的动态模型

土壤种子库的动态受种子输入和种子丧失两个过程的影响,土壤种子库的输入受制于种子雨的散布,土壤种子库的丧失主要是由于萌发、被捕食和生

理死亡等原因,土壤种子库、幼苗库和成年植被相互联系、相互影响,土壤种子库的整个动态模型如下 (图 1)。

种子萌发是土壤种子库丧失的主要原因之一,其萌发的时空格局如何,不同的群落和种群其格局是否相同? 不同的微生境如何影响其萌发格局? 这些问题正在成为新的研究热点 (Lavorel & Lebreton, 1992; Crawford & Young, 1998)。鸟类、啮齿类等动物捕食土壤种子库中的种子,不同的动物捕食不同的植物或功能群的种子,种子的大小也影响动物的取食 (Marone *et al.*, 1998); 因此,动物和土壤种子库的关系也是今后一个值得关注的问题。

6.2 气候变化对土壤种子库动态的影响

由于大气中 CO₂ 等温室气体的持续增加,全球将可能出现日益变暖的趋势,降雨量也可能出现变化 (Thomson, 1995)。全球气候变化是否对未来的土壤种子库产生影响,产生怎样的影响? 需要进一步研究。在这方面已经做了一些工作,Leishman 等 (2000) 通过对英国石灰岩草地 4 种植物土壤种子库的研究发现:冬季变暖和雨量增加对土壤休眠种子数量未造成显著的影响。但是,不同种群的土壤种

图 1 土壤种子库动态总模型(引自 Simpson(1989))
Fig.1 General model of seed bank dynamics (From Simpson(1989))

子库可能对全球气候变化具有不同的反应格局,在这方面还需要做大量的工作来验证,将来很可能成为一个研究热点。

6.3 干扰对土壤种子库动态的影响

干扰影响土壤的种子库动态。研究发现干扰(动物放牧和人类干扰)能降低土壤种子库的密度,并且能改变土壤种子库的物种组成(沈有信等, 2001)。放牧能降低土壤种子库的物种多样性(Meissner & Facell, 1999)。放牧还能降低大多数植物的土壤种子库种子密度,但能提高个别植物的种子数量(Jutila & Heli, 1998)。人工施肥影响土壤种子库的物种组成(Kirkham & Kent, 1997)。

在相对稳定未被干扰的生态系统,自然选择可能不利于长命优势物种长久土壤种子库的累积,而积累长久种子库的极少数木本物种是喜光的、处于演替早期或短命的植物,如悬钩子(*Rubus fruticosus*)、接骨木(*Sambucus cerulea*) (Morgan & Neuen-schwander, 1988) 和樱桃 (Marks, 1974) 等。

7 土壤种子库研究中存在的问题和今后的工作

迄今为止,土壤种子库理论并不成熟,还有待完善,如它的分类问题、地上植被和地下种子库关系等方面都有待于发展;土壤种子库研究的类群还有待于扩展,特别是国内土壤种子库的研究,还需要继续对各种生态系统或群落进行调查;土壤种子库研究的有些方面不够深入,如对土壤长久种子库的研究,需要深入开展工作。在研究地上植被和地下土壤种子库组成关系时,土壤种子库的时间异质性没有引起足够的重视,对相当一部分群落来说二者的相似性是随着时间如季节的变化而变化的(Thompson, 1992),对某些种群来说,它们只有瞬时土壤种子库,而没有长久土壤种子库。另外,在土壤种子库的研究方法方面必须注意以下问题:第一,不足的取样数目以及不完整的取样时间可能造成对土壤种子库认识的片面性,第二,不适当的取样设计,对相同的取样面积来说,较多的小面积取样比少量的大面积取样会更合适,第三,如果应用萌发法时,要考虑如何打破种子休眠和种子萌发所需的条件,第四,不适当的数据总结和未能对数据进行适当的统计分析(Grime, 1989),第五,要注意描述相邻的生境,因为它们很有可能对我们所研究的种子库具有影响。如果这几个问题未引起足够的重视,对土壤种子库的理解常会出现偏差。

目前在国内外土壤种子库的研究中最受关注的是长期休眠的那一部分种子,因为这部分种子对被干扰或被破坏的植被恢复可提供潜在的种源。笔者认为今后土壤种子库的研究应在下列几个方面进一步开展工作:1)在不同的群落或生态系统中微环境如何影响土壤种子库的分布,非生物因子与土壤种子库的分布存在什么关系,尤其是微环境如何影响土壤长久种子库的分布;2)哪些特别的植物种群在土壤中具有长久土壤种子库?在自然状态下,土壤种子库中的种子在今后几年的萌发比例,如果某植物种群的有些种子在土壤中的存活期可超过一年,那么种子第二年或以后几年的命运如何,是萌发?是死亡?这需要一些精巧的实验来验证;3)不同植物种群土壤种子库的年际之间是如何变化的?由于年际降雨量的差异,植物种子的产量也不会完全相同,捕食者的活动强度也有高低,因此土壤种子库也会有差异;4)继续调查不同群落土壤种子库的组成和大小,尤其是退化生态系统的长久土壤种子库的数量和物种组成,我国的研究在这方面与国外相比,相对落后,对它们进行研究,具有重要的实践意义,因为土壤种子库对被干扰后的植被具有潜在的种群恢复潜力,研究它们,可为植被如何恢复提供坚实的决策依据;5)全球变化与土壤种子库的问题,在未来环境因子如温度、降水等发生变化时,土壤种子库会发生什么变化,它对未来植被格局会产生什么影响,需要通过控制实验,进行预测;6)土壤种子库在生物多样性保护方面的作用问题,因为有些种群的种子在土壤中可休眠几年、几十年,甚至几百年和上千年,因此土壤种子库对生物多样性保护可能具有重要意义,需要在这方面开展工作;7)研究植物各种群的土壤种子库、幼苗库和成年植被之间存在的数量关系,探求群落的更新和演替;8)继续开展干扰对土壤种子库的影响研究。

参 考 文 献

- An, S. Q. (安树青), X. Y. Lin (林向阳) & B. G. Hong (洪必恭). 1996. A preliminary study on the soil seed bank of the dominant vegetation forms on Baohua Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **20**: 41 ~ 50. (in Chinese with English abstract)
- Ban, Y. (班勇). 1995. The structure and dynamics of seed bank in soil. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **14**(6): 42 ~ 47. (in Chinese with English abstract)
- Bigwood, D. W. 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improving method and optimizing sampling. *Ecology*, **69**: 497 ~ 507.
- Brenchley, W. E. & K. Warrington. 1930. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and

- observations on their natural dormancy. *Journal of Ecology*, **18**: 235 ~ 272.
- Champness, S. S. & K. Morris. 1948. The population of buried variable seeds in relation to contrasting pasture and soil types. *Journal of Ecology*, **36**: 149 ~ 173.
- Chippindale, H. G. & W. E. J. Milton. 1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. *Journal of Ecology*, **22**: 508 ~ 531.
- Clarke, F. B. & S. G. Boyce. 1964. Yellow-polar seed remain viable in the forest litter. *Journal of Forestry*, **62**: 564 ~ 567.
- Conn, J. S., C. L. Cochrane & J. A. Delapp. 1984. Soil seed bank changes after forest clearing and agricultural use in Alaska. *Weed Science*, **32**: 343 ~ 347.
- Crawford, E. R. & D. R. Young. 1998. Spatial/temporal variations in shrub thicket soil seed banks on an Atlantic coast barrier Island. *American Journal of Botany*, **85**: 1739 ~ 1744.
- Darwin, C. 1859. *The origin of species*. London: Murray.
- Dessaint, F., R. Chadoeuf & G. Barralis. 1997. Nine years' soil seed bank and weed vegetation relationships in an arable field without weed control. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 123 ~ 130.
- Douglas, G. 1965. The weed flora of chemically-renewed lowland swards. *Journal of British Grassland Society*, **4**: 189 ~ 194.
- Frank, R. M. & L. O. Safford. 1970. Lack of viable seeds in the forest floor after clear cutting. *Journal of Forestry*, **68**: 776 ~ 778.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed bank: a review. In: Leck, M. A., V. T. Parker & R. L. Simpson eds. *Ecology of soil seed bank*. San Diego: Academic Press. 1 ~ 5.
- Grime, J. P. 1989. Seed bank in ecological perspective. In: Leck, M. A., V. T. Parker & R. L. Simpson eds. *Ecology of soil seed bank*. San Diego: Academic Press. XVI ~ XXI.
- Guo, Q. F., P. W. Rundel & D. W. Goodall. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed bank: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Environments*, **38**: 465 ~ 478.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plant*. London: Academic Press. 256 ~ 263.
- Hayashi, I. & M. Numata. 1975. Viable buried seed population in grasslands in Japan. In: Numata, M. ed. *Japanese Committee for the International Biological Program Synthesis*. Vol. 13. *Ecological studies in Japanese grasslands*. Tokyo: University of Tokyo Press. 58 ~ 69.
- Henderson, C. B., K. E. Petersen & R. A. Redak. 1988. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology*, **76**: 717 ~ 728.
- Hodgson, J. G., J. P. Grime & K. Thompson. 1995. *The electronic comparative plant ecology*. London: Chapman & Hall.
- Holzapfel, C., W. Schmidt & A. Shmida. 1992. Effects of human-caused disturbances on the flora along a Mediterranean-desert gradient. *Flora*, **186**: 261 ~ 270.
- Holzapfel, C., W. Schmidt & A. Shmida. 1993. The role of seed bank and seed rain in the recolonization of disturbed sites along an aridity gradient. *Phytocoenologia*, **23**: 561 ~ 580.
- Izhaki, I. & G. Ne'eman. 2000. Soil seed bank in Mediterranean pine forest. In: Ne'eman, G. & L. Trabaud eds. *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutica forest ecosystems in the Mediterranean Basin*. Leiden, the Netherlands: Backhuys Publishers. 167 ~ 181.
- Johnston, A., S. Smoliak & P. W. Stringer. 1969. Viable seed population in Alberta prairie top soils. *Canadian Journal of Plant Science*, **49**: 75 ~ 82.
- Jutila, B. E. & M. Heli. 1998. Seed bank of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 395 ~ 408.
- Kalamees, R. & M. Zobel. 1998. Soil seed bank composition in different successional stages of a species rich wooded meadow in Laelatu, western Estonia. *Acta Oecologica*, **19**: 175 ~ 180.
- Kemp, P. R. 1989. Seed bank and vegetation processes in deserts. In: Leck, M. A., V. T. Parker & R. L. Simpson eds. *Ecology of soil seed bank*. San Diego: Academic Press. 257 ~ 282.
- Kirkham, F. K. & M. Kent. 1997. Soil seed bank composition in relation to the aboveground vegetation in fertilized and unfertilized hay meadows on a Somerset peat moor. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 889 ~ 902.
- Lavorel, S. & J. D. Lebreton. 1992. Evidence for lottery recruitment in Mediterranean old fields. *Journal of Vegetation Science*, **3**: 91 ~ 100.
- Lavorel, S., M. Debussche, J. D. Lebreton & J. Lepart. 1993. Seasonal patterns in the seed bank of Mediterranean old fields. *Oikos*, **67**: 114 ~ 128.
- Leck, M. A. & K. J. Graveline. 1979. The seed bank of a freshwater tidal marsh. *American Journal of Botany*, **66**: 1006 ~ 1015.
- Leck, M. A. & C. F. Leck. 1998. A ten-year seed bank study of old field succession in central New Jersey. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **125**: 11 ~ 32.
- Leishman, M. R. & M. Westoby. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology*, **12**: 480 ~ 485.
- Leishman, M. R., G. J. Masters, I. P. Clarke & V. K. Brown. 2000. Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change. *Functional Ecology*, **14**: 293 ~ 299.
- Levassor, C., M. Ortega & B. Peco. 1990. Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *Journal of Vegetation Science*, **1**: 339 ~ 344.
- Maranon, T. 1998. Soil seed bank and community dynamics in an annual-dominated Mediterranean salt-marsh. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 371 ~ 378.
- Marks, P. L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystem. *Ecological Monograph*, **44**: 73 ~ 88.
- Marone, L., B. E. Rossi & J. L. Casenave. 1998. Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology*, **12**: 640 ~ 645.
- Marquis, D. A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **5**: 478 ~ 484.
- Mayor, M. D., R. M. B6o, D. V. Pel6ez & O. R. Elia. 1999. Seasonal variation of seed bank of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* as related to grazing history and presence of shrubs in central Argentina. *Journal of Arid Environments*, **43**: 205 ~ 212.
- Meissner, R. A. & J. M. Facell. 1999. Effects of sheep exclusion on the soil seed bank and annual vegetation in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments*, **42**: 117 ~ 128.
- Moles, A. T. & D. R. Drake. 1999. Potential contribution of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **37**: 83 ~ 93.
- Morgan, P. & L. F. Neuenschwander. 1988. Seed bank contributions to regeneration of shrub species after clear-cutting and burn-

- ing. Canadian Journal of Botany, **66**: 169 ~ 172.
- Nakagoshi, N. 1985. Buried viable seeds in temperate forests. In: White, J. ed. The population structure of vegetation. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers. 551 ~ 570.
- Ortega, M., C. Levassor & B. Peco. 1997. Seasonal dynamics of Mediterranean pasture seed bank along environmental gradients. Journal of Biogeography, **24**: 177 ~ 195.
- Paker, C. E. & D. L. Venable. 1996. Seed bank in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. Ecology, **77**: 1427 ~ 1435.
- Peco, B., M. Ortega & C. Levassor. 1998. Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. Journal of Vegetation Science, **9**: 815 ~ 828.
- Peng, J. (彭军), X. G. Li (李旭光), Y. C. Fu (付永川) & Y. C. Liu (刘玉成). 2000. Seed rain and seed bank of constructive species in evergreen broadleaved forest at Chongqing Simian Mountain. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), **11**: 22 ~ 24. (in Chinese with English abstract)
- Quinlivan, B. J. 1971. Seed coat impermeability in legumes. Journal of the Australian Institute of Agriculture Science, **37**: 283 ~ 295.
- Rees, M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. Nature, **366**: 150 ~ 152.
- Rees, M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. Philosophy Transactions of Royal Botany Society in London, **351**: 1299 ~ 1308.
- Reichman, J. 1984. Spatial and temporal variation of seed distribution in Sonoran desert soils. Journal of Biogeography, **11**: 1 ~ 11.
- Russi, L., P. S. Cocks & E. H. Roberts. 1992. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. Journal of Applied Ecology, **29**: 763 ~ 771.
- Schenkeveld, A. J. & H. J. Verkaar. 1984. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: distribution of germinative seeds and its significance for seedling emergence. Journal of Biogeography, **11**: 251 ~ 260.
- Shen, Y. X. (沈有信), Y. D. Zhang (张彦东), P. Zhang (张萍) & W. Y. Liu (刘文耀). 2001. Effects of disturbance type on soil seed bank in a debris-flow prone dry valley of northern Yunnan. Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报), **25**: 623 ~ 629. (in Chinese with English abstract)
- Simpson, R. L. 1989. Ecology of soil seed bank. San Diego: Academic Press. 149 ~ 209.
- Tang, Y. (唐勇), M. Cao (曹敏) & J. H. Zhang (张建侯). 1999. The relationship between soil seed banks and aboveground vegetation in tropical forests of Xishuangbanna. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), **10**: 279 ~ 282. (in Chinese with English abstract)
- Thomas, P. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. The American Naturalist, **142**: 474 ~ 487.
- Thompson, K. & J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed bank of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology, **67**: 893 ~ 921.
- Thompson, K. 1986. Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acid grassland. Journal of Ecology, **74**: 733 ~ 738.
- Thompson, K. 1992. The functional ecology of seed bank. In: Fenner, M. ed. Seeds—the ecology of regeneration in plant communities. Wallingford: C AB International.
- Thompson, K., S. R. Band & J. G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. Functional Ecology, **7**: 236 ~ 241.
- Thomson, D. L. 1995. The seasons, global temperature, and precession. Science, **268**: 59 ~ 68.
- Uhl, C. & K. Clark. 1983. Seed ecology of selected Amazon basin succession species. Botanical Gazette, **144**: 419 ~ 425.
- Wang, G. (王刚) & X. G. Liang (梁学功). 1995. The dynamics of seed bank on Shapotou artificially stabilized dunes. Acta Botanica Sinica (植物学报), **37**: 231 ~ 237. (in Chinese with English abstract)
- Xiong, L. M. (熊利民), Z. C. Zhong (钟章成), X. G. Li (李旭光) & L. Wang (汪莉). 1992. A preliminary study on the soil bank of different successional stages of subtropical evergreen broad-leaved forest. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica (植物生态学与地植物学学报), **16**: 249 ~ 257. (in Chinese with English abstract)
- Yang, Y. F. (杨允菲), L. Zhu (祝铃) & H. Y. Zhang (张宏一). 1995. Analysis on the flux of soil seed bank and the seedling mortality in the communities of two species of *Suaeda* in the Songnen Plain in China. Acta Ecologica Sinica (生态学报), **15**: 66 ~ 71. (in Chinese with English abstract)
- Yang, Y. J. (杨跃军), X. Y. Sun (孙向阳) & B. P. Wang (王保平). 2001. The soil seed banks of forests and natural regeneration. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), **12**: 304 ~ 308. (in Chinese with English abstract)
- Young, K. R., J. J. Ewel & B. J. Brown. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. Vegetatio, **71**: 157 ~ 173.
- Zhang, Z. Q. (张志权). 1996. Soil seed bank. Chinese Journal of Ecology (生态学杂志), **15**(6): 36 ~ 42. (in Chinese with English abstract)
- Zhou, X. Y. (周先叶), M. G. Li (李鸣光) & B. S. Wang (王伯荪). 2000. Soil seed bank in series of successional secondary forest communities in Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province. Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报), **24**: 222 ~ 230. (in Chinese with English abstract)