

高寒草地土壤种子库研究进展及展望

段吉闯^{1,2}, 周华坤¹, 汪诗平¹, 赵新全¹, 汪新川³, 李发录³, 牛建伟³

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049;

3. 青海省牧草良种繁殖场, 青海 同德 813201)

摘要: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。土壤种子库理论作为群落生态学和恢复生态学的基础理论,是退化生态系统重建的重要组成部分,已成为植物生态学研究热点问题。研究土壤种子库是对生物多样性研究的一个重要补充,有助于对植被更新和植被演替动态的了解,对于植被重建与恢复具有重要意义,更有利于指导生产实践。草地土壤种子库作为潜在的植物群落,是种群的定居、生存、繁衍和扩散的基础,是草地未来地上植被发生的源泉。从草地尤其是高寒草地土壤种子库的研究方法、研究内容、意义及存在的问题等方面进行系统的总结并展望了未来的研究趋势,以期将来高寒草地土壤种子库的研究提供一些理论基础,并为高寒草地的植被重建和恢复提供理论指导。

关键词:高寒草地;土壤种子库;植物生态学;植被重建;植被更新;植被演替

中图分类号: S812

文献标识码: A

文章编号: 1001-0629(2009)02-0039-08

植物种子成熟后,不管它们以何种方式传播,最终都会散落到地面上,它们中的一部分由于被捕食者摄取或破坏,以及自然原因等而丧失萌发能力,从而失去活力。另一部分在适宜的环境中萌发,形成所谓的土壤种子库。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^[1]。Darwin^[2]在《物种起源》一书中描述了存在于湖底淤泥中种子的存在情况,这可能是关于种子库的最早报道。目前对土壤种子库的研究已成为国际恢复生态学和保育生态学研究的热点和前沿^[3],以及植物生态学研究中的重要组成部分,国内外在不同生境开展的研究和大量的文献不断涌现^[4]。

青藏高原高寒草地是世界上海拔最高、面积最大、类型最为独特的草地生态系统。高寒草地生态系统是否稳定不仅对我国的东部和西南部的气候产生巨大的影响,而且也对北半球甚至全球的气候产生明显的影响。高寒草地植被也是“世界第三极”地区重要的碳库,对该地区生态系统的碳源—碳库的平衡起着一定调节作用。近年来,随着放牧活动等因子的影响,加上日益明显的暖干化气候,青藏高原草地退化严重,已成为重大的社会、经济和生态环境问题^[5-6]。对高寒草地土壤种子库进行研究,具有重要的理论和实践意义。

首先可以为揭示植物种群和群落时空动态提供基础。作为一个植物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,而土壤种子库是植被天然更新的物质基础^[7],因此研究它有助于对植被更新的了解和有效估测;同时土壤种子库也是植物种群基因多样性的潜在提供者^[8],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,了解土壤种子库的组成和多度可以帮助预测草地的生产量、生产质量及承载量^[9]。同时,土壤种子库中的种子能够直接参与地上植被的更新和演替,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,将有助于对高寒草地尤其是退化草地的管理,有助于在草地的恢复和重建方面采取正确有效的恢复治理措施。

对青藏高原高寒草地土壤种子库的研究报道相对较少,只有邓自发等^[10-12]、尚占环等^[13]、徐志

收稿日期:2008-03-23

基金项目:中科院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-040-01);国家科技支撑课题(2006BAC01A02-01);中科院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-06-02);“973”计划项目专题(2005CB422005-01);“西部之光”人才培养计划(2004年度)和国家自然科学基金面上项目(30700563)

作者简介:段吉闯(1984-),男,河南人,在读硕士生,主要从事草地生态学的研究。

E-mail:djc0214@163.com

通信作者:周华坤 E-mail:qzhzhk@yahoo.com.cn

伟等^[14]做过初步研究。目前中国科学院西北高原生物研究所、兰州大学、甘肃农业大学、青海大学等单位的不同研究组在三江源果洛地区、青海海北地区、甘肃玛曲县和天祝县等高寒草地分布区先后开展相关研究,有望对高寒草地土壤种子库的时空模式和分布规律获得进展,为退化草地恢复治理研究提供理论依据。然而结合高寒草甸退化演替阶段及其恢复调控策略进行的土壤种子库方面的研究以及对土壤种子库的变化过程及其影响机理的研究很少,高寒草甸的退化和恢复调控与其土壤种子库之间的关系不清楚,江河源区大规模的退化草甸恢复治理缺乏相应的理论依据。因此本文拟通过对高寒草地土壤种子库的研究综述,为以后的进一步研究提供一些方向,并为退化高寒草地的治理、恢复及重建提供理论依据。

1 土壤种子库研究方法

1.1 土壤种子库的取样方法 对于取样方法的选择,尚无一个统一的说法,一般来说,野外取样方法主要有随机法、样线法、小支撑多样点法等^[15]。

随机法,就是在研究的样地上随机的取一定土样的方法。此方法简单且易操作,但对微地形要求较高。周国英等^[16]、徐志伟^[14]的研究采用了此方法。

样线法,就是在研究的样地上设置一条样线,根据研究的需要在样线上每隔几米设置一个小样方,在小样方内取土的方法。此方法能保证取样的全面性和准确性,因此被国内外大多数人所采用^[10-12,17]。

小支撑多样点法,即在大样方内分小样方依次形成多级样方,然后在每个小样方内取样的方法。此方法较为复杂,野外实施较为困难,应用较少。

由于种子在土壤中的分布极不均匀,因此减少取样的随机误差,提高取样的精确性,是野外取样的首要目标,所以在实际的操作过程中要根据试验地的环境状况以及试验的实际需要来选择合适的方法。

1.2 土壤种子库的取样大小 通常种子在土壤中的垂直和水平分布极不均匀,因此取样深度

极为重要。现有研究资料的取样深度有5 cm的,分为2层,即0~2和2~5 cm,也有10 cm的,分为3层,即0~2,2~5和5~10 cm^[15]。土芯的直径没有统一标准,通常有1.85,3.2,5,7,8 cm等,5个或10个土芯混合成1个样方的取样方法最为常见^[18-19]。但到目前为止,取样大小仍无统一标准。通常采用的方法有大数量小样方、小数量大样方和大单位内子样方再分亚单位小样方^[20]。Bigwood等^[21]研究发现,采集大量的小样本来估算种子数量要比少量的大样本的准确性高得多,因此此方法应用也较广泛。具体的取样数目还应根据研究目的和研究群落的特点确定^[22]。

1.3 土壤种子库的取样时间 取样时间是该类研究中的一个重要问题,它受时空、物种类型以及试验目的等的影响,Carol等^[23]指出许多研究中的土壤取样是在大多数物种的种子散布之后而萌发之前进行。Warr等^[24]认为在多年生或夏季一年生植物占优势的群落中,判定持久种子库的土样应在夏天采集,若要土样中包含持久和短暂种子库的综合,应在冬天或早春取样;在冬季一年生占优势的植物群落中,判定持久种子库的土样应在冬天或早春采集;在具有夏季和冬季一年生植物的群落中,冬季一年生植物应在冬季或早春取样,夏季一年生植物应在夏季或早秋取样。周显辉^[25]在进行高寒草甸土壤种子库研究时为了获得持久土壤种子库,在夏季(7月)采样。

同时Thompson^[26]认为一般研究经过冬季休眠后新种子产生前的有生活力的种子时,应在每年的4~5月取样,而研究新的种子雨补充后的土壤种子库时,应在每年的10月左右取样。邓自发等^[11-12]在研究高寒矮嵩草*Kobresia humilis*和小嵩草*K. pygmaea*草甸时就采用在5月上旬和9月底分2次进行采样。周国英^[16]在青海湖地区芨芨草*Achnatherum splendens*草地土壤种子库的初步研究中的取样时间为4月。因此在研究中必须根据当地的环境条件和试验的需要来确定取样时间。

1.4 土壤种子库物种组成的鉴定方法 当土壤样品采集且分离出种子后,对土壤种子库物种组成的鉴定便成为一项重要的工作。常用的鉴

定方法通常包括物理分离法和种子萌发法^[27]。物理分离法,即将种子从土壤中挑拣出来,鉴定和统计种子库物种组成和数量的方法。常用的有水漂法和筛选法^[28]。邓自发等^[10-12]在高寒草甸的研究中就采用水漂法。种子萌发法,即将土样经过适当的处理后,置于温室中,控制适当的光、温、湿等条件,使土壤中存在的种子尽可能全部萌发,鉴定、统计萌发的幼苗的方法。由于不同种子萌发所需要的条件和时间不同,因此整个试验过程必须持续到土样中不再有种子萌发为止。而对萌发后幼苗的鉴定是既困难又相当关键的一步,常用的方法有幼苗形态特征法以及观察幼苗的颜色、气味等^[29]。尚占环等^[13]在黄河源区的高寒草甸相关研究中就采用了幼苗形态特征法。

在实践操作中,物理分离法和种子萌发法各有利弊。高寒草地,种子相对较小,通过物理方法进行种类鉴定的难度很大,要花费大量的人力和物力,而且准确性较低,因此很少用到。但此方法能分离出土样中的全部种子包括活的、死的、休眠的和非休眠的。种子萌发法可以得到更可靠和更有效的估计,提高试验的准确性,因此目前应用较为广泛^[13-14]。

2 土壤种子库的研究内容

2.1 土壤种子库的大小 土壤种子库的大小是指单位面积土壤内所含的有活力的种子数量^[30]。由于取样方法的不同和鉴定技术本身并不能完全准确测定种子库中的种类及数目,因此所得到的种子库的大小也仅具有相对的意义。

张志权^[30]在土壤种子库的研究中指出大部分森林土壤中的种子含量为 $10^2 \sim 10^3$ 粒/ m^2 ,草地土壤中为 $10^3 \sim 10^6$ 粒/ m^2 ,耕作土中为 $10^3 \sim 10^5$ 粒/ m^2 。而一般而言,土壤种子库的大小由于植物群落、取样时间、退化程度以及研究目的的不同存在极大差异,如对高寒草地的研究表明,矮嵩草草甸种子库种子数量为19 907粒/ m^2 ,小嵩草草甸种子库的种子数量在返青期和枯黄期分别为10 550和13 815粒/ m^2 ^[10-12]。周国英等^[8]研究表明围栏内外的含量也不相同,分别为3 660和2 460粒/ m^2 。草地退化对种子库大小影响极大,种子库密度随退化开始减小,但在物种组成上没

有显著差异^[25]。但尚占环^[13]研究青藏高原黄河源区4种不同退化程度高寒草地的土壤种子库在实验室条件下萌发的种子数量时发现种子库密度随着退化程度的加强而增多。

2.2 土壤种子库的类型 土壤种子库的类型是土壤种子库研究的一个热点问题^[31-32]。根据种子在土壤中存留时间的长短,主要有如下几种分类方法。Thompson等在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^[33],将土壤种子库分为2种类型,即瞬时土壤种子库和持久土壤种子库。瞬时土壤种子库是指种子在土壤中存活不超过1年,而持久土壤种子库是指种子在土壤中休眠期至少1年。具体来说,土壤种子库可分为4种类型,即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;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;在大部分种子很快萌发后,维持在秋天萌发的一年生和多年生的草本植物种子库;具有大量的一年生、多年生草本植物和灌丛种子的种子库,前2种为瞬时土壤种子库。Hodgson等^[34]把土壤种子库也分为3类:瞬时土壤种子库,即种子在土壤中存留不超过1年就萌发;短期土壤种子库,即种子在土壤中的存留期超过1年,但小于5年;长期土壤种子库,即种子在土壤中的存留期超过5年。

Nakagoshi^[35]研究日本温带森林土壤种子库时,将植物种群的土壤种子库分为3类:在生长季节种子全部萌发的土壤种子库;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;全年保持着基本恒定的种子数目的土壤种子库。

以上几种分类方法,都有一定的道理,对于高寒草地土壤种子库的分类具有指导意义。因此种子在土壤中存活的时间长短以及休眠和萌发类型对于高寒草地土壤种子库的分类也非常重要,随着对高寒草地土壤种子库的广度以及深度的研究,尤其是持久种子库的研究,肯定会有更合理、更完善的分类系统出现。

2.3 土壤种子库动态及时空分布模式 土壤种子库的动态包括种子库的输入和输出^[36],种

子库的输入主要来自种子雨,而输出包括动物的摄食、死亡和萌发等,这种输入和输出受时空分布的影响,因为每个种子库在时间上具有季节动态和年际变化,在空间上具有水平及垂直分布格局。

植物的不同生长规律,比如萌发、开花、结实、种子脱落等以及气候的变化(如降水、温度等)都会影响到土壤种子库的动态变化。于顺利等^[4]认为在北温带地区,土壤种子库的最大值应该在晚秋的9月和10月,最小值应该在6月和7月。而对于高寒草地来说,这种动态也许会有所不同,这种不同应该主要表现在最小值方面,但具体的结论还需进一步的研究。同时不同的年份也许会由于各种条件的影响而表现出不同程度的动态变化。

土壤种子库的空间分布反映了种子在土壤中的初始分布和以后的运动状态。种子水平分布越广,说明其传播能力越强,有利于种子找到适宜的生存环境,这对于促进草原尤其是高寒退化草地的更新具有重要的意义。土壤种子库在垂直方向上具有递减的规律,这影响着种子库中种子的留存、萌发,从而影响着原有植被的恢复^[37]。

2.4 土壤种子库与地上植被的关系 地上植被与土壤种子库中的植物种类组成有着密切的关系:一方面,地上植被是土壤种子库中种子的来源;另一方面,土壤种子库中的种子能够直接参与地上植被的更新和演替。所以,土壤种子库及其与相应地上植被间的相似性成为近年来人们争论的又一生态学问题。Whipple^[38]将土壤种子库与地上植被的关系分为:种子和植株都存在或都不存在,只有种子没有植株或只有植株没有种子。而现有研究土壤种子库与地上植被的关系,主要有两种结论,即不相似性和相似性。周显辉^[25]对青藏高原高寒草甸土壤种子库研究时发现种子库和地上植被不具有明显相关性(相似性系数为40%左右);随着退化,种子库与地上植被的相似性增强(相似性系数为62%),同时也发现种子库和地上植被在物种组成上具有明显差异,种子库在物种组成上没有显著差异。而周国英等^[16]对青海湖地区芨芨草草地土壤种子库的研究发现围栏内植被与土壤种子库的组成相似性程度(相似

系数为0.634)要高于围栏外自由放牧的草地(相似系数为0.581),表明放牧降低了地上植被与土壤种子库的相似性。而造成上述结果差异的原因也许与以下因素有关:一是由于试验方法的不同如取样、萌发试验等;二是微环境以及种子自身的特性不同;三是干扰条件和干扰强度的不同等;四是草地类型有所差异。因此,在具体的试验操作中,要结合以上因素进行综合分析。

2.5 土壤种子库与种子雨之间的关系 种子雨是种子库的主要来源,二者在物种组成上有一定的相似性,因此种子雨的变化极大程度的决定了种子库的大小和组成。种子雨的来源取决于各种植物的种子产量,种子雨的大小和降落格局又因植物的生物学特性和环境因素而异,而不同植物在自然环境中的生活史对策及其种子的生物、物理特性各有不同,包括繁殖策略、种子产量、种子大小、外部特征等,这些因素都直接影响植物物种在种子雨中的地位和比例,进而影响其在土壤种子库中的分布。

2.6 影响土壤种子库的因素 影响土壤种子库的因素包括生物因素(如种子的形态、动物摄食的方式以及放牧等)和非生物因素(如水分、土壤条件以及风力作用等),它们从不同的方面影响着土壤种子库的格局和命运^[4,15,30]。

2.6.1 种子形态和土壤条件 种子形态包括种子质量、种子大小、种子形状等特征,而种子的大小和形状在土壤种子库中起着重要的作用^[39]。Weiher等^[40]认为种子质量和形状与种子的传播距离、种子库寿命等有密切关系。重力以及一些动物的拖动和埋藏使种子进入土壤,从而为后来的萌发提供了条件。从理论上说个体较大的种子重力较大易进入土壤中,但实际上由于土壤缝隙较小等物理结构又阻止了大种子的进入。因此土壤种子库受种子大小、形状等形态特征以及土壤理化性质的综合影响。

2.6.2 水分条件 对高寒草地来说,水是植物生长的限制性因素之一。植物要尽可能最大限度的利用稀少的水分,种子的萌发过程尤其如此。只有水分条件适宜种子才会萌发,才有可能形成更大的种子库,为将来植被的恢复奠定基础。

2.6.3 气候变化 由于大气中 CO₂ 等温室气体的持续增加,全球日益变暖的趋势已成事实,随着全球的变暖,降水量也可能出现变化,土壤种子库也会产生相应变化。但全球气候变化对未来的土壤种子库产生怎样的影响,产生影响的大小如何,土壤种子库对此做出怎样的反应,对高寒草地来说这种变化和影响也许更加重要,目前没有相关文献报道,需要进一步的研究和探讨。

2.6.4 放牧等人类活动以及动物行为等干扰因素 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^[41-42]。放牧影响了种子库的质量和数量组成,不同的放牧强度会产生不同的影响^[43]。但是,对于放牧如何影响种子库,由于研究时的环境条件、气候条件以及放牧强度标准等的差异存在着不同、甚至相反的观点。目前主要存在以下3种观点:放牧提高了种子密度^[44];放牧降低了种子密度^[45];放牧对种子密度无显著影响^[46]。未封禁的过度放牧草地,土壤种子库的物种数量远低于封禁草地,且多为杂类草,并无明显的优势种,这说明放牧和人为活动的长期干扰可降低土壤种子库的物种密度,严重影响地上植被的自然更新与种群组成^[47]。

动物(包括鸟类和啮齿类小动物,如松鼠、高寒草地生境中的高寒鼠兔、高原鼯鼠等)的摄食、移动以及埋藏等行为对种子库产生重要的影响。种子落到地表后,动物会对其进行移动、埋藏、摄食等,种子移动的远近,埋藏的深浅以及摄食的程度与种子的大小、形状、营养物质含量等许多因素有关,因此不同的种子会产生不同的效应,从而使种子库具有不同的分布格局。不同退化高寒草地的土壤种子库的大小和分布格局有所不同^[13],这与高寒草地的退化过程伴随一些啮齿类小动物的侵入后产生的干扰效应不无关系。

3 土壤种子库研究存在的问题及展望

在我国,虽然种子库的研究在最近10年来得到蓬勃发展,但是土壤种子库的理论并不成熟,还有待继续发展和完善。现在的研究主要存在以下问题:第一、取样时间和取样大小以及取样深度等的不一致;第二、取样方法的不当造成取样数量的

不精确;第三、进行萌发实验时,如何打破休眠以及萌发时间和萌发条件的控制问题;第四、土壤种子库的分类问题以及土壤种子库与地上植被的关系问题等还有待进一步研究和发展等。高寒草地土壤种子库的研究也存在同样的问题,因此今后高寒草地土壤种子库的研究应在以下几个方面努力。

3.1 研究方法的革新和研究尺度的拓展

针对不同的生境如何取样,取样大小和深度以及种类的鉴定还需进一步深入的研究,尤其是进行萌发实验时,如何打破休眠以及萌发时间和萌发条件如何控制,是今后高寒草地土壤种子库研究的重点之一。同时现在高寒草地土壤种子库的研究主要集中在嵩草草甸、芨芨草草原为数不多的几种植被类型,研究的范围有待拓展,尤其是不同的土壤种子库随着时空格局如何变化应引起足够的重视,这样才能为高寒草地植被的恢复提供更好的理论基础。

3.2 微生物与土壤种子库 土壤种子库与地上植被的关系一直是土壤种子库研究的热点问题。在高寒草地不同的群落和生态系统中,微生物如何影响土壤种子库的分布,它们与土壤种子库之间存在怎样的关系,高寒草地在不同的水平梯度和海拔梯度上土壤种子库的分布变异如何,尤其是同一高寒草地类型在不同的海拔梯度上种子库的分布有何不同更应该引起注意,同样也可以为生物多样性的相关研究提供理论依据。因为土壤种子库在生物多样性保护方面具有重要作用,尤其是有些植物的种子在土壤中可休眠几年、几十年甚至上百年,成为了持久土壤种子库,而持久种子库在物种和群落的保护和重建方面发挥重要作用^[48-52],因此今后应加强土壤种子库与高寒草地生物多样性关系的研究。同时在全球变化的大环境下,气候环境因子如温度、降水等不可避免的会发生变化,土地利用方式也随之改变,高寒草地对其会有特殊的敏感性和反馈模式。全球变化将对土壤种子库产生怎样的影响,土壤种子库会发生怎样的变化,它对地上植被的分布格局是否会产生影响以及如何影响需要采取更加有效的方法进行研究。

3.3 干扰对土壤种子库的影响 干扰影响土

壤种子库的动态,对高寒草地来说,这种研究更为重要。放牧强度指标的确定以及不同的放牧强度对土壤种子库产生怎样的影响,是降低还是升高还是没有影响,这对草场的优化管理和退化植被的恢复至关重要。同时也要加强对动物尤其是高寒草地生境中的啮齿类哺乳动物(如高原鼠兔、高原鼯鼠和喜马拉雅旱獭)和鸟类(如角百灵、朱顶雀等)如何影响土壤种子库的大小、分布格局和时空动态等的研究。

目前,在各种干扰因素的综合作用下,尤其是气候变化和超载过牧,致使高寒草地退化严重^[53-56],但恢复治理效果不明显。鉴于土壤种子库研究在植被恢复中的作用^[57],所以应加强土壤种子库与高寒草地退化之间关系的研究。高寒草地土壤种子库研究可为生物多样性保护以及退化生态系统的恢复与重建、退化土地的治理提供理论依据。而且在搜集与评价现存天然植物种质资源的同时开展土壤种子库的鉴定与分类研究,也可为退化草地的生态恢复提供更多的植物材料。探明高寒草地不同退化程度土壤种子库的规模以及与地上植被的关系,评价高寒草地土壤种子库中不同植物物种或功能群对生态系统恢复的贡献,明晰不同退化阶段草地植物群落土壤种子库,以进一步论证和提出恢复的理论和技術,是当务之急。所以,从植被的潜种群阶段——土壤种子库入手,研究不同退化程度高寒草甸及其恢复治理策略与土壤种子库的关系,搞清相互之间的作用机理,活化土壤种子库,恢复生草土壤的生态承载力,达到治本目的。

鉴于土壤种子库研究在高寒草地植被恢复中的作用重大,建议加强土壤种子库研究,系统集成各研究单位、各研究区域的研究成果,为建立高寒草甸土壤种子库的动态模型提供基本参数;丰富土壤种子库理论,为高寒草地退化研究提供理论依据,为恢复不同退化程度高寒草地生态系统奠定实践基础。

参考文献

[1] Simpson R L. Ecology of soil seed bank[M]. San Diego: Academic Press, 1989: 149-209.

- [2] Darwin C. The origin of species[M]. London: Murray, 1859.
- [3] 李锋瑞,赵丽娅,王树芳,等. 封育对退化沙质草地土壤种子库与地上群落结构的影响[J]. 草业学报, 2003, 12(4): 90-99.
- [4] 于顺利,蒋高明. 土壤种子库的研究进展及若干研究热点[J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 551-560.
- [5] 李金花,李镇清,任继周. 放牧对草原植物的影响[J]. 草业学报, 2002, 11(1): 1-3.
- [6] 赵成章,龙瑞军,马永欢,等. 草地产权制度对过度放牧的影响——以肃南县红石窝乡的调查为例[J]. 草业学报, 2005, 14(1): 1-5.
- [7] Moles A T, Drake D R. Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand[J]. New Zealand Journal of Botany, 1999(37): 83-93.
- [8] Harper J L. Population biology of plants[M]. London: Academic Press, 1977: 256-263.
- [9] Russi P S, Cocks E H, Roberts. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland[J]. Journal of Applied Ecology, 1992, 29(3): 763-771.
- [10] 邓自发,谢晓玲,周兴民. 高寒草甸矮嵩草种群繁殖对策的研究[J]. 生态学杂志, 2001, 20(6): 68-70.
- [11] 邓自发,周兴民,王启基. 青藏高原矮嵩草甸种子库的初步研究[J]. 生态学杂志, 1997, 16(5): 19-23.
- [12] 邓自发,谢晓玲,王启基,等. 高寒小嵩草甸种子库和种子雨动态分析[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(1): 7-10.
- [13] 尚占环,龙瑞军,马玉寿,等. 黄河源区退化高寒草地土壤种子库: 种子萌发的数量和动态[J]. 应用与环境生物学报, 2006, 12(3): 313-317.
- [14] 徐志伟. 高寒草甸土壤种子库状况的初步调查[J]. 青海草业, 2004, 13(2): 47-50.
- [15] 李秋艳,赵文智. 干旱区土壤种子库的研究进展[J]. 地球科学进展, 2005, 20(3): 350-358.
- [16] 周国英,陈桂琛,王顺忠,等. 青海湖地区芨芨草草地土壤种子库的初步研究[J]. 生态学杂志, 2005, 24(7): 724-728.
- [17] Osem Y, Perevolotsky A, Kigel J. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity [J].

- Journal of Ecology, 2002, 90(6): 936-946.
- [18] Gross K L. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil[J]. Journal of Ecology, 1990, 78(4): 1079-1093.
- [19] Ter Heerdt G N J, Verweij G L, Bekker R M, *et al.* An improved method for seed-bank analysis: Seedling emergence after removing the soil by sieving[J]. Functional Ecology, 1996, 10(1): 144-151.
- [20] 安树青, 林向阳, 洪必恭. 宝华山主要植被类型土壤种子库初探[J]. 植物生态学报, 1996, 20(1): 41-50.
- [21] Bigwood D W, David W. Inouye. Spatial pattern analysis of seed banks: An improved method and optimized sampling[J]. Ecology, 1988, 69(2): 497-507.
- [22] 李伟, 刘贵华, 周进, 等. 淡水湿地种子库研究综述[J]. 生态学报, 2002, 22(3): 395-402.
- [23] Carol C B, Jerry M B. Seeds-Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination[M]. San Diego, California: Academic Press, 1998: 133-179.
- [24] Warr S J, Kent M, Thompson K. Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England[J]. Journal of Biogeography, 1994, 21(2): 152-168.
- [25] 周显辉. 青藏高原高寒草甸土壤种子库研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [26] Thompson K, Bakker J, Bekker R. The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity[M]. London: Cambridge University Press, 1997: 26-32.
- [27] 白文娟, 焦菊英. 土壤种子库的研究方法综述[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(6): 195-199.
- [28] 王俊, 白瑜. 土壤种子库研究的几个热点问题[J]. 生态环境, 2006, 15(6): 1372-1379.
- [29] 仲延凯, 张海燕. 割草干扰对典型草原土壤种子库种子数量与组成的影响 V 土壤种子库研究方法的探讨[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2001, 32(6): 643-648.
- [30] 张志权. 土壤种子库[J]. 生态学杂志, 1996, 15(6): 36-42.
- [31] 于顺利, 陈宏伟, 郎南军. 土壤种子库的分类系统和种子在土壤中的持久性[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 2009-2108.
- [32] Péter Csontos¹, Júlia Tamás. Comparisons of soil seed bank classification systems[J]. Seed Science Research, 2003, 13(2): 101-111.
- [33] Thompson K, Grime J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats[J]. Journal of Ecology, 1979, 67(3): 893-921.
- [34] Hodgson J D, Grime J P, Hunt R, *et al.* The electronic comparative plant ecology [M]. London: Chapman & Hall, 1995.
- [35] Nakagoshi N. Buried viable seeds in temperate forests[A]. White, J. ed. The population structure of vegetation[C]. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1985: 551-570.
- [36] 王刚, 梁学功. 沙坡头人工固沙区的种子库动态[J]. 植物学报, 1995, 37(3): 231-237.
- [37] 李红艳, 杨晓晖, 蒋凤玲, 等. 我国干旱区草场种子库研究进展[J]. 河北林果研究, 2005, 20(2): 124-127.
- [38] Whipple S A. The relationship of buried, germinating seeds to vegetation in an old-growth Colorado subalpine forest[J]. Canadian Journal of Botany, 1978, 56(13): 1505-1509.
- [39] Thompson K, Band S R, Hodgson. Seed size and shape predict persistence in soil[J]. Functional Ecology, 1993, 7(2): 236-241.
- [40] Evan Weiher, Adrie van der Werf, Ken Thompson, *et al.* Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology[J]. Journal of Vegetation Science, 1998, 10(5): 609-620.
- [41] 沈有信, 张彦东, 张萍, 等. 云南北部泥石流多发干旱河谷区不同干扰对土壤种子库的影响(英文)[J]. 植物生态学报, 2001, 25(5): 623-629.
- [42] Mayor M D, Boo R M, Pelaez D V, *et al.* Seasonal variation of the soil seed bank of grasses in central Argentina as related to grazing and shrub cover[J]. Journal of Arid Environments, 2003, 53(4): 467-477.
- [43] Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A, *et al.* Effects of grazing on soil seed bank dynamics: an approach with functional groups[J]. Journal of Vegetation Science, 2003, 14(3): 375-386.
- [44] O'connor C W D, Pickett G A. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands[J]. Journal of Applied Ecology, 1992, 29(1): 247-260.
- [45] Ghermandi L. Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western Patagonia[J]. Journal

- of Arid Environments, 1997, 35(2):215-224.
- [46] Per Milberg, Margareta L Hansson. Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland[J]. *Journal of Vegetation Sciences*, 1994, 5(1):35-42.
- [47] 程积明, 万惠娥, 胡相民. 黄土高原草地土壤种子库与草地更新[J]. *土壤学报*, 2006, 43(4): 679-683.
- [48] 闫巧玲, 刘志民, 李荣平. 持久土壤种子库研究综述[J]. *生态学杂志*, 2005, 24(8):948-952.
- [49] Coulson S J, Bullock J M, Stevenson M J, *et al.* Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38(1):204-216.
- [50] Pywell R F, Bullock J M, Hopkins A, *et al.* Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2002, 39(2):294-309.
- [51] Alexander H M, Schrag A M. Role of soil seed banks and newly dispersed seeds in population dynamics of the annual sunflower, *Helianthus annuus* [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91(6):987-998.
- [52] Riley J D, Craft I W, Rimmer D L, *et al.* Restoration of magnesian limestone grassland: optimizing the time for seed collection by vacuum harvesting [J]. *Restoration Ecology*, 2004(12):311-317.
- [53] 周华坤, 赵新全, 周立, 等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J]. *草业学报*, 2005, 14(3):31-40.
- [54] 王建兵, 王振国, 吕虹. 黄河重要水源补给区草地退化的气候背景分析——以玛曲县为例[J]. *草业科学*, 2008, 25(4):23-27.
- [55] 董全民, 马玉寿, 赵新全. 江河源区“黑土型”退化人工草地管理技术研究[J]. *草业科学*, 2007, 24(8):9-15.
- [56] 崔庆虎, 蒋志刚, 刘季科, 等. 青藏高原草地退化原因述评[J]. *草业科学*, 2007, 24(5):20-26.
- [57] 李玉霖, 孟庆涛, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地流动沙丘植被恢复过程中群落组成及植物多样性演变特征[J]. *草业学报*, 2007, 16(6):54-61.

The advance and prospect of soil seed bank in the alpine grassland

DUAN Ji-chuang^{1,2}, ZHOU Hua-kun¹, WANG Shi-ping¹, ZHAO Xin-quan¹,
WANG Xin-chuan³, LI Fa-lu³, NIU Jian-wei³

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China;

2. Graduate School of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China;

3. Qinghai Provincial Forages and Seed Increase Pasture, Tongde 813201, China)

Abstract: Soil seed bank indicates the total amount of survived seeds in the litter of upper strata and in the soil. The theory of soil seed bank is regarded as the basic theory of community ecology and restoration ecology, an important component for natural regeneration in degraded ecosystems, and has become a hot issue in plant ecology. The study of soil seed bank is an important supplement to biodiversity research, helps to understand vegetation regeneration and the dynamic process of vegetation evolution, and is indispensable for vegetation reconstruction, recovery and operation practice. As the potential community, grassland soil seed bank is the base of settling, survival, reproduction and spreading of plant populations, the origin of plants in grassland ecosystem. This paper reviewed the methodology, contents and signification of the studies on grassland soil seed bank, especially in alpine region. The problems and future study on soil seed bank were presented and discussed. In the process of the restoration and reclamation of degraded vegetation, the study on the soil seed bank can provide scientific information and important theory for vegetation regeneration in alpine region.

Key words: alpine grassland; soil seed bank; plant ecology; vegetation regeneration; vegetation re-generation; vegetation evolution