

近 30 年来土壤种子库研究的回顾与展望

李洪远, 莫训强, 郝翠

南开大学环境科学与工程学院/环境污染过程与基准教育部重点实验室, 天津 300071

摘要: 土壤种子库 (Soil Seed Bank) 是指单位面积的土壤及土壤表面的落叶层中所有具有生命力的种子的总和。由于土壤种子库在植被的更新和恢复、生物多样性的维护、植被的演替过程和扩散过程等方面都具有重要作用, 近年来成为生态学和土壤学等学科的研究热点。文章查阅了近 30 年来发表的关于土壤种子库研究的代表性 SCI 论文, 首次运用文献分析与管理软件 Endnote X1 和 Refviz 对该研究领域的相关文献进行了系统的分析, 结果发现: 有关土壤种子库论文发表数量逐年增长的同时, 每个年代末会呈现一个明显的峰值。在此基础上, 根据不同年代研究的内容和特点, 初步将土壤种子库的研究划分为三个主要阶段: (1) 土壤种子库研究的探索阶段 (1978—1989 年); (2) 土壤种子库研究方法与内容的成熟阶段 (1990—1999 年); (3) 土壤种子库理论体系与研究内容扩展阶段 (2000 年至现在), 并对各个阶段的研究重点和主要研究成果进行了详细的综述。最后就长久土壤种子库调查、种子库年际变化、干扰影响机制等研究热点做了展望, 为今后土壤种子库的研究工作提供了参考策略。

关键词: 土壤种子库; Endnote X1; Refviz 分析; 种子; 植被

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2009) 02-0731-07

按照Thompson的观点, 土壤种子库 (Soil Seed Bank) 是指土壤及土壤表面的落叶层中所有具有生命力的种子的总和^[1]。Coffin等人研究了土壤种子库之后提出, 一个植物群落的种子库是对它过去状况的进化记忆, 也是反映群落现在和将来特点的一个重要因素^[2]。

Darwin在《物种起源》一书中对湖底淤泥中的种子进行了详细的描述, 这被认为是关于种子库最早的报道^[3]。关于土壤种子库的文献相当多, 而且还在快速增长^[4]。相关文献涉及种子库研究的生物学和生态学的各个方面。早年Roberts^[5]和Leck^[6]曾对土壤种子库的研究做了较为全面的综述, 此后关于种子库的文献翻了两番有余^[4], 需要从现时状况出发进行新的分析和认识。

本文是在查阅大量文献的基础上, 联合使用文献管理与信息分析软件Endnote X1和Refviz对SCI文献进行分析。从Darwin对种子库的研究开始至今, 共发表主题为土壤种子库的SCI文章697篇。利用Refviz分析了论文发表的年际变化趋势, 发现关于土壤种子库的论文呈逐年增长趋势, 每个年代的末期呈现一个高峰, 共出现了三个高峰 (见图1)。从Refviz的major topic和Galaxy视图以及Matrix视图进一步分析, 得出每个包含高峰的十年的研究主要关键词, 并参阅了EI数据库文献, 提出: 土壤种子库研究可大致划分为三个阶段, 分别为 (一) 土壤

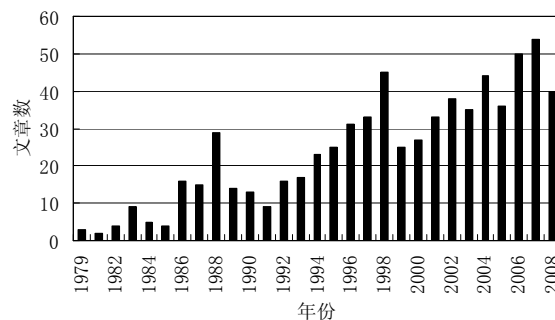


图1 关于土壤种子库发表的SCI论文年际变化

Fig. 1 Articles on Soil Seed Bank between the Year 1979 and 2008

种子库研究的探索阶段 (1978—1989年); (二) 土壤种子库研究方法与内容的成熟阶段 (1990—1999年); (三) 土壤种子库理论体系与研究内容扩展阶段 (2000年—), 并且对各个阶段的研究内容进行了较系统的总结, 试图为将来的工作提供一个有益的参考。划分的上述各个阶段之间并没有绝对的分界, 而是相互渗透的。

1 土壤种子库研究的探索阶段 (1978—1989)

学界通常以19世纪中期 (1859年) 达尔文^[3]采集池塘的淤泥进行萌发研究作为土壤种子库研究的开始, 至今种子库研究已有近150 a的历史。但此后土壤种子库的研究停顿了很长一段时间。

基金项目: 天津市科技支撑计划重点项目 (08ZCGSF00200)

作者简介: 李洪远 (1963年生), 男, 教授, 博士, 博士生导师, 副所长, 研究方向为生态恢复理论与方法、城市植被恢复技术等。E-mail:

hongyuan@nankai.edu.cn

收稿日期: 2008-12-26

在此期间, Milton^[7]于1939年研究了不同海拔的盐沼泽中的种子库;但直20世纪70年代末期,土壤种子库研究才受到更多的关注。1978年,以Baskin, J. M. 和 C. C. Baskin在著名期刊《Biological Conservation》发表题为《Seed Bank in a Population of an Endemic Plant Species and Its Ecological Significance》的文章^[8]为开端,对土壤种子库的初步研究逐渐展开,从1978年到1989年共发表相关论文20篇。

用Refviz分析排列前五位的关键词依次是:样地(plot),萌发(germination),群落(community),地区(zone)以及杂草(weed)。此时研究尚处于起步阶段,研究者还没有成熟的方法论和足够的基础数据可以依靠,研究的内容和主题比较零散,没有形成理论框架和体系。从Refviz分析结果可以直观的看到,这一阶段的研究主要涉及土壤种子库的物种组成和空间分布格局^[9-16]等土壤种子库的基本特征,对于土壤种子库的形成、分类方法、研究方法等涉及较少。所研究的对象有火烧迹地^[17]、雨林^[18](N Enright, 1985)、砍伐后的森林^[19]、草地^[20]等。另外,也出现了少量对土壤种子库与植被恢复的关系^[11]、土壤种子库动态与种子扩散的可能关系^[21-22]、土壤种子库与土地使用类型的关系^[23]的研究。

1988年是20世纪80年代对土壤种子库研究的一个高峰年,共发表相关论文7篇,基本上代表了这一阶段土壤种子库研究的阶段水平。E Dangel等^[20]和P. Debaeke^[15]分别研究了永久土壤种子库在植被演替中的作用^[20]以及地面植被和土壤种子库的关系^[15]。此外,1989年D.L. Benoit等发表了其对种子库评价中的影响因素的研究,这是土壤种子库研究探索阶段的一个尝试和突破,为后来的研究打开了一扇发展之门。

2 土壤种子库研究方法与内容的成熟阶段(1990—1999)

用Refviz分析排列前五位的关键词依次是幼苗(seedlings),萌发(germination),植被(vegetation),种群(population),群落(community),基本上代表了这一阶段的研究主题和方向。本阶段对于土壤种子库的研究进入全面发展阶段,初步形成了土壤种子库研究方法和研究内容的理论框架和体系,也积累了大量数据^[24-25]。研究的层次有单种层次,群落层次和区域流域层次,分别针对单种植物物种,植物群落和一定区域流域的土壤种子库进行研究。研究的方面包括:(1)土壤种子库的形成以及相关假说;(2)土壤种子库的分类方法和类型;土壤种子库的研究方法包括(3)土壤种子库的取样方法;

(4)土壤种子库的鉴定方法;土壤种子库的研究内容有(5)种子库的规模和群落结构,(6)土壤种子库的空间分布格局,(7)土壤种子库的年龄、寿命和遗传特征等等。初步涉及土壤种子库与地面植被的关系,土壤种子库动态研究等,但还不够系统和深入。

同时,Endnot X1和Refviz分析显示,土壤种子库的研究范围涉及从热带雨林到温带落叶林的广大地域,研究的对象涉及森林、草原、沙漠、湿地、废弃地等,而以前两者居多(见图2)。

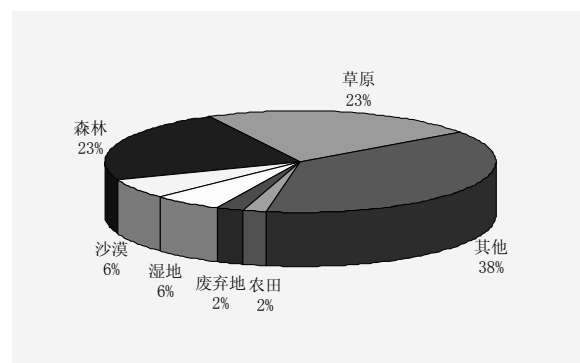


图2 土壤种子库相关论文研究领域分布

Fig. 2 Percentage of Articles on Soil Seed Bank in Different Fields

2.1 土壤种子库的形成以及相关假说

这个阶段内各国学者开始追溯土壤种子库的形成原因,并提出了一系列假说。

土壤种子库中种子来源于种子雨(seed rain),大部分埋藏在表层土壤中,但是有些种子仍旧在土壤表面或者枯枝落叶物中、森林中的地面落叶层、腐殖质中。许多动物的行为也会产生一些埋藏的种子,如某些脊椎动物土壤中打洞储藏食物,某些无脊椎动物如包括蚂蚁、甲虫、蚯蚓等的活动也埋藏种子^[26]。另外,人类对于土壤的不同干扰活动也会导致一些种子埋藏到土壤中去,如犁田活动等。Feldman^[27]在这方面进行了大量的研究,发现种子库的密度和组分随耕作方式和耕作深度的不同而变化。

通过对一些群落或生态系统的土壤种子库的研究和总结,有人提出以下几个假说:(1)双面下注假说(Bet-hedging hypothesis)^[28]。(2)种子质量(或大小)与种子休眠假说^[29-30]。(3)不同散布方式的植物与其种子休眠假说。(4)植物本身个体寿命与其种子休眠假说^[29]。这些假说尝试从不同角度对土壤种子库的形成和发展做出解释。

2.2 土壤种子库的分类方法和类型

土壤种子库具有复杂的多样性,因此需要对其进行分类。自1969年以来,根据不同的分类依据,研究者已经陆续报道了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。例如1979年Thompson等曾依据种子休眠和萌发等特性,将种子库分为4种类型(2个短暂种子库和2个持久种子库);Garwood^[26]则以种子的萌发行为及种子散布的时间格局为依据,对热带土壤种子库的分类进行了研究;而Schafer & Chilcote于1992年根据种子能否萌发和休眠的原因而不是根据其在土壤中存留时间的长短对土壤种子库进行过分类;Poschlod等^[31]根据种子库和种子雨(seed rain)的动态,将种子库划分为4种类型。此外,Moles^[32]等也在土壤种子库分类问题上做了有建设性的研究。以上的分类方法和分类系统,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。

Bakker根据土壤中种子存活的年限,将种子库分为3大类:短暂种子库(transient seed bank),种子在土壤中存活不超过1 a;短期持久种子库(short-term persistent seed bank),种子在土壤中存活1~5 a;长期持久种子库(long-term persistent seed bank),种子在土壤中至少存活5 a。此后Thompson等^[30]依据种子休眠和萌发等特性再次提出的一个分类系统与此不谋而合,即为现今在生态学文献中广泛采用的三元分类系统。

2.3 土壤种子库的取样方法

取样是土壤种子库实验的基础。土壤种子库的研究研究发展至今,已经形成了较为成熟和固定的取样方法,总结起来有以下3类:(1)大数量的小样方法。(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。Thompson^[28]认为采集的样本数太少将导致取样数据的差异;而Bigwood等^[33]研究发现,采集大量的小样本来估测种子数量的准确性比采集少量的大样本来估测种子数量的准确性要提高很多。通过试验比较,大数量的小样方法有较高的可靠性。

对于土壤种子库的取样大小历来众说纷纭。Forcella曾尝试构建被埋藏的活力种子的种-面积曲线,他发现采集土壤的表面积超过200 cm²,那么新物种被检测出现的机率就随之下降。他还认为,判定单一物种的每个土壤样本的质量应该大于或者等于100 g^[34]。

取样时间也是土壤种子库研究中的一个主要问题。一般认为:(1)多年生植物和(或)夏季一年生植物占优势的群落中:若要判定持久种子库那么其土样应该在夏天(即在萌发完成之后而种子成熟和散布开始之前)采集,若要同时研究持久种子库和短暂种子库,则应该在冬天或早春(即萌发开始之前)取样。(2)在冬季一年生植物占优势的群

落中:判定持久种子库的土样应该在冬天或早春采集。(3)在具有夏季和冬季一年生植物的群落中:夏季一年生植物的最佳取样时间为夏季或早秋,而冬季一年生植物的最佳取样时间为冬季或早春。Warr^[35]等通过大量研究后得出对上述观点的支持证据。不过Carol等^[36]指出许多研究中的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。在实际操作的时候,要根据不同的研究目的选择适当的取样时间。

2.4 土壤种子库的鉴定方法

在研究中需要对土壤种子库的种类和活力进行鉴定。目前比较成熟的种子库鉴定方法主要有种子萌发法和物理方法,其中后者又包括漂浮浓缩法、网筛分选法和吹风分离法等。漂浮浓缩法利用种子密度差异实现种子的分离,适用于单个物种的种子库鉴定;网筛分选法选用不同孔径的网筛分选出种子然后在显微镜下查找。Robert曾于早年对这些方法进行了一些总结。物理方法面临的最大困难是对种子的鉴定,另外还需要对种子活力进行判断(目前常用的活力判断方法有四唑染色法和直接检验法^[37])。鉴于此,最常见的鉴定方法还是种子萌发法,大约90%的研究工作采用的都是萌发法^[38]。为了提高土样中大多数物种的萌发率,常需要进行土样浓缩处理,如应用小网孔筛洗法^[39]、淘洗法、吹气法、漂浮法、光度法或者综合方法等等。然后在合适的萌发条件下让种子萌发,对幼苗进行植物物种鉴定。但是种子萌发法也有不足之处,如Thomas等发现,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^[40],另外萌发法耗时也太长。

2.5 土壤种子库的规模和群落结构

通常所指的土壤种子库的规模(大小)是单位面积土壤中有活力的种子的数量,即种子密度。多数人采用10 cm表层土壤中单位面积上所包含的有活力的种子数量表示。Harper^[41]和Sitvertown^[42]通过研究认为,森林土壤中的种子含量一般在10²~10³粒/m²,草地土壤为10³~10⁶粒/m²,耕作土壤为10³~10⁵粒/m²,其中草地的种子库规模一般来说较大。后来的研究者大多以此为参考。

群落结构是土壤种子库研究的重要内容之一,通过种子库群落结构各项指标,可以了解并判断样地生态系统的健康和功能优良与否。森林和土壤种子库研究常用的群落结构指标有Shannon指数、Simpson指数、丰富度指数、生态优势度指数、均匀度指数和相似性系数等。

2.6 土壤种子库的空间分布格局

土壤种子库的空间分布格局包括水平和垂直

分布格局。

各国对水平分布研究较多,特别是对种子雨的散播机制。土壤种子库的水平分布格局与林木和草本植物种子的传播方式和传播距离密切相关,通常用散播曲线来表征孤立树种的种子散播特性。Cremer早年提出了一个典型的孤立木的种子散布曲线。Kjellsson^[43]通过研究发现,土壤种子库主要受风传种子的控制。

土壤种子库具有明显的垂直结构,大多数木本植物的种子都集中在枯枝落叶层,种子库的这种立体结构影响着种子库种子的留存和萌发,从而影响着原有植被的恢复与重建。一般来说,下层种子由于所处的水热环境相对稳定,种子存活时间一般长于表层种子^[44]。研究发现,种子在土壤剖面上具有递减的垂直分布。Bekker等^[45]提出,在土壤没有遭到破坏的生境中,0~5 cm土层中的种子垂直分布规律遵循一定的数学模型,而Ambrosio^l等^[46]认为大部分种子在土壤中呈泊松分布或负二项式分布。

对土壤种子库的空间分布格局的研究,将在很大程度上促进对土壤种子库的管理和应用,因此必将成为今后研究的重点和热点。

2.7 土壤种子库的年龄、寿命和遗传结构

种子本身的性质、土壤类型、埋藏深度和干扰程度的差异都将导致种子库寿命的差异。Thompson等^[30]研究了种子大小和形状与种子库寿命关系。种子重量(或大小)与种子休眠假说认为:大质量的种子在土壤中较少休眠,而小种子具有较高的休眠率^[29,47]。Hodgson等^[30]研究了近百种澳大利亚植物以及Moles等^[32]研究了近50种新西兰植物都显示,小粒、近圆球形种子寿命更长,更易于形成持久种子库。

种子库被认为是植物种群基因多样性的潜在提供者。休眠种子构成了地面植被的一个进化记忆。种子寿命和休眠越长,生态学上积累的变异便越多,遗传变异潜力就越大^[48]。种子库里长命种子具有重要的遗传学意义。

关于种子库对地上部分种群遗传结构影响的假说较多。例如种子库通过保留选择中产生的大量的遗传变异的作用,最终加快种群进化的速率^[49]。目前涉及种子库遗传结构论文非常少^[50-52]。这些研究都发现种子库与地上种群的遗传结构具有显著的差异。Cabin^[49]、McCue 和Holtsford^[52]的研究表明种子库种群的遗传多样性水平显著高于地上部分种群,而Tonsor等^[50]的结论则相反。

3 土壤种子库理论体系与研究内容扩展阶段(2000-)

本阶段是土壤种子库的研究理论框架和系统

的细化、深入和扩展的阶段,发表了大量内容丰富的文章(见图1)。这一阶段对于土壤种子库研究方法和研究内容的探讨还在继续,对种子库基础数据的积累也在继续。但是,土壤种子库研究的主流已经呈现多元化发展趋势。从Refviz分析的结果来看,土壤种子库研究的触角延伸到各个领域,并逐渐形成了“种子库生态”的理论框架。延伸的方向主要有:(1)土壤种子库动态和动态因子、动态模型。(2)土壤种子库与各种影响因子。(3)土壤种子库和地面植被关系。(4)土壤种子库对于植被恢复的作用和实践。土壤种子库研究涉及各个学科:生物学、生态学、物理化学、统计学,与之相互交叉、渗透,并提出了跨学科的课题。

3.1 土壤种子库动态研究

3.1.1 土壤种子库的动态因子

土壤种子库的动态包括时间动态和空间动态。目前对其时间动态研究较多。时间动态是由种子本身的生理特性和种子所处的生境条件所决定,种子的输入、输出和保存制约着土壤种子库的时间动态规律^[53]。

影响土壤种子库动态的因子可以归为四大类:

(1)种子本身的生理、形态特性;(2)环境因子的影响:局部小气候(气温、光照和风向等)、土壤条件、水分条件等;(3)生物因子的影响:细菌等导致种子的霉变、植物之间的化感作用以及动物摄食行为、外来物种入侵等;(4)人为干扰:火烧、耕作和放牧等。

研究者们从不同的角度对上述四大类动态因子进行了研究。Leck和Brook^[54]在澳大利亚湿地中发现,种子发芽主要依赖于水分的干湿循环。Grombone-Guaratini等^[55]在巴西的研究发现,旱季的土壤种子库中的种子粒数比雨季的要大,由此推断充足的水分是土壤中种子萌发的必要因素。Pugnaire等^[56]对50个不同林龄的灌木丛进行研究表表明,种子库的物种组成与灌木年龄无关,但种子密度随灌木林龄增加而增加。Rotundo和Aguiar^[57]研究了地表覆盖物对土壤种子库的影响。他们发现,枯枝落叶层可延长土壤种子库中种子的寿命。

Holmes^[58]研究了外来种的入侵,发现外来种的入侵可导致种子库密度和丰富度的降低,并且主要是乡土物种受到影响。而早在2000年Hyatt等^[59]通过对落叶林的60个样地进行2年的动态观察也得出相同结论。Alexander等^[60]的研究也发现,土壤种子库中乡土种的数量随着外来种在林地中存在的时间越久而越来越少。

由于人类活动范围和强度的不断扩张和增强,对土壤种子库的干扰以及由此造成的影响是显而

易见的。对于干扰影响的研究尚较少,如Williams等^[61]等根据稀树草原种子库对火灾的反应,发现火灾可以促使种子休眠状态的解除,Smith等通过研究也发现,5~8年的林地对低强度的火反应不是很明显,说明低强度的火不会对种子库中各生活型的组成造成大的改变。今后这方面的研究将会成为热点。

3.1.2 土壤种子库的动态类型

在研究了土壤种子库的动态因子之后,研究者们试图找出动态的规律,很多人在此方面做了尝试。在对英国北部10个植物群落的土壤种子库进行研究后,早年Thompson和Grime根据其动态特征,将土壤种子库归纳为4种动态类型:(1)土壤种子库仅夏季存在,秋季到春末期间种子大量萌发,土壤中很少或没有种子存在;(2)土壤种子库仅在冬季存在,土壤中春、夏、秋季很少或没有种子存在;(3)种子在夏末秋初成熟和散布,其中大部分种子很快发芽只有少量种子休眠并进入持续种子库中;(4)种子散布以后,仅有少量种子发芽,大部分种子进入持续种子库。Leishman等通过对英国石灰岩草地4种植物土壤种子库的研究,尝试对不同种群的土壤种子库对全球气候变化具有不同的反应格局作出可能的解释。然而,在这方面还需要大量的工作来验证,将来很可能成为一个研究热点^[62]。

3.2 土壤种子库和地面植被关系

研究土壤种子库时,土壤种子库与地面植被的物种组成的比较是一个重要的研究方面。Whipple早年曾将土壤种子库与地面植被的关系做了一下分类:(1)有种子也有植株,所有的环境因子适于种的建成。(2)有种子而没有植株,环境不适于种的建成。(3)有植株但土壤中没有种子。(4)没有植株也没有种子,造成此情形的原因可能是缺乏散布,或者是环境因子不适宜种的建成。

土壤种子库和地面植被的关系常用相似性指数来描述。不同的研究中,土壤种子库与地面植被之间的相似性有的较高,有的较低^[63-65]。Augusto等^[63]通过研究指出,成熟针叶林地的土壤种子库中有65%~86%的地面植物物种,而在幼龄针叶林地这个数仅为50%。而Thompson等^[38]的研究则表明,土壤种子库的组成与地面植被没有直接的关系,特别是在成熟的森林。

目前还不能就种子库与地面植被的种类组成的关系形成统一的结论。造成这种状况的原因多种多样,既有研究方法带来的技术性差异,也有物种本身的生物学特征所导致的差异,或者是环境因子(如地理、气候等)和人为干扰的影响。

3.3 土壤种子库在受损地恢复中的作用

人类活动越来越多地干扰自然界,对自然植被的恢复渐渐的被提上议程。植被的恢复需要新的植株来补充,而土壤种子库在植被的重建和管理过程中起到了重要的作用,种子库的研究对群落演替和植被恢复有重大意义。在理论上,早年Johnson等曾经强调土壤种子库在退化土地的植被重建中的潜在重要性。同时Kalamees和Zobel^[64]通过研究土壤种子库在石灰质草地更新过程中的作用,并提出种子库在植被恢复中所发挥的作用如何与干扰的程度相关。Pakeman^[65]、Smith等^[66]这些相关理论的研究为实践提供了有益的参考。

土壤种子库用于自然植被恢复和绿化,国外已有很多研究成果与成功的实例,如加拿大的湿原植被恢复澳大利亚的矿山废弃地的植被恢复;日本箕面国定公园大坝施工造成裸地的植被恢复等。随着植被恢复需求的增长,这方面的研究还会加强。

4 土壤种子库的研究展望

土壤种子库具有重要的生态价值,在植被恢复和管理中的重要作用已经初见端倪。对土壤种子库的研究理应得到加强、完善并对研究成果加以充分利用。在今后的研究工作中,可以参考以下策略:(1)对现有的研究方法和手段进行改进,引入现代研究技术如采用分子生物学技术进行种子库物种鉴定等。(2)改变以往短期的、间断的调查样方的研究方法,而采用长期定位观测的研究方法。(3)加强生态脆弱区的土壤种子库本底调查和研究。(4)在生物多样性保护和进化的研究中充分考虑种子库的基因库和进化记忆功能。(5)研究干扰对种子休眠特性的影响并将研究成果应用于生态系统管理。

在今后的土壤种子库的研究中,应该着重于研究土壤种子库的以下几个方面。

(1)继续调查不同群落和土壤利用类型的土壤种子库基础,尤其是退化生态系统和某些特别的植物种群的长久土壤种子库,积累基础数据。(2)不同植物种群土壤种子库的年际变化情况。(3)微环境、非生物因子对土壤种子库的分布的影响。(4)干扰对土壤种子库的影响,以及全球变化与土壤种子库的问题。(5)植物各种群的土壤种子库、幼苗库和成年植株之间的关系。(6)土壤种子库在生物多样性保护方面的作用。

参考文献:

- [1] 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.
- [2] COFFIN D P, LAUENROTH W K. Spatial land temporal variation in the seed bank of semi arid grassland[J]. *American Journal of Botany*,

- 1989, 76: 53-58.
- [3] DARWIN C R. The Origin of The Species by Means of Natural Selection [M]. New York: The New American Library, 1962: 16-22.
 - [4] VYVEY Q. Bibliographical review on buried viable seeds in the soil[J]. *Excerpta Botanica Section B*, 1989, 27: 1-52.
 - [5] ROBERTS H A. Seed banks in soils[C]//Coaker TH. *Advances in Applied Biology*. London: Academic Press, 1981: 1-55.
 - [6] LECK M A, PARKER V T, SIMPSON R L. Ecology of Soil Seed Banks[M]. London: Academic Press, 1989, 118-122.
 - [7] MILTON W E J. The occurrence of buried viable seeds in soils at different elevation sand on a salt marsh[J]. *Journal of Ecology*, 1939, 27: 149-159.
 - [8] BASKIN J M, BASKIN C C. Seed bank in a population of an endemic plant species and its ecological significance[J]. *Biological Conservation*, 1978, 14(2): 125-130.
 - [9] ROBERTS H A, NEILSON J E. Changes in the soil seed bank of 4 long-term crop-herbicide experiments[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1981, 18(2): 661-668.
 - [10] BOSBACH K, HURKA H, HAASE R. The soil seed bank of *Capsella-Bursa-Pastoris*-(Cruciferae)-its influence on population variability[J]. *Flora*, 1982, 172(1): 47-56.
 - [11] HURKA H, HAASE R. Seed ecology of *Capsella-Bursa-Pastoris*-(Cruciferae)-dispersal mechanism and the soil seed bank[J]. *Flora*, 1982, 172(1): 35-46.
 - [12] PIROZNIKOW E. Seed bank in the soil of stabilized ecosystem of a deciduous forest (Tilio-Carpinetum) in the Bialowieza-National-Park[J]. *Ekologia Polska-Polish Journal of Ecology*, 1983, 31(1): 145-172.
 - [13] ENRIGHT N. Existence of a soil seed bank under rainforest in New-Guinea[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1985, 10(1): 67-71.
 - [14] VLAHOS S, BELL D T. Soil seed-bank components of the northern Jarrah forest of Western-Australia[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1986, 11(2): 171-179.
 - [15] DEBAEKE P. Population-dynamics of some broad-leaved weeds in Cereals: relation between standing vegetation and soil seed bank[J]. *Weed Research*, 1988, 28(4): 251-263.
 - [16] HOULE G, PHILLIPS D L. The soil seed bank of granite outcrop plant-communities[J]. *Oikos*, 1988, 52(1): 87-93.
 - [17] WESTOBY M, RICE B, GRIFFIN G, et al. The soil seed bank of triodia-basedowii in relation to time since fire[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1988, 13(2): 161-169.
 - [18] ENRIGHT N. Existence of a soil seed bank under rainforest in New-Guinea[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1985, 10(1): 67-71.
 - [19] WILLEMS J H. Soil seed bank and regeneration of a *Calluna-Vulgaris* community after forest clearing[J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1988, 37(2): 313-320.
 - [20] DANGELA E, FACELLI J M, JACOBO E. The role of the permanent soil seed bank in early stages of a post-agricultural succession in the Inland-Pampa, Argentina[J]. *Vegetation*, 1988, 74(1): 39-45.
 - [21] BULOWOLSEN A. Diplochory in *Viola*-a possible relation between seed dispersal and soil seed bank[J]. *American Midland Naturalist*, 1984, 112(2): 251-260.
 - [22] AULD T D. Population-dynamics of the shrub *Acacia-Suaveolens* (Sm) Willd-dispersal and the dynamics of the soil seed-bank[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1986, 11(3): 235-254.
 - [23] CONN J S, COCHRANE C L, DELAPP J A. Soil seed bank changes after forest clearing and agricultural use in Alaska[J]. *Weed Science*, 1984, 32(3): 343-347.
 - [24] BENECH ARMOLD R L, SANCHEZ R A, FORCELLA F, et al. Environmental control of dormancy in weed seed banks in soil[J]. *Field Crops Research*, 2000, 67: 105-122.
 - [25] FENNER M. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*[M]. Wallingford: CAB International, 1992: 21-25.
 - [26] GARWOOD N C. Tropical soil seed banks: A review [C]. San Diego: Academic Press, 1989: 149-209.
 - [27] FELDMAN S R. The effect of different tillage systems on the composition of the seed bank[J]. *Weed Research*, 1994, 34: 265-273.
 - [28] THOMPSON K, BAND S R, HODGSON J G. Seed size and shape predict persistence in the soil[J]. *Functional Ecology*, 1993, 7: 236-241.
 - [29] REES M. Trade-offs among dispersal strategies in British plants[J]. *Nature*, 1993, 366: 150-152.
 - [30] THOMPSON K, BAND S R, HODGSON J G. Seed size and shape predict persistence in the soil[J]. *Functional Ecology*, 1993, 7: 236-241.
 - [31] POSCHLOD P, JACKEL A K. The dynamics of the generative diaspore bank of calcareous grassland plants[J]. *Flora Jena*, 1993: 36-39.
 - [32] 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.
 - [33] BIGWOOD D W, INOUE D W. Spatial pattern analysis of seed banks: animal proved method and optimized sampling[J]. *Ecology*, 1988, 69(2): 497-507.
 - [34] FORCELLA F. Prediction of weed seeding density from buried seed reserves[J]. *Weed Research*, 1992, 32: 29-38.
 - [35] WARR S J, KENT M, THOMPSON J P. Seed bank composition and variability in five woodlands in southwest England[J]. *Journal of biogeography*, 1994, 21: 152-168.
 - [36] CAROL C B, JERRY M B. *Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*[M]. San Diego, California: Academic Press, 1998: 133-179.
 - [37] EECE, VENABLE D L. Seed bank in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments[J]. *Ecology*, 1996, 77: 121-124.
 - [38] THOMPSON K, BAKKER J P, BEKKER R M. *The Soil Seed Banks of Northwest Europe: Methodology, Density and Longevity*[M]. London: Cambridge University Press, 1997: 26-32.
 - [39] TERHEERDT 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: 144-151.
 - [40] THOMAS P. Bet-hedging germination of desert annuals: Beyond the first year[J]. *American Naturalist*, 1993, 142: 474-487.
 - [41] HARPER J L. *Population Biology of Plants*[M]. London: Academic press, 1977: 56-61.
 - [42] SITVERTOWN J W. *Introduction to plantation population ecology*[M]. London: Longman, 1982: 126-135.
 - [43] KJELLSSON G. Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil[J]. *Ecography*, 1992, 15: 86-100.
 - [44] NATHALIE C, JEAN R E, BRUNO C, et al. Modeling vertical and lateral seed bank movements during moule board ploughing[J]. *European Journal of Agronomy*, 2000, 13(2/3): 111-124.
 - [45] BEKKER R M, BAKKER J P, GRANDIN U, et al. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity[J]. *Functional Ecology*, 1998, 12: 834-842.
 - [46] AMBROSIOL, DORADOJ, DELMONTE J P. Assessment of the sample size to estimate the weed seed bank in soil[J]. *Weed Research*, 1997, 37: 129-137.

- [47] PAKER C E, VENABLE D L. Seed bank in desert annuals: Implications for persistence and coexistence in variable environments [J]. *Ecology*, 1996, 77: 1427-1435.
- [48] MCGRAW J B, VAVREK M C, BENNINGTON C C. Ecological genetic variation in seed banks establishment of a time transect[J]. *Journal of Ecology*, 1991, 79: 617-625.
- [49] CABIN R J, MITCHELL R J, MARSHALL D L. Do surface plant and soil bank populations differ genetically? A multi population study of the desert mustard, *Lesquerella fendleri*(Brassicaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 1098-1109.
- [50] TONSOR S J, KALISZ S, FISHER J, et al. A life-history based study of population genetic structure: seed bank to adults in *Plantago lanceolata*[J]. *Evolution*, 1993, 47: 833-843.
- [51] CABIN R J. Genetic comparisons of seed bank and seedling populations of a perennial mustard, *Lesquerella fendleri*[J]. *Evolution*, 1996, 50: 1830-1841.
- [52] MCCUE K A, HOLTSFORD T P. Seed bank influences on genetic diversity in the rare annual *Clarkia spring villensis*(Onagraceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 30-36.
- [53] BARRETT L G, HE T H, LAMONT B B. Temporal patterns of genetic variation across a 9-year-old aerial seed bank of the shrub *Banksia hookeriana*(Proteaceae)[J]. *Molecular Ecology*, 2005, 14: 4169-4179.
- [54] LECK M A, BROCK M A. Ecological and evolutionary trends in wetlands evidence from seeds and seed banks in New South Wales, Australia and New Jersey, USA[J]. *Plant Species Biology*, 2000, 15:97-112.
- [55] GROMBONE-GUARATINI M T, FILHO H, KAGEYAMA P Y. The seed bank of a gallery forest in southeastern Brazil[J]. *Brazilian archives of biology and technology*, 2004, 47(5): 793-797.
- [56] PUGNAIRE F J, LAZARO R. Seed bank and under storey species composition in a semi-arid environment the effect of shrub age and rainfall[J]. *Annals of Botany*, 2000, 86: 807-813.
- [57] ROTUNDO J I, AGUIAR M R. Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention seed longevity and soil-seed contact[J]. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 829-838.
- [58] HOLMES P M. Depth distribution and composition of seed-banks in alien-invaded and uninvaded fynbos vegetation[J]. *Australia Ecology*, 2002, 27: 110-120.
- [59] 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.
- [60] ALEXANDER J MD, ANTONIO C M. Seed bank dynamics of French broom in coastal California grasslands effects of stand age and prescribed burning on control and restoration[J]. *Restoration Ecology*, 2003, 11(2): 185-197.
- [61] WILLIAMS P R, CONGDON R A, GRICE A C. Germinable soil seed banks in a tropical savanna: seasonal dynamics and effects fire[J]. *Austral Ecology*, 2005, 30: 79-90.
- [62] ONAINDIA M, AMEZAGA I. Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain[J]. *Forest Ecology and Management*, 2000, 126: 163-172.
- [63] AUGUSTO L, DUPOUER J L, PICARD J F, et al. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation[J]. *Acta Oecologica*, 2001, 22: 87-98.
- [64] KALAMEES R, ZOBEL M. The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community[J]. *Ecology*, 2002, 83(4): 1017-1025.
- [65] PAKEMAN R J, ATTWOOD J P, ENGELN J. Sources of plant colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland, in eastern England[J]. *Journal of Ecology*, 1998, 86: 1032-1041.
- [66] SMITH R S, SHIEL R S, MILLWARD D, et al. Soil seed banks and the effects of meadow management on vegetation change in 10-year meadow field trial[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2002, 39: 279-293.

A review of study on soil seed bank in the past thirty years

Li Hongyuan, Mo Xunqiang, Hao Cui

College of Environmental Science and Engineering, Nankai University// Key Laboratory of Pollution Processes and Environmental Criteria, Ministry of Education of the People's Republic of China; Tianjin 300071, China

Abstract: Soil seed bank (SSB) is defined as the number of viable seeds which exist in the soil and its surface layer with fallen leaves in a unit area. The research on SSB has been attached wide interests because of its important role in plantation renovation and restoration, biological diversity preservation, vegetation succession and diffusion processes and other aspects. Based on a collection of all the representative SCI papers on SSB in the recent 30 years, a systematically analysis by using literature managing and analyzing software Endnote X1 and Refvz was carried out in this paper. The solution indicates that a clear peak appear at the end of each decade, while the number of papers on SSB increases consistently in these years. According to the content and characteristics of the papers in different years, the development of researches on SSB can be preliminarily divided into three stages:(1) the beginning of studies on SSB (1978–1989);(2) a further development stage of methodologies and research directions (1990–1999);(3) an expansion stage of SSB theory system and research contents (2000 –). This paper summarized the research emphasis and main results in each stage. Prospects on long-term SSB survey, SSB inter-annual variability and the mechanism of interference effects are discussed as well which provides possible directions for future researches.

Key words: soil seed bank; Endnote X1; Refvz analysis; seed; vegetation