

# 淡水湿地种子库研究综述

李 伟, 刘贵华, 周 进, 黄德四

(中国科学院武汉植物研究所水生植物生物学实验室, 武汉 430074)

**摘要:** 湿地是近年来国际上关注的热点领域之一, 作为湿地研究的重要组成部分, 种子库的研究成果在深入探讨湿地植被的结构、功能与动态方面具有十分重要而独特的作用。本文结合国内外淡水湿地种子库的研究动态, 系统介绍了种子库研究方法以及湿地种子库研究的主要内容。在对已有成果进行综合分析的基础上, 就目前湿地种子库研究中亟待解决的一些问题进行了探讨。

**关键词:** 淡水湿地; 种子库

## Studies on the Seed Bank of Freshwater Wetland: A review

LI Wei, LIU Gui-Hua, ZHOU Jin, HUANG De-Si (Laboratory of Aquatic Plant Biology, Wuhan Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(3): 395~402.

**Abstract:** Wetland is one of the hotspot fields attracting international attention. As an important part of wetland studies, seed bank researches are very important and particular for discussing the structure, function and dynamics of wetland vegetations. The seed bank methodology and main subjects in wetland seed bank researches are reviewed in detail. Some emergent questions are presented in the studies of wetland seed banks.

**Key words:** freshwater wetland; seed bank

文章编号: 1000-0933(2002)03-0395-08 中图分类号: Q948 文献标识码: A

种子库 (seed bank 或 seed pool) 是指土壤基质中有活力种子的总和。大多数种子散落到地表进入种子库后, 要经历一个休眠阶段, 由于物种种类和环境条件的差异, 休眠时间可以从几天到很多年, 所以一个植物群落的种子库是对它过去状况的“进化记忆 (Evolutionary memory)”, 也是反映群落现在和将来特点的一个重要因素<sup>[1]</sup>。由于种子库中含有地上部分种群在不同时期产生的等位基因, 可以延缓/加速物种进化速率, 改变种群的遗传结构<sup>[2~4]</sup>。种子库在植物群落的保护和恢复中起着重要的作用<sup>[5]</sup>, 是植物响应土地利用和气候变化的重要指示者<sup>[6]</sup>, 种子库作为繁殖体的储备库, 可以减小种群灭绝的几率<sup>[7, 8]</sup>。

湿地是我国目前最受威胁的生境类型之一<sup>[9]</sup>, 随着人们对湿地重要性认识的日益深入, 湿地受到越来越广泛的重视和研究。恢复和重建受损水域生态系统的重要性已越来越被人们所认识并逐渐形成研究的热点。作为湿地研究的重要组成部分, 种子库研究是深入了解湿地植被的结构与功能的重要内容。受损湿地土壤中的种子库在植被恢复过程中的作用正日益受到重视<sup>[10~13]</sup>。因此, 加强对湿地种子库的研究, 掌握湿地种子库的特点和变化规律, 是当前面临的一个迫切任务之一。

若以 19 世纪中期达尔文采集 3 个池塘的淤泥样品进行萌发的的工作作为湿地种子库研究的开始<sup>[14]</sup>, 湿地种子库研究已有近 150a 的历史。但此后湿地种子库的研究停顿了很久一段时间, 在此期间 Milton 于

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39970065); 中国科学院生物科学与生物技术研究特别资助项目; 中国科学院“水生植物生物学百人计划”资助项目

收稿日期: 2001-06-14; 修订日期: 2001-11-30

作者简介: 李 伟 (1967~), 男, 武汉人, 博士, 研究员。主要从事湿地生态研究。lapb@public.wh.hb.cn, liwei@rose.whioh.ac.cn

1939 年研究了不同海拔的盐沼泽中的种子库<sup>[15]</sup>,直到 20 世纪 70 年代末期,湿地种子库研究才受到更多的关注。本文结合国内外种子库研究的进展,对种子库的研究方法以及淡水湿地种子库的研究内容进行了系统总结。在此基础上,对我国湿地种子库研究中应当关注的一些问题进行讨论。

## 1 种子库的研究方法

湿地种子库研究的方法基本与陆地种子库的研究方法相似。种子库的研究方法主要涉及种子库取样时间、取样量的大小以及种子库中物种种类的鉴定。

### 1.1 种子库取样

种子库的取样时间主要有两个高峰。大部分取样在 3~5 月份,其目的在于研究经过冬季种子休眠后、当年新种子产生前续存的活性种子库。另外有一部分的取样时间在 10 月份,研究新种子雨补充后的种子库<sup>[16]</sup>。

有少部分研究的取样深度只取表层 2cm,大部分的取样深度为上层 4~10cm。绝大多数的研究只取一层,有少部分取 2~3 层<sup>[16]</sup>。

实际研究中并未严格规定确切的取样数目和取样覆盖的总面积。根据种群取样的原则,样方大小由被研究对象的大小及其对伤害的敏感性来确定。由于种子一般很小,理论上种子库取样样方也可以很小。但是,如果取样分个体单个进行,就需花费很多时间,因此样方太小在实践中是不可取的;如果样方数量少而面积大,常常会产生难以接受的大的取样方差。解决这个问题的方法是选择合适的样方面积,做到小而实用,或者取多数很小的土芯汇合在一起作为一个样方,研究表明这两种方法对减小方差都是有效的<sup>[17]</sup>。Thompson 和 Grime<sup>[18]</sup>在一个位点取 100 个土芯作为一个样方,显然有点太多,实际研究中,5 个<sup>[19]</sup>或 10 个<sup>[20]</sup>土芯混合成一个样方的取样方法较常见。

如果研究内容是对不同的位点进行统计比较,取样数目十分重要。高重复取样便于对要比较的种子库(如肥沃地点与贫瘠地点、演替系列的各个时期)进行统计分析。随着取样数目增加,取样方差减小,当取样数目增倍时,方差减半<sup>[21]</sup>。但这种关系并不是线性的,样方数目超过 75 个时,增加样方数目所产生的精确性增加程度下降。

理论上要求的取样数目与一般植被调查所要求的一样,即相对大数目、随机分布的小样方比少数的大样方能更好的反映种子库的特征<sup>[17,22]</sup>。具体的取样数目应根据研究目的和研究群落的特点确定。

### 1.2 种类鉴定

种类鉴定是植被种子库研究的基础。种类鉴定常用的方法有种子萌发法、漂浮浓缩法和网筛分选法。其中种子萌发法是最常见的鉴定方法,大约 90%的工作采用的方法是幼苗萌发技术<sup>[16]</sup>。

**1.2.1 种子萌发法** (i)萌发前的土样处理 为提高土样中大多数物种的萌发率,许多研究在萌发前进行土样浓缩处理,即用小网孔(一般用 0.2 mm 大小网孔)筛对土样进行筛洗。Ter Heerdt 等<sup>[20]</sup>对浓缩和未浓缩的土样进行了比较,用 0.2 mm 大小的网孔筛筛选后,泥土的体积可减小 85%,泥炭土可减小 70%,沙土可减小 55%,这样可大大节省萌发的工作量。经过浓缩后的土样,6 周后停止了新的幼苗萌发,而未经浓缩的土样需 4~6 个月。同时,浓缩土样萌发的物种与个体数量都高于未浓缩的土样。

进行种子萌发通常还需把采集的土壤样品置于不含植物种子的肥沃基质土层或砂子上,使用基质土层主要是为萌发出的幼苗生长提供必须的营养,如果在幼苗萌发后及时移出,可以不需要基质土层。

不同的物种萌发所需的条件是不同的,温室条件并非适合于所有物种的萌发<sup>[23,24]</sup>。为了打破休眠,提高种子萌发率,可在种子萌发前将土样铺成薄层,进行冷藏处理。一些研究者将土样置于 5℃冰箱中 3 周<sup>[17]</sup>,或放在室外的笼中(阻止动物破坏)过冬<sup>[25]</sup>、或在已经经过冬天自然冷处理后的春天取样<sup>[1]</sup>,都是为了促进种子萌发。许多人相信 Thompson 和 Grime<sup>[18]</sup>所说的种子萌发法“无法提供目前种子植物群的完整的估计”,实际上,通过适当的处理可接近这个要求。

(ii)萌发所需时间 幼苗萌发所需的时间取决于铺到培养盘中土样的厚度。研究表明,只有表层的种子可以萌发,如果土样层太厚,种子在土样中埋藏太深,导致到达种子的光量不足而不能萌发<sup>[29]</sup>。

虽然可以在萌发一段时间后发现新的幼苗停止出现时,通过翻动土样能刺激新的萌发,但这样一来,就不

可避免地要延长萌发的时间。萌发时间越长,苔类(阻碍种子萌发和幼苗存活)发生越多。因此,大部分的研究都先对土样进行浓缩,除去其中的植物残余器官及其它杂物,然后铺成 1cm 左右的薄层。用薄土样进行萌发实验可确保所有种子暴露在光和适宜的温度下,促进种子迅速萌发。减小土样体积后,3 个月可保证大部分活性种子萌发,如果不对土样进行筛减,则必需保证萌发时间在 1a 以上。

(iii)萌发时的处理 萌发时,湿润处理是必不可少的手段。除此之外,许多研究工作中还增加了一种处理,即将土样置于沉水状态。应用这一试验方法是基于以下考虑:积水区(暂时性的或永久性的)是湿地生境中的重要组成部分,种子所在处积水与否对种子萌发有重要影响。实际研究也表明,沉水和湿润处理对种子萌发可以产生重大影响。如 van der Valk 和 Davis<sup>[30]</sup>研究表明,湿润处理和沉水处理仅有 25% 的种类是共同的,即使仅 2 cm 深的水也会对种子库的萌发产生重要影响。由于湿润处理时萌发的植物种类更多,如在 Smith 和 Kadlec<sup>[31]</sup>的研究中,湿润处理土样中萌发的植物种类(24 种)比沉水处理的多 1 倍(12 种)。因此,在实际研究中往往仅采用湿润一种处理<sup>[32]</sup>。

萌发出的幼苗在鉴定、计数后应尽快移出,以避免与新生幼苗竞争光资源<sup>[17~19,33]</sup>。由于有些植物只有等到成熟或开花时才能被鉴定,必要时可把它们从试验盘中移入其它的容器中培养直至能鉴定。

1.2.2 漂浮浓缩法 这种方法是用各种浓度的盐溶液淘洗土样,利用种子密度差异而把它们从其它机体及矿物质中分离出来。这种方法被 Malone<sup>[34]</sup>用来成功地分离了耕地杂草。在研究单个物种的种子库大小时,漂浮法是可行的,如果是研究植物群落的种子库时则不太适合。问题在于不同物种的种子密度变化很大<sup>[19]</sup>,要分离土样中的所有物种需要使用不同浓度的盐溶液反复淘洗多次,取样量大时需耗费大量时间。

1.2.3 网筛分选法 网筛分选法在湿地研究中也很少使用。该方法是用各种网孔大小的筛子冲洗土样,最细的网孔筛选最小的种子,如 0.2mm<sup>[35]</sup>、0.1mm<sup>[36]</sup>、0.242mm<sup>[19]</sup>和 0.212mm<sup>[20]</sup>的网孔。通过网筛分选减小土样的体积后,在显微镜下查找种子。

漂浮浓缩法和网筛分选法对于大种子的物种是可行的<sup>[34,37,38]</sup>,但对于小种子物种以及含有较多器官残余物的土样是不适合的<sup>[20]</sup>。即使成功的分离了种子,还需要进一步分析种子的活性。这两种分离方法需要花费较多的经费和时间,而且不精确。对运用幼苗萌发法和网筛分选法所得到的种子库的组成进行比较后发现,在半永久性普利列湿地(Prairie wetland)种子库区系的研究中,萌发法的结果被证明是准确的<sup>[39]</sup>。由于采用了大量的土样,对不常见种和稀有种,萌发法能比分选法给出更可靠和有效的估计,而且对种苗的鉴定要比对种子的鉴定容易的多。

## 2 湿地种子库的研究内容

国外许多学者对种子库的研究十分重视,种子库的研究已经深入到现代生态学研究的每一个领域。本文仅对淡水湿地种子库的主要研究情况进行总结。

### 2.1 种子库的规模

由于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,基于这种研究所得到的种子库规模也仅具有相对的意义。湿地的种子库规模在不同的湿地类型存在极大的差别。Grelsson 和 Nilsson<sup>[40]</sup>对河成湖湖滨湿地研究表明,种子库密度为 0~8286 粒/m<sup>2</sup>;Middleton 等<sup>[41]</sup>在季风湿地(monsoonal wetland)得到的种子库密度是 1100~3100 粒/m<sup>2</sup>;Parker 和 Leck<sup>[42]</sup>在淡水潮汐湿地(freshwater tidal marsh)中为 1717~3260 粒/m<sup>2</sup>。

### 2.2 种子库的分布格局

种子库的空间分布格局对种群与群落的结构和演替产生重要影响。这方面的研究往往与环境水位梯度、不寻常的洪涝或干旱导致的水位剧烈变化等特定的生境条件,以及生境的异质性相联系<sup>[43~47]</sup>。水位的剧烈变化影响种子库中种子的萌发,因而导致地表植被分布格局的显著变化。相对陆生生境,水生生境中的基质表面比较光滑。在静水环境,较重的水生植物种子迅速落入沉积地中。而在流水生境中,种子不断地在沉积地表面移动,阻止了宿存种子库的形成。因此,屏蔽微生境的分布可能是这种动态的物理环境中种子库分布的主要数据因素。Nilsson 和 Grelsson<sup>[48]</sup>在对河岸植被的研究中发现,被水传播种子的种类丰富度随着屏蔽程度的上升而增大。这表明,屏蔽性较高的岸边虽然植被的种类可能较少,种子库的多样性却

较大。Grelsson 和 Nilsson<sup>[40]</sup>在对不同水位湖岸的植被与种子库关系的研究中进一步发现,较弱的风浪有利于更多的种子沉积和种类生长,较强的风浪作用将排除某些种子和植物。

### 2.3 种子库与地表植被的种类组成

种子库研究中,有许多工作是对种子库与地表植被的种类组成进行对比研究。由于湿地的类型很多,不同的植被类型,其种子库与地表植被的关系也不一样。已有的研究主要以湿生植被为主,得出了两种不同的结论。一些研究表明,种子库和地表植被在种类组成上存在显著差异,尤其是在演替阶段后期的植被<sup>[49]</sup>。Smith 和 Kadlec<sup>[31]</sup>在对北美洲一沼泽植被的种子库研究中发现,种子库和地表植被的种类组成表现出显著差异。Grelsson 和 Nilsson<sup>[40]</sup>在对湖滨植被与种子库之间关系的研究中,得出对整个植物区系而言,种子库和地表植被的区系相似性仅为 0.25(Sorensen 相似系数)。Wilson<sup>[47]</sup>在对加拿大安大略某沼泽的种子库研究中发现,在 29 种植物中,仅有 9 种为种子库和植被共有。另有一些工作表明,种子库和地表植被在种类组成上存在相当高的相似性。在干旱时期历经水位下降影响的普列利冰川沼泽(Prairie glacial marsh)的种子库与植被的种类组成基本相似<sup>[30]</sup>。Schneider 和 Sharitz<sup>[50]</sup>在对河岸木本沼泽的种子库研究中发现,在每一植被类型中,种子库和植被在种类组成上都存在比较高的相似性。Leck 和 Simpson<sup>[51]</sup>则总结指出,在他们进行的所有种子库研究中<sup>[42, 52, 53]</sup>均得出地表植被与种子库在种类组成上存在强烈的相关性的结论。相似的种类组成还常常在经常受到干扰影响的地区发现,例如在反复耕作的地段<sup>[54, 55]</sup>。

上述研究不难看出,目前还不能就种子库与地表植被的种类组成的关系得出一个统一的结论。造成这种状况的原因,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。

从种子库研究的技术看,通用的幼苗萌发技术在所采用的培养条件下,一些种子有可能不能萌发,或萌发率很低,导致对种子库种类组成的估计偏差。例如开敞水面的物种一般在比萌发法要求的水深更深的条件下更容易萌发<sup>[39]</sup>。Muenscher<sup>[56]</sup>在进行眼子菜属(*Potamogeton*)植物的萌发实验时使用了 20~30 cm 深的蒸馏水,而在室外繁殖实验中则推荐 30~60 cm 的水深。van der Valk 和 Davis<sup>[30]</sup>在对普列利湿地的研究中发现,尽管黑三棱属的 *Sparganium eurycarpum* 和 草属的 *Scirpus fluviatilis* 在种子库中存在大量种子,但是这两个种所要求的萌发条件非常特殊,前者的种子萌发率至少在 5 年后随着种龄的增大而急剧增高<sup>[57]</sup>;而后的种子必须在低温状态与水中储存一年以上后再置于高温(30~32℃)和强光下才能萌发<sup>[58]</sup>,因此在实验中这两个种的种子发芽率极低,造成了种子库种类组成估计上的误差。这方面的误差只能通过通过对不同种子萌发条件的掌握、调整萌发条件以及采用其它方法如网筛分选法进行弥补。

种子库和植被在种类上很少重叠的另一原因是地表植被中的一些种类在种子库中并不存在种子,这在不少研究中都有证明<sup>[59~61]</sup>。如芦苇(*Phragmites communis*)虽然在欧洲和北美能够萌发<sup>[62, 63]</sup>,且在安大略的 Tiny 沼泽形成了大面积的单优地段,但在种子库中未能发现它。Wilson<sup>[47]</sup>认为芦苇在种子库中不存在是由于芦苇的种子不具活力<sup>[64]</sup>。其它一些不存在于种子库中的种类是因为它们是植被的偶见种,可能散落的种子量太少而无法检测出来。

### 2.4 种子库与植被动态

在淡水湿地植被动态中,种子库有着重要的作用<sup>[22, 49, 52]</sup>。Keddy 和 Reznicek<sup>[32]</sup>研究了加拿大安大略湖,该湖的年平均水位变化在 1m 以上,低水位时期与高水位时期的植被具有显著差异,但高水位时期的种子库的种类组成与低水位时期的植被的种类组成相似,表明以前的物种依然以种子的形式存在于湖泊底质中,当水位降低时,将会萌发出异常丰富的浅水沿岸带植被。

季风湿地的植被随着水位的变化其种类组成也表现出显著的季节性变化<sup>[65, 66]</sup>。在其它类型的湿地中,也会发生与水位显著增加或降低有关的植被组成的快速变化,许多植物种群会完全或部分消失,取而代之存在于种子库中的并能在新的水位条件下萌发的植物种群<sup>[30, 61, 67]</sup>。虽然在某些区域中种子库的种类组成与植被种类组成的相关性很小,但在存在水位波动的湿地如季风湿地,两者之间往往存在很好的相关<sup>[30, 61]</sup>。

### 2.5 种子库在受损湿地恢复中的作用

受损湿地土壤中的种子库在植被恢复中的作用正日益受到重视<sup>[10~13]</sup>,长期续存的种子库为植物群落

在退化和毁坏后的重建提供可能。种子库(包括繁殖体库)的移植是受损湿地恢复的必要手段,如在开采高位泥炭前先移取表土并湿藏<sup>[68]</sup>,然后在 5a 内尽快实施恢复<sup>[69]</sup>,可在较短时间内重建原有的植被。

## 2.6 种子的寿命

种子库中种子的寿命对种子库的动态产生重要影响,是种子库研究中的一个重要内容。但实际研究中需要较长的时间,因而这类研究难度较大,目前还没有见到有关湿地种子寿命研究的文献。

研究陆地植物种子寿命的资料主要有 3 个来源,可以供湿地研究借鉴。最典型的资料是种子的人为埋藏实验,这种研究在理论上能提供给定条件下种子寿命的上限,结果的差异主要来源于土壤类型、埋藏深度和干扰程度。其中后两个因素显著影响研究的结果,深埋藏的种子续存的时间一般比浅埋藏的种子长,种子在未干扰土壤中续存的时间长。由于人为埋藏避免了自然埋藏过程中某些不利于种子续存的因素,易于夸大种子的寿命。可以说,在埋藏实验中是短寿的物种,在自然条件下也是短寿的,但是相反的推论不成立。如 *Molinia caerulea* 的种子,在埋藏实验中至少可存活 3a,而这个物种在自然条件下没有续存的种子库<sup>[70]</sup>。

对自然埋藏种子的研究也常常为种子的寿命提供直接的证据,这些证据一般来自于那些在群落中已经不存在但以种子的形式出现于土壤中的物种,通过过去该地点物种资料的记载来确定种子埋藏的确切时间。埋藏在火山爆发产生的尘埃或建筑物下的种子、由于频繁刈割或者使用除草剂而阻止新种子输入的表层土壤中的种子也可提供直接的种子寿命证据。

种子寿命的第 3 个来源是对种子在土壤中分层分布的研究。有许多证据表明,埋藏深的种子比埋藏浅的种子产生得早,因此,可用深埋种子对浅埋种子的比率作为估计种子寿命的参数。

## 3 结语

以 1978 年 van der Valk 和 Davis 的工作为起点<sup>[30]</sup>,淡水湿地种子库研究的文章迅速增加。作者检索了近 20a 来国际期刊上有关淡水湿地种子库研究的文献,共检索到 45 篇。从发表的时间看,1978~1980 年共发表 3 篇,1981~1985 年 4 篇,1986~1990 年 13 篇,1991~1995 年 15 篇,1996~2000 年 10 篇;从研究对象来看,绝大部分的研究以湿生植被的种子库作为研究对象,专门就沉水或漂浮植物群落作为研究对象的文献只有 1 篇<sup>[71]</sup>。从研究的内容来看,种子库与地表植被组成的关系方面的研究最多,计 11 篇(占 24.4%),其次是种子库与植被动态的研究 9 篇(占 20.0%)种子库组成及规模和种子库分布格局的研究各 7 篇(占 15.6%),种子库在地表植被的建立与恢复中的作用 5 篇(占 11.1%),还有 7 篇是关于种子库研究方法及其它方面的。与陆地种子库研究比,不管是论文数量,还是研究内容的广度和深度,湿地种子库的研究才刚刚起步。

国内湿地种子库研究的文章直到现在也只有 1 篇<sup>[72]</sup>,与国外的差距是显而易见的。结合国外在种子库领域的研究进展,建议在湿地种子库研究中关注以下方面的内容。

### 3.1 种子库与地表植被的关系

尽管种子库与地表植被的关系已有一些研究,但这些研究主要集中对种子库与植被的种类组成进行比较。从物种多样性的分布格局、以及演替的不同阶段对种子库与植被的关系进行比较研究同样十分重要。此外,湿地的植被特征是与生境水位紧密相关的,通过对不同水位下湿地植物种子的萌发特征、以及不同水位生境中种子库与植被的关系的研究,进一步掌握湿地种子库的特征。

### 3.2 种子库的分布格局

研究内容包括湿地物种种子库分布格局类型;影响种子库分布的主要因素如种子雨与种子库的关系、种子散播后的扩散机制(水媒传播和动物扩散)、种子的形态特征与种子扩散的关系、种子编入种子库层的机制;以及种子库分布格局对地上植被分布格局的影响等。

### 3.3 种子库的年龄结构与动态

大多数湿地物种都有短期或长期续存的种子库,种子库也具有年龄结构特征。种子库的年龄结构对种群和群落具有方演替的影响。如灭绝的可能性和有效种群大小、生活史特征对自然选择的响应和对种群增长的决定、人为或自然干扰后种群和群落的恢复能力、以及杂草控制策略、异质种群动态、群落演替动态

和物种共存等,都要求掌握有关种子库动态的内容。

影响种子库动态的因素包括每年扩散到种子库中的种子数量、以及由于萌发、腐败、捕食和病菌感染等而损失的种子数量。此外,还涉及不同类型土壤对种子活性与储藏寿命的影响,如沙土与泥炭、不同管理类型、干旱与涝灾、沃土与贫瘠土。以及与种子在土壤中寿命有关的其它生理学特征。

### 3.4 种子库的遗传结构

目前,种群特别是珍稀濒危植物种群的遗传结构的研究很多,但是这种研究主要局限于种群的地上部分,涉及种子库遗传结构的研究目前只发现 4 篇论文<sup>[4,73~75]</sup>。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<sup>[76]</sup>、McCue 和 Holtsford<sup>[4]</sup>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<sup>[73]</sup>、Cabin 等<sup>[75]</sup>的结论则相反。

关于种子库对地上部分种群遗传结构影响的假说很多。例如,种子库可能承担一种遗传记忆的功能,收集和储存不同时间及不同选择压力下形成的基因型,通过从种子库引进过去的基因型,从而延缓植物种群对新的选择压力的响应<sup>[2,3]</sup>。或者相反,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<sup>[76]</sup>。

### 3.5 湿地的重建、保护与土壤种子库

湿地种子库在湿地的保护和受损湿地的恢复与重建中具有重要作用。在湿地的保护和恢复实践中,充分利用原湿地保留的种子库,以及通过种子库移植等方法恢复湿地植被,将更有利于湿地的物种多样性和遗传多样性的恢复。加强这方面的研究,对于我国目前正在进行的“退田还湖”工程及湿地保护,具有重要的现实意义。

由于种子库在理解种群进化方面重要意义,因此必需加强这些方面的研究,以进一步理解湿地植物的物种生物学特征,同时,也有可能为湿地的保护与恢复提供新的思路与方案。

## 参考文献

- [1] Coffin D P and Lauenroth W K. Spatial and temporal variation in the seed bank of semiarid grassland. *American Journal of Botany*, 1989, **76**: 53~58.
- [2] Templeton A R and Levin D A. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist*, 1979, **114**: 232~249.
- [3] Hairston N G and De Stasio B T. Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature*, 1988, **336**: 239~242.
- [4] McCue K A and Holtsford T P. Seed bank influences on genetic diversity in the rare annual *Clarkia springvillensis* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 1998, **85**: 30~36.
- [5] Bakker J P. *Nature Management by Grazing and Cutting*. Dordrecht; Kluwer, 1989.
- [6] Hodgson J G and Grime J P. The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. In: Bunce R G H and Howard D C eds. *Species Dispersal in Agricultural Habitats*. London: Belhaven, 1990. 65~81.
- [7] MacDonald N and Watkinson A R. Models of an annual plant population with a seedbank. *Journal of Theoretical Biology*, 1981, **93**: 643~653.
- [8] Kalisz S and McPeck M A. Extinction dynamics, population growth and seed banks—an example using an age-structured annual. *Oecologia*, 1993, **95**: 314~320.
- [9] Chen Y Y (陈宜瑜). *Study of wetlands in China* (in Chinese). Changchun: Jilin Sciences Technology Press, 1995.
- [10] van der Valk A G and Davis C B. A reconstruction of the recent vegetational history of a prairie marsh, Eagle Lake, Iowa, from its seed bank. *Aquatic Botany*, 1979, **6**: 29~51.
- [11] van der Valk A G and Verhoeven J T A. Potential role of seed banks and understorey vegetation in restoring quaking fens from floating forests. *Vegetatio*, 1988, **76**: 3~13.
- [12] van der Valk A G and Pederson R L. Seed banks and the management and restoration of natural vegetation. In: Leck M A, Parker V T and Simpson R L eds. *Ecology of Soil Seed Banks*. New York: Academic Press, 1989. 329~346.
- [13] McDonald A W, Bakker J P, Vegelin K. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood meadows. *Journal of Vegetation Science*, 1996, **7**: 157~164.
- [14] Darwin C R. The origin of the species by means of natural selection. *The New American Library*. New York, 1962. 1356.
- [15] Milton W E J. The occurrence of buried viable seeds in soils at different elevations and on a salt marsh. *Journal of*

*Ecology*, 1939, **27**:149~159.

- [16] Thompson K, Bakker J P, Bekker R M. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, 1997.
- [17] Bigwood D W and Inouye D W. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology*, 1988, **69**: 497~507.
- [18] Thompson K and Grime J P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal Ecology*, 1979, **67**: 893~921.
- [19] Gross K L. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology*, 1990, **78**: 1079~1093.
- [20] 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. *Functional Ecology*, 1996, **10**: 144~151.
- [21] Benoit D L, Kenkel N C, Cavers P B. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. *Canadian Journal of Botany*, 1989, **67**: 2833~2840.
- [22] Simpson R L, Leck M A, Parker V T. The comparative ecology of *Impatiens capensis* in central New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1985, **112**: 295~312.
- [23] Major J and Pyott W T. Buried viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio*, 1966, **13**: 253~282.
- [24] Galinato M I and van der Valk A G. Seed germination traits of annual sand emergents recruited during drawdowns in the Delta Marsh, Manitoba, Canada. *Aquatic Botany*, 1986, **26**: 89~102.
- [25] Pfadenhauer J and Maas D. Samenpotential in Niedermoorb? den des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. *Flora*, 1987, **179**: 85~97.
- [26] Brenchley W E and Warington K. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *Journal of Ecology*, 1930, **18**: 235~272.
- [27] Bakker D. *Senecio congestus* (R. Br.) DC in the lake Isselmeerpolders. *Acta Botanica Neerlandica*, 1960, **9**: 235~259.
- [28] Williams J T. Biological flora of the British Isles. *Chenopodium rubrum*. *Journal of Ecology*, 1969, **57**: 831~841.
- [29] Fenner M. *Seed Ecology*. London: Chapman and Hall, 1985.
- [30] van der Valk A G and Davis C B. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology*, 1978, **59**: 322~335.
- [31] Smith L M and Kadlec J A. Seed banks and their role during drawdown of a North American marsh. *Journal of Applied Ecology*, 1983, **20**: 673~684.
- [32] Keddy P A and Reznicek A A. The role of seed banks in the persistence of Ontario's coastal plain flora. *American Journal of Botany*, 1982, **69**: 13~22.
- [33] Roberts H A. Seed banks in soils. In: Coaker T H ed. *Advances in Applied Biology* 6. London: Academic Press, 1981. 1~55.
- [34] Malone C R. A rapid method for enumeration of viable seeds in soil. *Weeds*, 1967, **15**: 381~382.
- [35] Barralis G, Chadoeuf R, Lonchamp J P. Longevité des semences de maucais herbes annuelles dans un sol cultivé. *Weed Research*, 1988, **28**: 407~418.
- [36] Bernhardt K-G and Hurka H. Dynamik des Samenspeichers in einigen Mediterranen Kulturb?den. *Weed Research*, 1989, **29**: 247~254.
- [37] Fay P K and Olsen W A. Technique for separating weed seeds from soil. *Weed Science*, 1978, **26**: 530~533.
- [38] Benz W, Koch W, Moosman A. Ein Extraktionsverfahren zur Bestimmung des Unkrautsamenpotentials im Boden. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheit und Pflanzenschutz*, 1984, **10**: 106~114.
- [39] Poiani K A and Johnson W C. Evaluation of the emergence method in estimating seed bank composition of prairie wetlands. *Aquatic Botany*, 1988, **32**: 91~97.
- [40] Grelsson G and Nilsson C. Vegetation and seed-bank relationships on a lakeshore. *Freshwater Biology*, 1991, **26**: 199~207.
- [41] Middleton B A, van der Valk A G, Mason D H, *et al.* Vegetation dynamics and seed banks of a monsoonal wetland overgrown with *Paspalum distichum* L. in north India. *Aquatic Botany*, 1991, **40**: 239~259.
- [42] Parker V T and Leck M A. Relationship of seed banks to plant distribution patterns in a freshwater tidal marsh. *American Journal of Botany*, 1985, **72**: 161~174.
- [43] McGraw J B. Seed-bank properties of an Appalachian sphagnum bog and a model of the depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany*, 1987, **65**(10):2028~2035.
- [44] Nicholson A and Keddy P A. The depth profile of a shoreline seed bank in Matchedash Lake, Ontario. *Canadian Journal of Botany*, 1983, **61**(12):3293~3296.
- [45] Welling C H, Pederson R L, van der Valk A G. Recruitment from the seed bank and the development of zonation of emergent vegetation during a drawdown in a prairie wetland. *Journal of Ecology*, 1988, **76**: 483~496.
- [46] Welling C H, Pederson R L, Van Der Valk A G. Temporal patterns in recruitment from the seed bank during drawdowns in a prairie wetland. *Journal of Applied Ecology*, 1988, **25**(3):999~1007.
- [47] Wilson A D. Relationships of marsh seed banks to vegetation patterns along environmental gradients. *Freshwater Biology*, 1993, **29**: 361~370.

- [48] Nilsson C, Gardfjell M, Grelsson G. Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. *Canadian Journal of Botany*, 1991, **69**: 2631~2633.
- [49] Leck M A, Simpson R L, Parker V T. The seed bank of a freshwater tidal wetland and its relationship to vegetation dynamics. In: Sharitz R R and Gibbons J W eds. *Freshwater Wetlands and Wildlife*. USDOE Office of Scientific and Technical Information, Oak Ridge, TN. 1989. 198~205.
- [50] Schneider R L and Sharitz R R. Seed bank dynamics in a southeastern riverine swamp. *American Journal of Botany*, 1986, **73**: 1022~1030.
- [51] Leck M A and Simpson R L. Tidal freshwater wetland zonation: seed and seedling dynamics. *Aquatic Botany*, 1994, **47**: 61~75.
- [52] Leck M A and Simpson R L. Seed bank of a freshwater tidal wetland; turnover and relationship to vegetation change. *American Journal of Botany*, 1987, **74**: 360~370.
- [53] Leck M A and Graveline K J. The seed bank of a freshwater tidal marsh. *American Journal of Botany*, 1979, **66**: 1006~1015.
- [54] Jensen H A. Content of buried seeds in arable soil in Denmark and its relation to the weed population. *Dansk Botanisk Arkiv*, 1969, **27**: 9~56.
- [55] Wilson S D and Keddy P A. Plant zonation on a shoreline gradient: physiological response curves of component species. *Journal of Ecology*, 1985, **73**: 851~860.
- [56] Muenscher W C. The germination of seeds of *Potamogeton*. *Annals of Botany*, 1936, **50**: 805~822.
- [57] Muenscher W C. *Aquatic plants of the United States*. New York: Comstock Publishing Company, 1944.
- [58] Isely D. A study of conditions that affect the germination of *Scirpus* seeds. Cornell University Agricultural Experimental Station Memoir. 1944, 257.
- [59] Rabinowitz D. Buried viable seeds in a North American tall grass prairie: the resemblance of their abundance and composition to dispersing seeds. *Oikos*, 1981, **36**: 191~195.
- [60] Haag R W. Emergence of seedlings of aquatic macrophytes from lake sediments. *Canadian Journal of Botany*, 1983, **61**: 148~156.
- [61] Leck M A. Wetland seed banks. In: Leck M A, Parker V T and Simpson R L eds. *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego: Academic Press. 1989, 283~305.
- [62] Haslam S M. The development and establishment of young plants of *Phragmites communis* Trin. *Annals of Botany*, 1971, **35**: 1059~1072.
- [63] Dore W G and McNeill J. *Grasses of Ontario*. Monograph 26, Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa. 1980.
- [64] Ladwa H R. The ecology and the seasonal aspect of Dharwa. *Journal of Indian Botany Society*, 1957, **36**: 596~597.
- [65] Gopal B. Vegetation dynamics in temporary and shallow freshwater habitats. *Aquatic Botany*, 1986, **23**: 391~396.
- [66] van der Valk A G. Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, 1981, **62**: 688~696.
- [67] Poschlod P. Diaspore rain, diaspore bank in raised bogs and implications for the restoration of peat-mined sites. In: Wheeler B D, Shaw S C, Fojt W J, et al. eds. *Restoration of temperate wetlands*. Chichester: John Wiley and Sons, 1995. 471~494.
- [68] Maas, D. & A. Schopp-Guth. Seed banks in fen areas and their potential use in restoration ecology. In: Wheeler B D, Shaw S C, Fojt W J, et al. eds. *Restoration of temperate wetlands*. Chichester: John Wiley and Sons, 1995. 189~206.
- [69] 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*. *Evolution*, 1993, **47**: 833~843.
- [70] Pons T L. Dormancy, germination and mortality of seeds buried in heathland and inland sand dunes. *Acta Botanica Neerlandica*, 1989, **38**: 327~335
- [71] Grillas P, Garcia-Murillo P, Geertz-Hansen O, et al. Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh; abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia*, 1993, **94**(1): 1~6.
- [72] Chen Z Y (陈中义), Lei Z X (雷泽湘), Zhou J (周进), et al. A preliminary study of winter seed bank of dominant submerged macrophytes in Lake Liangzi. *Acta Hydrobiologica Sinica* (in Chinese)(水生生物学报), 2001, **25**(2): 152~158.
- [73] Cabin R J. Genetic comparisons of seed bank and seedling populations of a perennial mustard, *Lesquerella fendleri*. *Evolution*, 1996, **50**: 1830~1841.
- [74] Cabin R J, Mitchell R J, Marshall D L. Do surface plant and soil seed bank populations differ genetically? A multipopulation study of the desert mustard *Lesquerella fendleri* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 1998, **85**: 1098~1109.
- [75] Levin D A. The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *American Naturalist*, 1990, **135**: 563~572.