

青藏高原东缘封育和退化高寒草甸种子库差异

马妙君, 周显辉, 吕正文, 杜国祯*

(兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘要: 采用幼苗萌发法研究了青藏高原东部高寒草甸封育和退化地区土壤种子库的差异。结果表明: (1) 两个样地总共有 10161 株幼苗萌发, 分属 55 个物种, 23 个科。封育样地多年生植物比例高于退化样地, 禾草和单子叶植物比例在两个样地间差异不大。 (2) 退化样地土壤种子库种子密度 ($(6105 \pm 1530) \text{ m}^{-2}$) 显著高于封育样地 ($(3883 \pm 798) \text{ m}^{-2}$), 而物种丰富度差异不显著。所研究区域拥有较为丰富的种子库资源, 退化地区资源更丰富, 说明恢复不存在种子限制问题, 土壤种子库可以成为植被恢复的潜在资源。 (3) 种子密度和物种丰富度在垂直分层上差异显著, 且随着深度的增加而显著减小。 (4) 用 Sørensen coefficient 指数计算出土壤种子库和地上植被之间的相似性在整体上较低, 封育样地 (45.3%) 略高于退化样地 (40.4%), 两个样地地上植被之间的相似性为 50%, 而种子库之间相似性高达 84.6%, 说明种子库起到一个“缓冲器”的作用。 (5) Shannon-Wiener 多样性指数分析显示, 无论在地上植被或种子库中, 物种多样性都是封育样地显著高于退化样地。过度放牧不仅导致地上植被的生物多样性丧失, 而且使种子库中的物种多样性降低, 而封育管理可以维持地上植被和种子库中的物种多样性。

关键词: 土壤种子库; 地上植被; 封育; 退化; 青藏高原

文章编号: 1000-0933(2009)07-3658-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

A comparison of the soil seed bank in an enclosed vs. a degraded alpine meadow in the eastern Tibetan Plateau

MA Miao-Jun, ZHOU Xian-Hui, LÜ Zheng-Wen, DU Guo-Zhen*

Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of the Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3658 ~ 3664.

Abstract: We used the direct germination method to examine the difference in the soil seed bank between an enclosed and a degraded alpine meadow in the eastern Tibetan Plateau. The main results and conclusions were: (1) A total of 10161 seedlings germinated in the two sites, belonging to 46 species and 23 families. The proportion of perennials was higher in the enclosed site than in the degraded site, but the proportion of grasses and monocotyledons was not different between the two sites. (2) The mean seed density in the degraded site ($(6105 \pm 1530) \text{ viable seeds m}^{-2}$) was significantly higher than in the enclosed site ($(3883 \pm 798) \text{ m}^{-2}$), but there was no difference in species richness between the two sites. The larger seed bank in the degraded area indicates that restoration of this habitat is not seed limited, and the soil seed bank has the potential to be a source for restoration. (3) Species richness and seed density decreased significantly with depth. (4) We used Sørensen's coefficient to evaluate the relationship between the presence of species in the germinable seed bank and the aboveground vegetation. This relationship was weak, though stronger for the enclosed site (45.3%) than for the degraded site (40.4%). However, the similarity of seed bank between the two sites was high (84.6%), indicating that while grazing pressure has a dramatic effect on vegetation, the impact of these changes is buffered by the soil seed bank. (5) The Shannon-Wiener index in the enclosed site was significantly greater than in the degraded site, both for the seed bank and for the aboveground vegetation. Thus, overgrazing reduces both the species diversity of aboveground vegetation and the diversity of the seed bank. Management by enclosing pastures could maintain the species diversity of both the seed bank and the

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30470307)

收稿日期: 2008-05-14; 修订日期: 2009-02-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guozdu@lzu.edu.cn

aboveground vegetation.

Key Words: soil seed bank; aboveground vegetation; enclosed; degraded; Tibet Plateau

在高等植物占据的大多数生境中,以休眠形式存在的个体远远超过地上植株的数量,因此植物群落的种子库是对其过去状况的“进化记忆”^[1],也是反映现在和未来特点的一个重要因素。种子库直接影响着干扰后植物群落的发展,在植物群落的保护和恢复过程中起着重要的作用^[2,3],而且在重塑和维持物种多样性方面也扮演着重要的角色^[2]。

青藏高原东部高寒草甸是整个青藏高原生产力最高、生物多样性最为丰富的放牧草地,被誉为亚洲最好的牧场之一^[4]。随着放牧压力的增大和长期以来的不合理利用,局部地区草地退化非常严重,据统计,该地区草场的单位面积产草量比 20 世纪 60 年代减少了 28%^[4]。青藏高原退化生态系统的恢复对农牧业发展,以及对中国乃至整个世界的生态、环境有着极大的影响。在青藏高原大面积保护和恢复过程中,围栏封育被认为是有效,也是应用范围很广的恢复措施。近来,有许多学者认为,土壤种子库是植被经历干扰后恢复的主要资源^[5-7],存在较高种子密度以及物种数量的土壤种子库能够成为地上植被恢复的重要资源^[8,9]。如果在退化地区拥有丰富的种子库资源,在植被恢复过程中就会成为重要的种子来源。然而,目前对青藏高原高寒草甸土壤种子库的研究很少^[10,11],研究该地区土壤种子库不仅对高寒草甸的恢复和管理具有重要的现实指导意义,而且可以为高寒地区退化生态系统的恢复与重建提供理论依据。

本研究旨在讨论以下几个问题:封育和退化地区种子库组成、种子密度、物种多样性如何变化,以及在垂直结构上如何分布?地上植被与土壤种子库的相似性在封育和退化地区如何变化?退化地区的种子库能否成为地上植被恢复的潜在资源?

1 研究方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于青藏高原东缘的甘肃省玛曲县境内的天然草场(N35°58', E101°53');海拔 3500m 左右;年平均气温 1.2℃,月平均气温从 1 月份的 -10℃到 7 月份的 11.7℃;年降水量约为 620mm,属高寒湿润区;年日照时数约 2580h;主体土壤类型为亚高山草甸土;以莎草科嵩草属(*Kobresia*)和禾本科羊茅属(*Festuca*),早熟禾属(*Poa*),剪股颖属(*Agrostis*)的一些种和菊科风毛菊属(*Saussurea*)等若干属,以及毛茛科银莲花属(*Anemone*)部分种为优势的植被类型,并伴以其他杂类草。从植物区系组成和水热特征来看,这里应属于典型的高寒草甸。萌发实验在兰州大学高寒草甸生态系统野外定点研究站进行(N34°55', E102°53');海拔 2900m;年平均气温 2.0℃;年降水量为 550mm。封育样地是从 1999 年 10 月开始采取围栏封育,夏季禁牧,冬季进行少量放牧,植被盖度 90%~100%。优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*)、异针茅(*Stipa aliena*)、披碱草(*Elymus dahuricus*)。退化样地由于长期过度放牧和不合理的管理已导致地上植被退化,与封育样地相距约 1000m,植被覆盖度 60%~90%。优势种为鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、车前(*Plantago asiatica*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)。

1.2 土壤种子库取样方法

在两个被调查的样地内沿着对角线随机取 10 个面积为 4 m²(2m×2m)的子样地,在子样地内再取 10 个面积为 0.4 m²(0.4m×1m)的小样方。取样时间是在 2005 年 4 月底土壤种子萌发前,取样采用了集合取样法^[12]。土样采集用直径为 3.6cm 的土钻,采集的圆柱状土芯分为 3 层,地表层(0~2cm)、中间层(2~7cm)、第 3 层(7~12cm)。在每个小样方内有 3 个土壤样品(每层一个样品),每个土壤样品由 10 个土芯合并,装进标有标签的布袋。每个样地 300 个样品,总共是 600 个样品^[13]。每个样地的取样面积为 1.02m²,取样体积为 0.151m³。

1.3 培养方法

取回的土样在玻璃温室内的太阳光下晒干^[14],然后用筛子(筛孔直径 0.2 mm)将土样中的凋落物、根、

石头等杂物筛掉。均匀的将土样平铺在萌发用的花盆里(直径 30cm),土样厚度约为 1.5cm,花盆底部有高度 5cm 无种子的毛细沙垫底,毛细沙在 140℃ 的干燥恒温箱内经过 24h 的处理。花盆放置于户外实验地,四周有围墙隔离,在实验地内设置经处理的装满无种子毛细沙的对照花盆,用来检测空中传播进来的种子。萌发时间为 2005 年 5 月中旬到 10 月中旬。为了保持土壤的湿润,每天浇水至少 3 次。开始萌发后,可以辨认的幼苗迅速的进行鉴定,鉴定后去除。无法鉴定的幼苗继续生长,直至开花,鉴定出为止。在萌发的后两个月内翻动土样,以促进种子萌发。到 10 月中旬时,已经有 4 周没有新幼苗萌发,并检查土样内无种子剩余,判定种子已经完全萌发。土壤种子库密度用单位面积(1m²)土壤中有生命力的种子数量来表示。

1.4 地上植被调查

植被调查在 7 月中旬进行,7 月份是植物生长的繁盛时期,在子样地取样点周围随机取 50cm × 50cm 的样方,每个样地 5 个,总共 10 个样方,详细的记录每个样方内的植被盖度、种类组成及每种植物的个体数量(表示地上植被密度)。

1.5 数据分析

1.5.1 采用 Sørensen's coefficient 指数^[15,16]计算土壤种子库与地上植被的相似性。

$$CC = 2c / (s1 + s2)$$

式中,CC 是 Sorensen 指数的值;c 是在地上植被与土壤种子库中都出现的物种数目;s1 和 s2 分别是地上植被和土壤种子库中出现的物种数目。

1.5.2 用 Shannon-Wiener 多样性指数公式计算地上植被和种子库群落的物种多样性。

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$$

式中,H'为群落的多样性指数,n 为种子库中物种总数,P_i 为第 i 种植物的种子数占种子库中总种子数的比例。

1.5.3 应用 SPSS11.5 进行统计分析,对两个样地中的物种数、种子密度以及物种多样性指数数据进行独立样本的 t 检验。对不同分层中的物种数、种子密度以及物种多样性指数数据进行单因素方差分析(ANOVA)。在方差分析前,对分析的数据进行方差整齐性检验,当总体方差为非齐性时,对数据进行对数转换直到总体方差为齐性为止。

2 结果

2.1 地上植被的组成

地上植被中总共出现 53 个物种,分属 15 个科。其中在封育样地共出现 44 个物种(表 1),属于 15 个科;优势种为矮蒿草、异针茅、披碱草;主要以禾本科的物种为主,其中多年生植物占到 93.2%。退化样地共出现 28 个物种,分布于 11 个科;优势种为鹅绒委陵菜、车前、草地早熟禾;其中多年生植物占到 78.6%。封育样地的禾草、多年生植物和单子叶植物比例均高于退化样地。两个样地物种多样性指数(表 2)差异显著($F = 293.323, P < 0.01$)。

表 1 封育和退化样地中地上植被和土壤种子库的物种组成

Table 1 The composition of aboveground vegetation and soil seed bank in enclosed and degraded site

处理 Treatment	物种数目 Number of species	禾草 Grasses	1 年生植物 Annuals	多年生植物 Perennials	单子叶植物 Monocotyledons	双子叶植物 Dicotyledons
A	44	9	3	41	14	30
B	28	5	6	22	4	24
A'	62	10	12	50	14	48
B'	61	10	13	48	14	47

A: 封育样地地上植被 Aboveground vegetation of enclosed site; B: 退化样地地上植被 Aboveground vegetation of degraded site; A': 封育样地种子库 Seed bank of enclosed site; B' 退化样地种子库 Seed bank of degraded site; 下同 the same below

2.2 土壤种子库特征变化

经过 5 个月的萌发期,两个样地总共有 10161 株幼苗萌发,分属 55 个物种和 23 个科。装有无种子细砂的对照花盆里没有幼苗出现,表明没有空中传播的种子污染萌发装置。封育样地中有 3950 株幼苗萌发,属于 62 个物种(表 1),分布在 21 个科;多年生物种占到 81%;优势种为莓叶委陵菜(*Potentilla Fragarioides*)、波伐早熟禾(*Poa poophagorum*)、角果茴香(*Hypecoum leptocarpum*)。在退化样地出现了 6211 株幼苗,属于 61 个物种和 20 个科;多年生植物占到 78.6%;优势种为车前、沙蒿(*Artemisia desertorum*)、早熟禾。封育样地的多年生植物比例略高于退化样地,而禾草和单子叶植物比例在两个样地间差异不大(表 1)。整体上以及各个分层

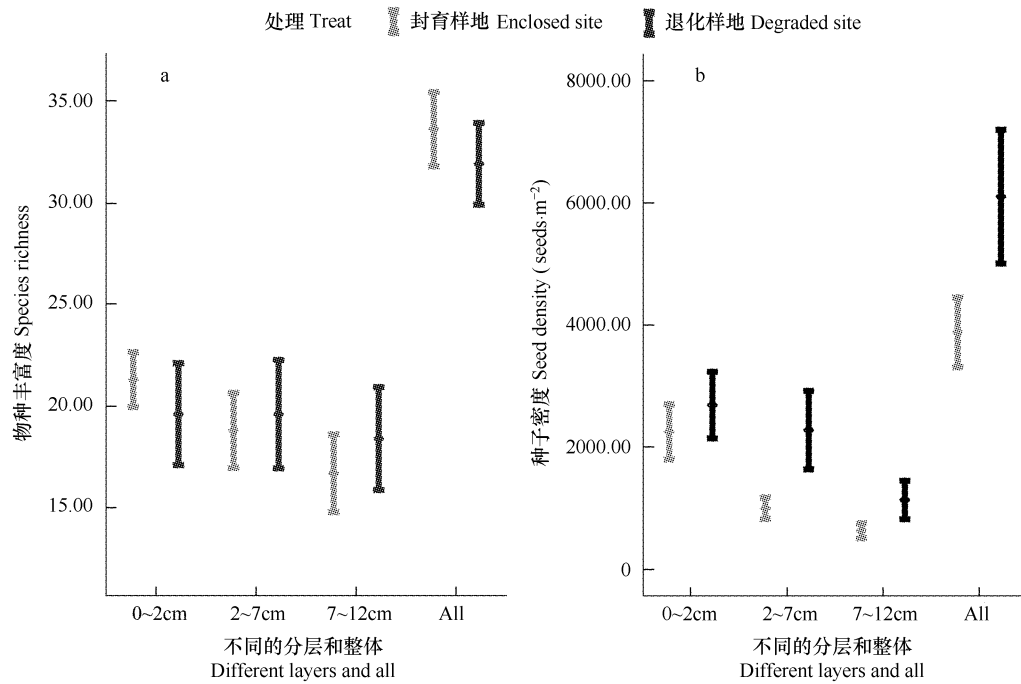


图 1 在两个样地不同分层和整体上的物种丰富度(1)和种子密度(2)($n = 10$),图柱表示标准误

Fig. 1 The species richness (1) and seed density (2) showed from soil seed bank in three different layers and the total of three layers($n = 10$), the bar indicates standard error for the mean

上的物种数和种子密度(见图 1)。整体上,退化样地平均种子密度为(6105 ± 1530) 粒 m^{-2} ,封育样地为(3883 ± 798) 粒 m^{-2} ,二者差异显著($F = 5.298, P < 0.05$)。物种丰富度在两个样地间差异不显著($F = 0.607, P > 0.05$)。物种多样性指数(表 2)在退化和封育样地中的差异显著($F = 16.436, P < 0.05$)。在种子库的垂直结构上,随着土壤深度的增加,土壤种子库物种数和种子密度逐渐降低(图 1)。种子密度在不同分层上差异显著($F = 9.749, P < 0.001$),物种丰富度在不同分层上差异显著($F = 68.789, P < 0.001$),物种多样性指数在不同分层上也是差异显著($F = 12.222, P < 0.001$)。

表 2 封育和退化样地中土壤种子库和地上植被的物种丰富度和物种多样性

Table 2 Species richness and species diversity in soil seed bank and aboveground vegetation quadrats in enclosed and degraded sites

处理 Treatment	A	B	A'	B'
物种丰富度 Species richness	27.2 ± 4.09	10.8 ± 3.11	33.6 ± 2.55	31.9 ± 2.81
物种多样性 Species diversity	2.76 ± 0.09	1.52 ± 0.13	2.34 ± 0.23	1.94 ± 0.21

2.3 种子库和地上植被的相似性

根据 Sørensen's coefficient 指数计算,在整体上种子库与地上植被之间的相似性较低,在封育样地中为 45.3%,在退化样地为 40.4%(表 3)。地上植被在两个样地间的相似性为 50%,而两个样地间种子库相似性

高达 84.6%。

3 讨论

3.1 种子组成、结构和密度的变化

本研究区域土壤种子库的平均种子密度为 4994 粒 m^{-2} , 与其他同类高寒地区的研究结果相比^[17~19], 此地区拥有丰富的种子库资源。因为寒冷的气候有利于增加许多种子在土壤中的活性和持久性^[15,20], 可以降低胚胎的代谢率, 而且减缓了种子的萌发^[21], 使土壤种子库中的种子密度逐渐增加。过度的放牧压力能使土壤种子库中的种子密度降低^[22]。然而, 本研究表明退化样地中的种子密度 (6105 ± 1530) 粒 m^{-2} 显著高于封育样地 (3883 ± 798) 粒 m^{-2} 。在封育样地, 外界的干扰小, 环境相对稳定, 自然选择的压力很小, 地上植被主要以无性繁殖的物种(如蔷薇科、禾本科中的克隆植物)占优势, 而且以无性繁殖为主的物种其种子产量相对较小。退化样地存在过度的干扰, 环境胁迫增强了自然选择的压力, 在选择压力下, 其地上植被(如车前科、菊科等)以有性繁殖的物种为主。因而, 车前、沙蒿、早熟禾等优势种在选择的压力下, 产生了大量的种子, 而这些种子由于强烈的干扰, 在种子库中选择了休眠, 因而在种子库各层上都占据了很大的比例。此外, 放牧更容易使种子深埋, 深埋的种子不易萌发, 形成持久种子库, 日积月累扩大了种子库^[23]。退化样地拥有如此高的种子密度, 而物种丰富度在两个样地间没有显著差异, 说明退化地区的植被恢复不存在种子限制问题, 种子库在植被恢复过程中将会成为一个潜在的资源。

Kinucan 和 Smeins^[24]指出放牧能够增加土壤种子库中 1 年生双子叶植物的比例。研究结果显示, 双子叶植物比例在两个样地间差异不大, 而退化样地的 1 年生植物比例却高于封育样地, 说明放牧能增加 1 年生植物的比例。在封育样地出现的优势物种为蔷薇科中的莓叶委陵菜、鹅绒委陵菜; 禾本科中的波伐早熟禾、披碱草、早熟禾(*Poa annua*); 车前科(Plantaginaceae)中的车前; 菊科中的沙蒿、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*)。出现在这 4 个科的物种的种子数量占这个样地总种子数的 76.3%。退化样地中的优势种为车前科的车前; 菊科中的沙蒿、臭蒿; 以及禾本科中的早熟禾、披碱草、波伐早熟禾。这 3 个科的物种的种子占退化样地总种子数的 80%, 其中车前科就占到了 45.1%。这与 Amiaud 和 Touzard^[25]研究发现的只有少数几个物种组成了种子库的 80%~90% 的结果吻合。

在种子库的垂直结构上, 随着深度的增加, 种子密度显著降低^[26,27]。种子库中大部分有活力的种子基本上存在于土壤表面的 1~2cm 中^[20]。本研究中两个样地 0~2cm 层的种子数分别占到其总数的 44.1% (退化) 和 58.0% (封育)。在种子库不同分层中, 物种丰富度差异极显著($F=68.789, P<0.001$), 随着土壤深度的增加, 物种丰富度显著的降低。两个样地种子库中的物种对干扰的响应模式不同, 退化样地中的车前、沙蒿、早熟禾在 3 层中都占有很大的比例, 除了这 3 个物种之外, 在 0~2cm 层中莓叶委陵菜、披碱草; 2~7cm 层中臭蒿、莓叶委陵菜; 7~12cm 层中的香薷(*Elsholtzia densa*)、莓叶委陵菜也占据了一定的比例。而在封育样地中, 仅莓叶委陵菜在 3 层中都占有优势, 其他物种在垂直结构上变化很大。在 0~2cm 层中, 优势种为莓叶委陵菜、波伐早熟禾和蒲公英, 到 2~7cm 层时, 莓叶委陵菜、车前、角果茴香逐渐占优势, 到 7~12cm 层, 角果茴香和莓叶委陵菜占据了很大的比例。

3.2 种子库物种多样性的变化

在地上植被中, 封育样地的物种多样性 (2.76 ± 0.09) 显著高于退化样地 (1.52 ± 0.13) 。同样的, 物种多样性在种子库中也是封育样地 (2.34 ± 0.23) 显著高于退化样地 (1.94 ± 0.21) 。这与 Meissner 和 Facell^[29]提出的放牧能降低土壤种子库的物种多样性的结果一致。围栏封育这种管理方式可以使地上植被和种子库中的物种多样性均得到保持或者提高。过度放牧不仅造成地上植被的物种多样性丧失, 而且也导致了种子库中

表 3 土壤种子库与地上植被之间的 Sørensen's coefficient 指数 (100%)

Table 3 Sørensen's coefficient (100%) between soil seed bank and aboveground vegetation

处理 Treat	A	B	A'	B'
A	100			
B	50	100		
A'	45.3	37.8	100	
B'	47.6	40.4	84.6	100

的物种多样性降低。

3.3 种子库与地上植被的相似性

两个样地的土壤种子库与地上植被之间的相似性相对较低(平均为 41.8%)。由于多年生植物对种子库的贡献小,其物种的种子生产力一般都比较低,而且在土壤中有较短的持久性^[30],所以在多年生物种为优势的草场,地上植被与种子库间的相似性低^[15,31]。本项研究区植被优势种大部分都是多年生克隆植物,如禾本科、莎草科、菊科以及蔷薇科的一些物种。此外,寒冷的气候直接或间接的影响着种子库中的种子在土壤中的持久性。因此,导致了土壤种子库与其地上植被之间较低的相似性。结果显示,地上植被与种子库的相似性在封育样地略高于退化样地(45.3% > 40.4%)。说明放牧降低了地上植被与种子库之间的相似性。封育和退化样地的地上植被相似性为 50%,而二者土壤种子库相似性高达 84.36%,说明过度的干扰导致了两个样地的地上植被物种组成出现很大的差异,而二者种子库中的物种组成很接近,没有很大的变化,这就说明过度的干扰对地上植被的影响显著的大于对种子库的影响,种子库起到一个“缓冲器”的作用。

References:

- [1] Templeton A R, Levin D A. Evolutionary consequences of seed pools. *American Naturalist*, 1979, 114:232—249.
- [2] Bakker J P, Poschlod P, Strykstra R J, *et al.* Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerl*, 1996, 45: 461—490.
- [3] Kirkham F W, Kent M. 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*, 1997, 34:889—903.
- [4] Li Z Z, Han X Z, Li W L, Du G Z. Conservation of species diversity and strategies of ecological restoration in alpine wetland plant community. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24(3):363—369.
- [5] Wilson S D, Moore D R J, Keddy P A. Relationship of marsh seed banks to vegetation patterns along environment gradients. *Freshwater Biology*, 1993, 29:361—370.
- [6] Brown S C. Remnant seed banks and vegetation as predictors of restored marsh vegetation. *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76:620—629.
- [7] Hyatt L A. Differences between seed bank composition and field recruitment in a temperate zone deciduous forest. *American Midland Naturalist*, 1999, 142:31—38.
- [8] Thompson K, Bakker J P, Bekker R M. The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1997.
- [9] Grime J P. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Wiley Chichester, UK, 2001.
- [10] Deng Z F, Xie X L, Wang Q J, Zhou X M. Dynamic analysis of seed rain and seed bank in *Kobresia pygmaea* meadow. *Chinese Journal of Applied & Environment Biology*, 2003, 9(1):7—10.
- [11] Shang Z H, Long R J, Ma Y S, Zhang L M, Shi J J, Ding L L. Soil seed banks of degraded alpine grassland in Headwater region of the yellow river: quantities and dynamics of seed germination. *Chinese Journal of Applied & Environment Biology*, 2006, 12(3):313—317.
- [12] ter Heerdt G N J, Verweij G L, Bakker 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.
- [13] Kalamees R, Zobel M. The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. *Ecology*, 2002, 83(4):1017—1025.
- [14] Garcia M A. Relationships between weed community and soil seed bank in a tropical agroecosystem. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 1995, 55:139—146.
- [15] Peco B, Ortega M, Levassor C. Similarity between seed bank and vegetation in Mediterranean grassland: a predictive model. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9:815—828.
- [16] Zhao L Y, Li Z H, Li F R, Zhao H L. Soil seed bank of plant communities along restoring succession gradients in Horqin sandy land. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25:3204—3211.
- [17] Welling P, Tolvanen A, Laine K. The Alpine Soil Seed Bank in Relation to Field Seedlings and Standing Vegetation in Subarctic Finland. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 2004, 36: 229—238.
- [18] McGraw J B, Vavrek M C, Bennington C C. Ecological genetic variation in seed bank. 1. Establishment of a time transect. *Journal of Ecology*, 1991, 79: 617—625.
- [19] Molau U, Larsson E L. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish Lapland. *Canadian Journal of Botany*, 2000, 78:

728—747.

- [20] Mudooh A J, Ellis R M. Dormancy, viability and longevity. In: Fenner M. ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, CAB Internation, London, UK, 2000. 183—214.
- [21] Milberg P. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*, 1995, 72: 3—13.
- [22] Marcelo S, Mario G, Avi P, Jaime K. Effects of grazing on soil seed bank dynamics; An approach with functional groups. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14: 375—386.
- [23] Medonald 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.
- [24] Kinucan R J, Smeins F E. Soil seed bank of a semiarid Texas grassland under 3 long-term (36-years) grazing regimes. *American Midland Naturalist*, 1992, 128: 11—21.
- [25] Amiaud B, Touzard B. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora*, 1999, 199: 25—35.
- [26] Putz F E, Appanah S. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica*, 1987, 19: 326—333.
- [27] Kitajima K, Tilman D. Seed banks and seedling establishment on an experimental productivity gradient. *Oikos*, 1996, 76: 381—391.
- [28] Bonia A, Lepart J, Grillas P. seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat, *Oikos*, 1995, 74: 81—92.
- [29] Meissner R A, Facelli J M. Effects of sheep on the soil seed bank and annual vegetation in chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environment*, 1999, 42: 117—128.
- [30] Thompson K. The functional ecology of seed banks. In: Fenner M ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 1992. 231—258.
- [31] Edwards G R, Crawley M J. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 423—435.

参考文献:

- [4] 李自珍, 韩晓卓, 李文龙, 杜国祯. 高寒湿地植物群落的物种多样性保护及生态恢复对策. *西北植物学报*, 2004, 24(3): 363~369.
- [10] 邓自发, 谢晓玲, 王启基, 周兴民. 高寒小嵩草草甸种子库和种子雨动态分析. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(1): 7~10.
- [11] 尚占环, 龙瑞军, 马玉寿, 张黎敏, 施建军, 丁玲玲. 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. *应用与环境生物学报*, 2006, 12(3): 313~317.
- [16] 赵丽娅, 李兆华, 李锋瑞, 赵哈林. 科尔沁沙地植被恢复演替进程中群落土壤种子库研究. *生态学报*, 2005, 25: 3204~3211.