

DOI: 10.5846/stxb201311222791

沈艳, 刘彩凤, 马红彬, 赵菲, 谢应忠. 荒漠草原土壤种子库对草地管理方式的响应. 生态学报, 2015, 35(14): 4725-4732.

Shen Y, Liu C F, Ma H B, Zhao F, Xie Y Z. Response of a soil seed bank to modes of grassland management on a desert steppe. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(14): 4725-4732.

荒漠草原土壤种子库对草地管理方式的响应

沈 艳^{1,2,*}, 刘彩凤³, 马红彬^{1,2}, 赵 菲¹, 谢应忠^{1,2}

1 宁夏大学农学院, 银川 750021

2 西北退化生态系统恢复与重建国家重点实验室培育基地, 银川 750021

3 宁夏盐池县农牧局, 盐池 751500

摘要:以宁夏中部不同封育年限(封育 1a、3a、5a 和 7a)、不同放牧方式(中等强度自由放牧、中等强度 4 区轮牧)、补播改良(2006 年补播沙打旺 *Astragalus adsurgens* 和紫花苜蓿 *Alfalfa stiva*)及未封育等管理方式下的荒漠草原为研究对象,采用空间梯度代替时间梯度法,于 2012 年 3 月下旬用样线法采集土壤样品,采用温室萌发法,统计土壤种子库物种组成和种子数,研究了不同草地管理方式下的种子库与地上植被相似性、多样性等特征。结果表明:1)宁夏荒漠草原土壤种子库中共出现 14 种植物,分属 6 科 14 属,除牛枝子(*Lepedeza potaninii*)为半灌木外其余均为草本植物。多年生植物占土壤种子库植物总数的 65.3%,一年生植物占土壤种子库植物总数的 35.7%;多年生植物种子数量随封育年限增加而表现为下降趋势,封育 1a 和未封育草地最多;2)不同管理方式下土壤种子库和地上植被的共有物种数为 2—6 种,封育时间延长导致土壤种子库物种与地上植被相似性下降,土壤种子库和地上植被共有物种数有减少趋势,自由放牧降低了土壤种子库和地上植被的共有物种数,补播恢复的草地土壤种子库中未出现补播物种;3)种子库物种多样性与管理方式无明显的相关性;种子库物种多样性指数 4 区轮牧草地最高,封育 7a 草地最低,物种丰富度指数封育 1a 草地最高,均匀度指数自由放牧草地最高,补播草地最低。若荒漠草原仅依靠土壤种子库恢复自然植被,则不建议封育时间过久,需间以适当的干扰(放牧);补播外来种未对荒漠草原土壤种子库产生贡献,反而对乡土种产生了一定限制。

关键词:荒漠草原;土壤种子库;管理方式

Response of a soil seed bank to modes of grassland management on a desert steppe

SHEN Yan^{1,2,*}, LIU Caifeng³, MA Hongbin^{1,2}, ZHAO Fei¹, XIE Yingzhong^{1,2}

1 Grassland Institute, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 Key Laboratory of Degraded Ecosystem Restoration and Rehabilitation in Northwest China Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

3 Agriculture and Animal Husbandry Bureau in Yanchi County, Yanchi 751500, China

Abstract: We examined the composition of a soil seed bank in a desert steppe ecosystem under different modes of grassland management. The study was conducted on the desert steppe in the middle of the Ningxia Hui Autonomous Region (NHAR), in northern China. We collected soil seed bank samples in late March 2012, along a gradient of grazing intensities that encompassed 8 distinct treatments: no grazing in enclosures (after a duration of 1, 3, 5 and 7 years); grazing (free range at a medium intensity, and four areas of rotational grazing at a medium intensity), replanting (with *Astragalus adsurgens*

基金项目:宁夏自然科学基金(NZ13020)

收稿日期:2013-11-22; **修订日期:**2014-12-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nxshenyan@163.com

and *Alfalfa stiva*, in 2006) and open grazing. Following the method of greenhouse germination, soil samples were collected, planted, and left to sprout. The species composition and abundance of the resulting plants were determined, and characteristics of the soil seed bank such as the similarity of soil seed bank and aboveground vegetation, diversity of soil seed bank were also studied. The results were as follows. 1) In total, we recorded 26 plant species belonging to 6 families and 14 genera. *Lespedeza potaninii* was the only subshrub, while all other species observed were herbaceous plants. The main species in the seed bank of the desert steppe soil were perennial plants, accounting for 65.3%, while 35.7% of plants were annuals. The number of seeds decreased as enclosure time increased, and was highest in the soil from the one-year enclosure and grasslands with no enclosure. 2) We found 2—6 common species in the seed bank compared to what was growing what above ground in all treatments. Long-term enclosure of the steppe grassland may lead to a decline in similarity between the soil seed bank and above-ground vegetation, as the number of species shared between the seed bank and above-ground plant community decreased with as enclosure time increased. In the free range treatment, there was a lower number of shared species. The species which had been replanted to restore the desert steppe did not appear in the seed bank. 3) There was no significant relationship between soil seed bank diversity and management modes. The highest species diversity was measured in the four-area rotation grassland, while the lowest was in the grassland enclosed for 7 years. The highest species richness was found in the one-year enclosure. The highest evenness index was in the free grazing grassland, and the lowest was in the replanted grassland. Seed banks play a central role in the regeneration of vegetation, and managers can rely on soil-stored seed banks for restoration of desert steppe with appropriate grazing disturbance, more so than long-time enclosures. Alien species that were replanted did not benefit seed banks, and the establishment of introduced species may have restricted the germination of certain indigenous pioneer species.

Key Words: desert steppe; soil seed bank; management modes

宁夏位于生态脆弱带,拥有天然草地 300 万 hm^2 ,占土地总面积的 58%,其中位于中部干旱带的荒漠草原占宁夏草地面积的 55.1%,是宁夏牧业的主体和生态屏障,宁夏的生态环境状况不仅影响着当地农牧业的发展,而且影响着周边的生态安全。因此,荒漠草原是宁夏生态恢复和草地合理管理的重要区域。针对宁夏草地退化现状,宁夏荒漠草原在生态恢复中先后实施了草地封育、草地补播、合理放牧等草地培育和管理措施,并于 2003 年 5 月 1 日全面实施了禁牧封育政策。目前草地培育效果尤其是全面禁牧封育取得了明显的生态效益,草地植被得到了显著恢复,植被覆盖度增加、植物种类增多、植株生长变高、水土保持能力提高。

土壤种子库是指存在于一定体积土壤中有活性的,休眠及未休眠种子的总和^[1]。土壤种子库为所有植物群落提供多样性和驱动力,同时他们对种群的维持及自然植被的恢复也很关键^[2]。种子库是影响种子输入和损失的原因,而且,由于各类种子寿命不同,种子库组成与群落组成有质的差别^[3]。值得注意的是,种子库对草地恢复的贡献并不及补播或其他人工措施^[4],许多自然或半自然草地生态系统都受到造林或演替成灌木的威胁,因而,土壤种子库潜在的恢复能力可能被限制了^[5]。种子寿命虽然短暂,但一些草本植物的种子能在土壤中保持几十年的活力,此外,种子库通常由一些杂草类植物居多,这些种类可作为早期先锋物种,也可连续散布^[6]。在时间和空间尺度上,种子库种类组成与地上植被的分布特征关系密切^[7]。种子库作为繁殖体的储备库,可以减小种群灭绝的几率,在植物群落的保护和恢复中起着重要的作用,是地上植被种群、群落乃至生态系统演替过程和趋势的重要影响因子^[8-9]。

土壤种子库与地上植被的关系一直是种子库研究的重点,一些研究主要集中在不同地域之间土壤种子库与植被的相关性差异,草地植物群落演替中,与之相关联的土壤种子库也发生一些变化^[10]。有研究表明,种子库种子数量和多样性、地上植被与土壤种子库相似性都随封育时间增加呈下降趋势;种子密度和物种丰富度在第一阶段非常低,并且随时间增加;物种丰富度增加而密度却随演替进行有所下降,演替后期种子越来越少。以此作为假设,在宁夏荒漠草原进行检验,目的是为了回答以下问题:(1)不同管理方式(封育、补播及放

牧)下,种子库组成是如何变化的?(2)种子库组成与地上植被的关系怎样?(3)种子库多样性在不同管理方式下有何表现?这对揭示干旱区荒漠草原土壤种子库变化规律,评价荒漠草原生态系统的自我修复能力及干旱区植被建设和生态管理具有一定的理论与实践指导意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验区位于盐池县四墩子行政村,地处北纬 37°04′—38°10′。东经 106°30′—107°47′。地处毛乌素沙地西南缘,海拔 1380—1600 m,地势平坦,大地貌为缓坡丘陵,地带性土壤为灰钙土、风沙土、黄棉土,质地为沙壤、粉沙壤。pH 值 7.5—8.5,地下水深 10—40 m 之间。年平均降水量 289.4 mm,7—9 月降水量约占全年降水量的 60—70%,冬春少雨雪,年蒸发量 2131.8 mm,年平均气温 7.7 ℃,1 月平均气温 -8.9℃,7 月平均气温 22.5 ℃,≥10℃ 的年积温为 2949.9℃。年平均无霜期 162d 左右。按中国草地分类法,该地区属荒漠草原类。主要植物种有赖草(*Leymus secalinus*)、灯索(*Agriophyllum squarrosum*)、白草(*Pennisetum flaccidum*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、刺沙蓬(*Salsola pestifer*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设置

试验设 8 个处理,每个处理在试验区内选取植被、土壤、地形等相对一致的样地 3 处,每个样地面积不小于 1hm²(表 1)。

表 1 试验样地设置及基本情况

Table 1 Test treatment

处理 Treatment	处理代号 Treatment number	平均海拔/m Elevation	盖度/% Coverage	主要植物种 Main plants	备注 Note
未封育 Open grazing	HWFY	1351	24.25	牛枝子,猪毛蒿(<i>Salsola collina</i>)	完全自由放牧
封育 1a One-year enclosure	HF1	1354	44.33	牛枝子,猪毛菜, 蒙古冰草(<i>Agropyron mongolicum</i>)	2010 年禁牧封育
封育 3a Three-year enclosure	HF3	1375	43.63	牛枝子,猪毛蒿	2008 年开始禁牧封育
封育 5a Five-year enclosure	HF5	1362	81.00	白草,刺沙蓬,牛枝子	2006 年开始禁牧封育
封育 7a Seven-year enclosure	HF7	1351	83.20	短花针茅,牛枝子	2004 年开始禁牧封育
补播 Replanted grassland	HB	1377	47.50	白草,沙打旺(<i>Astragalus adsurgens</i>),短花针茅	2006 年封育并补播沙打旺、紫花苜蓿, <i>Alfalfa sativa</i>
自由放牧 Free grazing	HFZ	1378	55.75	短花针茅,牛枝子,糙隐 子草	2010 年和 2011 年自由放牧,强度为 0.75 只羊/hm ² (根据前人研究结果,该强度为 最适放牧强度),5 月底—8 月底放牧
4 区轮牧 Four-area rotation	HFL	1372	37.33	短花针茅,牛枝子	2010 年和 2011 年四区轮牧,强度 0.75 只 羊/hm ² ,5 月底—8 月底放牧,轮牧周 期 23d

1.2.2 取样及萌发试验

土壤种子库取样采用样线法,2011 年 3 月下旬(牧草萌发前)在每个处理每个样地沿平行于围栏方向设置植被测量样方,在植被测量样方附近选取一条样线,用自制土壤种子库取样器(0.1m×0.1m×0.1m)取表层

0—10cm 土壤,每隔 10m 取样 1 次,每个样地 10 个样方,共 30 个样方,取下的土壤分别标签、装袋。

将取好的土样带回实验室,过筛除去枯落物、草根及杂物后,将土样匀平摊在经过高温(105℃烘干 8h)杀灭植物繁殖体的蛭石的发芽盘内,厚度约 3cm,然后将发芽盘置于温室中进行种子萌发试验。试验期间,每天定时(8:00,12:00,17:00)向盆内喷洒适量水分,使盆内土壤保持湿润状态,同时记录温室的温度和湿度状况。每天观测种子的萌发情况,统计萌发的幼苗数量。一旦能够鉴别出幼苗的种属,将其从发芽盘中轻轻拔掉,直到识别出所有幼苗。对于那些仍没有出苗的土样,将土翻动使其继续萌发,直至鉴定完毕。萌发试验于 2012 年 4 月 10 日开始,到 2012 年 10 月 10 日,历时 183d。

1.2.3 植被调查

于 2012 年 8 月 3 日至 8 月 6 日,在每个样地选择坡度、坡向及海拔高度基本一致的 5 个 1m×1m 样方,进行植被特征调查,方法参照赵萌丽^[1]测量样方内植物种类组成、高度、盖度、密度、频度、地上生物量等。

1.2.4 相似性和多样性计算

土壤种子库与地上植被物种组成的相似性用 sorensen^[1]指数计算:

$$CC = \frac{2C}{S_1 + S_2}$$

式中,CC 是 sorensen 指数的值,C 是在植被与土壤种子库中都出现的物种数, S_1 和 S_2 是分别对应于植被和土壤种子库中出现的物种数目。

Shannon-Wiener 指数:

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

Margalef 指数

$$R_1 = \frac{S - 1}{\ln N}$$

Pielou 指数

$$JP = \frac{\sum P_i \ln P_i}{\ln S}$$

式中, S 为种子库的物种总数, N 为种子库所有种子总数, P_i 为样方种第 i 个种植物种子占种子库总数的比例。

1.2.5 数据分析方法

数据的基础处理与分析采用 excel 2003 分析,AVONA 方差分析采用 DPS7.05 软件分析。

2 结果与分析

2.1 不同管理方式下种子库物种组成及萌发数量

对荒漠草原不同管理方式下 0—10cm 土层土壤种子库进行研究发现(表 2),调查样地内土壤种子库中共出现 14 种植物,分属 6 科 14 属,除牛枝子为半灌木外其余均为草本植物。其中一年生植物有 5 种,分别为狗尾草、虎尾草、地锦、刺沙蓬和猪毛蒿,占土壤种子库植物总数的 35.7%,多年生植物有 10 种,占土壤种子库植物总数的 64.3%。

对各管理方式下种子库物种组成百分比分析发现(图 1),所有处理土壤种子库均出现了狗尾草,且占比例较大,为 21.7%—61.9%;硬质早熟禾在封育 3a 和自由放牧草地土壤种子库未出现,其余处理种子数量占样地内土壤种子库总数的 6.3%—25%;短花针茅在封育 5a、自由放牧和未封育草地土壤种子库中未出现,其余处理种子数量占样地内土壤种子库总数的 4.3%—36.1%;牛枝子在封育 1a、封育 7a 和 4 区轮牧草地土壤种子库中未出现,其余处理种子数量占样地内土壤种子库总数的 3%—23.5%。其余植物种在土壤种子库中分布较窄,只在部分处理中出现,扁蓿豆只出现于补播草地土壤种子库中,所占比例为 4.3%;乳浆大戟仅出现于封育 3a 草地土壤种子库中,所占比例为 4%;虎尾草仅出现于封育 7a 和为封育草地土壤种子库中,所占比例分别为 4.8%和 12.1%。

对不同管理方式下荒漠草原 0—10cm 土层土壤种子库密度分析发现,封育 1a(HF1)和未封育草地

(HWFY) 的土壤种子库数量显著高于其他处理的土壤种子库数量 ($P<0.05$), 分别为 450 粒/ m^2 和 414 粒/ m^2 , 土壤种子库密度最低的管理方式为封育 5a(HF5) 和 4 区轮牧(HFL), 分别为 213 粒/ m^2 和 200 粒/ m^2 , 但与其他处理之间差异不显著 ($P>0.05$)。荒漠草原 0—10cm 土壤种子库的物种共出现 6 科, 其中禾本科占绝对优势, 占总数的 40%—83.3%, 其次为豆科, 占总数的 14.3%—40%, 菊科、藜科、大戟科和葡萄科最少, 占总数的 0—16.7%, 这和地上植被分布状况并不相同。土壤种子库物种出现最多的为封育 1a(HF1) 和补播改良(HB), 均为 7 种; 封育 3a(HF3)、封育 5a(HF5)、4 区轮牧(HFL) 和未封育草地(HWFY) 均为 6 种, 封育 7a(HF7) 和自由放牧(HFZ) 为 5 种。从表 2 中还可以发现, 未封育草地土壤种子库中一年生牧草的比例远大于多年生牧草。在封育 1a 和自由放牧的管理方式下, 狗尾草的比例亦大于其他管理方式, 随封育年限增加多年生种子比例增加。

表 2 不同管理方式下荒漠草原种子库物种组成及萌发数量/(粒/ m^2)

Table 2 The species composition and germination number in seed banks of desert steppe under different management modes									
物种 Species	生活型 Life-form	管理方式 Management modes							
		HF1	HF3	HF5	HF7	HB	HFL	HFZ	HWFY
短花针茅 <i>Stipa breviflora</i>	P	163	75		13	13	38		
蒙古冰草 <i>Agropyron mongolicum</i>	P	25	38					38	75
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	A	100	150	50	163	63	38	113	200
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	P	113		50	50	25	13		63
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	P	13					13		
虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	A				13				50
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	P			13			75		
牛枝子 <i>Lepedeza potaninii</i>	P		25	50		13		13	13
砂珍棘豆 <i>Oxytropis psamocharis</i>	P	25			25			63	
扁蓿豆 <i>Melissitus ruthenicus</i>	P					13			
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	A	13				150			13
刺沙蓬 <i>Salsola ruthenica</i>	A		13	38		13	13		
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	A			13			13	25	
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	P		13						
出现物种数 Species number		7	6	5	7	6	5	6	
种子数合计 Total seeds		452a	314b	214c	264bc	290bc	203c	252c	414a

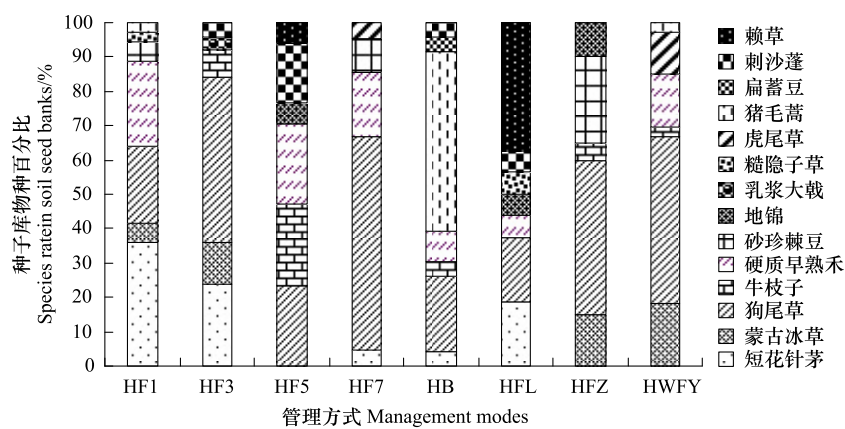


图 1 荒漠草原不同管理方式对土壤种子库物种组成百分比的影响

Fig.1 Plant composition in the seed banks of desert steppe under different management modes

2.2 土壤种子库与地上植被的关系

不同管理方式下土壤种子库和地上植被的共有物种数为 2—6 种(图 1), 占地上物种的 15.79%—27.27%。分别为 HF1(6 种)>HFL(5 种)>HF3(4 种)>HF5(3 种)=HB=HFZ=HWFY>HF7(2 种)。对土壤种

子库和地上植被的 sorensen 相似性指数进行比较发现(图 2), 8 种管理方式下荒漠草原土壤种子库和地上植被的相似性均低于 0.5, 最大的为封育 1a 草地 0.41, 最小的为封育 7a 草地 0.17, 各管理方式土壤种子库与地上植被相似性指数排序为: HF1>HFL>HF3>HWFY>HF5 >HFZ>HB>HF7。可见, 随封育年限增加, 土壤种子库和地上植被共有物种数逐渐减少。

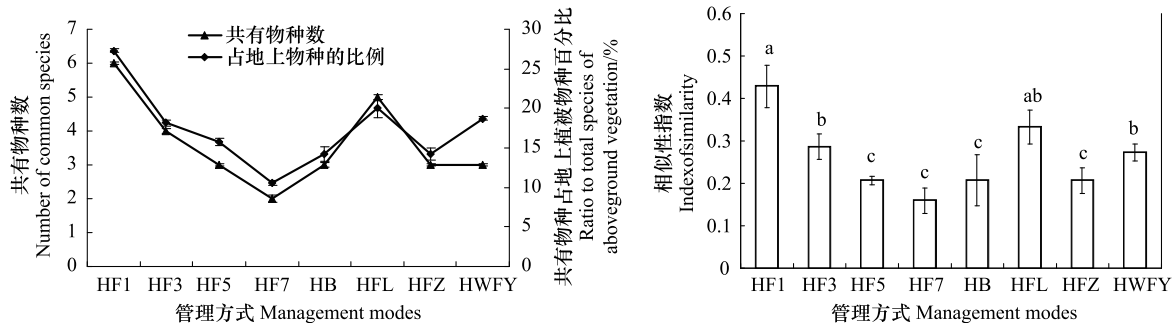


图 2 不同管理方式下荒漠草原土壤种子库与地上植被的关系

Fig.2 The similarity between seed banks and aboveground vegetation of desert steppe under different management modes

2.3 土壤种子库多样性分析

对不同管理方式下荒漠草原土壤种子库多样性进行比较发现(图 3), 物种多样性指数 H' 以 4 区轮牧最高, 为 1.66, 其次为自由放牧和封育 1a, 分别为 1.59 和 1.57, 最低为封育 7a, 为 1.26。可见, 4 区轮牧草地群落土壤种子库最为复杂, 封育 7a 草地群落土壤种子库最为简单。物种丰富度指数 $R1$ 以封育 1a 和补播改良最高, 均为 2.27, 最低的为封育 7a 和自由放牧, 均为 1.52, 其余介于中间, 即封育 1a 和补播改良土壤种子库物种数目最多, 封育 7a 和自由放牧土壤种子库物种数目最少。物种均匀度指数 JP 则以自由放牧最高, 为 0.99, 其次为 4 区轮牧为 0.92, 最低为补播改良草地为 0.73, 说明自由放牧群落土壤种子库物种分布最均匀, 而补播改良草地土壤种子库物种分布最不均匀。

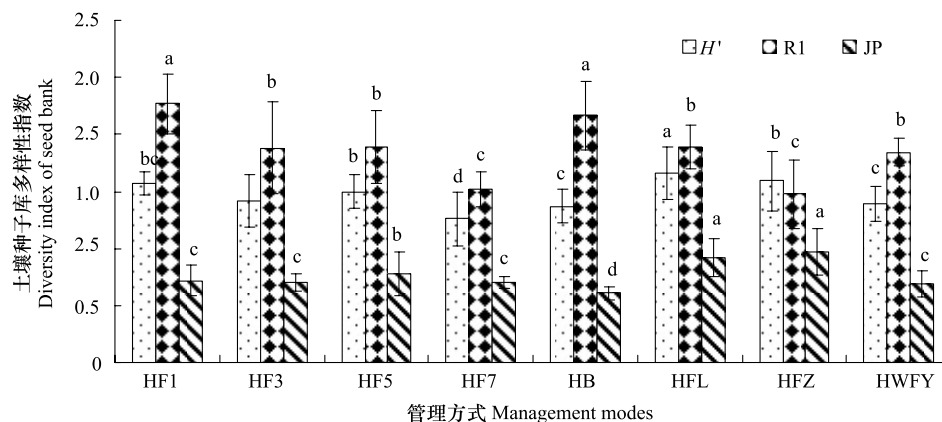


图 3 不同管理方式下荒漠草原土壤种子库多样性比较

Fig.3 The diversity of seed banks of desert steppe under different management modes

3 结论与讨论

土壤种子库的动态受种子输入和种子输出两个过程影响, 输入受制于种子雨的散布, 输出主要是种子解除休眠后萌发。通常, 多数物种的种子散布后, 在土壤中存留较短时间就萌发了, 而另一些种子则在土壤中呈现休眠状态, 这是导致组成土壤种子库的物种组成存在差异的一个原因, 不同管理方式改变了土壤种子库的物种组成, 同时, 封育时间延长导致土壤种子库密度下降, 这种变化是由于管理方式改变了地上植被、土壤理

化性质等,直接或间接地影响了土壤种子库的种类组成、空间分布和动态格局^[11-12]。有研究表明,当草地植被生长良好,生活力强,物种丰富度指数高时,种子库种子数量和种类较高^[13-14],本研究中,未封育草地土壤种子库保持高密度的原因则是由于受放牧影响严重,其中的多年生牧草开花结实的几率降低,而一年生牧草由于其生活周期短,产生种子的几率大大增加,使未封育草地中一年生牧草的比例远比多年生牧草大。由于荒漠草原的脆弱生境,土壤种子库对管理方式的反映表现的十分敏感,频繁干扰(放牧)和长期不干扰(封育)使土壤种子库表现出较大的差异性^[15]。然而一些研究表明在封禁草地中,土壤种子库物种的密度随时间的延长不断增加^[16]。放牧能降低了土壤种子库的物种多样性和大多数物种的土壤种子库密度,但能提高个别植物的种子数量^[17-18]。

地上植被是土壤种子库中种类的直接来源,种子库种子可直接影响地上植物群落结构、组成及物种多样性^[15]。禾草的种子库密度随退化梯度的增加而减少直至消失,不同退化梯度下种子库多样性指数波动趋势基本一致,随着退化梯度的增加,种子库和植被的相似系数减小^[19-20]。但本研究中,土壤种子库构成与地上植被构成的相关性不大,随封育年限增加(演替后期),土壤种子库的组成与其地上植被组成之间相似性很小。这可能是因为常受干扰的生境,其种子库组成与地上植被组成相似性较高,但随着群落的成熟,干扰的减少,两者的区别增大^[6]。不同管理方式下,植被受干扰的方式和程度不同所致。放牧干扰为外来物种侵入定居提供了可能,加之多年生植物开花结实几率降低和家畜粪便排泄带来外界种子,使未封育草地中一年生狗尾草增加。封育 1a 和 3a 草地,由于封育时间较短,一年生植物和杂类草在草群中仍然具有相当比例,因此分别表现为狗尾草和乳浆大戟种子库密度较大。造成这种现象的原因可能与土壤种子库的来源和它的记忆功能有关^[21-22]。目前还不能就土壤种子库与地表植被种类组成的关系得出统一的结论^[23-24]。

就荒漠草原而言,干旱的气候导致存留在土壤表层中的种子不能得到及时萌发,使得植被的自然恢复变得非常缓慢,并从本研究中可以看出,随封育年限增加,土壤种子库中的种子数量呈现一定的下降趋势,因此,若从种子库恢复自然植被,则不建议封育时间过久,要间以适当的干扰(放牧)。另外,补播在天然草地恢复中应用也较为广泛,本研究中,2006 年补播沙打旺和紫花苜蓿的草地,土壤种子库平均数量为 287 粒/m²,仅高于部分处理,多年生牧草的比例为 35%,并非为补播种类,说明在该区补播外来种并未对种子库产生贡献,反而对乡土种产生了一定限制^[25]。

参考文献 (References):

- [1] 赵萌莉, 许志信. 内蒙古乌兰察布西部温性荒漠草地土壤种子库初探. 中国草地学报, 2000, 22(2): 46-48.
- [2] Harrod R J, Halpern C B. The seed ecology of *Iliamna longisepala* (Torr.) Wiggins, an east Cascade endemic. *Natural Areas Journal*, 2005, 25(3): 246-256.
- [3] Leck M A, Parker V T, Simpson R L. *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego: Academic Press, 1989.
- [4] Bossuyt B, Hermy N. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography*, 2001, 24(2): 225-238.
- [5] Lett M S, Knapp A K. Woody plant encroachment and removal in mesic grassland: production and composition responses of herbaceous vegetation. *American Midland Naturalist*, 2005, 153(2): 217-231.
- [6] Willson M F, Traveset A. The ecology of seed dispersal // *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2nd ed. Oxon, UK: CABI Publishing, 2000: 85-110.
- [7] Hyatt L A, Casper B B. Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*, 2000, 88(3): 516-527.
- [8] Dreber N, Esler K J. Spatio-temporal variation in soil seed banks under contrasting grazing regimes following low and high seasonal rainfall in arid Namibia. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(2): 174-184.
- [9] 马全林, 张德魁, 刘有军, 靳虎甲, 陈芳. 石羊河中游沙漠化逆转过程土壤种子库的动态变化. 生态学报, 2011, 31(4): 989-997.
- [10] Zobel M, Kalamees R, Püssa K, Roosalu E, Moora M. Soil seed bank and vegetation in mixed coniferous forest stands with different disturbance regimes. *Forest Ecology and Management*, 2007, 250: 71-76.
- [11] 曹子龙, 赵廷宁, 郑翠玲, 孙保平, 丁国栋. 浑善达克沙地南缘沙化草地围封过程中土壤种子库与地上植被的耦合关系. 干旱区资源与

- 环境, 2006, 20(1): 178-182.
- [12] 张建利, 张文, 毕玉芬. 金沙江干热河谷草地土壤种子库与植被的相关性. 生态学杂志, 2008, 27(11): 1908-1912.
- [13] 程积民, 万惠娥, 胡相明. 黄土高原草地土壤种子库与草地更新. 土壤学报, 2006, 43(4): 679-683.
- [14] Kassahun A, Snyman H A, Smit C N. Soil seed bank evaluation along a degradation gradient in arid rangelands of the Somli region, eastern Ethiopia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, 129(4): 428-436.
- [15] Kalamees R, Püssa K, Zobel K, Zobel M. Restoration potential of the persistent soil seed bank in successional calcareous (alvar) grasslands in Estonia. *Applied Vegetation Science*, 2012, 15(2): 208-218.
- [16] 张建利, 毕玉芬. 金沙江干热河谷山地草地封育过程中土壤种子库时空特征. 生态环境学报, 2009, 18(4): 1427-1432.
- [17] Meissner R A, Facelli J M. Effects of sheep exclusion on the soil seed bank and annual vegetation in chenopod shrub lands of South Australia. *Journal of Arid Environment*, 1999, 42(2): 117-128.
- [18] Erkkilä J H M. Seed banks of grazed and ungrazed Baltic seashore meadows. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(3): 395-408.
- [19] 盛丽, 王彦龙. 退化草地改建对土壤种子库及其与植被关系的影响. 草业科学, 2010, 28(8): 39-43.
- [20] 赵成章, 张起鹏. 祁连山退化草地狼毒群落土壤种子库的空间格局. 中国草地学报, 2010, 32(11): 79-86.
- [21] 李锋瑞, 刘继亮, 康玲芬. 退化沙质草地土壤种子库和地上植被对封育的响应机理中国沙漠, 2008, 28(6): 1078-1086.
- [22] Fenner M, Thompson K. *The Ecology of Seeds*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- [23] Olano J M, Caballero I, Laskurain N A, Loidi J. Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(6): 775-784.
- [24] 张玲, 方精云. 秦岭太白山 4 类森林土壤种子库的储量分布与物种多样性. 生物多样性, 2004, 12(1): 131-136.
- [25] Liu M Z, Jing G M, Yu S L, Li Y G, Li G. The role of soil seed banks in natural restoration of the degraded Hunshandak sandlands, Northern China. *Restoration Ecology*, 2009, 17(1): 127-136.