

海草土壤种子库:特征、影响因素、研究方法 及其在受损海草场恢复中的作用

邱广龙¹, 权佳惠², 苏治南¹, 范航清¹, 招礼军^{2*}

(1. 广西科学院广西红树林研究中心、广西红树林保护与利用重点实验室, 广西 北海 536000;

2. 广西大学林学院, 广西 南宁 530004)

摘要:海草的土壤种子库具有巨大的时空异质性,不同种类密度差别可达5个数量级,同一种植被的土壤种子库,在不同环境、不同阶段亦相差甚大。种子具有休眠现象的海草可形成持久种子库(种子寿命 ≥ 1 a),例如喜盐草属(*Halophila*)、针叶草属(*Syringodium*)、川蔓草属(*Ruppia*)和丝粉草属(*Cymodocea*),或短暂种子库(种子寿命 < 1 a),例如鳗草属(*Zostera*)和虾形草属(*Phyllospadix*)。种子没有休眠现象,例如海菖蒲属(*Enhalus*)和泰来草属(*Thalassia*),或具有胎生现象的海草,例如全楔草属(*Thalassodendron*)和根枝草属(*Amphibolis*),则不形成土壤种子库。植被特性、环境条件、动物行为等影响海草的土壤种子库。海草土壤种子库密度的研究方法可分为直接计数法和幼苗萌发法两种,采用何种方法取决于种子的大小以及破除休眠的可控性。土壤种子库尤其是持久种子库是一年生海草场或受到较大干扰海草场恢复的关键。我国绝大部分的海草场面临巨大的人为威胁,且不少海草场由一年生海草组成,因此,保护好这些海草场的土壤种子库至关重要。

关键词:海洋生物学;种子休眠;生活史;生态恢复力;海草恢复;人为干扰;滨海生境

DOI: 10.3969/J.ISSN.2095-4972.2022.02.003

中图分类号:P735

文献标识码:A

文章编号:2095-4972(2022)02-0193-08

土壤种子库是指土壤中和凋落物中具有活力的全部种子^[1]。丰富的种子库多样性在退化生境中为重建多种植被提供了可能性,成为植被周期变化的关键^[2]。它是种群更新与拓展的重要基础,作为繁殖体的储备库和潜在的植被,既反映了群落的历史,也预示着种群的自我恢复能力,并能减小种群灭绝的几率^[3-4]。基于其重要的生态学和遗传学意义,土壤种子库研究日益受到重视。

海草是生长在浅海地区的单子叶植物。全球海草有72种,除了极少数种类,绝大部分海草均为水媒传粉植物,它们在水中完成其生活史。作为克隆植物,海草既能进行无性繁殖,也可进行有性繁殖,产生种子或胎生苗^[5]。当具有活力的海草种子进入土壤(又称“沉积物”,下文统称“土壤”)中,形成了土壤种子库。本文对海草土壤种

子库的特征、采样方法、影响因素和生态学、遗传学意义等作了系统的综述,为海草的保护与恢复提供一些有益的思路。

1 海草土壤种子库的类型和特征

在全球11属海草中,有6个属的海草可形成种子库(表1)。在不能形成种子库的海草种类中,一部分海草的种子在脱离母体后可快速发芽生长,例如泰来草属(*Thalassia*),其种子在脱离后数天内即可发芽,若被沉积物覆盖,则一周内失去活力;另外一些海草可形成胎生苗,例如全楔草属(*Thalassodendron*)和根枝草属(*Amphibolis*)^[6-8]。

具有休眠特性的海草种子形成了海草土壤种子库。海草种子的休眠特性使物种得以扩散并形成种子库,并在不同的空间和时间尺度再生长。根据种

收稿日期:2020-09-03

基金项目:国家自然科学基金资助项目(32170399);国家科技基础资源调查专项资助项目(2019FY100600);广西科学院“桂学者”岗位人才资助项目;广西红树林保护与利用重点实验室系统性课题资助项目(GKLMC-20A01)

作者简介:邱广龙(1978—),男,博士,研究员;E-mail: gqiu@mangrove.org.cn

* **通讯作者:**招礼军(1970—),男,博士,教授;E-mail: zhaolj-70@163.com

子休眠时长,可把海草土壤种子库分为持久种子库(persistent seed bank,种子寿命 ≥ 1 a)或短暂种子库(transient seed bank,种子寿命 < 1 a)^[7]。持久种子库的种子寿命较长,例如丝状针叶草(*Syringodium filiforme*),其种子在沉积物中保持活力可超过4 a^[9]。短暂种子库的种子寿命相对较短,例如鳗草属(*Zostera*)和虾形草属(*Phyllospadix*),它们的种子休眠期通常不到1 a。种子的休眠特性是形成土壤种子库的基础,然而,与陆地植物相比,海草种子的休眠期普遍较短,目前所报道最长的种子休眠期,也仅为数年,而有些陆地植物种子的休眠期可达数百年甚至数千年^[9-10]。

海草的土壤种子库具有巨大的种间差异和空间差异。不同海草种子库密度数量级为 $10^0 \sim 10^5$,例如小丝粉草(*Cymodocea nodosa*)、诺氏鳗草(*Zostera noltii*)、魔蝎鳗草(*Zostera capricorni*)的土壤种子库密度分别为0~220、367~488、177粒/ m^2 ^[11-13],而三脉喜盐草(*Halophila tricostata*)、单脉二药草(*Halodule uninervis*)、毛叶喜盐草(*Halophila decipiens*)的土壤种子库密度可分别高达70 000、80 000、176 880粒/ m^2 ^[14-16]。即使是同一种海草,不同种群之间差别也较大。例如马来西亚登嘉楼州甘马挽的贝克喜盐草(*Halophila beccarii*)种群土壤种子库密度仅156粒/ m^2 ^[17],而我国华南地区贝克喜盐草土壤种子库

密度为2 105~5 749粒/ m^2 ^[18-19],局部区域可高达24 685粒/ m^2 ^[20]。

土壤种子库的空间分布包括种子的水平分布和垂直分布。在水平分布上,不同空间尺度(cm~km)的海草土壤种子库密度均表现出巨大的异质性^[12,21-22]。而在垂直分布上,种子库密度常具有自上而下递减的特点^[19,23]。这一特性使种子库在空间上具有立体结构,影响着种子库种子的留存和萌发,进而影响原有植被的恢复与重建。垂直分布的特性使小部分种子处于下层土壤中,发芽率一般较低,但由于下层水热环境相对稳定,种子可以存活较长时间,形成了植物种群的天然基因库,对物种保护及维护生物多样性具有重要意义^[24-25]。此外,对同一种海草而言,种子越重,被埋藏的深度通常越深,但也意味这些重的种子有更多的代谢储备,因此种子有更长的寿命,由此发育的幼苗有更高的生物量^[26]。

海草土壤种子库同时具有高度的时间动态性^[22,27]。Harrison(1993)对荷兰西南部一年生鳗草的研究表明,不同季节土壤种子库密度差异显著,约有80%埋藏的种子在次年2月前消失^[22]。对贝克喜盐草的研究也表现出了土壤种子库的时间动态性^[20]。

表1 不同海草属的有性繁殖与土壤种子库特征

Tab. 1 Summary of seed bank characteristics and sexual reproductive traits of seagrasses

科名/属名	植物生活史类型	果实内种子数量	种皮结构	种子休眠期	种子(繁殖体)大小/mm	土壤种子库类型
水鳖科(Hydrocharitaceae)						
海菖蒲属(<i>Enhalus</i>)	多年生	多个	膜质	无	10~15	无种子库
泰来草属(<i>Thalassia</i>)	多年生	多个	膜质	不明显	8~10	无种子库
喜盐草属(<i>Halophila</i>)	一年生、多年生	多个	坚硬	明显	0.2~1.0	持久种子库
丝粉草科(Cymodoceaceae)						
根枝草属(<i>Amphibolis</i>)	多年生	单个,胎生苗	—	—	80~100	无种子库
丝粉草属(<i>Cymodocea</i>)	多年生	单个	坚硬	明显	7~10	持久种子库
二药草属(<i>Halodule</i>)	多年生	单个	坚硬	明显	2~3	持久种子库
针叶草属(<i>Syringodium</i>)	多年生	单个	坚硬	明显	4~8	持久种子库
全楔草属(<i>Thalassodendron</i>)	多年生	单个,胎生苗	—	—	35~50	无种子库
波喜荡草科(Posidoniaceae)						
波喜荡草属(<i>Posidonia</i>)	多年生	单个	膜质	不明显	8~20	无种子库
鳗草科(Zosteraceae)						

续表

科名/属名	植物生活史类型	果实内种子数量	种皮结构	种子休眠期	种子(繁殖体)大小 /mm	土壤种子库类型
鳗草属(<i>Zostera</i>)	一年生、多年生	单个	坚硬	明显	2~4	短暂种子库
虾形草属(<i>Phyllospadix</i>)	多年生	单个	坚硬	明显	2~11	短暂种子库
川蔓草科(<i>Ruppia</i> aceae)						
川蔓草属(<i>Ruppia</i>)	一年生、多年生	单个	坚硬	明显	1~2	持久种子库

注:表格中数据引自参考文献[5,28-32]。

2 影响海草土壤种子库的因素

2.1 植被/植物特性

长期以来,人们认为土壤种子库与地上植被并没有必然的联系,陆地植物和海草皆如此^[7,24,31,33]。然而,随着研究的深入,人们发现地上植被与土壤种子库的关系比之前发现的更复杂,因为两者之间的关系受植被的演替阶段、植物生物学、生理学特征等的影响。一般认为在演替早期或经常受干扰的生境中,其种子细小且具休眠性,易于被埋藏在土壤库中。因此,在土壤种子库中,常见的是次生演替早期种类的种子^[33]。但随着植被的演替,形态较大、密度较小、缺乏休眠性、适应于稳定环境的种子逐渐出现^[33-34]。在多年生植物占优势的生境,成年植物的密度与其种子库密度无关,而在一年生或短命植物占优势的生境中则有较强的相关性^[34]。例如,韦梅球等(2017)对短命海草贝克喜盐草的研究表明,其土壤种子库密度与其植被雌花密度、直立茎密度存在极显著正相关关系^[19]。

种子库的规模与种子的形态大小有关,通常种子数量多且个体小的植物具有较大的土壤种子库,这一规律与陆地植物相似^[7,23,33,35]。此外,海草植物的生活史类型也对土壤种子库动态产生影响。一般而言,一年生海草种群的种子库比多年生海草种群更具规模,且时间波动性更大^[5,17,36]。

繁殖体扩散能力较弱的海草(例如喜盐草属和二药草属)更有可能形成持久的种子库,并迅速成为定殖草场内的定居者。相反,果实较大且有浮力的属(例如泰来草属和波喜荡草属)有更强的扩散能力,较少在原草场进行补充更新^[15]。

2.2 动物因素

一些海洋动物,例如沙蚕、蟹类、儒艮(*Dugong dugon*)等的取食行为或扰动可能对种子库的动态造成较大的影响。动物的取食行为会减少进入到土壤种子库中的种子,还可造成种子的水平移动,或促进

种子的垂直移动,影响种子的埋藏^[37-39]。据报道,蓝蟹(*Callinectes sapidus*)最高可取食 65% 的鳗草(*Zostera marina*)种子^[38]。

动物既是海草种子的捕食者,同时也是某些海草种子散播的重要媒介^[24]。据报道,在儒艮粪便中曾发现大量具有活力的海草种子,例如卵叶喜盐草(*Halophila ovalis*)、毛叶喜盐草、单脉二药草、牟氏鳗草(*Zostera muelleri*)等的种子^[23],由此可见海洋动物的行为能影响土壤种子库的空间分布。

一些底内无脊椎动物(例如环节动物)的生物扰动,也会促进海草种子在土壤中的移动,从而影响种子的埋藏。然而,埋藏的深度对某些海草种子的存活具有决定性的影响。例如,适度的埋藏有利于鳗草种子的萌发,但埋藏过深则会影响种子的活力,从而又降低了萌发率^[39]。

2.3 环境因素

环境条件可通过影响海草植物的有性繁殖产出,从而影响到土壤种子库的规模。在很多情况下,影响种子产量的环境因素可能比直接影响土壤种子库的环境因素更能决定种子库的分布与规模^[7,21]。

大规模的干扰例如飓风、风暴潮等可显著改变沉积物的空间位置,从而改变了海草土壤种子库在空间上的水平分布和垂直分布。对潮下带海草毛叶喜盐草的一项研究表明,飓风造成了沉积物和种子库的空间再分配,导致土壤种子库的整体移动^[40]。

尽管大部分的海草种子密度比海水大,从母体中释放后常会沉降到母体植物附近的沉积物中,但是一些海草的佛焰苞、果实或花序在海水中具有较好的浮力^[5],从而加强了这些海草的种子扩散,使土壤种子库在空间上分布范围更广。因此,区域或局部的水文条件会对土壤种子库的空间分布产生重要的影响。

微生境的差异(例如洼地、土壤裂缝)是造成土壤种子库空间异质性的主要原因。例如,对单脉二药草的研究表明,在被定向水流或儒艮取食行为去

除了植被的洼地,比周边有更高的土壤种子库密度^[21]。

3 海草土壤种子库的研究方法

3.1 采样方法

海草土壤种子库可通过一定容积的柱状采样器进行样品采集,采样方法与海草生物量的采集基本相同^[31,41]。考虑到较深的沉积物中几乎不存在有活力的种子,采集沉积物时不必过深,通常以 10~20 cm 深度即可。

土壤种子库取样量的大小无统一标准,常用方法有 3 种:小样方大样本量法、大样方小样本量法、大单位内子样方再分亚单位小样方法。考虑到海草持久性土壤种子库的种子形态普遍较小以及在微生境中的高度异质性,建议采用小样方大样本量的方法,结果更具代表性和可靠性^[31,42]。

由于海草土壤种子库的高度时空异质性,因此土壤种子库需较高的时空采样精度^[7,43]。每季度/月的采样可精确描述土壤种子库大小的季节/月际变化。然而,土壤种子库研究耗时耗力,为节约人力物力,可根据海草生活史(一年生/多年生)、土壤种子库类型(短暂种子库/持久种子库)以及物候期(如开花结实的月份)等特点,仅在每年的固定时间开展若干次采样。此外,如需揭示持久种子库大小的年际变化,则要开展连续多年的定位取样^[2]。

为减轻带回实验室的样品重量,通常在野外使用合适孔径(比目标种子的直径稍小)的网筛或网袋将沉积物样先筛洗一遍,剩余含种子的沉积物带回实验室作进一步的处理分析。

3.2 种子库密度的分析方法

海草土壤种子库密度的研究方法可分为直接计数法和幼苗萌发法两种,采用何种方法取决于种子的大小以及破除休眠的可控性。两种方法各有优缺点,直接计数法简单、相对萌发法更快捷,但由于有些时候部分种子外观很完整却不具备活力,导致结果偏高(如果不进行活力测试的情况下)。直接计数法是指在实验室的环境下,借助于筛网或某些溶液对含种子的沉积物进行分选,以肉眼直接观察或利用放大镜、显微镜等对沉积物中的种子进行鉴定和计数。网筛孔径的大小或分选溶液的浓度是该项技术效率的关键^[31]。直接计数法适用于种子个体较大或难于破除休眠的海草种子。

直接计数法可借助某些溶液,使种子脱离沉积物漂浮到所使用的溶液中,便于种子的鉴定和统计,以提高分析处理的效率。据报道,采用硅溶胶(Lu-

dox)方法在海草种子库的分析中已取得了较好的效果,尤其是在研究喜盐草属的土壤种子库时^[44-45]。

幼苗萌发法是指将样品置于人工气候箱或植物生长室,控制适宜的光照、温度、湿度等条件,或者辅助一些物理措施(例如去除种皮),使种子尽可能全部萌发,定时记录和统计幼苗数,据此来评估土壤中具有活力的种子数量。此法对于个体特别小、难以进行直接计数,且其休眠机理已被熟知的海草种子较为适用。但幼苗萌发法需时较长,因此,休眠机理尚不清楚,无法破除休眠的海草种子并不适用。此外,若土壤种子库中存在 2 种或超过 2 种海草的种子,但萌发条件较难同时满足不同海草种子的萌发要求,加之有些海草种子的发芽同步性较低,因此,在观察期间并非所有具活力的种子都能萌发,以上因素常会造成幼苗萌发法结果的低估。直接计数法和萌发法的综合使用可给土壤种子库密度分析带来更可靠的评估结果^[31]。

3.3 种子活力测定方法

如果在土壤种子库密度分析时采用的是直接计数法,还需要对种子活力进行测定,以评估土壤中“真正具有活力”的种子。确定海草种子活力有四唑染色法、直接萌发法和直接检验胚法^[31]。四唑染色法在海草种子库研究中最常用,在鳗草属和二药草属的种子活力测定中得到了较好的应用^[31,46]。染色前需去除种子外种皮,室温条件下以 5% 四唑溶液浸泡 24 h,然后对着色种子(被认为是有活力的种子)进行统计^[31]。采用染色法需保证足够的样品量(每一重复种子数至少 25 粒)和重复数(每一处理至少 3 个重复),以获得准确的评估结果^[31]。

4 海草土壤种子库的生态学和遗传学意义

在评估人为干扰或自然灾害对植物群落的影响时,往往侧重于现有种群成熟个体的结构,而忽略了植物生活史的土壤种子库阶段和种苗补充阶段^[47]。在传统的海草生态监测中,也多聚焦于海草的覆盖度、生物量和密度^[48-49],对海草的土壤种子库并未加以重视。然而,大量的研究表明,与陆生植物一样,海草的土壤种子库,尤其是持久种子库,在植被受干扰后(例如台风)的恢复中常能起到关键作用^[8,50]。具有丰富土壤种子库的海草生态系统常意味着其具备更大的恢复力,能从大规模的干扰中恢复^[51-54]。

种子库对种群恢复的重要性因物种、栖息地和生活史特征的差异而有所不同。在空间或时间上受不可预测干扰的海草生境,持久土壤种子库具有巨

大的恢复潜能^[35]。在所有的海草中,丝粉草属(*Cymodocea*)、喜盐草属、针叶草属(*Syringodium*)和川蔓草属(*Ruppia*)可以形成持久性土壤种子库,而其他属的海草只能形成短暂种子库或不能形成种子库。对能形成持久种子库的海草而言,种子持续存在并保持活力直到下一个繁殖周期,在种群受到重大干扰的情况下,它们可以作为一个重要的恢复源。

海草土壤种子库对于一年生的海草种群的续存必不可少,因为这些种群的恢复和更新几乎完全依赖于土壤种子库,缺乏持续存在的种子库会降低这些海草种群应对胁迫的恢复力^[23,54-56]。例如,喜盐草属栖息地的种子库为昆士兰的海草恢复提供了一个重要的物质基础;在外界环境条件不利时,毛叶喜盐草的恢复力依赖于土壤种子库的续存以及后续的迅速萌发生长和繁殖^[57]。

中国的海草主要分布于南海区的海南、广西、广东以及黄渤海区的山东、河北和辽宁。南海区的海草以卵叶喜盐草、日本鳗草(*Zostera japonica*)和贝克喜盐草分布较为广泛,而黄渤海区则以鳗草及日本鳗草分布较广泛^[58-59]。这些广泛分布的海草种类均具有土壤种子库,而且同时具有多年生和一年生的生长形式。尽管到目前为止,未见有人为干扰与海草土壤种子库相互关系的报道,但是普遍认为种子比植物成株具有更强的胁迫忍耐能力,因此埋藏在土壤中的种子更能逃避干扰、疾病和捕食的损害^[35,60]。中国海草场退化严重,人为干扰是导致其退化的主要原因,突出表现为在海草床海域破坏性的挖捕和养殖活动,以及在海草生境和周边的围填海活动^[58]。这些频繁的人为干扰活动对海草植被的群落结构造成了负面影响^[61],而土壤种子库往往比海草植株有更强的生态恢复力,因此,保护好这些海草场的土壤种子库成为日后这些受损草场恢复的关键。

此外,土壤种子库被认为是植物种群基因多样性的潜在提供者,所以土壤种子库在维持群落生物

多样性和遗传多样性方面具有重要意义^[34,62]。持久续存的种子库是由不同世代、不同年月和不同基因型的种子构成,因此一个刚刚萌发形成的幼苗种群会包含有不同的基因型,构成一个“进化的记忆”。如果环境受到干扰而种子混合体被带到土壤表层,所萌发长成的植物,将是存在时限很不相同的母株的后代。在这些植物之间,通过开花授粉结籽过程所进行的基因交换,将会对种群的遗传变异、环境适应和种群进化等产生重要的影响^[33,63]。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^[2,64]。因此,可充分利用种子库的基因库和进化记忆功能,对一些具有长命种子的海草,例如针叶草属、二药草属和喜盐草属,开展保护和进化方面的研究。

5 展望与结论

尽管国内外对于海草土壤种子库给予了越来越多的关注,但是对于很多基础性的问题仍然存在较大的不确定性或研究空白。例如,(1)很多海草种子的休眠机理和寿命仍不清楚,这将影响我们对海草土壤种子库持续性的认知;(2)在研究方法上,以往多数的研究均存在样本量过少以及采样周期过短的问题,这会对研究结果的可靠性以及长期动态变化规律的阐明产生影响;(3)我国很多海草场都面临人为干扰的影响,但到目前为止还没有人为干扰与海草土壤种子库相互关系的系统性研究;(4)过去的相关研究多侧重于海草土壤种子库本身的定量描述,而没有将研究跟海草种群的恢复与重建、生物多样性保护等生态学、生物学问题结合在一起,致使研究的可应用性大打折扣。鉴于此,未来的海草土壤种子库研究,需在种子休眠的机理和调控、人为干扰影响、研究方法的改进(基于长期定位观测的小样方大样本量的方法)、在受损海草场恢复与重建中的作用等方面开展更广泛而深入的研究。

参考文献:

- [1] SIMPSON R, LECK M, PARKER V. Ecology of soil seed banks[M]. San Diego: Academic Press, 1989: 149-209.
- [2] 张玲,李广贺,张旭. 土壤种子库研究综述[J]. 生态学杂志, 2004, 23(2): 114-120.
ZHANG L, LI G H, ZHANG X. A review on soil seed banks study[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(2): 114-120.
- [3] 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.
LI Q Y, ZHAO W Z. Advances in the soil seed bank of arid regions[J]. Advances in Earth Science, 2005, 20(3): 350-358.
- [4] KALISZ S, MCPECK M A. Extinction dynamics, population growth and seed banks: an example using an age-structured annual[J]. Oecologia, 1993, 95(3): 314-320.
- [5] LARKUM A W D, KENDRICK G A, RALPH P J. Seagrasses of Australia: structure, ecology and conservation[M]. Cham: Springer International Publishing, 2018.
- [6] ROLLON R N, VERMAAT J E, NACORDA H M E. Sexual reproduction in SE Asian seagrasses: the absence of a seed bank in *Thalassia hempr*

- richii*[J]. Aquatic Botany, 2003, 75(2): 181-185.
- [7] ORTH R J, HARWELL M C, BAILEY E M, et al. A review of issues in seagrass seed dormancy and germination: implications for conservation and restoration[J]. Marine Ecology Progress Series, 2000, 200: 277-288.
- [9] MCMILLAN C. The longevity of seagrass seeds[J]. Aquatic Botany, 1991, 40(2): 195-198.
- [10] HOOTSMANS M J M, VERMAAT J E, VIERSEN W V. Seed-bank development, germination and early seedling survival of two seagrass species from The Netherlands: *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem[J]. Aquatic Botany, 1987, 28(3/4): 275-285.
- [11] TERRADOS J. Sexual reproduction and seed banks of *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson meadows on the southeast Mediterranean coast of Spain[J]. Aquatic Botany, 1993, 46(3/4): 293-299.
- [12] ZIPPERLE A M, COYER J A, REISE K, et al. Evidence for persistent seed banks in dwarf eelgrass *Zostera noltii* in the German Wadden Sea [J]. Marine Ecology Progress Series, 2009, 380: 73-80.
- [13] CONACHER C A, POINER I R, O'DONOHUE M. Morphology, flowering and seed production of *Zostera capricorni* Aschers. in subtropical Australia[J]. Aquatic Botany, 1994, 49(1): 33-46.
- [14] KUO J, LEE LONG W J, COLES R G, et al. Occurrence and fruit and seed biology of *Halophila tricostata* Greenway (Hydrocharitaceae)[J]. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 1993, 44(1): 43-57.
- [15] INGLIS G J. Variation in the recruitment behaviour of seagrass seeds: implications for population dynamics and resource management[J]. Pacific Conservation Biology, 1999, 5(4): 251-259.
- [16] KUO J, KIRKMAN H. *Halophila decipiens* Ostenfeld in estuaries of southwestern Australia[J]. Aquatic Botany, 1995, 51(3/4): 335-340.
- [17] ZAKARIA M H, SIDIK B J, HISHAMUDDIN O. Flowering, fruiting and seedling of *Halophila beccarii* Aschers. (Hydrocharitaceae) from Malaysia[J]. Aquatic Botany, 1999, 65(1/2/3/4): 199-207.
- [18] 邱广龙, 苏治南, 钟才荣, 等. 濒危海草贝克喜盐草在海南东寨港的分布及其群落基本特征[J]. 广西植物, 2016, 36(7): 882-889.
- QIU G L, SU Z N, ZHONG C R, et al. Distribution and community characteristics of threatened seagrass *Halophila beccarii* in Dongzhai Harbor, Hainan[J]. Guihaia, 2016, 36(7): 882-889.
- [19] 韦梅球, 招礼军, 邱广龙, 等. 潮间带贝克喜盐草土壤种子库空间分布及其生物影响因素[J]. 广西科学院学报, 2017, 33(2): 93-101.
- WEI M Q, ZHAO L J, QIU G L, et al. Spatial distribution of the soil seed banks of seagrass *Halophila beccarii* at intertidal zone and the biological influential factors[J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2017, 33(2): 93-101.
- [20] 邱广龙, 范航清, 李宗善, 等. 濒危海草贝克喜盐草的种群动态及土壤种子库: 以广西珍珠湾为例[J]. 生态学报, 2013, 33(19): 6 163-6 172.
- QIU G L, FAN H Q, LI Z S, et al. Population dynamics and seed banks of the threatened seagrass *Halophila beccarii* in Pearl Bay, Guangxi[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(19): 6 163-6 172.
- [21] INGLIS G J. Disturbance-related heterogeneity in the seed banks of a marine angiosperm[J]. Journal of Ecology, 2000, 88(1): 88-99.
- [22] HARRISON P G. Variations in demography of *Zostera marina* and *Z. noltii* on an intertidal gradient[J]. Aquatic Botany, 1993, 45(1): 63-77.
- [24] 张咏梅, 何静, 潘开文, 等. 土壤种子库对原有植被恢复的贡献[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(3): 326-332.
- ZHANG Y M, HE J, PAN K W, et al. Potential contribution of the soil seed banks to the restoration of native plants[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2003, 9(3): 326-332.
- [25] HEERDT G N J T, 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.
- [26] JØRGENSEN M S, LABOURIAU R, OLESEN B. Seed size and burial depth influence *Zostera marina* L. (eelgrass) seed survival, seedling emergence and initial seedling biomass development[J]. PLoS ONE, 2019, 14(4): e0215157.
- [27] LEE K S, PARK J I, KIM Y K, et al. Recolonization of *Zostera marina* following destruction caused by a red tide algal bloom: the role of new shoot recruitment from seed banks[J]. Marine Ecology Progress Series, 2007, 342: 105-115.
- [28] CHO H J, SANDERS Y L. Note on organic dormancy of estuarine *Ruppia maritima* L. seeds[J]. Hydrobiologia, 2008, 617(1): 197-201.
- [29] 曹政飞, 张伟, 赵宏. 红纤维虾海藻 (*Phyllospadix iwatensis*) 形态结构特征及其对海洋环境的适应性[J]. 海洋与湖泊, 2015, 46(6): 1 326-1 332.
- CAO Z F, ZHANG W, ZHAO H. Morphology and anatomy of *Phyllospadix iwatensis* Makino and their adaptation to marine environment[J]. Oceanologia et Limnologia Sinica, 2015, 46(6): 1 326-1 332.
- [30] GU R T, SONG X Y, ZHOU Y, et al. *In situ* investigation of the influence of desiccation on sediment seed banks and population recruitment of the seagrass *Ruppia sinensis* in the Yellow River Delta, China[J]. Marine Pollution Bulletin, 2019, 149: 110620.
- [31] SHORT F T, COLES R G. Global seagrass research methods[M]. Amsterdam: Elsevier, 2001.
- [32] STRAZISAR T, KOCH M S, FRANKOVICH T A, et al. The importance of recurrent reproductive events for *Ruppia maritima* seed bank viability in a highly variable estuary[J]. Aquatic Botany, 2016, 134: 103-112.
- [33] 张志权. 土壤种子库[J]. 生态学杂志, 1996, 15(6): 36-42.
- ZHANG Z Q. Soil seed bank[J]. Chinese Journal of Ecology, 1996, 15(6): 36-42.
- [34] 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): 552-560.
- YU S L, JIANG G M. The research development of soil seed bank and several hot topics[J]. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(4): 552-560.
- [35] 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.
- YAN Q L, LIU Z M, LI R P. A review on persistent soil seed bank study[J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(8): 948-952.

- [36] HARAH M Z. Ecology and biology of seagrass, *Halophila beccarii* Aschers. in Peninsular Malaysia[D]. Serdang: Universiti Putra Malaysia, 2001.
- [37] LUCKENBACH M W, ORTH R J. Effects of a deposit-feeding invertebrate on the entrapment of *Zostera marina* L. seeds[J]. Aquatic Botany, 1999, 62(4): 235-247.
- [38] FISHMAN J R, ORTH R J. Effects of predation on *Zostera marina* L. seed abundance[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 1996, 198(1): 11-26.
- [39] BLACKBURN N J, ORTH R J. Seed burial in eelgrass *Zostera marina*: the role of infauna[J]. Marine Ecology Progress Series, 2013, 474: 135-145.
- [40] BELL S S, FONSECA M S, KENWORTHY W J. Dynamics of a subtropical seagrass landscape: links between disturbance and mobile seed banks[J]. Landscape Ecology, 2008, 23: 67-74.
- [41] SHORT F T, MCKENZIE L J, COLES R G, et al. SeagrassNet manual for scientific monitoring of seagrass habitat, Worldwide edition[Z]. Durham: University of New Hampshire Publication, 2006: 75.
- [42] GROSS K L. A Comparison of methods for estimating seed numbers in the soil[J]. Journal of Ecology, 1990, 78(4): 1 079-1 093.
- [43] KIGEL J. Seed development and germination[M]. Boca Raton: CRC press, 1995.
- [44] HAMMERSTROM K K, KENWORTHY W J, FONSECA M S, et al. Seed bank, biomass, and productivity of *Halophila decipiens*, a deep water seagrass on the west Florida continental shelf[J]. Aquatic Botany, 2006, 84(2): 110-120.
- [45] HAMMERSTROM K K, KENWORTHY W J. A new method for estimation of *Halophila decipiens* Ostenfeld seed banks using density separation[J]. Aquatic Botany, 2003, 76(1): 79-86.
- [46] CONACHER C A, POINER I R, BUTLER J, et al. Germination, storage and viability testing of seeds of *Zostera capricorni* Aschers. from a tropical bay in Australia[J]. Aquatic Botany, 1994, 49(1): 47-58.
- [47] DAMSCHEN E I, BRUDVIG L A, HADDAD N M, et al. The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(49): 19 078-19 083.
- [48] MARBÀ N, KRAUSE-JENSEN D, ALCOVERRO T, et al. Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions[J]. Hydrobiologia, 2013, 704(1): 265-278.
- [49] SHORT F T, KOCH E W, CREED J C, et al. SeagrassNet monitoring across the Americas: case studies of seagrass decline[J]. Marine Ecology, 2006, 27(4): 277-289.
- [51] SMITH T M, YORK P H, MACREADIE P I, et al. Spatial variation in reproductive effort of a southern Australian seagrass[J]. Marine Environmental Research, 2016, 120: 214-224.
- [52] RASHEED M A, MCKENNA S A, CARTER A B, et al. Contrasting recovery of shallow and deep water seagrass communities following climate associated losses in tropical north Queensland, Australia[J]. Marine Pollution Bulletin, 2014, 83(2): 491-499.
- [53] WAYCOTT M, LONGSTAFF B J, MELLORS J. Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: a review and future research directions[J]. Marine Pollution Bulletin, 2005, 51(1/2/3/4): 343-350.
- [54] JARVIS J C, MOORE K A, KENWORTHY W J. Persistence of *Zostera marina* L. (eelgrass) seeds in the sediment seed bank[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2014, 459: 126-136.
- [55] KEDDY C J, PATRIQUIN D G. An annual form of eelgrass in Nova Scotia[J]. Aquatic Botany, 1978, 5: 163-170.
- [56] MELING-LÓPEZ A E, IBARRA-OBANDO S E. Annual life cycles of two *Zostera marina* L. populations in the Gulf of California: contrasts in seasonality and reproductive effort[J]. Aquatic Botany, 1999, 65(1/2/3/4): 59-69.
- [57] HOVEY R K, STATTON J, FRASER M W, et al. Strategy for assessing impacts in ephemeral tropical seagrasses[J]. Marine Pollution Bulletin, 2015, 101(2): 594-599.
- [58] 郑凤英, 邱广龙, 范航清, 等. 中国海草的多样性、分布及保护[J]. 生物多样性, 2013, 21(5): 517-526.
ZHENG F Y, QIU G L, FAN H Q, et al. Diversity, distribution and conservation of Chinese seagrass species[J]. Biodiversity Science, 2013, 21(5): 517-526.
- [59] 邱广龙, 苏治南, 范航清, 等. 贝克喜盐草的生物学和生态学特征及其保护对策[J]. 海洋环境科学, 2020, 39(1): 121-126.
QIU G L, SU Z N, FAN H Q, et al. Biological and ecological characteristics of intertidal seagrass *Halophila beccarii* and its conservation countermeasures[J]. Marine Environmental Science, 2020, 39(1): 121-126.
- [60] CHANG E R, JEFFERIES R L, CARLETON T J. Relationship between vegetation and soil seed banks in an arctic coastal marsh[J]. Journal of Ecology, 2001, 8(3): 367-384.
- [61] 苏治南, 邱广龙, 范航清, 等. 人为物理干扰对海草群落及大型底栖动物的生态影响[J]. 广西科学, 2017, 24(5): 474-482.
SU Z N, QIU G L, FAN H Q, et al. Ecological effects of physical disturbance on seagrass community and associated macrobenthos[J]. Guangxi Sciences, 2017, 24(5): 474-482.
- [62] VANDVIK V, KLANDERUD K, MEINER E, et al. Seed banks are biodiversity reservoirs: species-area relationships above versus below ground[J]. Oikos, 2016, 125(2): 218-228.
- [64] MCGRAW J B, VAVREK M C, BENNINGTON C C. Ecological genetic variation in seed banks I. Establishment of a time transect[J]. Journal of Ecology, 1991, 79(3): 617-625.

Characteristics, influence factors, research methods of seagrass seed bank and its significance in seagrass bed recovery

QIU Guanglong¹, QUAN Jiahui², SU Zhinan¹, FAN Hangqing¹, ZHAO Lijun^{2*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Mangrove Conservation and Utilization, Guangxi Mangrove Research Center,

Guangxi Academy of Sciences, Beihai 536000, China;

2. College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: The seed bank of seagrasses shows highly temporal and spatial heterogeneity and the variability can be as high as five orders of magnitude among seagrass species, ranging from 10^0 to 10^5 . The soil seed bank of same seagrass species is also highly variable across habitats and seasons. Only those seagrass species with dormant seeds can form persistent seed bank (seed longevity ≥ 1 a) such as *Halophila*, *Syringodium*, *Ruppia* and *Cymodocea*, or transient seed bank (seed longevity < 1 a) such as *Zostera* and *Phyllospadix*; while those seagrasses without distinct seed-dormancy (*Enhalus* and *Thalassia*), and viviparous seagrasses (*Thalassodendron* and *Amphibolis*) can not form soil seed bank. Vegetation characteristics, environmental conditions and marine animal behaviors, etc., can affect the seagrass seed bank. Two general methods, direct counting method and germination method (enumeration of germinated seedlings) are applied for estimating the size of the seed bank. The choice of method depends upon seed size and the ease with which dormancy can be broken. Maintaining the existing soil seed bank, especially the persistent seed bank, is crucial for the recovery of disturbed seagrasses, especially for those annual forms. Since most of seagrass meadows in China face intensive anthropogenic threats and many of them are composed of annual seagrasses, it is pivotal to conserve their seed bank for the recovery of these disturbed meadows.

Key words: marine biology; seed dormancy; life history; ecological resilience; seagrass restoration; human disturbance; coastal habitat

DOI: 10.3969/J.ISSN.2095-4972.2022.02.003

(责任编辑:肖 静)