

黄土丘陵沟壑区撂荒坡面种子雨特征*

于卫洁¹ 陈宇^{2,3} 焦菊英^{1,4**} 王东丽² 王志杰⁴ 魏艳红⁴ 寇萌⁴ 尹秋龙⁵

(¹西北农林科技大学水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学资源与环境学院, 陕西杨凌 712100; ³水利部海河水利委员会海河流域水土保持监测中心站, 天津 300170; ⁴中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ⁵西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100)

摘要 在纸坊沟流域3个撂荒阳坡各设置30个种子雨收集器,于2010年10月—2013年4月收集种子。2011和2012年8月进行植被调查,研究黄土丘陵沟壑区撂荒植被恢复过程中种子雨动态特征及其与地上植被的关系。结果表明:撂荒坡面种子雨来自于17个科的37个物种,主要有达乌里胡枝子、草木樨状黄耆、狗尾草、糙隐子草、长芒草、白羊草、猪毛蒿、铁杆蒿和阿尔泰狗娃花,占种子雨总量的95.8%;种子雨中仅有3个外来物种,与地上植被物种组成的相似性系数为0.77;2011年5月—2012年4月和2012年5月—2013年4月种子雨的平均密度分别为3737和6449粒·m⁻²,存在显著的“大小年”现象;收集期间不同位置收集器收集的物种数为7~15个,种子雨密度为3853~37923粒·m⁻²。研究区种子扩散受到限制,种子雨密度与其他草地相比处于中等水平,种子雨的时空分布受降雨和微地形等因素的影响存在明显的异质性。

关键词 种子雨; 种子扩散; 植被更新; 撂荒坡面; 黄土丘陵沟壑区

文章编号 1001-9332(2015)02-0395-09 **中图分类号** S330.3 **文献标识码** A

Characteristics of seed rain on abandoned slopes in the hilly-gullied Loess Plateau, Northwest China. YU Wei-jie¹, CHEN Yu^{2,3}, JIAO Ju-ying^{1,4}, WANG Dong-li², WANG Zhi-jie⁴, WEI Yan-hong⁴, KOU Meng⁴, Yin Qiu-long⁵ (¹State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ²College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ³Monitoring Center Station of Soil and Water Conservation, Haihe River Water Conservancy Commission, Tianjin 300170, China; ⁴Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; ⁵College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2015, 26(2): 395-403.

Abstract: The objective of this study was to analyze the dynamic characteristics of seed rain on abandoned slopes in the hilly-gullied Loess Plateau region and identify the relationship between seed rain and standing vegetation. Three abandoned slopes were chosen as sampling sites in Zhifanggou watershed. Thirty traps were installed at each site to collect seed rain from October 2010 to April 2013. Standing vegetation was surveyed to identify dominant species in August 2011 and 2012, respectively. Thirty-seven species belonging to seventeen families were identified in the seed rain, and the dominant species, i.e., *Lespedeza davurica*, *Astragalus scaberrimus*, *Setaria viridis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa bungeana*, *Bothriochloa ischcemum*, *Artemisia scoparia*, *A. gmelinii*, and *Heteropappus altaicus*, took up to 95.8% of the total seed rain. Three species in seed rain were not found in the standing vegetation. The Sorensen similarity index between seed rain and standing vegetation was 0.77. Seed rain densities were 3737 and 6449 seeds · m⁻² in May 2011–April 2012 and May 2012–April 2013, respectively, and alternate bearing existed. During the study period, seed rain from different positions varied from 3853 to 37923 seeds · m⁻² and belonged to 7–15 species. The results indicated the space limitation of seed dispersal. Seed rain densities were in the middle of the

* 国家自然科学基金重点项目(41030532)和中国科学院重要方向项目(KZCX2-EW-406)资助。

** 通讯作者。E-mail: jyjiao@ms.iswc.ac.cn

2014-06-03 收稿, 2014-11-19 接受。

pack compared with similar ecosystems in other studies. High temporal and spatial heterogeneity of seed rain was observed because of rainfall, micro-topography and so on.

Key words: seed rain; seed dispersal; vegetation regeneration; abandoned slope; the hilly-gullied Loess Plateau.

DOI:10.13287/j.1001-9332.20141223.014

植物在群落内正常生长发育的标志是能够完成从种子发芽到种子散布这一完整的生活周期^[1]。种子是植物种群生活史的初始阶段,也是种群和群落更新的基础。种子成熟后散落,从而形成种子雨^[2]。Harper^[3]根据多年的研究,将种子雨定义为种子或果实在特定时间、特定空间靠自身的重力和外界力量(如风力等)从母株上散落到地表的过程。种子通过散落能够为植物提供诸多有利条件,如“逃逸”、阻止或减少“竞争”、定向扩散等生态功能^[3-4],这不仅是植物的生物学特性,也是对环境适应的体现。种子雨是种子植物生命史中一个不可缺少的环节,直接影响种群和群落的组成、结构及动态,是群落更新发展的关键环节^[5]。因此,了解种子雨的时空动态特征,对研究植被的更新演替、退化生态系统的恢复与重建有重要意义。

种子雨的研究始于20世纪30年代,迄今为止已有大量工作,研究内容包括草本或木本植物、种群或群落的种子雨时空动态特征,及其与种子库、幼苗更新、植被演替的相互关系等多个方面,研究样地的景观特征也不相同^[1,6]。随着种子扩散重要性逐渐被阐明,种子雨的研究经历了由早期描述性研究逐渐转向模式研究及潜在作用的研究^[7],并在解释植被更新机制方面取得了重要进展,如“大小年”现象、种子扩散限制现象^[8-9]。植被的更新是一个复杂的生态学过程,它对于种群的增殖、扩展、延续和群落的稳定及演替具有重要作用;而种子雨动态特征的研究对于植物种群或群落的补充和再生极为重要。因此,在借鉴前人研究成果的基础上,了解某一特定区域的种子雨特征,可为揭示该区域或与其相近的环境条件下的植被更新规律提供科学依据。

黄土丘陵沟壑区由于受地理位置的过渡性、气候变化的剧烈性、地形和地貌的复杂性、土壤的易蚀性以及人类活动对植被的破坏等多种因素影响,该区水土流失严重、生态环境脆弱,而水土流失与生态环境恶化的主要原因是坡地的水土流失^[10]。植被恢复是退化生态系统恢复的前提与关键,自然恢复的植被与其生态环境相适宜而具有较高的生态功能^[11]。黄土丘陵沟壑区“退耕还林(草)”生态工程实施后,自然撂荒是坡地退耕的主要方式之一^[12]。不

同立地条件下大面积坡耕地退耕撂荒,使其自然恢复,形成了不同年限的撂荒植被,对生态环境的恢复与重建具有重要意义。种子雨为植被恢复提供了丰富的种源,其扩散为群落的发展提供了模板。然而,黄土丘陵沟壑区撂荒坡面种子雨的相关研究还未见报道。为此,本文通过对黄土丘陵沟壑区撂荒坡面两年多的定位观测,研究撂荒坡面种子雨的物种组成、密度、时空动态及其与地上植被的相似性,从种源、种子扩散的角度探讨该区域的撂荒植被自然更新演替的限制因素,并为植被的恢复提供参考依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土丘陵沟壑区延河流域的纸坊沟小流域(36°22′40″—36°32′16″N, 105°51′44″—109°26′18″E),地貌为典型的梁峁状丘陵。流域面积8.39 km²,海拔1010~1431 m,气候属暖温带大陆性季风气候,年日照时数2300~2400 h,年均温8.8℃。流域内多年平均降雨量505 mm(1970—2010年),降雨主要集中在7—9月,占全年降雨量的60%以上,并多为暴雨。流域内土壤类型较为单一,主要为黄绵土,土壤质地均一,主要以粒径<0.25 mm的颗粒组成,以细砂砾和粉粒为主,有机质含量低,结构疏松。

该流域处于森林草原区,经过多年的治理,流域植被基本得到恢复。人工乔灌木林有刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林、油松(*Pinus tabulaeformis*)林、柠条(*Caragana korshinski*)林、锦鸡儿(*Caragana frutescens*)林和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)林等;天然灌丛主要为黄刺玫(*Rosa xanthina*)灌丛、树锦鸡儿(*Caragana arborescens*)灌丛、狼牙刺(*Sophora davidii*)灌丛等;在撂荒坡面上广泛分布着由猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、铁杆蒿(*A. gmelinii*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、芨芨草(*A. giraldii*)等组成的处于不同演替阶段的植物群落^[13-14]。

1.2 试验设计

在流域内选取3个退耕年限(7 a)相同的相邻的A、B、C3个撂荒阳坡,植被盖度约为30%,坡度

11°~38°, 约一半的区域坡度>30°; 坡面上广泛分布着猪毛蒿、长芒草、白羊草等群落。

1.2.1 种子雨收集 种子雨收集容器是由内径为 20 cm 的塑料漏斗、纱网袋子(网格大小为 0.15 mm)和直径 20 cm 的无底塑料圆筒组成(图 1)。采用 20 cm 直径的漏斗, 可使收集到的种子迅速落入纱网, 并防止落入纱网袋子中的种子飞出; 塑料圆筒高度为 20 cm, 纱网袋子底端和下部土壤之间有 5 cm 左右的间隔, 使落到收集器中的降雨透过纱网直接渗入土壤, 防止收集到的种子因水分过多变霉腐烂。

在每个坡面上均匀的选取 3 块样地, 每样地布设 10 个种子雨收集器, 垂直于顺坡方向, 自上而下布设 3 条间距 15 m 的平行样线, 3 条样线上分别安放 3、4、3 个种子雨收集器。塑料圆筒垂直固定于坡面, 漏斗边缘高出土壤表面 0.5~1.0 cm, 以防止漏斗周围土壤或降雨产生的径流进入收集器。在网格袋中放置樟脑丸, 避免昆虫进入收集器。2010 年 10 月—2013 年 4 月, 每隔 30~40 d 收集并更换纱网袋, 将纱网袋中的种子带回实验室风干、鉴定。

1.2.2 种子鉴定 采用筛选法进行种子鉴定: 把收集到的种子样品过筛除去枯落物, 依据实验室中已建立的该研究区域的种子标本库鉴定出各物种, 并统计各物种完整、饱满、无动物啃食痕迹种子的数量。对于难以鉴定的物种种子, 通过萌发试验待开花后鉴定。

1.2.3 植被调查 分别于 2011、2012 年 8 月上旬进行植被调查。在每个坡面均匀设置 9 个 2 m × 2 m 样方, 共 27 个, 记录样方内所有物种, 测量其高度、冠幅、盖度、多度和频度等。

坡面撂荒植被的种子散落从 5 月开始(主要物种长芒草的种子开始散落), 翌年 4 月基本结束^[15]。由于 2010 年 10 月—2011 年 4 月为不完整的收集期, 为此本文主要对 2011 年 5 月—2012 年 4 月和 2012 年 5 月—2013 年 4 月 2 个完整的种子雨周期

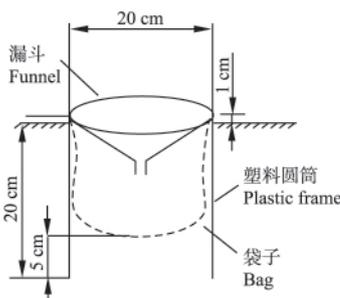


图 1 种子雨收集器设计图

Fig.1 Design drawing of seed rain collecting container.

进行研究。

1.3 数据分析

1.3.1 种子雨密度、频度的计算 种子雨密度=种子数量/收集面积; 种子雨频率=出现某物种的收集器个数/收集器总个数(90)。

1.3.2 相似性系数计算 采用 Sorensen 相似性系数^[16] 计算种子雨中出现的物种数与地上植被的相似性, 公式为:

$$SI = 2C / (A + B)$$

式中: SI 为相似性系数; A 、 B 分别为地上植被和种子雨中出现的物种数; C 为地上植被和种子雨中共有的物种数。

1.3.3 重要值 重要值=相对密度+相对频度+相对盖度^[17]。

1.4 数据处理

采用 SPSS 软件对数据进行统计分析, 采用单因素方差分析(one-way ANOVA) 和最小显著差异法(LSD) 进行方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$)。因检验样本数据方差不齐性, 方差分析之前对数据进行对数转换。

利用 GS⁺9.0 软件, 采用半方差变异函数模型对种子散布的空间自相关特征进行分析^[18]。根据决定系数(R^2) 选择对散点数据拟合效果最佳的模型, 并产生变程和空间结构比 2 个重要指标。其中, 变程表示空间变异的尺度, 在变程之内种子雨密度具有空间自相关性, 反之则为随机分布; 空间结构比反映了自相关部分的空间异质性占总空间异质性的程度, 体现了在变程范围内种子雨密度分布的空间依赖(相关)程度。一般认为, 空间结构比<0.25 时, 空间自相关性很弱; 为 0.25~0.75 时, 具有中等程度的空间自相关; >0.75 时, 空间变量具有强烈的空间自相关^[19]。

用变异系数(CV) 辅助分析主要物种种子雨密度的时空变化特征。CV 为 90 个收集器周期内收集到的主要物种种子雨密度的标准差除以平均值。当 $CV \leq 0.1$ 时为弱异质性, 当 $0.1 < CV < 1.0$ 时为中等异质性, 当 $CV \geq 1.0$ 时为强异质性^[20]。

2 结果与分析

2.1 地上植被和种子雨的物种组成 由表 1 可以看出, 坡面上有 22 个科 51 个物种, 包括豆科 10 种, 菊科 11 种, 禾本科 8 种, 蔷薇科 3 种, 玄参科 2 种, 其余 17 科均为 1 种。重要值>10% 的物种有长芒草、狗尾草(*Setaria viridis*)、猪毛蒿、阿尔泰狗哇花

表 1 植物物种重要值及种子雨中各物种种子所占比例
Table 1 Importance value of species and the percentage of seed rain

科 Family	物种 Species	重要值 Importance value (%)	种子雨比例 Percentage of seed rain	
败酱科 Valerianaceae	异叶败酱 <i>Patrinia heterophylla</i>	<0.1	<0.1	
大戟科 Euphorbiaceae	地构叶 <i>Speranskia tuberculata</i>	0.3		
豆科 Leguminosae	糙叶黄耆 <i>Astragalus scaberrimus</i>	1.6	<0.1	
	草木樨状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	12.5	12.2	
	达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	13.8	3.3	
	二色棘豆 <i>Oxytropis discolor</i>	0.4		
	甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	8.2	<0.1	
	灰叶黄耆 <i>Astragalus discolor</i>		<0.1	
	狼牙刺 <i>Sophora davidii</i>	0.6	<0.1	
	柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	0.1		
	沙打旺 <i>Astragalus adsurgens</i>	0.3	<0.1	
	狭叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia stenophylla</i>	<0.1		
	野豌豆 <i>Vicia amoena</i>	0.3		
	禾本科 Poaceae	白羊草 <i>Bothriochloa ischcemum</i>	13.3	17.0
		糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	3.9	4.0
鹅观草 <i>Roegneria kamoji</i>		0.5	0.1	
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>		45.4	16.2	
芦苇 <i>Phragmites australis</i>		14.6		
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>		<0.1		
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>		49.6	12.4	
中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i>		14.5	0.3	
堇菜科 Violaceae		地丁 <i>Viola philippica</i>	0.5	<0.1
		菊科 Asteraceae	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	23.3
抱茎苦苣菜 <i>Ixeris sonchifolia</i>			0.1	0.3
臭蒿 <i>Artemisia hedinii</i>	0.2		0.8	
飞廉 <i>Carduus nutans</i>	<0.1		<0.1	
拐轴鸦葱 <i>Scorzonera divaricata</i>	6.7			
茭蒿 <i>Artemisia giraldii</i>	1.7		0.8	
苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	0.1			
山苦蕒 <i>Ixeridium chinense</i>	0.1		<0.1	
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	14.3		2.6	
小蓟 <i>Cirsium setosum</i>	9.6			
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	29.8		24.7	
臭椿 <i>Ailanthus giraldii</i>	<0.1		<0.1	
藜科 Chenopodiaceae	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>		4.9	0.1
龙胆科 Gentianaceae	獐牙菜 <i>Swertia bimaculata</i>		<0.1	
萝藦科 Asclepiadaceae	杠柳 <i>Periploca sepium</i>	1.3	<0.1	
	地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	<0.1		
牻牛儿苗科 Geraniaceae	牻牛儿苗 <i>Erodium stephanianum</i>	1.4	<0.1	
毛茛科 Ranunculaceae	灌木铁线莲 <i>Clematis fruticosa</i>	1.1	0.1	
木犀科 Oleaceae	丁香 <i>Syringa oblata</i>	<0.1	<0.1	
葡萄科 Vitaceae	地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	6.3		
茜草科 Rubiaceae	茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	<0.1		
蔷薇科 Rosaceae	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2.4		
	菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	0.8	<0.1	
	羽裂叶委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	<0.1		
鼠李科 Rhamnaceae	酸枣 <i>Ziziphus jujuba</i>	0.1		
唇形科 Lamiaceae	香青兰 <i>Dracocephalum moldavica</i>	11.3	0.1	
玄参科 Scrophulariaceae	地黄 <i>Rehmannia glutinosa</i>	0.3		
	阴行草 <i>Siphonostegia chinensis</i>	<0.1	<0.1	
亚麻科 Linaceae	亚麻 <i>Linum stelleroides</i>	<0.1		
远志科 Polygalaceae	远志 <i>Polygala tenuifolia</i>	2.2	0.1	
紫草科 Boraginaceae	紫筒草 <i>Stenosolenium saxatile</i>		<0.1	
紫葳科 Bignoniaceae	角蒿 <i>Incarvillea sinensis</i>	1.4	1.5	

表 2 主要物种种子雨密度特征及频率

Table 2 Density and frequency of seed rain of the dominant species (n=90)

物种 Species	2010 年 10 月—2011 年 4 月			2011 年 5 月—2012 年 4 月			2012 年 5 月—2013 年 4 月		
	平均密度 Density (seeds · m ⁻²)	CV	频率 Frequency (%)	平均密度 Density (seeds · m ⁻²)	CV	频率 Frequency (%)	平均密度 Density (seeds · m ⁻²)	CV	频率 Frequency (%)
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	752	1.2	97.8	375	1.3	98.9	2132	1.4	85.6
白羊草 <i>Bothriochloa ischcemum</i>	391	1.8	73.3	570	1.7	71.1	1152	1.6	76.7
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	134	1.9	52.2	1514	1.5	87.8	128	1.5	62.2
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	83	3.6	31.1	109	1.9	44.4	1128	1.8	72.2
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	-	-	-	424	1.5	73.3	830	1.4	93.3
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	817	2.2	96.7	119	0.9	91.1	145	1.3	82.2
阿尔泰狗哇花 <i>Heteropappus altaicus</i>	406	1.8	83.3	172	2.2	62.2	173	1.9	71.1
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	192	1.7	47.8	124	2.0	41.1	279	1.5	61.1
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	27	1.9	40.0	186	2.0	66.7	145	1.6	53.3

(*Heteropappus altaicus*)、芦苇(*Phragmites australis*)、中华隐子草(*Cleistogenes chinensis*)、铁杆蒿、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、白羊草、草木樨状黄耆(*Astragalus melilotoides*)、香青兰(*Dracocephalum moldavica*)。

2010 年 10 月—2013 年 4 月,收集到的种子属于 17 科 37 个物种,其中,菊科 9 种,豆科 7 种,禾本科 6 种,萝藦科 2 种,其余 13 科均为 1 种。2011 年 5 月—2013 年 4 月 2 个完整周期的种子雨主要物种有达乌里胡枝子、草木樨状黄耆、狗尾草、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、长芒草、白羊草、猪毛蒿、铁杆蒿和阿尔泰狗哇花,这些物种占种子雨总量的 95.8%(表 1)。

2.2 种子雨与地上植被的物种相似性 种子雨物种与坡面植被物种组成的相似性系数为 0.77,二者共有的物种有 34 种。在种子雨中 3 个物种未在植被中出现,地上植被中有 17 个物种的种子在种子雨收集集中未被发现(表 1)。

2.3 种子雨的时间变化特征 在 2011 年 5 月—2012 年 4 月和 2012 年 5 月—2013 年 4 月 2 个完整的周期中,种子雨的平均密度分别为(3737±2286)和(6449±3754)粒·m⁻²,后者约为前者的 2 倍,存在显著的“大小年”现象,且各物种“大年”出现的周期不一致(表 2)。

由图 2 可以看出 5 月至翌年 4 月 种子雨密度分布呈双峰模式,第 1 个高峰期主要为长芒草种子散落;第 2 个高峰期主要为猪毛蒿、白羊草、狗尾草、草木樨状黄耆、铁杆蒿、阿尔泰狗哇花、糙隐子草和达乌里胡枝子的种子散落。不同周期间种子散落开始和持续时间大致相同:长芒草种子散落时间为 5—8 月,主要集中在 6 月;狗尾草、白羊草、糙隐子

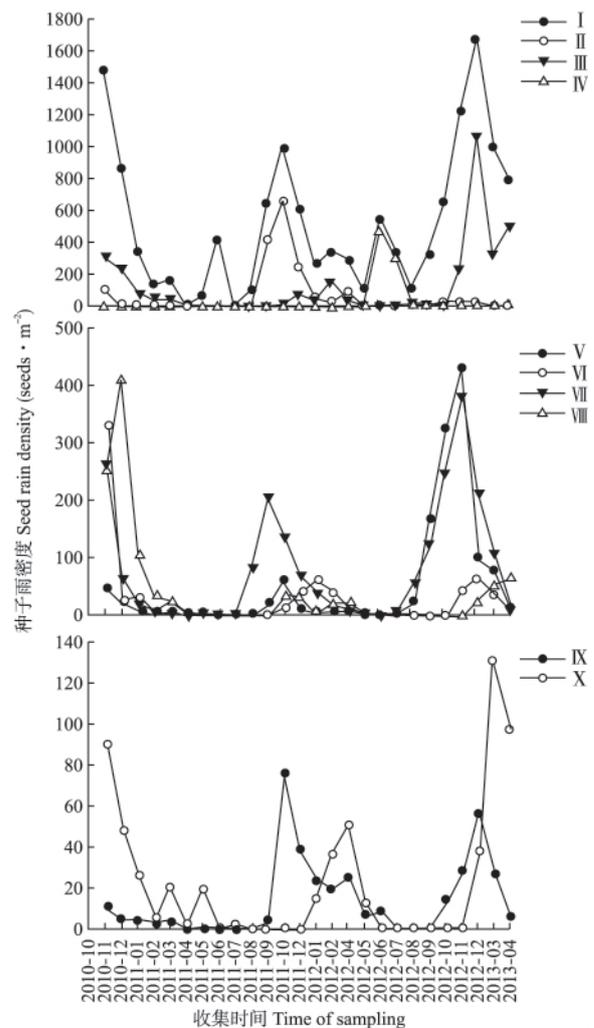


图 2 主要物种密度随时间的变化

Fig.2 Temporal dynamics of seed rain density of dominant species.

I: 总密度 Total density; II: 狗尾草 *Setaria viridis*; III: 猪毛蒿 *Artemisia scoparia*; IV: 长芒草 *Stipa bungeana*; V: 草木樨状黄耆 *Astragalus melilotoides*; VI: 阿尔泰狗哇花 *Heteropappus altaicus*; VII: 白羊草 *Bothriochloa ischcemum*; VIII: 铁杆蒿 *Artemisia gmelinii*; IX: 达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*; X: 糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*.

表 3 变异函数分析结果

Table 3 Analysis result of semivariogram function

物种 Species	坡面 Slope	理论模型 Model	变程 Effective range (m)	空间结构比 Proportion C/(C ₀ +C)	R ²
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	A	指数模型 Exponential model	257	0.79	0.20
	B	高斯模型 Gaussian model	125	0.82	0.67
	C	高斯模型 Gaussian model	124	0.94	0.45
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	A	球状模型 Spherical model	5	1.00	0.20
	B	高斯模型 Gaussian model	29	0.72	0.77
	C	指数模型 Exponential model	46	0.84	0.89
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	A	高斯模型 Gaussian model	90	0.76	0.39
	B	高斯模型 Gaussian model	27	0.59	0.54
	C	球状模型 Spherical model	23	0.83	0.30
白羊草 <i>Bothriochloa ischcemum</i>	A	球状模型 Spherical model	9	0.92	0.20
	B	球状模型 Spherical model	10	1.00	0.10
	C	球状模型 Spherical model	10	1.00	0.33
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	A	球状模型 Spherical model	19	0.92	0.33
	B	球状模型 Spherical model	6	0.88	0.15
	C	指数模型 Exponential model	50	0.66	0.17
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	A	球状模型 Spherical model	5	1.00	0.00
	B	球状模型 Spherical model	23	0.72	0.26
	C	线性模型 Linear model	50	0.00	0.11
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	A	高斯模型 Gaussian model	13	0.60	0.13
	B	高斯模型 Gaussian model	22	0.98	0.79
	C	球状模型 Spherical model	25	0.86	0.31
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	A	球状模型 Spherical model	23	0.88	0.29
	B	线性模型 Linear model	50	0.00	0.15
	C	高斯模型 Gaussian model	14	0.64	0.12
阿尔泰狗哇花 <i>Heteropappus altaicus</i>	A	球状模型 Spherical model	9	1.00	0.18
	B	高斯模型 Gaussian model	12	1.00	0.43
	C	球状模型 Spherical model	17	0.71	0.18

草、猪毛蒿、铁杆蒿、阿尔泰狗哇花、达乌里胡枝子和草木樨状黄耆的种子散落持续时间长达 5~7 个月,散落时间可延续到次年的 3 或 4 月。

2.4 种子雨的空间变化特征

不同收集器收集的物种数为 7~15 个,种子雨密度为 3853~37923 粒·m⁻²,平均为(13474±6363)粒·m⁻²。由表 2 可以看出,不同周期内主要物种种子在撂荒坡面 90 个收集点出现的频率为 31.1%~98.9%。猪毛蒿种子出现的频率最高;主要物种的种子在不同收集点密度差异较大,除 2011 年 5 月—2012 年 4 月铁杆蒿的种子雨密度变异系数为 0.9 以外,其他均>1.0。

由表 3 可以看出,根据空间自相关分析,大部分物种的种子雨在 3 个坡面空间结构比>0.59,处于中等或强烈程度的空间自相关。演替前期物种猪毛蒿种子雨的自相关尺度为 124~257 m,该尺度远大于其他主要物种种子雨的自相关尺度(5~90 m)。

3 讨 论

3.1 种子雨的组成及其与地上植被的相似性

种子来源于地上植被,种子雨的物种组成很大程度上依赖于植被的物种组成。本研究中,种子雨与地上植被具有较高的相似性(相似性系数为 0.77),与科尔沁草地^[21]的研究结果类似。高的相似性可能与地上植被结种量大及种子存在扩散限制有关。首先,在半干旱地区的植物群落中植物恢复种群主要的方式之一是增加结种量^[22],较大的结种量提高了种子在样地中出现的概率;第二,尽管种子(特别是风传种子)的长距离扩散对植物很重要,大多数种子却只能从种子发散源传播较短的距离,进而减小了种子因长距离扩散而离开坡面的损失,并且对于本研究中以草本植物为主的撂荒植被来说,植株的高度可能限制了其种子的扩散距离。虽然纸坊沟流域物种丰富(133 个)^[23],种子雨收集到的 37 个物种中

仅有 3 个未在研究样地的地上植被中出现, 这进一步说明种子扩散的空间限制是存在的。因此, 在种子空间扩散受到限制的情况下, 引入适宜的演替后期物种可加快坡面植被的恢复与演替。

本研究中, 地上植被中部分物种种子未在种子雨收集器中出现, 通过分析坡面群落及个体的基本特征、种子的命运等因素, 造成该现象的原因主要有: 1) 物种的植株数量很少, 这些物种除芦苇外重要值均 $<10\%$; 2) 由于自身生物学特性和环境的影响, 物种的结种量很少或没有, 如小薊(*Cirsium setosum*); 3) 部分灌木或乔木在定植后未到结种年龄, 如酸枣(*Ziziphus jujuba*); 4) 种子在散落前被动物捕食^[24]。

3.2 种子雨的时间变化特征

由于不同研究区域之间的种子产量和影响因素千差万别, 种子雨大小也存在较大差异。在 2011 年 5 月—2012 年 4 月、2012 年 5 月—2013 年 4 月, 种子雨的平均密度分别为 (3737 ± 2286) 、 (6449 ± 3754) 粒 $\cdot m^{-2}$, 与其他草地的种子雨密度比较, 处于中等水平^[21, 25]。

不同周期种子雨密度存在“大小年”现象, 该现象在种子雨的相关研究中也曾被提出。例如, 尹华军等^[9]通过连续 7 年的野外观测发现, 云杉种子散落存在明显的大小年现象。种子雨密度的大小主要由种子产量决定^[26], 反映了植被结实能力及更新的潜在能力。本研究区, 与土壤侵蚀相关联的一系列的生态因子, 如土壤颗粒、有机质、养分、水分等, 对植物的发育过程起关键作用^[27], 因而, 降雨及降雨引起的土壤侵蚀程度的差异可能是影响种子产量进而影响种子雨密度的重要因素。此外, 种子的扩散前捕食可能是影响种子雨密度大小的另一重要因素^[24]。

黄土丘陵沟壑区降雨主要集中在夏季, 种子脱落延缓到春季或夏季初的现象是植物适应环境的一种繁殖对策, 可确保其后代在合适的时间和地点萌发, 有利于植被的更新^[28-29]。本研究中, 猪毛蒿、铁杆蒿的种子散落过程长达 7 个月, 与张小彦等^[15]的研究结果一致。虽然种子雨存在“大小年”现象, 某一物种种子散落的开始和持续时间是基本固定的, 说明不同生境(气候、土壤等)对种子散落时间影响较小, 但对种子雨密度影响较大。

3.3 种子雨的空间变化特征

种子雨是植物种子扩散的开端, 作为潜在的种子植物种群的输入源, 种子雨空间分布的异质性反映了撂荒坡面的植被分布的不均匀性。地形和环境

状况等影响着地上植被物种的丰富度以及物种的定植和分布^[30-31], 其中, 微地形的存在可能是植被分布不均匀的重要因素。由于退耕前耕作方式的不同以及土壤侵蚀形成不同规模的侵蚀沟对坡面的分割作用, 使黄土丘陵沟壑区撂荒坡面形成大量变化多端的微地形, 如浅沟、缓台、陡坎、鱼鳞坑等, 微地形内植物物种组成、数量特征及其多样性存在明显差异, 使坡面撂荒植被在更新演替过程中表现出不同的演替速率^[32-33], 从而形成了研究样地中多个处于不同演替阶段的植物群落。尽管影响种子散落的空间分布格局因素复杂多样^[34], 在本研究中, 几乎所有的种子都是通过风力和自身力量散布的, 种子的密度随着与植株或种群距离的增加而逐渐下降^[35], 因此, 在植被分布不均匀的条件下, 种子雨密度呈不均匀分布。

种子传播是一个空间过程, 种子散布的空间格局构造了一个潜在的空间模板, 反映了种群扩展生态位空间的潜在趋势, 它将对未来种群甚至整个群落都产生重要的影响^[36]。对主要物种种子雨密度的统计分析可知, 空间自相关引起的种子雨密度空间变异性占主要部分。本研究中, 演替前期物种猪毛蒿的种子在风和重力的作用下较容易扩散, 来自不同斑块的种子相互叠加, 使其扩散的空间尺度增大且已接近或大于研究坡面的长度; 基于“逃逸”假说可推断, 在撂荒坡面这一面积有限的空间尺度上, 种子扩散呈大尺度异质性格局时, 种群内部的竞争较为激烈, 进而可能会造成坡面上演替前期物种的种群更新潜力的降低^[4]。大部分演替后期物种(达乌里胡枝子、糙隐子草、铁杆蒿、阿尔泰狗哇花和白羊草)扩散的种子分布于多种小生境或微立地, 躲避密度制约的摄食和死亡, 从而有更多的更新机会^[36]。尽管如此, 在本研究中, 演替前期物种猪毛蒿不管是从种子雨的数量还是分布范围(表 2)来看都具有绝对优势, 且可形成密度相当大的持久的土壤种子库, 能够使生态系统受到干扰后迅速恢复并为演替后期物种的定植创造良好的生存环境^[37]; 但由于种间竞争的存在, 猪毛蒿种子的大量存在可能会减缓坡面植被演替的速率。

虽然收集期间种子雨的密度较大、物种丰富, 为撂荒坡面植被恢复提供了丰富的种源; 但种子以种子雨的形式输入后, 还会受各种因素的影响, 其输出形式也多种多样, 如动物捕食、种子流失、种子生理死亡、种子萌发等^[24, 38]。可见, 种子雨的动态特征并不能直接解释该研究区域植被更新演替规律。因此,

在分析种子雨的基础上,还需要对种子的输出、种子的有效性和幼苗的存活等问题深入研究。

参考文献

- [1] Yang Y-F (杨允菲), Zhu T-C (祝廷成). The preliminary research on seed rain of the herbaceous plant community. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1989, **6**(1): 48-51 (in Chinese)
- [2] Yu S-L (于顺利), Fang W-W (方伟伟). Research advances in seed ecology. *Science & Technology Review* (科技导报), 2012, **30**(30): 68-75 (in Chinese)
- [3] Harper JL. *The Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1977
- [4] Howe HF, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, **13**: 201-228
- [5] Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, et al. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press, 2001
- [6] Farnsworth EJ, Barker Plotkin AA, Ellison AM. The relative contributions of seed bank, seed rain, and understory vegetation dynamics to the reorganization of *Tsuga canadensis* forests after loss due to logging or simulated attack by *Adelges tsugae*. *Canadian Journal of Forest Research*, 2012, **42**: 2090-2105
- [7] Yun S-L (于顺利), Lang N-J (郎南军), Peng M-J (彭明俊), et al. Research advances in seed rain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2007, **26**(10): 1646-1652 (in Chinese)
- [8] Xu Y (许玥), Shen Z-H (沈泽昊), Lyu N (吕楠), et al. Ten years' observation of seed rain in a *Fagus lucida* community in Dalaoling Nature Reserve in the Three Gorges: Seed rain density, species composition and their correlation with the community. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(8): 708-716 (in Chinese)
- [9] Yin H-J (尹华军), Cheng X-Y (程新颖), Lai T (赖挺), et al. Seed rain, soil seed bank and seedling regeneration in a 65-year *Picea asperata* plantation in sub-alpine coniferous, western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(1): 35-44 (in Chinese)
- [10] Tang K-L (唐克丽). *Chinese Soil and Water Conservation*. Beijing: Science Press, 2004 (in Chinese)
- [11] Montalvo AM, Williams SL, Rice KJ, et al. Restoration biology: A population biology perspective. *Restoration Ecology*, 1997, **5**: 277-290
- [12] Li Q (李强), Liu G-B (刘国彬), Xu M-X (许明祥), et al. Soil anti-scourability and its related physical properties on abandoned land in the Hilly Loess Plateau. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* (农业工程学报), 2013, **19**(10): 153-159 (in Chinese)
- [13] Wang G-L (王国梁), Liu G-B (刘国彬), Liu F (刘芳), et al. Changes in composition and structure of plant communities during the course of restoration at loess gully region. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2003, **23**(12): 2550-2557 (in Chinese)
- [14] Jia Y-F (贾燕锋), Wang N (王宁), Han L-Y (韩鲁燕), et al. The vegetation series along slopes on the Hilly-gullied Region of Loess Plateau. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 2008, **6**(6): 50-57 (in Chinese)
- [15] Zhang X-Y (张小彦), Jiao J-Y (焦菊英), Wang N (王宁), et al. Canopy seed bank of six species in the hilly-gullied Loess Plateau of northern Shaanxi. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 2010, **28**(6): 767-771 (in Chinese)
- [16] Sorenson T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter Kongelige Danske Videnskaberne Selskab*, 1948, **5**: 1-34
- [17] Dong M (董鸣). *Observation and Analysis of Land Biological Community*. Beijing: China Standards Press, 1997 (in Chinese)
- [18] Zhang X-F (张新峰). *Data Analysis Method and Applied Research of Spatial Autocorrelation*. PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2009 (in Chinese)
- [19] Li H, Reynolds JF. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 1995, **73**: 280-284
- [20] Hu W (胡伟), Shao M-A (邵明安), Wang Q-J (王全九). Scale-dependency of spatial variability of soil moisture on a degraded slope-land on the Loess Plateau. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* (农业工程学报), 2005, **21**(8): 11-16 (in Chinese)
- [21] Shang ZH, Yang SH, Shi JJ, et al. Seed rain and its relationship with above-ground vegetation of degraded Kobresia meadows. *Journal of Plant Research*, 2013, **126**: 63-72
- [22] Wolfgang S, Katja T. Dispersal-dormancy relationships in annual plants: Putting model predictions to the test. *The American Naturalist*, 2010, **176**: 490-500
- [23] Wang N, Jiao JY, Du HD, et al. The role of local species pool, soil seed bank and seedling pool in natural vegetation restoration on abandoned slope land. *Ecological Engineering*, 2013, **52**: 28-36
- [24] Martínez-Duro E, Ferrandis P, Herranz JM. Factors controlling the regenerative cycle of *Thymus funkii* subsp. *funkii* in a semi-arid gypsum steppe: A seed bank dynamics perspective. *Journal of Arid Environments*, 2009, **73**: 252-259
- [25] Zeiter M, Preukschas J, Stampfli A. Seed availability in hay meadows: Land-use intensification promotes seed rain but not the persistent seed bank. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2013, **171**: 55-62
- [26] Shen ZH, Tang YY, Lyu N, et al. Community dynamics of seed rain in mixed evergreen broad-leaved and deciduous forests in a subtropical mountain of central China. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, **49**: 1294-1303
- [27] Zhang X-Y (张小彦), Jiao J-Y (焦菊英), Wang N (王宁), et al. Effects of soil erosion on seed availa-

- bility of 3 *Artemisia* species in the hilly-gullied Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation* (水土保持研究), 2010, **17**(1): 56-61 (in Chinese)
- [28] Zhang X-Y (张小彦). Morphological Characteristics and Availability of Seed from Main Plants on the Hilly-gullied Loess Plateau. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University, 2010 (in Chinese)
- [29] van Rheede, van Oudtshoorn K, van Rooyen MW. Dispersal Biology of Desert Plants. Berlin: Springer, 1999
- [30] Maestre FT. On the importance of patch attributes, environmental factors and past human impacts as determinants of perennial plant species richness and diversity in Mediterranean semiarid steppes. *Diversity and Distributions*, 2004, **10**: 21-29
- [31] Bochet E, Garcia-Fayos P, Poesen J. Topographic thresholds for plant colonization on semi-arid eroded slopes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2009, **34**: 1758-1771
- [32] Zhao L-S (赵龙山), Song X-Y (宋向阳), Liang X-L (梁心蓝), et al. Micro-relief characteristics of loess sloping farm land under different tillage practices and its effects of soil and water conservation. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 2011, **9**(2): 64-70 (in Chinese)
- [33] Wang J (王晶), Zhu Q-K (朱清科), Qin W (秦伟), et al. Differentiation of vegetation characteristics on slope micro-topography of fenced watershed in loess area of north Shaanxi Province, Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 694-700 (in Chinese)
- [34] Liu S (刘双), Jin G-Z (金光泽). Spatiotemporal dynamics of seed rain in a broadleaved-Korean pine mixed forest in Xiaoxing'an Mountains, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(11): 5731-5740 (in Chinese)
- [35] Yang Y-F (杨允菲), Bai Y-P (白云鹏), Li J-D (李建东), et al. Spatial patterns of seed dispersal in *Hemiptelea davidii* woodland in Keerqin sandy land, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(8): 1967-1973 (in Chinese)
- [36] Lyu C-Y (吕朝燕), Zhang X-M (张希明), Liu G-J (刘国军), et al. Characteristics of seed rain of *Haloxylon ammodendron* in southeastern edge of Junggar Basin. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(19): 6270-6278 (in Chinese)
- [37] Wang N, Jiao JY, Jia YF, et al. Soil seed bank composition and distribution on eroded slopes in the hill-gully Loess Plateau region (China): Influence on natural vegetation colonization. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2011, **36**: 1825-1835
- [38] Huang H-L (黄红兰), Zhang L (张露), Liao C-K (廖承开). Seed rain, soil seed bank, and natural regeneration of natural *Toona ciliata* var. *pubescens* forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(4): 972-978 (in Chinese)

作者简介 于卫洁,女,1988年生,博士研究生.主要从事植被恢复研究. E-mail: yuwei@nwsuaf.edu.cn

责任编辑 孙菊
