

李功麟,张定海,张志山,等.古尔班通古特沙漠沙丘主要灌木的种群数量动态[J].中国沙漠,2021,41(2):129-137.

古尔班通古特沙漠沙丘主要灌木的 种群数量动态

李功麟¹,张定海¹,张志山²,胡宜刚²,黄磊²,路丽宁¹

(1.甘肃农业大学 理学院 数量生物研究所,甘肃 兰州 730070; 2.中国科学院西北生态环境资源研究院 沙坡头
沙漠研究试验站,甘肃 兰州 730000)

摘要:种群数量动态的研究是认识种群的生存现状及发展动态的前提。通过对古尔班通古特沙漠固定沙丘、半固定沙丘和流动沙丘上主要固沙灌木的样地调查,分析了固沙灌木的年龄结构,建立了3种沙丘上固沙灌木的静态生命表和存活曲线。结果表明:(1)固沙灌木的存活个体数呈逐级递减的趋势,幼龄个体占有较高的比例;固定沙丘上梭梭(*Haloxylon ammodendron*)呈现I型存活曲线,种群退化,白梭梭(*Haloxylon persicum*)呈现II型存活曲线,种群稳定;(2)半固定沙丘上白梭梭呈II型存活曲线,种群相对稳定;沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)和油蒿(*Artemisia ordosica*)均呈现I型存活曲线,种群处于退化状态;(3)流动沙丘上沙拐枣呈现III型存活曲线,种群有较大的增长潜力,白梭梭呈现出II型存活曲线,种群相对稳定,油蒿呈现出I型存活曲线,种群处于不稳定的退化状态。

关键词:古尔班通古特沙漠;种群数量动态;生命表;存活曲线

文章编号: 1000-694X(2021)02-129-09

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2020.00103

中图分类号: Q948.15

文献标志码: A

0 引言

种群数量动态是个体生存能力与外界环境相互作用的结果,是种群生态学研究的核心内容^[1]。对种群数量动态的研究可以帮助人们认识种群的生存现状及发展动态,揭示种群对环境资源的利用与适应、种群的生长特性和生存潜力,有助于理解种群内部及种间相互关系及群落的繁殖演替规律^[2-5]。Coale-Demeny生命表(以下简称生命表)是生态学中综合研究种群生存和繁殖潜力的数量动态研究方法,已被广泛应用于评估种群参数和种群增长潜力,是研究种群数量动态变化和进行种群统计分析的重要工具^[6-8]。使用生命表构建存活曲线,能够追踪种群内新生个体随时间的动态变化规律,给出新生个体能够存活到不同阶段的概率图。

本研究以古尔班通古特沙漠固定沙丘、半固定沙丘和流动沙丘上主要固沙灌木为研究对象,分析了主要固沙灌木的年龄结构。以不同类型固沙灌

木的径级结构代替年龄结构,根据不同年龄阶段固沙灌木的数量特征建立静态生命表^[9]。应用生存分析理论,分析了3种沙丘上主要固沙灌木的存活状态和种群数量变化规律。研究可以为该地区固沙灌木种群的演替和发展提供一定的理论依据,对该地区今后防风固沙效益的维护和管理提供科学的依据。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

古尔班通古特沙漠是中国第二大沙漠,位于44°11'—46°20'N、84°31'—90°00'E,面积约4.88×10⁴ km²^[9-10]。固定和半固定沙丘占沙漠总面积的87%,沙丘的走向大致由西北向东南方向变化,高度15—20 m。沙漠年降水量不足150 mm,沙漠腹地降水量更少(70—100 mm)。降水集中在春季,冬季降水很少,冬春季的沙漠腹地有20 cm以上的稳定

收稿日期:2020-07-16; 改回日期:2020-09-23

资助项目:国家自然科学基金项目(41661022);甘肃农业大学盛彤笙创新基金项目(GAU-CX1121);甘肃农业大学学科建设专项基金(GAU-XKJS-2018-144)

作者简介:李功麟(1995—),男,山东聊城人,硕士研究生,主要从事应用统计学研究。E-mail: gonglinli1@163.com

通信作者:张定海(E-mail: zhangdh@gsau.edu.cn)

积雪,属于内陆干旱气候^[3,11-12]。年蒸发量超过 2 000 mm,年平均气温变化范围 6—10 ℃,夏季最高气温在 40 ℃以上^[13]。区域内几乎无地表径流,植物主要以地下水为生,其中固定沙丘地下水埋深(>5 m)<半固定沙丘(8.5—10.5 m)<流动沙丘(>16 m)。年太阳总辐射量为 5 692—6 360 MJ·m⁻²,累计日照时数 2 780—2 980 h^[9]。植被覆盖度占整个沙丘表面积的 15%—55%,但植被覆盖度在固定沙丘(40%—55%)和半固定沙丘(15%—25%)之间表现出显著的差异^[11,14]。研究区的植物以小半乔木、灌木和小半灌木(以下简称为固沙灌木)以及各种短命草本植物为主。其中,固定沙丘上的固沙灌木以梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和白梭梭(*Haloxylon persicum*)为主,半固定沙丘和流动沙丘上的固沙灌木以白梭梭、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)和油蒿(*Artemisia ordosica*)为主^[3]。此外,研究区域还广泛分布着以地衣为主的生物土壤结皮,覆盖了研究区 28.7%的土地,在固定沙丘样地覆盖率达到了 40%,半固定沙丘样地仅有零散的土壤结皮,流动沙丘样

地中几乎找不到土壤结皮的迹象^[15]。研究区域内土壤组成以细沙为主,且含有一定的粉沙和少量黏土,有机碳、全氮、有效氮、全磷和有效磷的含量均较低,丘底表层土壤(0—10 cm)各养分、土壤 pH 值和电导率,从固定沙丘到半固定沙丘到流动沙丘,表现出总体的减小趋势,且均随着土层深度的增加逐渐减小^[16-17]。

1.2 研究方法

1.2.1 调查样地

2013 年 8 月沿地形在研究区的固定沙丘、半固定沙丘和流动沙丘上分别设置调查样地,调查样地的详细信息见表 1,每块样地均包含迎风坡、背风坡、丘顶和丘底 4 种沙丘地貌类型。将样地划分成 4 m×4 m 的调查样方,调查了样地内每一株固沙灌木的类型、冠幅和株高以及样地的地下生境水位、土壤水分和表层土壤养分含量。同时,利用 GPS-RTK 定位仪(南京鼎吉测绘仪器有限公司,S86T)对样地中每一株固沙灌木进行定位。

表 1 研究样地的基本信息
Table 1 The basic information of sample plots

| 沙丘类型 | 位置 | 海拔/m | 面积 | 主要固沙灌木(株数) | 0—30 cm 土壤 平均含水量/% |
|------------------|---------------------------|---------|------------|---------------------------|-----------------------|
| 固定沙丘 (北沙窝) | 44°22′24″N, 87°55′12″E | 390—400 | 40 m×148 m | 梭梭(1 059),白梭梭(1 132) | 1.52 |
| 半固定沙丘 (石油管理处) | 44°33′34″N, 88°16′35″E | 460—485 | 40 m×180 m | 白梭梭(189),沙拐枣(230),油蒿(933) | 1.09 |
| 流动沙丘 (彩南) | 44°56′49″N, 88°32′28″E | 390—400 | 40 m×148 m | 白梭梭(317),沙拐枣(410),油蒿(320) | 0.48 |

1.2.2 固沙灌木体积的计算

白梭梭、梭梭和沙拐枣的体型与圆锥体相似^[18],其体积计算公式为:

$$S = \pi ab \tag{1}$$

$$V = \frac{1}{3} Sh \tag{2}$$

式中: S 为圆锥体的底面积,此处表示测量位置的横截面面积; a 表示灌木东西方向上冠幅的长度(cm); b 表示灌木南北方向上冠幅的长度(cm); h 表示灌木的株高(cm)。

油蒿的体型与椭球冠或球冠相似,其体积的计算公式为:

$$V = \begin{cases} \pi h^2 \left(r - \frac{h}{3} \right) & \text{当 } |a - b| \leq 3, h \leq \frac{a + b}{2} \\ \frac{1}{2} \times \frac{4}{3} \pi abh & \text{当 } |a - b| > 3 \end{cases} \tag{3}$$

式中: $2a$ 示灌木东西方向上冠幅的长度(cm); $2b$ 表示灌木南北方向上冠幅的长度(cm); h 表示灌木的株高(cm); r 表示椭球冠底圆的半径, $r = (a + b)/2$ 。考虑到测量误差的影响,当 $|a - b| \leq 3, h \leq (a + b)/2$ 时,将灌木看成球冠,反之则将灌木看成椭球冠。

1.2.3 固沙灌木的龄级划分

由于测定固沙灌木的年龄较为困难,也没有可

靠的植物形态来确定其年龄,我们采用固沙灌木体积的大小代替其年龄结构^[1,19-20]。根据体积的大小将研究区主要的固沙灌木划分成 6 个不同龄级结构,具体结果见表 2。

表 2 研究区主要固沙灌木的龄级结构(单位:m³)

Table 2 The age-class structure of main sand-fixing shrubs of research area (unit:m³)

| 固沙灌木 | I | II | III | IV | V | VI |
|------|--------|-----------|-----------|-----------|----------|------|
| 梭梭 | 0—0.15 | 0.15—1 | 1—2.5 | 2.5—6 | 6—15 | >15 |
| 白梭梭 | 0—0.15 | 0.15—1 | 1—2.5 | 2.5—6 | 6—10 | >10 |
| 沙拐枣 | 0—0.1 | 0.1—0.2 | 0.2—0.35 | 0.35—0.5 | 0.5—1 | >1 |
| 油蒿 | 0—0.05 | 0.05—0.15 | 0.15—0.25 | 0.25—0.35 | 0.35—0.6 | >0.6 |

1.2.4 固沙灌木静态生命表和存活曲线的编制

静态生命表是判断植物种群发展趋势的重要工具,对固沙灌木种群的生命表和存活曲线的分析可以反映种群现实状况、数量动态,展现植物种群与环境的竞争关系,对于干旱荒漠植物保护及生态保护具有重要意义^[21]。利用文献给出的种群静态生命表编制方法^[8,22-24],编制了研究区主要固沙灌木的静态生命表。

尽管生命表提供了种群的大量特征,但我们需要找出其共性,即物种在其生命周期中都可以重复观察到的生存模式。根据存活曲线将其分为 Deevey-I、Deevey-II 和 Deevey-III 型,来概括不同生

物整个生命周期中死亡风险的分布方式^[25-26]。同时,参考 Hett 等^[27]提出的检验方法采用指数函数 $N_x=ab^{bx}$ 来描述 Deevey-II 型曲线,用幂函数 $N_x=ax^{-b}$ 来描述 Deevey-III 型曲线。将 Deevey-I 型采用线性函数 $N_x=a-bx$ 来描述。

2 结果与分析

2.1 灌木年龄结构

利用调查数据,统计了 3 种沙丘样地上主要固沙灌木的年龄结构(表 3),同时给出了不同年龄结构固沙灌木的数量。

表 3 3 种沙丘上主要固沙灌木不同龄级的数量特征

Table 3 The quantitative characteristics of different age-class of sand-fixing shrubs under three types of sand dunes

| 沙丘类型 | 固沙灌木 | I | II | III | IV | V | VI |
|-------|------|-------------|-------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| 固定沙丘 | 梭梭 | 843(38.48%) | 143(6.53%) | 35(1.60%) | 22(1.00%) | 13(0.59%) | 3(0.14%) |
| | 白梭梭 | 790(36.06%) | 257(11.73%) | 37(1.69%) | 21(0.96%) | 20(0.91%) | 7(0.32%) |
| 半固定沙丘 | 白梭梭 | 91(6.37%) | 33(2.44%) | 25(1.85%) | 23(1.70%) | 10(0.74%) | 7(0.52%) |
| | 沙拐枣 | 146(10.80%) | 41(3.03%) | 29(2.14%) | 9(0.67%) | 4(0.30%) | 1(0.07%) |
| | 油蒿 | 523(38.68%) | 220(16.27%) | 90(6.66%) | 47(3.48%) | 46(3.40%) | 7(0.52%) |
| 流动沙丘 | 白梭梭 | 252(24.07%) | 45(4.30%) | 8(0.76%) | 7(0.67%) | 3(0.29%) | 2(0.19%) |
| | 沙拐枣 | 261(24.93%) | 69(6.59%) | 33(3.15%) | 19(1.81%) | 15(1.43%) | 13(1.24%) |
| | 油蒿 | 168(16.05%) | 87(8.31%) | 36(3.44%) | 15(1.43%) | 10(0.96%) | 4(0.38%) |

括号外和括号内的数值分别表示对应的固沙灌木在所在沙丘类型上的株数和数量占比。

年龄结构反映了种群在不同年龄阶段个体的存活、死亡等信息等^[20]。由表 3 可以看出,3 种沙丘上主要固沙灌木的数量基本呈现从第 I 龄级(幼株)到第 VI 龄级逐渐减少的特征,且第 I 龄级植株个体占比均明显大于其他龄级(如固定沙丘上的梭梭,第 I 龄级占比高达 38.48%)。这说明各群落中幼株个体数量较多,拥有良好的更新能力,均采取通过大量的繁殖幼苗来维持群落稳定性的策略^[1]。此外固定沙丘上灌木幼苗和全部固沙灌木的数量均高于半

固定沙丘和流动沙丘,由于固定沙丘拥有更好的保水能力、较低的地下水水位,说明水分是影响固沙灌木生长的重要因素。

2.2 灌木静态生命表

利用收集到的 3 种沙丘上不同类型不同龄级固沙灌木的数据,运用生命表的编制方法,给出了不同类型沙丘上主要固沙灌木的静态生命表,具体结果见表 4。

表 4 主要固沙灌木的静态生命表
Table 4 The static life-table of main sand-fixing shrubs

| 沙丘类型 | 固沙灌木 | x | n_x | l_x | $\ln l_x$ | d_x | L_x | T_x | q_x | e_x | K_x | S_x |
|-------|------|-----|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 固定沙丘 | 梭梭 | I | 843 | 1 000 | 6.91 | 830 | 585 | 758 | 0.83 | 0.76 | 1.77 | 0.17 |
| | | II | 143 | 170 | 5.14 | 128 | 106 | 173 | 0.75 | 1.02 | 1.40 | 0.25 |
| | | III | 35 | 42 | 3.74 | 16 | 34 | 67 | 0.38 | 1.60 | 0.48 | 0.62 |
| | | IV | 22 | 26 | 3.26 | 11 | 21 | 33 | 0.42 | 1.27 | 0.55 | 0.58 |
| | | V | 13 | 15 | 2.71 | 11 | 10 | 12 | 0.73 | 0.80 | 1.32 | 0.27 |
| | | VI | 3 | 4 | 1.39 | 4 | 2 | 2 | 1.00 | 0.50 | 0.00 | 0.00 |
| | 白梭梭 | I | 790 | 1 000 | 6.91 | 675 | 663 | 934 | 0.68 | 0.93 | 1.13 | 0.33 |
| | | II | 257 | 325 | 5.78 | 278 | 186 | 271 | 0.86 | 0.83 | 1.93 | 0.14 |
| | | III | 37 | 47 | 3.85 | 20 | 37 | 85 | 0.43 | 1.81 | 0.55 | 0.57 |
| | | IV | 21 | 27 | 3.30 | 2 | 26 | 48 | 0.07 | 1.78 | 0.08 | 0.93 |
| | | V | 20 | 25 | 3.22 | 16 | 17 | 22 | 0.64 | 0.88 | 1.02 | 0.36 |
| | | VI | 7 | 9 | 2.20 | 9 | 5 | 5 | 1.00 | 0.56 | 0.00 | 0.00 |
| 半固定沙丘 | 白梭梭 | I | 91 | 1 000 | 6.91 | 637 | 682 | 1 580 | 0.64 | 1.58 | 1.02 | 0.36 |
| | | II | 33 | 363 | 5.89 | 88 | 319 | 898 | 0.24 | 2.47 | 0.27 | 0.76 |
| | | III | 25 | 275 | 5.62 | 22 | 264 | 579 | 0.08 | 2.11 | 0.09 | 0.92 |
| | | IV | 23 | 253 | 5.53 | 143 | 182 | 315 | 0.57 | 1.25 | 0.83 | 0.43 |
| | | V | 10 | 110 | 4.70 | 33 | 94 | 133 | 0.30 | 1.21 | 0.36 | 0.70 |
| | | VI | 7 | 77 | 4.34 | 77 | 39 | 39 | 1.00 | 0.51 | 0.00 | 0.00 |
| | 沙拐枣 | I | 146 | 1 000 | 6.91 | 719 | 641 | 1 078 | 0.72 | 1.08 | 1.27 | 0.28 |
| | | II | 41 | 281 | 5.64 | 82 | 240 | 437 | 0.29 | 1.56 | 0.35 | 0.71 |
| | | III | 29 | 199 | 5.29 | 137 | 131 | 197 | 0.69 | 0.99 | 1.16 | 0.31 |
| | | IV | 9 | 62 | 4.13 | 35 | 45 | 66 | 0.56 | 1.06 | 0.83 | 0.44 |
| | | V | 4 | 27 | 3.30 | 20 | 17 | 21 | 0.74 | 0.78 | 1.35 | 0.26 |
| | | VI | 1 | 7 | 1.95 | 7 | 4 | 4 | 1.00 | 0.57 | 0.00 | 0.00 |
| | 油蒿 | I | 523 | 1 000 | 6.91 | 579 | 711 | 1 286 | 0.58 | 1.29 | 0.87 | 0.42 |
| | | II | 220 | 421 | 6.04 | 249 | 297 | 575 | 0.59 | 1.37 | 0.89 | 0.41 |
| | | III | 90 | 172 | 5.15 | 82 | 131 | 278 | 0.48 | 1.62 | 0.65 | 0.52 |
| | | IV | 47 | 90 | 4.50 | 2 | 89 | 147 | 0.02 | 1.63 | 0.02 | 0.98 |
| | | V | 46 | 88 | 4.48 | 75 | 51 | 58 | 0.85 | 0.66 | 1.92 | 0.15 |
| | | VI | 7 | 13 | 2.56 | 13 | 7 | 7 | 1.00 | 0.54 | 0.00 | 0.00 |
| 流动沙丘 | 白梭梭 | I | 252 | 1 000 | 6.91 | 821 | 590 | 760 | 0.82 | 0.76 | 1.72 | 0.18 |
| | | II | 45 | 179 | 5.19 | 147 | 106 | 170 | 0.82 | 0.95 | 1.72 | 0.18 |
| | | III | 8 | 32 | 3.47 | 4 | 30 | 64 | 0.13 | 2.00 | 0.14 | 0.88 |
| | | IV | 7 | 28 | 3.33 | 16 | 20 | 34 | 0.57 | 1.21 | 0.85 | 0.43 |
| | | V | 3 | 12 | 2.48 | 4 | 10 | 14 | 0.33 | 1.17 | 0.40 | 0.67 |
| | | VI | 2 | 8 | 2.08 | 8 | 4 | 4 | 1.00 | 0.50 | 0.00 | 0.00 |

续表4

| 沙丘类型 | 固沙灌木 | x | n_x | l_x | $\ln l_x$ | d_x | L_x | T_x | q_x | e_x | K_x | S_x |
|------|------|-----|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 沙拐枣 | I | 261 | 1 000 | 6.91 | 736 | 632 | 1 071 | 0.74 | 1.07 | 1.33 | 0.26 |
| | | II | 69 | 264 | 5.58 | 138 | 195 | 439 | 0.52 | 1.66 | 0.74 | 0.48 |
| | | III | 33 | 126 | 4.84 | 53 | 100 | 244 | 0.42 | 1.94 | 0.55 | 0.58 |
| | | IV | 19 | 73 | 4.29 | 16 | 65 | 144 | 0.22 | 1.97 | 0.25 | 0.78 |
| | | V | 15 | 57 | 4.04 | 7 | 54 | 79 | 0.12 | 1.39 | 0.13 | 0.88 |
| | | VI | 13 | 50 | 3.91 | 50 | 25 | 25 | 1.00 | 0.50 | 0.00 | 0.00 |
| | 油蒿 | I | 168 | 1 000 | 6.91 | 482 | 759 | 1 406 | 0.48 | 1.41 | 0.66 | 0.52 |
| | | II | 87 | 518 | 6.25 | 304 | 366 | 647 | 0.59 | 1.25 | 0.88 | 0.41 |
| | | III | 36 | 214 | 5.37 | 125 | 152 | 281 | 0.58 | 1.31 | 0.88 | 0.42 |
| | | IV | 15 | 89 | 4.49 | 29 | 75 | 129 | 0.33 | 1.45 | 0.40 | 0.67 |
| | | V | 10 | 60 | 4.09 | 36 | 42 | 54 | 0.60 | 0.90 | 0.91 | 0.40 |
| | | VI | 4 | 24 | 3.18 | 24 | 12 | 12 | 1.00 | 0.50 | 0.00 | 0.00 |

x 表示个体的龄级, n_x 表示第 x 龄级内个体的存活数量, l_x 表示在 x 龄级开始时标准化存活个体数(一般转换为1 000), d_x 表示从 x 龄级到 $x+1$ 龄级期间标准化死亡个体数, q_x 表示从 x 龄级到 $x+1$ 龄级间隔期内的死亡率, $\ln l_x$ 表示对标准化存活个体数取对数, L_x 表示从 x 龄级到 $x+1$ 龄级间隔期内还存活的个体数, T_x 表示从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数, K_x 表示种群至死力(也称为死亡强度或死亡率), S_x 表示种群存活率, e_x 表示第 x 龄级内个体的生命期望值(也称为平均寿命)。

3种沙丘样地上的主要固沙灌木的标准化存活个体数 l_x 均呈逐级递减的趋势,即幼株的存活个体数最高。其中,第I—II龄级下降幅度最大,其他龄级之间下降幅度较小。这说明一方面固沙灌木具有较强的繁殖能力,另一方面幼株对沙漠干旱环境的适应能力较弱,而成年植株具备较强的适应能力。3种样地上固沙灌木的生命期望 e_x 基本上呈现先增加后减小的趋势。其中,固定样地的梭梭和白梭梭均在第III龄级出现最高的生命期望;对于半固定样地的3种固沙灌木,油蒿在IV上的生命期望值最大,而白梭梭和沙拐枣则在第II龄级出现最大值;而流动样地的3种灌木则均在第IV龄级出现最大值。可见成年灌木的生命期望较高,而幼株和老龄植株的生命期望较低;同时,同种灌木在不同样地上的生命期望最大值存在明显差别。

q_x 和 K_x 可以描述种群的死亡模式^[28],3种沙丘样地上绝大多数固沙灌木种群的死亡率整体上呈现两头高中间低的倒金字塔结构,即幼株和老龄个体的死亡率较高。同时,3种样地上个别种群(半固定样地上的白梭梭和沙拐枣种群,流动样地上的白梭梭种群)的死亡率在成年期间存在一个在适度水平内的波动变化,这说明这些种群在各个年龄段上都可能遭受到死亡威胁,当然这与干旱生态系统经常会遭受持续的干旱事件的影响是

相一致的。

另外,对比发现,半固定沙丘样地上II—VI龄的白梭梭种群的标准存活数量 l_x 高于固定和流动沙丘样地,这是因为白梭梭是半固定沙丘上最主要的固沙灌木类型,其85%的根系分布在0—1 m土层,生长主要受降水的影响,基本上不能利用地下水^[29]。梭梭是固定沙丘上最主要的固沙灌木,其根系深度可达5 m,同时其对土壤水分也具有水力提升作用^[30-31]。梭梭仅在固定沙丘样地中大量发现,是固定沙丘的主要建树物种。

2.3 3种沙丘上固沙灌木的存活曲线

3个沙丘上固沙灌木的存活曲线和检验结果见图1和表5。

固定沙丘上梭梭呈现I型存活曲线,种群属于退化型群落;白梭梭呈现II型存活曲线,种群处于动态稳定状态^[32-33]。半固定沙丘上白梭梭呈现II型存活曲线,种群相对稳定;沙拐枣和油蒿群落均呈现I型存活曲线,种群处于退化状态。流动沙丘上沙拐枣种群呈现III型存活曲线,种群有较大的增长潜力,白梭梭种群呈现出II型存活曲线,种群相对稳定;而油蒿呈现出I型存活曲线,种群处于不稳定的退化状态。

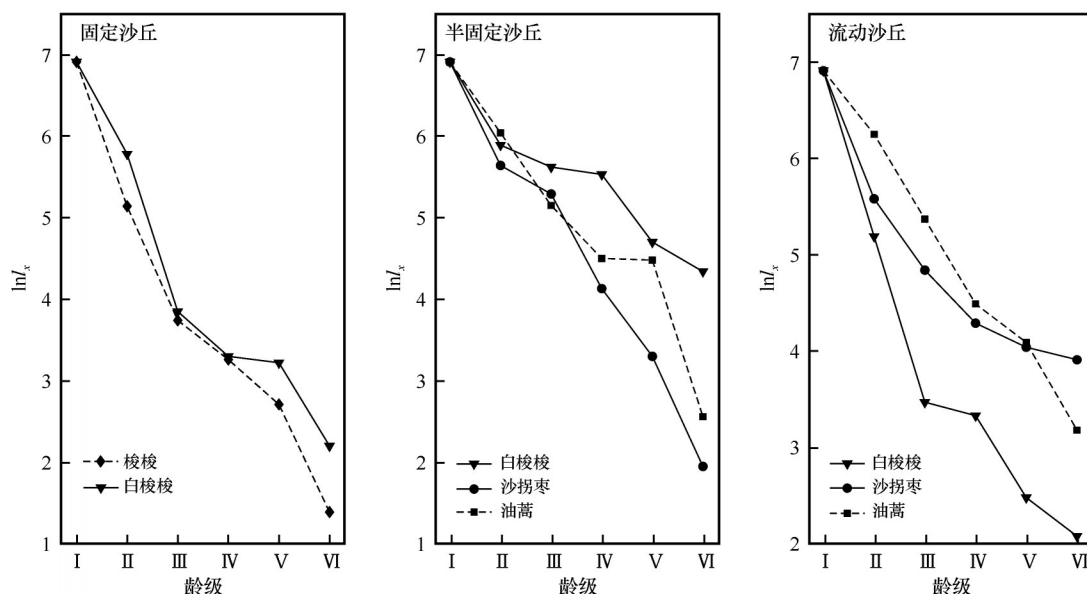


图1 3种沙丘上主要固沙灌木的存活曲线

Fig.1 The survival curve of main sand-fixing shrubs under three types of sand dunes

3 结论与讨论

3.1 灌木年龄结构

种群的年龄结构在很大程度上反映了种群与环境之间的相互关系以及在群落中的作用和地位^[34]。3块样地上主要固沙灌木种群的年龄级结构为:幼龄个体、中龄个体数量较多,老龄个体数量相对较少。这一方面因为干旱生态系统中的绝大多数固沙灌木主要通过大量繁殖幼苗的策略来维持其种群的稳定性;另一方面,随着固沙灌木不断生长,其所需的资源也越来越多,进而导致了越来越激烈的种内种间竞争。同时,固沙灌木在其生长过程中也会遭受更多的干旱事件,进而发生水力传输中断和植物水分流失而耗尽储存在其体内的碳水化合物,从而增加了植物个体死亡的可能性,减弱其对害虫和病原体的抗性,最终导致了群落中大龄个体数目的不断减少^[35]。此外固定沙丘上灌木幼苗和全部固沙灌木的数量均高于半固定沙丘和流动沙丘,这主要是由于较低的地下水水位和长期的自然演替,固定沙丘上形成了适宜固沙灌木生长所需的生境。

3.2 灌木的静态生命表

3块样地上主要固沙灌木的标准化存活个体数 l_x 均呈逐级递减的趋势,生命期望 e_x 基本上呈现先增加后减小的趋势,同种灌木在不同样地上的生命期

望最大值存在明显差别。一方面,这可能是因为植物在度过成活风险期后,其生命期望值达到了最大,随后由于个体抵抗力的下降,其生命期望值也随之减小^[36];另一方面,3种沙丘的土壤水分、生境地下水位、土壤养分含量等有较大差别,使得同一灌木在不同地貌类型存在差异。此外,3种沙丘样地上绝大多数固沙灌木种群的死亡率整体上呈现两头高中间低的倒金字塔结构。这一方面是由于固沙灌木幼株汲取土壤水分和养分的能力较弱;另一方面大龄灌木在其生长过程中会遭受大量的水分胁迫事件,经常会发生水力传输中断事件,这将使其对害虫和病原体的抵抗力下降,导致其死亡率增加。

3.3 灌木的存活曲线

梭梭仅在固定样地上被大量发现,其呈现I型存活曲线,种群呈现出不稳定状态,属于退化型群落;白梭梭在3种沙丘上均表现出良好的适应能力,呈现II型存活曲线,种群均处于动态稳定状态。油蒿在半固定沙丘和流动沙丘上均呈现I型存活曲线,种群处于不稳定的退化状态,可见油蒿虽属外来引入物种,但目前尚未对该地环境有很好的适应能力,在未来的生态保护中还值得继续调查研究。沙拐枣在半固定沙丘上呈现I型存活曲线,种群已经处于退化状态;而在流动沙丘上呈现III型存活曲线,种群拥有较大的增长潜力。半固定沙丘上的沙拐枣主要分布于沙丘顶部和迎风坡,迎风坡受风沙活动

表 5 3 种沙丘上主要固沙灌木存活曲线的检验

Table 5 The test of survival curve of sand-fixing shrubs on three types of sand dunes

| 沙丘类型 | 固沙灌木 | 类型 | <i>a</i> | <i>b</i> | <i>R</i> ² | <i>F</i> | <i>P</i> |
|-------|------|-----|----------|----------|-----------------------|----------|----------|
| 固定沙丘 | 梭梭 | I | 7.40 | 1.01 | 0.95 | 82.48 | 0.00 |
| | | II | 9.40 | 0.29 | 0.94 | 68.03 | 0.00 |
| | | III | 8.00 | 0.77 | 0.85 | 22.97 | 0.01 |
| | 白梭梭 | I | 7.39 | 0.91 | 0.92 | 44.24 | 0.00 |
| | | II | 8.40 | 0.22 | 0.95 | 78.52 | 0.00 |
| | | III | 7.61 | 0.61 | 0.92 | 47.47 | 0.00 |
| 半固定沙丘 | 白梭梭 | I | 7.15 | 0.47 | 0.94 | 63.04 | 0.00 |
| | | II | 7.35 | 0.09 | 0.95 | 73.47 | 0.00 |
| | | III | 7.05 | 0.24 | 0.90 | 37.10 | 0.00 |
| | 沙拐枣 | I | 7.84 | 0.94 | 0.98 | 234.68 | 0.00 |
| | | II | 9.52 | 0.23 | 0.92 | 48.41 | 0.00 |
| | | III | 8.14 | 0.60 | 0.77 | 13.71 | 0.02 |
| | 油蒿 | I | 7.65 | 0.77 | 0.94 | 57.52 | 0.00 |
| | | II | 8.60 | 0.17 | 0.87 | 25.88 | 0.01 |
| | | III | 7.72 | 0.45 | 0.74 | 11.53 | 0.03 |
| 流动沙丘 | 白梭梭 | I | 7.15 | 0.93 | 0.91 | 38.82 | 0.00 |
| | | II | 8.20 | 0.24 | 0.97 | 123.53 | 0.00 |
| | | III | 7.43 | 0.66 | 0.96 | 101.18 | 0.00 |
| | 沙拐枣 | I | 6.95 | 0.58 | 0.88 | 29.76 | 0.01 |
| | | II | 7.16 | 0.11 | 0.92 | 48.37 | 0.00 |
| | | III | 6.93 | 0.33 | 1.00 | 878.56 | 0.00 |
| | 油蒿 | I | 7.65 | 0.74 | 0.99 | 556.15 | 0.00 |
| | | II | 8.32 | 0.15 | 0.98 | 238.10 | 0.00 |
| | | III | 7.63 | 0.41 | 0.88 | 29.51 | 0.01 |

影响最为强烈,风蚀和沙埋频繁,使得沙拐枣存活生境更为艰难。此外,刘宇娇等^[37]认为,巴丹吉林沙漠绿洲边缘地带沙拐枣在流动沙丘以有性和无性相结合的方式繁殖,但随着流动沙丘固定,沙拐枣根状茎很难在表土层延伸扩展,无性繁殖总密度明显下降。半固定沙丘的沙拐枣几乎只进行有性繁殖,而在流动沙丘两种繁殖方式均存在,这使得沙拐枣在两种沙丘上表现出不同的群落特征。

参考文献:

[1] 张定海,杨丽萍,张志山.腾格里沙漠东南缘不同生境油蒿种群的数量动态[J].中国沙漠,2017,37(5):893-901.

[2] 郭米香,杨乃坤,刘海燕,等.贵州特有植物红花瘤果茶种群空间格局及数量动态研究[J].广西植物,2019,39(10):

1359-1369.

[3] 石亚飞,张志山,黄磊,等.古尔班通古特沙漠半固定沙丘植物群落物种组成和种群结构[J].应用生态学报,2016,27(4):1024-1030.

[4] 肖书礼,付梦媛,杨科,等.极小种群野生植物峨眉含笑种群结构与数量动态[J].西北植物学报,2019,39(7):1279-1288.

[5] 朱贵珍,丁彦芬,卓启苗,等.南京紫金山红柴枝种群结构及动态特征[J].东北林业大学学报,2020,48(1):29-33.

[6] 金慧,赵莹,刘丽杰,等.长白山区濒危植物朝鲜崖柏种群数量特征及动态[J].应用生态学报,2019,30(5):1563-1570.

[7] Coale A J, George D P.Regional Model Life Tables and Stable Populations[M].New Jersey,USA:Princeton University Press,1966.

[8] 周莹莹,陈亚宁,朱成刚,等.塔里木河下游胡杨(*Populus euphratica*)种群结构[J].中国沙漠,2018,38(2):315-323.

- [9] Chen Y N, Wang Q, Li W H, et al. Microbiotic crusts and their interrelations with environmental factors in the Gurbantonggut desert, western China [J]. *Environmental Geology*, 2007, 52 (4): 691–700.
- [10] Dai Y, Zheng X J, Tang L S, et al. Stable oxygen isotopes reveal distinct water use patterns of two *Haloxylon* species in the Gurbantonggut Desert [J]. *Plant and Soil*, 2015, 389 (1/2): 73–87.
- [11] 王泽锋, 胡顺军, 李浩. 古尔班通古特沙漠南缘丘间地梭梭群落蒸散特征[J]. 干旱区地理, 2018, 41 (6): 1303–1309.
- [12] 张瑞, 周晓兵, 张元明. 生物土壤结皮对温带荒漠植物凋落物分解的影响[J]. 中国沙漠, 2019, 39 (6): 151–158.
- [13] Tiemuerbieke B, Min X J, Zang Y X, et al. Water use patterns of co-occurring C_3 and C_4 shrubs in the Gurbantonggut Desert in northwestern China [J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 634: 341–354.
- [14] 朱秉坚, 尹本丰, 张元明. 不同微生境下齿肋赤藓 (*Syntrichia caninervis*) 非结构性碳水化合物含量的季节动态[J]. 中国沙漠, 2017, 37 (2): 268–275.
- [15] Zhang Y, Chen J, Wang L, et al. The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantonggut Desert, Northern Xinjiang, China [J]. *Journal of Arid Environments*, 2007, 68 (4): 599–610.
- [16] 石亚飞. 古尔班通古特沙漠中小尺度植被组成、结构及空间格局研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [17] 李从娟, 雷加强, 徐新文, 等. 古尔班通古特沙漠土壤水分与化学性质的空间分布[J]. 生态学报, 2014, 34 (15): 4380–4389.
- [18] 戴岳, 郑新军, 李彦, 等. 古尔班通古特沙漠梭梭和白梭梭树干茎流特征[J]. 干旱区研究, 2013, 30 (5): 867–872.
- [19] 孙艳霞, 杨九艳, 乔宜青, 等. 阿拉善高原红砂 (*Reaumuria songarica*) 种群空间分布格局[J]. 中国沙漠, 2020, 40 (1): 105–115.
- [20] 张志永, 杨晓晖, 张晓, 等. 浑善达克沙地榆树 (*Ulmus pumila*) 种群结构和动态特征[J]. 中国沙漠, 2018, 38 (3): 524–534.
- [21] 杨彪, 张全建, 龚旭, 等. 雅砻江冬麻豆 (*Salweenia bouffordiana*) 种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2020 (4): 1–11.
- [22] 胡刚, 黎洁, 覃盈盈, 等. 广西北仑河口红树植物种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2018, 38 (9): 3022–3034.
- [23] Xie Z Q, Chen W L, Lu P, et al. The demography and age structure of the endangered plant population of *Cathaya argyrophylla* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19 (4): 523–528.
- [24] 张志永, 杨晓晖, 张晓, 等. 浑善达克沙地榆树 (*Ulmus pumila*) 种群结构和动态特征[J]. 中国沙漠, 2018, 38 (2): 315–323.
- [25] Deevey E S. Life tables for natural populations of animals [J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1947, 22 (4): 283–314.
- [26] Zhao B, Guo D, Shao H, et al. Investigating the population structure and spatial pattern of restored forests in an opencast coal mine, China [J]. *Environmental Earth Sciences*, 2017, 76 (20): 679.
- [27] Hett J M, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock [J]. *Journal of Ecology*, 1976, 64 (3): 1029–1044.
- [28] Briers R. Ecology: from Individuals to Ecosystems [J]. *Freshwater Biology*, 2006, 51 (9): 1787–1788.
- [29] 田起隆. 古尔班通古特沙漠建群种白梭梭根系抗旱适应特性研究[D]. 新疆石河子: 石河子大学, 2018.
- [30] 李宏侠, 杨晓东, 吕光辉. 梭梭水力提升与浅根系植物优势度、丰富度和多度的关系[J]. 水土保持通报, 2018, 38 (2): 75–81, 86.
- [31] 朱丽, 黄刚, 唐立松, 等. 梭梭根系的水分再分配特征对其生理和形态的影响[J]. 干旱区研究, 2017, 34 (3): 638–647.
- [32] Wang T, Liang Y, Ren H, et al. Age structure of *Picea schrenkiana* forest along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196 (2): 267–274.
- [33] 吴语嫣, 李守中, 孙睦涛, 等. 长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群动态[J]. 生态学报, 2019, 39 (6): 2082–2089.
- [34] 陈育, 杨劼, 张璞进, 等. 西鄂尔多斯半日花 (*Helianthemum soongoricum*) 种群结构和点格局分析[J]. 中国沙漠, 2014, 34 (1): 75–82.
- [35] Choat B, Brodribb T J, Brodersen C R, et al. Triggers of tree mortality under drought [J]. *Nature*, 2018, 558 (7711): 531–539.
- [36] Brodie C, Houle G, Fortin M J. Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Québec reconstructed from spatial analyses [J]. *Journal of Ecology* 1995, 83 (2): 309–320.
- [37] 刘宇娇, 王国华. 河西走廊荒漠绿洲过渡带沙丘不同生境沙拐枣种群扩张特征研究[J]. 中国农学通报, 2020, 36 (6): 42–47.

Population dynamics of main sand-fixing shrubs in the Gurbantunggut Desert

Li Gonglin¹, Zhang Dinghai¹, Zhang Zhishan², Hu Yigang², Huang Lei², Lu Lining¹

(1.Center for Quantitative Biology, College of Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2.Shapotou Desert Research and Experimental Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract: The study of population dynamics is a prerequisite for understanding the current situation of population survival and development dynamics. In this paper, the age structure of sand-fixing shrubs was analyzed and the static life table and survival curve were established based on our survey of the sand-fixing shrubs under three types of sand dunes (i.e. the fixed sand dunes, the semi-fixed sand dunes and the mobile sand dunes) in the Gurbantunggut Desert. We developed the following conclusions: (1) The survival number of sand-fixing shrubs showed a gradual decrease with age-class and high proportion of sand-fixing shrubs population is young individuals in three habitats. (2) On fixed sand dunes: the population survival curves of *Haloxylon ammodendron* was close to Deevey-I type which indicated that its population was degenerating; *Haloxylon persicum* population was close to Deevey-II type survival curve, the population was in a dynamic and stable state. (3) On semi-fixed sand dunes: *H.persicum* belong to Deevey-II type survival curve, its population in a relatively stable state; *Calligonum mongolicum* and *Artemisia ordosica* all belong to Deevey-I type survival curve, which shows that these populations were in a degraded state. (4) On mobile sand dunes: *C.mongolicum* population presented Deevey-III type survival curve, which had great growth potential; *H.persicum* population presented Deevey-II type survival curve, which shows that the population was in a relatively stable state; *A.ordosica* population presented Deevey-I type survival curve, which indicates that the populations was in unstable state of degradation.

Key words: Gurbantunggut Desert; population dynamics; life table; survival curve