

水蚀风蚀交错带黑沙蒿灌丛斑块种群 结构及动态特征研究

郝红敏, 路 荣, 贾 超, 刘 玉, 武高林*

(西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨陵 712100)

摘 要:黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)作为黄土高原水蚀风蚀交错带沙地植被演替的先锋植物,对维护该地区生态系统的稳定性起到重要的作用。该研究以黄土高原水蚀风蚀交错带黑沙蒿灌丛斑块作为研究对象,通过对灌丛斑块的样地调查和数据统计,编制了黑沙蒿灌丛斑块的静态生命表,绘制其存活曲线和生存分析函数的曲线,并采用时间序列模型对种群的数量动态进行预测,以揭示水蚀风蚀交错带黑沙蒿灌丛斑块种群结构和动态特征。结果表明:(1)黑沙蒿灌丛斑块数量结构属于增长型,但Ⅰ、Ⅱ级灌丛数目少于Ⅲ级数目。(2)数量变化动态指数(V'_{pi})趋于零,说明灌丛斑块对外界干扰比较敏感。(3)存活曲线趋于Deevey-Ⅱ,表明黑沙蒿灌丛种群各大小级的死亡率基本接近。(4)生存分析和时间序列预测表明,黑沙蒿小灌丛斑块个体的缺乏是未来中灌丛斑块数量衰减的主要原因。研究认为,黄土高原黑沙蒿灌丛斑块在研究区内生长更新良好,能够适应水蚀风蚀交错带的气候环境,种群处于稳定增长状态,为其他植物种群的定居和恢复创造了水养生境条件。

关键词:黑沙蒿;灌丛斑块;种群结构;静态生命表;存活曲线

中图分类号:Q948.11

文献标志码:A

Structure and Dynamic Characteristics of Shrub Patch of *Artemisia ordosica* in the Cross Areas of Wind-water Erosion

HAO Hongmin, LU Rong, JIA Chao, LIU Yu, WU Gaolin*

(State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: *Artemisia ordosica* is the pioneer plant in the cross areas of wind-water erosion in Loess Plateau in China, which plays an important role in the stability of the ecosystems in the regions. We chose the shrub patches as the research objects. Based on the plot investigations in the cross areas of wind-water erosion, the static life table was established, survival curves and the function curves derived from the survival analysis were also constructed to evaluate the *A. ordosica* shrub patch population characteristics. The *A. ordosica* population dynamics were predicted by a time-sequence model. The results showed that: (1) the age structure of the *A. ordosica* shrub patch was a pyramid, but there were fewer individuals in classes I and II than in class III; (2) The number dynamics index (V'_{pi}) was close to zero, so the *A. ordosica* shrub patches were sensitive to environment disturbances; (3) The survival curve of the *A. ordosica* shrub patch appeared to approach the Deevey-Ⅱ type, which indicated that the mortality rate in different size

收稿日期: 2016-12-04; 修改稿收到日期: 2017-03-21

基金项目: 国家自然科学基金(NSFC41371282, 41525003); 中国科学院西部之光项目(XAB2015A04)

作者简介: 郝红敏(1991—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态恢复研究。E-mail: haohongmin123@126.com

* 通信作者: 武高林, 副研究员, 博士, 硕士生导师, 主要从事草地恢复与生态过程方面的研究。E-mail: gaolinwu@gmail.com

classes was similar; (4) The survival analysis and the time-sequence model demonstrated that the lack of young individuals could be the major cause for the decrease of middle size class shrub patches. Therefore, the research suggested that the *A. ordosica* shrub patch, in Loess Plateau in China, could grow, renew, and adapt well in the cross areas of wind-water erosion climate environment, and the population was in stable increasing the situation, which created the water and nutrient condition for the settle and recover of other plants.

Key words: *Artemisia ordosica*; shrub patch; population structure; life table; survival curve

种群统计是研究种群数量动态的一种方法,其核心是生命表,通过种群生命表的编制,可分析出生率、死亡率等重要参数,提供更多关于种群年龄结构和数量统计方面的信息^[1]。种群结构是种群最基本的特征,是指同种生物的所有个体之间在遗传和生态等层次上一切联系的总和^[2]。植物种群结构是种群最基本的特征,也是种群重要特征之一,它不仅能反映种群动态及其发展趋势,也在一定程度上反映了种群与环境间的相关以及它们在种群中的地位^[3]。分析种群结构及动态是种群生态学的主要研究任务,编制种群生命表并进行种群生存分析,不仅可以反映该种群不同年龄、大小个体间的存在状况,了解该种群在特定条件下存活与繁殖的可能性,还可反映出该种群的发展趋势、种群与环境间的相互关系及其在群落中的作用与地位等^[4-8]。

种群中不同年龄个体的数量比例可反映种群数量结构动态及发展趋势,也能够反映种群在所处群落中的地位,研究种群数量结构有助于分析种群发展动态,体现种群动态和群落发展、演变趋势的联系,对种群的保护具有重要意义,一直是宏观生态学研究热点之一^[9-10]。种群动态是指种群数量在时间、空间上的变化规律,研究种群动态对种群生态特性和更新策略、群落的形成与稳定性及生态系统的演替规律都具有极为重要的意义,是种群保护生态学的重要研究任务^[11]。种群数量结构的研究,如分析种群数量动态、编制种群生命表并进行种群生存分析,可以反映出该种群的发展趋势、种群与环境间的相互作用关系及其在群落中的地位等^[6, 8]。

种群动态一直是国内外植物种群生态学中的重要研究内容。如 Bisht 等^[12]研究了分别以石斛栎(*Quercus semecarpifolia*)和高山栎(*Quercus floribunda*)为优势种的群落中两个种群的静态生命表,结果表明该群落中,种群各龄级个体的期望寿命总体随龄级的增加而减少,优势种和伴生种种群的期望值寿命最大值分别出现为幼苗与第Ⅲ龄级个体。吴明开等^[13]通过编制珙桐(*Davidia involucrata*)天然种群的静态生命表和存活曲线,分析梵净山自

然保护区珙桐的种群动态。结果表明珙桐种群的期望寿命随龄级增加逐渐减小,种群幼年阶段的个体比较丰富,成年个体数量相对较少,存活曲线趋于 DeeveyⅢ型。目前,关于种群统计的研究在乔木^[14-16]、灌丛^[17-19]方面都有较为广泛的应用,但关于水蚀风蚀交错带灌丛斑块种群的数量结构及动态变化研究则鲜有报道。

基于此,本研究通过对黄土高原水蚀风蚀交错带黑沙蒿灌丛斑块的调查,利用种群静态生命表以及生存分析理论对黄土高原黑沙蒿灌丛斑块进行初步探讨,旨在揭示现有灌丛斑块的状态,分析灌丛斑块数量结构特征及动态变化趋势,以期真实反映在特定环境下的数量动态、存活类型和生长对策,揭示灌丛斑块与环境间的关系,探讨其生态适应机制,这将对灌丛斑块管理及合理利用保护、植被恢复策略的制定提供参考,对了解水蚀风蚀交错带灌丛斑块的演替规律以及维持荒漠区天然植被的生态平衡具有重要的现实意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于神木侵蚀与环境试验站,该试验站位于陕西省神木县以西 14 km 的六道沟小流域,地处毛乌素沙地的东南缘,是晋陕蒙接壤部最大的煤田——神府煤田的所在地。小流域主沟道南北走向,为窟野河的二级支流,地理坐标为 E110°21′~110°23′, N38°46′~38°51′,海拔 1 081.0~1 273.7 m,北依长城,地处毛乌素沙漠的边缘,属于黄土高原水蚀风蚀交错带的强烈侵蚀中心,整个流域面积为 6.89 km²。该区属中温带半干旱气候,年平均气温 8.4℃;极端高温 38.9℃,极端最低温 -28.1℃,最高最低较差 67℃,年均日较差 13.8℃,≥10℃积温 3 232℃,无霜期 169 d。年平均降水量 437 mm,其中 6~9 月的降水占全年降水的 77.4%。该区平均蒸发力 785 mm。流域地貌类型为片沙覆盖的梁峁状黄土丘陵,地面组成物质以第四纪黄土沉积物为主^[20]。土壤类型主要为砂土,土壤颗粒组成

以粉砂粒为主,粘粒含量低^[21]。流域内土地利用方式为:草地、农地、灌木地和林地,其中灌丛占总面积的 86%^[22]。流域内的主要物种有杏树(*Prunus armeniaca* Lam.)、小叶杨(*Populus simonii* Carr.)、柠条(*Caragana korshinskii* Kom.)、黑沙蒿(*Artemisia ordosica* Krasch)和北沙柳(*Salix psammophila* C. Wang et Ch. Y. Yang)、长芒草(*Stipa bungeana* Trin.)、紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica* Schindl.)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查方法 在黄土高原的陕北榆林市神木县六道沟的沙地作为调查地点,选择西南坡向的 3 条样带,在坡顶、坡中部及坡底分别设置 3 个大小为 20 m×20 m 的样地,在每个样地中随机设置 11 m×11 m 的样方,记录全部灌丛斑块的冠幅、高度、灌丛株数等指标。

1.2.2 大小级划分及存活曲线的编绘 黑沙蒿生长周期长,不可能追踪所有个体的生长周期。因此,本研究采用空间推时间的方法,应用生态学中大小结构分析法来研究种群年龄结构特征。虽然种群的龄级和径级有所不同,但同一环境下,同一树种的龄级和径级对环境的反应规律具有一致性^[23]。本研究通过灌丛斑块个体的体积 $V(V=A \times H)$ 的立方根来判断大小级。而灌丛斑块的大小结构能够较好地反映其盖度、繁殖产量、发展趋势等特性,因此大小结构能更好地表达黑沙蒿的种群动态^[24-25]。计算样地中的每一灌丛斑块的冠面积 A (长冠幅 x 与短冠幅 y 的乘积)、体积 V (冠面积 A 与高度 H 的乘积)、体积的立方根(d)。结合本次调查实际情况,本文采用灌丛斑块体积立方根的分布状况划分大小级:Ⅰ级($d \leq 20$ cm)、Ⅱ级($20 \text{ cm} < d \leq 30$ cm)、Ⅲ级($30 \text{ cm} < d \leq 40$ cm)、Ⅳ级($40 \text{ cm} < d \leq 50$ cm),以此类推,Ⅷ级($d > 130$ cm),共 13 个等级,分别统计不同生境下各大小级灌丛斑块的个体数,以龄级为纵轴,各大小级数量占总数比例为横轴,绘制灌丛斑块的年龄结构图。根据特定时间生命表的编制方法,计算生命表中各参数,绘制存活曲线。

1.2.3 种群静态生命表编制方法 静态生命表又称特定时间生命表,是同一时间(或某个调查期)内,用收集到的样地内一个种群所有个体的年龄数据编制而成的生命表,多用于对长寿命植物种群的统计研究,它反映了多个世纪重叠的年龄动态历程中的一个特定时间,而不是同种群的全部生活史追踪。根据对不同年龄径级每年等量生长的假设,本文在

灌丛斑块大小级划分标准基础上,综合样地数据对个体按 10 cm 的级差编制静态生命表进行精细分析,详细编制方法参考文献^[26]。

根据样地调查数据,编制了灌丛斑块种群静态生命表,公式如下^[27-28]:

$l_x = a_x / a_0 \times 1\,000$, l_x 为在 x 级开始时标准化存活个体数(一般转化为 1 000); (1-2)

$d_x = l_x - l_{x+1}$, d_x 为从 x 到 $x+1$ 级间隔期间死亡数; (1-3)

$q_x = d_x / l_x$, q_x 为从 x 到 $x+1$ 级间隔期间死亡率; (1-4)

$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$, L_x 为从 x 到 $x+1$ 级间隔期间存活的个体数; (1-5)

$T_x = \sum L_x$, T_x 为从 x 级到超过 x 级的个体总数; (1-6)

$e_x = T_x / l_x$, e_x 为进入 x 级个体的生命期望寿命; (1-7)

$K_x = L_n(l_x) - L_n(l_{x+1})$, K_x 为亏损率,即各级致死力,从 x 到 $x+1$ 期受到的阻力。 (1-8)

式中 x 为单位时间大小级; a_x 为在 x 级内现有个体数,采用匀滑技术对统计数据进行处理^[29]。

由于静态生命表反映多个世代重叠的年龄动态历程的一个特定时间,且研究的灌丛斑块在天然状态下,调查所得数据存在一定的系统误差,表现在生命表编制中出现较大灌丛斑块的存活数大于较小存活数,出现死亡率为负值^[29]的情况,故不满足编表的 3 个假设,即种群密度不变、年龄结构与时间无关、没有移入、移出差数,对这种现象,Wratten 和 Fry^[30]认为“生命表分析中产生的一些负的 d_x ,与数学假设技术不符,但 d_x 仍能提供有用的生态学记录,表明种群并非静止不动,而是在迅速发展或衰落之中”。因此采用匀滑技术对统计数据进行处理。

同时,为更好地分析灌丛斑块的结构形式,阐明其生存规律,引入生存分析中的 4 个函数项目于生命表栏目中^[31-32],主要包括:

$S_i = P_1 P_2 P_3 \cdots P_i$; (1-9)

$F_i = 1 - S_i$; (1-10)

$f(t_i) = (S_{i-1} - S_i) / h_i$; (1-11)

$\lambda(t_i) = 2(1 - P_i) / [h_i(1 + P_i)]$ (1-12)

式中 S_i 为生存率函数; F_i 为累积死亡率函数; $f(t_i)$ 为死亡密度函数; $\lambda(t_i)$ 为危险率函数; P_i 为存活率; h_i 是第 i 个间隔期的时间长度,即大小级宽度 ΔX 。

1.2.4 存活曲线的绘制 存活曲线是借助于存活个体数量描述特定年龄死亡率,反映种群个体在各

大小级存活状态的曲线。根据 Deevey 的理论,存活曲线一般有 3 种基本类型:Ⅰ型为凸形曲线,幼年个体存活率高,老年个体死亡率高;Ⅱ型为对角线曲线,在整个生活期内有相同的死亡率;Ⅲ型为凹形曲线,表示幼体死亡率高。本文采用 Hett 和 Loucks^[33]的指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ (N_x 为 $\ln l_x$ 数值, x 为年龄, N_0 、 b 为常数)描述 Deevey Ⅱ 型曲线,幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ (N_x 为 $\ln l_x$ 数值, x 为年龄, N_0 、 b 为常数)描述 Deevey Ⅲ 型曲线,再经过 SPSS 18.0 拟合后建立相应的模型进行比较分析。

1.2.5 种群动态数量化方法 种群动态数量化方法采用文献^[34]的方法,定量描述种群动态:

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\%$$

(1-13)

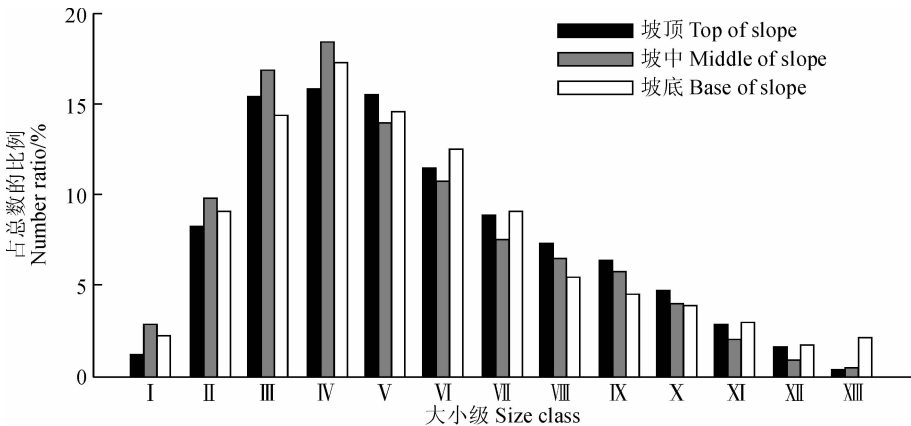
$$V_{pi} = \frac{1}{k-1} \sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)$$

(1-14)

式中, V_n 为种群从 n 到 $n+1$ 级的个体数量变化; V_{pi} 为整个种群结构的数量变化动态指数; S_n 、 S_{n+1} 分别为第 n 和 $n+1$ 级种群个体数; k 为种群大小级数量。式(1-14)仅适用于不考虑未来外部环境干扰的种群结构动态的比较,当考虑未来的外部干扰时,则种群结构动态还与大小级数量(k)及各大小级个体数(S)两因素相关,因此将式(1-14)修正为:

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n}{\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) k \sum_{n=1}^{k-1} S_n}$$

(1-15)



黑沙蒿灌丛斑块共分为 13 个大小级(Ⅰ~Ⅻ), d 为灌丛斑块的体积(冠面积×高度)的立方根;Ⅰ级($d \leq 20$ cm)、Ⅱ级($20 \text{ cm} < d \leq 30$ cm)、Ⅲ级($30 \text{ cm} < d \leq 40$ cm)、Ⅳ级($40 \text{ cm} < d \leq 50$ cm),以此类推,Ⅻ级($d > 130$ cm)。下同

图 1 黑沙蒿灌丛斑块数量结构

The *A. ordosica* shrub patches were divided into 13 size classes (Ⅰ—Ⅻ), d is cube root of volume of shrub patch (crown area × height); Ⅰ class ($d \leq 20$ cm), Ⅱ class ($20 \text{ cm} < d \leq 30$ cm), Ⅲ class ($30 \text{ cm} < d \leq 40$ cm), Ⅳ class ($40 \text{ cm} < d \leq 50$ cm), and so on, Ⅻ class ($d > 130$ cm). The same as below

Fig. 1 Number structure of *A. ordosica* shrub patches

$$P_{\text{极大}} \frac{1}{k_{\min}(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)}$$

(1-16)

式中, V_n 、 V_{pi} 和 V'_{pi} 分别反映种群个体数量的增长衰退和稳定的动态关系。

1.2.6 种群数量动态的时间序列分析 本文采用时间序列分析的一次移动平均法,对灌丛斑块数量结构进行模拟和预测^[35-36]。

$$V_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k$$

(1-17)

式中, n 表示需要预测的未来时间年限, t 为大小级,是近期 n 个观测值在 t 时刻的平均值,称为第 n 周期的移动平均,即表示未来 n 年时 t 级的种群大小, X_k 为当前 k 级的种群大小。本文 t 分别取种群经历 2、4、6 和 8 大小级的时间后,对种群未来发展趋势进行预测。

2 结果与分析

2.1 灌丛斑块的分布现状及数量结构特征

由图 1 可知,黑沙蒿灌丛斑块数量结构呈现底部较宽顶部狭窄的金字塔型。经统计,灌丛斑块在Ⅱ~Ⅶ级数量比较多,占总灌丛斑块数量的 77% 左右;Ⅷ~Ⅻ级占 19%;Ⅰ和≥Ⅻ级仅占约 5%。灌丛斑块数量结构接近金字塔型,但斑块数量结构中Ⅰ、Ⅱ级数目少于Ⅲ级数目,并都小于Ⅳ级斑块数量,且不同坡位都表现出相似的数量结构特征。

Ⅰ级、Ⅱ级、Ⅳ级灌丛斑块不同坡位大小排序依次是:坡中、坡底、坡顶。Ⅲ级灌丛斑块则是坡中位置

的数量高于坡顶和坡底;Ⅵ-Ⅶ级灌丛斑块的数量分布特征则是坡顶高于坡中和坡底。灌丛斑块的数量总体在不同坡位中大小排序依次为:坡中、坡底、坡顶。

根据灌丛斑块生存函数估算值,绘制其生存函数曲线(图 2)。由图可知,灌丛斑块生存率函数呈下降趋势,从Ⅰ级灌丛斑块的 0.91 降低到最后的 0.04,下降了 95.60%。累积死亡率则与之相反,随灌丛斑块的增大呈上升趋势,从Ⅰ级灌丛斑块的 0.10 增加到 1.00,增加了近 10 倍。灌丛斑块的这 2 个函数值具体表现为:Ⅷ级的生存率是 0.255,累积死亡率是 0.745 之前变化剧烈,之后则变化缓慢。死亡密度函数在灌丛斑块整个演替过程中没有大的浮动,变化范围在 0.3~0.14 之间。危险率函数在Ⅷ级为 0.181,该大小级之前较为平缓,之后则急剧上升到 1.32,这种变化可能与该灌丛的生理特性有关。

2.2 灌丛斑块的静态生命表及存活曲线

由静态生命表(表 1)可知,随黑沙蒿灌丛斑块大小级的增加,存活数 l_x 逐渐减少。个体的生命期望值在Ⅰ、Ⅱ级时最大,随后呈降低趋势,可能与该灌丛的生理生命特征相关。由表 2 可知灌丛斑块大小级结构的动态变化指数,灌丛斑块相邻各级间个体数量变化动态指数没有较大的差距,在 0.09~0.048 之间。在不考虑外界的环境干扰时,灌丛斑块大小级结构的动态指数 $V_{pi}=1.927>0$,受随机干扰时的灌丛大小级结构动态指数 $V'_{pi}=0.0285>0$,但

趋于 0,随机干扰风险极大,即斑块数量结构对随机干扰敏感,说明灌丛斑块为增长型,但斑块结构增长性低,趋于稳定性,且对外界干扰较敏感。

本文以现存量 l_x 为纵坐标,以大小级为横坐标作图(图 3)。灌丛斑块前期个体数较高,绝大多数都能存在到一定的大小极限,早期死亡率低,随斑块的增大而下降。而后期曲线斜率较大,环境筛的选择强度大,死亡率增加。根据两种数学模型对 Deevey-Ⅰ型和 Deevey-Ⅱ型进行检验。运用 SPSS

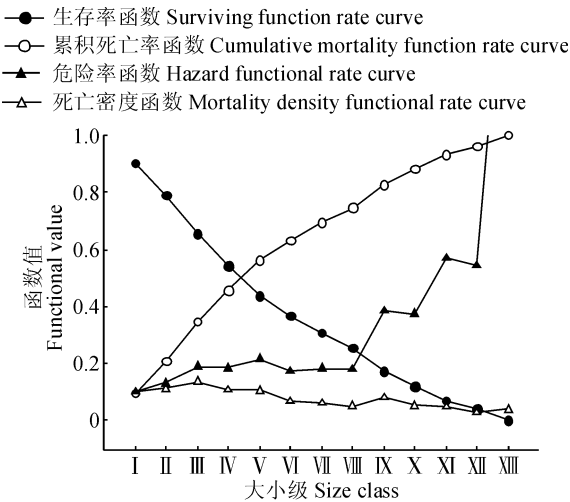


图 2 黑沙蒿灌丛斑块生存率函数、累积死亡率函数、死亡密度函数和危险率函数曲线图

Fig. 2 Surviving functional rate curve, cumulative mortality function rate curve, mortality density functional rate curve and hazard functional rate curve of *A. ordosica* shrub patch

表 1 黑沙蒿灌丛斑块的静态生命表

Table 1 Static life table of *A. ordosica* shrub patches

大小级 Size class	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
Ⅰ	48	1 000.000	6.908	96.624	0.097	951.688	5 095.216	5.356	0.103
Ⅱ	43	903.376	6.805	114.446	0.124	846.153	4 143.528	4.895	0.141
Ⅲ	38	788.929	6.664	140.388	0.173	718.735	3 297.376	4.593	0.194
Ⅳ	31	648.542	6.470	112.657	0.169	592.213	2 578.641	4.350	0.191
Ⅴ	25	535.884	6.279	105.505	0.194	483.132	1 986.428	4.111	0.224
Ⅶ	21	430.379	6.055	67.561	0.157	396.599	1 503.296	3.813	0.178
Ⅵ	17	362.818	5.878	61.983	0.169	331.827	1 106.697	3.393	0.193
Ⅷ	14	300.836	5.685	54.281	0.165	273.695	774.871	2.878	0.189
Ⅸ	12	246.555	5.496	80.470	0.315	206.322	501.176	2.434	0.409
Ⅹ	8	166.088	5.086	52.779	0.314	139.699	294.854	2.113	0.400
Ⅺ	5	113.309	4.686	47.886	0.428	89.367	155.155	1.725	0.706
Ⅻ	3	65.424	3.980	32.348	0.419	49.250	65.788	1.343	0.721
≥Ⅻ	2	33.076	3.259	33.076	1.000	16.538	16.538	1.000	3.003

表 2 黑沙蒿灌丛斑块大小级结构的动态变化指数

Table 2 Dynamic index of size structure of
A. ordosica shrub patch

大小级 Size class	动态指数级 Dynamic index	动态指数值 Dynamic index value
I	V ₁	0.095 1
II	V ₂	0.128 2
III	V ₃	0.179 4
IV	V ₄	0.182 8
V	V ₅	0.188 6
VI	V ₆	0.151 4
VII	V ₇	0.178 3
VIII	V ₈	0.186 0
IX	V ₉	0.323 8
X	V ₁₀	0.323 9
XI	V ₁₁	0.437 5
XII	V ₁₂	0.481 5
	V _{pi}	1.926 5
	V' _{pi}	0.028 5

统计软件统计分析可得灌丛斑块存活曲线介于 Deevey-Ⅰ型和 Deevey-Ⅱ型之间,趋于 Deevey-Ⅱ型,动态表现为前期增长,中期稳定,后期衰退。不同坡位之间灌丛斑块的存活曲线差异不大,死亡率和消失率曲线变化趋势基本一致,且灌丛斑块的死亡率和消失率在 X 级以前变化幅度不大,基本相近,这与存活曲线的分析结果相一致,只有在Ⅺ级个体向Ⅻ级阶段的发展过程中,死亡率和消失率显著增加,死亡率为 46%(坡底),消失率为 67.5%(图 3)。

2.3 灌丛斑块的时间序列预测

灌丛斑块数量动态时间序列预测以各大小级斑块数为原始数据,按照一次平均推移法预测出各大小级灌丛斑块在未来 2、4、6、8 个大小级生长时间后的个体数。由表 3 可知,在未来 2、4、6、8 个大小级生长时间后,黑沙蒿灌丛斑块 V 级后的个体数均呈现小幅度增加的趋势,在不考虑外界环境干扰的情形下 V 级后灌丛斑块在经历 4 个大小级生长时间后,个体数量分别从原来的 39、31、22、17、15、11、7、4、2 增加到 43、39、31、23、18、15、11、7、4,分别增加了 10.26%、25.81%、40.91%、35.29%、20%、36.36%、57.14%、75%、100%,表明中等大小灌丛斑块数量占总数的比例高,使得斑块生长中后期得到一定的补充。而灌丛斑块Ⅰ~Ⅳ级在经历未来 2 个大小级时间后,个体数量从原来的 24、42、46 个分别下降到 15、33、44 个,分别下降了 36%、21.43%

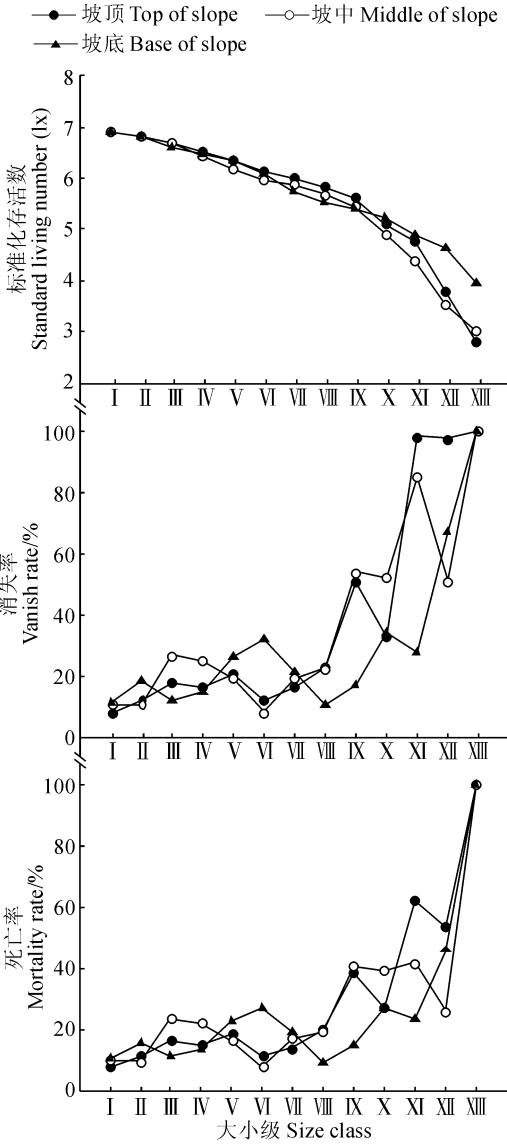


图 3 黑沙蒿灌丛斑块的存活曲线、消失率及死亡率曲线

Fig. 3 Standard survival, vanish rate and mortality curve of *A. ordosica* shrub patch

和 4.35%,表明由于小灌丛斑块数量的不足,导致中灌丛斑块数量将有所衰减,但幅度不大。

3 讨论

黄土高原水蚀风蚀交错带面临恶劣的环境条件,干旱缺水,生态环境恶化,水土流失也较为严重。而黑沙蒿是中国荒漠生态系统的固沙先锋植物,它不仅具有耐旱、耐贫瘠、耐沙埋的特性,而且具有抗风蚀、易繁殖的特点,是重要的固沙植物^[37],对半干旱区生态系统的恢复与重建以及沙地景观的稳定性、沙地土壤肥力和土地生产力的提高都起着重要作用。土壤肥岛效应影响着沙区生态系统的结构和功

表 3 黑沙蒿灌丛斑块的数量动态预测

Table 3 Number dynamics predication of

A. ordosica shrub patch

大小级 Size class	原始数据 Primary data	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$
I	6				
II	24	15			
III	42	33			
IV	46	44	39		
V	39	43	43		
VI	31	35	39	41	
VII	22	27	31	35	
VIII	17	20	23	27	31
IX	15	16	18	21	24
X	11	13	15	16	18
XI	7	9	11	13	15
XII	4	5	7	9	11
>XIII	2	3	4	6	7

注:一次移动平均; M_2, M_4, M_6, M_8 分别表示对经历 2,4,6,8 大小级时间后灌丛斑块的数量预测

Note: Single moving average; M_2, M_4, M_6, M_8 represent the predicted number of shrub patch through 2, 4, 6, 8 size class time, respectively

能^[38]。植物通过直接(生境改善或资源富集)或间接(协同防御等)作用使局部微环境有利于邻体而发生正作用^[39]。本研究区为黄土高原六道沟,水蚀风蚀较为严重,因此灌丛内部必须相互作用,抵抗水蚀风蚀。

本研究中,灌丛斑块呈现明显的金字塔型数量结构,大量小灌丛及中灌丛的存在是维持灌丛斑块稳定发展和持续更新的基础。在生存竞争的过程中,能够使灌丛持续定居、繁衍,成为相对稳定的成熟个体。随个体竞争的增加,部分个体对环境胁迫抗性降低,因此演替后期个体数逐渐减少,这与其它蒿属植物在沙地的研究相一致^[24]。

静态生命表中,我们发现小灌丛斑块和中灌丛斑块的死亡率较低,而超过中间阶段后,死亡率明显上升,这可能是小灌丛斑块所需水分少,斑块内的生存压力小,故死亡率较低;随着灌丛斑块的生长,需

水量增加,竞争力增加,因而死亡率随之增加;演替后期死亡率较大则可能是因为其生存能力下降,这与卢小妹等^[41]的研究相一致。灌丛斑块的存活曲线属于 Deecey-Ⅱ型,说明斑块的发展过程为较稳定的增长型,各大小级数量稳定发展。

灌丛斑块生存函数变化显著,小斑块明显多于中斑块,可能是小灌丛斑块需水量低,利用资源较少,因此灌丛间的竞争力低。随着斑块的生长,对生存空间、光照、水分养分以及其他植物间存在资源竞争增加,导致死亡率增加;后期死亡率高的特性则与灌丛个体的生物学特性有关。死亡密度函数曲线较为平缓,说明各大小级阶段死亡密度差距不大,相对稳定。灌丛斑块死亡率曲线表明在Ⅺ级个体向Ⅻ级阶段的发展过程中,死亡率和消失率显著增加。植物种群出现死亡增加的原因是复杂的,可能由该种植物本身的生物学特性、环境因素及人为干扰等引起。野外调查时发现,小灌丛斑块最初生长在大灌丛附近,但随其生长为中灌丛斑块,对资源的需求量也增加,因为与其附近的大灌丛斑块发生激烈的竞争作用,由于竞争的不均匀性,中灌丛斑块在竞争中处于劣势,进而这一阶段的灌丛出现较高的死亡率。

4 结 论

黄土高原水蚀风蚀交错带黑沙蒿灌丛斑块个体数量结构以小斑块和中斑块为主,量化分析结果得到整体为稳定型数量结构,较为成熟,但斑块结构增长性低。灌丛斑块数量统计的特定生命表表明,死亡率单调增加,死亡率高峰出现在Ⅷ级,存活曲线为 Deevey-Ⅱ型。黑沙蒿灌丛小斑块和中斑块数量大,死亡率低,中期发展稳定,生理活动旺盛;进入衰亡阶段,斑块开始衰退。生存函数分析表明,灌丛斑块生存率函数单调下降,累积死亡率函数单调上升,死亡密度函数曲线较为平缓,而危险率函数随着大小级的增加有增大的趋势。从数量结构角度对种群斑块的结构动态分析表明:黑沙蒿灌丛斑块在研究区内生长更新良好,能够适应水蚀风蚀交错带的气候环境,处于稳定增长状态。

参考文献:

[1] 周纪伦. 植物种群生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1992, 45-125.

[2] 徐有绪, 丁彩霞, 赵 亮. 植物种群结构特征及其对环境的影响[J]. 青海草业, 2009, 18(2): 28-31.

XU Y X, DING C X, ZHAO L. Summary about study on plant population structure characteristic and response to envi-

- ronment[J]. *Qinghai Prataculture*, 2009, **18**(2): 28-31.
- [3] 李俊清. 森林生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 186-192.
- [4] 韩路, 王家强, 王海珍, 等. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态[J]. 生态学报, 2014, **34**(16): 4 640-4 651.
HAN L, WANG J Q, WANG H Z, *et al.* The population structure and dynamics of *Populus euphratica* at the upper reaches of the Tarim River[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(16): 4 640-4 651.
- [5] 王立龙, 王亮, 张丽芳, 等. 不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(10): 980-989.
WANG L L, WANG L, ZHANG L F, *et al.* Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(10): 980-989.
- [6] 李程程, 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原古草种群构件结构动态[J]. 生态学报, 2015, **35**(8): 2 609-2 615.
LI C C, LI H Y, YANG Y F. Dynamics of module structures on *Arundinella hirta* populations in Songnen Plains of China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(8): 2 609-2 615.
- [7] 张悦, 易雪梅, 王远遐, 等. 采伐对红松种群结构与动态的影响[J]. 生态学报, 2015, **35**(1): 38-45.
ZHANG Y, YI X M, WANG Y X, *et al.* Impact of tree harvesting on the population structure and dynamics of *Pinus koraiensis* (Pinaceae)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(1): 38-45.
- [8] 易雪梅, 张悦, 王远遐, 等. 长白山水曲柳种群动态[J]. 生态学报, 2015, **35**(1): 91-97.
YI X M, ZHANG Y, WANG Y X, *et al.* Population structure and dynamics of *Fraxinus mandshurica* in Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(1): 91-97.
- [9] 陈志阳, 杨宁, 姚先铭, 等. 贵州雷公山秃杉种群生活史特征与空间分布格局[J]. 生态学报, 2012, **32**(7): 2 158-2 165.
CHEN Z Y, YANG N, YAO X M, *et al.* Life history and spatial distribution of a *Taiwania flousiana* population in Leigong Mountain, Guizhou Province, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(7): 2 158-2 165.
- [10] 杨怀, 李意德, 许涵, 等. 海南特有种东方琼楠种群结构特征[J]. 生态学杂志, 2013, **32**(6): 1 451-1 457.
YANG H, LI Y D, XU H, *et al.* Population structure of endemic species *Beilschmiedia tungfangensis* in Hainan of South China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(6): 1 451-1 457.
- [11] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型[J]. 植物生态学报, 2004, **28**(3): 376-384.
DA L J, YANG Y C, SONG Y C. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(3): 376-384.
- [12] BISHT V K, KUNIYAL P, NAUTIYAL B P, *et al.* Spatial distribution and regeneration of *Quercus semecarpifolia* and *Quercus floribunda* in a subalpine forest of western Himalaya, India[J]. *Physiology & Molecular Biology of Plants*, 2013, **19**(3): 443-448.
- [13] 吴明开, 沈志君, 刘海, 等. 梵净山自然保护区珙桐天然种群生命表与生存分析[J]. 生态学杂志, 2012, **31**(6): 1 419-1 424.
WU M K, SHEN Z J, LIU H, *et al.* Life table and survival analysis of natural *Davidia involucrata* population in Fanjing Mountain Nature Reserve, Guizhou Province of Southwest China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(6): 1 419-1 424.
- [14] 潘丽梅, 闫志刚, 马小军, 等. 广西大明山自然保护区蛇足石杉种群生命表及生存分析[J]. 生态科学, 2015, **34**(1): 25-30.
PAN L M, YAN Z G, MA X J, *et al.* Life table and survival analysis of *Huperzia serrata* population in Guangxi Damingshan Nature Reserve[J]. *Ecological Science*, 2015, **34**(1): 25-30.
- [15] 鞠文彬, 高信芬, 包维楷. 画稿溪国家级自然保护区珍稀植物桫欏种群结构与更新[J]. 植物科学学报, 2014, **32**(2): 113-121.
JU W B, GAO X F, BAO W K. Population structure and regeneration of the endangered tree *Fern Alsophila spinulosa* in Huagaoxi National Nature Reserve, Southwestern China[J]. *Plant Science Journal*, 2014, **32**(2): 113-121.
- [16] 张维, 焦子伟, 尚天翠, 等. 新疆西天山峡谷海拔梯度上野核桃种群统计与谱分析[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(4): 1 091-1 098.
ZHANG W, JIAO Z W, SHANG T C, *et al.* Demography and spectrum analysis of *Juglans cathayensis* populations at different altitudes in the west Tianshan valley in Xinjiang, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(4): 1 091-1 098.
- [17] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 等. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征[J]. 生态学报, 2014, **34**(15): 4 272-4 279.
XIE T T, SU P X, ZHOU Z J, *et al.* Structure and dynamic characteristics of *Calligonum mongolicum* population in the desert oasis ecotone[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(15): 4 272-4 279.
- [18] 李跟前, 赵粉侠, 李秀寨, 等. 毛乌素沙地中国沙棘种群数量动态研究[J]. 林业科学, 2004, **40**(1): 180-184.
LI G Q, ZHAO F X, LI X Z, *et al.* Density and biomass dynamics of *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* population in Mu Us sandland[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, **40**(1): 180-184.
- [19] 王继和, 靳虎甲, 马全林. 干旱区油蒿种群和分布格局分析[J]. 中国沙漠, 2010, **30**(3): 534-538.
WANG J H, JIN H J, MA Q L. Structure and distribution pattern of *Artemisia Ordosica* population in arid region[J]. *Journal of Desert Research*, 2010, **30**(3): 534-538.
- [20] 唐克丽, 候庆春, 王斌科, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错带和神木试区的环境背景及整治方向[C]. 中国科学院水利部西北水土保持研究所集刊, 1993, **18**: 1-15.
- [21] 杨勤科, 郑粉莉, 张竹梅. 神木试区土地资源与利用[C]. 中国科学院水利部西北水土保持研究所集刊. 1993, **18**: 47-56.
- [22] WANG Y Q, ZHANG X C, ZHANG J L, *et al.* Spatial variability of soil organic carbon in a watershed on the Loess

- Plateau[J]. *Pedosphere*, 2009, **19**(4): 486-495.
- [23] FROST I, RYDIN H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests[J]. *Ecoscience*, 2000, **7**(1): 38-44.
- [24] 马风云,李新荣,龙利群,等. 沙坡头地区人工植被油蒿种群结构与更新的研究[J]. 中国沙漠, 2002, **22**(6): 571-574.
MA F Y, LI X R, LONG L Q, *et al.* Population structure and regeneration of planted *Artemisia ordocisa* in Shapotou[J]. *Journal of Desert Research*, 2002, **22**(6): 571-574.
- [25] 王 蕾,张 宏,哈 斯,等. 基于冠幅直径和植株高度的灌木地上生物量估测方法研究[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2004, **40**(5): 700-704.
WANG L, ZHANG H, HA S, *et al.* A study on the estimating method of shrub upper biomass based on the crown diameter and plant height[J]. *Journal of Beijing Normal University* (Natural Science), 2004, **40**(5): 700-704.
- [26] 谢宗强,陈伟列,路 鹏,等. 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构[J]. 生态学报, 1999, **19**(4): 523-529.
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): 523-529.
- [27] 郭 微,上官铁梁,王志明,等. 灵空山油松种群年龄结构与动态分析[J]. 植物科学学报, 2013, **31**(2): 130-135.
GUO W, SHANGGUAN T L, WANG Z M, *et al.* Population structure and dynamics of *Pinus tabulaeformis* in Lingkong Mountain of Shanxi Province [J]. *Plant Science Journal*, 2013, **31**(2): 130-135.
- [28] 吴承祯,洪 伟,谢金寿,等. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析[J]. 应用生态学报, 2000, **11**(3): 333-336.
WU C Z, HONG W, XIE J S, *et al.* Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(3): 333-336.
- [29] BEGON M, MORTIMER M, THOMPSON D J. Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants[M]. 3rd edn. Blackwell Scientific Publication, London, 2009: 17-18.
- [30] WRATTEN S D, FRY G L. Field and Laboratory Exercises in Ecology[M]. London, Edward Aronld, 1980: 98-103.
- [31] 何建源. 武夷山研究. 自然资源卷[M]. 福建厦门: 厦门大学出版社, 1994: 56.
- [32] 祝 宁,臧润国. 刺五加种群生态学的研究 II. 刺五加的种群统计[J]. 应用生态学报, 1994, **5**(3): 237-240.
ZHU N, ZANG R G. Population ecology of *Acanthopanax senticosus* II. population statistics[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1994, **5**(3): 237-240.
- [33] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock[J]. *Journal of Ecology*, 1976, **64**: 1 029-1 044.
- [34] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J]. 生态学报, 1998, **18**(2): 214-217.
- CHEN X D. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics[J]. *Chinese Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(2): 214-217.
- [35] 申仕康,马海英,王跃华,等. 濒危植物猪血木(*Euryodendron excelsum* H. T. Chang)自然种群结构及动态[J]. 生态学报, 2008, **28**(5): 2 404-2 412.
SHEN S K, MA H Y, WANG Y H, *et al.* The structure and dynamics of natural population of the endangered plant *Euryodendron excelsum* H. T. Chang[J]. *Chinese Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(5): 2 404-2 412.
- [36] 郭其强,卢 杰,罗大庆,等. 西藏色季拉山阳坡林线方枝柏种群结构特征研究[J]. 西北林学院学报, 2010, **25**(2): 15-18.
GUO Q Q, LU J, LUO D Q, *et al.* Ecological characteristics of *Sabina saltuaria* population at the timberline ectone on the sunny slope of the Sejila Mountain[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, **25**(2): 15-18.
- [37] 王铁娟,杨 持,吕桂芬,等. 中国北部六种沙蒿的地理替代规律及其主导生态因子[J]. 生态学报, 2005, **25**(5): 1 012-1 018.
WANG T J, YANG C, LV G F, *et al.* An analysis of the geographical substitute law and driven factors for six sandy plants of genus *Artemisia* in Northern China[J]. *Chinese Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(5): 1 012-1 018.
- [38] 陈广生,曾德慧,陈伏生,等. 干旱和半干旱地区灌木下土壤“肥岛”研究进展[J]. 应用生态学报, 2004, **14**(12): 2 295-2 300.
CHEN G S, ZENG D H, CHEN F S, *et al.* A research review on “fertile islands” of soils under shrub canopy in arid and semi-arid regions[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2004, **14**(12): 2 295-2 300.
- [39] 张伟平,潘 莎,贾 昕,等. 植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响:基于个体模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2013, **37**(6): 571-582.
ZHANG W P, PAN S, JIA X, *et al.* Effects of positive plant interactions on population dynamics and community structures: a review based on individual-based simulation models [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(6): 571-582.
- [40] 卢小妹,唐进年,陈 英,等. 石羊河中下游沙蒿种群年龄结构与动态分析[J]. 中国农学通报, 2015, **31**(1): 53-57.
LU X M, TANG J N, CHEN Y, *et al.* Population age structure and dynamic of *Artemisia arenaria* in middle and lower reaches of Shiyang River Area[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, **31**(1): 53-57.

(编辑:潘新社)