



浑善达克沙地黄柳雌雄群体年龄结构及动态特征

马少薇^{1,2}, 刘果厚^{2*}, 胥晓³, 王蕾²

(1 内蒙古师范大学 科技处, 呼和浩特 010022; 2 内蒙古农业大学 草原与资源环境学院, 呼和浩特 010018; 3 西华师范大学 生命科学学院, 四川南充 637002)

摘 要:植物种群年龄结构和动态对于揭示其生活史特征和发展趋势具有重要意义,但针对雌雄异株植物两性群体的研究却鲜有报道。黄柳是浑善达克沙地常见的一种雌雄异株植物,也是该地区最重要的固沙先锋植物,该研究通过对浑善达克沙地黄柳天然种群的实地调查,采用年龄结构图、静态生命表、存活曲线、生存分析以及时间序列分析等方法对黄柳雌雄群体现状和未来变化趋势进行研究。结果表明:(1)浑善达克沙地黄柳雌雄群体在年龄结构及发展趋势方面均存在差异,雌株群体的年龄结构表现为稳定型,雄株群体的年龄结构表现为衰退型。(2)浑善达克沙地黄柳种群中雌株个体数量约占总数的 70%,雄株约占 30%,性比偏雌现象明显。(3)动态变化指数表明,研究区黄柳雌株群体呈现“前期缺乏、中后期稳定”的变化特征,雄株群体呈现“前期缺乏、中后期波动”的变化特征。(4)研究区黄柳雌雄群体的存活曲线都趋近 Deevy-II 型,且与生存分析结果共同显示雌株群体比雄株群体进入衰退期的时间早。(5)时间序列分析表明,随着时间的推移研究区黄柳的老龄个体数量逐渐增多,幼龄个体缺乏是导致雌雄群体衰退的重要原因;建议通过人工扦插补充雌雄幼龄个体以及平茬复壮中、老龄个体的方法以保证该地区黄柳天然种群的正常繁衍。

关键词:黄柳;雌雄异株;年龄结构;动态指数;生存分析

中图分类号:Q948.15⁺4 **文献标志码:**A

Age Structure and Dynamic Characteristics of Male and Female *Salix gordejvii* Population in Hunshandake Sandy Land

MA Shaowei^{1,2}, LIU Guohou^{2*}, XU Xiao³, WANG Lei²

(1 Science and Technology Department, Inner Mongolia Normal University, Hohhot 010022, China; 2 College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China; 3 College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002, China)

Abstract: Age structure and dynamics of plant population are important for revealing its life history characteristics and development trend. However, there are few reports on the analysis of hermaphroditic populations of dioecious plants. *Salix gordejvii*, a common dioecious plant, is an important sand-fixing pioneer plant in Hunshandake Sandy Land. In this paper, the present situation and future development trend of male and female population were studied by using age structure map, static life table, survival curve, survival analysis and time series analysis based on the field investigation of the natural *S. gordejvii* population. The results showed that: (1) the age structure and development trend between male and female *S. gordejvii* population were significantly different in the study area. Among them, the age structure of fe-

收稿日期: 2020-02-18; 修改稿收到日期: 2020-06-02
基金项目: 内蒙古师范大学高层次人才科研启动经费(2019YJRC018); 内蒙古自治区科学技术应用项目(20131902)
作者简介: 马少薇(1992—), 女, 博士, 讲师, 主要研究方向为植物多样性保护与利用。E-mail: mashaowei1992@163.com
* 通信作者: 刘果厚, 教授, 博士生导师, 主要从事植物多样性保护和荒漠化植被恢复与重建研究。E-mail: guohouliu@163.com

male population was stable type, and that of male population was declining type. (2) The number of females accounted for about 70%, and that of males only accounted for about 30%, which indicated sex ratio of *S. gordejvii* population was female-biased seriously in Hunshandake Sandy Land. (3) Dynamic index showed that the dynamic characteristics of female population were “lack in early stage, and stability in middle and late stage”, and those of male population were “deficient in early stage, fluctuation in middle and late stage”. (4) The survival curves of male and female *S. gordejvii* population tended to Deevey- II type. At the same time, the survival curves and survival function curves showed that female population entered the recession earlier than male population. (5) Time series analysis showed that the number of old individuals increased with time in the study area. Lack of young individuals was an important reason for the decline of male and female population. It is suggested that male and female young individuals should be supplemented by artificial cuttings, and the middle-old-age individuals should be rejuvenated in order to ensure the future reproduction of the natural *S. gordejvii* population in this area.

Key words: *Salix gordejvii*; dioecious; age structure; dynamic index; survival analysis

种群年龄结构和动态是种群生态学研究的核心内容,它既可以反映种群的现状,还可以反映其过去受外界环境的干扰程度,并预测未来的发展动态和变化趋势^[1-2]。现阶段,中国学者采用静态生命表、生存分析理论和时间序列预测等方法研究植物种群动态已取得了卓越的成果,涉及植物包括珍稀濒危植物羽叶丁香(*Syringa pinnatifolia*)^[3]、新疆野苹果(*Malus sieversii*)^[4]和中国特有植物台湾水青冈(*Fagus hayatae*)^[5]等,但这些研究较少涉及雌雄异株植物[仅见于针对胡杨(*Populus euphratica*)^[6]、水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)^[7]等少数几种雌雄异株植物整个种群的结构特征,很少从雌雄群体的角度进行分析]。从不同性别去研究种群结构特征及发展动态在动物界早已被广泛应用,如郭延蜀等^[8]编绘了四川梅花鹿(*Cervus nippon sichuanicus*)雌雄两性的生命表、存活曲线及死亡曲线等。种群结构的要素包括种群密度、年龄结构以及性比组成等,由于雌雄异株植物性比往往偏离1:1^[9-10],若忽略雌雄群体的年龄结构差异,在很大程度上会影响对种群历史、现状以及繁殖策略等方面的准确认知,进而造成对种群发展方向的预测出现偏差。

雌雄异株植物尽管在24万种被子植物中仅占6%(约14 620种),但其所属科的数量却占被子植物门总科数的40%,是地球陆地生态系统的重要组成部分^[11]。由于繁殖成本不同,该类植物在雌雄个体数量、年龄组成以及更新状况等方面均表现出明显的性别差异。黄柳(*Salix gordejvii* Y. L. Chang et Skv.)是杨柳科(Salicaceae)柳属(*Salix*)的旱中生灌木,花期4月、果期5月,具有耐干旱、抗风蚀、耐沙埋等特性,受流沙掩埋后易生成不定根,

并形成新的枝条,是浑善达克沙地流动、半固定沙丘的主要固沙先锋植物,常成为建群种或优势种,甚至可以在沙地上形成纯群落^[12-13],是京津风沙源治理区首选推广的生物沙障之一,在改善沙区生态环境、逆转荒漠化过程中起着不可替代的作用^[14]。但随着沙丘的固定和其他植物的入侵定居,其优势地位被逐渐代替,生长逐渐减弱。近年来,关于黄柳的研究工作主要集中在器官微观结构^[12,15]、光合特性^[16]以及遗传多样性^[13]等方面,对种群结构特征的了解还不是很全面。因此,本研究以黄柳天然种群为研究对象,对雌雄群体的年龄结构、数量动态以及生存状况进行深入研究,比较分析雌雄群体与环境间的适合度及受干扰状况,并预测未来的发展趋势,研究结果对黄柳天然种群的合理保护和增殖具有重要的参考意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古锡林郭勒盟正蓝旗,地理位置为41°56′~43°11′ N,115°00′~116°42′ E,气候类型为中温带大陆性季风气候,冬季寒冷漫长,夏季温热短促。年平均温度1.7℃,极端最高和最低温度分别为35.9℃和-36.6℃,平均日照时数3 037 h,≥10℃年积温为2 000℃;年平均降水量355 mm,降雨季节分布不均,7~9月的降雨量约占全年的80%~90%;年均蒸发量1 931.4 mm;无霜期110 d;年平均风速4 m·s⁻¹,主要风向为西北风,春秋季节风大沙多,时常有沙尘暴。土壤类型为栗钙土,其上分布有风沙土。植被种类丰富,木本植物主要有沙地榆(*Ulmus pumila* var. *sabulosa*)、黄柳、小红柳(*Salix microstachya* var. *bordensis*)、小叶

锦鸡儿(*Caragana microphylla*)等,草本植物主要有褐沙蒿(*Artemisia halodendron*)、羊草(*Leymus chinensis*)等^[17]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查 黄柳虽然是浑善达克沙地流动、半固定沙丘的建群种或优势种,但其分布连续性差,普遍呈斑块状分布,给大面积研究种群结构及动态发展带来了一定的困难。为了准确揭示黄柳雌雄群体年龄结构及动态变化特征,2017 年 4 月我们对浑善达克沙地进行了实地踏查,根据其天然种群的实际分布情况随机选取了 4 个具有代表性的调查地点,分别位于扎格斯台、饮马井、巴格来、宝绍岱,环境特征见表 1。在每个地点设置 1 个 50 m×50 m 的样地,以 10 m×10 m 为基本单元,根据繁殖器官(柔荑花序)识别并记录样地内所有黄柳个体的性别(形态学意义上的“个体”,不考虑其繁殖方式),并测量其基径、株高和冠幅等指标。

1.2.2 种群径级划分 根据实地调查,4 个调查样地中共有黄柳植株 349 株。其中,雌株 248 株,基径范围 3.43~34.08 mm,株高范围 0.40~3.50 m,冠幅范围 0.25~4.74 m;雄株 92 株,基径范围 5.37~34.62 mm,株高范围 0.60~3.48 m,冠幅范围 0.23~4.31 m;无法判断性别的植株 9 株,基径范围 4.40~4.93 mm,株高范围 0.40~0.90 m,冠幅范围 0.28~0.89 m。

借鉴前人对黄柳丛生枝年龄结构的划分方法,即以“径级(基径)代替龄级”^[18],并结合样地内雌雄个体的数量特征,将其按基径大小每 5 mm 划分 1 个等级,同时考虑大于 30 mm 的植株数量较少(雌、雄各 4 株),因此划分 6 个径级:径级 I(基径<5 mm)、径级 II(5 mm≤基径<10 mm)、径级 III(10 mm≤基径<15 mm)、径级 IV(15 mm≤基径<20 mm)、径级 V(20 mm≤基径<25 mm)、径级 VI(基

径≥25 mm)。为了方便分析黄柳的年龄结构,根据野外调查情况和生长特点,将 I、II 龄级划分为幼龄个体,III、IV 龄级为中龄个体,V、VI 龄级为老龄个体。

1.2.3 种群动态量化方法 根据陈晓德的分析方法^[19]计算黄柳雌雄群体的动态变化指数:

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

式中, V_n 为龄级间动态指数($-1 \leq V_n \leq 1$), S_n 和 S_{n+1} 分别为第 n 和第 $n+1$ 龄级个体数。

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

式中, V_{pi} 为忽略外部干扰情况下种群结构的数量变化动态指数, K 为龄级数量。当考虑外部干扰时, V_{pi} 还与龄级数量(K)和各龄级内个体数(S_n)有关,故进一步修正为:

$$V_{pi}' = \frac{\sum_{n=1}^{K-1} (S_n V_n)}{K \min(S_1, S_2, \dots, S_K) \sum_{n=1}^{K-1} S_n}$$

$$P_{极大} = \frac{1}{K \min(S_1, S_2, \dots, S_K)}$$

式中, V_n 、 V_{pi} 、 V_{pi}' 取正、负、零值分别代表种群个体数量增长、衰退和稳定的动态关系。 $P_{极大}$ 为种群年龄结构对随机干扰的敏感性指标,当 P (种群对外界干扰所承担的风险概率)取值为最大时才会对 V_{pi}' 构成最大的影响。

1.2.4 静态生命表和存活曲线 根据静态生命表的编制方法^[20],编制黄柳雌雄群体的静态生命表。具体包括: a_x 为 x 龄级个体数; l_x 为标准化存活个体数, $l_x = a_x/a_0 \times 1000$; d_x 为 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡个体数, $d_x = l_x - l_{x+1}$; q_x 为 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内死亡率, $q_x = d_x/l_x \times 100\%$; L_x 为 x 到 $x+$

表 1 各样地环境特征							
Table 1 Environmental characteristics in each plot							
样地 Plot	地理位置 Geographical position	海拔 Altitude /m	土壤含水量 Soil moisture content/%	pH	有机质 Organic matter /(g·kg ⁻¹)	全氮 Total N /(g·kg ⁻¹)	全磷 Total P /(g·kg ⁻¹)
扎格斯台 Zhagesitai	42°36' N 116°14' E	1 367	1.39±0.14b	7.75±0.17a	3.75±0.20a	0.19±0.03a	0.15±0.08a
饮马井 Yinmajing	42°28' N 115°59' E	1 422	3.37±0.08a	7.79±0.54a	3.61±0.09b	0.19±0.01a	0.14±0.03a
巴格来 Bagelai	42°31' N 115°52' E	1 330	1.13±0.06c	7.14±0.71a	2.11±0.60c	0.07±0.03b	0.14±0.05a
宝绍岱 Baoshodai	42°37' N 115°31' E	1 242	0.58±0.06d	6.85±0.15a	2.27±0.65c	0.11±0.02b	0.10±0.01a

1 龄级间隔期内还存活的个体数, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x 为 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数, $T_x = \sum L_x$; e_x 为进入 x 龄级个体的生命期望, $e_x = T_x/l_x$; K_x 为消失率, $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$; S_x 为存活率, $S_x = l_{x+1}/l_x$ 。为防止生命表中会出现死亡率为负值的情况,采用匀滑技术对数据进行处理, a_x^* 为 a_x 匀滑处理后得出的数据^[21-22]。

1.2.5 生存分析法 根据杨凤翔等的生存分析理论^[23], 计算生存率函数 $S_{(i)}$ 、累积死亡率函数 $F_{(i)}$ 、死亡密度函数 $f_{(i)}$ 以及危险率函数 $\lambda_{(i)}$ 。

$$S_{(i)} = S_1 \cdot S_2 \cdot S_3 \cdots S_i$$
$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)}$$
$$f_{(i)} = [S_{(i-1)} - S_{(i)}]/h_i$$
$$\lambda_{(i)} = 2(1 - S_i)/[h_i(1 + S_i)]$$

式中, S_i 为存活率; h_i 为龄级宽度。

1.2.6 时间序列预测 采用时间序列分析中的一次移动平均法^[24]对黄柳雌雄群体的数量动态进行预测。

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

式中, $M_t^{(1)}$ 表示经过未来 n 龄级后 t 龄级的种群大小; n 为预测时间; t 为龄级; X_k 为 k 龄级内的个体数量。

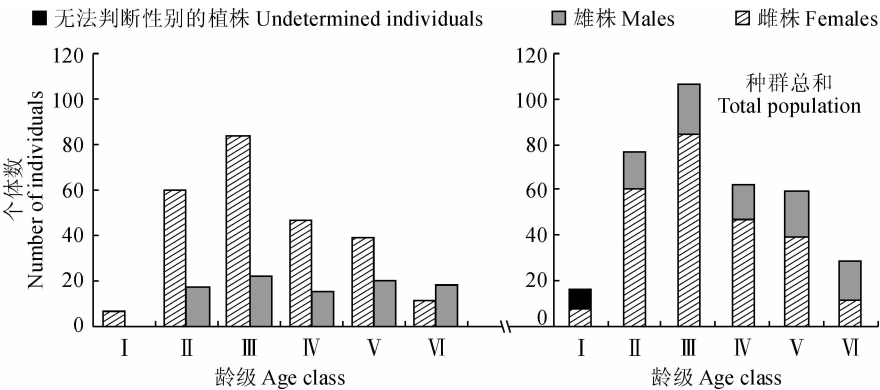
2 结果与分析

2.1 种群年龄结构

如图 1 所示, 黄柳雌株群体中龄(Ⅲ、Ⅳ龄级)个体数量为 131 株, 占雌株个体总数的 52.82%, 幼龄(Ⅰ、Ⅱ龄级)和老龄(Ⅴ、Ⅵ龄级)个体数量分别为 67

株和 50 株, 各占雌株个体总数的 27.02% 和 20.16%, 年龄结构表现为中部膨大, 幼龄个体和老龄个体数量较少且相似; 雄株群体各龄级个体数量较少, 幼龄个体数量为 17 株, 占雄株个体总数的 18.48%, 中龄和老龄个体数量分别为 37 株和 38 株, 各占雄株个体总数的 40.22% 和 41.30%, 年龄结构表现为中、老龄个体较多, 幼龄个体极度缺乏; 种群总和的年龄结构与雌株群体相似, 幼龄、中龄和老龄个体数量分别为 93 株、168 株和 88 株, 各占种群个体总数的 26.65%、48.14% 和 25.21%。从种群中雌雄个体数量来看, 雌株个体数量占种群个体数量的 71.06%, 雄株约占 26.36%, 无法判断性别的植株约占 2.58%, 说明种群存在严重的性比失衡现象。

为了准确地评价黄柳种群的年龄结构特征, 采用动态量化方法进行分析(表 2)。结果表明黄柳雌株群体、雄株群体及种群总和 V_1 、 V_2 均小于 0, 说明Ⅰ、Ⅱ龄级呈衰退的结构动态; 雌株群体、种群总和 $V_3 \sim V_5$ 均大于 0, 说明Ⅲ~Ⅴ龄级呈增长的结构动态; 雄株群体 V_3 和 V_5 大于 0, V_4 小于 0, 呈现“增长-衰退-增长”的波动式结构动态。雌株群体数量变化动态指数 V_{pi} 和 V_{pi}' 值分别为 20.96% 和 0.50%, 说明其增长趋势较低, 且年龄结构为中龄个体较多, 幼龄和老龄个体数量相对较少, 因此应属稳定型, 但其稳定性和抗干扰能力较差; 雄株群体尽管 V_{pi} 值大于 0, 但仅为 1.87%, V_{pi}' 值也极低(0.02%), 说明雄株群体稳定性和抗干扰能力极差, 加之群体缺乏幼龄个体, 中、老龄个体数量多, 因此应属衰退型。二者比较来看, 雌株群体 V_{pi} 和 V_{pi}' 值均大于雄株群体



Ⅰ. 基径<5 mm; Ⅱ. 5 mm≤基径<10 mm; Ⅲ. 10 mm≤基径<15 mm; Ⅳ. 15 mm≤基径<20 mm; Ⅴ. 20 mm≤基径<25 mm; Ⅵ. 基径≥25 mm。下同

图 1 黄柳种群/群体年龄结构图

Ⅰ. Base diameter <5 mm; Ⅱ. 5 mm ≤base diameter <10 mm; Ⅲ. 10 mm ≤base diameter <15 mm; Ⅳ. 15 mm ≤base diameter <20 mm; Ⅴ. 20 mm ≤base diameter <25 mm; Ⅵ. Base diameter ≥25 mm. The same as below

Fig. 1 Age structure map of *S. gordejewii* population

表 2 黄柳种群/群体动态变化指数
Table 2 Dynamic change index of *S. gordejvii* population

种群动态指数级 Population dynamic index	动态指数 Dynamic index value/%		
	雌株群体 Female population	雄株群体 Male population	种群总和 Total population
V_1	—88.33	—100.00	—79.22
V_2	—28.57	—22.73	—27.36
V_3	44.05	31.82	41.51
V_4	17.02	—25.00	4.84
V_5	71.79	10.00	50.85
V_{pi}	20.96	1.87	13.52
V_{pi}'	0.50	0.02	0.14
$P_{极大}$	0.02	0.01	0.01

表 3 黄柳种群/群体静态生命表
Table 3 Static life table of *S. gordejvii* population

	龄级 Age class	a_x	a_x^*	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
雌株群体 Female population	I	7	73	1000	6.91	164	0.16	918	2 897	2.90	0.18	0.84
	II	60	61	836	6.73	178	0.21	747	1 979	2.37	0.24	0.79
	III	84	48	658	6.49	178	0.27	568	1 233	1.88	0.32	0.73
	IV	47	35	479	6.17	178	0.37	390	664	1.39	0.46	0.63
	V	39	22	301	5.71	178	0.59	212	274	0.91	0.89	0.41
	VI	11	9	123	4.81	—	—	62	62	0.50	—	—
雄株群体 Male population	I	0	25	1000	6.91	160	0.16	920	3 180	3.18	0.17	0.84
	II	17	21	840	6.73	160	0.19	760	2 260	2.69	0.21	0.81
	III	22	17	680	6.52	160	0.24	600	1 500	2.21	0.27	0.76
	IV	15	13	520	6.25	120	0.23	460	900	1.73	0.26	0.77
	V	20	10	400	5.99	160	0.40	320	440	1.10	0.51	0.60
	VI	18	6	240	5.48	—	—	120	120	0.50	—	—
种群总和 Total population	I	16	96	1000	6.91	156	0.16	922	3 156	3.16	0.17	0.84
	II	77	81	844	6.74	156	0.19	766	2 234	2.65	0.20	0.81
	III	106	66	688	6.53	156	0.23	609	1 469	2.14	0.26	0.77
	IV	62	51	531	6.28	156	0.29	453	859	1.62	0.35	0.71
	V	59	36	375	5.93	156	0.42	297	406	1.08	0.54	0.58
	VI	29	21	219	5.39	—	—	109	109	0.50	—	—

V_{pi} 和 V_{pi}' 值,说明雌株群体的稳定性和抗干扰能力高于雄株群体。种群总和 V_{pi} 和 V_{pi}' 值分别为13.52%和 0.14%,虽然其也表现为稳定型,但 V_{pi} 和 V_{pi}' 值均低于雌株群体,说明雄株群体的衰退降低了种群总体的稳定性和抗干扰能力。三者 $P_{极大}$ 值均接近于 0,表明种群对外界的随机干扰极为敏感。

2.2 静态生命表及存活曲线

由表 3 可知,随着年龄的增长,黄柳雌株群体、雄株群体及种群总和标准化存活个体数(l_x)逐渐减

少,期望寿命(e_x)不断降低,死亡率(q_x)和消失率(K_x)持续上升。存活曲线是反映种群个体在各龄级的存活状况,是重要的种群动态特征。以龄级为横坐标,存活量的对数值($\ln l_x$)为纵坐标绘制存活曲线,结果如图 2 所示,黄柳雌株群体、雄株群体及种群总和生存曲线的变化一致,I~IV 级下降趋势平缓,雌株群体从 IV 龄级后下降趋势增加,雄株群体从 V 龄级后下降趋势增加。采用数学模型指数函数($N_x=N_0e^{-bx}$)和幂函数($N_x=N_0x^{-b}$)对生存曲线

进行检验(表 4),结果表明雌株群体、雄株群体及种群总和指数函数模型的 R^2 均大于幂函数模型的 R^2 ,且达到显著水平($P<0.05$),说明其存活曲线趋

近 Deevey-Ⅱ型,即各龄级死亡率基本相等。

2.3 生存分析

生存分析表明随着龄级的增长,种群生存率降低,累积死亡率升高,当两者达到平衡时将进入衰退期。如图 3 所示,雌株群体开始衰退于第Ⅱ~Ⅲ龄级后期,雄株群体开始衰退于第Ⅲ~Ⅳ龄级前期,种群总和与雄株群体开始衰退期相同,说明雌株群体较早地进入衰退期。如图 4 所示,随着年龄的增加,黄柳雌株群体、雄株群体和种群总和的死亡密度函数曲线变化平缓,危险率函数曲线不断上升,雌株群体、雄株群体的陡增拐点分别出现在第Ⅳ龄级和第Ⅴ龄级,说明环境压力对雌株群体的影响在第Ⅳ龄级后表现强烈,而对雄株群体则在第Ⅴ龄级后表现强烈,这恰恰说明雌株较高的繁殖代价会让其提前进入衰退期。

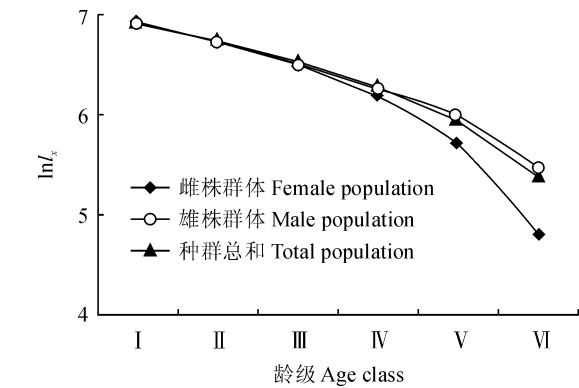


图 2 黄柳种群/群体存活曲线
Fig. 2 Survival curve of *S. gordejewii* population

	指数函数模型 Exponential function model				幂函数模型 Power function model			
	方程 Equation	R^2	F	P	方程 Equation	R^2	F	P
雌株群体 Female population	$N_x = 7.710e^{-0.067x}$	0.880	29.469	0.006	$N_x = 7.337x^{-0.169}$	0.700	9.354	0.038
雄株群体 Male population	$N_x = 7.351e^{-0.044x}$	0.951	78.098	0.001	$N_x = 7.143x^{-0.115}$	0.807	16.748	0.015
种群总和 Total population	$N_x = 7.412e^{-0.048x}$	0.937	59.031	0.002	$N_x = 7.177x^{-0.122}$	0.779	14.077	0.020

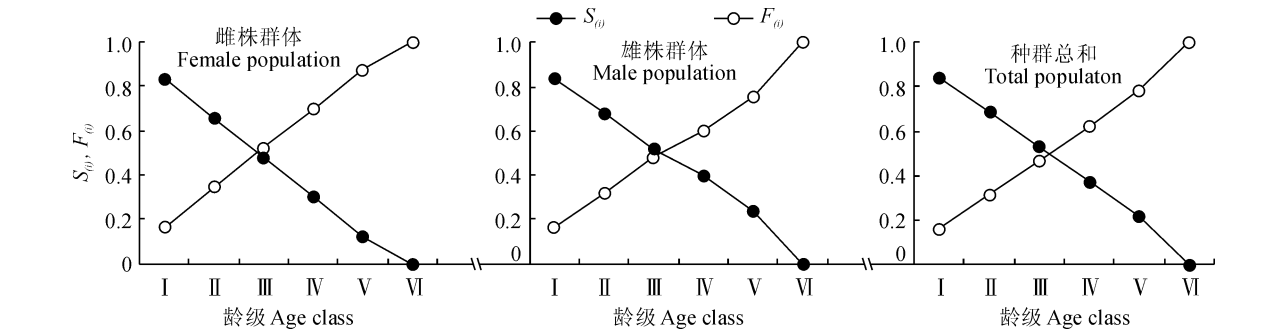


图 3 黄柳种群/群体生存率函数 $S_{(i)}$ 和累积死亡率函数 $F_{(i)}$
Fig. 3 Survival rate function and cumulative mortality rate function of *S. gordejewii* population

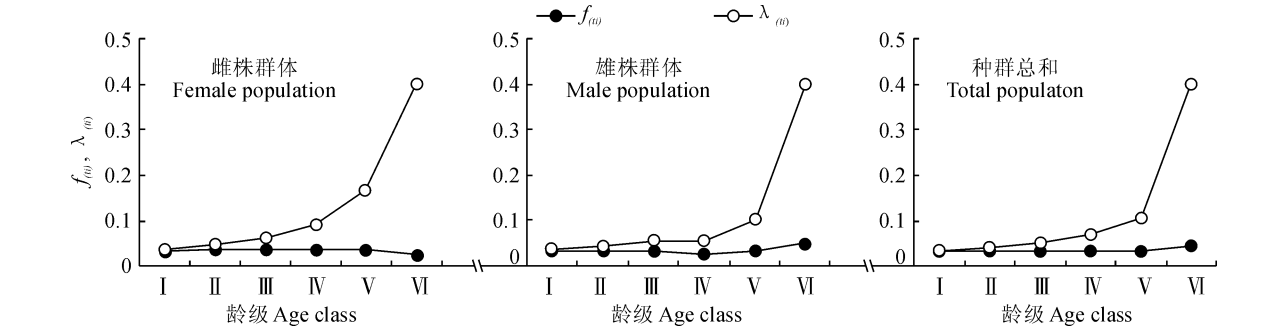


图 4 黄柳种群/群体死亡密度函数 $f_{(i)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(i)}$
Fig. 4 Mortality density function and hazard rate function of *S. gordejewii* population

表 5 黄柳种群/群体的时间序列预测
Table 5 Time series prediction of *S. gordejvii* population

龄级 Age class	雌株群体 Female population					雄株群体 Male population					种群总和 Total population				
	原始数据 Primary data	M ₂ ⁽¹⁾	M ₃ ⁽¹⁾	M ₄ ⁽¹⁾	M ₅ ⁽¹⁾	原始数据 Primary data	M ₂ ⁽¹⁾	M ₃ ⁽¹⁾	M ₄ ⁽¹⁾	M ₅ ⁽¹⁾	原始数据 Primary data	M ₂ ⁽¹⁾	M ₃ ⁽¹⁾	M ₄ ⁽¹⁾	M ₅ ⁽¹⁾
I	7					0					16				
II	60	34				17	9				77	47			
III	84	72	50			22	20	13			106	92	66		
IV	47	66	64	50		15	19	18	14		62	84	82	65	
V	39	43	57	58	47	20	18	19	19	15	59	61	76	76	64
VI	11	25	32	45	48	18	19	18	19	18	29	44	50	64	67

2.4 时间序列预测

时间序列分析表明,经过 2、3、4、5 个龄级时间后,黄柳种群存活数量的峰值依次向后推移且逐渐减少(表 5)。雌株群体 II、III 龄级个体数减小,IV、V、VI 龄级个体数增加,表现为幼龄个体逐渐减少,老龄个体逐渐增多,最终导致雌株群体呈衰退趋势;雄株群体原始株数表现为老龄个体数量远远多于幼龄个体,随着龄级时间的推移,II、III 龄级个体数减小,IV~VI 龄级个体数几乎与原始株数相同,表现为更加严重的衰退趋势。种群总和与雌株群体预测结果的变化趋势一致,这主要是由于原始株数中雌株个体数量占种群总体数量的 71.06%。

3 讨 论

3.1 黄柳种群年龄结构

种群结构和性别组成不仅可以反映种群内个体的发展过程,还能体现种群和环境间的适应程度,对深入分析种群动态和预测发展趋势具有重要价值。浑善达克沙地黄柳种群年龄结构呈正态分布,幼龄个体偏少,中老年个体较多;性别组成方面,雌株个体数量约占种群个体数量的 70%,雄株个体数量约占 30%,存在严重地性比失衡现象。雌雄异株植物的两性植株具有不同的生长特征和繁殖策略,即使是在同一环境下也会表现出不同的响应方式,这种响应差异将直接决定雌雄之间的竞争和生存能力的大小^[25-26]。结合本研究结果来看,黄柳雌雄群体结构特征表现不一致,雌株群体中龄个体较多,幼龄和老龄个体数量相似,年龄结构表现为稳定型,但随着时间的推移,中龄个体进入老龄,如果得不到幼龄个体的补充,很快将会衰退;雄株群体中、老龄个体数量较多,幼龄个体较少,年龄结构表现为衰退型。动态变化指数显示雌株群体 V_{pi} 和 V_{pi}' 值均大于雄株

群体,说明雌株群体比雄株群体抗干扰能力更强。以上研究结果从种群结构特征的角度支持柳属植物雌株较雄株对环境具有更强适应性的结论^[27-28]。

3.2 黄柳种群的动态趋势

静态生命表和生存分析可以准确地展现种群当前状态及其与环境间的关系,是判断种群在特定时间和空间范围内发展趋势的重要指标^[29]。静态生命表和存活曲线分析结果显示雌株群体、雄株群体和种群总和均为 Deevey-II 型存活曲线,雌株群体在 IV 龄级之前死亡率比较稳定,在 IV 龄级后死亡率急剧上升;雄株群体在 V 龄级前死亡率相对稳定,其后死亡率上升。说明雌株群体较雄株群体更早地进入衰退期,这与生存分析所得出的结果一致,分析原因主要是由于雌株比雄株具有更高的繁殖成本^[30-31],随着年龄的增加,雌株较高的繁殖投资造成死亡率急剧增加,因而较雄株群体进入衰退期的龄级时间早。时间序列预测表明,如果未来幼龄个体得不到补充,黄柳雌株群体将会进入衰退期,雄株群体的衰退程度则更加严重。综上所述,黄柳雌株群体、雄株群体的年龄结构和发展趋势均存在差异,因此,针对雌雄异株植物种群,尤其是存在性比失衡现象的种群,仅研究种群总体的结构特征及动态会导致对种群历史、现状及未来发展趋势判断和预测的结果出现偏差。

3.3 黄柳种群的保护和恢复建议

近年来,大范围的营造人工灌木林是中国干旱、半干旱地区生态发展和建设的必经之路,其中黄柳是主要的固沙先锋植物,但我们不能因为黄柳人工林面积的增加,而忽略了对天然种群的保护。目前,浑善达克沙地黄柳天然种群主要由中、老龄个体组成,幼龄个体严重不足。前人研究表明,黄柳种子于 5 月成熟,浑善达克沙地雨季主要集中在 7~9 月,

故其种子萌发多依赖于土壤水分,然而种子成熟后多散落在母株周围,土壤水分资源竞争激烈造成种子萌发率较低^[32],加之所处地区气候恶劣,即使种子萌发,但到第二年幼苗的保存率也仅为18.3%^[17],种群幼龄个体的补充受到了极大的限制。针对这一问题,我们可以通过人工扦插措施辅助种群增加实生幼苗,但要注意两性植株都要涉及

参考文献:

[1] 肖书礼,付梦媛,杨科,等.极小种群野生植物峨眉含笑
的种群结构与数量动态[J].西北植物学报,2019,**39**(7):
1 279-1 288.
XIAO S L, FU M Y, YANG K, *et al.* Population structure
and quantitative dynamics of an extremely small population,
Michelia wilsonii [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia
Sinica*, 2019, **39**(7): 1 279-1 288.

[2] 杨立荣,张治礼,云勇,等.濒危植物海南龙血树的种群结
构与动态[J].生态学报,2018,**38**(8): 2 802-2 815.
YANG L R, ZHANG Z L, YUN Y, *et al.* The population
structure and dynamics of *Dracaena cambodiana*, an endan-
gered tree on Hainan Island[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018,
38(8): 2 802-2 815.

[3] 姜在民,和子森,宿昊,等.濒危植物羽叶丁香种群结构与
动态特征[J].生态学报,2018,**38**(7): 2 471-2 480.
JIANG Z M, HE Z S, SU H, *et al.* Population structure and
dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia*
Hems[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(7): 2 471-2 480.

[4] 马闯,杨美玲,张云秀,等.新疆野苹果(*Malus sieversii*)种群
年龄结构及其动态特征[J].干旱区研究,2018,**35**(1): 156-164.
MA C, YANG M L, ZHANG Y X, *et al.* Age composition
and dynamic characteristics of the main populations of endan-
gered *Malus sieversii* [J]. *Arid Zone Research*, 2018, **35**(1):
156-164.

[5] 李金昕,吴定军,章世鹏,等.四川米仓山自然保护区台湾水青
冈种群生命表及动态分析[J].植物研究,2016,**36**(1): 68-74.
LI J X, WU D J, ZHANG S P, *et al.* Life table and dynamic
analysis of *Fagus hayatae* population in Micangshan nature re-
serve, Sichuan Province, China[J]. *Bulletin of Botanical Re-
search*, 2016, **36**(1): 68-74.

[6] 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.
ZHOU Y Y, CHEN Y N, ZHU C G, *et al.* Population struc-
ture characteristics of *Populus euphratica* in the lower reaches
of Tarim river[J]. *Journal of Desert Research*, 2018, **38**(2):
315-323.

[7] 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.

[8] 郭延蜀,郑慧珍.四川梅花鹿生命表和种群增长率的研究[J].
兽类学报,2005,**25**(2): 150-155.

GUO Y S, ZHENG H Z. Life table and the rate of natural in-
crease in Sichuan sika deer [J]. *Acta Theriologica Sinica*,
2005, **25**(2): 150-155.

[9] BARRETT S C H, YAKIMOWSKI S B, FIELD D L, *et al.*
Ecological genetics of sex ratios in plant populations[J]. *Phil-
osophical Transactions of the Royal Society B: Biological
Sciences*, 2010, **365**(1 552): 2 549-2 557.

[10] LEI Y B, CHEN K, JIANG H, *et al.* Contrasting responses
in the growth and energy utilization properties of sympatric
Populus and *Salix* to different altitudes: implications for sex-
ual dimorphism in Salicaceae[J]. *Physiologia Plantarum*,
2017, **159**(1): 30-41.

[11] RENNER S S, RICKLEFS R E. Dioecy and its correlates in
the flowering plants [J]. *American Journal of Botany*,
1995, **82**(5): 596-606.

[12] 刘冠志,刘果厚,兰庆,等.黄柳与小红柳导管分子形态
特征及其生态适应性比较研究[J].西北植物学报,2016,**36**
(2): 316-322.

LIU G Z, LIU G H, LAN Q, *et al.* Comparative study on
morphological characteristics and ecological adaptability of
vessel elements of *Salix gordejewii* and *S. microstachya* var.
bordensis [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*,
2016, **36**(2): 316-322.

[13] 马少薇,董建芳,刘果厚.内蒙古地区黄柳遗传多样性的
RAPD分析[J].干旱区资源与环境,2017,**31**(8): 175-180.
MA S W, DONG J F, LIU G H. RAPD analysis of genetic
diversity of *Salix gordejewii* in Inner Mongolia[J]. *Journal
of Arid Land Resources and Environment*, 2017, **31**(8):
175-180.

[14] 张瑞麟.浑善达克沙地黄柳活沙障的设置及防风固沙作用研
究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2007.

[15] 崔秀萍,刘果厚,张瑞麟.浑善达克沙地不同生境下黄柳叶

片解剖结构的比较[J]. 生态学报, 2006, **26**(6): 1 842-1 847.

CUI X P, LIU G H, ZHANG R L. Comparison of leaf anatomical structure between *Salix gordejewii* growing under contrasting habitats of Otingdag Sandland and *Salix microtachya* var. *bordensis* growing on the Lowlands of dunes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(6): 1 842-1 847.

[16] 马木木, 李熙萌, 石 莎, 等. 科尔沁沙地黄柳(*Salix gordejewii*)光合特性[J]. 中国沙漠, 2015, **35**(2): 352-357.

MA M M, LI X M, SHI S, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Salix gordejewii* in the Horqin sandy land[J]. *Journal of Desert Research*, 2015, **35**(2): 352-357.

[17] 崔秀萍, 刘果厚. 浑善达克沙地黄柳更新特点与规律研究[J]. 中国沙漠, 2012, **32**(1): 60-64.

CUI X P, LIU G H. Characteristics and rules of regeneration of *Salix gordejewii* in Hunshandak Sandland[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(1): 60-64.

[18] 刘冠志. 浑善达克沙地黄柳异速生长与生态适应性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2017.

[19] 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]. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, **18**(2): 214-217.

[20] 杨 持. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 51-54.

[21] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 等. 大别山五针松种群结构及动态研究[J]. 长江流域资源与环境, 2016, **25**(1): 55-62.

XIANG X Y, WU G L, DUAN R Y, *et al.* Studies on population structure and dynamics of *Pinus dabeshanensis*[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2016, **25**(1): 55-62.

[22] 江 洪. 杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 8-12.

[23] 杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用[J]. 生态学报, 1991, **11**(2): 153-158.

YANG F X, WANG S Q, XU H G, *et al.* The theory of survival analysis and its application to life table [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, **11**(2): 153-158.

[24] 肖宜安, 何 平, 李晓红, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态[J]. 植物生态学报, 2004, **28**(2): 252-257.

XIAO Y A, HE P, LI X H, *et al.* Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes*[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2004, **28**(2): 252-257.

[25] RETUERTO R, SÁNCHEZ VILAS J, VARGA S. Sexual dimorphism in response to stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 146: 1-4.

[26] 宋海凤, 张 胜. 杨柳科植物随环境变化的性别响应差异[J]. 山地学报, 2017, **35**(5): 645-652.

SONG H F, ZHANG S. Sex-related responses to environmental changes in Salicaceae[J]. *Mountain Research*, 2017, **35**(5): 645-652.

[27] JIANG H, ZHANG S, LEI Y B, *et al.* Alternative growth and defensive strategies reveal potential and gender specific trade-offs in dioecious plants *Salix paraplesia* to nutrient availability[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1 064. DOI:10.3389/fpls.2016.01064.

[28] 马少薇, 刘果厚, 王 蕾, 等. 干旱胁迫对黄柳雌雄扦插苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(7): 1 250-1 258.

MA S W, LIU G H, WANG L, *et al.* Effect of drought stress on growth and physiological characteristics of male and female *Salix gordejewii* cuttings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(7): 1 250-1 258.

[29] EHRLÉN J, MORRIS W F, VON EULER T, *et al.* Advancing environmentally explicit structured population models of plants[J]. *Journal of Ecology*, 2016, **104**(2): 292-305.

[30] OBESO J R. The costs of reproduction in plants[J]. *New Phytologist*, 2002, **155**(3): 321-348.

[31] LEI Y B, JIANG Y L, CHEN K, *et al.* Reproductive investments driven by sex and altitude in sympatric *Populus* and *Salix* trees[J]. *Tree Physiology*, 2017, **37**(11): 1 503-1 514.

[32] YAN Q, LIU Z, MA J, *et al.* The role of reproductive phenology, seedling emergence and establishment of perennial *Salix gordejewii* in active sand dune fields[J]. *Annals of Botany*, 2007, **99**(1): 19-28.

(编辑:潘新社)