

沙地生境沙拐枣 (*Calligonum mongolicum*) 种群特征及其扩张

庄艳丽¹, 赵文智^{1,*}, 谢国勋², 胡广录¹

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所中国生态系统研究网络临泽内陆河流域综合研究站, 寒旱区流域水文及应用生态实验室, 甘肃 兰州 730000; 2. 宁夏盐池县环境保护与林业局, 盐池 751500)

摘要:沙拐枣 (*Calligonum mongolicum*) 是分布于我国北方荒漠、半荒漠的一种主要固沙植物, 研究沙拐枣种群在沙地生境中的扩张对沙漠-绿洲过渡带的生态恢复和重建管理具有重要的实践意义。以巴丹吉林沙漠延伸带与河西走廊中部张临高绿洲过渡带为研究区域, 采用踏查与样方调查相结合的方法对 4 种不同沙地生境 (固定沙丘、半流动沙丘迎风坡、背风坡、丘间低地) 中沙拐枣种群特征、繁殖规律、种群的扩张域和扩张速率进行了研究。结果表明: (1) 沙地生境中沙拐枣以有性繁殖为主。固定沙丘、半流动沙丘丘间低地、迎风坡和背风坡萌蘖苗密度占总密度的比值分别为 35%、45%、2%、9%; 实生苗密度比值分别为 65%、55%、98%、91%。(2) 不同生境中沙拐枣种群都为增长型种群; (3) 固定沙丘、半流动沙丘迎风坡、背风坡、丘间低地中, 沙拐枣种群无性繁殖的扩张域和平均扩张速率分别为 1~5m 和 0.67m/a、1~8m 和 0.64m/a、0~2m 和 0.15m/a、1~4m 和 0.41m/a。同时, 3 种生境中沙拐枣种群密度及其扩张速率都随着年龄的增长而下降。(4) 沙拐枣种群在侵入新的生境过程中, 开始于有性繁殖, 利用无性繁殖拓展生存空间。

关键词:沙拐枣 (*Calligonum mongolicum*); 繁殖方式; 沙地生境; 扩张时空格局

文章编号: 1000-0933(2008)04-1399-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

The features of *Calligonum mongolicum* population and its expansion process in sandy habitat

ZHUANG Yan-Li¹, ZHAO Wen-Zhi^{1,*}, XIE Guo-Xun², HU Guang-Lu¹

1 Linze Inland River Basin Research Station, CERN, Lanzhou, 730000, China; Hydrology and Ecology Laboratory of Watershed, CAREERI, CAS, Lanzhou 730000, China

2 Environmental Protection and Forestry Administration in Yanchi Ningxia, 751500

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1399 ~ 1407.

Abstract: *Calligonum mongolicum* is one of the most important sand binding plants distributed in desert areas of northern China. The expansion of *Calligonum mongolicum* population plays an important role for ecological restoration in the transition zone between oasis and desert. However, no related information is available. Field investigations have been performed at four different habitats including fixed dune, lowland, windward and leeward of semi-mobile dune in the desert-oasis ecotone to examine the expansion of *Calligonum mongolicum* population. Reproduction pattern, growth characteristics, the relationship between population quantity and age, population expansion range and expansion rate of *Calligonum mongolicum* were identified. The results demonstrated: (1) *Calligonum mongolicum* grows mainly through a sexual

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30771767)

收稿日期: 2007-07-12; 修订日期: 2008-01-22

作者简介: 庄艳丽 (1981 ~), 女, 甘肃会宁人, 硕士生, 主要从事生态水文学研究. E-mail: zhuangyl@lzb.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaowzh@ns.lzb.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30771767)

Received date: 2007-07-12; **Accepted date:** 2008-01-22

Biography: ZHUANG Yan-Li, Master candidate, mainly engaged in eco-hydrology. E-mail: zhuangyl@lzb.ac.cn

reproduction in the sandy environments. The density percent of ramets in fixed dune, lowland, windward and leeward of semi-mobile dune were 35%, 45%, 2%, and 9%, respectively; the density percent of seedlings in fixed dune, lowland, windward and leeward of semi-mobile dune were 65%, 55%, 98%, and 91%. (2) *Calligonum mongolicum* population is an increasing population in different habitats. (3) The expansion range and average expansion rate of vegetative reproduction were 1—5m and 0.67m/a, 1—8m and 0.64m/a, 0—2m and 0.15m/a, 1—4m and 0.41m/a in fixed dune, windward and leeward of semi-mobile dune, lowland, respectively. Meanwhile, the density and expansion rate of *Calligonum mongolicum* population decreases with the increase of age. (4) The invasion of *Calligonum mongolicum* population to a new habitat starts at the seedling stage with sexual reproduction, and then rapidly expands to a large area through the ramets-vegetative reproduction. The vegetative reproduction drives the expanding of *Calligonum mongolicum* population persistently.

Key Words: *Calligonum mongolicum*; reproduction pattern; sandy habitat; expansion temporal-spatial pattern

种群扩张是指种群在新的生境中侵入定居后,不断占据生境的过程,其实质是个体在生境中繁殖过程的迭加。植物的繁殖方式大致分为两种,即有性生殖和无性生殖。生活在不同环境条件和资源状况斑块中的植物,往往会具有与环境相对应的形态和生理特点^[1]。同样,不同生境中,同种植物的繁殖特点也会有差异,植物在生境中表现出来的繁殖方式总是最大程度地利用资源来维持生存以便扩展自己的生存空间,植物的可塑性就是其表现形式。

沙地生境中生长着许多依靠无性繁殖的植物,这些无性繁殖的植物在沙地生境中的生存适应能力和它们在群落演替中的开拓性^[2]是否以及在多大程度上与它们的无性繁殖生长习性相关一直是克隆植物生态学研究的重要问题之一^[3~5]。荒漠植物的无性繁殖具有适应异质的、水分缺乏环境的独特优势^[6],沙生无性繁殖植物一旦定居,就能够迅速地扩展到周围的裸露沙地,具有无性繁殖植物个体比具有相似高生长能力的非无性繁殖个体能够占据大得多的水平空间范围^[5,7]。国内对沙地生境中具有无性繁殖方式的植物种群扩张研究已做了大量工作,刘志民对木岩黄芪(*Hedysarum fruticosum* var. *ligonsum*)沙生适应性的研究表明:木岩黄芪凭借根状茎繁殖并抵抗沙埋、抵御干旱,表现较强的排它和扩展侵入能力^[8];陈玉福等通过对豆科灌木羊柴(*Hedysarum laeve*)的基株和不同生境的分株种群特征进行了调查,利用分株种群的密度、平均株距、分株高度以及种群生物量等指标揭示了克隆生长的生态适应性,为克隆植物觅食行为理论提供了有力例证^[9];董鸣等对毛乌素沙化草地的沙生旱生大型根茎禾草沙鞭(*Psammochloa villosa*)的克隆生长格局和克隆扩展速度进行了研究,发现90d内,沙鞭分株种群在非常贫瘠的沙生环境中扩展了约1.14m^[5]。沙拐枣是蓼科灌木植物,广泛分布于亚洲、北非、南欧。中国有24种,主要分布于新疆、甘肃、内蒙古西部的荒漠、半荒漠地带,是干旱区沙质生境的主要建群种之一^[10~13]。沙拐枣具有生长快、易繁殖、耐旱、抗风蚀、耐沙埋的特点,是优良的防风固沙先锋种,在沙地生境中它主要以有性和无性两种繁殖方式定居并扩张^[10~14]。近年来已有关于沙拐枣属植物的研究报道,如毛祖美等对我国沙拐枣属的分类与分布的研究指出我国沙拐枣属共24种,主要分布于新疆和甘肃等区^[10];李爱平等对沙生植物沙拐枣的引种栽培及生物学特性的研究阐明了阿拉善沙拐枣的生长规律和其抗逆性等生物生态学特性^[15];苏培玺等通过对沙拐枣的光合作用、蒸腾作用及水分利用效率的研究指出沙拐枣是一种C4光合途径植物^[16]。这些研究多集中在沙拐枣的群落类型学和生态地理规律、引种驯化、种间关系、光合作用途径等方面,而对沙拐枣种群在沙生生境中的扩张研究尚未见报道。

本文以位于河西走廊中部的巴丹吉林沙漠延伸带与张临高绿洲过渡带外围沙地为研究区域,以沙地生境的沙拐枣种群为研究对象,在野外调查的基础上,研究不同生境中沙拐枣的种群特征及繁殖方式,探讨沙拐枣种群在沙地生境中的扩张过程,旨在为沙漠-绿洲过渡带稳定性植被建设与重建管理提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区地处黑河中游甘肃省临泽县北部,位于巴丹吉林沙漠延伸带与河西走廊中部张临高绿洲过渡带,

距中国生态系统研究网络临泽内陆河流域综合研究站约 5km,地理坐标(100°07'E,39°21'N)。平均海拔 1350m,年平均降水量为 117mm,最高 210mm,最低 83mm,降水多集中在 7~9 月份。空气相对湿度 46%,年蒸发量为 2390mm,约为降水量的 20 多倍。年平均气温 7.6℃,最高气温达 39.1℃,最低为 -27.3℃,≥10℃ 年积温为 3085℃,属干旱荒漠气候。风向以西北为主,年平均风速为 3.2m/s,最大风速 21 m/s。地带性土壤为灰棕漠土,上覆着厚度不等的沙丘。固定沙丘高度大约在 3~10m,植被盖度约 20%。半流动沙丘高 5m 左右,迎风坡为凸坡,较平缓,坡度约 10°,植被盖度约 10%;背风坡为凹坡,较陡,坡度约 30°,植被盖度约 5%;丘间低地植被盖度约 15%。地带性植被为中温带荒漠化草原植被,主要由 1 年生草本、超旱生灌木、半灌木或盐生半灌木组成。主要植物有泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)、沙拐枣、梭梭(*Haloxyylon ammodendron*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)、沙米(*Agriophyllum squarrosum*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)等。

1.1.1 样地特征

在研究区确定从绿洲边缘向沙漠的样带,在样带上选取不同固定程度的沙丘,包括固定沙丘、半流动沙丘背风坡、迎风坡和丘间低地 4 种生境进行取样,生境特征如下:

固定沙丘 植被长势良好,主要植物有泡泡刺、碱蓬(*Suaeda salsa*)、雾冰藜、沙芥(*Pugionium cornutum*)、沙拐枣等。植被盖度约 20%,结皮厚度约 3~4cm,干沙层厚度约 10~20cm。

半流动沙丘迎风坡 主要植物有沙米、泡泡刺、雾冰藜、梭梭、沙拐枣等。幼龄沙拐枣多,植株分散矮小。植被盖度约 10%,结皮厚度约 2~3cm,坡度较缓,干沙层厚度约 10~20cm。

半流动沙丘背风坡 主要植物有沙米、雾冰藜、沙拐枣等。沙拐枣多壮年,由于沙埋多呈丛状分布。植被盖度约 5%,结皮厚度约 1~2cm,干沙层厚度约 15cm。

丘间低地 主要植物有碱蓬、泡泡刺、沙米、沙拐枣。植被盖度约 15%,结皮厚度约 2cm,干沙层厚度约 18cm。存在许多已经枯死在地表的沙拐枣根茎。

1.2 取样方法

为了获得不同生境内沙拐枣种群扩张特征,首先在上述 4 种类型的生境中各选择 5 块人为干扰较小,半径为 16m 的圆形样地(根据当地沙丘大小以及沙拐枣种群密度确定)。其次,测量样地中所有样株的基径,然后选择基径最大的 10 株,通过切断主根基部后数年轮的方法将年轮数最多的 1 株确定为该样地的基株。最后,以确定的基株为圆心,按照同心圆调查样地中子代相对于基株的方位和距离、子代的密度和年龄。与基株相连的为根蘖繁殖产生的子代,即萌蘖苗;与基株不相连的为实生苗。本研究中,把样地内的实生苗近似看作是由基株通过有性繁殖方式产生的,因为在大范围内,种子的输入与输出量基本相等。对各样地内的实生苗与萌蘖苗分别按年龄进行统计,对每株萌蘖苗和实生苗进行个案调查,详细记录每种生境中沙拐枣种群密度、萌蘖苗和实生苗的年龄、与基株之间距离、方位。每种生境类型的 5 块样地作为该生境的 5 个重复。

1.3 年龄的划分与鉴别

采用切断主根基部后数年轮的方法确定灌丛的年龄。

1.4 数据分析

用 Excel 进行统计分析及数据处理;对不同生境种群密度比较,采用 Spss13.0 软件中的 One-way ANOVA 进行差异性检验。

2 结果分析

2.1 不同生境中种群的密度

表 1 结果表明,丘间低地萌蘖苗密度最大,背风坡密度最小。但就萌蘖苗占总植株数比为丘间低地(45%)>固定沙丘(35%)>半流动沙丘背风坡(9%)>半流动沙丘迎风坡(2%)。迎风坡实生苗密度最大,背风坡密度最小。而实生苗占总植株数比为半流动沙丘迎风坡(98%)>背风坡(91%)>固定沙丘(65%)>丘间低地(55%)。就萌蘖苗与实生苗平均密度之比而言,4 种生境中二者的密度之比都小于 1,说明在 4 种生境中,主要以有性方式繁殖。分别对 4 种生境的种群平均密度、萌蘖苗平均密度、实生苗平均密度进行单因

素方差分析,表明迎风坡的种群平均密度分别与其它3种生境存在显著差异,而其它3种生境的平均密度之间无显著差异;丘间低地萌蘖苗的平均密度分别与迎风坡和背风坡之间存在显著差异,而固定沙丘与其它3种生境之间无显著差异;迎风坡实生苗平均密度分别与其它3种生境存在显著差异,而其它3种生境之间无显著差异(表1)。这些结果都说明了虽然4种生境都以有性繁殖为主,但在迎风坡和背风坡样地内,有性繁殖成为主要的繁殖方式,而丘间低地样地内有性繁殖与无性繁殖相比优势并不明显。

表1 不同生境中沙拐枣种群密度(平均值±标准差,株/100m²)

Table 1 Density (Mean ± SD, ind.·100m⁻²) of *Calligonum mongolicum* population in different habitats

生境类型 Habitat type	总密度 Total Density	萌蘖苗密度 Ramet Density	实生苗密度 Seedling Density	萌蘖苗/实生苗 Ramets/Seedlings
固定沙丘 Fixed dune	10 ± 2.8 ^b	3.5 ± 1.6 ^{ab}	6.5 ± 2.3 ^b	0.538
半流动沙丘 丘间低地 lowland	13 ± 9.4 ^b	5.8 ± 5.6 ^a	7.2 ± 3.9 ^b	0.793
Semi-mobile dune 迎风坡 Windward	81 ± 9.6 ^a	1.8 ± 2 ^b	79.2 ± 9.1 ^a	0.022
背风坡 Leeward	4.4 ± 1.6 ^b	0.4 ± 0.4 ^b	4 ± 1.8 ^b	0.094

分别对表中每一列数据进行单因素方差分析, $p < 0.05$, 同一列标有相同字母的两数间无差异 Data in each column are subject to one-way ANOVA and the same letter in each column indicates no significance at 0.05 level

2.2 不同生境中种群的年龄结构

踏查中发现,3龄以下的植株多不具备繁殖能力,4~10龄植株多具备繁殖能力,而10龄后植株也多不具备繁殖能力。据此,将3龄以下植株定为幼龄组,4~10龄植株为中龄组,10龄以上植株为老龄组。

4种生境中沙拐枣萌蘖苗和实生苗的年龄结构如图1所示。固定沙丘和丘间低地生境中沙拐枣的年龄结构都表现为幼龄组萌蘖苗最多,中龄组次之,老龄组最少;实生苗则表现为中龄组最多,幼龄组次之,老龄组最少。迎风坡萌蘖苗和实生苗都表现为幼龄组所占比例最大,中龄组次之,老龄组比例最小。背风坡萌蘖苗和实生苗则表现为中龄组比例最大,幼龄组次之,老龄组比例最小。无论是萌蘖苗还是实生苗,4种生境中沙拐枣种群都为增长型种群。

2.3 不同生境种群的繁殖扩张

2.3.1 种群扩张的时空格局

就萌蘖苗而言,固定沙丘的扩张域是在其基株1~5m范围内,大多数在3~5m内;迎风坡介于1~8m内,多数介于1~4m内;背风坡范围最小在0~2m内;丘间低地介于1~4m内,多数在2~3m内。就实生苗而言,固定沙丘的扩张域在9~14m内,多数介于9~12m内;迎风坡在8~14m内,多数在9~12m内;背风坡在2~12m内,多数介于8~10m内;丘间低地在5~13m内,多数在9~11m内(图2)。总而言之,无性繁殖和有性繁殖的扩张域分别介于0~8m和2~14m内。与萌蘖苗相比,实生苗的扩张域大得多。

2.3.2 种群密度随年龄的变化

4种生境下沙拐枣种群的年龄与密度存在负相关性(图3),表明4种生境中沙拐枣种群随年龄的不断增大,种群密度都呈下降趋势。

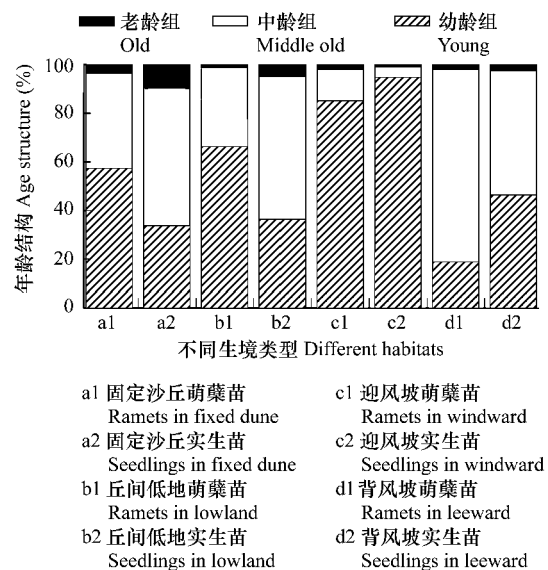
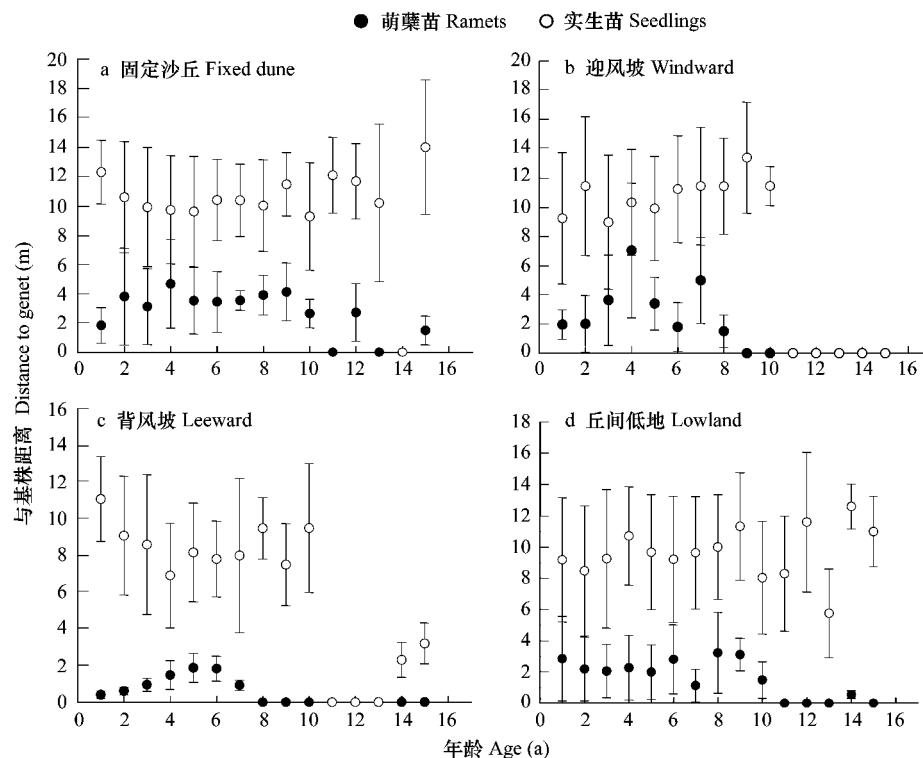


图1 不同生境沙拐枣种群的年龄结构

Fig. 1 Age structure of *Calligonum mongolicum* population in different habitats

图2 不同生境沙拐枣种群萌蘖苗和实生苗扩张时空格局(平均值 $\pm$ 标准差)Fig. 2 Expansion temporal-spatial pattern of ramets and seedlings on *Calligonum mongolicum* population in different habitats (Mean $\pm$ SD)

3 讨论

繁殖对策是指生物对环境的生殖适应趋势,是资源或能量向生存、生长和生殖等活动中最适分配的结果,在不同环境中具有独特的表现形式^[17]。许多植物同时具有两种繁殖方式,即有性繁殖和无性繁殖。当生态或遗传条件使其中一种繁殖方式受到限制时,两种繁殖方式所产生的后代数量以及两种类型后代的更新在同一物种内通常会有很大变化^[18~20]。多年生荒漠植物的有性繁殖对流动沙丘所具有的强的风蚀和沙埋特征具有重要作用;而无性繁殖具有风险风摊的特点,因此在适应沙埋以及扩张生境方面充当重要的角色^[21,22]。在适应进化过程中,沙拐枣在自然界以有性和无性两种形式进行繁殖和种群扩张。沙拐枣果实在成熟后受风力作用,大部分滚动到沙地的低洼处,并被流沙埋埋,遇合适条件后萌发成实生苗。随着幼苗长成高大植株,其生境得以固定,固定的生境以及沙拐枣的繁衍促使积沙,同时下风向地块由于缺乏植被而引发风蚀,形成风蚀坑,这使得本地和外地的沙拐枣果实积聚于所形成的湿润风蚀坑萌发出苗。这就是有性繁殖对沙拐枣侵入沙地的意义。同时,受到沙埋的实生植株又会通过较强的无性繁殖能力增加个体数量,随着沙堆的积累,沙拐枣种群发育为片状或团块状的灌丛,并能孤立于流动沙丘的光秃陡坡上将流沙固定,形成半固定和固定沙丘。相反,不同的沙丘类型又会影响到沙拐枣种群进一步的发生和发展。随着沙丘的固定和生境条件的干旱化,为旱生植物的侵入创造了条件,于是,该生境中的沙拐枣数量减少使得沙拐枣的优势地位下降;而丘间低地内具有退沙畔,即由于主风向作用,在流动沙丘迎风坡基部前沿,每年形成一条沿沙丘下部边缘走向的流沙带。由于退沙畔一般地势较低,水分条件好,适于沙拐枣的入侵和生长,沙拐枣种群在丘间低地中扩展开来,但随着母株的生长固定了沙地并恶化了土壤水分条件,沙拐枣就会改变其繁殖方式,即通过无性繁殖利用其根茎向裸露流沙扩展,扩展到相邻流沙生境的分株通过资源共享作用为其在相邻流沙生境的生长以及迅速占领裸露流沙生境提供保证。通常,与有性繁殖相比,无性繁殖具有较大的生态邻域(ecological neighborhoods,特定生态学过程所影响的时空尺度)^[23,7],沙拐枣基株可以占据很大的空间,在不同方向上延伸的植株结构对沙丘的固定以及增强景观的稳定性起到重要作用。因此,沙拐枣种群两种繁殖方式所产生的后代数量是不同沙丘

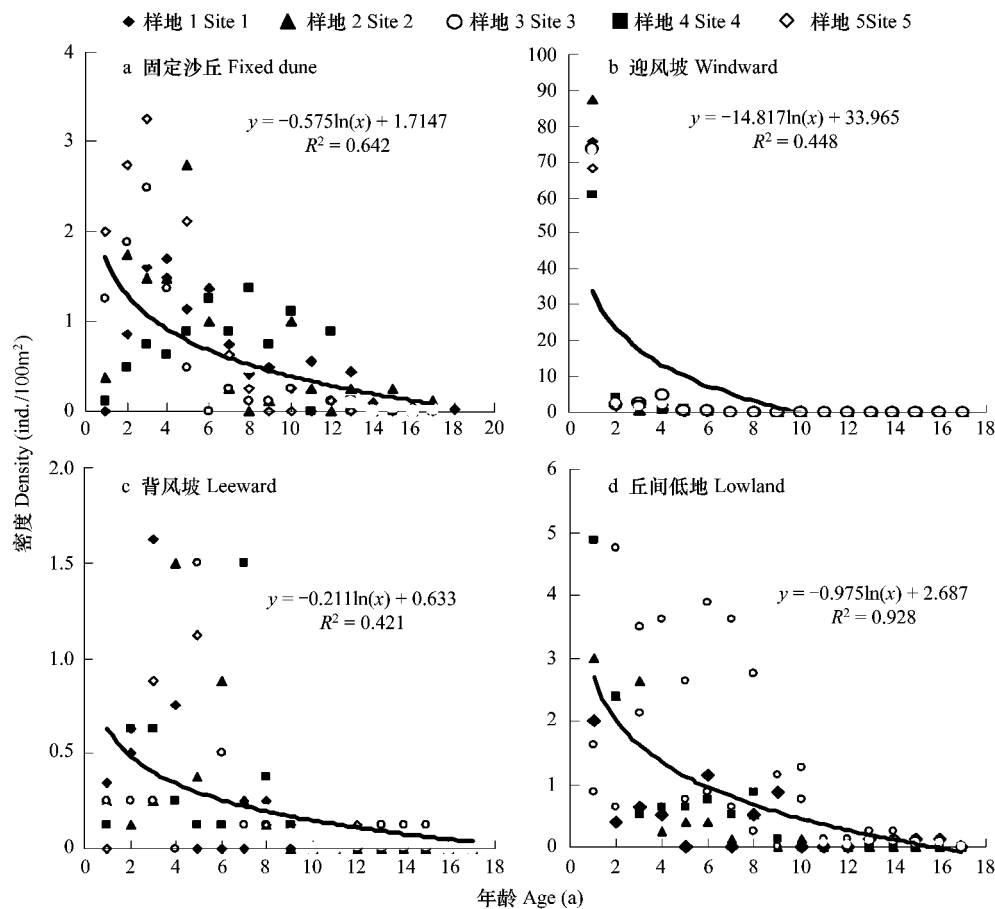


图3 不同生境种群密度与年龄的关系

Fig. 3 The relationship between density of population and age in different habitats

类型演替阶段的良好指示者。而迎风坡内实生苗主要发生在迎风坡的退却地段,大多是当年萌发的幼苗,这些幼苗数量多,但是存活时间不长,这主要与当年的降水密度和强度密切相关。

不同龄级沙拐枣种群的时空扩张分布格局表明:不同龄级萌蘖苗的分布呈不确定性。通常认为资源丰富且同质的条件下,分株年龄越小则分株与基株间平均距离越大。但研究中发现龄级较大的分株间的根茎上常萌发许多萌蘖苗,这使得新萌发的萌蘖苗与基株间的平均距离变小。如图2所示,龄级小(1、2a)的分株离基株的平均距离比龄级较大(3~7a)的分株离基株的平均距离小。资源的异质性,特别是沙地生境中土壤水分含量的异质性,是造成这种现象的主要原因,沙拐枣通过无性繁殖把分株建立在资源丰富的生境中,缩小分株间的平均距离。这为无性繁殖的觅食行为提供了又一例证^[24]。实生苗的扩张域与萌蘖苗相比较,这除了有风力搬运种子的原因外,另一主要原因是基株及各分株恶化了株丛下的土壤水分条件导致沙拐枣幼苗不易在基株下生长。

种群密度随年龄的增加与削减反映了此种群对其生长环境的适应能力和竞争生存环境的能力。沙拐枣种群的密度与年龄呈负相关。迎风坡种群密度随年龄的下降幅度最大。为了进一步了解沙拐枣种群随年龄的扩张度,这里将扩张范围与其年龄的比值定义为扩张速率。据此定义,有性繁殖的平均扩张速率为2.1m/a,无性繁殖为0.5m/a。4种生境沙拐枣种群的平均扩张速率都随年龄的增大而逐渐减小(图4),这与种群密度与年龄关系的变化一致。从扩张速率的下降幅度来看,1~2龄级的实生苗下降幅度明显大于同龄级萌蘖苗。究其原因可能是在雨水较好的年份,土壤中的种子遇到适宜的萌发条件后萌发产生了大量的幼苗,但这些幼苗并不具备逃避风蚀、沙埋、干旱等恶劣条件的能力,致使大规模的死亡。而实生苗一旦形成自身的供养

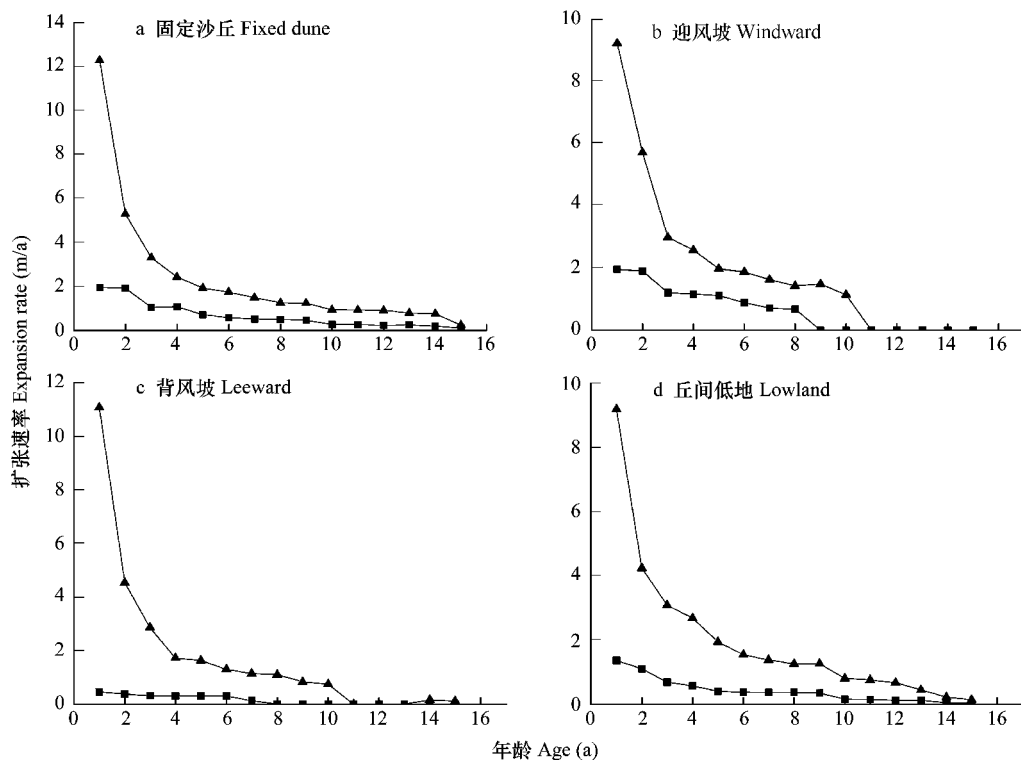


图4 不同生境沙拐枣的扩张速率

Fig.4 Expansion rate of *Calligonum mongolicum* in different habitats

能力,其生长速度加快,抵御不利环境的能力加强,对生境的适应能力就提高。可以看出1~5龄级的实生苗扩张速率下降幅度较大,而5~10龄级下降幅度相对较小。在适宜于无性繁殖的生境中,萌蘖苗在幼龄阶段主要靠母体供给资源,但随着年龄的增长,激烈的同胞竞争^[25,20]和同株异花授粉的代价^[26,27,20]以及分株之间相互干扰降低了无性繁殖生长的收益^[28,20],所以萌蘖苗在1~2龄级下降幅度很小,而2~3龄级下降幅度增大。因此,也可以认为,影响扩张速率的内因是种内竞争(主要影响无性繁殖)和种群变老(主要影响有性繁殖)使扩张能力逐渐下降。在自然种群中,环境资源总是有限的,种群通常都是在环境资源供应有限的条件下增长。在有限的资源条件下,随着种群内个体数量的增多,对有限空间和其它生活必须资源的种内竞争也加剧,这必然影响种群的存活率,从而降低种群实际增长率。影响种群扩张的外因是随着沙丘固定,土壤水分降低,地表形成结皮以至于通透性变差,阻碍了沙拐枣种群的扩张。从另一角度来看,沙拐枣有性繁殖的扩张速率虽然大于无性繁殖,但考虑到二者扩张速率的下降幅度,无性繁殖表现出平稳持续的特性,这更有利于种群持续扩张。

研究发现4种生境内实生苗的最大年龄级数总是大于萌蘖苗。这反映了沙拐枣种群在进入新的生境时开始于有性繁殖,然后在有利于无性繁殖的条件下,以无性繁殖方式占据空间。沙拐枣种群在4种生境下所表现出的种群特征、繁殖规律、种群的扩张时空格局等都是为了提高其对生境的适合度。

4 结论

(1)沙地生境中沙拐枣以有性繁殖为主,以无性繁殖为辅适应沙地环境、扩张其生存空间。固定沙丘、丘间低地、半流动沙丘迎风坡、背风坡萌蘖苗的平均密度分别为 (3.5 ± 1.6) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$ 、 (5.8 ± 5.6) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$ 、 (1.8 ± 2) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$ 、 (0.4 ± 0.4) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$;实生苗平均密度分别为 (6.5 ± 7.3) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$ 、 (7.2 ± 3.9) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$ 、 (79.2 ± 9.1) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$ 、 (4 ± 1.8) 株 $\cdot 100\text{m}^{-2}$ 。

(2)沙拐枣种群的密度和扩张速率都随着年龄的增大而下降。固定沙丘、半流动沙丘迎风坡、背风坡、丘间低地中,沙拐枣种群无性繁殖的扩张域和平均扩张速率分别为1~5m和0.67m/a、1~8m和0.64m/a、0~

2m 和 0.15m/a、1~4m 和 0.41m/a。无性繁殖扩张速率的下降幅度在 1~2 龄级很小,而 2~3 龄级增大。

References:

- [1] Liao M J, Wang Q B, Song M H, *et al.* Clonal architecture and ramet population characteristics of *Leymus chinensis* from different habitats in the Xilin river watershed. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26: 33—38.
- [2] Prach K, Pysek P. Clonal plant—what is their role in succession? *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 1994, 29: 307—320.
- [3] Cook R. Growth and development in clonal plant population. Jackson J B C, Buss L W, Cook R E eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. New Haven: Yale University Press, 1985. 259—296.
- [4] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 1994, 25: 159—238.
- [5] Dong M, Alatan B, Xing X R, *et al.* Genet characters of *Hedysarum laeve* and the characters of its ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Phytocologica sinica*, 1999, 23(4): 302—310.
- [6] Schenk H J. Clonal plants and environmental heterogeneity. *Plant Ecol*, 1999, 141: 3—7.
- [7] Chen Y F, Dong M. Relative importance of clonal and non-clonal plants in the landscape dynamics of Mu Us sandland. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(3): 377—380.
- [8] Liu Z M. Relationship between regeneration characteristics and arenaceous adaptability of *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum*. *Acta Phytocologica Geobotanica Sinica*, 1992, 16: 136—142.
- [9] Chen Y F, Dong M. Genet characters of *Hedysarum laeve* and the characters of its ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(1): 40—45.
- [10] Mao Z M, Pan B R. The classification and distribution of *Calligonum* spp in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1986, 24: 98—107.
- [11] Yang C Y. *Flora of Xinjiang*. Wulumoqi: Xinjiang Science and technology and Hygiene Publishing House, 1992.
- [12] Zhang H N. A study on the species selection of *Calligonum* and its forestation in the Drift-sand area of Cele county. *Arid Zone Research*, 1992, 9: 13—16.
- [13] Ren J, Tao L. Differences of growth benefits among the population of *Calligonum* spp. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2002, 35: 454—457.
- [14] Zhang D M, Mao Z M. A study on the *Calligonum* desert in Xinjiang. *Arid Zone Research*, 1989, 15: 13—18.
- [15] Li A P, Yao H L. Introduction and cultivation of *Psammophyte-Calligonum alaschanicum* and study on bio-ecological characteristics. *Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, 2001, 1: 10—12.
- [16] Su P X, Zhao A F, Zhang L X, *et al.* Characteristic in photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* of desert species. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, 23: 11—17.
- [17] Deng Z F, Xie X L, Zhou X M. Primary study on the reproductive strategies of *Kobresia hamilis* population in Alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20: 68—70.
- [18] Eckert C G. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 2002, 15: 501—520.
- [19] Eckert C G, Lui K, Bronson K, *et al.* Population genetic consequences of extreme variation in sexual and clonal reproduction in an aquatic plant. *Molecular Ecology*, 2003, 12: 331—344.
- [20] Zhang Y F, Zhang D Y. A sexual and Sexual reproductive strategies in clonal plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30: 174—183.
- [21] Zhu Z. Study on the dynamic processes of sand dune evolution under wind action. In: *Institute of geographic science and natural resources research, CAS eds. Collected Papers of Geography (No. 5)*. Beijing: Science Press, 1963.
- [22] Yan Q L, Liu Z M, Ma J L, *et al.* The role of reproductive phenology, seedling emergence and establishment of perennial *Salix gordejewii* in active sand dune fields. *Annals of Botany*, 2007, 99: 19—28.
- [23] Addicott J F, Aho J M, Antolin M F, *et al.* Ecological neighborhoods: Scaling environmental patterns. *Oikos*, 1987, 49: 340—346.
- [24] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38: 828—835.
- [25] De Kroon H, Van Groenendaal J M. *The Ecology and evolution of clonal plants*. Leiden: Backhuys publishers, 1997.
- [26] Handel S N. The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. *American Naturalist*, 1985, 125: 367—384.
- [27] Charpentier A. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology*, 2002, 15: 521—530.
- [28] Loehh C. Partitioning of reproductive effort in clonal plants: a benefit-cost model. *Oikos*, 1987, 49: 199—208.

参考文献:

- [1] 廖明隽,王其兵,宋明华,等. 内蒙古锡林河流域不同生境中羊草的克隆构型和分株种群特征. *植物生态学报*, 2002, 26: 33—38.

- [5] 董鸣,阿拉腾宝,刑雪荣,等. 根茎禾草沙鞭的克隆基株及分株种群特征. 植物生态学报, 1999,23(4): 302~310.
- [7] 陈玉福,董鸣. 毛乌素沙地群落动态中克隆和非克隆植物作用的比较. 植物生态学报, 2002,26(3):377~380.
- [8] 刘志民. 木岩黄芪的繁殖特点及其与沙生适应性的关系. 植物生态学与地植物学报,1992,16: 136~142.
- [9] 陈玉福,董鸣. 毛乌素沙地根茎灌木羊柴的基株特征和不同生境中的分株种群特征. 植物生态学报,2002,24(1):40~45.
- [10] 毛祖美,潘伯荣. 我国沙拐枣属的分类与分布. 植物分类学报, 1986,24: 98~107.
- [11] 杨昌友. 新疆植物志. 乌鲁木齐:新疆科技卫生出版社, 1992.
- [12] 张鹤年. 策勒县流动沙地沙拐枣属的引选和造林研究. 干旱区研究, 1992,9:13~16.
- [13] 任珣,陶玲. 沙拐枣属植物种间的生长效益研究. 甘肃农业大学学报, 2000,35:454~457.
- [14] 张佃民,毛祖美. 新疆的沙拐枣灌木荒漠. 干旱区研究, 1989,15:13~18.
- [15] 李爱平,姚洪林. 沙生植物阿拉善沙拐枣的引种栽培及生物生态学特性研究. 内蒙古林业科技, 2001,1: 10~12.
- [16] 苏培玺,赵爱芬,张立新,等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. 西北植物学报, 2003,23: 11~17.
- [17] 邓自发,谢小玲,周兴民. 高寒草甸矮蒿草种群繁殖对策的研究. 生态学杂志,2001,20:68~70.
- [20] 张玉芬,张大勇. 克隆植物的无性与有性繁殖对策. 植物生态学报, 2006,30: 174~183.
- [21] 朱震达. 风力作用下沙丘演变动态过程中若干问题初步研究. 见:中国科学院地理研究所主编. 地理集刊(第5号). 北京:科学出版社,1963.
- [22] 闫巧玲,刘志民,马君玲,等. 多年生植物黄柳的生殖物候、幼苗萌发和建植对流动沙丘的作用. 植物学纪事, 2007, 99:19—28.
- [24] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长:觅食行为. 植物学报, 1996,38:828~835.