

DOI: 10.5846/stxb201711262112

康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 薛正伟, 杨丽丽, 韩路, 柳维扬. 荒漠绿洲过渡带柽柳种群结构与空间格局动态. 生态学报, 2019, 39(1): - .

Kang J P, Ma Y Y, Ma S Q, Xue Z W, Yang L L, Han L, Liu W Y. Dynamic changes of spatial pattern and structure of the *Tamarix ramosissima* population at the desert-oasis ecotone of the Tarim Basin. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): - .

荒漠绿洲过渡带柽柳种群结构与空间格局动态

康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 薛正伟, 杨丽丽, 韩路, 柳维扬*

塔里木大学植物科学学院, 阿拉尔 843300

摘要:在塔克拉玛干沙漠北缘荒漠绿洲过渡带设置 1 hm² 研究样地, 应用相邻格子法进行每木调查, 从径级结构、空间分布格局、生命表、存活曲线和时间序列等方面研究柽柳种群结构与空间格局动态及其形成机理。结果表明: 荒漠绿洲过渡带柽柳群落结构简单、物种稀少, 多为单优群落。柽柳种群径级与高度结构均呈纺锤型, 属衰退型种群; 存活数、期望寿命(e_x) 随径级增加而降低, 存活曲线接近 Deevey II 型, 小径级死亡率、消失率与高度级失稳率较高, 未来小径级、大径级灌木数量分别随时间推移减少与显著增多, 更新资源匮乏使种群走向衰败。柽柳种群空间格局总体上为聚集分布, 幼苗、小径级灌木为聚集分布, 中、大径级灌木则为随机分布; 不同径级的空间格局随尺度变化明显不同, 小径级与大径级灌木分别在 <3 m、<13 m 和 17—36 m 尺度内呈随机分布, 其他尺度均呈聚集分布, 而中等径级灌木在研究尺度内呈随机分布, 这是其繁殖特性、种内竞争、生境异质性与生态适应的结果。小径级与中等径级灌木、小径级与大径级灌木空间关联性分别在 ≥ 9 m、7—47 m 空间尺度上相互排斥, 致使幼小径级生长发育受抑而影响种群稳定。种群多度分布与环境的多元统计分析表明土壤水分、氮素是限制柽柳种群生长、分布和造成种群更新困难、衰退的主要因子。

关键词: 荒漠绿洲过渡带; 柽柳; 种群动态; 空间格局; 形成机制

Dynamic changes of spatial pattern and structure of the *Tamarix ramosissima* population at the desert-oasis ecotone of the Tarim Basin

KANG Jiapeng, MA Yingying, MA Shuqin, XUE Zhengwei, YANG Lili, HAN Lu, LIU Weiyang*

College of Plant Science, Tarim University, Alar 843300, China

Abstract: *Tamarix ramosissima* is perennial shrub with strong resistance to drought, salinity, and wind. As one of the ecological keystone species of the Tarim Desert natural ecosystem, it plays a dominant role in maintaining the stabilized structure and function of the desert ecosystem and protecting the ecological safety of the oasis. To illuminate the ecological characteristics of a *T. ramosissima* population and to better understand the effects of biological and environmental factors on its population distribution, we studied the population structure, life table, survivorship curve, quantitative dynamics, and spatial distribution patterns of a *T. ramosissima* population at the desert-oasis ecotone of the Tarim Basin, Xinjiang, China. Ensuring the wise use, conservation, and preservation of the ecological bushwood in the Tarim Basin was the goal of this study. The age structure, life table, survivorship curve, and time sequence prediction of the *T. ramosissima* population were determined to analyze its population structure and dynamics. A simple community structure and a sparse species composition were found in the *T. ramosissima* at the desert-oasis ecotone of Tarim Basin. The age structure of the *T. ramosissima* population had a spindle-type shape with a low percentage of younger individuals, indicating that the population is likely to decline continuously. The number of surviving individuals and life expectancy of the *T. ramosissima* population

基金项目: 兵团应用基础研究(2015AG006); 国家自然科学基金项目(31560182, 31060066)

收稿日期: 2017-11-26; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hlzky@163.com

monotonically decreased with increasing size class. The survivorship curve generally matched with Deevey II type. Small size shrubs are always accompanied with higher mortality rates and hazard rates, while highness class structure indicated low shrubs had higher lost stable rate. Seedlings could not be regenerated in time. The number of large size shrubs increased significantly with community development, which accelerates the shrunk of population size. This species generally had a clumped distribution pattern. Nevertheless, this pattern gradually changed over time from a clumped to a random pattern as shrubs matured from young to middle-aged to old-growth shrubs. Spatial variations of different growth stages changed obviously with different scales. Small size shrubs and large size shrubs had random distributions at scales of 0—3 m, 0—13 m and 17—36 m, respectively. They showed aggregated distributions at other scales. Mid-sized shrubs had a random distribution at all scales, which was related to habitat heterogeneity, reproductive characteristics, intraspecific competition, and ecological adaptation. Results of the spatial association analysis showed that small size shrubs were significantly negatively associated (mutually exclusive) to mid-size shrubs at scales ≥ 9 m, to large size shrubs at scales of 7—47 m, which were not conducive to the growth and regeneration of small individuals, further to affect population stability. Correlation and stepwise regression analysis between environmental factors and abundance distribution showed that the soil water and nitrogen contents were the main factors that restricted the growth, distribution, and regeneration.

Key Words: desert-oasis ecotone; *Tamarix ramosissima*; population dynamics; spatial pattern; formation mechanism

种群结构是种群最基本的特征,它既可反映种群内不同大小个体数量的分布和配置状况,也能反映种群生存状况与受干扰状态及预测未来种群动态、演变趋势^[1-2]。种群空间分布格局是指种群个体在水平空间的配置状况,反映环境对个体行为、生长和生存的影响及相互关系^[2-3]。植物种群空间格局受自身生物学特性、种间关系、生境条件及其相互作用共同影响^[3],分析其特征能揭示种群生存策略、空间格局形成的生态学过程、成因及动态机理^[2-4]。因此,研究种群结构和空间分布格局,有助于更好地认识种群生态特性、影响因素、形成机制与演替规律,揭示种群和环境间的关系及其对环境资源的利用与适应策略,对种群及群落更新复壮、生态系统恢复具有重要意义。

荒漠绿洲过渡带是干旱区荒漠生态系统的组成部分,其对环境变化敏感且直接影响干旱绿洲区人类生存、绿洲生态系统的稳定和生态安全^[5]。多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)作为西北地区优良的防风固沙、盐碱地治理的灌木树种^[3],广泛分布于塔里木极端干旱荒漠区,成为维持干旱荒漠生态系统稳定的关键种^[4],对遏制区域生态退化、改善生态环境和维护荒漠绿洲生态系统健康发挥着重要作用。多枝怪柳在塔克拉玛干沙漠北缘荒漠过渡带多形成大面积连片的单优群落,也常与其他荒漠植物共存,成为绿洲前沿风沙区的典型代表群落和天然屏障。近年来,随着塔里木灌区人工绿洲的不断扩张,绿洲外围过渡区域遭到强烈挤压,致使怪柳灌丛生长衰退,林分结构失调,系统功能退化。荒漠绿洲生态环境恶化作为一个全球性问题已受到国内外广泛关注和高度重视。目前,学者对于干旱荒漠区怪柳灌丛的研究主要集中在水盐环境梯度下怪柳生长发育、群落结构与分布格局、生态适应性、生物多样性、土壤养分空间异质性及种群与环境关系^[6-11]等方面,但有关塔克拉玛干沙漠北缘荒漠绿洲过渡带怪柳灌丛结构与空间格局动态及退化机理的研究少见报道。怪柳种群在塔里木荒漠绿洲过渡带的生长状况和种群动态如何?生活史特征是什么?生物因素和环境因素如何影响怪柳种群结构与空间分布格局?主要限制因子是什么?本文以塔克拉玛干沙漠北缘荒漠绿洲过渡带怪柳灌丛为研究对象,通过野外样地调查分析怪柳种群径级/高度结构、数量与空间格局动态,揭示怪柳种群动态规律与未来发展趋势及其影响机制、退化机理,以期对塔里木极端干旱荒漠区怪柳种群保护、复壮更新与荒漠植被恢复、生态治理提供科学理论依据。

1 研究区概况

研究区位于塔克拉玛干沙漠北缘,阿拉尔市南口镇荒漠绿洲过渡带(81°24'E,40°28'N),海拔 1008 m,属

暖温带大陆性干旱气候,区内光热资源丰富,昼夜温差大。太阳总辐射能 $5796 \text{ MJ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,平均日照时数 2729.0 h ,年平均气温 10.4°C , $\geq 10^\circ\text{C}$ 年积温 4340°C ,平均气温 $\geq 10^\circ\text{C}$ 的持续日数为 201 d ,极端最高温度 39.4°C ,极端最低温度 -25.0°C 。年平均降水量 50.4 mm ,年平均蒸发量 1880.0 mm ,干燥度 $12-19$ 。风沙灾害频繁,春、夏季多大风天气,是该地区风沙危害的主要季节。过渡带物种稀少,建群种为多枝怪柳 (*Tamarix ramosissima*),伴生种有芦苇 (*Phragmites australis*)、骆驼刺 (*Alhagi sparsifolia*)、花花柴 (*Karelinia caspica*) 等。地下水位 2.5 m 左右,土壤类型为风沙土,土壤表层总盐 5.36% ,质量含水量 5.86% ,有机质含量 1.51 g/kg ,全氮含量 0.03 g/kg 。

2 研究方法

2.1 样地设置与野外调查

经充分踏查在塔克拉玛干沙漠北缘荒漠绿洲过渡带典型代表性地段设置 1 块 $100 \text{ m} \times 100 \text{ m}$ 样地,以 50 m 间隔分成 4 个 $50 \text{ m} \times 50 \text{ m}$ 的小样方。采用相邻格子法对天然怪柳灌丛调查,以 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 为基本单元,记录每个单元内怪柳灌丛数量、丛径数、高度、冠幅、基径等指标,同时以样地一边为 X 轴,以其垂直边为 Y 轴建立平面直角坐标系,测量所有怪柳灌丛 (X, Y) 座标。草本层 ($1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$) 采用对角线法进行植物种类、高度、频度、多度等详细调查,并用 GPS 定位,记录样地经纬度和海拔等生态因子。

$100 \text{ m} \times 100 \text{ m}$ 样地中心“十”字线上与每块小样方对角线上 (5 点) 采集土样,深度 1.0 m ,分 5 层用土钻每隔 20 cm 取土样分层混合,用铝盒和塑料袋封装,室内测定土壤理化性质。土壤含水量采用烘干法测定;土壤总盐采用蒸馏水浸提,水土比为 $5:1$,水浴蒸干法测定。土壤有机质采用重铬酸钾-硫酸外加热法测定;全氮采用凯式定氮法测定;速效氮采用碱解扩散法测定;速效磷采用碳酸氢钠浸提-钼蓝比色法测定;全钾采用氢氧化钠熔融-火焰光度法测定;速效钾采用醋酸铵浸提-火焰光度法测定。

2.2 数据分析

2.2.1 怪柳种群结构和生命表、存活曲线

根据怪柳生长缓慢的生物学特性,正常条件下基径大小与灌木年龄成正比。本研究采用基径 (BD) 和树高 (H) 2 个指标进行种群结构分析。根据基径 (BD) 的分布状况,将基径划分为 11 个等级: I 级 ($BD < 1 \text{ cm}$)、II 级 ($1 \text{ cm} \leq BD < 2 \text{ cm}$)、III 级 ($2 \text{ cm} \leq BD < 3 \text{ cm}$)、IV 级 ($3 \text{ cm} \leq BD < 4 \text{ cm}$)、V 级 ($4 \text{ cm} \leq BD < 5 \text{ cm}$)、VI 级 ($5 \text{ cm} \leq BD < 6 \text{ cm}$)、VII 级 ($6 \text{ cm} \leq BD < 7 \text{ cm}$)、VIII 级 ($7 \text{ cm} \leq BD < 8 \text{ cm}$)、IX 级 ($8 \text{ cm} \leq BD < 9 \text{ cm}$)、X 级 ($9 \text{ cm} \leq BD < 10 \text{ cm}$)、XI 级 ($BD \geq 10 \text{ cm}$)。高度以 0.5 m 为级阶,每增加 0.5 m 为一级,将高度划分为 9 个等级: I 级 ($H < 0.5 \text{ cm}$)、II 级 ($0.5 \text{ cm} \leq BD < 1.0 \text{ cm}$)、III 级 ($1.0 \text{ cm} \leq BD < 1.5 \text{ cm}$)、IV 级 ($1.5 \text{ cm} \leq BD < 2.0 \text{ cm}$)、V 级 ($2.0 \text{ cm} \leq BD < 2.5 \text{ cm}$)、VI 级 ($2.5 \text{ cm} \leq BD < 3.0 \text{ cm}$)、VII 级 ($3.0 \text{ cm} \leq BD < 3.5 \text{ cm}$)、VIII 级 ($3.5 \text{ cm} \leq BD < 4.0 \text{ cm}$)、IX 级 ($BD \geq 4.0 \text{ cm}$)。统计样地内各径级/高度级株数,以径级/高度级为纵轴,株数/ hm^2 为横轴,绘制怪柳种群径级/高度结构图。将径级从小到大的顺序看作是时间顺序关系,统计各径级株数,采用均滑技术处理,编制种群静态生命表^[12],并绘制存活曲线。

依据怪柳生活史特点,将其划分为 4 个生长阶段:幼苗 (I 级)、小径级灌木 (II—III 级)、中等径级灌木 (IV—VII 级)、大径级灌木 (VIII—XI 级)。

2.2.2 怪柳种群结构动态与趋势预测

运用高度级间的失稳率^[13],时间序列预测模型^[14]对种群数量动态分析。

两相邻高度级 ($i \rightarrow i+1$ 级) 间种群个体数量失去稳定的速率:

$$V_{i,i+1}(\%) = \frac{N_i - N_{i+1}}{N_i} \times 100\% \quad (1)$$

种群整体失去稳定的速率由各级失稳率 $V_{(i,i+1)}$ 对各级该种群个体数 N_i 加权:

$$V(\%) = \frac{\sum_{i=1}^{k-1} (V_{i,i+1} \times N_i)}{\sum_{i=1}^{k-1} N_i} \times 100\% \quad (2)$$

式中, $V_{i,i+1}$ 为相邻高度级失稳率; $V(\%)$ 为种群整体高度级失稳率; N_i 为第 i 高度级种群的个体数。

时间序列预测模型:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (3)$$

式中, n 表示需要预测的未来时间年限, M_t 表示未来 n 年时 t 龄级种群大小, X_k 为当前 k 龄级的种群大小。根据现有怪柳种群的年龄结构数据, 应用上式计算、预测未来种群发展趋势, 原理与方法见文献^[14]。

2.2.3 种群空间分布格局与空间关联性

采用扩散系数、丛生指标、聚块性指数、负二项参数、平均拥挤度及 Morisita 指数等 6 种指标, 计算不同径级怪柳的空间分布类型, 具体计算方法见文献^[2,15]。为了进一步解释实际的空间格局, 建立视植物为二维空间点的 Ripley's K 函数以样地内某点为圆心, 一定长度 t 为半径的圆内植物个体数进行计算, 计算公式为^[16-17]:

$$K(t) = A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_t(u_{ij}) / n^2 \quad (4)$$

$$L(t) = \sqrt{K(t)/\pi} - t \quad (5)$$

式中, $K(t)$ 为从某一随意点起, 个体落在半径 t 内的期望值, A 为样方面积, n 为样方内种群个体数或不同生长阶段的个体数; $I_t(u_{ij})$ 为指示函数, 设 u_{ij} 为点 i 到点 j 的距离, 当 $u_{ij} \leq t$ 时, $I_t(u_{ij}) = 1$, 当 $u_{ij} > t$ 时, $I_t(u_{ij}) = 0$; W_{ij} 为以点 i 为圆心, u_{ij} 为半径的圆周长在面积 A 中的比例, 可校正边界效应引起的误差。

应用 Ripley's 双变量 $K_{12}(t)$ 函数对怪柳不同生长阶段种内关联性进行分析, 其计算及原理与 Ripley's K 函数类似, 可用下式估算:

$$K_{12}(t) = A \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{1}{W_{ij}} I_t(u_{ij}) / n_1 n_2 \quad (6)$$

$$L_{12}(t) = \sqrt{K_{12}(t)/\pi} - t \quad (7)$$

式中, K_{12} 为从某一随意点起, 2 个类型个体落在半径 t 内的期望值; n_1 、 n_2 为 2 个类型组的数目; A 、 $I_t(u_{ij})$ 和 W_{ij} 含义同上。

为了评价 $L(t)$ 、 $L_{12}(t)$ 偏离随机分布的显著性程度, 利用 Monte Carlo 方法通过 1000 次随机模拟来计算 99% 的置信区间(上下包迹线)。当 $L(t)$ 、 $L_{12}(t)$ 位于上包迹线之上时分别为聚集分布、空间正关联, 位于上下包迹线之间时分别为随机分布、相互独立, 位于下包迹线之下时分别为均匀分布、空间负关联。采用空间尺度由 0 增加到 50 m, 步长为 1 m; 利用生态学软件包 ADE-4 来完成。

当种群表现为聚集分布时, 把偏离随机置信区间的最大值定义为聚集强度, 对应于聚集强度的尺度为聚集尺度, 把以对应于聚集强度的聚集尺度为半径的圆面积定义为最大聚集规模^[18]。

2.2.4 种群分布与环境的关系

为分析怪柳种群分布与环境因子之间的关系, 将土壤水分、总盐、有机质、氮、磷、钾等因子作为自变量, 分别与每个小样方内的怪柳个体数量进行相关分析, 并对相关系数 r 的可信度进行 t 检验^[19]。同时采用逐步回归分析得出最优回归方程, 确定显著影响因素。

3 结果与分析

3.1 荒漠绿洲过渡带怪柳种群结构动态分析

3.1.1 怪柳种群结构

图 1 可见, 塔里木荒漠绿洲过渡带怪柳种群的个体数量随径级的增大呈先增加后降低的单峰型变化趋

势,径级结构呈中间大、两头小的纺锤型,属于衰退型种群,但种群结构保持相对完整。据统计,幼苗(I)数量最少,仅3株,占总体1.60%;小径级灌木(II—III)数量最多共109株,占总体59.98%;中等径级灌木(IV—VII)个体数量较多为69株,占36.70%;大径级灌木(VIII—XI)个体数量较少,有7株,占总体3.72%,表明过渡带怪柳种群幼苗更新较差,随时间推移和灌木继续生长,中等径级、大径级灌木逐渐衰老死亡,幼苗数量无法及时更新补充,将导致怪柳种群衰败。

怪柳种群高度结构与径级结构变化相似,呈正态分布(图1)。高度(H)<0.5 m的幼苗(I)和 H <1.0 m灌木(II)个体数量最少,分别占总体1.06%、2.13%,仅有6株;III—VI级个体数量最多(163株),占总体86.70%,其中IV、V级个体数量较多。 H >3.0 m的大个体(VII—IX)数量较小,占总体10.11%。表明过渡带立地条件较差,怪柳幼苗、低矮灌木生长明显受抑,种群更新困难。经统计分析表明,怪柳基径与高度呈对数关系, $y=1.3833\ln(x)+0.7589$, $R^2=0.9810$ ($n=155$, $P<0.01$),拟合方程达极显著水平。对数方程显示,怪柳种群具有前期生长快,后期生长慢的特征。

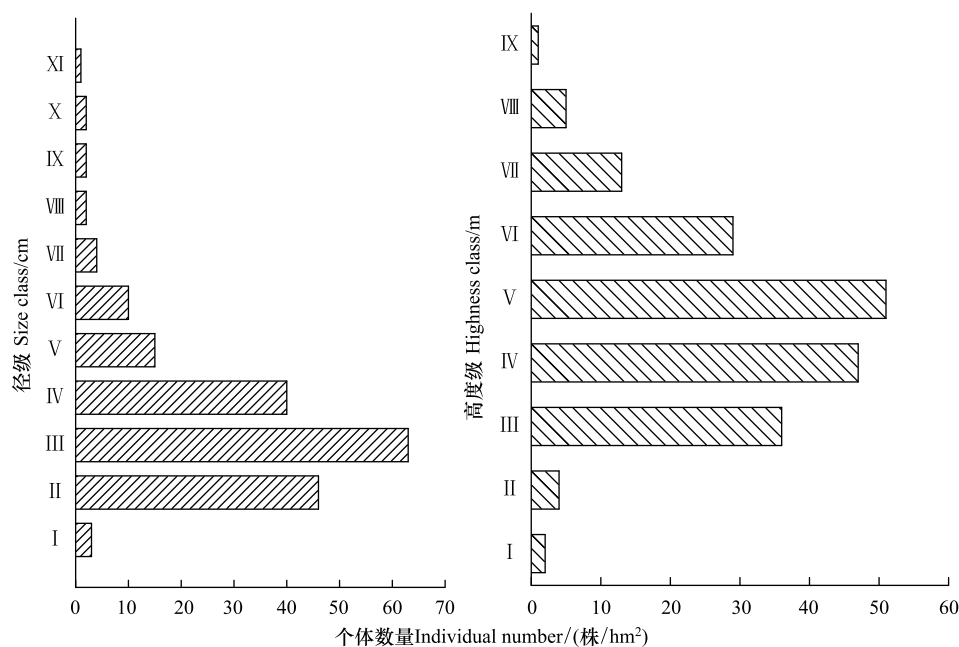


图1 荒漠绿洲过渡带怪柳种群径级与高度结构

Fig.1 The size and height class of *T. ramosissima* population at the desert-oasis ecotone

3.1.2 怪柳种群静态生命表、存活曲线、死亡率曲线与消失率曲线

表1可见,塔里木荒漠绿洲过渡带怪柳种群存活数随着龄级增加而降低,死亡率在VI龄达最高,之后随径级增加而下降,呈现“低—高—低”纺锤型模式。原因是随怪柳灌丛逐渐长大,对空间资源需求不断增加与生态位发生重叠,种内个体之间竞争加大,自疏作用加强,导致死亡率不断上升。随径级增大与冠幅扩大,种内竞争更加激烈,导致死亡率出现峰值,其后个体数量减少、竞争减弱、死亡率下降。期望寿命(e_x)随径级增大而逐渐下降(表1),是由于小径级个体间竞争较弱,能有效地利用群落资源,从而种群进入生长旺盛期, e_x 较大,即年轻个体生命力与平均生存能力强。随后 e_x 在VII、VIII径级有所回升,然后又下降,主要是怪柳种群达到一定年龄后生理机能开始退化,这种趋势符合种群的生物学特征,反映了怪柳种群整个生命过程中个体生命力与平均生存能力的衰退。

怪柳种群存活曲线(S_x)表明幼苗、小径级灌木存活率较高,中等径级灌木(IV—VII)存活率较低而死亡率显著升高(图2)。因为前期个体较小,对空间资源竞争较弱;随径级增长灌丛扩大,对空间资源需求增大、自疏作用增强及环境筛选强度增大,导致死亡率增高,存活个体减少。VII径级之后的大径级灌木存活数下降减缓、变化趋于平衡。

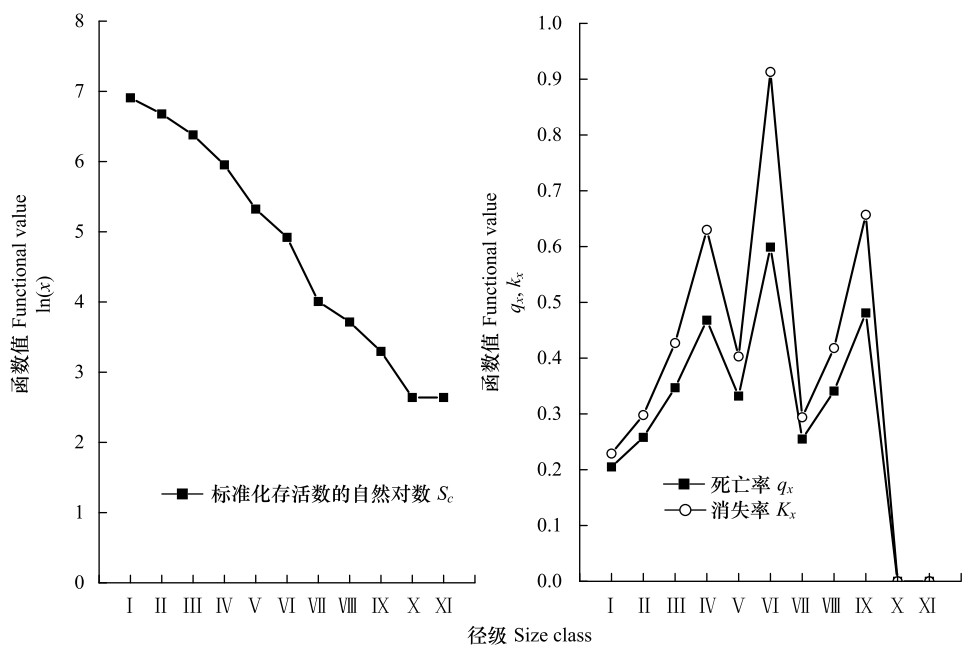


图2 柽柳种群存活曲线(S_c)、死亡率(q_x)及消失率(K_x)曲线

Fig.2 The survival(S_c), mortality(q_x) and hazard rate(K_x) curve of *T.ramosissima* population

柽柳种群死亡率(q_x)曲线和消失率(K_x)曲线大致重合,变化趋势一致(图2)。 q_x 和 K_x 都出现三个高峰期。第一、二高峰期均出现在Ⅳ、Ⅵ径级(中等径级灌木阶段),正是柽柳生长旺盛期,种内资源竞争激烈,生长势较弱的个体死亡,导致其 q_x 、 K_x 较高。第三高峰期出现在Ⅸ径级,由于此时大径级灌木个体达到一定年龄后生理机能开始衰弱,生存能力降低所导致。采用两种数学模型对柽柳种群存活状况是符合DeeveyⅡ型还是符合DeeveyⅢ曲线进行检验,经拟合建立其相应模型如下: $N_x = 8.5523e^{-0.1067x}$ ($r = 0.9840^{**}$); $N_x = 8.9158x^{-0.4284}$ ($r = 0.8879^{**}$)。由于指数模型相关系数(r)大于幂函数模型 r 值,判定塔里木荒漠绿洲过渡带柽柳种群存活曲线更趋于DeeveyⅡ型。

表1 荒漠绿洲过渡带柽柳种群特定时间生命表(1 hm²)

Table 1 The time-specific life table of *T.ramosissima* population at the desert-oasis ecotone

径级 X	存活数 a_x	匀滑修正 存活数 a'_x	标准化 存活数 l_x	死亡量 d_x	死亡率 q_x	区间寿命 L_x	总寿命 T_x	期望寿命 e_x	存活率 S_x	消失率 k_x
I	3	73	1000	205	0.205	897.5	2763.0	2.76	0.795	0.229
II	46	58	795	205	0.258	692.5	1865.5	2.35	0.742	0.298
III	63	43	590	205	0.347	487.5	1173.0	1.99	0.653	0.427
IV	40	28	385	180	0.468	295.0	685.5	1.78	0.532	0.630
V	15	15	205	68	0.332	171.0	390.5	1.90	0.668	0.403
VI	10	10	137	82	0.599	96.0	219.5	1.60	0.401	0.913
VII	4	4	55	14	0.255	48.0	123.5	2.25	0.745	0.294
VIII	2	3	41	14	0.341	34.0	75.5	1.84	0.659	0.418
IX	2	2	27	13	0.481	20.5	41.5	1.54	0.519	0.657
X	2	1	14	0	0	14.0	21.0	1.50	1.000	0
XI	1	1	14	—	—	7.0	7.0	0.50	0	—

X:Size class; a_x :Survival numbers; a'_x : survival numbers after smoothed; l_x :Standard survival numbers; d_x :Number of dying during interval; q_x : Average mortality rate per age stage; L_x :Life between the interval; T_x :Total life; e_x :Mean expectative life; K_x : Hazard rate; S_x : survival rate

3.1.3 柽柳种群高度级失稳率与数量动态预测

利用高度级失稳率判定种群和群落增长、衰退、稳定及量变程度的动态属性^[13]。柽柳种群 $V_p(I, II)$ 、 $V_p(II, III)$ 、 $V_p(III, IV)$ 、 $V_p(IV, V)$ 为负值(表 2),表明 I 级幼苗、II、III、IV 级灌木均具有较高的衰退速率,其中 II 级灌木衰退速率最高,其次为 I 级幼苗。 $V_p(V, VI)$ 、 $V_p(VI, VII)$ 、 $V_p(VII, VIII)$ 、 $V_p(VIII, IX)$ 均为正值,但并不能说明 V—IX 级灌木具有较强的增长趋势或较快的增长速率, $V_p(VII, VIII)$ 和 $V_p(VIII, IX)$ 正值较高是由于 VIII、IX 高度级个体数量较少造成的。过渡带柽柳种群总体失稳率为正值,但非常接近零,表明随着群落演替优势种群正朝着削弱现有组成格局方向发展,种群更新资源匮乏,高度级大的柽柳数量减少与优势地位被削弱,群落朝衰退方向发展。

以塔里木荒漠绿洲过渡带柽柳种群各径级株数为原始数据,按照一次平均推移法预测出各径级在未来 3、4、5 年后的种群动态(图 3)。柽柳种群各径级株数的峰值在时间序列预测中依次向后推移,幼苗(I)、小径级灌木(II、III)个体数随着时间的推移逐渐减少,V 径级之后各径级个体数逐渐增多。未来 3、4 年 III、IV 径级分别比初始种群数量下降了 40.74%、5.01%,而未来 4 年 V 龄级和 5 年 VI 龄级显著增多,其后均呈下降趋势。由于中等径级、大径级灌木数量稳步上升,而幼、小径级株数逐步减少,表明随着时间推移,荒漠绿洲过渡带柽柳种群向老龄化发展、走向衰败。

表 2 不同高度级柽柳种群失稳率

Table 2 The lost stable rate of *T. ramosissima* Population under different highness classes

高度级 Highness class	失稳率 Lost stable rate/%	高度级 Highness class	失稳率 Lost stable rate/%
$V_p(I, II)$	-100	$V_p(VI, VII)$	55.2
$V_p(II, III)$	-800	$V_p(VII, VIII)$	61.5
$V_p(III, IV)$	-30.6	$V_p(VIII, IX)$	80
$V_p(IV, V)$	-8.5	总体 Total	0.53
$V_p(V, VI)$	43.1		

3.2 荒漠绿洲过渡带柽柳种群空间分布格局与空间关联性

3.2.1 荒漠绿洲过渡带柽柳种群空间分布格局

柽柳种群总体、幼苗、小径级灌木空间格局均呈聚集分布(表 3),中等径级灌木 Morisita 指数检验(F 值)与扩散系数的 t 检验均不显著,判定其为随机分布;大径级灌木则呈随机分布,表明柽柳种群随生长发育进程其聚集强度逐渐减弱,空间格局由聚集过渡到随机分布。

塔里木荒漠绿洲过渡带柽柳种群空间分布格局随尺度变化明显不同,表现出明显的空间异质性(图 4)。点格局分析表明(图 5),柽柳种群在 $<3\text{ m}$ 和 $\geq 36\text{ m}$ 的空间尺度上呈随机分布,其他尺度上均呈聚集分布,且聚集强度随尺度增大逐渐增强,30 m 达最大,最大聚集规模为 2461.76 m^2 (图 5)。柽柳种群随生长发育其聚集强度逐渐减弱,过渡为随机分布。小径级灌木在 $<3\text{ m}$ 尺度内呈随机分布,其他尺度均呈聚集分布,且聚集强度随尺度增大而增强,41 m 达最大(图 5)。中等径级灌木仅在 $<1\text{ m}$ 尺度内呈聚集分布,其他尺度均呈随机分布(图 5)。大径级灌木在 1—13、17—36 m 尺度内呈随机分布,而在 14—16、 $>36\text{ m}$ 尺度上则呈聚集分布,聚集强度随尺度增大而增强,47 m 达最大(图 5)。表明

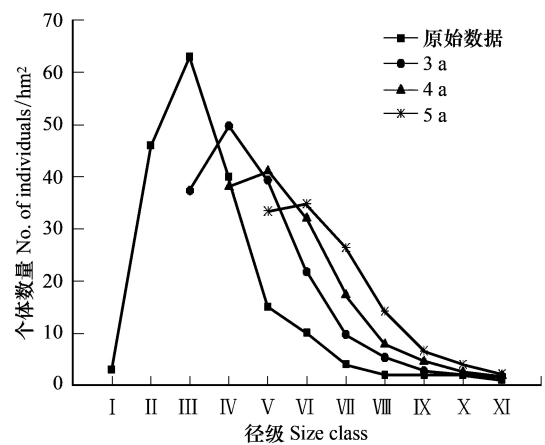


图 3 荒漠绿洲过渡带柽柳种群数量动态的时间序列预测

Fig. 3 Time sequence prediction of number dynamics of *T. ramosissima* population at the desert-oasis ecotone

荒漠绿洲过渡带怪柳种群随生长发育进程灌丛逐渐长大,个体间对空间资源竞争增强,使种群聚集强度减弱,逐渐过渡为随机分布。

表 3 不同生长阶段怪柳种群的空间分布格局
Table 3 The spatial distribution patterns of different growth stages of *T. ramosissima* population

生长阶段 Growth stage	方差 Variance	扩散系数 Dispersal coefficient	<i>t</i> 检验 <i>t</i> test	丛生指数 Clumping index	平均拥挤度 Mean Crowding	聚块性指数 Patchiness index	负二项指数 Index of the negative binomial	Morisita 指数 Morisita index		类型 Type
								<i>I</i> _s	<i>F</i> 检验 <i>F</i> test	
幼苗 Seedling	0.050	1.653	4.596**	0.653	0.683	22.773	0.046	33.333	2.327**	C
小径级灌木 Small size shrub	1.722	1.610	4.289**	0.610	1.680	1.570	1.755	1.569	1.641**	C
中等径级灌木 Mid-size shrub	0.782	1.133	0.935	0.133	0.823	1.193	5.191	1.194	1.157	R
大径级灌木 large size shrub	0.066	0.939	-0.426	-0.061	0.009	0.134	-1.155	0	0.939	R
总体 Total	2.450	1.303	2.134*	0.303	2.183	1.161	6.200	1.161	1.327*	C

注: C: 聚集分布, Clumped distribution, R: 随机分布, Random distribution, *n* = 100, * *P* < 0.05, ** *P* < 0.01

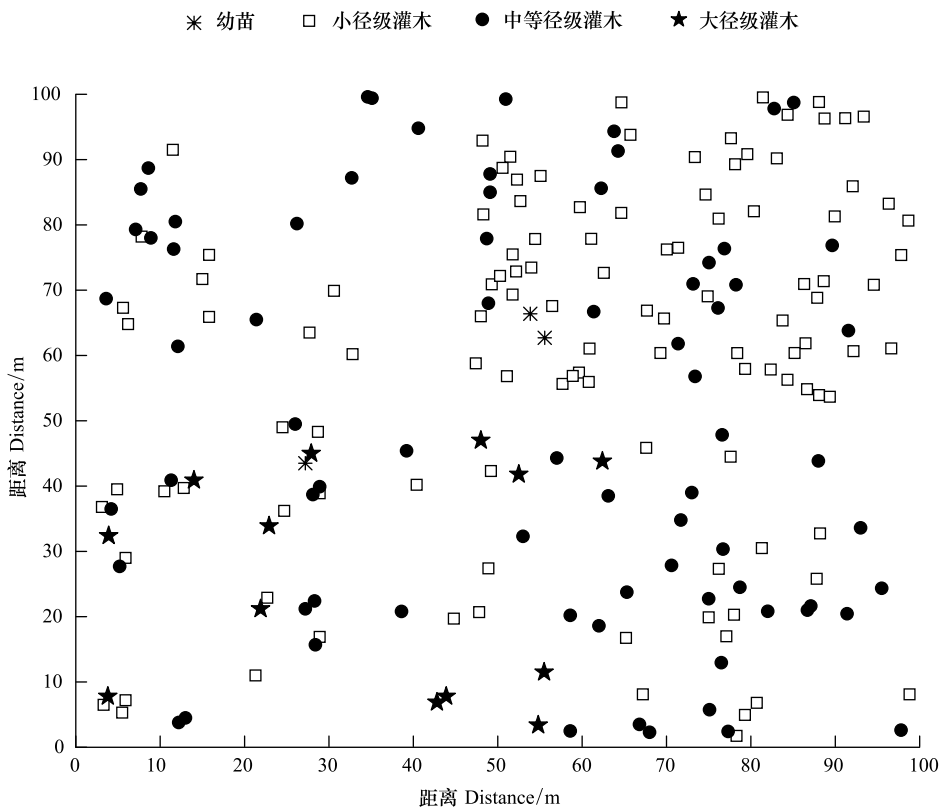


图 4 不同生长阶段怪柳空间分布
Fig.4 The Point pattern of different growth stages of *T. ramosissima* population

3.2.2 荒漠绿洲过渡带怪柳种群不同生长阶段间的空间关联性

怪柳种群不同生长阶段之间的 Ripley $L_{12}(t)$ 双变量空间分析表明(图 6),小径级与中等径级灌木、小径级与大径级灌木的空间关联性分别在 ≥ 9 、7—47 m 空间尺度上相互排斥,其他空间尺度上呈相互独立分布,尤其在 < 7 m 尺度范围内个体间呈现非空间依赖性,各自占据自身适宜的生态空间而正常生长。中等径级与大径级灌木的空间关联性在 0—50 m 空间尺度上均呈相互独立分布,这是因为随个体生长发育,长成中等径级、大径级灌木的个体数量逐渐减少(图 1)与空间距离增大、稀疏,使二者在空间尺度上分离而呈独立分布。

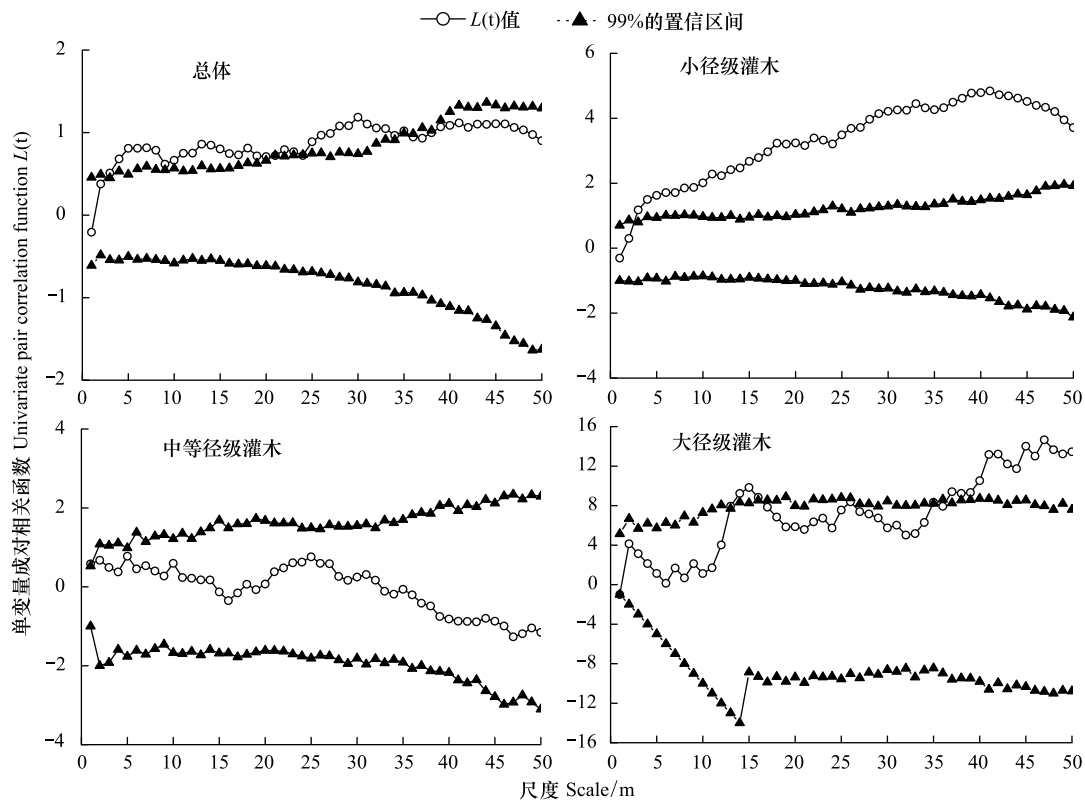


图 5 不同生长阶段怪柳种群点格局分析

Fig.5 Point pattern analysis of *T.ramosissima* population under different growth stages

3.3 环境与种群分布的相关分析

怪柳种群多度分布与土壤含水量呈显著正相关($P<0.05$)(表 4),与土壤化学性质均呈负相关,其中与土壤氮素、总盐的负相关系数较高。利用逐步回归分析环境因子与种群多度的关系,得最优回归方程: $y = -0.033 + 0.202x_8(\text{水分}) + 0.013x_2(\text{氮素})$ ($P<0.01$)。F 检验表明,此回归模型可信度达到 99.9% ($R^2 = 0.998$),说明多度变异平方和有 99.9%是由土壤水分与氮素变化造成的。因此,土壤水分、氮素是影响荒漠绿洲过渡带怪柳种群生长与分布的主要因子。

表 4 荒漠绿洲过渡带怪柳种群多度与环境因子之间的相关性

Table 4 Correlation analysis between abundance of <i>T.ramosissima</i> population and its environmental factors								
项目 Item	有机质 Organic matters	全氮 Total nitrogen	碱解氮 Alkali-hydrolysable N	全钾 Total potassium	速效磷 Available phosphorus	速效钾 Available potassium	总盐 Soil total salt	土壤含水量 Soil water content
相关系数 Correlation coefficient	-0.0588	-0.8590	-0.5590	-0.3489	-0.2985	-0.4702	-0.5725	0.9183 *
双尾检验概率 2-tailed Sig.	0.9251	0.0622	0.3273	0.5650	0.6257	0.4242	0.3131	0.0277

$n = 5$, * $P < 0.05$

4 讨论

怪柳是塔里木荒漠绿洲过渡带的生态关键种,其群落生态特征很大程度上影响着极端干旱区生态系统的健康和稳定。加强怪柳种群生态学研究,无论是对荒漠绿洲过渡带植被恢复与生态重建,还是对绿洲生态环境改善、农业生产、社会经济发展都具有重要的意义。

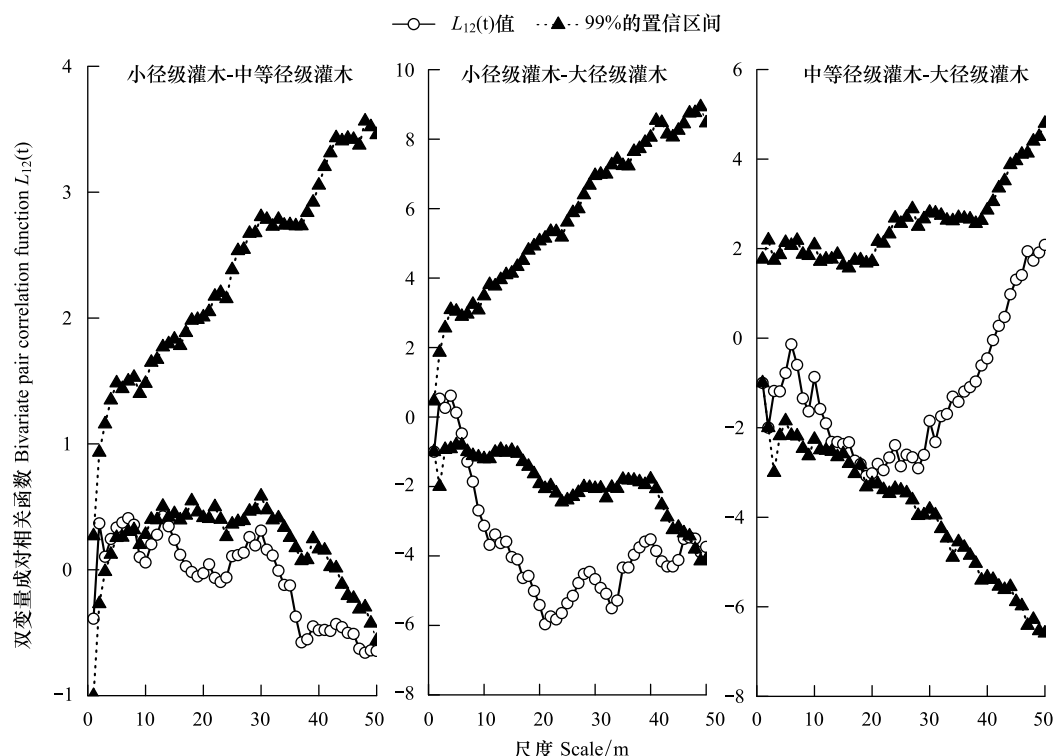


图6 柽柳种群不同生长阶段之间的空间关联性

Fig.6 Spatial associations of *T. ramosissima* population under different growth stages

塔里木荒漠绿洲过渡带柽柳群落结构简单、物种组成稀少,在低水高盐生境下大多形成面积较大的单优群落。野外调查发现,柽柳种群径级与高度结构均呈两头小、中间大的纺锤型,更新资源匮乏,属于典型的衰退型种群。表明过渡带生境严酷、强大的环境抑制幼苗的建立、存活和生长发育,导致更新困难。学者研究指出柽柳在发芽期和幼苗期常要求湿润的土壤环境,而且一般要求土壤含盐量低于0.15%^[20]。绿洲边缘区大量植被被破坏、开垦成农田与农田压碱洗盐退水的排放,在强烈蒸发下林间地表盐分表聚,造成生存环境日益恶化、种子难以萌发和长势衰败。可见,人类不合理资源利用致使柽柳结实困难、种子难以萌发形成幼苗及根萌蘖难以成活,繁殖困难及幼苗无法向幼树阶段转换已成为该种群更新和发展的瓶颈。未来优势种若没有幼苗及时补充,随着演替进行,中等径级、大径级个体不断死亡,数量逐渐减少,种群维持将出现困难。因此,柽柳种群衰退与人为干扰、生境破碎化及生境恶化有关。

荒漠绿洲过渡带柽柳种群存活数、期望寿命(e_x)随径级增加而降低,存活曲线接近Deevey II型,死亡率与消失率变化趋势一致且均出现3个高峰期,分别于IV、VI、IX径级出现高峰。可见,柽柳灌丛逐渐长大为争夺空间资源而导致激烈的种内竞争产生自疏作用及环境筛选强度增大,是导致中等径级灌木死亡率高的原因;同时伴随着柽柳种群整个生命过程中个体生命力与平均生存能力的衰退。柽柳种群幼苗、低矮灌木高度级失稳率均为负值,尤其I、II高度级衰退速率最高,虽然种群总体失稳率为正值,但接近零,表明随着群落演替发展,优势种群正朝着削弱现有组成格局方向发展,幼苗无法及时更新和幼龄生长受抑,高度级较大的柽柳优势地位将被逐渐削弱,使过渡带柽柳种群走向衰败。种群动态预测表明,柽柳种群各径级株数的峰值在时间序列预测中依次向后推移,幼苗、小径级灌木数量大幅减少,中等径级、大径级灌木数量显著增加,柽柳种群将面对死亡高峰。可见,柽柳种群生存动态与其种内对空间资源的激烈竞争、生理功能下降及生境恶化有关。因此,改善生存环境,促进幼苗建立与提高成活率是柽柳种群恢复的关键。

种群空间格局和空间关联性是空间格局分析的两个主要研究内容,是种群生态关系在空间上的两种表现形式^[21]。空间分布格局是由种群本身生物学特性、种内种间关系以及环境条件共同影响决定的,其在一定程

度上能解释群落结构的形成机理与潜在的生态学过程及环境变化过程,对物种生长、繁殖、死亡、资源利用及对干扰的反应等具有显著的影响^[21-22]。种群空间格局与空间尺度密切相关,还受生境异质性和扩散限制的影响。在较小尺度上可能是由种内种间竞争、种子扩散限制、幼苗补充过程等因素所致;在较大尺度上则可能是由物种分布区环境的异质性(如地形、土壤水分等)决定的^[22-25]。塔里木荒漠绿洲过渡带怪柳种群分布格局总体为聚集分布,随生长发育进程空间格局从幼苗、小径级灌木的聚集分布过渡至中等径级、大径级灌木的随机分布。径级结构的差异导致种群空间格局上的不同,可能是怪柳在小径级阶段以聚集形式占据空间资源,有利于改善群落微环境,增强种群对不良环境的抗性而存活^[26];随生长发育进程植株/灌丛逐渐长大,个体所需空间资源增多、种内竞争加剧,再加上生境逐年恶化与生理功能下降,生长势弱的个体死亡与株间距离扩大,至中等径级、大径级灌木阶段转为随机分布。同时,近年来区域大量垦荒与农田排水使过渡带地下水位上升(2.5 m 左右),但极端干旱区地表蒸发与风蚀强烈使土壤浅层水分匮乏与盐分表聚,小径级个体聚集在大径级灌木附近依靠大径级灌木的水力提升作用获得生存水资源^[27];随着个体长大和根系下扎,中等径级、大径级灌木对土壤不同层次水源实现分层利用,而空间资源竞争则逐渐增强,自疏作用使种群密度降低,导致不同生长阶段的空间格局发生改变。另外,怪柳不同生长阶段的空间格局也随空间尺度发生变化,小径级灌木在<3 m 尺度内呈随机分布,其他尺度均呈聚集分布且聚焦强度随空间尺度增大而增强;中等径级灌木在<1 m 尺度内呈聚集分布,其他尺度均呈随机分布;大径级灌木分别在 1—13、17—36 m 和 14—16 m、>36 m 尺度内呈随机、聚集分布,这是生境异质性和种内竞争的结果。<3 m 的空间尺度生境相对均一,且小径级个体生存需要的资源较少,竞争相对较弱,使其空间格局表现为随机分布;随空间尺度增大,生境异质性增强,尤其土壤水分、养分的分布不均一使其空间格局呈现聚集分布。随径级、尺度的增大,受生境异质性的影响和个体间对光照、水分、养分等有限资源的争夺导致种内竞争加剧,双重因素作用下使个体数量递减,而减弱种群分布的聚集程度,逐渐形成随机分布。

空间关联性有助于了解群落内物种之间的相互作用及不同物种在不同生境中定居的分异^[28],其体现了物种生态幅差异及对生境分化的反应,通常是由于群落生境的差异影响了物种分布所引起^[21]。过渡带怪柳种群不同生长阶段之间的空间关联性除小径级与中等径级灌木、小径级与大径级灌木分别在 ≥ 9 m、7—47 m 尺度呈显著空间负相关,其他尺度上均表现出相互独立分布,表明较大个体为了满足自身的生长发育,不断地与幼小个体争夺有限的空间资源而致使幼小个体生长发育迟滞或死亡(表 1),导致种群更新困难,这也间接证实怪柳种群的空间分布是从聚集到随机的自疏过程。因此,荒漠绿洲过渡带怪柳种群不同生长阶段在空间上形成不同的分布格局与空间关联性,与植物群落的自然稀疏过程、干扰格局、资源利用、生境异质性、繁殖特性以及物种对生境的选择有关^[18],反映出种群在生长发育过程中的一种生存策略和适应机制。

植被与其生存环境之间是一种相互依赖和制约的关系。塔克拉玛干沙漠北缘荒漠绿洲过渡带降水稀少,蒸发强烈,盐分表聚明显,土地沙漠化与生态退化严重。土壤水盐成为干旱荒漠区诸多生态系统过程的驱动力和关键的非生物限制因子,制约着天然植被的分布、生存和演替^[29]。植物个体在适应和生存竞争过程中始终面对由非生物和生物资源所导致的土壤异质性作出响应,而使种群生活史格局发生适应改变。怪柳属植物耐旱、耐盐碱和抗风沙,但过渡带土壤表层盐分含量高(5.36%)且 0—60 cm 土壤平均含盐量(3.13%)接近其最高耐盐限度(32g/L)^[30]而直接抑制怪柳生长发育;且土壤盐分含量高会降低土壤水势造成怪柳发生生理性干旱。同时,过渡带怪柳密度较低(188 丛/hm²),凋落物少,且区域沙尘暴频发和风蚀作用下土壤沙化致使土壤养分大量损失和贫瘠化^[31],这些不利因素均直接限制怪柳更新与生长发育。相关与逐步回归分析表明,土壤水分、氮素是限制怪柳种群生长、分布和造成种群更新困难、衰退的主要环境因子。

5 结论

(1) 塔里木荒漠绿洲过渡带怪柳种群结构呈纺锤型,存活曲线接近 Deevey II 型,小径级死亡率、消失率与高度级失稳率较高,生境恶化、更新资源匮乏是种群走向衰败的原因。因此,改善生存环境,保护现有植株、促

进幼苗建立与提高成活率是怪柳种群恢复的关键。

(2) 怪柳种群空间格局总体为聚集分布, 随生长发育逐渐从聚集过渡为随机分布; 同时分布格局也随空间尺度变化而变化, 尤其中大径级对小径级个体生长产生明显抑制作用, 直接影响种群更新稳定。种群空间格局变化是生境异质性、种间竞争、更新限制和生态适应的结果。

(3) 荒漠绿洲过渡带土壤水分、氮素是限制怪柳种群生长、分布和造成种群更新困难、衰退的主要因子。

参考文献 (References):

- [1] Armesto J J, Casassa I, Dollenz O. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetation*, 1992, 98(1): 13-22.
- [2] 刘亚琦, 刘加珍, 陈永金, 靖淑慧, 冯若昂, 毛甘霖. 黄河三角洲潮间带怪柳灌丛的格局及结构动态研究. *生态科学*, 2017, 36(1): 153-158.
- [3] 夏江宝, 赵西梅, 刘俊华, 赵自国, 刘庆, 陈印平. 黄河三角洲莱州湾湿地怪柳种群分布特征及其影响因素. *生态学报*, 2016, 36(15): 4801-4808.
- [4] 郑姚闽, 崔国发, 雷霆, 吴三雄, 孙志成, 袁海峰. 甘肃敦煌西湖多枝怪柳群落特征和种群格局. *北京林业大学学报*, 2010, 32(4): 34-44.
- [5] 王子丰, 张淑荣, 徐宗学, 岳为峰, 王国强, 徐琛, 赵捷. 黑河中游山前荒漠和绿洲荒漠过渡带土壤植被空间分布特征研究. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2016, 52(3): 340-349.
- [6] 方欧娅, 贾恒锋, 邱红岩, 任海保. 青海省同德县乔木状甘蒙怪柳的年龄及其生长对环境的响应. *植物生态学报*, 2017, 41(7): 738-748.
- [7] 刘华, 董玲, 李丕军, 王文月, 贾瑞琪. 塔河流域不同生境条件下怪柳种群结构异质性特征. *东北林业大学学报*, 2015, 43(7): 23-26, 62-62.
- [8] 张佩, 袁国富, 庄伟, 薛沙沙. 黑河中游荒漠绿洲过渡带多枝怪柳对地下水位变化的生理生态响应与适应. *生态学报*, 2011, 31(22): 6677-6687.
- [9] 徐高兴, 王立, 徐先英, 金红喜, 柴成武. 民勤绿洲边缘地下水埋深对怪柳灌丛生长及物种多样性的影响. *草原与草坪*, 2017, 37(2): 49-56.
- [10] 刘进辉, 王雪芹, 马洋. 沙漠绿洲过渡带怪柳灌丛从沙堆-丘间地系统土壤养分空间异质性. *生态学报*, 2016, 36(4): 979-990.
- [11] 杨尧军, 袁宏波, 刘淑娟, 张锦春, 唐进年, 丁峰. 库姆塔格沙漠沙生怪柳种群与环境因子分析. *干旱区研究*, 2013, 30(5): 827-831.
- [12] 程伟, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析. *植物生态学报*, 2005, 29(3): 349-353.
- [13] 陈晓德, 李旭光, 王金锡. 绵阳官河上游流域长江防护林的群落高度级结构分析. *植物生态学报*, 1997, 21(4): 376-385.
- [14] 肖宜安, 何平, 李晓红, 邓洪平. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. *植物生态学报*, 2004, 28(2): 252-257.
- [15] 周洪华, 陈亚宁, 李卫红. 塔里木河下游绿洲-荒漠过渡带植物多样性特征及优势种群分布格局. *中国沙漠*, 2009, 29(4): 688-696.
- [16] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. *植物生态学报*, 1998, 22(4): 344-349.
- [17] 于军, 王海珍, 陈加利, 韩路. 塔里木河流域荒漠河岸林胡杨群落的空间格局研究. *中国沙漠*, 2011, 31(4): 913-918.
- [18] 张春雨, 赵秀海, 王新怡, 侯继华. 长白山自然保护区红松阔叶林空间格局研究. *北京林业大学学报*, 2006, 28(增刊2): 45-51.
- [19] Rosner B. *Fundamentals of Biostatistics*. Sun S G, trans. 5th ed. Beijing: Science Press, 2004: 412-437.
- [20] 尹林克. 怪柳属植物的生态适应性与引种. *干旱区研究*, 2002, 19(3): 12-16.
- [21] 杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚. 长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性. *生态学报*, 2014, 34(16): 4698-4706.
- [22] He F L, Legendre P, LaFrankie J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(1): 105-114.
- [23] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 2001, 89(6): 947-959.
- [24] Lin Y C, Chang L W, Yang K C, Wang H H, Sun I F. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, 2011, 165(1): 175-184.
- [25] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [26] 赵峰侠, 尹林克. 荒漠内陆河岸胡杨和多枝怪柳幼苗种群空间分布格局及种间关联性. *生态学杂志*, 2007, 26(7): 972-977.
- [27] 袁国富, 张佩, 薛沙沙, 庄伟. 沙丘多枝怪柳灌丛根层土壤含水量变化特征与根系水力提升证据. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1033-1042.
- [28] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Okuda T. Analyzing the spatial structure of a *Sri Lankan* tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 2007, 88(12): 3088-3102.
- [29] 刘普幸, 张克新, 霍华丽, 潘竞虎. 疏勒河中下游绿洲胡杨林土壤水盐的空间变化特征与成因. *自然资源学报*, 2012, 27(6): 942-952.
- [30] Glenn E, Tanner R, Mendez S, Kehret T, Moore D, Garcia J, Valdes C. Growth rates, salt tolerance and water use characteristics of native and invasive riparian plants from the delta of the Colorado River, Mexico. *Journal of Arid Environment*, 1998, 40(3): 281-294.
- [31] 方敏彦, 章明, 丁品, 张德罡. 疏勒河中游高盐生境长穗怪柳群落格局研究. *草业学报*, 2009, 18(3): 20-27.