

石羊河下游不同立地类型黑果枸杞种群结构及数量动态研究

赵艳丽^{1,2,3}, 郭春秀^{1,2,4}, 安富博¹, 赵鹏^{1,2,3}, 赵赫然^{1,4}, 王飞^{1,2}

(1. 甘肃省治沙研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室培育基地, 甘肃 武威 733000; 3. 甘肃民勤荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 甘肃 民勤 733300; 4. 甘肃河西走廊森林生态系统国家定位观测研究站, 甘肃 武威 733000)

摘要: 以黑果枸杞为优势种的天然灌木群落是石羊河下游的重要植被建群种之一, 为揭示该地区黑果枸杞种群动态变化特征, 探索其生态价值, 基于对石羊河下游不同生境黑果枸杞天然种群的样地调查, 对其年龄结构、静态生命表、动态指数、存活曲线进行了分析研究。结果表明, 不同立地类型黑果枸杞种群均表现为新苗和幼龄个体丰富, 中老龄个体少; 种群在Ⅲ龄级时死亡率最高, 种群亏损率与死亡率保持一致。各样地种群动态指数基本为正值, 说明黑果枸杞种群整体处于稳定增长的发育状态。盐碱地、覆沙地和砾石地黑果枸杞的存活曲线均接近于Deevey-Ⅲ型, 固定/半固定沙地的存活曲线为Deevey-II型。不同立地类型黑果枸杞种群的4个生存函数变化除局部有差异外整体趋势较为一致, 各样地中黑果枸杞种群累积死亡率 $F(t)$ 和危险系数 $\lambda(t)$ 在I龄级向Ⅲ龄级过渡时呈现逐渐增大的趋势, 生存率 $S(t)$ 和死亡密度函数 $f(t)$ 随龄级呈单调递减的趋势。总体上黑果枸杞种群呈现出前期增长、中期稳定、后期衰退的特征。

关键词: 石羊河下游; 立地类型; 黑果枸杞; 种群结构; 数量动态

中图分类号: S567.19; S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-1463(2022)07-0035-09

doi: 10.3969/j.issn.1001-1463.2022.07.009

Population Structure and Quantitative Dynamics of *Lycium barbarum* in Different Site Types in the Lower Reaches of Shiyang River

ZHAO Yanli^{1,2,3}, GUO Chunxiu^{1,2,4}, AN Fubo¹, ZHAO Peng^{1,2,3}, ZHAO Heran^{1,4}, Wang Fei^{1,2}

(1. Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou Gansu 730070, China; 2. State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Wuwei Gansu 733000, China; 3. Gansu Minqin Desert Grassland Ecosystem National Field Scientific Observatory and Research Station, Minqin Gansu 733300, China; 4. Gansu Hexi Corridor Forest Ecosystem National Positioning Observatory and Research Station, Wuwei Gansu 733000, China)

Abstract: *Lycium barbarum* is the dominant species in the natural shrub community in the lower reaches of Shiyang River and is considered as one of the constructive species as well. To reveal the population dynamic variation and to explore the ecological value of *Lycium barbarum*, the age structures, static life tables, dynamic indexes and survival functions of *Lycium ruthenicum* were analyzed. Results indicated that the population of different site types of *Lycium ruthenicum* showed abundance in both new seedlings and young individuals and less numbers for middle-aged and old individuals. The death rate of *Lycium ruthenicum* population was the highest at age III, the loss rate was consistent with the death rate. The population dynamic indexes of various plots were basically positive values, which indicated that the population of *Lycium ruthenicum* was in a stable growth status. Survival curves of *Lycium ruthenicum* on the saline-alkali land, sandy land and gravel land were close to Deevey-III type, the survival curves of *Lycium ruthenicum* on the fixed and semi-fixed sandy land were Deevey-II type. The changes of four survival functions of *Lycium ruthenicum* population in different site types showed the same overall trend except for local differences. The death rate $F(t)$ and

收稿日期: 2022-05-20

基金项目: 国家自然科学基金“石羊河下游非地带性土壤对黑果枸杞种群空间分布格局的影响机制”(31560128)、国家自然科学基金“干旱区地带性植物对土壤环境沼泽化的应急响应机制”(32060371)、甘肃省自然科学基金“石羊河下游青土湖典型植被固沙机制及其对风沙活动的响应”(20JR5RA095)。

作者简介: 赵艳丽(1973—), 女, 河北怀安人, 工程师, 主要从事荒漠生态研究及荒漠化治理研究工作。联系电话: (0)18153621290。Email: zhy_lgs@163.com。

通信作者: 郭春秀(1979—), 女, 甘肃民勤人, 副研究员, 博士, 主要从事荒漠生态研究及荒漠化治理研究工作。联系电话: (0)18909356072。Email: guochunxiu0414@163.com。

danger coefficient $\lambda(t)$ showed a trend of gradual increase and the survival rate $S(t)$ and death density function $f(t)$ of *Lycium barbarum* population showed a monotonous decreasing trend during the transition from I to III age class. Overall, the population of *Lycium ruthenicum* was increased in the early period, stable in the middle period and declining in the late period.

Key words: Lower reaches of Shiyang River; Site type; *Lycium ruthenicum*; Population structure; Population dynamic

石羊河下游地理单元属民勤—潮水盆地，地貌有低山、沙漠、戈壁、滩地、河床和绿洲，而沙漠中包括了流动沙丘、半固定沙丘和固定沙丘，形成了多种生境类型，绿洲只占总土地面积6%^[1]。下游降水约为110 mm左右，民勤盆地地下水水位为20 m上下，因此区域内气候基本一致，且植被多以地貌单元分布^[2-3]。

黑果枸杞(*Lycium ruthenicum* Murr.)也叫苏枸杞，属茄科(Solanaceae)枸杞属(*Lycium*)的耐盐、抗旱，多棘刺小灌木，分布于我国陕西北部黄土高原、甘肃、宁夏、青海、新疆和西藏等地区，尤其在我国西北荒漠地区呈片状分布状态^[4-6]。以黑果枸杞为优势种的天然灌木群落是石羊河下游的重要植被建群种之一，对维持石羊河下游荒漠生态系统具有重要作用。近年来，随着黑果枸杞经济价值的不断攀升，农户非法采摘野生黑果枸杞行为频发，他们采用剪枝或整株刈割的方式采收黑果枸杞果实，使黑果枸杞生长繁育遭到毁灭性的破坏，大部分地段的种群呈衰退趋势，石羊河流域生态治理面临严重危机^[7]，因此保护和科学利用该种群对维持当地生态平衡和经济发展显得尤为重要。

种群数量动态是植物个体生存能力与外界环境相互作用的结果^[8]，也是植物种群生态学研究的核心之一。其年龄结构、动态指数及生存函数等不仅可以反映种群结构的现状和更新策略，而且在很大程度上可以揭示植物种群与环境间的相互关系^[9]，同时还可以分析和预测种群数量动态及发展趋势^[10-11]。有关学者对西北荒漠区植物种群数量动态及分布格局方面进行了相关研究。周资行等^[12-13]对兰州市郊南北两山不同生境红砂种群数量动态的研究表明，南北两山红砂种群以中幼龄植株为主体，各群呈现增长型，并存在明显的周期性；董秋莲等^[14]对张掖市龙首山红砂种群结构及数量动态进行了研究，表明种群中龄级个体较丰富，且种群表现为稳定的增长型状态；王军等^[15]对兰州市半荒漠植被区红砂种群数量动态

进行了研究，结果表明各生境红砂种群均表现出新苗和幼株丰富，红砂种群整体处于稳定增长发育状态；薛斌瑞等^[9]对石羊河下游荒漠—绿洲交错带沙拐枣种群数量动态及分布格局进行的研究表明，交错带沙拐枣种群以中幼林为主体，且为增长型种群。但对西北干旱地区野生黑果枸杞的种群结构及数量动态变化特征的研究较少。为揭示该地区黑果枸杞种群动态变化特征，探索其生态价值，我们基于对石羊河下游不同生境黑果枸杞天然种群的样地调查，对其年龄结构、静态生命表、动态指数、存活曲线及生存函数等指标进行了分析研究，不仅有助于了解黑果枸杞野生种群的结构特征、生存状况和发展趋势，而且对于黑果枸杞种质资源保护和恢复，探索野生资源合理利用以及人工种植具有重要的参考意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于石羊河下游民勤县境内，地理坐标 E 103° 02' ~ 104° 02'、N 38° 05' ~ 39° 06'。研究区海拔 1 000 ~ 1 936 m，平均为 1 438 m。该区属于典型的温带大陆性荒漠气候，具有降水量少、蒸发强烈、夏季炎热、冬季寒冷、昼夜温差大、日照充足、风大沙多等特点。年均气温 7.6 °C，年均蒸发量 2 604.3 mm，年均降水量 113.2 mm。地貌类型为平原、沙漠和低山丘陵，土壤类型为灰棕漠土或石膏灰棕漠土，土壤通体以灰色或棕色为主，土壤表层紧实，部分地区有沙化现象，剖面发育微弱。植物主要以黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、红砂(*Reaumuria soongoria*)、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)等为主。

1.2 样地设置与野外调查

2016年9月，在研究区选择4种不同立地类型样地，分别为青土湖(盐碱地，为退耕地或盐碱土，在不同时间退耕地和盐碱土分布黑果枸杞，生长良好)、丰庆滩(覆沙地，位于腾格里沙漠西北部，为湖积平原，土壤为粘土和灰棕漠土，黑

果枸杞种群与怪柳和盐爪爪群落交错分布)、西沙窝(固定/半固定沙地,位于巴丹吉林沙漠东南缘,土壤以风沙土为主,黑果枸杞种群分布在人工林与绿洲边缘)、莱蕨山(砾石地,位于砾石戈壁边缘,在冲沟边缘或小面积滩地分布黑果枸杞,生长一般)为调查样地(表1)^[16]。以集中连片、边界清晰的黑果枸杞作为研究对象,在每个样地内设置 1 个 100 m × 100 m 的大样方,在每个大样方中设置 5 个 10 m × 10 m 的小样方,用手持 GPS 记录每个样地的地理位置(经、纬度)和海拔,采用便携式土壤水分测定仪法测定样地耕层土壤水分含量,并详细记录样方内全部黑果枸杞个体数、冠幅及株高等指标。

1.3 黑果枸杞个体年龄确定

参照王继和等^[16]、李昌龙等^[17]的方法,采用空间尺度代替时间尺度,用椭圆面积的计算公式 $C = \pi xy/4$ (其中 C 是椭圆面积, x 和 y 分别为十字交叉法所测的冠幅大小轴)计算黑果枸杞的冠幅,用冠幅梯度指示荒漠植物黑果枸杞的年龄。采用 $0.5 \times 10^3 \text{ cm}^2$ 作为 1 个龄级进行统计,即 I 级为 $0 < C \leq 0.5 \times 10^3 \text{ cm}^2$, II 级为 $0.5 \times 10^3 \text{ cm}^2 < C \leq 1 \times 10^3 \text{ cm}^2$, III 级为 $1 \times 10^3 \text{ cm}^2 < C \leq 1.5 \times 10^3 \text{ cm}^2$, 依次类推^[17]。每龄级总数 $N = X_1 - X_2$, 其中 X_1 为 x 轴最大值, X_2 为 x 轴最小值。种群年龄结构可以划分为 3 种类型:正金字塔形(增长型种群)、倒金字塔形(衰退型种群)和钟形(稳定型种群)。

1.4 数据处理与统计方法

1.4.1 种群静态生命表的编制和生存分析 根据对黑果枸杞种群的实地调查资料,以黑果枸杞各龄级为横坐标,以各龄级黑果枸杞株数占总株数比例为纵坐标,绘制黑果枸杞种群的年龄结构图;以种群各龄级数据为基础,制作静态生命表;以不同样地静态生命表为基础,以龄级为横坐标,以存活数对数 $\ln l_x$ 为纵坐标,绘制不同立地类型

黑果枸杞种群存活曲线。并引入 4 个生存分析函数,即死亡密度函数、危险率函数、生存率函数和积累死亡率函数,以不同样地黑果枸杞种群静态生命表为基础,分别以种群累积死亡率 $F(t)$ 、生存率 $S(t)$ 、死亡密度函数 $f(t)$ 和危险系数 $\lambda(t)$ 为纵坐标,以龄级为横坐标,绘制不同立地类型黑果枸杞种群生存曲线。进一步更深入分析种群的数量动态结构,阐明种群的生长发育规律^[18-20]。其中,静态生命表通常包含:标准化存活数(l_x)、死亡数(d_x)、死亡率(q_x)、区间寿命(L_x)、总寿命(T_x)、平均期望寿命(e_x)、存活率(S_x)、亏损率(K_x)。计算公式如下:

$l_x = (a_x/a_1) \times 1000$ [x 为龄级, a_x 为在 x 龄级内出现的个体数, (l_x) 为在 x 龄级开始时实际存活个体数];

$d_x = l_x - l_{x+1}$ (从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数);

$q_x = d_x/l_x$ (从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间个体死亡率);

$L_x = (l_x + l_{x+1})/2$ (从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间平均存活的个体数);

总寿命 = $\sum L_x$ (从 x 龄级到超过 x 龄级的个体存活总数);

$e_x = T_x/l_x$ (进入 x 龄级个体的生命期望寿命);

$S_x = l_x + 1/l_x$ (存活率,即 $x+1$ 期存活个体数与 x 期存活个体数之比);

$K_x = \ln(l_x) - \ln(l_{x+1})$ (亏损率,从 x 到 $x+1$ 期受到的阻力)。

4 个生存分析函数,其中:

1) 生存率函数 $S(t) = P_1 \cdot P_2 \cdot P_3 \cdots P_t$: (P_i 为存活率)

2) 累计死亡率函数 $F(t) = 1 - S(t)$;

3) 死亡密度函数: $f(t) = \frac{S(t) - S_{t-1}}{h(t)}$ [$h(t)$ 龄级宽度]

表 1 研究区不同类型黑果枸杞样地基本情况

样地	类型	地理位置	海拔 /m	种群密度 / (株/m ²)	株高 /cm	冠幅 /cm	耕层土壤水分 / (g/kg)
青土湖	盐碱地	38° 45' 51" N、103° 30' 47" E	1 306	1.79±0.27 c	26.10±4.20 b	30.90±4.38 b	120.4±27.6 a
丰庆滩	覆沙地	39° 03' 09" N、103° 36' 15" E	1 326	1.34±0.18 bc	21.34±5.68 b	22.90±5.93 a	67.2±2.5 b
莱蕨山	砾石地	38° 58' 07" N、103° 06' 09" E	1 345	0.18±0.03 a	18.71±4.40 a	26.90±4.59 ab	27.6±17.9 b
西沙窝	固定/半固定沙地	38° 49' 39" N、102° 56' 53" E	1 324	0.61±0.15 b	49.90±4.10 c	51.50±4.19 c	22.7±8.5 b

$$4) \text{危险率函数: } \lambda(t) = \frac{2[1-S(t)]}{h(t) \cdot [1+S(t)]}$$

1.4.2 黑果枸杞种群动态指数 采用陈晓德^[21]的量化方法, 推导出衡量黑果枸杞种群年龄结构的动态指数, 其计算方法为:

$$V_n = \frac{S_n - S_{n-1}}{\text{Max}(S_n, S_{n-1})} \quad (1)$$

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \cdot \sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n) \quad (2)$$

式中 V_n 为种群从 n 到 $n+1$ 龄级的个体数量变化; V_{pi} 为种群年龄结构的数量变化动态指数; S_n 为第 n 级种群个体数; k 为种群大小级数量。当 V_{pi} 和 V_n 为正值时, 表示种群或相邻年龄级个体数量为增长状态; V_{pi} 和 V_n 值为负数时, 表示为衰退状态; V_{pi} 和 V_n 值为零时, 表示稳定状态。

当种群受到外部干扰时, 种群数量动态还与大小级数量(k)及种的大小级个体数(S)两因素相关, 因此可将式(2)修正为:

$$V_{pi}' = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n}{k \cdot \text{Min}(S_1, S_2, S_3, \dots, S_n) \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (3)$$

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。

2 结果与分析

2.1 黑果枸杞种群年龄结构

由图1可以看出, 4种不同立地类型样地黑果枸杞种群的年龄结构差异不同, 在盐碱地、覆沙

地和砾石样地均表现为幼龄植株储备丰富, 黑果枸杞种群均以 I 龄和 II 龄级比例最大, 数量较多, 其中 I 龄分别达到 62.44%、54.70%、39.16%, 种群年龄结构接近于增长型且表现出较为良好的更新能力。固定/半固定沙地内幼株数量则较少, 只占 18.75%。各样地黑果枸杞随着龄级的增大, 第 III ~ VII 龄级个体数量明显减少, 种群数量均呈现递减趋势, 且在盐碱地最为典型; 大龄植株 (VI ~ VII 龄) 数量较少, 盐碱地、覆沙地、砾石地、固定/半固定沙地各样地第 VI 龄级至 VII 龄级黑果枸杞个体数量分别仅占 1.00%、3.41%、1.72%、21.16%, 且固定/半固定沙地内大龄植株数量明显多于其他 3 类样地。

2.2 黑果枸杞种群静态生命表

由于植物天然种群各龄级株数波动是普遍现象, 我们没有对相关数据作匀滑处理, 这样不会掩盖种群数量波动中的某些生态现象, 更有利于反映种群现实状况^[21]。将各龄级株数标准化后直接用于各参数计算, 4种不同立地类型黑果枸杞种群静态生存规律见表2。

由表2可以看出, 各样地黑果枸杞种群死亡率(q_x)与亏损率(k_x)表现一致, 最大龄期在各立地类型下均表现为 III 龄级。随着龄级的增大, 各样地黑果枸杞种群死亡率变化各不相同, 固定/半固定沙地 IV ~ VI 龄级死亡率相对稳定, 大龄植株的生活能力较强, 种群的整体更新良好, 而其他 3 类样地黑果枸杞则呈现出在 IV、V 龄级时死亡增加, 直到 VI 龄级才趋于稳定。4 类样地随着黑果枸

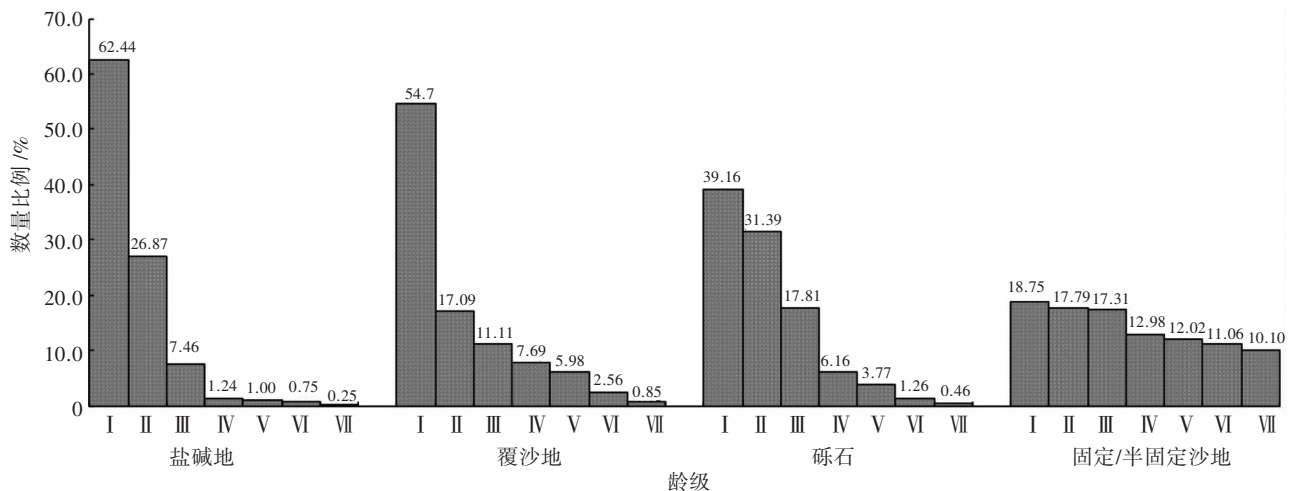


图1 不同立地类型黑果枸杞种群年龄结构

杞龄级的增加, 平均期望寿命(e_x)呈逐渐下降趋势, 黑果枸杞在4类样地的整体生存更新状况良好。

2.3 黑果枸杞种群动态指数

依据种群动态量化方法, 对不同类型样地黑果枸杞种群各相邻龄级间的个体数量动态变化进

行定量分析(表3)。

由表3可以看出, 覆沙地在IV龄级向V龄级、固定/半固定沙地在II龄级向III龄级及V龄级向VI级砾石样地在IV龄级向VI龄级过渡时 V_n 出现了负值, 说明各样地黑果枸杞种群在不同龄级过渡期

表2 不同立地类型黑果枸杞种群静态生命

样地	龄级(x)	a_x	l_x	lnl_x	d_x	q_x	L_x	T_x	S_x	K_x	e_x
盐碱地	I (1~3)	343	1 000	6.908	198	0.198	900.875	2 053.936	0.802	0.221	2.054
	II (4~6)	275	802	6.687	347	0.433	628.28	1 153.061	0.567	0.567	1.438
	III (7~9)	156	455	6.120	297	0.667	306.122	524.781	0.346	1.099	1.154
	IV (10~12)	54	157	5.059	61	0.389	126.822	218.659	0.611	0.492	1.389
	V (13~15)	33	96	4.567	64	0.654	64.14	91.837	0.333	1.061	0.955
	VI (16~18)	11	32	3.468	20	0.636	21.866	27.697	0.364	1.012	0.864
	VII (19~21)	4	12	2.456			5.831	6.000			0.515
覆沙地	I (1~3)	251	1 000	6.908	570	0.570	715.139	1 101.594	0.430	0.843	1.102
	II (4~6)	108	430	6.064	311	0.722	274.9	386.454	0.278	1.281	0.898
	III (7~9)	30	120	4.783	100	0.833	69.721	111.554	0.167	1.792	0.933
	IV (10~12)	5	20	2.992	4	0.200	17.928	41.833	0.800	0.223	2.100
	V (13~15)	4	16	2.769	4	0.250	13.944	23.904	0.750	0.288	1.500
	VI (16~18)	3	12	2.481	8	0.667	7.968	9.960	0.333	1.099	0.833
	VII (19~21)	1	4	1.382			1.992	6.000			1.506
砾石地	I (1~3)	64	1 000	6.908	688	0.308	656.25	1 328.125	0.313	0.368	1.328
	II (4~6)	20	313	5.745	109	0.350	257.813	671.875	0.692	0.431	2.150
	III (7~9)	13	203	5.314	63	0.688	171.875	414.063	0.650	1.163	2.038
	IV (10~12)	9	141	4.946	31	0.222	125.000	242.188	0.778	0.251	1.722
	V (13~15)	7	109	4.695	63	0.571	78.125	117.188	0.429	0.847	1.071
	VI (16~18)	3	47	3.847	31	0.667	31.250	39.063	0.333	1.099	0.833
	VII (19~21)	1	16	2.749			7.813	6.000			0.384
固定/半固定沙地	I (1~3)	39	1 000	6.908	51	0.051	974.359	4 833.333	0.949	0.053	4.833
	II (4~6)	37	949	6.855	26	0.027	935.897	3 858.974	0.973	0.027	4.068
	III (7~9)	36	923	6.828	231	0.250	807.692	2 923.077	0.750	0.288	3.167
	IV (10~12)	27	692	6.540	51	0.074	666.667	2 115.385	0.926	0.077	3.056
	V (13~15)	25	641	6.463	51	0.080	615.385	1 448.718	0.920	0.083	2.260
	VI (16~18)	23	590	6.380	51	0.087	564.103	833.333	0.913	0.091	1.413
	VII (19~21)	21	538	6.289			269.231	6.000			0.011

表3 不同立地类型黑果枸杞种群动态指数^①

样地	V_I	V_{II}	V_{III}	V_{IV}	V_V	V_{VI}	V_{pi}	V_{pi}'	V_{pi}''
盐碱地	19.83	43.27	65.38	38.89	66.67	63.64	38.88	0.50	0.76
覆沙地	56.97	72.97	86.67	-20.00	80.00	66.67	62.54	8.93	14.12
砾石地	68.75	35.00	88.89	-66.67	-57.14	66.67	55.11	7.87	20.26
固定/半固定沙地	7.69	-2.70	35.14	0	-11.11	7.41	7.68	0.05	0.21

① V_n 为龄级间动态指数; V_{pi} 为种群动态指数; V_{pi}' 为龄级数修正动态指数; V_{pi}'' 为不完全修正动态指数。

间出现衰退现象^[22]。其余龄级过渡时黑果枸杞种群龄级结构的动态指数 V_n 值均大于 0, 表明石羊河下游不同立地类型黑果枸杞种群基本处于发育状态。整体上各样地 V_n 和 V_{pi} 值大于 0, 说明种群处于稳定增长的态势。分析不同立地类型样地 V_{pi} 可以看出, 增长潜力由大到小依次为覆沙地(62.54%)、砾石地(55.11%)、盐碱地(38.88%)、固定/半固定沙地(7.68%), V_{pi} 受种群各龄级个体数量的影响较大。从表 3 中可以看出, 黑果枸杞种群增长潜力由大到小依次为覆沙地(8.93%)、砾石地(7.87%)、盐碱地(0.50%)、固定/半固定沙地(0.05%)。 V_{pi} 能够很好地修正种群各龄级数量的影响, 且能较好地反映各样地在非完全随机干扰下种群的增长潜势, 结果显示各样地 V_{pi} 值均大于零, 因此种群为增长型种群。

2.4 黑果枸杞种群存活曲线

存活曲线是特定年龄存活率和死亡率对龄级的相关曲线, 能够直观地表达种群的存活过程, 反映种群动态的重要变化趋势^[13]。Deevey 将种群存活曲线分为 3 个类型: Deevey-I 型为凸曲线, 该类型表示种群接近生理寿命前, 只有少数个体

死亡, 但当达到一定生理年龄时, 短期内死亡率较高; Deevey-II 型为直线, 也称对角线型, 该类型种群各年龄的死亡率基本相同; Deevey-III 型为凹曲线, 该类型种群幼年期死亡率较高, 年龄短, 当活到某一年龄阶段时, 死亡率就会逐渐降低, 需要高出生率来补偿^[23]。

由图 2 可以看出, 盐碱地、覆沙地和砾石地 3 样地黑果枸杞的存活曲线均接近于 Deevey-III 型, 各龄级的死亡率变化明显。在覆沙地和盐碱地中, 由于水分条件相对较好(表 1), 幼株数量较多, 所以种群前期死亡率波动较小, 中期死亡率陡增, 特别是 V 级龄向 VI 级龄过渡时, 死亡率达到最大, 种群波动剧烈, VI 级龄以后死亡率开始有缓慢增长趋势; 砾石地前期死亡率较大, 在 IV 级龄向 V 级龄过渡时死亡率达到最大值, 但 V 级龄向 VII 级龄过渡时由于生理衰老, 生存和竞争能力减弱, 死亡率又缓慢增长; 固定/半固定沙地黑果枸杞的存活曲线接近于为 Deevey-II 型, 在种群内各龄级死亡率变化不大, 种群为稳定型, 种群在幼龄以前死亡率趋于平缓, 在 IV 级龄向 V 级龄过渡期间稍有下降, V 级龄以后又缓慢增长直至种群趋

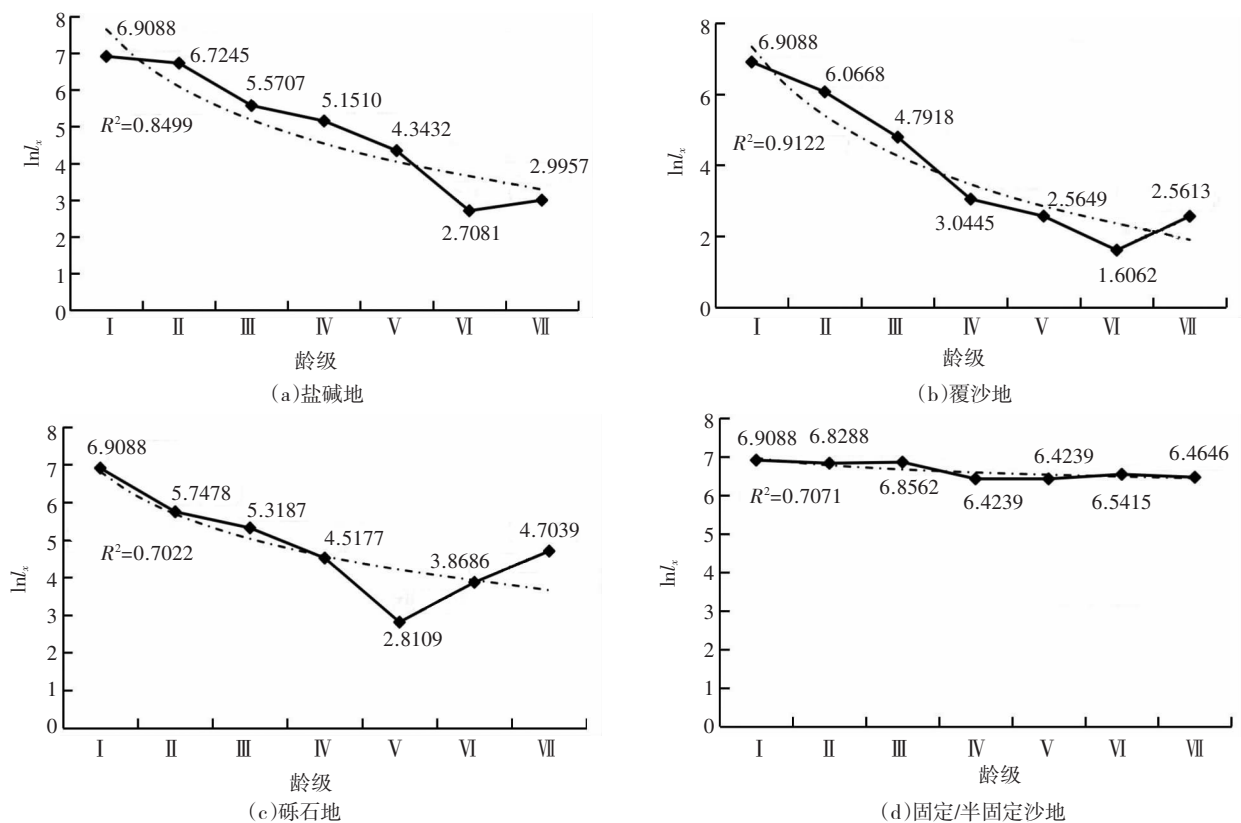


图 2 不同类型黑果枸杞种群存活曲线

于稳定。

2.5 黑果枸杞种群生存分析

由图3可以看出,各样地中黑果枸杞种群死亡率 $F(t)$ 和危险系数 $\lambda(t)$ 在I龄级向III龄级过渡时呈现逐渐增大的趋势,生存率 $S(t)$ 和累积死亡率 $f(t)$ 随龄级呈单调递减的趋势。在固定/半固定沙地中,I龄级生存率 $S(t)$ 最大,其值为94.87%,但在VI龄级向VII龄级过渡时出现了剧烈波动,生存率迅速下降,而其他3类样地生存率在I龄级向III龄级过渡时出现剧烈下降。盐碱地、覆沙地和砾石地这类3类样地的 $f(t)$ 整体走势与 $S(t)$ 反映一致,到V龄级之后,3类样地的 $F(t)$ 总体均接近1,固定/半固定沙地中在II龄级 $f(t)$ 出现起伏, $F(t)$ 直到VII龄级才接近1。

3 结论与讨论

研究表明,石羊河下游不同立地类型黑果枸杞种群均表现为新苗和幼龄个体比较丰富,而中老年个体相对较少,种群表现为稳定的增长型状态。黑果枸杞种群在III龄级时死亡率最高,种群亏损率与死亡率保持一致。不同立地类型下黑果枸杞种群的4个生存函数变化除局部有差异

外,整体变化趋势较为一致。各样地中黑果枸杞种群死亡密度函数 $f(t)$ 和危险系数 $\lambda(t)$ 在I龄级向III龄级过渡时呈现逐渐增大的趋势,生存率 $S(t)$ 和累积死亡率 $F(t)$ 随龄级呈单调递减的趋势。黑果枸杞种群总体呈现出前期增长、中期稳定、后期衰退的特征。黑果枸杞种群幼龄期和生理衰老期的种群死亡率较高,导致石羊河下游黑果枸杞种群的发展受到阻碍,应该加强对黑果枸杞种群的相关研究及抚育管理。

种群的年龄结构和种群动态指数等指标是植物种群所生存的环境条件和种群自身的生物学特性共同作用的结果,是种群生态学研究的重要内容^[24]。种群的年龄结构能够很好地反映种群的基本特性,以及种群内不同大小个体数量的分布和配置情况^[25-26],并能够充分说明种群的数量变化动态及其未来的发展演变规律^[27-28]。在年龄结构方面,4种样地黑果枸杞种群均表现出幼龄个体数量丰富,中老年个体数量贫乏,各样地I~III龄级黑果枸杞幼龄植株储备丰富,种群基本呈增长型,说明黑果枸杞能够很好地适应当地的自然条件且更新潜力增强,种群发展态势较稳定,这与

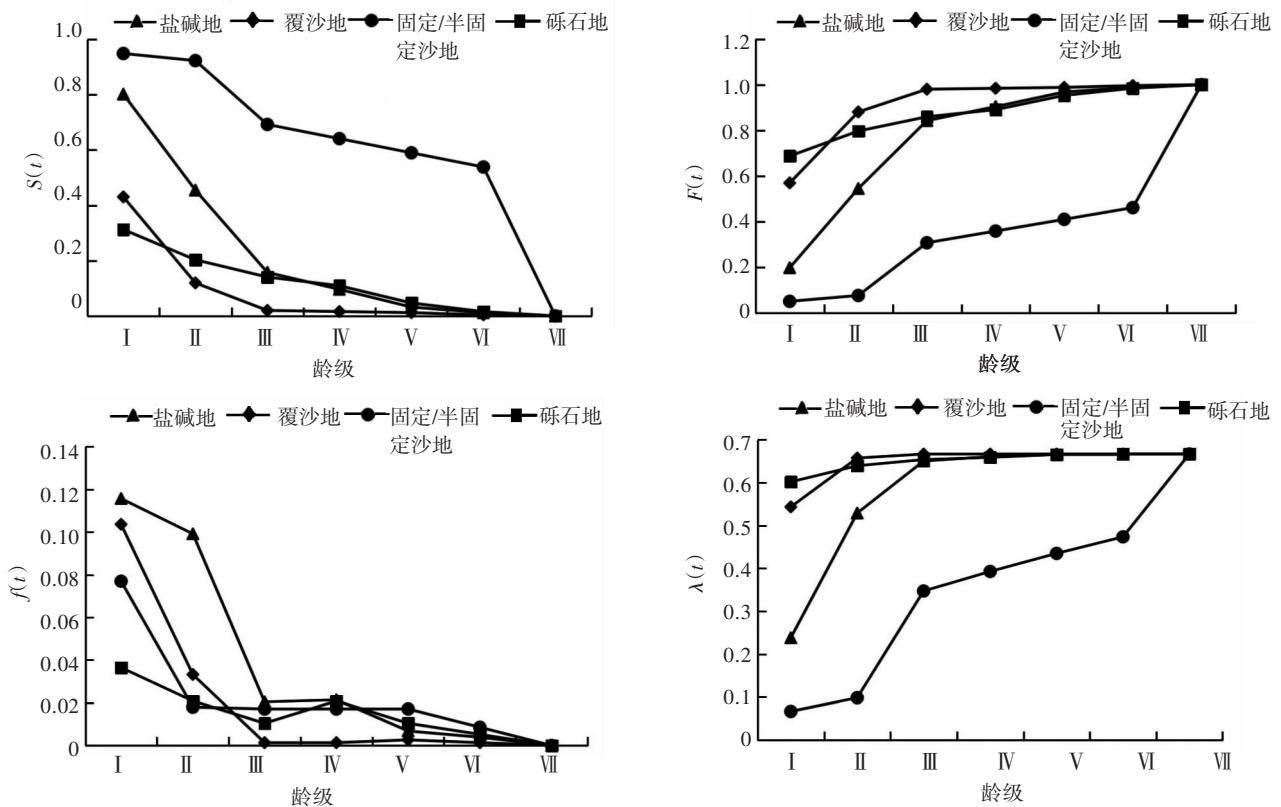


图3 不同立地类型黑果枸杞种群生存曲线

王军等^[15]对兰州半荒漠植被区红砂种群结构的研究一致。

静态生命表反映了黑果枸杞种群各龄级死亡率基本稳定,但局部有较大波动,尤其是在I龄级向II龄级过渡时出现了较大的死亡率,各样地黑果枸杞种群最高死亡率(q_x)和亏损率(k_x)表现一致,最大值均出现在III龄期。这表明黑果枸杞种群当个体成熟后,个体与个体之间相互争夺区域内的空间和资源,特别是对水分的竞争加剧,黑果枸杞植株的生长发育受到阻碍,导致其死亡率增高,“自疏效应”明显^[13]。黑果枸杞个体在经过III龄期强大的环境压力筛选后,其抗逆性和耐受性都得到了锻炼和加强,生存能力增强^[8],因此种群在IV龄级向VI龄级过渡期间死亡率和亏损率又明显减缓,种群发展相对稳定。VI龄级以后,随着黑果枸杞年龄增长,种群进入生理衰老期,死亡率又增高,种群开始衰退。黑果枸杞种群总体呈现前期增长、中期稳定、后期衰退的特征,这一结论与薛斌瑞等^[9]关于石羊河下游荒漠—绿洲交错带沙拐枣种群数量动态的研究一致。由于各样地水热及养分条件不同,所以各样地黑果枸杞种群死亡率和亏损率也有所不同。在盐碱地、覆沙地和砾石样地中,黑果枸杞种群死亡率和亏损率相对较大,主要是因为这三类样地中水分条件相对较好,幼龄个体数量丰富,但幼苗对环境的抵抗能力较弱;同时,为了争夺更多的养分和水分来满足生存的需要,竞争能力较弱的幼龄个体以高死亡率为代价,以应对强烈的环境筛选和种内竞争^[29]。在固定/半固定沙地中,由于幼龄个体不足,间接减小了死亡率和亏损率^[15],且种群所处的生境土壤类型为沙质土壤,土壤水分含量不高、降水量少、风沙大,导致幼苗的存活率较低,种群更新较难。在III龄级到VII龄级的更新过程中,其死亡率均较低,形成了较为稳定的繁殖策略。

种群动态指数显示各样地的相邻龄级间的个体数量变化动态 V_n 均基本为正值,充分说明4类样地的黑果枸杞种群基本处于发育状态,整体上是稳定增长的。4类样地中黑果枸杞种群I龄级的 V_n 值均大于0,说明幼龄个体数量充足;覆沙地中黑果枸杞种群在IV龄级向V龄级过渡时、砾石

地中在IV龄级向VI龄级过渡时、固定/半固定沙地中在II龄级向III龄级过渡时及V龄级向VI龄级过渡时 V_n 均出现了负值,说明在这3样地中黑果枸杞种群在不同龄级过渡期间生长受到了阻碍^[30]。其余龄级过渡时黑果枸杞种群龄级结构的动态指数 V_n 值均大于0,并且种群受龄级制约下的(V_{pi})也大于0,表明4类样地种群均处于稳定增长的状态。非完全修正动态指数(V_{pi})能够较好地反映各样地在非完全随机干扰下的种群增长潜力,各样地黑果枸杞种群的更新潜力均较大,种群处于比较旺盛的发育状态,但盐碱地和固定/半固定沙地的 V_{pi} 则相对较小,说明种群更新能力较覆沙地和砾石样地差,种群发展态势趋于稳定。种群存活曲线能够直观地反映种群的存活过程及发展趋势^[31]。整体而言,盐碱地、覆沙地和砾石地这三类样地的黑果枸杞的存活曲线均接近于Deevey III型(凹型),说明黑果枸杞种群早期死亡率极高,种群更新能力受到阻碍,出现衰退趋势^[32];在固定/半固定沙地中,黑果枸杞的存活曲线为Deevey II型,表明在种群内,各龄级死亡率基本相同,种群为稳定型。

不同立地类型样地黑果枸杞种群的4个生存函数能够很好地反映种群的生存规律,黑果枸杞种群生存变化的整体趋势较为一致,但局部有差异。各样地中黑果枸杞种群累积死亡率 $F(t)$ 和危险系数 $\lambda(t)$ 在I龄向III龄级过渡时呈现逐渐增大的趋势,生存率 $S(t)$ 和死亡密度函数 $f(t)$ 随龄级呈单调递减的趋势。各样地中,种群在I龄级向III龄级过渡时死亡率 $S(t)$ 较高,特别是固定/半固定沙地与其他3类样地差异较大,表现出了明显的高存活率。这主要是因为,在固定/半固定沙地中幼龄个体较少,中老年植株数量丰富,经过幼龄期剧烈的环境压力筛选后,具有较强的环境适应能力,获得了相对宽松的生存环境和资源^[15],生存较为稳定,故存活率较高。固定/半固定沙地前期积累死亡率 $F(t)$ 较其他3类样地相对较小,盐碱地、覆沙地和砾石地样地到V龄级之后 $F(t)$ 总体均接近1,固定/半固定沙地在II龄级 $f(t)$ 出现起伏, $F(t)$ 直到VII龄级才接近1,黑果枸杞的生存能力增强。盐碱地I龄级向II龄级过渡时,危险系数增大;盐碱地、沙

地和砾石样地均在V龄级之后由于生理能力减弱,趋于生理成熟,危险系数均很大。

参考文献:

- [1] 常兆丰,赵明.石羊河下游荒漠生态研究[M].兰州:甘肃科学技术出版社,2006:9-127.
- [2] 蔡年辉,李根前,刘代亿,等.云南松种群结构与数量动态研究[J].西南林学院学报,2009,29(6):1-6.
- [3] 李先琨,苏宗明,向悟生,等.濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局[J].生态学报,2002,22(12):2246-2253.
- [4] 林丽,张裴斯,晋玲,等.苏枸杞的研究进展[J].中国药房,2013,24(47):4493-4496.
- [5] 王春林,武芸,王凤琴.甘肃民勤野生黑果枸杞果实营养成分分析[J].甘肃农业科技,2021,52(6):33-37.
- [6] 王辉,王瑞娟,缪成军,等.不同处理方法对黑果枸杞种子萌发的影响[J].甘肃农业科技,2020(1):19-21.
- [7] 闫好原.民勤连古城自然保护区苏枸杞群落结构特征分析[J].甘肃林业科技,2009,34(2):7-10.
- [8] 王高雁,任芮佳,宋乃平.宁夏荒漠草原带酸枣种群年龄结构与数量动态分析[J].南方论坛,2019(8):10-12.
- [9] 薛斌瑞,王承勋.石羊河下游荒漠-绿洲交错带沙拐枣种群数量动态及分布格局[J].温带林业研究,2018,1(1):53-57;62.
- [10] 李根前,黄宝龙,唐德瑞,等.毛乌素沙地中国沙棘无性系种群年龄结构动态与遗传后果研究[J].应用生态学报,2001,12(3):347-350.
- [11] 徐文铎,邹春静.中国陆地生态系统[M].北京:中国林业出版社,1998:67-71.
- [12] 周资行,李毅,焦健.兰州市南北两山不同生境红砂种群数量动态研究[J].自然资源学报,2011,26(10):1726-1737.
- [13] 周资行,李毅,焦健.兰州市郊红砂种群数量动态与分布格局[J].生态与农村环境学报,2011,27(5):24-34.
- [14] 董秋莲,李毅,单立山,等.张掖市龙首山红砂种群结构和分布格局研究[J].水土保持通报,2013,33(4):284-288.
- [15] 王军,李真,周资行,等.兰州市半荒漠植被区红砂种群数量动态[J].中国沙漠,2014,34(5):1268-1276.
- [16] 王继和,靳虎甲,马全林.干旱区油蒿种群结构和分布格局分析[J].中国沙漠,2010,30(3):534-538.
- [17] 李昌龙,马瑞君,王继和.甘肃民勤连古城自然保护区优势种群结构和动态研究[J].西北植物学报,2005,25(8):1628-1636.
- [18] 冯士雍.生存分析I[J].数学的实践与认识,1982(3):72-80.
- [19] 冯士雍.生存分析II[J].数学的实践与认识,1982(4):64-74.
- [20] 冯士雍.生存分析III[J].数学的实践与认识,1983(1):70-76.
- [21] 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,1999,18(2):214-217.
- [22] 何斌,李青,陈群利,等.贵州省西北部马尾松人工林种群数量特征与动态[J].中南林业科技大学学报,2020,40(11):129-137;155.
- [23] 董秋莲.不同生境红砂种群结构和动态研究[D].兰州:甘肃农业大学,2013.
- [24] 周纪伦,郑师章,杨持.植物种群生态学[M].北京:高等教育出版社,1992:2-7.
- [25] HOLEKSA J, SANIGA M, SZWAGRZYK J, et al. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the sub-alpine spruce forests of the Pol' ana biosphere reserve, Central Slovakia[J]. European Journal of Forest Research, 2007, 126: 303-313.
- [26] 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):2471-2480.
- [27] 刘普幸.疏勒河中下游绿洲胡杨种群结构与动态研究[J].自然资源学报,2011,26(3):429-439.
- [28] XIAOPU W U, YU Z, KEPING M A. Population Distribution and Dynamics of Quercus liaotungensis, Fraxinus rhynchophylla and Acer mono in Dongling Mountain, Beijing[J]. Acta Bot Sin, 2002, 44(2): 212-223.
- [29] 任青山,杨小林,崔国发,等.西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态[J].生态学报,2007,27(7):2669-2677.
- [30] 郭丽珠,赵欢,吕进英,等.退化草原狼毒种群结构与数量动态[J].应用生态学报,2020,31(9):2977-2984.
- [31] 颌慧君.腾格里沙漠南缘白刺种群的种群结构及空间分布格局研究[D].兰州:甘肃农业大学,2008.
- [32] 姚慧芳,卢杰,王超,等.波密岗乡自然保护区华山松种群结构与数量动态特征[J].林业资源管理,2020(5):108-115;130.