

不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征

王立龙¹ 王亮² 张丽芳¹ 刘玉洋¹ 徐世健^{1*}

¹兰州大学生命科学学院, 兰州 730000; ²甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区管理局, 甘肃酒泉 736100

摘要 裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)为古地中海旱生植物区系子遗种, 是砾质荒漠的主要建群种之一。通过对安西极旱荒漠国家级自然保护区内3种生境(水冲滩地、山间冲沟、平缓戈壁)条件下裸果木种群的样地调查, 编制不同生境裸果木种群的静态生命表, 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, 以揭示不同生境下裸果木的种群结构和动态特征。结果表明: 3种生境下裸果木种群均属增长型, 数量变化动态指数(V_{pi}) > 0, 但对外界干扰比较敏感, 存活曲线趋于Deevey-II型, 表明种群各龄级的死亡率基本接近; 不同生境裸果木种群大小依次为水冲滩地>山间冲沟>平缓戈壁, 结合对种群年龄结构的分析, 进一步表明水分条件较好的水冲滩地和山间冲沟生境更加适宜裸果木生存; 生存分析和时间序列预测表明幼龄个体的缺乏是未来裸果木种群发生衰退的主要原因, 且平缓戈壁生境下的裸果木种群将先于另外两种生境下的种群发生更加快速的衰退。

关键词 裸果木, 生境, 静态生命表, 生存分析, 时间序列预测

引用格式: 王立龙, 王亮, 张丽芳, 刘玉洋, 徐世健 (2015). 不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征. 植物生态学报, 39, 980–989. doi: 10.17521/cjpe.2015.0095

Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats

WANG Li-Long¹, WANG Liang², ZHANG Li-Fang¹, LIU Yu-Yang¹, and XU Shi-Jian^{1*}

¹School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; and ²Administration of Anxi Extra-arid Desert National Nature Reserve, Jiuquan, Gansu 736100, China

Abstract

Aims *Gymnocarpus przewalskii* is a relict plant of the Tethys flora, which is also one of the constructive species in stony desert. Our objective was to determine the structure and dynamic characteristics of *G. przewalskii* in different habitats.

Methods Based on the equal-area plot investigations in three habitats of *G. przewalskii*, the static life table was established, survival curves and the function curves derived from the survival analysis were also constructed to evaluate the population characteristics. The population dynamics were predicted by a time-sequence model.

Important findings The survival curves of *G. przewalskii* appear to approach the Deevey-II type, which indicate that the mortality rate in different size classes was similar, and the population fit in with the growing type in all habitats, but sensitive to environment disturbances. The population size of *G. przewalskii* was largest in flooding lands, medium in gullies and smallest in the flat desert and the age structure showed that the flooding lands and gullies are better habitats for the growth of *G. przewalskii*. The survival analysis and the time-sequence model demonstrated that the lack of young individuals could be the major cause for population declines of *G. przewalskii* in all habitats; moreover, a decline is likely to occur in the flat desert earlier and quicker.

Key words *Gymnocarpus przewalskii*, habitat, life table, survival analysis, time sequence analysis

Citation: Wang LL, Wang L, Zhang LF, Liu YY, Xu SJ (2015). Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 980–989. doi: 10.17521/cjpe.2015.0095

植物种群的结构特点和时空变化趋势是植物生态学研究的核心问题之一(Gurevitch *et al.*, 2002)。通过静态生命表和生存分析展现种群的结构现状和发

展规律(Harcombe, 1987), 同时, 结合种群动态数量化方法和时间序列分析反映现存种群受干扰情况, 并对其未来的发展趋势进行预测(申仕康等, 2008;

收稿日期Received: 2015-04-21 接受日期Accepted: 2015-09-08

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: xushijian@lzu.edu.cn)

解婷婷等, 2014), 有利于揭示种群生物学特性与生境之间的关系, 对濒危物种的保护和管理具有重要的理论指导意义(吴承祯等, 2000)。

裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)为石竹科裸果木属亚灌木状多分枝植物, 属古地中海旱生植物区系成分, 是荒漠区植物中少有的孑遗物种, 其演化发展过程对研究古地中海气候的变化过程具有重要的科学价值(Ma *et al.*, 2012)。1987年裸果木被定为国家二级保护植物, 近年来由于过度放牧和土地开发等人为因素的影响, 其种群数量迅速下降, 分布范围也不断缩小, 1997年又被确定为国家一级保护植物(马松梅等, 2010)。目前关于裸果木的生态学研究主要集中在群落构成和多样性等方面(柴永青等, 2010; 杨建美等, 2013), 而有关裸果木种群的结构及动态特征还没有相关报道。本文通过对极旱荒漠区内3种生境条件下的裸果木种群的调查, 结合种群静态生命表、时间序列预测以及生存分析, 旨在揭示裸果木种群的生存现状及动态趋势, 探讨生境与种群之间的关系, 为裸果木的保护提供科学依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区, 由南北两片组成(南片: 95.85°–96.85° E, 39.85°–40.58° N; 北片: 94.78°–95.75° E, 41.32°–41.88° N), 南片地势相对平缓, 缓倾斜洪积扇广布, 而北片地形相对复杂, 低山丘陵广布。保护区平均海拔1 800 m, 年平均气温8.8 °C, 年降水量52 mm, 年蒸发量2 700 mm, 属典型的温带沙漠气候类型。该区自然植被稀疏, 植物群落主要由旱生植物组成, 主要包括合头草(*Sympegma regelii*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、红砂(*Reaumuria soongarica*)、珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)、泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)、裸果木等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及调查方法

2014年8–9月, 在全面调查安西极旱荒漠自然保护区裸果木分布状况的基础上, 确定裸果木的3种典型的生境: 水冲滩地, 包括滩涂地和缓冲积扇在内的易受洪水影响的易积水区域; 山间冲沟, 包括山峰之间以及丘陵之间的易受雨水和山洪影响的区域; 平缓戈壁, 主要指除滩涂地和冲积扇以外无

明显水冲条带的平缓区域。在每种生境中具有代表性的裸果木分布地段设置一块3 600 m²的样地, 每一样地划分为36个10 m × 10 m的样方, 记录样方内每种灌木的个体数、高度、冠幅以及盖度等指标。

1.2.2 年龄结构的建立

对于木本植物尤其是濒危物种年龄结构的划分, 大多数学者采用径级结构或者高度级结构代替时间顺序关系(王巍等, 1999; 申仕康等, 2008)。裸果木为半椭圆型亚灌木状植物, 地上多分枝, 无明显主干, 因而无法采用径级代替年龄结构。虽然种群的龄级和高度、冠幅等有所不同, 但在不受人类和其他动物干扰的同一环境下, 难以用径级反映年龄的同一树种的龄级和高度级对环境的反应规律在一定范围内应该具有一致性。同时, 由于裸果木植株高度和冠幅之间呈现较好且相近的线性正相关关系(本次调查数据: 水冲滩地: $R^2 = 0.73, p < 0.001, n = 382$; 山间冲沟: $R^2 = 0.75, p < 0.001, n = 147$; 平缓戈壁: $R^2 = 0.65, p < 0.001, n = 133$)。结合本次调查实际情况, 本文采用裸果木高度级结构代替年龄结构来分析种群的年龄结构及其动态特征, 将裸果木植株高度(H)的分布状况划分为10个龄级: I级($H < 10$ cm)、II级(10 cm $\leq H < 20$ cm)……, 以10 cm为间隔, 共10个等级; 分别统计不同生境下各龄级植株的个体数, 编制裸果木种群的静态生命表。

1.2.3 种群动态量化方法

为了定量描述不同生境下裸果木的种群动态, 参考陈晓德(1999)植物种群与群落结构动态量化分析方法:

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

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

式(1)中, V_n 为种群内各龄级间个体数量的变化动态; 式(2)中 V_{pi} 为整个种群的数量变化动态(忽略外部干扰); 而当考虑未来的外部干扰时, V_{pi} 还与年龄级数量(k)以及各龄级内的个体数(S_n)相关, 可进一步将式(2)修正为:

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n}{\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) k \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (3)$$

$$P_{\text{极大}} = \frac{1}{K \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (4)$$

式中, V_n 、 V_{pi} 、 V'_{pi} 取正、负、0值时分别反映种群个体数量的增长、衰退和稳定的结构动态关系。仅当 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种群动态 V'_{pi} 构成最大的影响。

1.2.4 种群静态生命表和存活曲线的编绘

静态生命表也称特定时间生命表,编制过程需要满足3个理想化的假设:(1)种群密度不变,即种群是静态的;(2)种群具有稳定的年龄结构且其变化与时间无关;(3)种群内个体的迁入迁出数量相等。而实际调查过程中,裸果木的自然种群中多世代重叠,因而调查数据不能完全满足静态生命表的3个假设,故采用匀滑技术(江洪等,1992)对数据进行处理。生命表的各项均相互关联,可以通过野外调查获得不同生境下裸果木种群各龄级的个体数计算得到,具体编制方法参考吴承祯等(2000)。

为了检验种群存活状况是符合Deevey-II型还是Deevey-III型曲线,本文采用Hett和Loucks提出的数学模型对不同生境下裸果木种群存活曲线进行检验。即用指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数方程 $N_x = N_0 x^{-b}$ 分别描述Deevey-II、Deevey-III型存活曲线(Hett & Loucks, 1976)。式中 N_x 、 N_0 分别代表 x 龄级内存活数和种群形成初期的个体数, b 为死亡率。

1.2.5 生存分析方法

为了更好地揭示裸果木种群的动态变化规律,本文引入生存分析中的种群生存率函数 S_x 、种群累计死亡率函数 F_x 、种群死亡密度函数 f_x 以及种群危险率函数 λ_x , 参考杨凤翔等(1991)的公式进行计算。

1.2.6 时间序列预测

本研究采用时间序列分析中的一次移动平均法(肖宜安等,2004)对裸果木种群年龄结构进行预测。

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

式中, n 为需要预测的时间(本文为龄级时间), (1)表示1次移动平均, t 代表龄级, X_k 为 k 龄级内的个体数量, $M_t^{(1)}$ 表示经过未来 n 个龄级时间后 t 龄级的种群大小。本文对经过2、4、6、8龄级时间后的裸果木种群各龄级的个体数量进行预测。

2 结果和分析

2.1 不同生境下植物群落特征

不同生境下样地的植被调查结果表明:合头草是研究区的主要建群种,其在3种生境下的重要值排名均在前3位,泡泡刺在山间冲沟和水冲滩地生境内也是排名前3位的主要建群种(表1)。而裸果木在水冲滩地、山间冲沟以及平缓戈壁中的排名呈现降低的趋势,分别为第2、3、5位,由建群种逐渐变为伴生种;与此不同的是,红砂则由水冲滩地和山间冲沟中的伴生种(均排第4位)成为平缓戈壁生境中排名第1的主要建群种(表1)。

2.2 裸果木种群分布现状及结构特征

在所调查的对象中,各龄级裸果木在水冲滩地样地内有382株,山间冲沟样地为147株,平缓戈壁样地为133株。以龄级为横坐标,各龄级内个体所占百分比为纵坐标,绘制不同生境下裸果木种群的龄级结构图(图1)。结果显示,3种生境下裸果木种群大小级结构均呈中部膨大的非典型的金字塔型,其中水冲滩地和平缓戈壁内IV龄级裸果木所占比例最多分别为18.6%和26.3%,山间冲沟内V龄级裸果木所占比例最高为20.3%。所有生境下个体数量从V龄级开始减少,VII龄级后急剧降低。总体来看,3种生境下幼龄裸果木个体数量均较少,且在平缓戈壁内I、II龄级个体分别仅占整个种群的1.5%和3.8%。

通过种群动态量化方法对不同生境下裸果木种群相邻大小级的变化动态进行分析,结果显示,水冲滩地和平缓戈壁生境下裸果木种群相邻各级间个体数量变化动态指数 V_1 、 V_2 、 V_3 均小于0,说明I、II、III龄级个体数目少于IV龄级个体数目,呈现衰退的结构动态关系,IV龄级之后相邻龄级则呈现增长的结构动态关系。在山间冲沟生境下,动态量值 V_1 、 V_3 、 V_4 均小于0,而 V_2 大于0,呈现“衰退-增长-衰退”的波动的结构动态关系(表2)。进一步计算不同生境下裸果木种群的总体数量动态变化指数 V_{pi} (不考虑外界干扰)和 V'_{pi} (受外界随机干扰),结果显示,3种生境下裸果木种的总体数量动态变化指数 V'_{pi} 均小于 V_{pi} 但都大于0,其中 V'_{pi} 更加趋于0(表2),随机干扰风险极大值($P_{\text{极大}}$)分别为0.03(水冲滩地生境)、0.1(山间冲沟生境)、0.1(平缓戈壁生境),说明3种生境下裸果木种群总体均表现为增长型,但增长缓慢,对外界干扰具有较高的敏感性。

表1 不同生境下植物群落组成及其数量特征

Table 1 Community composition and quantity characteristics in different habitats

生境 Habitat	物种名称 Species name	平均密度 Mean density (plants·plot ⁻¹)	平均高度 Mean height (m)	平均冠幅 Mean crown (m)	平均盖度 Mean canopy (%)	重要值 Important value	群落组成 Community composition
水冲滩地 Flooding land (20)	1. 膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i>	11.02	0.29	1.06	3.20	0.13	膜果麻黄 <i>E. przewalskii</i> + 裸果木 <i>G. przewalskii</i> + 合头草 <i>S. regelii</i>
	2. 裸果木 <i>Gymnocarpus przewalskii</i>	10.60	0.34	0.74	3.10	0.12	
	3. 合头草 <i>Sympegma regelii</i>	7.31	0.42	0.78	2.23	0.10	
	4. 红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	4.17	0.38	0.80	1.26	0.07	
	5. 细枝岩黄芩 <i>Hedysarum scoparium</i>	1.61	0.62	1.18	0.66	0.06	
山间冲沟 Gully (18)	1. 合头草 <i>Sympegma regelii</i>	13.80	0.43	0.80	3.00	0.19	合头草 <i>S. regelii</i> + 泡泡刺 <i>N. sphaerocarpa</i> + 裸果木 <i>G. przewalskii</i>
	2. 泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i>	4.00	0.29	1.35	3.20	0.13	
	3. 裸果木 <i>Gymnocarpus przewalskii</i>	4.10	0.36	0.85	3.00	0.12	
	4. 红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	2.80	0.27	0.68	0.80	0.06	
	5. 沙拐枣 <i>Calligonum mongolicum</i>	0.41	0.56	1.17	0.42	0.05	
平缓戈壁 Flat desert (18)	1. 红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	11.80	0.26	0.75	2.20	0.14	红砂 <i>R. songarica</i> + 泡泡刺 <i>N. sphaerocarpa</i> + 合头草 <i>S. regelii</i>
	2. 泡泡刺 <i>Nitraria sphaerocarpa</i>	7.02	0.27	0.91	1.81	0.11	
	3. 合头草 <i>Sympegma regelii</i>	6.68	0.39	0.60	1.80	0.10	
	4. 膜果麻黄 <i>Ephedra przewalskii</i>	2.91	0.37	0.95	1.92	0.09	
	5. 裸果木 <i>Gymnocarpus przewalskii</i>	2.64	0.42	0.81	1.85	0.09	

平均密度、高度、冠幅、盖度为每种生境内样方的平均值; 群落中排名前5位的物种以其重要值(IV)降序排列; IV = (相对密度+相对高度+相对冠幅+相对盖度)/4; 群落组成以每种生境下重要值排名前三的物种表示; 括号中的数字表示每种生境内植物物种的数量。

Mean density, mean height, mean crown spread, mean canopy cover are the average values of all the plots in each habitat; the descending order of the top five species in the community was based on the important value (IV); IV = (Mean density + Mean height + Mean crown + Mean canopy)/4; the community composition was represented by the top three species based on IV; the numbers in the parentheses represent the number of species in each habitat.

表2 不同生境下裸果木种群龄级结构动态变化指数

Table 2 Dynamic indices of *Gymnocarpus przewalskii* population and size structure in different habitats

种群动态指数级 Dynamic index	动态指数 Dynamic index value (%)		
	水冲滩地 Flooding land	山间冲沟 Gully	平缓戈壁 Flat desert
V ₁	-26.67	-40.74	-60.00
V ₂	-10.45	40.74	-77.27
V ₃	-5.63	-23.81	-37.14
V ₄	11.27	-30.00	20.00
V ₅	31.75	46.67	0.00
V ₆	60.47	31.25	71.43
V ₇	35.29	36.36	75.00
V ₈	72.73	85.71	0.00
V ₉	66.67	-66.67	50.00
V _{pi}	12.72	15.66	15.73
V' _{pi}	1.27	1.57	1.57

2.3 裸果木种群静态生命表及存活曲线

生命表分析结果显示, 随着裸果木年龄的增加, 存活数(l_x)逐渐减少, 个体的期望寿命(e_x)在I、II级后逐渐降低。3种生境下裸果木种群均呈现一定的波动性, 总体表现为I、II级的个体数较少, 即缺乏幼年阶段的个体, 在IV、V级时达到种群个体数量的高峰

(表3)。由不同生境下裸果木种群的存活曲线(图2)可以看出, 水冲滩地和山间冲沟两种生境下裸果木种群的存活曲线变化趋势比较接近, I至V级成活率下降均较平缓戈壁生境更加平缓, V至VIII级的下降趋势在3种生境中基本一致, VIII龄级之后下降趋势加快。相应的幂函数和指数模型比较分析表明, 两种模型的拟合结果在不同生境下均达到显著水平, 但指数模型的 R^2 值在不同生境下均大于幂函数模型, 且 p 值更小(表4), 因此认为3种生境下裸果木种群存活曲线更加符合Deevey-II型。由死亡率和消失率曲线(图3)可以看出, 山间冲沟生境下裸果木种群的死亡率和消失率随年龄的增加而升高, 无波动; 而在水冲滩地和平缓戈壁生境下裸果木种群的死亡率和消失率均发生不同程度的波动, 且在平缓戈壁生境下IV龄级之后尤为频繁, 反映出不同生境下的环境选择压力对裸果木种群死亡率和消失率有着不同的影响。

2.4 裸果木种群的生存分析

根据生存分析的结果, 绘制不同生境下裸果木种群的生存率(S_x)和累计死亡率(F_x)曲线(图4)以及死亡密度(f_x)和危险率(λ_x)曲线(图5)。由图4可以看

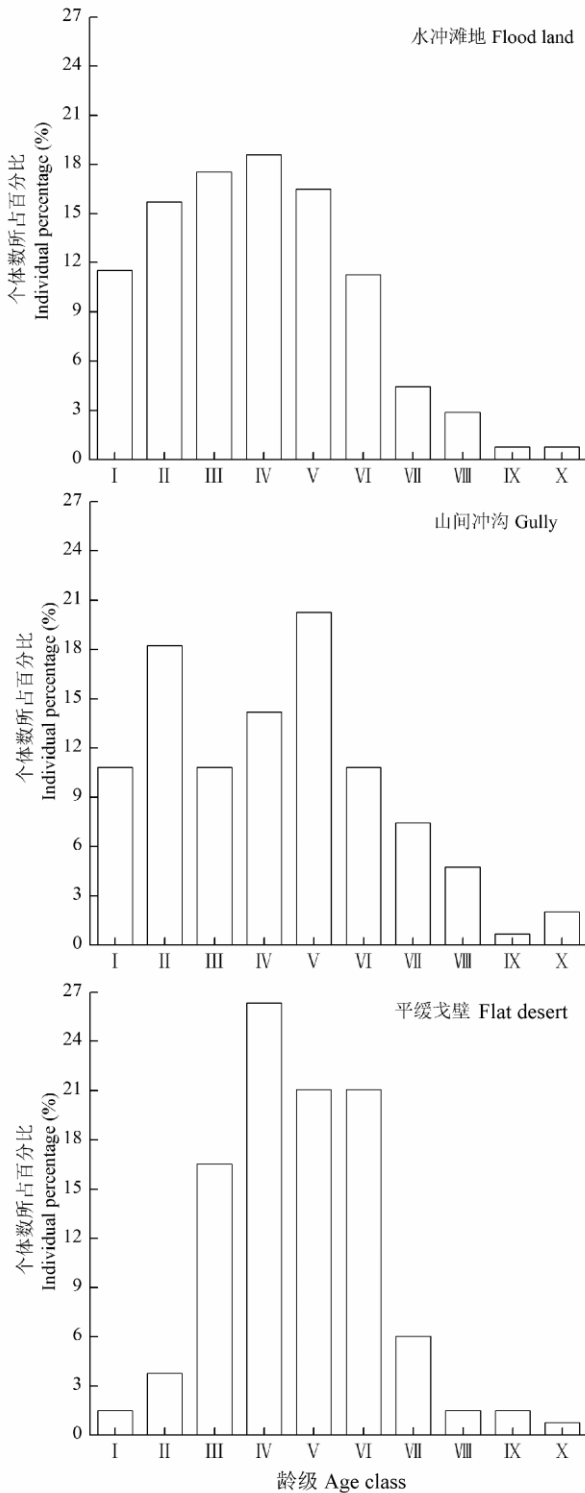


图1 不同生境下裸果木种群的龄级结构。采用高度级(H)结构代替年龄结构,以10 cm为间隔共划分10个龄级, I ($H < 10$ cm)、II ($10 \text{ cm} \leq H < 20$ cm).....X ($H \geq 100$ cm)。

Fig. 1 The age structure of *Gymnocarpus przewalskii* population in different habitats. The age structure was replaced by height-class structure (H), totally 10 age-classes were divided in intervals of 10 cm, I ($H < 10$ cm), II ($10 \text{ cm} \leq H < 20$ cm) ..., X ($H \geq 100$ cm).

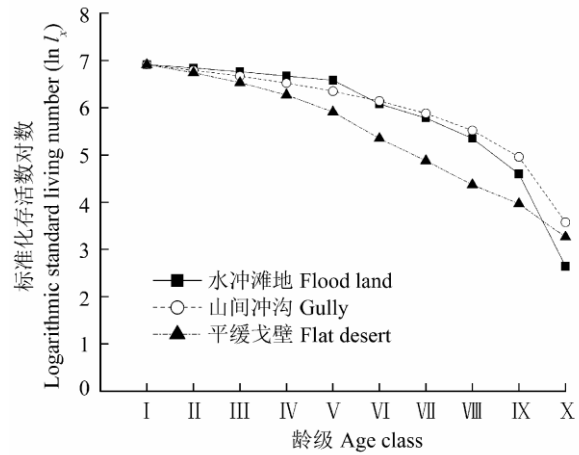


图2 不同生境下裸果木种群的存活曲线。龄级同图1。
Fig. 2 Survival curve of *Gymnocarpus przewalskii* population in different habitats. Age class see Fig. 1.

出,生存率和累计死亡率二者互补,随着龄级的增加,3种生境下裸果木种群的生存率逐渐下降,而累积死亡率逐渐上升。在4.5龄级处,水冲滩地和山间冲沟生境中的裸果木种群的生存率和累积死亡率均达到平衡,说明4.5龄级之后种群开始逐渐向衰退的方向发展(图4)。与此不同的是,平缓戈壁生境中的裸果木种群的生存率和死亡率约在3.2龄级时达到平衡(图4),这反映出此生境中的裸果木种群较另外两种生境更早进入衰退期。

由图5可以看出,不同生境下裸果木种群的死亡密度和危险率曲线反差明显,但在3种生境下的变化趋势基本一致,在X龄级达到最大值均为且均为0.20左右。虽然随着年龄的增加,裸果木死亡率在增加,但是相对于危险率曲线,裸果木种群的死亡密度曲线走势基本稳定,基本保持在0.30以下,这主要是因为随着年龄的增加,老龄的裸果木个体数量也在减少。结合生境特点,死亡密度曲线在山间冲沟和平缓戈壁生境下的变化基本持平,保持在0.2以下,而在水冲滩地生境下呈现出轻微的波动,且在IV龄级处达到峰值(图5)。因此,不同生境下的环境压力对裸果木种群的影响虽然不同,但都主要集中在V龄级之前,即裸果木种群发展的前期和中期。

2.5 裸果木种群数量的时间序列分析

基于不同生境下裸果木种群中各龄级个体数,对未来2、4、6、8龄级时间后各龄级内的个体数量进行预测(表5)。结果显示,在经历未来2、4、6、8龄级的时间之后,3种生境下裸果木种群从VI龄级

表3 不同生境下裸果木种群静态生命表

Table 3 Static life table of *Gymnocarpus przewalskii* population in different habitats

生境 Habitat	龄级 Age class	高度 Height (cm)	A_x	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln l_x$	K_x
水冲滩地 Flooding land	I	$H < 10$	44	71	1 000	70	0.07	965	4 876	4.88	6.91	0.07
	II	$10 \leq H < 20$	60	66	930	71	0.08	895	3 911	4.21	6.84	0.08
	III	$20 \leq H < 30$	67	61	859	70	0.08	824	3 016	3.51	6.76	0.09
	IV	$30 \leq H < 40$	71	56	789	71	0.09	753	2 192	2.78	6.67	0.09
	V	$40 \leq H < 50$	63	51	718	281	0.39	578	1 439	2.00	6.58	0.50
	VI	$50 \leq H < 60$	43	31	437	113	0.26	381	861	1.97	6.08	0.30
	VII	$60 \leq H < 70$	17	23	324	113	0.35	268	480	1.48	5.78	0.43
	VIII	$80 \leq H < 90$	11	15	211	112	0.53	155	212	1.00	5.35	0.75
	IX	$90 \leq H < 100$	3	7	99	85	0.86	57	57	0.58	4.60	1.96
	X	$H \geq 100$	3	1	14	-	-	-	-	-	2.64	-
山间冲沟 Gully	I	$H < 10$	16	28	1 000	107	0.11	946	4 661	4.66	6.91	0.12
	II	$10 \leq H < 20$	27	25	893	107	0.12	839	3 714	4.16	6.79	0.12
	III	$20 \leq H < 30$	16	22	786	107	0.14	732	2 875	3.66	6.67	0.15
	IV	$30 \leq H < 40$	21	19	679	108	0.16	625	2 143	3.16	6.52	0.17
	V	$40 \leq H < 50$	30	16	571	107	0.19	518	1 518	2.66	6.35	0.21
	VI	$50 \leq H < 60$	16	13	464	107	0.23	411	1 000	2.15	6.14	0.26
	VII	$60 \leq H < 70$	11	10	357	107	0.30	304	589	1.65	5.88	0.36
	VIII	$80 \leq H < 90$	7	7	250	107	0.43	196	286	1.14	5.52	0.56
	IX	$90 \leq H < 100$	0	4	143	107	0.75	89	89	0.63	4.96	1.38
	X	$H \geq 100$	3	1	36	-	-	-	-	-	3.58	-
平缓戈壁 Flat desert	I	$H < 10$	2	38	1 000	158	0.16	921	3 408	3.41	6.91	0.17
	II	$10 \leq H < 20$	5	32	842	158	0.19	763	2 487	2.95	6.74	0.21
	III	$20 \leq H < 30$	22	26	684	158	0.23	605	1 724	2.52	6.53	0.26
	IV	$30 \leq H < 40$	35	20	526	158	0.30	447	1 118	2.13	6.27	0.36
	V	$40 \leq H < 50$	28	14	368	157	0.43	289	671	1.82	5.91	0.56
	VI	$50 \leq H < 60$	28	8	211	79	0.38	171	382	1.81	5.35	0.47
	VII	$60 \leq H < 70$	8	5	132	53	0.40	105	211	1.60	4.88	0.51
	VIII	$80 \leq H < 90$	2	3	79	26	0.33	66	105	1.33	4.37	0.40
	IX	$90 \leq H < 100$	2	2	53	27	0.51	39	39	0.75	3.97	0.71
	X	$H \geq 100$	1	1	26	-	-	-	-	-	3.26	-

A_x , x 龄级内存活个体数; a_x , 匀滑修正后 x 龄级内存活个体数; l_x , x 龄级开始时的标准化存活个体数(一般校正为1 000); $\ln l_x$, l_x 的自然对数; d_x , x 龄级到 $x + 1$ 龄级间的标准化死亡数; q_x , x 龄级到 $x + 1$ 龄级间的死亡率; L_x , x 龄级到 $x + 1$ 龄级间平均存活个体数; T_x , x 龄级到超过 x 龄级的个体总数; e_x , 进入 x 龄级个体的期望寿命; K_x , 各龄级内的消失率。破折号(-)表示由于X为最后一个龄级而无法计算的数据。龄级同图1。

A_x , survival number of age x ; a_x , correction value of survival number of age x ; l_x , standardized number of survivors at the beginning of age x ; $\ln l_x$, natural logarithm of l_x ; d_x , standardized number of mortality from age x to $x + 1$; q_x , mortality from age x to $x + 1$; L_x , number of survivors from age x to $x + 1$; T_x , total individual number of age x and beyond; e_x , life expectation of individual in age x class; K_x , elimination rate. Dashes (-) represent the incalculable data because X is the last age class. Age class see Fig. 1.

之后的个体数均呈现增加的趋势(表5)。而在种群发展的前、中期, 各龄级个体数量的时间序列预测总体呈减少的趋势, 其中IV龄级的个体数量经历2、4龄级时间之后分别下降了14.1% (水冲滩地)、5% (山间冲沟)、54.3% (平缓戈壁), 说明3种生境下的裸果木种群均不同程度地缺乏幼龄个体。综上所述, 从裸果木种群的整个发展阶段来看, 虽然目前中老年阶段的个体数能够在现有的基础上得到补充, 但是

由于幼龄植株的缺乏, 种群更新将难以维持, 所以3种生境下的裸果木种群未来仍然会不同程度地趋于衰退。

3 讨论

3.1 不同生境下裸果木种群的结构与适宜性

植物种群作为物种存在的基本单位, 其结构特征是植物对外界环境适应性的集中体现(Gurevitch

表4 不同生境下裸果木种群存活曲线的检验模型
Table 4 Test models of survival curves of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats

生境 Habitat	方程 Equation	R^2	F	p
水冲滩地 Flooding land	$N_x = 8.718e^{-0.079x}$ $N_x = 8.409x^{-0.266}$	0.660 0.432	15.52 6.076	0.004 0.039
山间冲沟 Gully	$N_x = 7.986e^{-0.057x}$ $N_x = 7.858x^{-0.197}$	0.745 0.521	23.42 8.711	0.001 0.018
平缓戈壁 Flat desert	$N_x = 8.223e^{-0.081x}$ $N_x = 8.216x^{-0.294}$	0.935 0.724	115.6 21.02	0.000 0.002

et al., 2002)。比较不同生境下的裸果木种群特征有助于了解这一古老的子遗物种与其生存环境之间的适合度。调查结果显示, 研究区裸果木种群的年龄结构均呈基部狭窄的非典型金字塔型。从种群大小来看, 3种生境下裸果木种群的个体数量分别为水冲滩地>山间冲沟>平缓戈壁。从年龄结构来看, 不同生境下的裸果木种群均呈现幼龄个体缺乏的特点, 其中I、II龄级个体在水冲滩地和山间冲沟生境中所占比例接近, 均远高于在平缓戈壁生境中所占比例。幼龄个体的数量是维持种群稳定性的基础(易雪梅等, 2013; 解婷婷等, 2014), 对于许多濒危物种来说更是如此(谢宗强等, 1999; 洪伟等, 2004)。因此, 裸果木更适宜生长在水分条件相对更好的水冲滩地和山间冲沟生境内, 且在这两种生境中可作为建群种存在, 从而维持其种群在群落中的稳定性。而红砂作为典型的超旱生植物, 其在平缓戈壁生境中的绝对优势地位也进一步反映出生境水分条件的恶化。综合来看, 与合头草、膜果麻黄、泡泡刺等研究区常见的广布建群种不同, 裸果木对生境水分条件的要求更高。

分子谱系研究表明: 裸果木的种群数量和分布范围的迅速扩张发生在新生代早期, 当时的河西走廊地区古气候温暖湿润, 疏勒河流域在这一时期曾沼泽遍布(郑国璋等, 2006), 直到新生代中晚期阶段, 逐渐形成的荒漠化气候才限制了其种群的进一步扩展(Ma & Zhang, 2012)。因此, 裸果木作为子遗物种在古气候条件下就与其生境的水分条件关系密切。经历漫长的旱化演化过程后, 虽然裸果木能够适应极端干旱的环境, 但其自身对生境中水分条件的较高的依赖性在一定程度上导致其与现在的极旱荒漠化生境之间的适合度范围变得更窄(马松梅等, 2010)。

3.2 不同生境下裸果木种群的发展趋势

存活曲线一般分为3种类型, 其中I型是凸曲线,

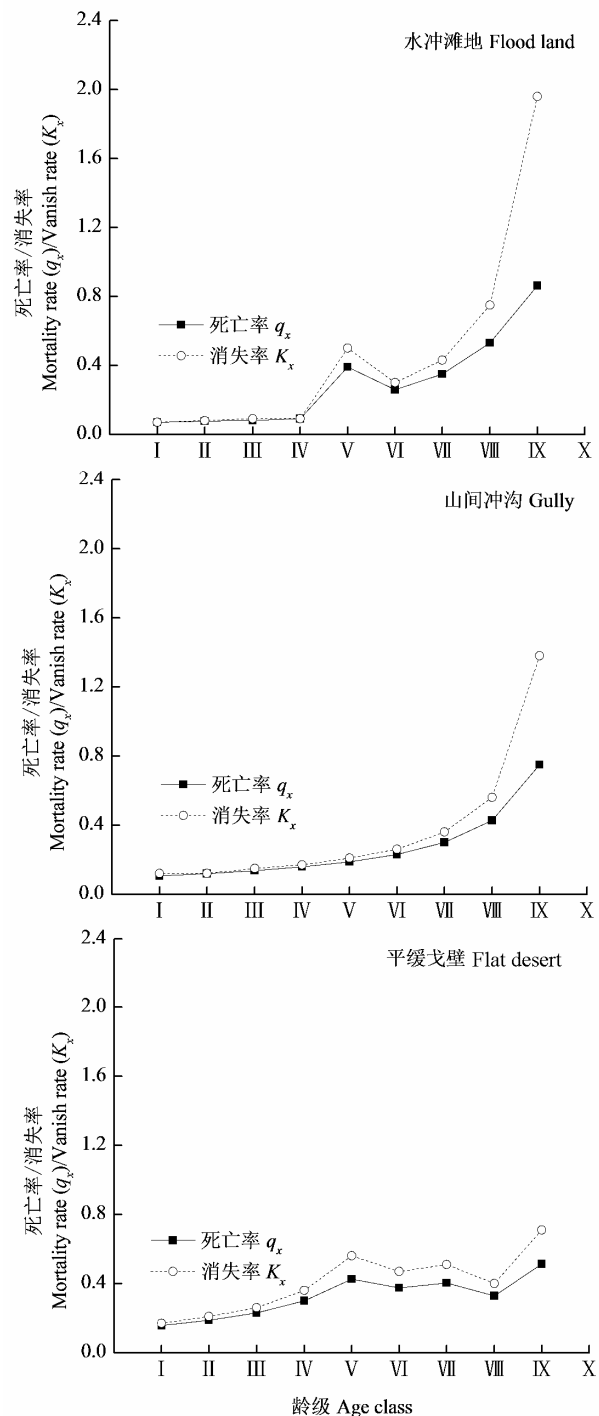


图3 不同生境下裸果木种群的死亡率和消失率。龄级同图1。
Fig. 3 Mortality rate and disappearance rate of *Gymnocarpus przewalskii* population in different habitats. Age class see Fig. 1.

幼龄个体存活率较高, 当达到一定的年龄时死亡率会快速增加; II型接近似于直线, 各龄级内死亡率相近, 种群相对稳定; III为凹型曲线, 幼龄个体具有较高死亡率, 但随着年龄的增加逐渐降低(Deevey, 1947)。本研究表明, 不同生境下裸果木种群的存活

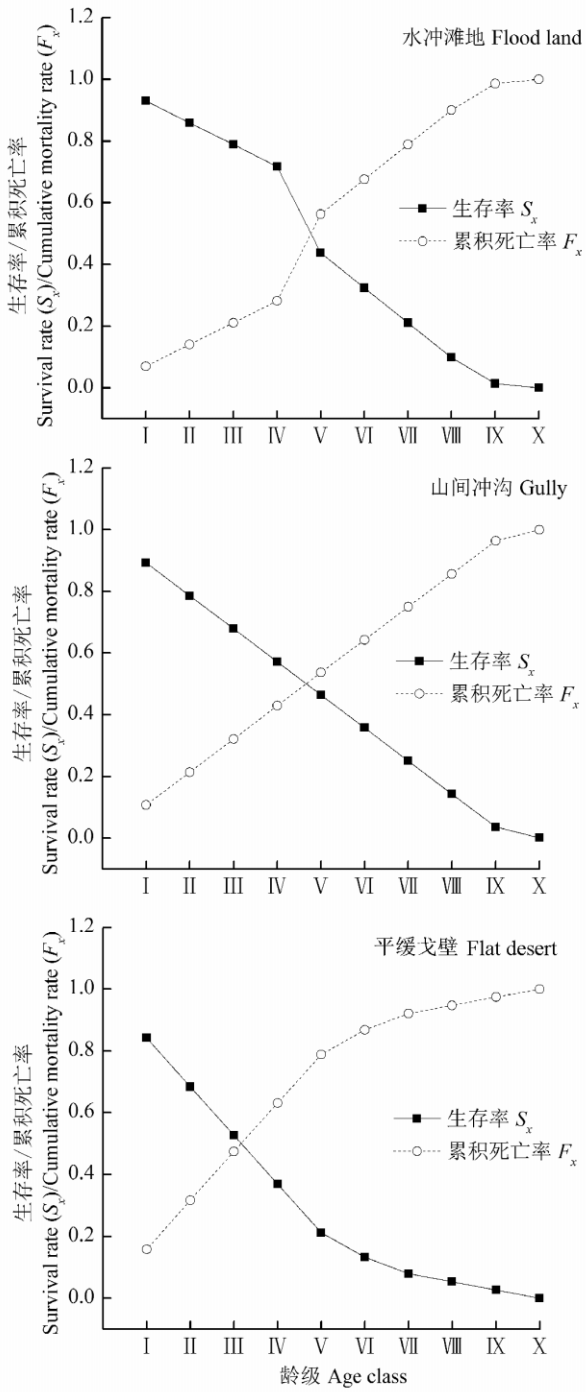


图4 不同生境下裸果木种群生存率和累积死亡率。龄级同图1。

Fig. 4 Survival rate and cumulative mortality rate of *Gymnocarpus przewalskii* population in different habitats. Age class see Fig. 1.

曲线均更趋向于Deevey-II型, 说明裸果木种群有相对稳定的死亡率。同时, 种群数量动态分析也显示不同生境下的裸果木种群均为增长型。分析其中的原因, 可能是由于现存IV、V龄级的裸果木个体数

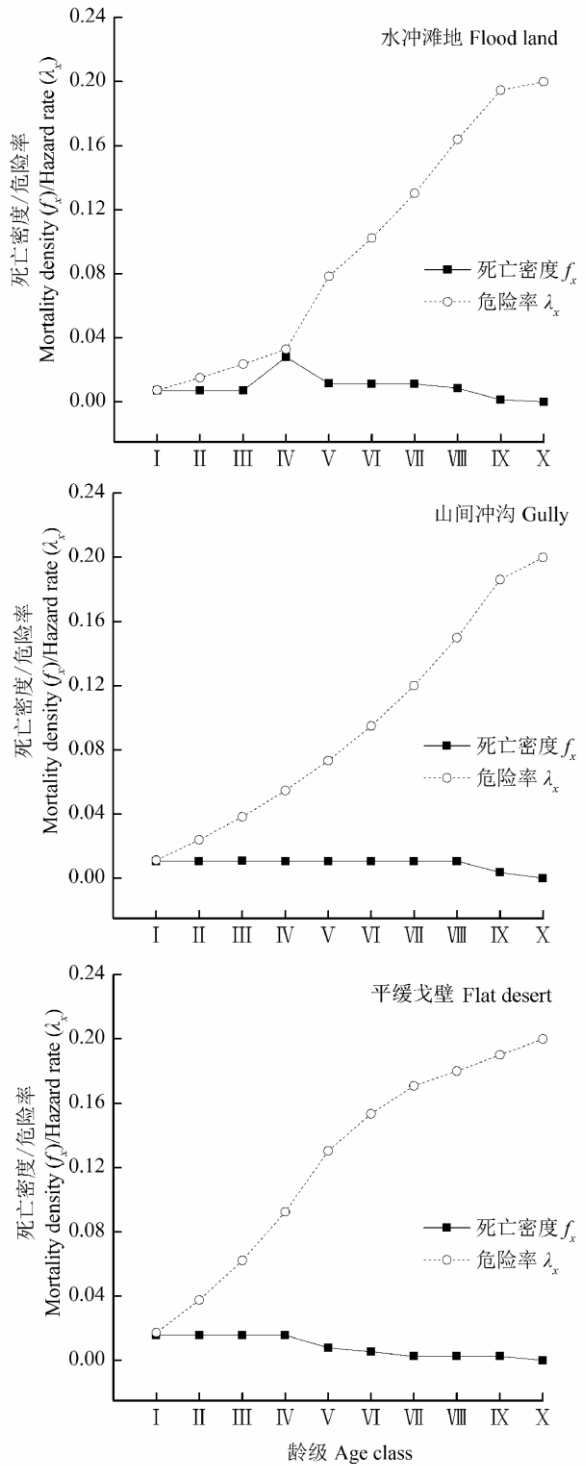


图5 不同生境下裸果木种群死亡密度和危险率。龄级同图1。
Fig. 5 Mortality density and hazard rate of *Gymnocarpus przewalskii* population in different habitats. Age class see Fig. 1.

量仍然可以在有限的时间内维持后续龄级的更新, 进而保持其种群的稳定性, 这与时间序列预测的结果一致。然而, 时间序列分析也显示, 由于缺乏幼龄

表5 不同生境下裸果木种群动态变化的时间序列分析

Table 5 Time sequence analysis of age structure of *Gymnocarpus przewalskii* population under different habitats

Age class	水冲滩地 Flood land					山间冲沟 Gully					平缓戈壁 Flat desert				
	原始数据 Primary data	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$	原始数据 Primary data	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$	原始数据 Primary data	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$
I	44					16					2				
II	60	52				27	22				5	4			
III	67	64				16	22				22	14			
IV	71	69	61			21	19	20			35	29	16		
V	63	67	65			30	26	24			28	32	23		
VI	43	53	61	58		16	23	21	21		28	28	28	20	
VII	17	30	49	54		11	14	20	20		8	18	25	21	
VIII	11	14	34	45	47	7	9	16	17	18	2	5	17	21	16
IX	3	7	19	52	42	1	4	9	14	16	2	2	10	17	16
X	3	3	9	23	35	3	2	6	11	13	1	2	3	12	16

(1), 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龄级时间后裸果木的种群大小的预测。原始数据为野外的实际调查数据。龄级同图1。

(1), single moving average; M_2, M_4, M_6, M_8 represent the predicted population size of *G. przewalskii* through 2, 4, 6, 8 age class time, respectively. Primary data represent the field survey data. Age class see Fig. 1.

个体的补充, 3种生境下IV龄级的个体数量在未来均会不同程度地下降, 进而导致种群发生衰退。结合对裸果木种群的生存分析, 进一步说明幼龄个体的缺乏是其种群衰退的主要原因, 且平缓戈壁生境中的裸果木种群将先于另外两种生境发生更加快速的衰退。因此, 人工保护措施的介入是阻止裸果木种群衰退和进行种群恢复的关键。

3.3 裸果木种群的保护及恢复对策

本文分析结果表明: 不同生境下裸果木种群的结构特征反映出其对水分条件有更高的依赖性。已有研究表明, 裸果木的有性生殖结实率很低, 在降水量低于45 mm的年份甚至不开花, 而无性繁殖分蘖的幼苗在持续干旱的情况下也很难存活(柴永青等, 2010)。因此, 在极端干旱的荒漠化环境下仅依靠降水难以维持其种群的发展。同时, 研究区所属的疏勒河流域的水资源在利用过程中一直存在重农业灌溉、轻生态用水的特点(马德海, 2006)。此外, 与研究区常见的荒漠植物相比, 裸果木叶片中蛋白质和脂肪含量较高, 营养丰富, 易被食草类动物优先采食(汪之波和周向军, 2010)。因此, 严格控制放牧强度、提高自然条件下幼苗的数量是裸果木种群恢复的关键, 可以在降水充足的年份人工采集裸果木的种子并散播在水分条件较好的生境内。同时, 应该进一步重视水资源分配的合理性, 促进流域自然生态系统的可持续发展。

基金项目 国家自然科学基金(31170371)、安西极

旱荒漠国家级自然保护区资源普查项目(AXBHQ-2014-02)。

致谢 感谢安西极旱荒漠国家级自然保护区张星研究员及其他工作人员为野外调查提供的便利。

参考文献

- Chai YQ, Cao ZZ, Chai ZS (2010). A study on species diversity of a *Gymnocarpus przewalskii* community in the Subei desert. *Acta Prataculturae Sinica*, 19(1), 21–27. (in Chinese with English abstract) [柴永青, 曹致中, 蔡卓山 (2010). 肃北地区裸果木荒漠群落构成特征及物种多样性研究. 草业学报, 19(1), 21–27.]
- Chen XD (1999). A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 214–217. (in Chinese with English abstract) [陈晓德 (1999). 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, 18, 214–217.]
- Deevey ES Jr (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22, 283–314.
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA (2002). *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Harcombe PA (1987). Tree life tables. *Bioscience*, 37, 557–568.
- Hett JM, Loucks OL (1976). Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *The Journal of Ecology*, 64, 1029–1044.
- Hong W, Wang XG, Wu CZ, He JD, Liao CZ, Cheng Y, Feng L (2004). Life table and spectral analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 1109–1112. (in Chinese with English abstract) [洪伟, 王新功, 吴承祯, 何东进, 廖成章, 程煜, 封磊 (2004). 濒危植物南方红豆杉种群

- 生命表及谱分析. 应用生态学报, 15, 1109–1112.]
- Jiang H (1992). *Population Ecology of Spruce*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [江洪 (1992). 云杉种群生态学. 中国林业出版社, 北京.]
- Ma DH (2006). Study on water resources development and utilization of Shule River Basin. *Water Resources and Hydropower Engineering*, 37(4), 1–4. (in Chinese with English abstract) [马德海 (2006). 疏勒河流域水资源开发利用研究. 水利水电技术, 37(4), 1–4.]
- Ma SM, Zhang ML, Sanderson SC (2012). Phylogeography of the rare *Gymnocarpus przewalskii* (Caryophyllaceae): Indications of multiple glacial refugia in north-western China. *Australian Journal of Botany*, 60, 20–31.
- Ma SM, Zhang ML, Zhang HX, Meng HH, Chen X (2010). Predicting potential geographical distributions and patterns of the relic plant *Gymnocarpus przewalskii* using maximum entropy and genetic algorithm for rule-set prediction. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1327–1335. (in Chinese with English abstract) [马松梅, 张明理, 张宏祥, 孟宏虎, 陈曦 (2010). 利用最大熵模型和规则集遗传算法模型预测孑遗植物裸果木的潜在地理分布及格局. 植物生态学报, 34, 1327–1335.]
- Ma SM, Zhang ML. (2012). Phylogeography and conservation genetics of the relic *Gymnocarpus przewalskii* (Caryophyllaceae) restricted to northwestern China. *Conservation Genetics*, 13, 1531–1541.
- Shen SK, Ma HY, Wang YH, Wang BY, Shen GZ (2008). The structure and dynamics of natural population of the endangered plant *Euryodendron excelsum* H. T. Chang. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2404–2412. (in Chinese with English abstract) [申仕康, 马海英, 王跃华, 王博轶, 申国柱 (2008). 濒危植物猪血木(*Euryodendron excelsum* H. T. Chang) 自然种群结构及动态. 生态学报, 28, 2404–2412.]
- Wang W, Liu CR, Ma KP, Yu SL (1999). Population structure and dynamics of *Quercus liaotungensis* in two broad-leaved deciduous forests in Dongling Mountain, northern China. *Acta Botanica Sinica*, 41, 425–432. (in Chinese with English abstract) [王巍, 刘灿然, 马克平, 于顺利 (1999). 东灵山两个落叶阔叶林中辽东栎种群结构和动态. 植物学报, 41, 425–432.]
- Wang ZB, Zhou XJ (2010). Research progress on rare endangered plant *Gymnocarpus przewalskii*. *Resource Development & Market*, 26, 436–437, 446. (in Chinese with English abstract) [汪之波, 周向军 (2010). 珍稀濒危植物裸果木研究进展. 资源开发与市场, 26, 436–437, 446.]
- Wu CZ, Hong W, Xie JS, Wu JL (2000). Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 333–336. (in Chinese with English abstract) [吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 吴继林 (2000). 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析. 应用生态学报, 11, 333–336.]
- Xiao YA, He P, Li XH, Deng HP (2004). Study on numeric dynamics of natural populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 252–257. (in Chinese with English abstract) [肖宜安, 何平, 李晓红, 邓洪平 (2004). 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. 植物生态学报, 28, 252–257.]
- Xie TT, Su PX, Zhou ZJ, Zhang HN, Li SJ (2014). Structure and dynamic characteristics of *Calligonum mongolicum* population in the desert-oasis ecotone. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 4272–4279. (in Chinese with English abstract) [解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 张海娜, 李善家 (2014). 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征. 生态学报, 34, 4272–4279.]
- Xie ZQ, Chen WL, Lu P, Hu D (1999). The demography and age structure of the endangered plant population of *Cathaya argyrophylla*. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 523–528. (in Chinese with English abstract) [谢宗强, 陈伟烈, 路鹏, 胡东 (1999). 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构. 生态学报, 19, 523–528.]
- Yang FX, Wang SQ, Xu HG, Li BQ (1991). The theory of survival analysis and its application to life table. *Acta Ecologica Sinica*, 11, 153–158. (in Chinese with English abstract) [杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 李邦庆 (1991). 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报, 11, 153–158.]
- Yang JM, Chen XL, Gong DJ (2013). Study on species diversity of rare endangered plant *Gymnocarpus przewalskii* communities. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 41, 8508–8511. (in Chinese with English abstract) [杨建美, 陈学林, 龚大洁 (2013). 珍稀濒危植物裸果木群落物种多样性研究. 安徽农业科学, 41, 8508–8511.]
- Yi XM, Zhang Y, Ji LZ (2013). Population structure of *Phello-dendron amurense* in Changbai Mountains of northeast China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2257–2262. [易雪梅, 张悦, 姬兰柱 (2013). 长白山黄檗种群结构. 生态学杂志, 32, 2257–2262.]
- Zheng GZ, Yue LP, He JF, Wang JX, Zhang YL (2006). Grain-size characteristics of the sediments at Palaeoswamp in Anxi County in downstream of Shulehe River during Holocene and its paleoclimatic significance. *Acta Sedimentologica Sinica*, 24, 733–739. (in Chinese with English abstract) [郑国璋, 岳乐平, 何军锋, 王建新, 张玉玲 (2006). 疏勒河下游安西古沼泽全新世沉积物粒度特征及其古气候环境意义. 沉积学报, 24, 733–739.]

责任编辑: 李镇清 责任编辑: 李 敏