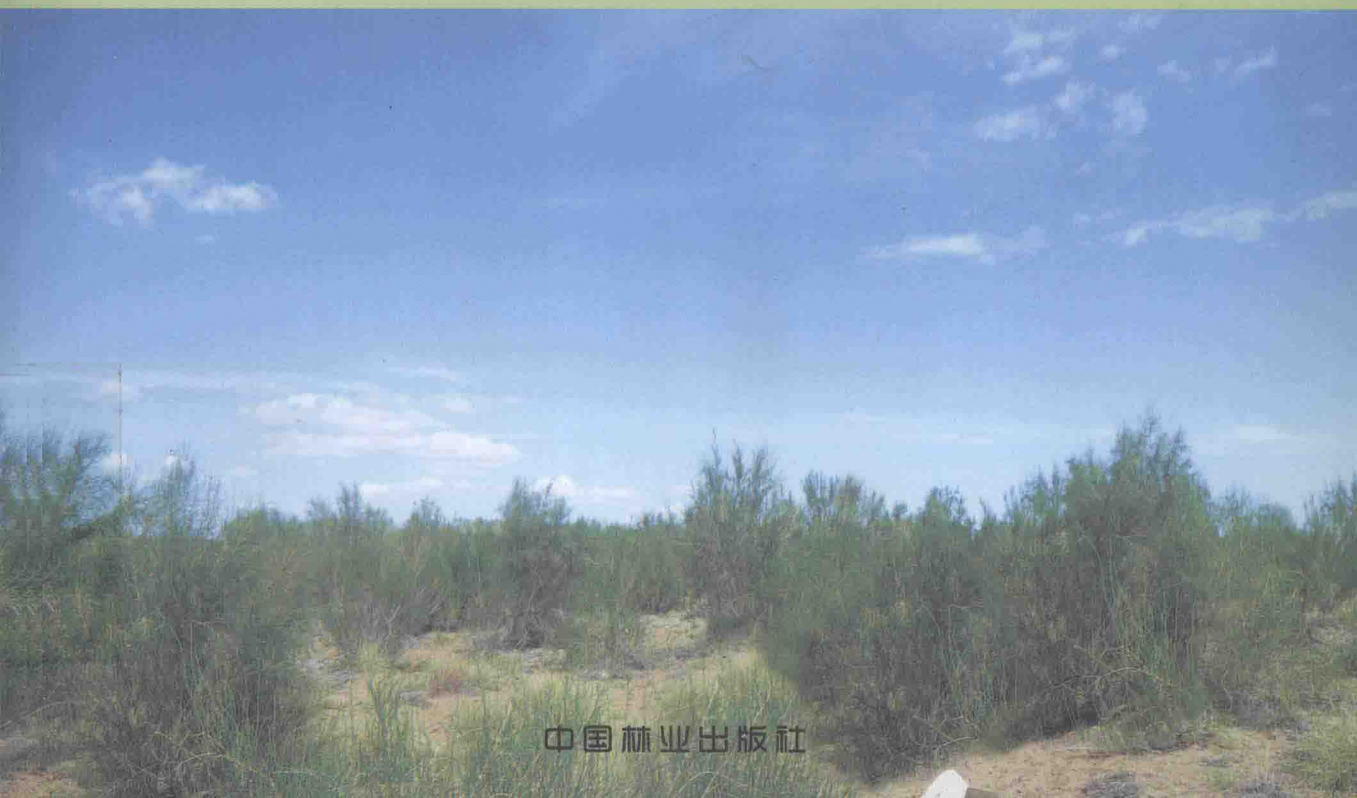


宋于洋 □ 著

梭梭种群 可持续发育研究

SUOSUO ZHONGQUN KECHIXU FAYU YANJIU



中国林业出版社

梭梭种群可持续发展研究

宋于洋 著

中国林业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

梭梭种群可持续发育研究 / 宋于洋著. —北京:
中国林业出版社, 2011. 8

ISBN 978 - 7 - 5038 - 6265 - 6

I. ①梭… II. ①宋… III. ①梭梭树 - 种群 - 研究
IV. ①S792. 99

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 146691 号

出 版: 中国林业出版社 (100009 北京西城区德内大街刘海胡同 7 号)

网 址: www.cfph.com.cn

E-mail: wildlife_cfph@163.com 电话: (010) 83225764

发 行: 新华书店北京发行所

印 刷: 北京地质印刷厂

版 次: 2011 年 8 月第 1 版

印 次: 2011 年 8 月第 1 次

开 本: 787mm × 1092mm 1/16

印 张: 11

字 数: 282 千字

印 数: 1000 册

前 言

梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 是古地中海区系的重要荒漠植物种。由梭梭构成的群落是亚洲荒漠区中分布最广的荒漠植物群落。梭梭适应旱生环境, 叶片退化成鳞片状, 并以同化枝代替进行光合作用, 具有明显的抗旱特性。新疆的梭梭植被分布面积约 844 万 hm^2 , 占我国梭梭植被总面积的 73%, 其中准噶尔盆地梭梭林分布面积约 795 万 hm^2 , 是我国梭梭集中分布区, 约占新疆梭梭林总面积的 94%, 占我国梭梭林总面积的 68%。梭梭在准噶尔盆地生态系统平衡中发挥着巨大作用, 是当地重要的能源植物, 被誉为世界上的“活煤”, 同时也是优良的饲料和名贵药材肉苁蓉 (*Cistanche deserticola*) 的寄主。近年来, 伴随着油气资源的勘探开发、道路等工程的建设, 过度放牧和滥挖肉苁蓉, 导致生态环境恶化, 使其分布面积逐渐减少, 梭梭已被定为濒危物种并成为国家三级保护植物。因此, 有必要对梭梭进行广泛研究, 以便开发和保护梭梭种群。

20 世纪 60~70 年代, 由于垦荒, 大面积的梭梭林被砍伐, 使古尔班通古特沙漠南缘 50km 范围内已无原始梭梭林, 导致现存种群面积逐渐减少, 植被景观破碎化现象十分严重, 多数斑块间的距离较大或片段化分布, 因基因交流障碍而导致显著遗传分化。目前, 对古尔班通古特沙漠植被的退化与恢复重建进行了广泛的探讨与研究, 但仍未形成成熟的治理途径及方法。已有的研究表明, 恶劣的环境条件 (水分不足和养分贫乏) 是限制当地植物生长的主要因素, 也是该区植被恢复的关键障碍。梭梭是古尔班通古特沙漠的优势乡土树种, 对沙丘稳定和绿洲生态安全起着重要作用。然而对不同土壤类型梭梭种群格局动态研究和可持续发育能力的认识不足已成为开展这项工作的一个制约因素。

该书是在“梭梭种群动态与可持续发育研究”项目基础上编著而成的, 项目研究历时近 5 年, 在古尔班通古特沙漠从东到西样地跨越近 600km, 设立了精河、甘家湖、奎屯 130 团、石河子 148 团和 150 团、阜康、五家渠 103 团、奇台农场、吉姆萨尔等样地, 内容涉及梭梭种群动态和可持续发育各个方

面。项目采用目前生态学较为先进的地统计学中空间插值、点格局法中的 $K(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数、Morl 小波分析、谱分析及其推绎、生殖分配、相对生长模型、计量逻辑学中的误差累积理论、RDA 分析等理论和技术,深入开展梭梭种子库空间分布、幼苗定局、种群空间分布和动态、生殖分配特征、不同土壤类型生物量和年龄模型以及群落盖度、丰富度对沙丘稳定性的影响等方面的研究。探明了梭梭土壤种子库空间分布格局,明确古尔班通古特沙漠 2~4 年、5~6 年梭梭幼苗定居规律;阐明古尔班通古特沙漠不同生境、不同发育阶段梭梭种群的空间格局及关联性,首次揭示了古尔班通古特沙漠梭梭种群的聚集尺度和植株间的典型距离;探讨梭梭种群的分布格局以及维持机制;揭示了古尔班通古特沙漠梭梭地上生物量随径级变化,以及生殖输出、生殖分配随同化枝和地上生物量的变化情况。阐明了梭梭群落盖度、丰富度对不同地形沙面稳定性的作用机制。该项目的研究成果在多个方面有所突破,在部分领域填补了空白。

本项目的研究得到了新疆生产建设兵团林业局森林生态补偿基金项目“新疆生产建设兵团重点公益林抚育(生态)状况监测”的资助。同时,本书的顺利出版是众多参研人员智慧的结晶和辛勤劳动的成果。在此感谢石河子大学林学系的周朝彬、李园园、楚光明、胡晓静、王炳举、李明艳、江萍、牛攀新、李应宾等同志;感谢环准噶尔盆地兵团各师林业局的支持与帮助。

众所周知,梭梭是古尔班通古特沙漠多年生木本植物,由于其独特的生物学特性和年轮结构,许多问题尚需讨论和进一步研究。作为科学研究的阶段性成果,本书难免出现一些遗漏和不足之处,敬请广大读者批评指正。

著 者

2011 年 3 月

目

录

前言

第 1 章 绪论	(1)
1.1 种群研究概述	(1)
1.2 梭梭种群研究进展	(7)
1.3 研究目的和意义	(8)
1.4 研究区概况	(8)
1.5 样地设置与土壤测定	(9)
第 2 章 梭梭土壤种子库空间分布格局研究	(10)
2.1 研究方法	(10)
2.2 结果与分析	(12)
2.3 讨论	(22)
第 3 章 梭梭幼苗定居规律研究	(24)
3.1 样地设置及研究方法	(24)
3.2 结果与分析	(26)
3.3 讨论	(30)
第 4 章 梭梭种群动态和谱分析	(35)
4.1 样地设置及研究方法	(35)
4.2 结果与分析	(37)
4.3 讨论	(45)
第 5 章 基于 $K(r)$ 和 $g(r)$ 函数的梭梭种群空间格局研究	(48)
5.1 样地设置和研究方法	(48)
5.2 结果与分析	(50)
5.3 讨论	(62)
第 6 章 Morl 小波分析方法在梭梭种群空间格局研究中的应用	(64)
6.1 研究方法	(66)
6.2 结果与分析	(69)

6.3	讨论	(71)
第7章	梭梭种群格局分形特征及其影响因素	(73)
7.1	材料与方法	(74)
7.2	结果与分析	(76)
7.3	讨论	(82)
第8章	梭梭构件格局的环境变异	(101)
8.1	研究地区与研究方法	(101)
8.2	结果与分析	(103)
8.3	结论与讨论	(108)
第9章	梭梭生殖分配研究	(110)
9.1	样地设置和研究方法	(110)
9.2	结果与分析	(112)
9.3	讨论	(116)
第10章	梭梭年龄估算模型评价	(120)
10.1	研究区概况与研究方法	(120)
10.2	结果与分析	(122)
10.3	结论与讨论	(124)
第11章	不同土壤类型梭梭地上生物量估算模型	(127)
11.1	研究地区与研究方法	(127)
11.2	结果与分析	(129)
11.3	讨论	(132)
第12章	古尔班通古特沙漠梭梭种群径级与龄级关系的研究	(135)
12.1	取样与方法	(135)
12.2	结果与分析	(136)
12.3	讨论	(140)
第13章	梭梭群落盖度、丰富度与沙丘稳定性	(143)
13.1	样地设置与研究方法	(143)
13.2	结果与分析	(145)
13.3	讨论	(147)
参考文献		(149)

第1章 绪 论

1.1 种群研究概述

种群 (population) 指同种生物在特定环境空间内的个体集群或总和, 是生命系统中一个非常重要的层次, 也是进行生态系统研究的主要对象和基础。种群既囊括了个体的全部特征, 又具有个体所不能单独体现的群体特征。种群是物种存在、进化和种间关系的基本单位, 也是连接群落及生态系统与生物个体的桥梁, 因此种群是生物学研究的重点内容之一。

Nageli 是第一个从事植物种群研究的著名植物学家, 1874 年发表了第一篇植物种群论文, 强调了种群数量的重要性; Harper 于 1977 年出版了《植物种群生物学》一书, 此书的出版是植物生态学划时代的标志, 为植物种群生态学的理论和方法奠定了坚实的基础。随着植物种群构件 (module) 结构理论的提出, 为植物种群生态学的研究开拓了新途径。从 20 世纪 80 年代至今, 我国有关植物种群方面的研究取得了喜人的成果, 如王伯荪等 (1987) 对鼎湖山森林优势种群数量动态开展了研究; 张文辉 (1998) 对裂叶沙参种群生态学进行了研究; 江洪 (1992) 对云杉种群生态学进行了研究; 马克明和祖元刚 (1999) 对兴安落叶松种群格局的分形特征进行了研究; 王孝安 (1984) 对马街山林区优势植物种群竞争进行了初步研究; 钟章成 (1995) 对植物种群的繁殖对策进行了研究; 朱志红 (1994) 对不同放牧条件下矮蒿草无性系分株种群的动态与调节的研究; 梁士楚 (1997) 对多种红树植物幼苗的主要形态指标及其生物量进行了测定; 杨允菲 (1995) 研究了中国松嫩平原草地多年生典型无性系植物羊草种群年龄结构; 吴明作和刘玉萃 (2000) 对栓皮栎种群数量动态的谱分析与稳定性的研究。这些研究使我国种群生态学研究逐步趋向成熟。

1.1.1 土壤种子库空间分布与幼苗定居

土壤种子库是指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部存活种子的总和 (Simpson, 1989)。土壤种子库作为植被潜在更新能力的重要组成部分, 在植被自然恢复过程中起着重要的作用。它是植被重建与恢复的重要种源, 是植被恢复的模板, 在很大程度上决定了植被恢复的进度和方向 (Adel et al., 2003)。

种子库中的每一个植物或种群的种子都有其时间和空间尺度, 在空间上种子具有水平及垂直分布格局 (Peco et al., 1998)。有学者在种子库空间格局的研究中指出, 在水平分布方面大多数物种的种子呈零星分布, 仅几个优势种呈集群分布。在不同土地利用系统的

土壤种子库中, 50% 以上的物种呈随机分布 (Yu et al., 2003)。在沙漠生态系统中, 种子密度从灌丛下面到两灌丛开阔地域之间逐渐降低 (Guo et al., 1998), 但也有相反的结果, 如地中海沿岸沙丘土壤种子库的研究结果表明, 开阔区域具有最大的种子密度, 而灌丛下和路径下具有较小的种子密度, 且微生境对总的土壤种子库和各功能群的土壤种子库的分布格局具有显著的影响 (Guo et al., 1999)。在垂直分布方面, 研究揭示土壤种子库一般随土壤深度增加, 种子的数量、种类和物种多样性指数均逐渐减少 (Argaw et al., 1999; Yu et al., 2003)。土壤种子库大部分的种子集中在 0~10cm 表层, 特别是 0~2cm 的土表 (Yan et al., 2005)。

空间分布格局是由空间异质性决定的。已有研究表明, 种子在土壤中的空间分布是高度异质的 (Thompson et al., 1998), 种子库的空间格局在各种生物因子 (如真菌腐坏、动物摄食及枯落物覆盖等) 和非生物因子 (如土壤温度、水分) 的作用下常常发生改变, 形成新的格局 (Bekker et al., 2000), 种子库的空间格局及其生态学过程对苗木的更新格局有决定性的影响 (Oakley & Franklin, 1998)。因此, 在研究种子库格局向苗木更新格局的转变过程中, 种子库格局特征发生什么样的变化及哪些因素控制种子库格局变化过程, 对认识更新机制具有重要的生态学意义。赵文智等 (2002) 在科尔沁沙地的研究表明人工植被的建立可以增强沙地土壤水分的异质性; 初玉等 (2005) 则在浑善达克沙地定量描述了自然条件下小叶锦鸡儿灌丛土壤水分的空间变异。以往的生态学研究忽视了空间异质性与尺度对格局和过程的作用, 使它不能有效地揭示生态学规律 (至少在较大尺度上如此), 并为解决某些现实问题服务 (王政权, 1999)。而地统计学为深刻分析和准确表达空间异质性提供了一种有效的分析和解释空间数据的方法。

植物从种子种群 (种子库) 到幼苗种群 (幼苗库) 的变化过程就是植物的定居过程 (李利, 2005)。在这一过程中, 植物的个体从种子库到幼苗库的变化实际上就是种子的萌发和幼苗的早期生长过程。由于植物生活型不同, 植物能独立进行光合作用并不意味着它能够稳定的存活, 所以定居过程还可以适当延长, 直到对环境胁迫具有一定的抵抗力 (Happer et al., 1977)。植物的定居从种子萌发开始, 种子萌发对环境条件的适应决定了植物种在时间和空间上的分布范围 (Figueroa et al., 2003)。在干旱半干旱地区, 植物的幼苗定居阶段是植物生活史中最关键的时期之一 (Thompson, 1973)。这两个过程能否顺利进行决定了植物种能否成功定居。

植物定居的各个环节受到环境因素的影响, 涉及一系列环境因子, 众多学者对此进行了大量的研究。植物的定居首先是受植物本身的生物学特性影响, 自身的特性是限制定居的决定性因素 (Paz, 2005), 同时受到由种子及其扩散限制的影响, 包括资源的可获得性、捕食和竞争 (任海, 2007)。植物种的天然更新是生态系统自我繁衍恢复的手段, 是维持种群结构稳定和发挥生态作用的重要条件。甘肃民勤沙区梭梭的自然更新有利于林分层次结构合理, 植物多样性丰富, 成本低廉 (李发江, 2008)。北疆准噶尔盆地荒漠区的梭梭灌木林的天然更新能力必须同时满足有成熟的种子、冬季有较厚的积雪、在种子萌发生长的早春无 8 级以上大风 3 个条件 (刘晋, 2006)。种子萌发和幼苗生长是定居开始的必经阶段。荒漠植物种子萌发需要春水, 而幼苗成活要求沙层含水较多, 幼苗在 2~4 片真叶期死亡率累计达 71.13%, 一旦长成幼树后, 则有最高的期望寿命 (黄培祐, 2009)。当梭梭幼苗长到 3 龄以后, 植株的机械组织、根系、枝干已经较完备, 抗性大大增强。

1.1.2 种群动态特征与空间分布格局

种群的年龄结构不仅反映种群当时的发育阶段,而且是预示种群数量变化和动态发展趋势的一个主要指标。处在不同年龄时期的个体对环境的要求和反应各不一样,在群落中的地位和所起的作用各不相同,在群落内的分布情况对于群落的结构、分类、生态演替各方面都有密切的关系。一个种的种群越大,它的遗传多样性就越强大。但是一些种的种群增加可能导致其他一些种的衰退,而使一定区域内物种多样性降低。种群的数量和密度及其生长发育状况,决定了群体的结构和特性,而种群的密度和空间分布格局,又是影响群体发展的主要因素,可以在环境改变或由于人为影响而引起种群结构改变时进行调节。种群不是孤立存在,而是与其他种的种群有一定联系,种间联结对了解种群动态、种群的数量调节,以及对研究群落的组成和动态都具有重要的意义。植物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(Crawley, 1997)。研究种群动态,运用数学模型来模拟种群的数量变化已有近百年的发展历程(Sakanoues, 2007)。现今在定量分析、描述以及预测生物种群动态变化方面,已有不少的种群动态模型(Williams, 2004)。植物种群年龄结构和生命表以及存活曲线不仅可以反映种群现实状况,也反映了种群数量动态及发展趋势,并在很大程度上展现植物与环境间的抗争关系,尤其对于濒危植物的保护和利用研究具有重要意义(Manuel, 2002)。矩阵模型能够模拟和预测种群中各个年龄组数量动态和年龄结构的变化,目前已在植物生态学中得到大量的应用(Yue, 2000),它在濒危物种保护和管理上具有重要的应用价值。

种群统计的核心是建立反映种群全部生活史的各年龄组出生率、死亡率,甚至包括迁移率在内的信息综合表,即生命表(张文辉, 1998)。周纪伦等(1992)认为生命表的结构分析是解释种群数量变化的前提和首要工作。常用的生命表主要有两类:特定年龄生命表和特定时间生命表。特定年龄生命表又称动态生命表,是以同生物种群为对象,根据其不同年龄阶段中的生死动态和命运建立,动态生命表的难度较大,尤其是寿命长达百年或千年的木本植物种群甚至是不可能的,因而多用于短命植物种群的统计。特定时间生命表也称静态生命表,是根据某个种群在特定时间断面上的年龄结构而建立的生命表,它提供了一个种群出生率和死亡率的一般概念,尤其是当动态生命表不能产生时,更具有特殊的意义,因此,静态生命表都用于长命的木本植物种群的统计研究。另外还有动态混合生命表和图解生命表等类型。

当生命表及其方程提供给我们许多关于一个种群的年龄结构时,它并没有供给我们一个计算其在时间变化方面的简单方法,为了进行这种计算,可用Leslie的矩阵(丁岩钦, 1980)。在20世纪40年代,Lewis和Leslie两人各自独立地为生殖种群的年龄结构发展了矩阵形式的确定性模型,一般把这一模型称为Lewis矩阵或Lewis-Leslie矩阵(邬祥光, 1985)。Leslie矩阵可以将生命表中研究出来的种群年龄结构、各年龄的成活率及各年龄的生育力作为矩阵的元素,在计算机的帮助下,计算出任何时刻的种群年龄的理论数量及总数量。

结合种群的生态需求、成活和死亡状况以及繁育后代的能力,就能对种群的未来做出更好的估计,还可以重建种群过去的干扰历史(Harper, 1977)。因此,为了进一步了解梭梭种群的动态变化规律,可以应用谱分析方法进行分析。波动可出现于所有的植被中,Veblen等通过老龄林结构和动态分析认为:优势种的更替是周期循环的,而不是一个连续

发展过程(王宁等, 1993), 而谱分析的方法可以揭示种群数量变动的周期性波动。谱分析方法在昆虫数量动态研究中应用较多, 在植物生态学研究中也例应用: 伍业钢等(1988)首次将之应用于阔叶红松林的演替与天然更新过程的研究, 认为红松天然更新过程的周期波浪式发展, 是其稳定的一个特点; 吴作明等(2000)对栓皮栎种群数量动态进行谱分析, 结果表明谱分析方法也适用增长型种群, 呈周期性波动, 与林分更新有关; 郭连金等(2007)将之用于武夷山米槎种群结构的研究, 对米槎种群数量动态进行了系统研究。

空间格局(spatial pattern)是植物种群的基本特征, 种群的空间格局分析是研究种群特征、种群间相互作用以及种群与环境关系的重要手段(Greig-Smith, 1983)。传统方法依靠单一尺度(固定大小)的若干样方研究植物种群的空间分布格局, 只能对特定空间尺度上的分布格局得到具体认识(李先琨, 2003), 在特定空间尺度上得到的认识却不能推广或应用到其他空间尺度上去。近年来, 一系列定量的方法被用来描述随尺度变化的空间格局和空间异质性, 如点格局分析(杨洪晓, 2006)、地统计学分析(王政权, 2000)、小波分析(Saunders, 1998)等, 这些方法都是在非线性、多尺度框架内进行格局和异质性分析的工具, 克服了传统方法只能分析单一尺度空间分布格局的缺点, 很快被发展并应用到植物种群多尺度空间分布格局和两个物种之间多尺度空间关联的研究中。

种群的空间分布和空间关联性是一致的(Manuel, 2000), 它们是种群生态关系在空间格局上的两种表现形式。种群的空间格局分析是研究种群特征、种群间相互作用以及种群与环境关系的重要手段, 在生态学中一直是研究的热点之一(常静等, 2006)。种群的空间分布格局一般分为随机分布、聚集分布和均匀分布三种形式(张金屯, 2004)。通常认为, 这些分布类型的确定与样地(或称样方)大小关系十分密切, 也就是说种群的分布类型与空间尺度有重要关系。种群聚集分布和种内的正关联体现了有利于个体间生存的空间关系, 而均匀分布和空间负关联体现了种内某些个体会对其他个体的生存产生不利影响的空间关系, 随机分布和空间无关联则意味着种内个体间相互独立。我国学者运用空间格局分析法研究森林或草地物种的种群分布格局或空间关联性, 很好地从多尺度上理解植物种群的生态学特性或过程(张金屯, 1998; 汤孟平等, 2003; 葛宏立等, 2008; 喻泓等, 2009)。

有关空间格局研究有多种方法, 其中点格局分析是研究植物多尺度格局的重要方法(张金屯, 1998)。因为空间点格局分析法不仅可以测定种群空间格局, 也可以分析任意尺度上种群空间格局和种间关系, 同时还能够提供空间分布格局的最大聚集强度及其对应的尺度, 为群落内种群空间格局的比较提供了方便(常静等, 2006)。Ripley's K 函数是一种常用的种群格局分析函数。它以植物种的个体在空间中的平面坐标为基本数据, 每个个体都被视为二维空间的一个点, 所有个体组成空间分布的点图(point map)。以此点图为基础进行格局分析, 叫做“点格局分析”(point pattern analysis)。Ripley's K 函数是点格局中一种常用的格局分析函数(Dale, 1999; Ripley, 1977), 可以分析各种尺度下的种群格局和种间关系, 然而它是一个累积分布函数, 在大尺度上的格局分析受到小尺度上累积效应的影响(Condit et al., 2000), 从而使格局分析复杂化, 难以准确反映局部变化特征(Getis, 1987; Condit et al., 2000)。因此, 近年来有学者提出了Ripley's K 函数的一个新变形——成对相关函数(the pair correlation function)—— $g(r)$ 函数(Stoyan and Stoyan, 1994), 它是一个概率密度函数, 用指定宽度的圆环区域代替了Ripley's K 函数中半径为 r

圆形区域进行点的计算。空间点格局方法最大限度地利用了点与点之间的距离信息,它们能够提供较为全面的空间尺度信息。

小波分析 (wavelet transform) 是一种变分辨率的时频分析方法。在一定的近似水平上,小波可以表达多种类型的函数;在计算上,小波变换效率很高;小波没有对数据平稳性的要求,因而可以分析非平稳空间数据。与傅立叶分析类似,小波也是表达其他函数的基础函数。

根据小波基函数的不同,小波分析有很多种,运用比较多的有 mexh、morl 和 db 系列小波等。选择的小波基函数不同,小波分析出来的结果也不同。汤韩杰和袁晓 (2006) 通过对数据序列的子波分析中尺度与波长的关系研究,讨论了子波分析的特点和子波变换的不同定义及在傅里叶变换域中的意义,通过子波的定义求出了子波分析中波长与尺度的一般关系式,从理论上证明了波长与尺度的关系,给出了一些常用子波尺度与波长的关系式。韦桂峰等 (2003) 通过对大亚湾大鹏澳水域 2002 年春秋两季浮游植物 30 天连续观测资料为例。运用小波技术分析浮游植物对生境变化的响应特征。结果表明,使用不同小波分析 (如 Mexh 小波变换和 Morl 小波变换) 可以取得各自不同特点的结果, Mexh 小波变换的图中波形边界比 Morl 小波变换的清晰,可以清楚地看到突变出,但 Morl 变换的图形比 Mexh 变换精细,可以看到小尺度的细微结构 (韦桂峰, 2003)。

小波分析方法出现以后,尤其是 Mexh 和 Morl 两种小波方法大量应用于机械工程的信号检测和金融类的数据分析。但是近年来小波分析也开始应用于植物生态学研究并取得了较好的效果。在植物生态学中主要应用小波分析的方法分析它们的空间格局,由于小波分析不要求数据具有恒定的均值或方差,自 20 世纪 80 年代引入生态学领域以来,小波分析已在森林中的林窗结构 (Bradshaw, 1992)、林窗疏密分布的特征尺度 (Zu, 1999)、城市热岛的多时间尺度结构 (Jiang, 2004) 等诸多领域得到了广泛的应用,如谢江波等 (2007) 在古尔班通古特沙漠做的心叶驼绒藜的小波分析。

梭梭种群可持续发展研究

1.1.3 种群生殖力、生殖值和生殖分配特征

植物在繁殖过程中面对环境的变化,可能演变出最佳的生殖对策,以便对局部环境条件达到最佳反映 (Harper, 1970)。

植物繁殖生态学是研究植物在其环境内的最适生活史格局、繁殖配置、繁殖值、繁殖产量以及繁殖对策及其相互关系的科学 (Willson, 1983)。其中生殖值和生殖力等方面是植物生殖生态学的研究热点之一。植物种群的更新和种群中植物个体生活史的完成依赖于生殖过程,而生殖值和生殖力是植物种群动态的重要参数和适应环境的重要特征 (Caswell, 1982)。一些研究表明,生殖值、生殖力不仅与植物类群的系统发生 (常为属内) 及遗传特性有关,而且与环境条件 (如纬度、海拔、光照、温度和湿度等) 有密切的联系。如国内学者操国兴和钟章成 (2004) 研究了亚热带下常绿灌木川鄂连蕊茶 (*Camellia rosthorniana*) 的生殖力表并分析了生殖值。徐庆 (2001) 对四合木的研究表明四合木在生境条件较差的群落中生殖值较高,认为这是四合木为了生存所采取的生殖对策。另外国外的一些学者如 Lee & Bazzaz (1980) 研究了一年生植物苘麻 (*Abutilon theophrasti*) 在不同密度和不同落叶处理条件下其生殖值的变化。Caswell (1982) 对复杂种群的种群结构和生殖值进行了模拟。

生殖分配是生活史进化理论的重要组成部分,物种间和物种内的生殖分配存在较大差

异, Reekie & Bzaaza (1987) 对不同资源条件下匍匐冰草 (*Agropgrron repons*) 的生长进行研究后得出生殖的高比例分配不减少营养生长的结论; 而 Joel (1977) 通过对多年生根茎草本植物盾叶鬼臼 (*Podophyllum peltatum*) 的研究证明, 如果当年盾叶鬼臼结实很多, 将导致根茎生长的减少的现象; 有些研究表明, 多年生木本植物的生殖分配会随个体年龄的增长而直线增加 (Pinero et al., 1982) 或直线下降 (Kohyama, 1982); 另一些研究持不同观点, 他们指出生殖分配与个体大小之间并非一种简单的直线关系 (陈劲松等, 2001); 徐庆等 (2001) 研究也表明多年生木本植物的生殖分配与个体大小间的关系仍不明确。

1.1.4 种群年龄结构

树轮记载了环境变化的丰富信息, 同时对局部生态系统和自然资源影响提供了深入的解释 (Liu et al., 2005)。树轮特征随环境变化而改变: 大多数树木每年形成一个轮 (Worbes, 1999; Borchert, 1999), 而一些热带树轮研究则报道了每年形成两个轮的现象 (Jacoby, 1989; Gourlay, 1995)。同时, 在空气污染、周期性灌溉、干旱胁迫以及轻微的霜冻情况下树木可形成不规则年轮 (Kramer & Kozlowski, 1979; Young et al., 1993; Kurczynska et al., 1997; Kozlov & Kisternaya, 2004)。澳大利亚中部的 *Callitris columellaris*, 在一些非季节性降水年份情况下形成多轮 (Lange, 1965)。除了树轮数量外, 环境对树轮结构的影响是明显的。从树轮的解剖结构看, 细胞大小更容易受水分有效性影响 (Abe et al., 2003)。干旱胁迫导致树木产生小且厚的“晚材”细胞。之后, 在生长季湿润的条件使树木产生大且薄的“早材”细胞。

林木年龄是森林生态系统的最基本特征, 年龄数据是研究许多林业问题和生态问题的基础, 因此, 便捷地测定林木年龄十分重要, 建立林木年龄模型是年龄估测的主要手段。目前, 采用直线方程拟合的模型具有直观性和简单性; 幂函数模型又称相对生长模型 (CAR), 能较为真实地反映林木年龄随高度、地径变化趋势; 多项式模型也能得到比较满意的拟合 (陈振举等, 2007)。多数温带树种一年形成一个年轮 (郑淑霞等, 2006), 生长轮也比较规整。而在严酷的气候条件下生长的荒漠植物分枝多、主干扭曲、材质硬脆 (郭泉水等, 2009), 导致年龄预测模型的建立非常困难, 林木年龄难以测算。此外, 同一荒漠树种在不同的立地条件下年龄差异非常大。

已有多种方法被用来估测树木的年龄, 例如放射性碳测定年龄、树木直径—年龄关系、树木大小—直径生长率关系、计数树木生长年轮等 (郑淑霞等, 2006)。但是, 最常用的方法是通过钻取木芯计数年轮来确定树木的年龄 (李钢铁等, 1995)。但对于沙生灌木来说, 这种数取年轮的方法并不可靠, 尤其对于梭梭来说, 因其存在多轮现象且地上茎株增长不规则, 难以通过年轮推其树龄 (李钢铁等, 1995; 王伟等, 2001), 而且不同的土壤条件下梭梭的年轮特征差异较大。

在实际应用中, 由于人为的或者系统的原因, 测量误差是普遍存在的。故测量误差模型的研究一直是比较感兴趣的研究热点。有人提出了线性异方差回归分析方法, 从而可以通过散点试验测定高置信度、高可靠性的性能曲线 (唐守正, 1996)。该方法不但适用于线性异方差情况, 而且文中还将其推广到了一般异方差情况。与传统的成组试验法相比, 该方法既可节省大量试验, 又具有更高的精度。张会儒等 (1999) 在关于生物量模型中利用普通回归进行的参数估计是有偏差的, 导致误差和参数的变动系数增大。采用加权回归估计, 可以消除异方差现象, 并用原函数本身来构造权函数, 可以适应任何形式的方程。

1.1.5 群落盖度、丰富度对沙丘稳定性的影响

植被与环境关系的研究已经成为植被生态学的重要领域之一,地球表面不同的环境因子导致了地表植物和植被分布的多样性;同时,植物的形成和发育又作用于环境要素,植被及其组成与环境在长期自然历史发展中相互综合作用,协同进化,形成了植被与环境相互关系。这种关系经过长期演化,会形成稳定的地带性植被。

在沙漠环境中,植被能够有效降低风速、减轻土壤风蚀,从而减少地表土壤细微颗粒及养分的损失 (Skidmore & Powers, 1982)。植被的这种防风抗蚀生态效应一直是国内外有关学者关注和研究的焦点。已有的研究结果表明:植被主要通过覆盖地表、增加下垫面粗糙度和拦截运动的沙粒3种生态过程来缓解气流对地表的侵蚀作用;植被对气流的影响主要反映在地表粗糙度和摩阻速度的改变上;而植被对风蚀的影响则直接表现在地表风蚀率的变化上,其影响程度主要取决于植被的盖度、高度等 (Bressolier & Thomas, 1979)。目前,关于植被影响风蚀的研究主要集中于对乔木(主要是针对农田防护林)的防风作用 (Oosterhoorn & Kappelle, 2000) 或局限于室内的模拟试验 (Yu et al., 1991)。

大量研究表明植被的存在可有效抑制风蚀和减少沙面活动。随着植被高度和密度的增加,直立植被通过消耗风动量而减少裸露床面上的剪切力达到抑制风蚀的目的。对风沙土风蚀过程的风洞实验研究发现,30%的植被覆盖度可大幅度减弱风蚀,当植被覆盖度达到35%~40%时,几乎没有风蚀。另有研究认为:植被覆盖度低于40%,不能完全固定流沙和阻止风沙流的形成 (朱震达等, 1994)。但有研究表明:在干旱、半干旱区沙地,覆盖度为10%~40%的乔灌木固沙林才能保持水量平衡 (赵兴梁, 1991)。杨文斌等 (2004) 研究发现,在低覆盖度时,油蒿群丛水平上的不同分布格局对近地表风力的阻碍作用差异显著。在植被覆盖度相同的条件下,均匀分布较丛状分布可产生较大的粗糙度。Wiggs (1995) 对卡拉哈里沙漠线性沙丘沙面活动性和植被覆盖的关系研究中发现,植被覆盖度高于14%时,沙面活动系数趋于稳定,低于14%沙面活动系数显著增大。

古尔班通古特沙漠作为中国最大的固定和半固定沙漠,以其沙面特有的稳定性深受专家学者们关注。他们从不同视角诠释该沙漠沙面稳定的机理。有研究者认为盆地中冬季一定厚度的积雪和冷湖效应形成的冻土层,以及春夏季风沙土中的悬湿层等,可有效保持中深层土壤的墒情。另有学者强调发育良好的植被、短命植物、生物结皮等的固沙作用。更有人注意到该沙漠沙面的固定与半固定不但和植被的较高盖度有关,还和植被的生物多样性关系密切,即多层片植物群落的组合最能有效降低沙面的活动性。植被在稳定古尔班通古特沙漠中所起的重要角色,使近年许多研究的焦点聚于该沙漠植物群落格局和物种多样性及与土壤、气候等环境因子的耦合关系。从不同沙丘地形的稳定性来看,季方等 (2000) 的研究认为丘间和背风坡的植被覆盖度在30%以上,有效地防止了沙丘的移动范围和强度;Wang et al. (2003) 的研究认为短命植物是古尔班通古特沙漠沙面稳定的主要贡献者;Qian et al. (2008) 的研究认为古尔班通古特沙漠物种丰富度在大尺度上可能由沙垄形态的变化引起,从丘间到沙垄上,草本和乔灌木的盖度变化主要由土壤盐碱引起。

梭梭种群可持续发展研究

1.2 梭梭种群研究进展

梭梭为小乔木或类灌木,生长和分布在流动或半流动的沙丘上。在我国,梭梭主要分布在准噶尔盆地、塔里木盆地东北边和其他一些沙漠地区 (Wu, 1980)。梭梭作为超旱生

植物,是固定沙丘的先锋树种。我国对梭梭的研究始于20世纪50年代末,主要是对天然梭梭林生长状况进行了一些研究,从80年代开始对梭梭群落、天然梭梭林更新复壮技术等方面进行了较为系统的研究。国外对梭梭的研究较早,研究比较深入的是土库曼斯坦和以色列。主要集中在生长、光合、水分生理以及育苗和饲料利用等方面。

在梭梭群落和种群方面,陈昌笃等(1983)对古尔班通古特沙漠的沙地植物群落及其分布特征进行了研究;1990~1994年,中国科学院新疆生物土壤沙漠研究所刘晓云等对梭梭荒漠群落的种类组成、垂直结构、水平结构、季相及梭梭当年生绿色同化枝和草本层的地上植物量进行了研究;李建贵(2003)、宋于洋(2010)等对梭梭种群性状结构与空间分布格局进行了初步研究;任珺和陶玲(2005)对准噶尔盆地典型梭梭植物群落样地的物种及群落状况进行了调查。盛岩(2003)通过对梭梭种群分子生态学研究,初步了解了自然梭梭种群的遗传结构、遗传结构的空间分布,以及对种子种群与地面植被种群的遗传比较的研究,探讨种群的空间结构特征及成因,评价种群遗传多样性水平。在生理特性方面,新疆治沙所刘光宗等(1980)对种子含水量的大小进行了研究;陈昌笃等(1983)对两种梭梭蒸腾的生理生态学特性进行了研究;新疆大学李洪山等(1995)对生长在沙地和龟裂地上的梭梭进行了研究。再努拉·热和木都拉等(2006)以准噶尔盆地的克拉玛依农业开发区外围的梭梭为研究对象,重点探讨了梭梭群落的种类组成、水平结构、季相等,分析了梭梭群落地上的生物量的季节变化。在生物量研究方面,国内部分学者研究了梭梭单株生物量的构成(李钢铁等,1995;李伟成,2006)。以色列学者主要研究梭梭的饲料灌木特性和快繁技术(贾志清,2005)。在其他方面,一些学者也在梭梭人工林适生立地条件评价、梭梭人工林密度、梭梭水分平衡、梭梭人工林生态和经济效益评价、梭梭更新复壮技术等方面进行了研究。

1.3 研究目的和意义

古尔班通古特沙漠位于我国西北部的准噶尔盆地腹地,属于中亚西风环流影响下温带沙漠的一部分,是我国仅次于塔克拉玛干沙漠的第二大沙漠。该沙漠远离海洋,干旱多风,降水稀少,蒸发强,日照长,温度变化剧烈。大陆性荒漠气候是古尔班通古特沙漠气候的总特点。沙漠中小半乔木群落广泛分布,植被较其他沙漠茂密,早春短命、类短命植物发育较好。

近年来,伴随着油气开发、滥挖肉苁蓉、过度放牧、樵采等人类活动的加剧,梭梭种群生境破碎加重,存在着基因交流的障碍。目前,对古尔班通古特沙漠梭梭的研究主要集中在光合、水分、生理特性、群落分布等方面。然而已有的研究不能满足梭梭植被恢复和资源清查的实际需要,比如缺乏梭梭生殖特征和定居策略以及不同土壤类型年龄模型的研究。为此,本项目结合重点公益林资源清查,系统地开展梭梭种群动态和可持续发育机理研究,该研究成果可以为梭梭幼苗更新、分布格局、生殖分配、生殖力和沙丘的稳定性等方面提供理论基础,同时可以应用在不同沙丘坡面造林地的选择以及梭梭年龄估算,为国家重点公益林资源动态监测和科学研究提供技术支持。

1.4 研究区概况

古尔班通古特沙漠位于北纬 $44^{\circ}15' \sim 46^{\circ}50'$,东经 $84^{\circ}50' \sim 91^{\circ}20'$,是中国第二大沙漠,

位于准噶尔盆地的中央,面积4.88万 km^2 ,海拔300~600m。由4片沙漠组成,西部为索布古尔布格莱沙漠,东部为霍景涅里辛沙漠,中部为德佐索腾艾里松沙漠,其北为阔布北—阿克库姆沙漠。古尔班通古特沙漠由于远离海洋,为温带干旱荒漠气候,年降水量在70~150mm之间,年平均气温5~5.7℃,极端最低气温小于-40℃,极端最高温度40℃以上,年蒸发量2000~2800mm。沙漠内部植被覆盖率15%~30%。固定沙丘和半固定沙丘占整个沙漠面积的96%。古尔班通古特沙漠景观丰富多样,主要为各种形态的沙垄和一些新月形沙丘链、蜂窝状沙丘,高度10~30m。

1.5 样地设置与土壤测定

通过查阅资料和现场踏查等方式,了解梭梭资源的分布情况,并确定梭梭调查的各项内容(包括生长状况、立地条件等因素)。采用典型选样法,根据内容要求选择精河、甘家湖、奎屯、石河子150团、石河子148团、五家渠、阜康、吉木萨尔、奇台的全部地点或部分地点(图1-1)。

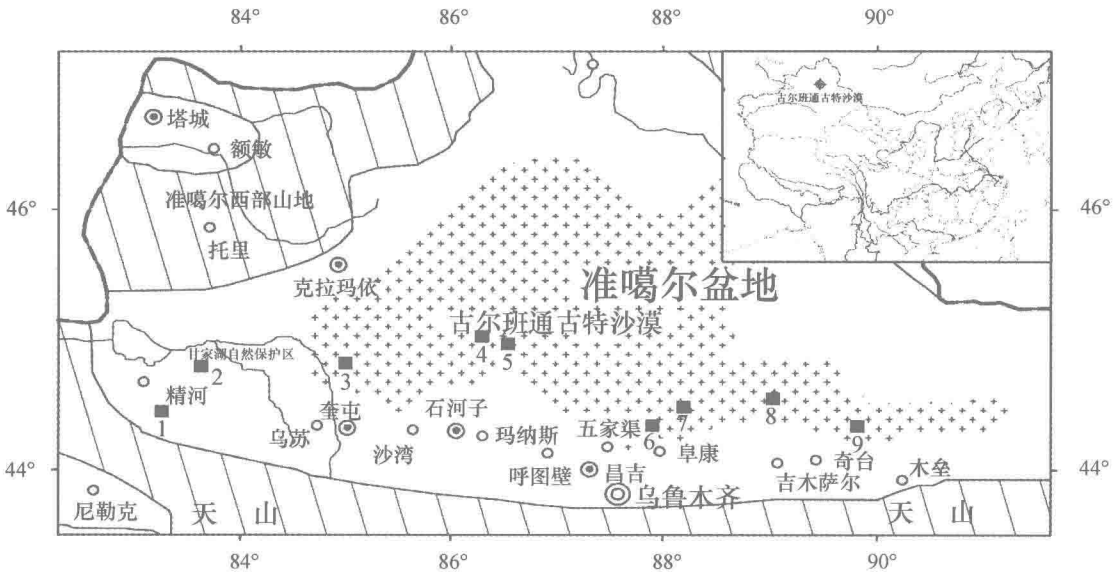


图1-1 研究区和样地在古尔班通古特沙漠的分布

Fig. 1-1 The research area and sampling plots at Gurbantunggut Desert

分别对样地植被特征、土壤理化性状和地貌形态进行了系统调查和取样并用GPS定位。记录样地中每一株小乔木的名称、基径、树高、冠幅及生长状况。

选取 1m^2 ,分层0~10cm和10~30cm取土样混匀分析,每样地共取20个土样。测量土壤指标有土壤有机质含量、土壤含水量、pH值、N、P、K和土壤含盐量(说明:测量有机质用重铬酸钾容量法,土壤含水量的测定采用烘干称重,全N含量用半微量凯氏定氮法,全P含量用钼锑钼法,全K含量用醋酸铵火焰光度法,土壤含盐量用残渣烘干法和电导法测定,pH值用酸度计测定)。

第2章 梭梭土壤种子库空间分布格局研究

土壤种子库空间格局是种子雨、生物干扰及生存环境中各种生态学过程共同作用的结果(韩有志和王政权, 2003)。土壤种子库与植被的地上部分一样, 是植物群落组成部分, 是潜在的群落体系, 土壤种子库为植被迅速恢复提供了一个重要的物质基础(杨跃军等, 2001)。应用地统计学方法, 能够有效地估计种子库空间格局变异的强度、尺度范围及空间结构组成, 促进对种子库格局的功能与生态学过程的理解。因此, 研究种子库分布格局对梭梭植被重建与更新有重要作用。

目前, 对于梭梭土壤种子库的空间格局特征及定量研究仍很缺乏, 很大程度上仅给出定性的或概括性描述, 在解释空间格局现象、特别是强调格局变异的尺度依赖性时, 有很大的局限性。尽管国内外关于荒漠生态系统种子库的研究不少, 但未见有关古尔班通古特沙漠梭梭种子库报道。因此, 本书利用地统计学理论和方法, 研究古尔班通古特沙漠南缘梭梭土壤种子库的空间异质性, 定量分析并比较不同地点之间种子库空间格局强度、空间结构组成及尺度依赖性, 以期为深入研究梭梭的分布特征与梭梭种群更新及恢复提供科学依据。

2.1 研究方法

2.1.1 样地设置

2007年3月初在古尔班通古特沙漠南缘选择典型的沙丘作为研究地点, 采用相邻网格法, 在精河、奎屯、石河子、五家渠和吉木萨尔各地点分别设置丘间和缓坡两种地形, 共计10个样地, 其中a为吉木萨尔丘间、b为吉木萨尔缓坡、c为奎屯丘间、d为奎屯缓坡、e为五家渠丘间、f为五家渠缓坡、g为石河子丘间、h为石河子缓坡、i为精河丘间、j为精河缓坡。各样地采用GPS定位(样地采用经纬仪校订均为正南正北方向), 每个样地面积为 0.25hm^2 ($50\text{m} \times 50\text{m}$)。调查时首先将样地等距离间隔划分为100个 $5\text{m} \times 5\text{m}$ 小样方, 对每个样方编号后再在 $5\text{m} \times 5\text{m}$ 样方中按对角线选择3个面积 $0.2\text{m} \times 0.2\text{m}$ 取样, 对土壤种子库分0~1cm、1~2cm和2~3cm层进行取样, 将同土层的3个土方进行混合、共采集土样3000个, 带回实验室进行种子萌发实验。

2.1.2 种子萌发

将带回实验室土壤去除枯枝烂根等杂物, 各层分别充分混匀后平铺于培养皿中, 沙层厚度1~1.5cm, 置于玻璃温室中进行发芽试验, 萌发期间定期喷洒适量水分保持湿润状