

青海湖几种主要湿地植物的种群 分布格局及动态*

黄志伟 彭敏 陈桂琛** 史萍¹ 周国英

(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001)

(¹兰州大学 兰州 730000)

摘要 应用种群生态空间分布的分析方法,研究了青海湖四种主要湿地植物:杉叶藻(*Hippuris vulgaris*)、槽杆荸荠(*Eleocharis valliculosa*)、华扁穗莞(*Blysmus sinocompressus*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)的空间分布格局及其动态.研究表明:杉叶藻、槽杆荸荠、华扁穗莞三种群由侵入期、定居初期到种群发育盛期的过程中,其集群程度先增大后减小,总体呈扩散的趋势;碱蓬种群,从幼苗到繁殖期,集群程度增大,呈聚集的趋势.说明前三种植物的克隆繁殖方式对于滨湖湿地生境具有更好的生态适应性.图2表3参11

关键词 湿地;种群;空间格局;生态对策

CLC Q948.15

THE SPATIAL DISTRIBUTION PATTERNS AND DYNAMICS OF SOME WETLAND DOMINANT PLANTS OF THE QINGHAI LAKE

HUANG Zhiwei, PENG Min, CHEN Guichen, ** SHI Ping¹ & ZHOU Guoying

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

(¹Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract The spatial distribution pattern and dynamics of four species of dominant plants *Hippuris vulgaris*, *Eleocharis valliculosa*, *Blysmus sinocompressus* and *Suaeda glauca* in wetlands of the Qinghai Lake were studied by means of spatial distribution analyses. The result showed that the clustering degrees of the populations of *Hippuris vulgaris*, *Eleocharis valliculosa* and *Blysmus sinocompressu* increased first and then decreased from the invasive stage, settle ment stage to culminative developmental stage. While the clustering degree of the population of *Suaeda glauca* increased from seedlings to propagation in which the population appeared aggregation. It suggested that the reproductive pattern of the former three kinds of the clonal plants had the better ecological adaptability in the wetland. Fig 2, Tab 3, Ref 11

Key words wetlands; population; spatial pattern; ecological strategies

CLC Q948.15

植物种群的分布格局是指种群内个体某一时刻在空间的散布状态.种群的空间分布格局,决定于其生物学特性和生境条件及其相互作用.由于植物之间、植物与环境之间存在着不断的相互作用、相互影响,因而种群的分布格局也随着不同的生长发育阶段而发生一系列演变.种群空间分布格局及其动态往往反映出环境对种群内个体生存和生长的影响,也反映和指示植物的生态适应对策.湿地是水陆交替的过渡带,是地球上独特的生态系统^[1],湿地植物为了适应这种特殊的环境,必然有其相应的生长格局和繁殖对

策.本文试图通过对不同发育阶段的杉叶藻、槽杆荸荠、华扁穗莞、碱蓬种群的空间分布格局差异及动态的分析,说明在环境因子波动不太大的情况下,四种植物的克隆繁殖方式形成的群体有利于提高个体的生存和竞争力,相对于种子繁殖形成的碱蓬种群对于适应滨湖湿地的特殊生境有更好的生态适应性.

研究区域是人为干扰较少的青海湖湖滨湿地.对区域内种群空间分布格局的研究,有助于了解几种主要湿地植物的生态学特征,也为天然湿地植被的保护、经营管理提供理论上的指导.

1 材料与方法

1.1 材料

研究地点位于青海湖东南倒淌河入湖处湿地,地

收稿日期:2000-10-18 接受日期:2000-12-13

*中国科学院生物技术研究特别支持项目(No: STZ97-1-08)

** 通讯联系人 (Corresponding author)

处 (N) 36°34'28.1", (E) 100°45'2.6", 海拔 3 207 m. 该处位于青藏高原东部边缘地带, 年均气温 -3~3℃, 年均降雨量 290~580 mm, 降雨集中于 5~9 月, 平均风速 2~4 m/s. 植被类型基本属于天然的隐域性湿地植被, 有芦苇群丛、杉叶藻群丛、华扁穗莞群丛等.

本次研究选取的 4 种植物生活特性和最适宜的生态环境见表 1. 这 4 种植物都形成了以自己为优势种的斑块(patch)或群丛, 自然状态下各斑块相比邻又有间隔, 在各斑块中也有少量的其他物种伴生. 杉叶藻、槽杆荸荠、华扁穗莞都是多年生的根茎植物, 克隆繁殖是 3 种群最主要的延续扩展途径. 在以杉叶藻为优势种的斑块中心区域是杉叶藻发育繁盛的区域, 斑块边缘是其初定居的区域, 在斑块的间隙(gap)有杉叶藻初入侵的区域. 槽杆荸荠、华扁穗莞所形成的斑块与杉叶藻相似. 碱蓬是一年生草本植物, 种子繁殖为主, 以碱蓬为优势种的斑块在土壤含盐量较高的区域.

1.2 方法

1.2.1 调查方法 2000 年 6 月中旬进行第一次野外调查, 此时碱蓬种子萌发不久, 种群处于幼苗期, 选择有代表性的分布地段设置样带, 样带由 40 个相邻小样方(1 m × 0.5 m)组成, 记录每个小样方中碱蓬幼苗的个体数. 又于 8 月下旬, 此时碱蓬种群处于繁殖期, 在原样带内记录每个小样方成体的个体数, 并在相应的位置收集土样; 同时在以杉叶藻为优势种所形成斑块的间隙(初侵入区域)、边缘(初定居的区域)和中心区域(发育繁盛的区域)分别以同样的方法设置样带和小样方, 记录每个小样方中杉叶藻的个体数, 并在中心区域样带相应位置收集土样. 与调查杉叶藻种群一样的方法收集槽杆荸荠和华扁穗莞种群结构的原始数据.

1.2.2 分析方法 根据野外调查数据计算种群聚集度指标的值, 用负二项参数 K 、聚集度指标(或丛生指标) I 、Cassie 指标 C_a 、扩散系数 C 、扩散型指数 I 分析测定种群的空间分布格局及其聚集度; 根据(平均密度) M 、(平均拥挤度) M^* 、(聚块性指数) M^*/M 的值及时空变化和 Iwao 的 $M^* - M$ 的回归($M^* = M + K(M - M^*)$)分析法^[2,3]: 截距 K 和回归系数 M^*/M 揭示种群分布的特征, $K < 0$ 、 $M^*/M > 1$ 时, 分布的基本成分为单个个体,

种群符合随机分布, $K > 0$ 、 $M^*/M = 1$ 或 $K = 0$ 、 $M^*/M > 0$ 或 $K < 0$ 、 $M^*/M > 1$ 时, 种群呈聚集分布, $K < 0$ 、 $M^*/M > 1$ 时, 种群个体间相互排斥, 总体均匀分布, 综合分析种群的空间分布格局及动态.

2 结果与分析

2.1 种群空间分布格局

2.1.1 三种克隆植物种群空间分布格局 根据杉叶藻、槽杆荸荠、华扁穗莞 3 种植物的野外调查数据, 计算不同时期的聚集度指标并建立 Iwao 的 $M^* - M$ 的回归方程(表 2)可以看出, 3 种植物在侵入初期, 平均密度与平均拥挤度均较低, 大小相近; 负二项参数较高($|K|$ 约等于或大于 8); 扩散型指数约为 1, C_a 指标约为 0, 表明种群呈随机分布. 在定居初期, M^*/M 值、 I 值、 C 值均大于 1, 负二项参数均较小($K < 1$), 种群呈聚集分布. 3 种克隆植物所形成的种群发育的盛期, 其平均密度与平均拥挤度均最高, 且大小相近, 负二项参数($|K|$)最高, I 值、 C 值约为 1, 种群呈随机分布.

2.1.2 碱蓬种群空间分布格局 根据碱蓬不同发育阶段的调查数据, 计算各种聚集度指标并建立 Iwao $M^* - M$ 的回归方程(表 3). 结果表明: 在幼苗期的碱蓬种群平均密度较高, 聚块性指数(M^*/M)的值、扩散型指数(I)约等于 1, $C_a = 0$, 负二项参数高($|K| > 8$), 种群随机分布; 在繁殖期碱蓬种群平均密度降低, M^*/M 值、 I 值、 C 值均大于 1, 聚集度指标(丛生指标)大于 0($I > 0$), 负二项参数较低($|K| < 8$), 种群呈聚集分布.

2.2 种群空间分布格局动态分析

根据聚集度指标值(表 2)的生物学意义, 杉叶藻、槽杆荸荠、华扁穗莞 3 种克隆植物种群在三个发育阶段空间分布格局的变化趋势见图 1. 聚块性指数(M^*/M)常被用来分析种群内个体的聚集或扩散的趋势^[4~6]. 从图 1 可见, 由 - 的 M^*/M 增大, 种群表现聚集的趋势; M^*/M 减小, 种群表现为扩散的趋势. 由 - 3 种植物的平均密度持续上升, 种群的数量在三个发育阶段中都不断增加.

表 1 植物的生态特征及环境

Table 1 Ecological characters and environment of the plants

物种*	生活型	繁殖方式	土壤 pH	有机质 (%)	全盐含量 (%)	水深 (cm)	土壤含水量 (%)
Species	Living form	Propagation	Soil pH	Organic	Total salt	Water depth	Water content
HV	多年草本 Perennial herb	克隆 Clone	7.76	14	0.5	20	50
EV	多年草本 Perennial herb	克隆 Clone	8.07	12.6	1.6	10	30
BS	多年草本 Perennial herb	克隆 Clone	7.72	14.2	1	陆地 Land	33
SG	一年草本 Annual herb	种子 Seed	8.28	11.3	2.2	陆地 Land	35

* HV: 杉叶藻 *Hippuris vulgaris* EV: 槽杆荸荠 *Eleocharis valliculosa* BS: 华扁穗莞 *Blysmus sinocompressus* SG: 碱蓬 *Suaeda glauca* 下同(The same below)

表 2 三种克隆植物空间分布格局测定

Table 2 Measurement of the distribution patterns of the three clonal plants

物种 Species	时期 Date	聚集度指标 Aggregation indices							Iwao 方程 Iwao equation			
		M	K	I	C _a	I	C	M*	M*/M	R ²		
HV		0.567	9.98	0.06	0.100	1.103	1.057	0.588	1.100	-0.07	1.04	0.88
		3.467	0.57	6.04	1.742	2.814	7.040	8.942	2.724	4.909	1.41	0.99
		23.13	-107	-0.2	-0.01	0.991	0.783	22.89	0.991	-2.67	1.10	0.94
EV		0.5	7.25	-0.9	0.138	1.143	0.107	0.533	1.143	0.150	0.83	0.83
		3.857	0.38	10.3	2.667	3.853	11.29	13.79	3.667	4.185	2.47	0.99
		45.63	-152	-0.3	-0.01	0.994	0.699	45.31	0.993	1.013	0.97	0.99
BS		0.6	-52	-0.01	-0.02	0.98	0.989	0.556	0.981	0.102	0.75	0.99
		4.4	0.61	7.32	1.651	2.608	8.318	11.47	2.651	-6.73	4.09	0.92
		35.6	-251	-0.1	-0.004	0.996	0.858	35.39	0.996	-6.29	1.17	0.99

: 侵入期 (Invasive stage) : 定居初期 (Settled stage) : 盛期 (culminative period)

表 3 碱蓬种群空间分布格局测定

Table 3 Measurement of the distribution pattern of *Suaeda glauca*

物种 Species	时期 Date	聚集度指标 Aggregation indices							Iwao 方程 Iwao equation			
		M	K	I	C _a	I	C	M*	M*/M	R ²		
SG		23.77	-56.90	-0.42	-0.02	0.983	0.582	23.3	0.98	1.29	0.93	0.99
		4.033	1.0301	3.916	0.971	1.946	4.916	7.79	1.97	1.20	1.62	0.90

: 幼苗期 (Seedling stage) : 繁殖期 (Propagation stage)

碱蓬种群在两个生活时期(发育阶段)的空间分布格局的动态见图 2, 由图可见, 从幼苗期到生殖期聚块性指数增大, 负二项参数 ($|K|$) 减小, 种群表现聚集的趋势, 平均密度下降, 种群的数量呈下降趋势.

根据 Iwao $M^* - M$ 的回归 ($M^* = + M$) 分析 (表 1, 2) 表明, 4 种植物种群个体生物学特性各不相同, 同一种植物在不同的发育阶段所表现的生物学特性也不相同. 杉叶藻在侵入期, $0 < 1$, 说明分布

> 1 , 呈集群聚集分布; 在繁盛期, $1 > 1$, 种群整体趋于集群随机分布. 华扁穗莞在侵入初期, > 0 、 > 1 , 种群整体呈集群随机分布; 在定居初期, < 0 、 > 1 , 种群个体间呈排斥趋势种群整体呈单个个体的聚集分布; 在发育的盛期, < 0 、 $1 > 1$, 种群整体呈单个个体趋于均匀的随机分布. 碱蓬在幼苗期, > 0 、 $1 > 1$, 表明种群整体呈集群随机分布; 在生殖期, < 0 、 > 1 , 表明集群聚集分布.

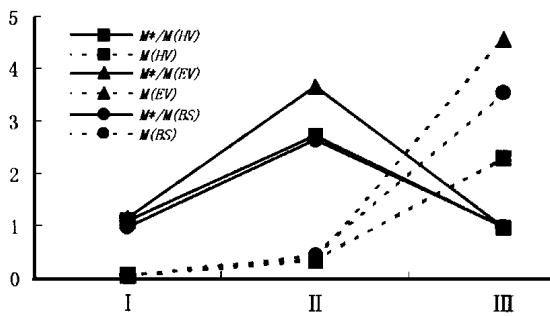


图 1 三种克隆植物种群聚集变化图

Fig. 1 Change on clump for three clonal plant populations

的基本成分是单个个体, 基本成分的空间格局为随机分布, 即单个个体的随机分布; 在定居初期, > 0 、 > 1 , 说明分布的基本成分是个体群, 基本成分的空间格局为聚集分布, 即种群呈集群聚集分布; 在发育的盛期, < 0 、 $1 > 1$, 种群个体间排斥, 分布的基本成分是个体, 基本成分的空间格局为随机分布, 即单个个体趋于均匀的随机分布. 槽杆荸荠的回归截矩在三个时期均大于 0 (> 0), 说明种群个体在不同的发育时期都具有相互吸引的趋势, 有集群生活的习性; 在侵入期, $1 > 1$, 种群呈集群随机分布; 在定居初期,

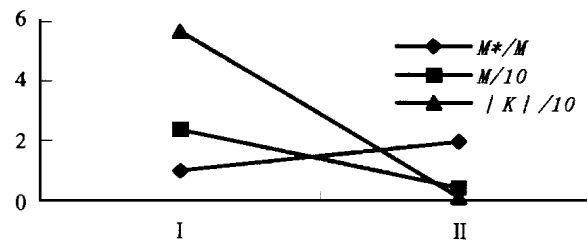


图 2 碱蓬种群聚集变化图
Fig. 2 Change in clump of SG

种群的分布格局及其动态, 决定于种群的生物学特性和外界生境条件两方面及其相互作用. 植物的必需资源不仅在空间分布上表现为斑块性, 而且斑块的尺度规模、斑块间水平差和斑块的空间结构及其时间上的稳定性方面都因资源种类和生境类型不同而异^[7]. 所以植物种群的个体往往生长在资源条件不同的小生境中, 而种群个体在不同的发育阶段, 对环境的忍耐力及个体间的相互作用也有差异, 所以其分布格局必然是一个动态的过程.

3 种克隆植物种群在初侵入期阶段都呈随机分布, 主要是由于其繁殖体(种子或克隆构件)的传播过程中生境相对一致性所致. 3 种植物生活的湿地环

境,地表平缓、水面宽展,水流极缓不会对繁殖体的传播造成大的影响,这些条件为繁殖体传播后均匀分布创造了条件,水分条件充足繁殖体的成活率较为一致,最终造成侵入期种群呈随机分布.由侵入期到定居初期,3种植物主要以克隆繁殖(clone propagation)方式以侵入期的植株为基元(genet)或基株产生无性系分株(ramets)拓展其无性系的过程.此期种群个体数量增加,原来的随机分布格局逐渐由于每个分株群的增大而形成聚集分布格局.作为分布格局,本阶段仍未定型,而是随着时间的推移,无性系不断产生新的分枝,种间关系也在发生变化,其分布格局也不断演化.在由定居初期到种群发育盛期过程中,由于克隆植物能够通过其自身形态可塑性(morphological plasticity)调节及克隆分株的功能分工(生理整合)优势更有效的摄取异质性分布的必需资源,所以环境的筛选作用不太强烈,3种植物皆属于优势种,种间压力不大,显然这一阶段分布格局的变化主要是植物种群内部竞争分化的结果,空间生态位重新分配和组合的过程.此期随着克隆分株数的增加,种群密度增加,个体间的竞争加剧,扩散趋势增强,最终呈现随机分布的格局.

幼苗期碱蓬种群格局趋于随机分布,是由其种子传播特性和生境条件的相对一致性决定的.碱蓬的种子较小,主要借助风力的传播,滨湖风力较大,地表平坦,种子可以在较大范围传播并有可能均匀分布,继而由于水分、光照等生境条件较为一致,发芽较为均匀.所以,种群个体在幼苗阶段出现随机现象.碱蓬种子成苗之后发育成成体过程中,尤其在形成发达根系之前适应能力不强,而植物的生境条件在较小尺度上的异质性(斑块性)对生长于其中的个体(群)选择的机会不均等,致使某些小群聚成群淘汰,而另一些小群聚则表现出“群聚有利于个体生存”的倾向.即由于环境筛的过滤,死亡率不均衡,使种群的空间分布格局发生了根本性的变化,表现了聚集趋势.

3 讨论

杉叶藻、槽杆荸荠、华扁穗莞、碱蓬4种植物的繁殖特点和种群分布格局动态表明:3种克隆植物种群在发育的三个阶段中种群数量不断增加,空间生态位有明显的拓展趋势,各种群的聚集强度的变化,也表明其生存的策略或适应机制有利于获取足够的资源.碱蓬在两个发育阶段中,种群表现了明显的聚集趋势,由集群强度很小的幼苗发育成集群强度很大的成体群,种群的数量聚减,占据的资源生态位变小.通过对以上结果的分析表明,在滨湖湿地环境里,克隆繁殖产生的无性系,其形态可塑性、生理整合性等生态

对策有利于提高种群个体的生存和竞争力,较种子繁殖生态适合度高,具有进化优势.

种群空间分布格局的研究方法较多,主要有应用离散分布理论拟合和聚集强度测定两种方法,后者是60年代以来发展起来的方法^[8],该方法已应用较多,但绝大多数应用于昆虫种群格局分析^[5~7],及林木种群研究^[9~11].本文应用该方法研究了多年生和一年生草本植物的分布格局及动态,也得到了非常好的效果,再次证实了该方法步骤较简单,既可判断种群分布型,又能为种群中个体行为和种群动态提供一定信息.另则,各指数具有相互补充校正的作用,例如:扩散系数 C 值是检验种群是否偏离随机型的一个系数, C 值有时与种群的密度有关(在槽杆荸荠侵入期时, $C=0.107$,严重偏离随机分布($C=1$)),所以对结果应谨慎分析,用 K 值、 I 值或 M^*/M 值作补充校正.因而,多个指数的综合分析能够提高结果的可靠性.

参考文献

- 1 Yin KQ(殷康前), Ni JR(倪晋仁). Review of wetland studies. *Acta Ecol Sin*(生态学报). 1998, **18**(5): 539~546
- 2 Iwao S., Kuno E. An approach to the analysis of aggregation pattern in biological population. *Statist Ecol*. 1971, **1**: 461~514
- 3 Iwao S. Application of the $m-m$ method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res Popul Ecol*. 1972, **14**(1): 97~128
- 4 Lloyd M. Mean crowding. *J Anim Ecol*. 1967, **36**: 1~30
- 5 Zhang QG(张庆国), Li GT(李桂亭), Xu L(徐丽). Spatial pattern of hawthorn spider mite population and its application. Three-dimensional spatial pattern of adult mites in apple tree. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报). 1993, **4**(4): 399~403
- 6 Wang WM(王玮明). Analysis on the spatial pattern of Grasshopper population in the alpine prairie. *Acta Prataculturae Sin*(草业学报). 1999, **8**(2): 50~55
- 7 Hutchings MJ, de Kroon H. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Adv Ecol Res*. 1994, **25**: 159~238
- 8 Li TS(李天生), Chai XM(柴希民), Wu ZD(吴征东). Spatial distribution pattern of the pin caterpillar (*Dendrolimus punctatus* Walker) and its application in practice. *Scienc Silv Sin*(林业科学). 1981, **17**(4): 343~350
- 9 Jiang H(江洪). Population Ecology of Spruce (*Picea asperata*). Beijing: Chinese Forestry Pres, 1992. 41~45
- 10 Li XK(李先琨), Huang YQ(黄玉清), Su ZM(苏宗明). Distribution pattern and its dynamics of *Taxus chinensis* var. *mairei* population on Yunbaoshan Mountain. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报). 2000, **11**(2): 169~172
- 11 Chen H(陈辉), Liu YB(刘玉宝), Wu CZ(吴承帧), You B(游斌). Spatial distribution pattern of dominant trees in a secondary evergreen broad-leaved forest in northern Fujian and its application. *Chin J Appl Environ Biol*(应用与环境生物学报). 1999, **5**(6): 561~565