



祁连山区演替先锋物种西藏沙棘的种群结构及动态对海拔梯度的响应

卢 晶 马宗祺 高鹏斐 樊宝丽 孙 坤*

西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070

摘 要 西藏沙棘(*Hippophae tibetana*)是青藏高原高寒区特有的低矮灌木和植被演替先锋物种, 具有优良的水土保持功效, 对高海拔环境表现出良好的生态适应性, 但有关其种群结构及动态对海拔梯度的响应规律少有研究, 阻碍了对西藏沙棘适应高寒生境生态策略的理解。青藏高原东北缘的祁连山区生态脆弱, 乡土物种西藏沙棘常在海拔2 700–3 300 m的高寒退化草地呈斑块状分布, 对该区水源涵养林的维持具有重要作用。该研究以祁连山区3个海拔(2 868、3 012、3 244 m)的西藏沙棘为研究对象, 通过编制静态生命表及绘制存活曲线, 分析西藏沙棘的种群结构特征和种群动态, 并利用种群动态量化分析和时间序列模型定量研究其未来发展趋势。结果显示: 1)西藏沙棘种群的基径、株高和冠幅均随海拔的升高而降低; 3个海拔种群均呈中龄期个体丰富, 老幼龄期个体较少的纺锤型年龄结构, 充足的中龄期个体可以维持种群短期稳定。2)种群存活曲线均为Deevey-II型, 存活能力为低海拔>中海拔>高海拔; 死亡率和消失率均较高, 呈高海拔>低海拔>中海拔的趋势, 3个海拔种群均缺乏幼苗, 未来均将走向衰退, 高海拔种群较其他海拔提前进入衰退期; 各海拔老龄期生命期望值为中海拔>低海拔>高海拔。3)各海拔种群动态指数(V'_{pi})均趋于0, 表明各种群均趋于稳定, 中海拔种群受随机干扰风险概率的极大值(P_{max})最小, 表明受随机干扰时中海拔种群最稳定, 中海拔更适宜西藏沙棘的生存。4)未来2、4、6个龄级时间后, 3个海拔的中、老龄期苗木增多, 小龄期苗木数目减少, 且各海拔种群均面临幼苗补充不及时的风险, 各种群将由稳定向衰退发展, 幼苗的缺少, 种内、种间竞争及环境胁迫是造成种群走向衰退的重要原因。

关键词 青藏高原; 西藏沙棘; 年龄结构; 种群动态; 海拔梯度

卢晶, 马宗祺, 高鹏斐, 樊宝丽, 孙坤 (2022). 祁连山区演替先锋物种西藏沙棘的种群结构及动态对海拔梯度的响应. 植物生态学报, 46, 569-579. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0419

Changes in the *Hippophae tibetana* population structure and dynamics, a pioneer species of succession, to altitudinal gradients in the Qilian Mountains, China

LU Jing, MA Zong-Qi, GAO Peng-Fei, FAN Bao-Li, and SUN Kun*

College of Life Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Abstract

Aims The variations in population structure and the quantitative dynamics of plants are a reflection of the local ecology and environment. *Hippophae tibetana* is a dwarf shrub, and a pioneer species of vegetation succession which is peculiar to the alpine region of the Qingzang Plateau. It has excellent water and soil conservation effects and good ecological adaptability to high-altitude environments. However, little research has been made into the changes in the population structure and dynamics at different altitudes. Such an understanding is important to understanding the ecological strategy of *H. tibetana* adaptation to alpine habitats. The Qilian Mountains in the northeastern margin of the Qingzang Plateau contain degraded alpine grassland and are ecologically fragile. It is thought that the irregularly distributed native species, *H. tibetana*, plays an important role in water conservation at 2 700–3 300 m in this region.

Methods The structure, dynamics, life span and morphological characteristics of *H. tibetana* populations distributed at three altitudes (2 868, 3 012, and 3 244 m) in Tianzhu Zangzu Autonomous County, Qilian Mountains were studied and quantified, establishing static life tables and population survival curves. This

收稿日期Received: 2021-11-18 接受日期Accepted: 2022-03-23

基金项目: 国家自然科学基金(31660060)和甘肃省重点研发计划(21YF5NA069)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660060) and the Gansu Province Key Research and Development Plan (21YF5NA069).

* 通信作者Corresponding author (kunsun@nwnu.edu.cn)

quantitative analysis of the population dynamics was used to try to determine future population development trends.

Important findings We found: 1) The plant height, basal diameter and crown width of *H. tibetana* decreased with elevation. The age structures of all populations at the three altitudes were roughly spindle-shaped, with abundant mature individuals but few seedlings and few old plants. Populations were found to be stable. 2) The survival curves of all populations tended to approach the Deevey-II type, and the survivability was greatest at low altitude, medium at middle altitude, and lowest at high-altitude. The mortality and disappearance rates were both high, ranking from highest to lowest with high-altitude > low-altitude > middle-altitude. Seedlings were proportionally more abundant at the middle and high altitudes. Life expectancy was greatest at middle-altitude > low-altitude > high-altitude. 3) The dynamic index (V'_{pi}) of each altitude population was close to 0, indicating that all populations were stable, and the maximum of probability under random disturbance (P_{max}) of the middle altitude population was the smallest, indicating that the middle-altitude populations were the most resilient to random interference. The middle altitude was the most suitable for the growth of *H. tibetana*. 4) The proportion of seedlings in all populations is likely to decrease, while the proportion of mature and old plants will increase over the next 2, 4 and 6 age classes of time. Any decline in the total populations at the three altitudes is likely due to the lack of young individuals, interspecific and intraspecific competition, and environmental stress. These findings will enable us to predict future growth and death of *H. tibetana* populations and provide a reliable theoretical foundation for the protection of natural forests in this region. This will be important to the future management of these alpine environments as global climate warming makes its impact.

Key words Qingzang Plateau; *Hippophae tibetana*; age structure; population dynamics; altitude gradient

Lu J, Ma ZQ, Gao PF, Fan BL, Sun K (2022). Changes in the *Hippophae tibetana* population structure and dynamics, a pioneer species of succession, to altitudinal gradients in the Qilian Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 569-579. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0419

种群结构是种群生态学研究的核心内容(江洪, 1992), 反映了种群内不同大小个体数量的分布和配置情况, 也反映了种群数量动态及其发展趋势(刘普幸, 2011)。年龄结构、静态生命表和存活曲线是进行种群统计和种群数量动态研究的重要工具(张志祥等, 2008), 可以反映种群目前的存活状态和植物与环境之间的适合度, 结合种群动态量化分析和时间序列预测还能够阐明种群的受干扰状况及未来的发展趋势(Armesto *et al.*, 1992; Fuchs *et al.*, 2000; 韩路等, 2014; 赵阳等, 2020)。因此, 研究种群结构及其动态对正确描述并判定种群动态变化规律, 揭示种群与环境的关系及其在群落中的地位和作用, 预测其演化趋势对种群及群落的更新和生态系统的恢复具有重要意义(王进等, 2020)。

青藏高原东北缘的祁连山区地处青藏、蒙新、黄土三大高原交汇地带, 是黑河、石羊河和疏勒河三大内陆河及黄河流域的主要水源涵养地和集水区, 是中国生物多样性保护的优先区域, 在维护中国西部生态安全方面有着举足轻重和不可替代的地位, 是西北地区重要的生态安全屏障(Gao *et al.*, 2013; Zhu *et al.*, 2017)。但同时, 该区作为对气候变化最为敏感的地区之一, 生态环境尤为脆弱, 因此研究该

区物种的生长状态和适应规律对青藏高原气候和生态的变化有着高度的指示作用, 对深入研究和预测全球生态系统的动态变化具有深远的意义。近年来, 因受气候变化和人为干扰双重影响, 该区域森林退化面积逐年增大, 水源涵养能力不断下降。针对祁连山区水源涵养林的退化, 进行该区域天然林的保护是促进祁连山区生态恢复, 快速提高水源涵养区生态系统稳定性及可持续发展的有效手段。

西藏沙棘(*Hippophae tibetana*)是青藏高原高海拔地区特有的低矮灌木(拉琼等, 2010), 雌雄异株, 高4–60 cm, 根系发达, 具有很强的克隆繁殖能力(陈学林和廉永善, 2007), 能够在自然条件严酷的高寒区形成大面积密集的单优植物群落, 在改善自然景观和生态环境, 为鸟兽提供栖息和生存地及水土保持方面有重要作用(拉琼等, 2009; 温江波等, 2010)。西藏沙棘作为祁连山高寒区低矮灌丛的主要建群种, 多以斑块状分布于海拔2 700–3 300 m的山坡退化草地, 是祁连山区群落演替的先锋物种, 对其种群结构和动态的研究有助于理解西藏沙棘适应高寒生境的策略及其在高寒地区群落稳定性中的作用。海拔等生态因子是影响西藏沙棘生长适应性的最显著的因子之一(拉琼等, 2010; 贺晓慧等, 2021),

气候变化将对西藏沙棘的海拔分布产生显著影响,但目前对西藏沙棘种群结构和数量动态随海拔梯度有何响应至今未见报道。鉴于此,本研究通过对青藏高原东北缘祁连山区天祝藏族自治县不同海拔西藏沙棘自然种群的野外调查,了解不同海拔西藏沙棘种群结构和数量动态特征的差异,掌握西藏沙棘在复杂气候及环境条件下的生长规律及其适宜生境的潜在分布,以期为该区西藏沙棘自然种群的保护提供重要的理论依据,并为预测未来气候变化条件下高寒植被的命运提供可靠数据支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省武威市天祝藏族自治县,地处青藏高原东北缘祁连山区,地理跨度 103.7° – 104.7° E, 36.6° – 37.6° N, 海拔高度2 040–4 873 m, 属大陆性高原季风气候, 年平均气温 -0.2 – 1.3 $^{\circ}\text{C}$, ≥ 0 $^{\circ}\text{C}$ 积温 $1\ 327.7$ – $1\ 738.2$ $^{\circ}\text{C}$, 降水量 266 – 630 mm, 无四季之分, 仅分冷暖两季, 冷季长达7个月。土壤以山地黑钙土、栗钙土、亚高山草甸土、高山草甸土等为主。西藏沙棘在该研究区的分布海拔范围为 $2\ 700$ – $3\ 300$ m, 在以西藏沙棘为优势种的群落中, 主要植物为金露梅(*Potentilla fruticosa*)、中国黄花柳(*Salix sinica*)等灌木和珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、赖草(*Leymus secalinus*)、黄囊薹草(*Carex korshinskyi*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)、老芒麦(*Elymus sibiricus*)等草本。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查

在对研究区多次踏查的基础上, 在西藏沙棘分布相对集中的天祝藏族自治县抓喜秀龙镇沿海拔高度在抓喜秀龙景区($2\ 868$ m)、红疙瘩村($3\ 012$ m)、白水口村($3\ 244$ m)设置样地。2020年7–8月将西藏沙棘分布的样地划分为低海拔、中海拔和高海拔3个生境, 在每个生境选择西藏沙棘分布相对集中、林分良好且无人为干扰的地段设置 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的样方各6个, 每个样方间距 100 m以上。西藏沙棘具有强的萌蘖克隆能力, 可通过水平根萌蘖产生幼苗, 调查时难以判定基株, 因此, 实际调查时仅以地上部分为参考划分植株个体, 利用游标卡尺和钢卷尺对样方内西藏沙棘进行每木检尺, 记录每株西藏沙棘的基径、株高及冠幅等。同时, 测定样地的经度、纬度、

海拔, 并记录灌木层和草本层的物种组成、高度和盖度。

1.2.2 种群龄级划分

由于植物的大小和年龄密切相关, 同一生境下相同物种的生长状况和年龄对环境具有相似的响应规律(Su *et al.*, 2021), 因此利用植株大小代替年龄是种群年龄结构研究中常用的方法。刘明等(2009)用中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis*)的株高来代替年龄, 与之不同的是, 西藏沙棘植株矮化(拉琼等, 2010), 其基径与年龄的关系更为密切。对此, 本研究采用基径代替年龄的方法来研究西藏沙棘种群的年龄结构。本研究中西藏沙棘雌株最小基径约 0.3 cm, 结合西藏沙棘的基径大小分布, 将基径(BD)以 0.3 cm为一个等级对其进行划分, 可划分为: I (≤ 0.3 cm), II (0.3 – 0.6 cm), III (0.6 – 0.9 cm), IV (0.9 – 1.2 cm), V (1.2 – 1.5 cm), VI (1.5 – 1.8 cm), VII (>1.8 cm)共7个龄级。根据西藏沙棘的生长特性及调查到的基径大小分布特征将以上龄级划分为3个生长期: 幼龄期(I), 中龄期(II–III)和老龄期(IV–VII)(刘明等, 2009; 康佳鹏等, 2019; 赵家豪等, 2022)。调查各海拔全部样方内各龄级西藏沙棘的植株数, 并以不同龄级及各龄级植株数占各种群植株总数的百分比绘制不同海拔西藏沙棘种群的年龄结构图。

1.2.3 静态生命表编制

在进行生命表编制时, 为了避免死亡率等值出现负值, 常对数据进行匀滑处理(王立龙等, 2015; 康佳鹏等, 2019; 王进等, 2020), Proctor等(1981)认为生命表分析中产生的一些负的死亡率值, 虽与数学假设不符, 但仍能提供有用的生态学记录。张文辉等(2005)认为对沙棘(*Hippophae rhamnoides*)种群数据不做匀滑处理似乎更有利于反映种群现状。因此, 本研究在编制生命表时, 未对数据进行匀滑处理。

静态生命表包含的参数及关系如下: x 为龄级; a_x 为 x 龄级的实际存活数量, a_0 为 a_x 的初始值; l_x 为 x 龄级的标准化存活数, 以 $1\ 000$ 为基数, $l_x = a_x/a_0 \times 1000$; d_x 表示从 x 龄级到 $x+1$ 龄级期间标准化死亡数, $d_x = l_x - l_{x+1}$; q_x 为从 x 龄级到 $x+1$ 龄级期间死亡率, $q_x = d_x/l_x$; L_x 表示从 x 龄级到 $x+1$ 龄级间隔期的平均存活个体数, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x 表示从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数, $T_x = \sum L_x$; e_x 表示 x 龄级的生命期望值, $e_x = T_x/l_x$; K_x 为消失率, $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

以不同龄级为横坐标、不同海拔种群各龄级的标准存活数对数($\ln x$)为纵坐标, 绘制种群存活曲线。为了检验西藏沙棘种群存活曲线是符合Deevey-II型还是Deevey-III型, 本研究采用Hett和Loucks (1976)提出的数学模型对种群存活曲线进行检验, 依据决定系数、 F 检验值来判定模型的拟合效果, 如果指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 拟合效果好, 则存活曲线为Deevey-II型; 如果幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 拟合效果好, 存活曲线则为Deevey-III型。其中, 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(Hett & Loucks, 1976)。

1.2.4 种群动态量化方法

种群动态量化分析根据种群内相邻两龄级间个体数量变化动态指数(V_x)和整个种群年龄结构的数量变化动态指数(V_{pi})及考虑未来外部干扰时种群年龄结构动态指数(V'_{pi})来定量比较和评价种群结构动态(陈晓德, 1998; 拓锋等, 2021)。种群结构动态量化分析方法计算公式如下:

$$V_x = \frac{S_x - S_{x+1}}{\max(S_x, S_{x+1})} \quad (1)$$

$$V_{pi} = \left(\frac{1}{\sum_{x=1}^{k-1} S_x} \right) \times \sum_{x=1}^{k-1} (S_x \times V_x) \quad (2)$$

式中, S_x 与 S_{x+1} 分别为第 x 与第 $x+1$ 龄级的个体数, k 表示种群龄级数量, $V_x \in [-1, 1]$, V_x 取正、负、0时分别反映种群相邻龄级个体数增长、衰退、稳定的结构动态关系。因种群的年龄结构在相邻龄级之间是以个体数量进行比较的, 所以 V_{pi} 可由 V_x 对 S_x 进行加权分配而得, V_{pi} 仅适用于不考虑未来外部环境干扰的种群结构动态。当考虑未来外部干扰时, V'_{pi} 还与 k 及 S_x 有关, k 与 S_x 对未来的外部干扰存在着“稀释效应”, 据此种群承担的风险概率(P)由 k 与 S_x 根据条件概率法则计算可得: $P = \frac{1}{k \times S_x}$, $x = 1, 2, 3, \dots, k$, 只有

当 P 最大时才对 V_{pi} 构成最大影响, 将最大的 P 代入后, V_{pi} 计算公式修正为:

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{x=1}^{k-1} (S_x \times V_x)}{\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) \times k \times \sum_{x=1}^{k-1} S_x} \quad (3)$$

$$P_{\max} = \frac{1}{k \times \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (4)$$

式中, V'_{pi} 也可作为衡量种群结构动态对随机干扰的敏感性指标。 V_{pi} 、 V'_{pi} 取正、负、0时反映的动态关系与 V_x 一致。

1.2.5 时间序列预测模型

采用时间序列分析中的一次平均推移法(谢衷洁, 1990)对西藏沙棘种群未来2、4、6个龄级的时间动态进行预测, 模型为:

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{t} \times \sum_{k=x-t+1}^x X_k \quad (5)$$

式中, t 为需要预测的未来时间年限; x 为龄级; $M_t^{(1)}$ 表示种群生长到未来 t 时间(龄级)时, 第 x 龄级的种群存活数, 是 t 个观测值在 x 时刻的平均值, 称为第 t 周期的移动平均; X_k 为当前 k 龄级种群存活数。

1.2.6 数据处理

采用SPSS 20.0软件对不同海拔间种群个体形态特征的差异显著性($p < 0.05$)进行单因素方差分析, 并进行存活曲线的拟合, 利用Origin 2018和Excel 2016绘图。

2 结果和分析

2.1 种群基本特征

不同海拔西藏沙棘种群的株高、基径和冠幅均存在显著差异(图1), 西藏沙棘的株高、基径和冠幅均随海拔的升高而逐渐降低。

2.2 种群年龄结构

中海拔幼、中和老龄期个体占种群的比例依次为18.04%、65.67%和16.29%; 低海拔种群幼龄期个体比例最低(2.02%), 老龄期次之(22.55%), 中龄期最高(75.43%); 高海拔种群老龄期比例最低(1.15%), 幼龄期次之(22.38%), 中龄期占比最高(76.47%)。总体来看, 低、中、高3个海拔西藏沙棘种群的年龄结构相似, 均呈中龄期比例最高, 幼龄期和老龄期比例次之的纺锤型结构(图2)。

2.3 生命表、存活曲线和死亡率曲线

2.3.1 静态生命表

低、中、高3个海拔种群不同龄级植株存活数不同, 但均表现为随龄级的增长先上升后下降的趋势, 低海拔种群III龄级植株数最多, 有258株, 占种群总数的40.12%, 中、高海拔种群在II龄级存活数达到最大, 分别为522和404株, 占各种群的43.39%、

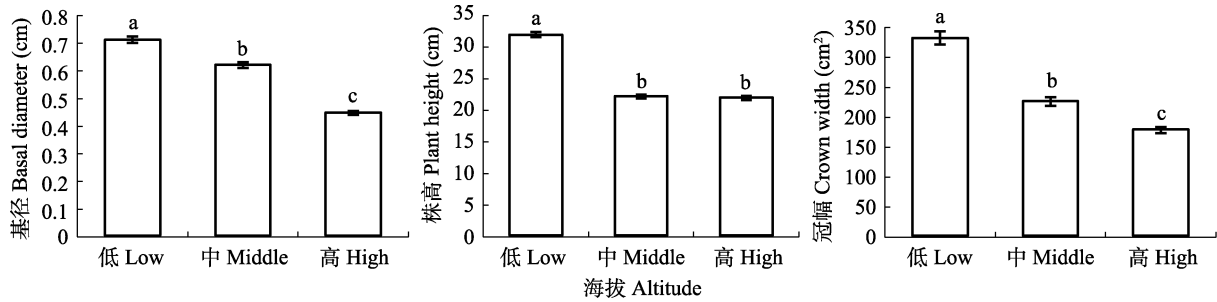


图1 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群形态特征(平均值±标准误)。不同小写字母代表差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 1 Morphological characteristics of *Hippophae tibetana* populations at different altitudes in the Qilian Mountains (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

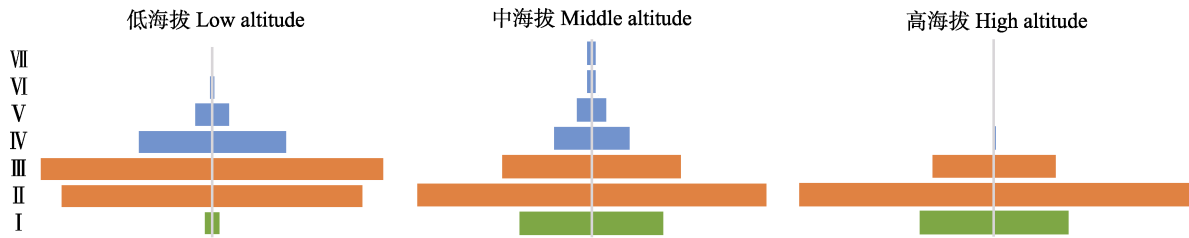


图2 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群年龄结构。I, BD ≤ 0.3 cm; II, BD 0.3–0.6 cm; III, BD 0.6–0.9 cm; IV, BD 0.9–1.2 cm; V, BD 1.2–1.5 cm; VI, BD 1.5–1.8 cm; VII, BD > 1.8 cm; BD, 基径。
Fig. 2 Age structure of *Hippophae tibetana* populations at different altitudes in the Qilian Mountains. I, BD ≤ 0.3 cm; II, BD 0.3–0.6 cm; III, BD 0.6–0.9 cm; IV, BD 0.9–1.2 cm; V, BD 1.2–1.5 cm; VI, BD 1.5–1.8 cm; VII, BD > 1.8 cm; BD, basal diameter.

57.96% (表1)。高海拔III龄级植株129株, 占种群总数的比例自II龄级的57.96%降低到18.51%, 表明高海拔种群在II龄级生长过程中有大量植株死亡。3个海拔种群中均有负的死亡率的的存在, 表明3个海拔种群均有干扰存在。各海拔种群幼龄期死亡率均为负值, 种群均缺乏幼苗, 且3个海拔种群各龄级死亡率均较高(>0.5), 预测3个海拔种群未来均将趋于不同程度的衰退; 死亡率呈现高海拔>低海拔>中海拔的趋势(表1)。

2.3.2 生存现状

种群存活曲线可分为3种基本类型(Deevey, 1947): I型是凸型曲线, 属于该型的种群绝大多数个体均能实现其平均生理寿命, 幼体死亡率较低, 但当活到平均生理年龄时, 短期内全部死亡; II型是直线型, 属于该型的种群各年龄死亡率基本相同; III型是凹型曲线, 属于该型的种群幼体死亡率高, 一旦存活到一定年龄, 死亡率低而稳定, 只有极少数个体能活到生理寿命(牛翠娟等, 2015)。从西藏沙棘的存活曲线(图3)可以看出, 3个海拔种群的存活能力表现为低海拔>中海拔>高海拔。生命期望(e_x)是对 x 龄级内植株个体平均生存能力的反映, 种群生命期望值最大时, 表明种群对环境适应能力最强,

生理活动达到旺盛期(金慧等, 2017)。各海拔种群的I龄级个体数均较少, e_x 的峰值均出现在I龄级, 随龄级的增加 e_x 降低(图3), 中龄期个体均充足, e_x 自幼龄期到中龄期早期呈急剧下降趋势, 从中龄期到老龄期则趋于稳定; 西藏沙棘中、幼龄期 e_x 呈低海拔>中海拔>高海拔的趋势, 老龄期 e_x 则呈中海拔>低海拔>高海拔(图3)。

以龄级为横坐标, 各龄级个体的死亡率(q_x)及消失率(K_x)为纵坐标做死亡率和消失率曲线(图4), 3个海拔西藏沙棘的死亡率与消失率曲线变化趋势分别一致, 均发生一定的波动。低、中海拔种群的死亡率在V龄级达到峰值, 但高海拔种群III龄级死亡率高达0.95, 表明高海拔种群III龄级个体遇到了环境筛, 导致其种群生长受到的阻碍增大。高海拔种群的消失率曲线较陡峭, 也表明高海拔种群受到的环境阻力最大。

2.3.3 存活曲线拟合

依据Hett和Loucks (1976)的数学模型得出的检验方程及参数见表2, 结果显示, 两种模型的拟合结果在各种群均达到了显著水平, 且指数模型的 R^2 和 F 值均大于幂函数模型, 说明3个海拔种群的存活曲线均趋近于Deevey-II型(图3), 表现为稳定型趋势。

表1 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群的静态生命表
Table 1 Time-specific life table of *Hippophae tibetana* populations at different altitudes in the Qilian Mountains

海拔 Altitude	x	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln l_x$	K_x
低 Low	I	13	1 000	-16 462	-16.46	9 231	48 923	48.92	6.91	-2.86
	II	227	17 462	-2 385	-0.14	18 654	39 692	2.27	9.77	-0.13
	III	258	19 846	11 231	0.57	14 231	21 038	1.06	9.90	0.83
	IV	112	8 615	6 538	0.76	5 346	6 808	0.79	9.06	1.42
	V	27	2 077	1 692	0.81	1 231	1 462	0.70	7.64	1.69
	VI	5	385	308	0.80	231	231	0.60	5.95	1.61
	VII	1	77	-	-	-	-	-	4.34	-
中 Middle	I	217	1 000	-1 406	-1.41	1 703	5 005	5.00	6.91	-0.88
	II	522	2 406	1 171	0.49	1 820	3 302	1.37	7.79	0.67
	III	268	1 235	700	0.57	885	1 482	1.20	7.12	0.84
	IV	116	535	318	0.59	376	597	1.12	6.28	0.90
	V	47	217	143	0.66	145	221	1.02	5.38	1.08
	VI	16	74	-5	-0.06	76	76	1.03	4.30	-0.06
	VII	17	78	-	-	-	-	-	4.36	-
高 High	I	156	1 000	-1 590	-1.59	1 795	3 967	3.97	6.91	-0.95
	II	404	2 590	1 763	0.68	1 708	2 172	0.84	7.86	1.14
	III	129	827	788	0.95	433	464	0.56	6.72	3.07
	IV	6	38	32	0.83	22	31	0.81	3.65	1.79
	V	1	6	0	0.00	6	9	1.40	1.86	0.00
	VI	1	6	6	1.00	3	3	0.47	1.86	-
	VII	0	0	-	-	-	-	-	-	-

a_x , 实际存活数; d_x , 标准化死亡数; e_x , 生命期望值; K_x , 消失率; l_x , 标准化存活数; L_x , x 到 $x+1$ 龄级间隔期平均存活的个体数; q_x , 死亡率; T_x , x 到超过 x 龄级的个体总数; x , 龄级, 同图2。
 a_x , actual survival number; d_x , standardized deaths; e_x , life expectancy value; K_x , disappearance rate; l_x , standardized survival number; L_x , average number of survived individuals during the interval from x to $x+1$ age class; q_x , mortality rate; T_x , the total number of individuals from x to over x age class; x , age class, see Fig. 2.

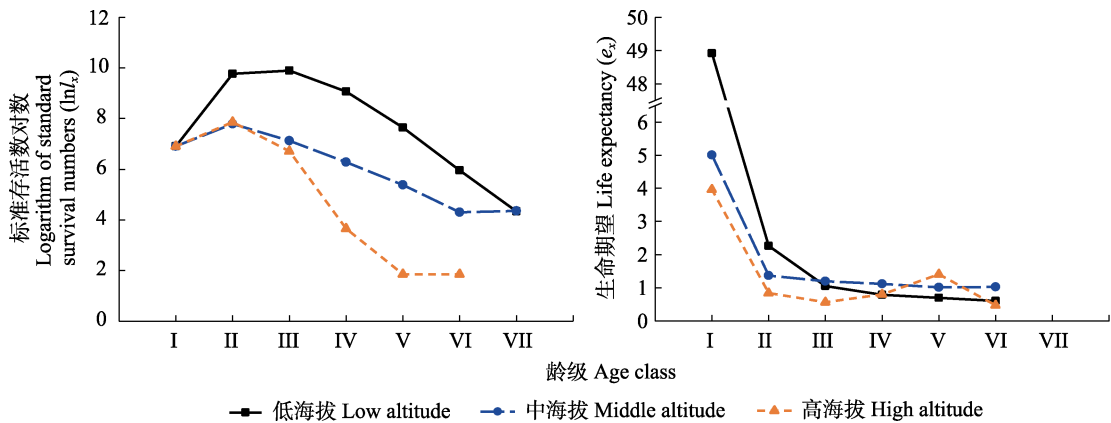


图3 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群的存活曲线和生命期望曲线。龄级同图2。
Fig. 3 Survivorship and life expectancy curves of *Hippophae tibetana* populations at different altitudes in the Qilian Mountains. See Fig. 2 for age class.

2.4 种群结构动态量化分析与时间序列预测

2.4.1 种群动态量化分析

种群数量动态是种群个体生存能力与环境相互作用的结果。3个海拔西藏沙棘种群相邻龄级间个体数量动态变化指数(V_x)均有波动: 3个海拔种群的 V_I

均小于0, V_{III} - V_V 均大于0, 中海拔的 V_{VI} 小于0 (表3), 即各海拔种群幼龄期均呈衰退趋势, 中、老龄期基本呈增长趋势, 这与各种群年龄结构相一致(图2)。3个海拔梯度种群总体数量动态变化指数 V_{pi} 和 V'_{pi} 的结果显示, V_{pi} (高海拔>低海拔>中海拔) > V'_{pi} (高海

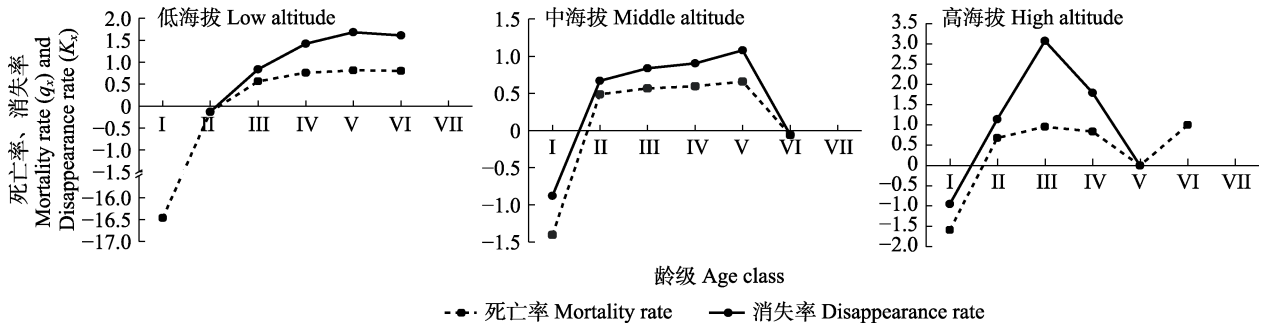


图4 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群的死亡率和消失率曲线。龄级同图2。
Fig. 4 Mortality and disappearance curves of *Hippophae tibetana* populations at different altitudes in the Qilian Mountains. See Fig. 2 for age class.

表2 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群存活曲线拟合方程
Table 2 Calculated equations of survival curves of *Hippophae tibetana* populations at different altitudes in the Qilian Mountains

海拔 Altitude	方程 Equation	R^2	F	p
低 Low	$y = 13.712e^{-0.125x}$	0.807	17.724	0.024
	$y = 14.454x^{-0.420}$	0.636	7.986	0.066
中 Middle	$y = 10.867e^{-0.147x}$	0.961	99.555	0.002
	$y = 11.881x^{-0.514}$	0.861	25.819	0.015
高 High	$y = 19.451e^{-0.417x}$	0.905	39.069	0.008
	$y = 26.450x^{-1.501}$	0.874	28.852	0.013

海拔>低海拔>中海拔) > 0, 表明3个海拔种群在有无干扰的影响下均表现为增长趋势, 外部干扰的存在会减缓种群的增长趋势; 高海拔种群的增长潜力最大, 高海拔种群II龄级比例最高, 导致其增长潜力高于环境比其优越的低、中海拔的。但低、中、高3个海拔种群的 V_{pi} 分别为0.048、0.003、0.063, 均接近于0, 表明3个海拔种群在干扰影响下缓慢增长, 均逐渐趋于稳定, 这与3个海拔种群的存活曲线拟合结果(表2)相一致, 中海拔种群最稳定; 随机干扰风险概率极大值(P_{max})呈现出高海拔=低海拔>中海拔, 其中, 中海拔的为0.009, 表明各海拔种群对随机干扰均具有一定的敏感性, 但中海拔种群受干扰影响的概率最小, 中海拔种群的稳定性最好。

表3 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群年龄结构动态指数
Table 3 Dynamic index of *Hippophae tibetana* population age structure at different altitudes in the Qilian Mountains

海拔 Altitude	动态指数级 Dynamic index level								
	V_I	V_{II}	V_{III}	V_{IV}	V_V	V_{VI}	V_{pi}	V'_{pi}	P_{max}
低 Low	-0.943	-0.120	0.566	0.759	0.815	0.800	0.339	0.048	0.143
中 Middle	-0.584	0.487	0.567	0.595	0.660	-0.059	0.319	0.003	0.009
高 High	-0.614	0.681	0.954	0.833	0	1.000	0.442	0.063	0.143

P_{max} , 随机干扰风险概率极大值; V_{pi} , 种群动态变化指数; V'_{pi} , 受外界干扰时种群动态变化指数; V_I-V_{VI} , 相邻龄级数量动态变化指数, 龄级同图2。
 P_{max} , the maximum of probability in random disturbance; V_{pi} , quantitative dynamics index of population; V'_{pi} , quantitative dynamics index of population by external interference; V_I-V_{VI} , quantitative dynamics index of adjacent age class, see Fig. 2 for age class.

2.4.2 时间序列预测

时间序列分析是研究种群未来年龄结构和发展趋势的理想手段, 可对植物种群动态进行预测(吴承祯和洪伟, 1999)。由表4可知, 在未来2、4、6个龄级时间后, 各种群大龄级个体数不同程度增加。未来2个龄级时间后, 低海拔种群II、III龄级个体数各减少47.14%、5.81%, IV龄级个体数逐渐增长, 中、高海拔种群II龄级个体数各减少29.11%、30.69%, III龄级个体数逐渐增加; 未来4个龄级时间后, 低海拔种群IV龄级个体数减少, V龄级个体数有明显增加的趋势, 中、高海拔种群IV龄级个体数明显增加; 未来6个龄级后, 各海拔VI、VII龄级个体数明显增加。由于各种群均存在相对丰富的中龄期个体, 随着种群的生长, 老龄期个体逐渐得到补充, 若幼苗无法得到及时补充, 各种群将逐渐进入衰退状态。

3 讨论

海拔是影响植物种群数量和动态的重要因素(程子敏等, 2018)。本研究, 西藏沙棘的种群结构及动态在海拔间既有相似性, 又受海拔影响存在不同。一方面, 3个海拔西藏沙棘种群年龄结构存在着相似性。首先, 种群在3个海拔均呈幼龄期和老龄期

表4 祁连山区不同海拔西藏沙棘种群数量动态时间序列预测

Table 4 Time sequence prediction of number dynamics of *Hippophae tibetana* populations at different altitudes in the Qilian Mountains

龄级 Age class	低海拔 Low altitude				中海拔 Middle altitude				高海拔 High altitude			
	M_0	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	M_0	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	M_0	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$
I	13				217				156			
II	227	120			522	370			404	280		
III	258	243			268	395			129	267		
IV	112	185	153		116	192	281		6	68	174	
V	27	70	156		47	82	238		1	4	135	
VI	5	16	101	107	16	32	112	198	1	1	34	116
VII	1	3	36	105	17	17	49	164	0	1	2	90

M_0 , 实际存活数; $M_2^{(1)}$ 、 $M_4^{(1)}$ 、 $M_6^{(1)}$, 未来2、4、6个龄级后各龄级个体数。龄级同图2。

M_0 , number of original survival; $M_2^{(1)}$ 、 $M_4^{(1)}$ 、 $M_6^{(1)}$, number of every age class after 2, 4, 6 age class time. See Fig. 2 for age class.

个体较少、中龄期个体充足的纺锤型年龄结构, 3个海拔种群存活曲线均为II型曲线。其次, 对3个海拔种群动态的研究结果显示, 种群动态指数 V_{pi} 和 V'_{pi} 均大于0, 且趋近于0, 证明了西藏沙棘种群趋于稳定, 这与黄土丘陵区13年林龄的沙棘人工林的年龄结构相似(张文辉等, 2005)。另一方面, 西藏沙棘种群的年龄结构在不同海拔间也存在差异。首先, 低海拔种群III龄级个体占比最高, 而中、高海拔II龄级比例最高; 其次, 西藏沙棘的形态特征(基径、株高、冠幅)也呈低海拔>中海拔>高海拔的趋势。以上表明海拔的升高会阻碍西藏沙棘植株的生长, 究其原因, 可能是随海拔的升高, 低温、低氧、强紫外辐射等胁迫的增强会限制种群的生长(韩发等, 1997), 这与Li等(2007)发现海拔2 800 m以上, 海拔的升高不利于卧龙自然保护区沙棘生长的研究结果一致。另外, 3个海拔种群存活能力呈低海拔>中海拔>高海拔的趋势, 死亡率趋势与之相反, 表现为高海拔>低海拔>中海拔。高海拔种群III龄级遇到环境筛, 死亡率急剧升高, 低、中海拔种群在V龄级死亡率最大, 一方面证实高海拔更为恶劣的环境会导致西藏沙棘种群生长和存活受到阻碍; 同时也表明老龄期西藏沙棘死亡率较高, 存活能力较低, 这主要是西藏沙棘的生理衰老所致(张文辉等, 2005)。

对西藏沙棘生命期望曲线的研究结果表明祁连山区西藏沙棘更适宜在3 000 m左右的中海拔生长。首先, 西藏沙棘老龄期 e_x 表现为中海拔>低海拔>高海拔, 由于 e_x 越高表明种群的适应能力越强, 存活能力较低的老龄期个体在中海拔却表现出最强的适应能力; 其次, 对西藏沙棘种群动态的研究表明, 中海拔种群的随机干扰敏感性指数($P_{\max} = 0.009$)接

近于0, 表明中海拔种群的抗干扰能力最强; 再者, 中海拔种群各龄级的死亡率最小, 预测其未来衰退速度最慢。以上皆表明西藏沙棘在3 000 m左右的中海拔具有最优的种群生存能力, 这是西藏沙棘适应高海拔环境的结果, 因此最低分布线的低海拔(2 800 m)并不是其最优的生长环境, 环境随海拔的变化而发生变化, 在高海拔地区, 低温、强风和生长季短等不利于植物的生长, 故中海拔是该研究区西藏沙棘生存最为适宜的海拔高度, 这也是符合“中度干扰假说”: 分布于中间海拔的植物生长优于低或高海拔植物(Kieltyk, 2018)。另外, 需要强调的是, 3个海拔种群的 e_x 均在I龄级达到峰值, 随龄级的增长, e_x 降低, 自幼龄期至中龄期, e_x 急剧下降, 这与西藏沙棘的生物学特征和生活史特征相一致, 西藏沙棘具有较强的克隆生长能力, 可通过水平根的连接进行相邻个体间资源共享来削弱种间竞争的压力, 但随龄级的增加, 个体数量和植株大小亦不断生长, 相邻植株对空间、营养、水分和光照资源的需求相对增大, 使得种群内部发生激烈竞争而产生自疏作用, 致使生命期望值随龄级的增加逐渐降低, 且随着植株的生长, 西藏沙棘逐渐进入生理衰老阶段, e_x 也随之降低。

西藏沙棘作为青藏高原特有的物种, 是高海拔区水土保持、荒山造林的演替先锋阳性树种(贺晓慧等, 2021), 其种群动态变化遵循阳性树种“增长—稳定—衰退”的种群动态趋势(刘明等, 2009)。我们对西藏沙棘种群结构的研究也证实了这一规律: 目前3个海拔种群II、III龄级植株数较多, 即各种群的中龄期个体充足, 表明3个海拔种群目前可以依靠种群丰富的中龄期个体来维持种群短期的发展, 但

由于3个海拔种群幼龄期个体均较少,且幼龄期种群动态表现为衰退状态(V_1 均小于0),表明各种群均存在幼苗补充不及时的风险,随着各种群的中龄期个体向老龄期个体的生长,这将促使3个海拔种群走向衰退;加之3个海拔种群各龄级的死亡率均较高,其中高海拔种群因面临更恶劣的环境其死亡率最高,这会导致高海拔种群提前进入衰退期,衰退速度加快;同时,对3个海拔种群的时间预测分析亦表明未来2、4、6个龄级的时间后,各种群幼龄期个体均逐渐减少,中、老龄期个体逐渐增多,种群向老龄期发展并逐渐进入衰退状态,以上皆表明3个海拔的西藏沙棘种群均处于由稳定型向衰退型发展的阶段。其中,幼苗更新能力弱,种内、种间竞争压力造成的种群数量减少及高海拔恶劣的环境造成的高死亡率是导致种群衰退的主要原因。本研究对西藏沙棘种群年龄结构及动态的预测结果与对中国沙棘的研究结果(Li *et al.*, 2007; 刘明等, 2014)一致。

当前,全球变化正导致许多种群、群落和生态系统地理分布的改变(方精云等, 2018),贺晓慧等(2021)模拟升温情景的分析表明西藏沙棘对剧烈升温的气候较为敏感,且随气候的变暖西藏沙棘的适宜生境面积减小。西藏沙棘作为该区生态建设的优良物种,其种群对该区生态环境的保护及生物多样性的维持具有重要作用,因此掌握西藏沙棘在复杂气候及生态环境下的生长规律,不仅可为该区西藏沙棘自然种群的保护提供重要的理论依据,亦可对预测全球气候变暖下高寒植物海拔分布的变化提供可靠数据支撑。值得一提的是,西藏沙棘具有较强的克隆繁殖能力,可以通过克隆生长进行种群的补充,因此未来还需结合西藏沙棘的克隆生长和克隆繁殖能力对环境因子和气候条件的响应策略来探讨西藏沙棘种群及群落的发展动态及趋势。

参考文献

- Armesto JJ, Casassa I, Dollenz O (1992). Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio*, 98, 13-22.
- Chen XD (1998). A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics. *Acta Ecologica Sinica*, 18, 104-107. [陈晓德 (1998). 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, 18, 104-107.]
- Chen XL, Lian YS (2007). Distribution pattern and cause of formation of the Genus *Hippophae*. *Hippophae*, 20(4), 1-5. [陈学林, 廉永善 (2007). 沙棘属植物的分布格局及其成因. 沙棘, 20(4), 1-5.]
- Cheng ZM, Wang N, Mu F, Xu XH, Li XG, Li YL (2018). Structure and dynamic of natural *Armeniaca sibirica* populations at different altitudes in mountain areas of northern Hebei. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38, 2303-2313. [程子敏, 王南, 穆枫, 徐学华, 李晓刚, 李玉灵 (2018). 冀北山地不同海拔天然山杏种群的结构与动态. 西北植物学报, 38, 2303-2313.]
- Deevey ES (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22, 283-314.
- Fang JY, Zhu JL, Shi Y (2018). The response of ecosystems to global warming. *Chinese Science Bulletin*, 63, 136-140. [方精云, 朱江玲, 石岳 (2018). 生态系统对全球变暖的响应. 科学通报, 63, 136-140.]
- Fuchs MA, Krannitz PG, Harestad AS (2000). Factors affecting emergence and first-year survival of seedlings of Garry oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 137, 209-219.
- Gao LL, Gou XH, Deng Y, Liu WH, Yang MX, Zhao ZQ (2013). Climate-growth analysis of Qilian juniper across an altitudinal gradient in the central Qilian Mountains, northwest China. *Trees*, 27, 379-388.
- Han F, Ben GY, Shi SB (1997). Contents of protein, fat and starch of *Kobresia humilis* plants grown at different altitudes in Qinghai-Xizang Plateau. *Acta Phytoecologica Sinica*, 21, 97-104. [韩发, 贲桂英, 师生波 (1997). 青藏高原不同海拔矮嵩草蛋白质、脂肪和淀粉含量的变异. 植物生态学报, 21, 97-104.]
- Han L, Wang JQ, Wang HZ, Yu ZR (2014). The population structure and dynamics of *Populus euphratica* at the upper reaches of the Tarim River. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 4640-4651. [韩路, 王家强, 王海珍, 宇振荣 (2014). 塔里木河上游胡杨种群结构与动态. 生态学报, 34, 4640-4651.]
- Hett JM, Loucks OL (1976). Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology*, 64, 1029-1044.
- He XH, Si JH, Zhao CY, Wang CL, Zhou DM (2021). Potential distribution of *Hippophae thibetana* and its predicted responses to climate change. *Journal of Desert Research*, 41(3), 101-109. [贺晓慧, 司建华, 赵春彦, 王春林, 周冬蒙 (2021). 西藏沙棘(*Hippophae thibetana*)潜在地理分布及其对未来气候变化的响应模拟. 中国沙漠, 41(3), 101-109.]
- Jiang H (1992). *Population Ecology of Spruce*. China Forestry Publishing House, Beijing. 8-26. [江洪 (1992). 云杉种群生态学. 中国林业出版社, 北京. 8-26.]
- Jin H, Zhao Y, Yin H, Qin LW, Liu LJ, Wang C, Jia X, Li BY (2017). Quantitative characteristics and dynamic analysis of the endangered species *Rhododendron chrysanthum*

- population in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 3123-3130. [金慧, 赵莹, 尹航, 秦立武, 刘丽杰, 王超, 贾翔, 李冰岩 (2017). 长白山濒危植物牛皮杜鹃(*Rhododendron chrysanthum*)种群数量特征与动态分析. 生态学报, 36, 3123-3130.]
- Kang JP, Ma YY, Ma SQ, Xue ZW, Yang LL, Han L, Liu WY (2019). Dynamic changes of spatial pattern and structure of the *Tamarix ramosissima* population at the desert-oasis ecotone of the Tarim Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 265-276. [康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 薛正伟, 杨丽丽, 韩路, 柳维扬 (2019). 荒漠绿洲过渡带怪柳种群结构与空间格局动态. 生态学报, 39, 265-276.]
- Kieltyk P (2018). Variation of vegetative and floral traits in the alpine plant *Solidago minuta*: evidence for local optimum along an elevational gradient. *Alpine Botany*, 128, 47-57.
- La Q, Zhang WJ, Ou L, Deji (2010). Habitat types and phenotypic variation of *Hippophae tibetana* along an altitudinal gradient in the Rongbu Valley of Mt. Everest, Tibet, China. *Chinese Journal of Applied And Environmental Biology*, 16, 173-178. [拉琼, 张文驹, 欧朗, 德吉 (2010). 珠穆朗玛峰绒布沟西藏沙棘生境类型及海拔梯度下表型变异. 应用与环境生物学报, 16, 173-178.]
- Lhagchong, Ngudrub N, Duan SQ (2009). A preliminary study on flowering date, flower morphology and flower number of *Hippophae tibetana*. *Journal of Tibet University (Natural Science Edition)*, 24(1), 21-23. [拉琼, 欧珠朗杰, 段双全 (2009). 西藏沙棘(*Hippophae tibetana*)的花期、花形态及其花朵数量的初步研究. 西藏大学学报(自然科学版), 24(1), 21-23.]
- Li CY, Xu G, Zang RG, Korpelainen H, Berninger F (2007). Sex-related differences in leaf morphological and physiological responses in *Hippophae rhamnoides* along an altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 27, 399-406.
- Liu M, Li GQ, Wei Y, Li XZ, He B (2009). Height-class structure dynamics of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* clone population in the Loess Plateau. *International Seabuckthorn Research and Development*, 6(4), 18-23. [刘明, 李根前, 韦宇, 李秀寨, 贺斌 (2009). 黄土高原中国沙棘克隆种群高度结构动态. 国际沙棘研究与开发, 6(4), 18-23.]
- Liu M, Tang CP, Guo F, Wei Y, Li XZ, He B, Li GQ (2014). A study on the population dynamics and its biomass adjustment mechanisms of clonal plant *Hippophae rhamnoides* L. ssp. *sinensis*. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 38(4), 57-63. [刘明, 唐翠平, 郭峰, 韦宇, 李秀寨, 贺斌, 李根前 (2014). 克隆植物中国沙棘种群动态及其生物量调节机制. 南京林业大学学报(自然科学版), 38(4), 57-63.]
- Liu PX (2011). Study on population structure and dynamics of *Populus euphratica* in the middle and lower reaches of the Shule River Basin oasis, Hexi Corridor. *Journal of Natural Resources*, 26, 429-439. [刘普幸 (2011). 疏勒河中下游绿洲胡杨种群结构与动态研究. 自然资源学报, 26, 429-439.]
- Niu CJ, Lou AR, Sun RY, Li QF (2015). *Foundations in Ecology*. 3rd ed. Higher Education Press, Beijing. 63-64. [牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬 (2015). 基础生态学. 3版. 高等教育出版社, 北京. 63-64.]
- Proctor MCF, Wratten SD, Fry GLA (1981). Field and laboratory exercises in ecology. *Journal of Ecology*, 69, 1074.
- Su ZH, Zhou XB, Zhou L, Jiang XL, Kang XS (2021). Population structure and dynamics of an endangered desert shrub endemic to northwestern China. *Pakistan Journal of Botany*, 53, 1361-1370.
- Ta F, Huang DL, Liu XD, Wang L, Liu RH, Zhao WJ, Jing WM (2021). Quantitative dynamics of *Picea crassifolia* population in Dayekou basin of Qilian Mountains. *Acta Ecologica Sinica*, 41, 6871-6882. [拓锋, 黄冬柳, 刘贤德, 王立, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂 (2021). 祁连山大野口流域青海云杉种群数量动态. 生态学报, 41, 6871-6882.]
- Wang J, Yao L, Ai XR, Zhu J, Liu SB (2020). Structure and dynamic characteristics of *Betula luminifera* populations in different regions of Southwest Hubei Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31, 357-365. [王进, 姚兰, 艾训儒, 朱江, 刘松柏 (2020). 鄂西南不同区域亮叶桦种群结构与动态特征. 应用生态学报, 31, 357-365.]
- 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. [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木种群结构及动态特征. 植物生态学报, 39, 980-989.]
- Wen JB, Sun K, Yan MS, Hu R, Sun WB (2010). Variation in fruit characteristics of *Hippophae tibetana* (Elaeagnaceae) in the eastern Qinghai-Tibet Plateau, China. *Bulletin of Botanical Research*, 30, 164-169. [温江波, 孙坤, 晏民生, 虎瑞, 孙文斌 (2010). 青藏高原东缘西藏沙棘(*Hippophae tibetana*)果实性状变异. 植物研究, 30, 164-169.]
- Wu CZ, Hong W (1999). Multidimensional time series analysis on tree growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 10, 395-398. [吴承祯, 洪伟 (1999). 林木生长的多维时间序列分析. 应用生态学报, 10, 395-398.]
- Xie ZJ (1990). *Time Series Analysis*. Peking University Press, Beijing. 85-90. [谢衷洁 (1990). 时间序列分析. 北京大学出版社, 北京. 85-90.]
- Zhang WH, Guo LJ, Liu GB (2005). Quantity dynamics of *Hippophae rhamnoides* population in different habitats standing in hilly loess regions. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25, 641-647. [张文辉, 郭连金, 刘国彬 (2005). 黄土丘陵区不同生境沙棘种群数量动态分析. 西北植物学报, 25, 641-647.]

- Zhang ZX, Liu P, Cai MZ, Kang HJ, Liao CC, Liu CS, Lou ZH (2008). Population quantitative characteristics and dynamics of rare and endangered *Tsuga tchekiangensis* in Jiulongshan Nature Reserve of China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1146-1156. [张志祥, 刘鹏, 蔡妙珍, 康华靖, 廖承川, 刘春生, 楼中华 (2008). 九龙山珍稀濒危植物南方铁杉种群数量动态. 植物生态学报, 32, 1146-1156.]
- Zhao JH, Ye YQ, Sun XD, Lan WJ, Fang Y, Chen B, Guan QW (2022). Population dynamics and spatial distribution of the rare and endangered plant *Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis* in Wuyishan, Jiangxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 4032-4040. [赵家豪, 叶钰倩, 孙晓丹, 兰文军, 方毅, 陈斌, 关庆伟 (2022). 江西武夷山珍稀濒危植物南方铁杉种群动态与空间分布. 生态学报, 42, 4032-4040.]
- Zhao Y, Liu JQ, Chen XL, Yang MM, Cao JH, Qi R, Cao XW (2020). Population structure characteristics of *Picea purpurea* in the upstream of Taohe River. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 44, 266-276. [赵阳, 刘锦乾, 陈学龙, 杨萌萌, 曹家豪, 齐瑞, 曹秀文 (2020). 洮河上游紫果云杉种群结构特征. 植物生态学报, 44, 266-276.]
- Zhu X, He ZB, Du J, Chen LF, Lin PF, Li J (2017). Temporal variability in soil moisture after thinning in semi-arid *Picea crassifolia* plantations in northwestern China. *Forest Ecology and Management*, 401, 273-285.

责任编辑: 李镇清 编辑: 乔鲜果