

浑善达克沙地赖草分株种群与土壤资源异质性分析

朱选伟¹, 刘海东¹, 梁士楚¹, 叶永忠², 董 鸣^{1*}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态开放研究重点实验室, 北京 100093; 2. 河南农业大学农学院, 河南 郑州 450002)

摘要:对浑善达克沙地低湿滩地、滩地-风沙沉积过渡区到风沙沉积区的赖草分株数、地上生物量、土壤水分和养分异质性进行了研究。结果表明,从低湿滩地、滩地-风沙沉积过渡区到风沙沉积区,赖草的分株数和地上生物量与养分含量具有不同的变化趋势。赖草的分株数在 3 种生境中都存在空间自相关,并且,从低湿滩地、过渡区到风沙沉积区空间自相关的变程逐渐增加。地上生物量同样存在空间自相关,但变程以过渡区最大,风沙沉积区最低。土壤水分仅仅在风沙沉积区存在空间自相关。在 3 种生境条件下,土壤全氮和有机质的空间分布格局相似,都在低湿滩地和过渡区存在空间自相关且变程相似,在风沙沉积区不存在空间自相关。赖草的空间分布格局在低湿滩地为偏离随机适度聚集的分布格局,在过渡区近似于聚居分布,而在风沙沉积区为均匀分布格局。

关键词:克隆植物;异质性;赖草;土壤养分;土壤水分;空间格局

Heterogeneity of *Leymus secalinus* ramet population and its soil resources in the Otindag Sandland

ZHU Xuan-Wei¹, LIU Hai-Dong¹, LIANG Shi-Chu¹, YE Yong-Zhong², DONG Ming^{1*} (1. Key Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Department of Agronomy, He'nan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1459~1464.

Abstract: Clonal plants can exploit resources with heterogeneous patterns by ramets anchoring in different patches. They can be very successful and can dominate many ecosystems. The Otindag Sandland is a semi-arid area in China and *Leymus secalinus* is a dominant clonal grass in the Otindag Sandland. The objectives of this study were to investigate the spatial pattern in *Leymus secalinus* and of resource heterogeneity in the Otindag Sandland.

Field investigation was conducted in the center of the Otindag Sandland, Zhenglan County, Inner Mongolia, China (42°53'~42°58'N, 116°01'~116°08'E). One pot was positioned at random in the lowland meadow, the ecotone of lowland meadow to sand accretion area and the sand accretion area, respectively. A plot consisted of a square grid divided into 20 × 20 subplots of 20 × 20 cm² each. Number of ramet of *Leymus secalinus* in a subplot was counted. Materials of *L. secalinus*' aboveground were harvested and taken back to the laboratory, then oven-dried at 70 C to the constant weight. And the soil water content, organic matter and N total in each subplot were determined. Using semivariance analysis, heterogeneity of number of ramet and aboveground biomass in *L. secalinus*, soil water content and soil nutrient were analyzed. And spatial pattern in *L. secalinus* was investigated by lacunarity analysis.

Results showed that there was different tendency in the changes of number of ramet and aboveground biomass in *Leymus secalinus*, soil water content and soil nutrient from the lowland meadow, the ecotone of lowland meadow to the sand accretion area. The distribution of number of ramet in *L. secalinus* was significant spatial autocorrelation in the lowland meadow and the ecotone and the sand accretion area. And their ranges increased from the lowland meadow, the ecotone of lowland meadow to the sand accretion area. The soil water content was only autocorrelation in the sand accretion area. The spatial distribution of

基金项目: 中国科学院知识创新重大资助项目(KSCX1-08-02)
收稿日期: 2004-02-24; 修订日期: 2004-04-26

作者简介: 朱选伟(1974~), 男, 河南省原阳县人, 博士生, 主要从事克隆生态学和恢复生态学研究。
* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: dongming@ns.ibcas.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by CAS grants of China(No. KSCX1-08-02)

Received date 2004-04-26 **Accepted date** 2004-04-26

Biography: ZHU Xuan-Wei, Ph. D. candidate, mainly engaged in clonal ecology and restoration ecology.

N total and C organic was similar in these habits. In the lowland meadow and the ecotone, both of their autocorrelation were significant and their ranges were alike. No spatial autocorrelation occurred for them in the sand accretion area. Spatial pattern in *L. secalinus* was bias random and somewhat cluster in the lowland meadow, approximate cluster in the ecotone and even in the sand accretion area.

Key words: clonal plant; heterogeneity; *Leymus secalinus*; soil nutrient; soil water content; spatial pattern

文章编号:1000-0933(2004)07-1459-06 中图分类号:Q948.15 文献标识码:A

克隆植物能够通过在不同的养分斑块内放置分株实现资源共享,从而利用异质性分布的养分资源^[1,2]。这种资源利用方式使克隆植物能够在许多生态系统中成功定居并成为优势物种^[3~5]。克隆分株间的间隔子的长度决定了克隆植物不同分株间的资源共享主要发生在较小的尺度上^[2,6,7],因此,小尺度上的分布格局更能反映克隆共享对克隆分株分布格局的影响。

赖草(*Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel.)是浑善达克沙地的优势克隆植物之一,它常常从低湿滩地向风沙沉积区扩展,形成优势群落,是当地生态系统恢复过程中的先锋物种。与低湿滩地相比,在赖草形成优势群落的风沙沉积区,养分更为贫瘠^[8]。赖草在从低湿滩地向风沙沉积区扩展过程中的空间分布格局变化,反应了赖草对资源的不同利用方式。本文运用半方差和孔隙度(Lacunarity)分析研究了浑善达克沙地赖草的小尺度分布格局,探讨了赖草在克隆扩展过程中的空间分布格局以及土壤养分格局变化,旨在加深对赖草在干旱、半干旱区浑善达克沙地分布格局和克隆扩展过程的理解。

1 研究方法

1.1 研究物种和地点

赖草(*Leymus secalinus* (Georgi.) Tzvel.)是禾本科赖草属的多年生草本植物^[9]。分布于我国西北、东北以及北方大部 and 朝鲜、日本、中亚、远东等地区。它是旱中生性植物。见于草原、沙地、丘陵、山坡、田间、路旁。植株产生细长的根茎横卧于土壤中。根茎单轴分枝。秆直立,高 45~90cm。

研究地点位于浑善达克沙地生态环境综合治理试验示范研究围封示范区(42°53′~42°58′N, 116°01′~116°08′E)。示范区于 2001 年 7 月开始围封禁牧。根据内蒙古正蓝旗气象局提供的气象资料,该地年平均温度 1.6℃,≥10℃年积温为 2000℃,年降水量 320mm,多西风 and 西北风,平均风速 4~5m/s,全年≥8 级大风日数 60~80d,冬、春季风强而多,4~5 月份风速大,高可达 12 级。

1.2 取样方法

在示范区内的低湿滩地、滩地-风沙沉积过渡区和沙丘落沙坡后部的风沙沉积区 3 种生境内,分别选择分布有赖草的样地 1 个。在每一样地内,再选取较为典型的 9 个 4 m × 4 m 的样方,编号,然后从中随机选取 1 个。样方再划分成 20cm×20cm 大小的栅格。为了尽可能地避免各向异性的影响,样方东西向放置。记录样方内的赖草分株数,然后收获栅格内赖草地上生物量,带回实验室烘干称重。同时取土壤表层 0~20 cm 的土壤,带回实验室分析土壤水分和养分。每一个样地共取样 400 个,实验共取样 1200 个。为保证养分数据的有效性,取样时间在连续 5d 没有降雨时开始采样。

1.3 样品分析

分别用称重法测定土壤含水量,重铬酸钾氧化-外加热法测定有机质,半微量开氏法测定全氮含量。

1.4 数据分析

1.4.1 半方差分析 对于具有 n 个观测值的空间序列($Z(x)$),半方差定义为增量 $[Z(x_1)-Z(x_2)]$ 方差的一半,对于距离 h 的点,半方差可用下式来估计:

$$\Lambda(r) = S^2_S/\bar{S}^2(r) + 1 \tag{1}$$

以半方差 $\gamma(h)$ 为纵坐标,空间距离 h 为横坐标作图,便得到半方差图(semivariogram),半方差图显示了变量随空间尺度的变异特点。半方差图的结构可用 3 个主要的参数来描述,即块金方差(Nugget) C_0 、阈值(Sill)和变程(Range) A_0 。块金方差是半方差图在纵轴上的截距,即当空间距离为 0 时的半方差,通常是一个非零值;阈值是半方差随空间距离的增加而不再增加,达到水平时的值,等于 C_0+C , 其中 C 是结构方差;变程是半方差达到阈值时的空间距离,在此空间尺度内的样点具有空间依赖性。实际上,块金方差源于小于取样间隔的空间尺度上的变异和随机误差。块金方差与阈值之比反映了随机变异在整个空间变异中的作用大小^[10~13]。

为了便于比较,在进行半方差分析前,将原始数据标准化,即用平均值 m 和标准差。将原始数据 $Z(x)$ 转换为 $Z(x)'$,转换公式如下^[12~14]:

$$Z(x)' = (Z(x) - m)/s \tag{2}$$

万方数据

半方差分析是用 GS+(Version 5.3.2;Gamma Delta, Plainwell, Michigan)完成的。

1.4.2 孔隙度分析 孔隙度分析是由 Plotnick 等引入景观生态学结构研究中^[15]。孔隙度分析是以 0、1 数据为基础的,在计算孔隙度之前,先进行数据转换。如果栅格内分布有赖草,则记为 1,没有记为 0。孔隙度的具体计算方法如下:

设有一边长为 $M \times K$ (M, K 为正整数)的景观图(格子图),组成景观的小格子边长为一个单位,然后将一个 $r \times r$ 单位的盒子放在景观左上角(取 $2 \geq r \geq M/2, r$ 为正整数)。在盒子覆盖下的 $r \times r$ 格子中,记录所研究对象占据格子的数量,计作 S 。然后,将盒子左右上下移动,每次移动一个格子,得到一组随盒子大小(r)变化的数值,计作 $n(S, r)$ 。将景观中可容纳边长为 r 的盒子总数计作 $N(r)$,则有:

$$N(r) = (M - r + 1)^2$$

(3)

将 $n(S, r)$ 的频率分布转换为概率分布 $Q(S, r)$:

$$Q(S, r) = n(S, r) / N(r)$$

(4)

则 $Q(S, r)$ 的均方差和方差分别为:

$$Z^{(1)} = \sum SQ(\bar{S}, r) = \bar{S}(r)$$

(5)

$$Z^{(2)} = \sum S^2Q(S, r) = S_s^2(r) + \bar{S}^2(r)$$

(6)

孔隙度的计算公式为:

$$\Lambda(r) = S_s^2 / \bar{S}^2(r) + 1$$

(7)

一般而言,较高的孔隙度指数值表示景观中某一斑块的聚集程度较高,或者其孔隙的大小变异很大。以孔隙度指数值为纵坐标,以滑动盒子的边长大小(分别取对数)作图,图中曲线形状可用来比较不同景观在结构上的异同^[15,16]。

2 结果

2.1 浑善达克沙地不同生境赖草分株数、地上生物量、土壤水分和养分的基本统计量

浑善达克沙地不同生境中的赖草分株数、地上生物量、土壤水分和养分的基本统计量结果见表 1。结果表明在低湿滩地、滩地-风沙沉积过渡区和风沙沉积区 3 种生境内,赖草的分株数和地上生物量以风沙区最高,低湿滩地最低。土壤有机质、全氮和土壤水分则相反,风沙区最低,低湿滩地最高。

2.2 不同生境条件下赖草分株数、地上生物量、土壤水分和养分的空间异质性

不同生境条件下,标准化后的赖草分株数、地上生物量、土壤水分和养分的半方差球状和模型参数半方差图见表 2 和图 1。结果显示,赖草的分株数在 3 种生境中都存在空间自相关,并且,从低湿滩地、过渡区到风沙沉积区空间自相关的变程逐渐增加。地上生物量同样存在空间自相关,但变程以过渡区最大,风沙沉积区最低。土壤水分仅仅在风沙沉积区存在空间自相关,在另外两种生境中没有空间相关性。在 3 种生境条件下,土壤全氮和有机质的空间分布格局相似,都在低湿滩地和过渡区存在空间自相关且他们的变程相近,而在风沙沉积区不存在空间自相关。

2.3 不同生境条件下赖草空间分布的孔隙度分析结果

图 2 为不同生境条件下赖草空间分布的孔隙度指数随空间尺度的变化。从图中可以看出,在风沙沉积区,赖草无论是在较大尺度还是在小尺度,都近似于均匀分布。相对于另外两种生境条件,赖草在小尺度条件下(20 cm)以低湿滩地的聚集程度最高。随着空间尺度的增加,在低湿滩地赖草的聚集度迅速下降并低于在过渡区的聚集度。根据孔隙度的定义,赖草的空间分布格局在低湿滩地为偏离随机适度聚集的分布格局,在过渡区则近似于聚居分布,而在风沙沉积区为均匀分布格局。

3 讨论

对于任何一种植物来说,植物的空间分布格局都是一种重要特征。植物的格局可以影响群落的功能以及在不同尺度上影响环境资源的分布格局。植物的分布格局又在不同的尺度上受环境资源分布格局的影响^[17,18]。长期以来,无论是理论生物学家还是植物生态学家都对植物的分布格局具有浓厚的兴趣。这不仅是由于分布格局在理论生态学的框架性工作中心地

表 1 浑善达克沙地不同生境赖草分株数、地上部生物量、土壤水分和养分的基本统计量

Table 1 Basic statistics of number of ramet and aboveground biomass in *L. secalinus*, soil water content and soil nutrient at various habits in the Otindag Sandland

生境 Habits	基本统计量 Basic statistics	分株数 Number of ramet	生物量 Biomass (mg)	土壤含水量 Soil water content (%)	有机质 含量 C _{organic} (%)	全氮含量 N _{total} (%)
低湿滩地 Lowland meadow	平据值 Mean	0.56	1.78	19.25	3.88	0.16
	标准偏差 SD	0.64	2.55	3.66	0.84	0.79
	变异系数 CV	87.50	143.26	19.01	21.65	25.36
	取样个数 N	400	400	400	400	400
过渡区 Ecotone	平据值 Mean	1.10	3.10	3.76	0.62	0.03
	标准偏差 SD	0.35	4.20	1.62	0.34	0.44
	变异系数 CV	31.82	135.48	43.09	54.84	56.25
	取样个数 N	400	400	400	400	400
风沙沉积 区 Sand accretion area	平据值 Mean	2.24	7.37	2.51	0.41	0.01
	标准偏差 SD	0.88	5.37	0.48	0.30	0.29
	变异系数 CV	39.29	72.86	19.12	73.17	88.33
	取样个数 N	400	400	400	400	400

表 2 浑善达克沙地不同生境赖草分株数、地上部生物量、土壤水分和养分分布的半方差球状模型参数

Table 2 Spherical model geostatistics for semi-variograms expressing the distribution of ramet and aboveground biomass in *L. secalinus*, soil water content and soil nutrient at various habits in the Otindag Sandland

项目 Items	生境 Habits	块金方差 C_0	阈值 C_0+C	变程 A_0	块金方差/阈值 C_0/C_0+C	R^2
分株数	低湿滩地 Lowland meadow	0.076	1.198	0.851	0.063	0.986*
Number of ramet	过渡区 Ecotone	0.055	1.311	1.464	0.042	0.942*
	风沙沉积区 Sand accretion area	0.006	1.121	1.874	0.005	0.987*
	低湿滩地 Lowland meadow	0.398	1.223	1.522	0.325	0.943*
地上生物量	过渡区 Ecotone	0.045	1.426	2.542	0.032	0.992*
Aboveground biomass	风沙沉积区 Sand accretion area	0.051	1.151	0.660	0.044	0.846*
	低湿滩地 Lowland meadow	1.075	1.234	51.000	0.871	0.005
土壤水分	过渡区 Ecotone	1.078	1.265	49.000	0.852	0.007
Soil moisture	风沙沉积区 Sand accretion area	0.311	1.326	2.526	0.121	0.664*
	低湿滩地 Lowland meadow	0.668	1.446	3.268	0.462	0.775*
土壤全氮	过渡区 Ecotone	0.246	1.354	2.261	0.182	0.806*
N total	风沙沉积区 Sand accretion area	1.098	1.213	66.000	0.905	0.009*
	低湿滩地 Lowland meadow	0.106	1.428	2.878	0.074	0.988*
土壤有机质	过渡区 Ecotone	0.236	1.288	1.678	0.141	0.562*
Organic matter	风沙沉积区 Sand accretion area	1.119	1.206	51.000	0.928	0.004*

* $P<0.05$

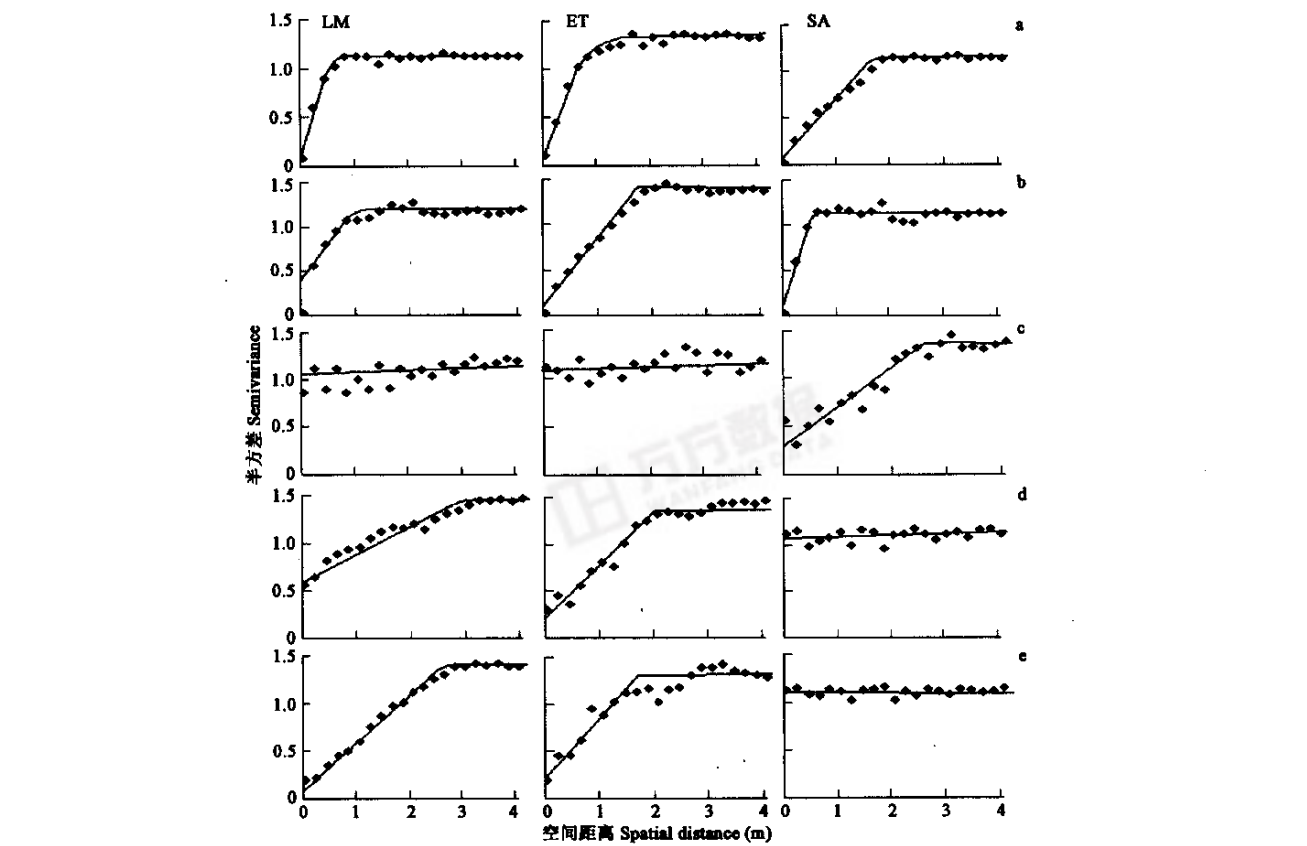


图 1 浑善达克沙地不同生境赖草分株数、地上部生物量、土壤水分和养分的半方差图

Fig. 1 Semivariograms of number of ramet, aboveground biomass in *L. secalinus*, soil water content and soil nutrient at various habits in the Otindag Sandland

生境类型 Habits: LM 低湿滩地 Lowland meadow; ET 过渡区 Ecotone; SA 风沙沉积区 Sand accretion area. a 分株数 Number of ramet; b 地上部生物量 Aboveground biomass; c 水分 Soil water content; d 全氮 N total; e 有机质 C organic

位^[19,20],而且是因为分布格局在指导诸如土地管理和生态恢复等生态实践活动中的重要地位^[21~24]。

浑善达克沙地(俗称小腾格里沙地)是我国北方荒漠化较为严重的地区之一。水分短缺,基质养分贫瘠和经常性的扰动是其生境条件的基本特征^[8]。在这种多变的环境中生长着许多克隆植物,他们的克隆器官多年生地下根状茎形成多层网状地下结构,并将地上分散分布的植冠连接起来,从而使得不同分株间的资源共享成为可能^[2]。

相对于浑善达克沙地的其他优势植物,赖草从低湿滩地到风沙沉积区都有分布,空间生态位幅度更大。本研究中,从低湿滩地到风沙沉积区,赖草的克隆分株数和地上生物量与土壤养分含量之间存在相反的变化趋势,随着土壤养分的降低,赖草分株数和地上生物量反而增加。大多数沙生先锋植物都具有克隆属性,很可能是这种克隆属性本身奠定了沙生适应性的基础,使得风沙沉积区更有利于克隆植物生存。而在低湿滩地,分布有更多的植物种,竞争激烈,同时,土壤紧实度高,也不利于克隆分株的扩展。陈玉福在毛乌素沙地的研究结果表明,在不同的生境条件下(固定沙丘与半固定沙丘),植被与土壤之间存在不同关系(固定沙丘正相关,半固定沙丘负相关)^[11]。这说明在干旱半干旱区的沙地条件下,不同的生境存在着不同的生态学过程控制着植被与土壤的相互关系。这些生态学过程分别决定了赖草在不同生境条件下的分布。

在干旱半干旱区,土壤养分常常呈现“沃岛(Fertile islands)”分布,即以植物个体为中心,土壤养分含量由内向外逐渐减少^[25,26]。这是植被与土壤长期相互作用的结果。在本文中,赖草和土壤养分在低湿滩地和过渡区都存在空间自相关,而在风沙沉积区,土壤养分则不存在空间自相关。这说明,在前两种生境条件下,赖草克隆分株相连程度高于风沙沉积区。同时,这也表明,在低湿滩地和过渡区赖草和土壤养分之间的相互作用显著,而在风沙区由于群落还处于植被演替的初期阶段,植被对土壤养分空间分布的影响不明显。可能是多种随机因素决定了养分的分布格局。土壤水分则与土壤养分存在相反的分布格局,在风沙区空间自相关显著,而在低湿滩地和过渡区不存在空间自相关。这表明,在沙地条件下,控制土壤水分分布的生态学过程与控制土壤养分分布的生态学过程不同。

赖草分株数和地上生物量(尤其是分株数)在3种生境条件下的块金方差/阈值之比值都较小(<0.50),这表明实验中所用的取样尺度较好的控制了随机变异所引起的误差,较为真实地反映了小尺度上赖草的空间分布情况。而养分指标(水分、土壤全氮和有机质)则在不同的生境条件下的块金方差/阈值之比值差异较大。较大的块金方差/阈值之比值说明养分在这一生境中还存在更小尺度的空间格局。

在合适的条件下,克隆植物个体的空间分布格局倾向于形成均匀的六边形结构^[27]。孔隙度分析表明,赖草在风沙沉积区的分布格局为均匀分布。这同样说明,风沙沉积区最适合赖草的克隆生长。而在另外两种生境条件下,克隆生长被限定在有限的空间范围内,克隆分株的生长依赖于相邻基株,提高了赖草的空间聚集程度。

作为沙地环境中的游击型克隆植物,克隆植物的分株个体比具相似高生长能力的非克隆植物能够更有效的占据水平空间范围^[28]。多年生克隆植物在风蚀严重的冬春季节仍能起到防风固沙作用,所以,与非克隆植物相比,克隆植物具有较大的生态邻域,因而对提高流动沙丘斑块的植被盖度,增强景观抗风蚀的能力更加有效^①。因此,在干旱半干旱区退化的沙地环境中,重点利用和管理赖草等克隆植物,将会效地加快当地的生态恢复进程。

References:

[1] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1996, **20**(6):543~548.
[2] Dong M. Clonal growth in heterogeneous habitats. *Acta Botanica Sinica*, 1996, **38**(10):828~835.
[3] Callaghan T V, Carlsson B A, Jünsdüttir I S, et al. Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos*, 1992, **63**: 341~347.
[4] Prach K and Pyšek P. Clonal plants-what is their role in succession? *Folia geobotany phytotaxonomy, Praba*, 1994, **29**: 307~320.

———
万方数据
① 陈玉福. 2001. 中国科学院博士论文“鄂尔多斯高原沙地草地的生态异质性”

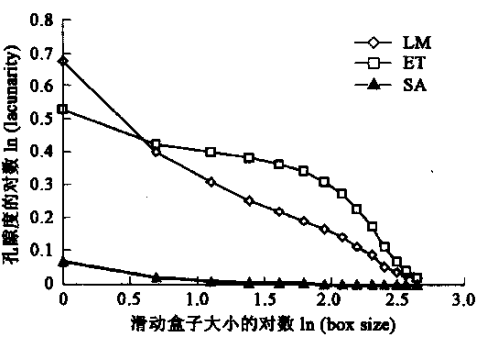


图2 浑善达克沙地不同生境赖草分布的孔隙度指数和滑动盒子大小的双对数图
Fig. 2 Log-Log plot of lacunarity versus gliding box size
LM 低湿滩地 Lowland meadow; ET 过渡区 Ecotone; SA 风沙沉积区 Sand accretion area

- [5] Klimeš L, Klimešová J, Hendriks R, *et al.* Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: H. de Kroon and J. van Groenendaal, eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backbuys Publishers, Leiden, 1997.
- [6] Headley D C, Callaghan T V and Lee J A. Phosphate and nitrate movement in the clonal plants *Lycopodium annotinum* L and *Diphasiastrum complanatum* (L) Holub. *New phytologist*, 1988, **110**: 497~502.
- [7] Carlsson B A, Jónsdóttir B M, Svensson B M, *et al.* Aspects of clonality in the arctic: a comparison between *Lycopodium annotinum* and *Carex bigelowii*. In: Van Groenendaal J. and de Kroon H, eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publisher, The Hague, 1990.
- [8] Liu H J and Guo K. Classification and ordination analysis of plant communities in interdune lowland in Hunshandak Sandy Land. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(10): 2163~2169.
- [9] Yang X L, Leymus Hochst, Ma Y Q, eds. *Flora intramongolica (in Chinese)*. 2nd eds. Vol. 5. Huhhot: Inner Mongolia People's Press, 1994.
- [10] Li H B, Wang Z Q and Wang Q C. Theory and methodology of spatial heterogeneity quantification. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, **9**: 651~657.
- [11] Chen Y F, Dong M. Spatial pattern and correlation of vegetation characteristics and soil properties in the Mu Us Sandy Desert. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(3): 265~269.
- [12] Chen Y F, Yu F H and Dong M. Spatial heterogeneity of the Psammophytic half-shrub community in Mu Us Sandland. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**: 568~572.
- [13] Liu J, Zhu X W, Yu F H, *et al.* Spatial heterogeneity of *Ulmus pumila* open forest ecosystem in Otindag Sandy Land. *Environmental Science*, 2003, **24**(4): 29~34.
- [14] Xu K X. *Numerical taxonomy*. Beijing: Science Press, 1994.
- [15] Plotnick R E, R H Gardner and R V O'Neill. Lacunarity indices as measures of landscape texture. *Landscape Ecology*, 1993, **8**: 201~211.
- [16] Plotnick R E, R H Gardner, W W Hargrove, *et al.* Lacunarity analysis: A general technique for the analysis of spatial patterns. *The American Physical Society*, 1996, **53**(5): 5461~5468.
- [17] van der Hoeven E C, de Keon H and During H J. Fine-scale spatial distribution of leaves and shoots of two chalk grassland perennials. *Vegetatio*, 1990, **86**: 151~160.
- [18] Huber-Scannwald E and Jackson R B. Heterogeneous soil-resource distribution and plant responses—from individual-plant growth to ecosystem functioning. *Ecology*, 2001, **62**: 451~476.
- [19] Legendre P and Fortin M J. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 1989, **80**: 107~138.
- [20] Palmer M W. Fractal geometry: a tool for describing spatial pattern of plant communities. *Vegetatio*, 1988, **75**: 91~102.
- [21] Boeken B and Shachak M. Desert plant communities in human-made patches-implications for management. *Ecological Application*, 1994, **4**: 702~716.
- [22] Ludwig J A and Tongway D J. Spatial organization of landscape and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology*, 1995, **10**: 51~63.
- [23] Rescia A J, Schmitz M F, Martin de Agar P, *et al.* A fragmented landscape in northern Spain analyzed at different spatial scales: Implications for management. *Journal of Vegetation Science*, 1997, **8**: 343~352.
- [24] Brosfoske K D, Chen J, Crow T R, *et al.* Vegetation responses to landscape structure at multiple scales across a Northern Wisconsin, USA, pine barrens landscape. *Plant Ecology*, 1999, **143**: 203~218.
- [25] Crawford C S and Gosz J R. Desert ecosystems: their resources in space and time. *Environmental Conservation*, 1982, **9**: 181~195.
- [26] Garner W and Steinberger Y. A proposed mechanism for the formation of 'fertile islands' in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 1989, **16**: 257~262.
- [27] Jim D Karagatzides, Harry R Manson, Leonard J S Tsuji. Spatial distribution and performance of *Scirpus americanus* ramets across a temperate intertidal marsh resource gradient. *Plant Ecology*, 2003, **169**: 215~226.
- [28] Dong M, Alateng B, Xing X R, *et al.* Genet features and ramet population features in the rhizomatous grass species *Psammochloa villosa*. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, **23**: 302~310.

参考文献:

- [1] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊. *植物生态学报*, 1996, **20**(6): 543~548.
- [2] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. *植物学报*, 1996, **38**(10): 828~835.
- [8] 刘海江, 郭柯. 浑善达克沙地丘间低地植物群落的分类与排序. *生态学报*, 2003, **23**(10): 2163~2169.
- [9] 杨锡麟, 赖草属. 马毓泉主编. 1994. 内蒙古植物志. 第二版. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 151~152.
- [10] 李哈尔滨, 王政权, 王庆成. 空间异质性定量研究理论与方法. *应用生态学报*, 1998, **9**: 651~657.
- [11] 陈玉福, 董鸣. 毛乌素沙地景观的植被与土壤特征空间格局及其相关分析. *植物生态学报*, 2001, **25**(3): 265~269.
- [12] 陈玉福, 于飞海, 董鸣. 毛乌素沙地沙生半灌木群落的空间异质性. *生态学报*, 2000, **20**(4): 568~572.
- [13] 刘建, 朱选伟, 于飞海, 等. 浑善达克沙地榆树树林生态系统的空间异质性. *环境科学*, 2003, **24**(4): 29~34.
- [14] 徐克学. 数量分类学. 北京: 科学出版社, 1994. 63~78.
- [28] 董鸣, 阿拉腾那仁, 等. 根茎禾草沙鞭的克隆基株及分株种群特征. *植物生态学报*, 1999, **23**: 302~310.