

鄂尔多斯高原沙地植被和两种优势 克隆半灌木的空间格局

刘凤红^{1, 2}, 刘 建³, 董 鸣^{1*}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 山东大学生命科学院, 济南 250100)

摘要:群落优势种重要值的变化可以表征植被的演替状况。研究了鄂尔多斯高原飞播后不同演替阶段的沙地植被, 以及两种优势克隆植物羊柴(*Hedysarum laeve*)和油蒿(*Artemisia ordosica*)种群的空间格局。结果表明:在调查的尺度内, 群落水平上, 演替前期和演替中期的植被盖度空间自相关发生的尺度远小于演替后期。随着植被的演替和发育, 小于抽样尺度(<1m)的随机变异逐渐增加。暗示着植被盖度空间格局的变化与羊柴种群和油蒿种群在群落中的地位的变化有关。种群水平上, 小尺度的空间自相关控制着羊柴种群在 3 个演替阶段的空间格局; 处于前 2 个演替阶段的油蒿种群, 空间格局受更大尺度的过程控制, 并在自身为建群种的群落随机分布。对于 3 个演替阶段的油蒿种群而言, 发生在小于抽样尺度(<1m)的随机变异都高于相应的羊柴种群。这两种克隆半灌木的种群空间格局的差异可能与二者克隆构型和克隆性的不同有关。本文还根据这两种植物的生物学特性探讨了二者对鄂尔多斯高原沙地植被恢复的不同作用。

关键词:油蒿; 克隆植物; 鄂尔多斯高原; 羊柴; 空间格局; 演替

Spatial pattern of sandy vegetation and two dominant clonal semi-shrubs in the Ordos Plateau

LIU Feng-Hong^{1, 2}, LIU Jian³, DONG Ming^{1*} (1. Key Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. School of Life Sciences, Shandong University, Ji'nan 250100, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2374~2381.

Abstract: The sandy vegetation in the Ordos Plateau is highly heterogeneous in space. The changes of important values of dominant plant species are indicative of succession of the plant communities. In the Ordos Plateau, along with the sandy vegetation succession, the important values of the native plant species *Artemisia ordosica* decreased while the non-native plant species *Hedysarum laeve* increased. *H. laeve* with guerrilla-type clonal architecture mainly produces offspring through clonal growth while *A. ordosica* having phalanx-type clonal architecture mainly through sexual reproduction.

In order to investigate the spatial patterns of sandy vegetation and the two plants populations during the vegetation succession process in the Ordos Plateau, we set up one 2m×100m transect along the dune slope where vegetation were at different successional stage. In each 1m×1m quadrat, we measured vegetation coverage, coverage and height of every plant individuals. Using geostatistics software GS⁺ (Version 5.3.1, Professional Edition, Gamma Design software), we analyzed the spatial patterns of sandy vegetation coverage and the important values of the two dominant plants *H. laeve* and *A. ordosica*. The spatial autocorrelation scales of the vegetation coverage of communities dominated by *H. laeve* and by *H. laeve* and *A. ordosica* were much less than those by *A. ordosica* within the scales under investigation (50m). With vegetation succession and

基金项目:国家重点基础发展规划资助项目(2000018607);国家杰出青年科学基金资助项目(39825106)

收稿日期:2004-07-01;修订日期:2004-10-28

作者简介:刘凤红(1981~),女,内蒙古人,硕士生,主要从事克隆植物生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dongming@ibcas.ac.cn

Foundation item: National Key Basic Research Special Foundation (No. 2000018607) and the National Science Fund for Distinguished Young Scholars (No. 39825106)

Received date: 2004-07-01; **Accepted date:** 2004-10-28

Biography: Liu Feng-Hong, Master candidate, mainly engaged in clonal ecology.

development, stochastic variation on small scale ($<1\text{m}$) was increasing gradually. This implies that the spatial pattern of the vegetation coverage was related to the two plant populations. Auto-correlation on small scale controlled the spatial patterns of *H. laeve* populations at the three successional stages. The auto-correlation scale was consistent with length to which its rhizomes horizontally spread. The spatial pattern of *A. ordosica* populations at two successional stages was controlled with some ecological processes working on larger scales. *A. ordosica* population randomly distributed in the communities dominated by itself. Perhaps it was because *A. ordosica* population maintains and recruits mainly through seeds. At each of the stages, small-scale ($<1\text{m}$) stochastic variation was larger in *A. ordosica* population than in *H. laeve* population. It is likely that spatial patterns of the two clonal plant populations were closely related to their clonalities and clonal architectures. During the sandy vegetation succession in the Ordos Plateau, *H. laeve* and *A. ordosica* played different roles.

Key words: *Artemisia ordosica*; clonal plants; *Hedysarum laeve*; the Ordos Plateau; spatial pattern; succession

文章编号:1000-0933(2004)11-2374-08 中图分类号:X17 文献标识码:A

异质性是生态系统的普遍特征,其最突出的方面是空间异质性,反映了生态格局和过程的内在特性^[1,2]。空间格局对生态学过程又有反作用。群落空间格局动态不但揭示曾经起作用的群落过程,也可反映群落的变化趋势^[3]。

位于干旱和半干旱过渡带的鄂尔多斯高原沙地是我国典型的荒漠化地区^[4],具有较高的空间异质性^[5~8]。本区也是最早进行飞播实验并取得显著成效的沙区之一^[9]。对于其沙地植被而言,它的演变过程主要是飞播植物和天然植物物种优势度的更替过程^[9]。关于鄂尔多斯高原沙地群落水平的植被空间异质性的结构和发生的尺度已有大量报道^[1],但对于这种空间异质性在不同演替阶段的动态特征还缺乏应有的关注。

羊柴(*Hedysarum laeve*)和油蒿(*Artemisia ordosica*)是此区沙地植被处于不同演替阶段的优势植物。前者是典型的游击型克隆植物,克隆繁殖在其生活史格局中占据重要地位。作为主要的飞播物种,羊柴在演替初期群落中占据优势地位。后者是密集型克隆植物,克隆繁殖在生活史中所占比例极小,主要依靠有性繁殖维持种群和实现种群更新。作为当地的天然植物,会逐渐取代羊柴而成为沙地植被演替后期群落中的建群种。鄂尔多斯高原沙地植被在演替过程中群落水平的空间异质性动态无疑与羊柴和油蒿种群空间格局动态有关。植物的空间格局与植物自身的生活史性状密切相关^[10]。这两种植物的不同生活史特性必然会在各自的种群空间格局中体现出来。为探讨该区植被在演替过程中的空间格局动态以及两种不同克隆构型和克隆性的克隆植物的种群空间格局特点,在鄂尔多斯高原沙地处于不同演替阶段的沙丘上,分别设置1条 $2\text{m}\times100\text{m}$ 的样带,采用地统计学方法,研究植被盖度以及羊柴种群和油蒿种群的空间格局。通过研究不同演替阶段两种植物种群空间格局与植被空间格局的关系,以期为该区的植被恢复工作提供一定的指导作用。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

位于鄂尔多斯高原东南部洼地的毛乌素沙地是中国12大沙区之一^[11]。海拔 $1200\sim1600\text{m}$,面积约 $40\,000\text{km}^2$ ^[12]。属温带半干旱大陆性气候区,年均温 $6\sim9\text{℃}$,年降水量 $250\sim440\text{mm}$,潜在蒸散率(PER) $0.8\sim2.5$ ^[11]。该区广泛覆盖着不同厚度的第四纪及现代风成沙,各种类型的沙地(固定沙地、半固定-半流动沙地、流动沙地等)成为本区的主要景观类型,沙生植被在本区占有最大的面积^[11]。调查地点位于内蒙古自治区伊金霍洛旗东鄂尔多斯生态定位研究站附近,该地植被主要由沙生半灌木群落组成。该区于20世纪80年代中期进行人工飞播,但飞播后不同的地段围封的时间不一样,现有的植被类型也不一样,不同地段的植被处于不同的演替阶段。飞播植物羊柴和本区天然植物油蒿占据优势地位,伴生物种包括狗尾草(*Setaria viridis*),冷蒿(*Artemisia frigida*),糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*),沙珍棘豆(*Oxytropis psammocharis*)等。

1.2 羊柴和油蒿的生物学特性

羊柴属豆科岩黄芪属,沙生中旱生植物,半灌木,多分枝。生长于草原区以至荒漠化草原区的半固定流动沙丘中,是一种优良饲料植物^[12]。由于其一方面能开花结实进行有性繁殖,另一方面又具有细长、能存活多年的地下根状茎,实现遗传个体(基株)在水平空间的移动,因此是典型的兼性克隆植物。羊柴的根状茎作为一种克隆器官,对群体的维持、更新和发展都具有重要的意义^[13]。油蒿属于菊科蒿属,旱生沙生植物,是当地的原生半灌木,喜生长于固定沙丘沙地和覆沙土壤土,是草原区沙地半灌木群落的重要建群种植物^[14]。侧根多,可以通过枝条上生不定根进行克隆生长,也可以通过根劈裂方式形成脱离母株就能够独立生存的植株,另一方面也可以通过开花结实进行有性生殖,是密集型克隆植物。

1.3 研究方法

在研究区选择发育时间处于不同演替阶段的群落中选择高度相近,坡度较缓的沙丘,从沙丘底部到沙丘顶部设一条 $2\text{m}\times100\text{m}$ 的样带,样带分成200个 $1\text{m}\times1\text{m}$ 小格子,分别记录格子内植被盖度、羊柴和油蒿的盖度和高度以及其它物种的高度。对

于没有羊柴或者油蒿的小格子,将其盖度和高度都记为 0。本调查在 2002 年 8 月中旬到下旬当地植物生长旺季的末期进行。

1.4 数据处理

1.4.1 重要值的计算 对于每个沙丘群落中设置的样带,将垂直样带方向相互平行的,相邻的 2 个小格子的植被盖度、羊柴和油蒿的盖度及高度平均。再用平均值计算两种植物的相对盖度和相对高度,分别用下列公式计算^[15]:

$$\begin{aligned}\text{相对盖度} &= \text{植物种盖度} / \text{植被盖度} \\ \text{相对高度} &= \text{植物种高度} / \text{样方中最高的物种的高度} \\ \text{重要值} &= (\text{相对盖度} + \text{相对高度}) / 2\end{aligned}$$

1.4.2 地统计学分析 用半方差分析方法分析植被盖度,羊柴种群和油蒿种群重要值的空间格局。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 s 将原始数据 $Z(x)$ 转换为 $Z(x)'$,转化公式如下^[16]:

$$Z(x)' = (Z(x)-m)/s$$

半方差的定义:
$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [z(x_i) - z(x_i + h)]^2$$
式中, $\gamma(h)$ 为空间相距 h 的点对的半方差, $N(h)$ 为相距 h 的点对数目, $Z(x_i)$ 和 $Z(x_i+h)$ 分别为点 x_i 和与 x_i 相距 h 的点的某性状的观测值。 $\gamma(h)$ 是距离 h 的函数,根据计算出的半方差 $\gamma(h)$ 和距离间隔 h 得出的图形就叫做半方差图(Semi-variogram)。具有空间相关性分布的变量,其半方差先随 h 增加而增大,当 h 增加到一定程度时,半方差便维持在一定水平,不再有明显的增加,此时的 $\gamma(h)$ 称为基台值(Sill),与此基台值相对应的空间距离 h 定义为空间自相关尺度或变程(Range),以 A 表示。在此空间尺度内的样点具有空间自相关性。距离大于变程的点之间不具备自相关性^[17~19]。半方差模型中涉及的各个参数的表示意义如下:半方差图中的正截距 C_0 ,地统计学上将其定义为块金方差(Nugget variance),块金方差值与基台值之比 $C_0 / C_0 + C$ 反映随机变异占总空间异质性变异的大小^[20, 21]。基台值与块金方差之差定义为结构方差(C),结构方差与基台值之比反映由空间自相关所引起的变异占总空间异质性变异的大小。不同空间变量的半方差图可以由不同的模型拟和,分别有纯块金方差模型,球面模型以及线性无基台值模型等^[19]。表示模型拟和程度的决定系数采用 F 检验^[19, 22]。本文在半方差的计算中,使用的滞后间隔(Lag interval)是 1m,即采样最小间隔。为保证每个尺度上有足够的点对,有效间隔距离(Active lag distance)取 50m。

所有的地统计学分析在软件 GS⁺ (Version 5.3.1, Professional Edition, Gamma Design Software)^[23]上完成。

2 结果

2.1 样带概况

表 1,表 2 是各样带植被组成,羊柴种群和油蒿种群的相对盖度、相对高度以及重要值的情况。羊柴种群的相对盖度、相对高度以及重要值从样带 1 到样带 3 逐渐减小,油蒿种群的 3 个指标则逐渐增加。样带 1 上羊柴的重要值高于油蒿且大于 65%,样带 2 羊柴和油蒿地位相当,二者的重要值都小于 65%,油蒿在样带 3 的重要值高于羊柴并大于 65%。

2.2 植被盖度的空间格局

表 3 是 3 条样带上植被盖度、羊柴盖度以及油蒿盖度的相关性。样带 1 和样带 2 的植被盖度与羊柴种群盖度之间,样带 3 植被盖度与油蒿种群盖度之间在 $p < 0.001$ 的水平上呈正相关,样带 2 羊柴种群盖度和油蒿种群盖度在 $p < 0.01$ 的水平上呈负相关。

从表 4 以及图 1、图 2 和图 3 中可以直观看到 3 条样带上植被盖度半方差的拟和模型及其参数。3 条样带的植被盖度的半方差图都用球面模型拟和。前两条样带的空间自相关尺度相差不大,远小于样带 3。样带 1 到样带 3,基台值和块金方差逐渐增大,空间自相关度则逐渐减小。说明对于植被盖度,小于抽样尺度(1m)的随机变异从样带 1 到样带 3 逐渐增加,空间自相关发生的尺度逐渐减小。

表 1 各样带植被组成概况(数字表示样带上 200 个格子中出现相应物种的格子数)

Table 1 The vegetation composition of 3 transects(Figure means the number of quadrates the certain plant in of 200 quadrates along transect)

物种 Species	样带 1 Transect 1	样带 2 Transect 2	样带 3 Transect 3
羊柴 <i>H. laeve</i>	188	100	52
油蒿 <i>A. ordosica</i>	90	116	160
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	180	117	64
虫实 <i>Corispermum</i>	141	105	38
沙柳 <i>Salix psammophila</i>	6	4	10
刺穗藜 <i>Chenopodium aristatum</i>	103	110	10
苦买菜 <i>Iceris</i> spp.	33	23	7
画眉草 <i>Eragrostis curvula</i>	25	53	4
雾冰藜 <i>Bassia sedoides</i>	144	5	—
灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	38	—	—
地锦 <i>Parthenocisus tricuspidata</i>	48	38	—
黄蒿 <i>Artemisia princeps</i>	4	—	1
菟丝子 <i>Cuscuta japonica</i>	36	—	—
益母草 <i>Leonurusn artemisia</i>	19	—	—
角蒿 <i>Incarvillea sinensis</i>	18	—	—
沙打旺 <i>Astragalus adsurgens</i>	2	—	—
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	4	11	—
田旋花 <i>Convolvulus arvensis</i>	4	7	—
花棒 <i>Hedysarum scoarium</i>	2	—	—
沙珍珠豆 <i>Oxytropis psammocharis</i>	6	4	—

表2 各样带统计指标						
Table 2 Basic statistics of 3 transects						
样带 Transect	相对盖度 Relative coverage		相对高度 Relative height		重要值 Important value	
	羊柴 <i>H. laeve</i>	油蒿 <i>A. ordosica</i>	羊柴 <i>H. laeve</i>	油蒿 <i>A. ordosica</i>	羊柴 <i>H. laeve</i>	油蒿 <i>A. ordosica</i>
1	0.458±0.027	0.305±0.029	0.954±0.019	0.564±0.038	0.706±0.019	0.434±0.031
2	0.371±0.031	0.513±0.034	0.767±0.041	0.739±0.033	0.569±0.033	0.626±0.030
3	0.060±0.013	0.834±0.020	0.220±0.034	0.991±0.006	0.140±0.023	0.913±0.011

表中数据代表相应的指标的平均值±标准误 Each datum means mean±se, n=100

2.3 羊柴种群和油蒿种群的空间格局

从图1、图2和图3上可以看到3条样带上羊柴种群和油蒿种群重要值在所调查样带上的半方差图,从表4中可以了解到这些半方差图的拟和参数。从样带1到样带3,羊柴种群重要值的变程分别出现在3.8m、3.3m和3.6m,表明其分别在这几个尺度上具有空间自相关。且空间自相关度都很高,分别达到0.966、0.899以及0.954。对于油蒿种群的重要值,样带1和样带2其半方差图都用线性模型模拟,说明这两个样带上的油蒿种群呈随机分布。样带3则用纯块金方差模型模拟,说明油蒿种群在样带3上随机分布。另外,从样带1到样带3,油蒿种群重要值的块金方差增加表明其在小于抽样尺度(1m)的随机变异增加。

3 讨论

3.1 植被盖度的空间格局

尺度是空间异质性的一个重要方面,依赖于尺度的自相关,而不是连续的自相关是一个普遍的现象^[24]。在本文所研究的尺度内,对于调查的3个植被演替阶段,植被盖度的空间格局都在有效滞后间隔内表现出单一尺度空间自相关性,这与陈玉福等的调查结果一致^[1]。但自相关尺度比陈玉福等的调查结果小,可能与抽样尺度不同有关。

表4 植被盖度以及羊柴种群和油蒿种群重要值半方差模型参数							
Table 4 Parameters of the semivariogram models to the vegetation coverage and the important value of <i>H. laeve</i> and <i>A. ordosica</i>							
Characters	样带 Transect	模型类型 Model type	决定系数 R^2	块金方差 C_0	基台值 Sill	空间自相关度 C/sill	变程(m) A_0
植被盖度 Vegetation coverage	1	球面模型	0.437 ^①	0.025	1.002	0.975	10.3
	2	球面模型	0.520 ^①	0.128	1.016	0.874	8.7
	3	球面模型	0.915 ^①	0.303	1.401	0.784	30.1
羊柴种群重要值 Important value of <i>H. laeve</i>	1	球面模型	0.322 ^①	0.034	0.988	0.966	3.8
	2	球面模型	0.165 ^②	0.100	0.993	0.899	3.6
	3	球面模型	0.126 ^③	0.043	0.929	0.954	3.6
油蒿种群重要值 Important value of <i>A. ordosica</i>	1	线性模型	0.796 ^①	0.517	—	—	—
	2	线性模型	0.414 ^①	0.788	0.972	—	—
	3	纯块金方差模型	—	0.950	—	0.022	—

① $p<0.001$; ② $p<0.01$; ③ $p<0.05$

沙地植物群落的更替最为迅速明显^[25]。鄂尔多斯沙地飞播羊柴后,由于羊柴的固氮作用,地表结皮的形成使沙地理化性质得到了改变,土壤有机质的增机和肥力的提高更有利于一些1年生或多年生植物的定居繁殖^[9, 25, 26]。经飞播种羊柴的参与形成以羊柴占绝对优势,油蒿和大量1年生植物伴生的羊柴群落,属于演替的前期^[9, 25, 27]。在此阶段,植被盖度与羊柴盖度呈正相关(表3),这与沈渭寿的调查结果一致^[26]。然而,由飞播物种羊柴引起的环境的变化又对羊柴自身产生不利的影响^[26, 28],尤其是土壤的水分条件发生了变化。水分是干旱半干旱地区制约植物生存生长的重要生态因子^[11, 19, 25]。由于油蒿的调萎系数和单位面积的年耗水量小于羊柴^[25, 27],竞争力强于羊柴,导致羊柴种群的重要值逐渐下降,油蒿种群的重要值逐渐增加,植被进入羊柴+油蒿群落演替阶段。从地上部分看,作为游击型克隆植物的羊柴,枝间距和丛间距较宽^[27]。与油蒿相比,在抽样的1m×1m的尺度内,一些草本植物进入羊柴占优势的斑块的可能性更大,这些草本植物也贡献着群落水平的植被盖度,加之此阶段羊柴种群盖度与油蒿种群盖度呈负相关。这些可能是导致此阶段虽然羊柴种群的相对盖度小于油蒿种群却与植被盖度呈极显著正相

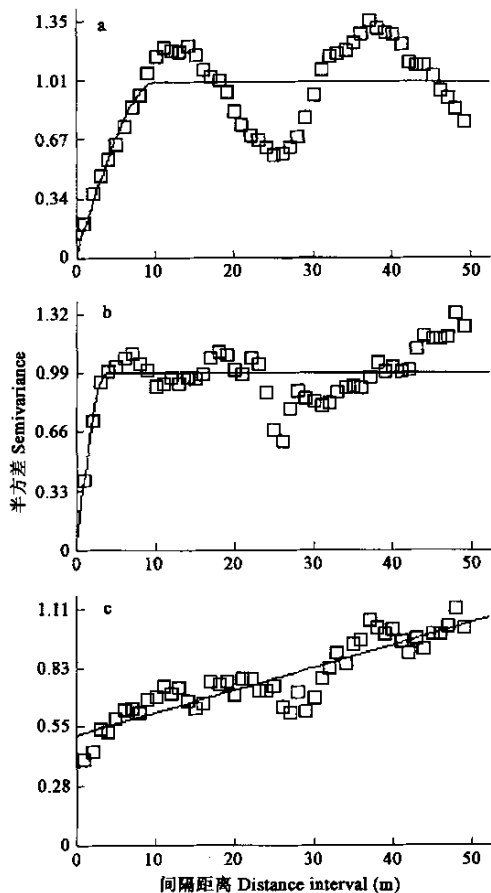


图1 样带1 植被盖度(a),羊柴种群(b)和油蒿种群(c)的半方差图

Fig. 1 Semivariograms of vegetation coverage (a), *H. laevis* coverage(b) and *A. ordosica* important value in transect 1

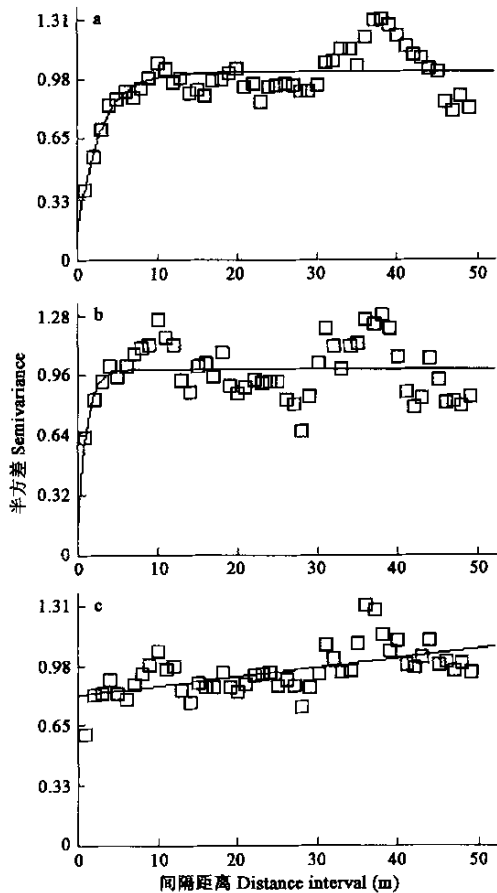


图2 样带2 植被盖度(a),羊柴种群(b)和油蒿种群(c)的半方差图

Fig. 2 Semivariograms of vegetation coverage (a), *H. laevis* coverage(b) and *A. ordosica* important value(b) in transect 2

关的原因。植被盖度在演替前期和演替中期的空间自相关发生的尺度都相对较小,可能是因为受羊柴种群在小尺度上具空间自相关这种空间格局的影响。随着植被的演替,油蒿在群落中所占的比重越来越大,最终取代羊柴成为群落的建群种。此阶段植被盖度与油蒿种群盖度呈极显著正相关,空间自相关的尺度明显增大,可能受油蒿种群空间格局的影响。

另外,植被盖度在小于抽样尺度($<1\text{m}$)的随机变异随着演替的进行逐渐增加。这可能与油蒿种群的重要值逐渐增加有关,因为对于3个演替阶段的油蒿种群,小于抽样尺度的随机变异都高于相应的羊柴种群。

3.2 两种克隆植物种群的空间格局

植物本身的生物学特性是影响其种群分布格局的成因之一^[29]。在本文所研究的3条样带所对应的处于不同演替阶段的群落中,羊柴种群的空间格局大体接近,都表现出了空间自相关性。这与沈渭寿的调查结果一致^[30]。控制羊柴种群整体空间变异的空间自相关发生的尺度与其克隆传递器官根茎扩展的空间范围相符。暗示着在本文所研究的尺度内克隆繁殖是影响羊柴种群空间格局的首要因素。这可能是由于一方面羊柴本身的克隆繁殖能力强,另一方面羊柴种子在即将成熟而没有脱离母株之际被当地人采集,加上鼠类和鸟类对种子的采食,也影响了其种子传播及有性繁殖在实现种群更新中的作用。

当地天然密集型克隆植物油蒿,虽然偶尔也可以通过枝条上生根进行克隆繁殖,或通过根劈裂方式形成脱离母株能够独立生存的植株,但所占比例极小,主要靠有性繁殖产生种子维持种群和实现种群更新,种子小,当地的风大而频繁,可以借助风力传播很远。并且本文调查的3条样带都处于封育区,调查都是沿着沙丘坡度进行,没有跨越更大的地形起伏,即对油蒿种子的散布不会产生大的影响,这可能是导致3条样带上油蒿种群在所研究的尺度内都没有表现出空间自相关的原因。另外,油蒿种群在样带3上随机分布,暗示着此生境中的环境资源对于油蒿而言均匀一致,油蒿个体间不存在彼此吸引和排斥^[31],这符合油蒿在此演替阶段群落中的建群种地位。

还需要指出的是,有研究表明,在更小的尺度上(0.3~2m),荒漠化土壤的养分与植被空间分布有密切关系^[32, 33]。羊柴作为

游击型克隆植物可以利用散布的资源,相连的分株间可以跨越小的生境斑块,通过克隆生理整合作用实现光同化物以及水分和养分的共享^[34, 35],而油蒿作为密集型克隆植物,只能集中利用局部资源^[36],导致在本文所调查的3条样带所对应的演替阶段上,油蒿种群在小于抽样尺度(<1m)的随机变异都大于相应的羊柴种群。

3.3 两种植物在植被恢复中的重要性

鄂尔多斯沙地飞播植物后,其演变过程主要由两种成分即飞播植物和天然植物的更替过程决定。参考沈渭寿的划分依据,以飞播植物和天然植物重要值的65%为临界值,将鄂尔多斯沙地飞播后植被的演替阶段划分为:飞播植物群落阶段、飞播植物+天然植物群落阶段以及天然植物群落阶段^[9]。据此标准,本研究的3条样带分属于演替前期羊柴群落阶段、演替中期羊柴+油蒿群落阶段以及演替后期油蒿群落阶段。对当地飞播后植被的调查,不同的调查者得到的演替初期的群落组成不同^[9, 25, 27],这是因为调查的地段在飞播前群落组成状况以及飞播物种不同所致。但这些调查结果也都表明,以羊柴为主要飞播物种的地段,其在群落中的优势地位在演替初期会持续增加,天然植物油蒿侵入羊柴群落的过程也是逐渐进行,最后才成功取代羊柴成为群落建群种^[9, 25, 27]。本研究所涉及的3个演替阶段是该区飞播羊柴后植被演替必然经历的3个阶段。

羊柴和油蒿对当地环境改造的作用有不同的表现。与油蒿相比,羊柴的种子易在流动沙丘停留并萌发^[37],根状茎也可以自然萌蘖扩大植被盖度,提早固定流沙^[37]。在植被演替的前期和中期,羊柴对植被盖度的空间格局的影响大于油蒿。但根状茎无节制地萌生根蘖苗,使原本贫瘠的沙地土壤水分,养分趋于紧张^[37],造成其种群衰退。油蒿的种子小而轻,不易在流动沙丘停留,但其有耐沙埋,抗风蚀,耐旱,耐土壤贫瘠等特性^[28],可逐渐取代羊柴在群落演替后期成为建群种,并影响着植被盖度的空间格局。可见羊柴和油蒿由于自身生物学特性的不同,不但种群的时空格局不同^[38],对该区植被恢复的作用也不同。

References:

[1] Chen Y F, Yu F H, Dong M. Scale-dependent spatial heterogeneity of vegetation in Mu Us sandy land, a semi-arid area of China. *Plant Ecology*, 2002, **162**: 135~142.

[2] Bellehumeur C, Legendre P. Multiscale source of variation in ecological variables: modeling spatial dispersion, elaborating sampling designs. *Landscape Ecology*, 1998, **13**: 14~25.

[3] Xin X P, Xu B, Wang X S, et al. Dynamic analysis on spatial pattern of an alkaline grassland in restoration succession. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(6): 690~685.

[4] Chen Y F, Song M H, Dong M. Spatial pattern of the plant community along a sand-covered hillslope in Ordos Plateau of China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(4): 501~505.

[5] The Geography Department of Peking University, natural resources commission, CAS, Institue of Desert Research, CAS, Lanzhou, Lanzhou Institue of Glaciology and Geocryology, CAS. The natural condition and utilizing in Mu Us area. Beijing: Scientific Press, 1983.

[6] Chen Z X, Xie H S. Preliminary study on the landscape ecotype classification in Maowusu sandland and the biodiversity of its shrub communities. *Acta Ecologica Sinica*, 1994, **14**(4): 345~354.

[7] Dong M, Chen Y F, Yu F H, et al. The utilizing value in better environment in transition area. In Dong M, Werger M J A ed. *The Research of Ecology*. Chongqing: The Xinan Normal University Press, 1999. 14~19.

[8] Dong M, Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass

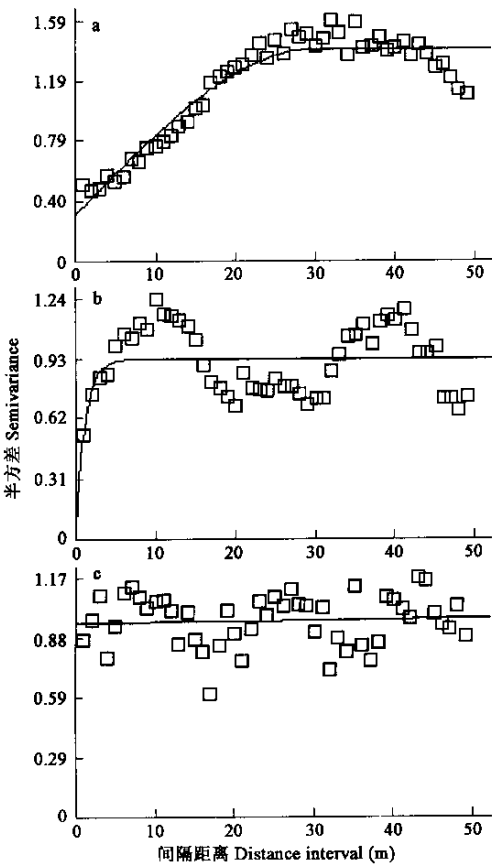


图3 样带3 植被盖度(a),羊柴种群(b)和油蒿种群(c)的半方差图
Fig. 3 Semivariograms of vegetation coverage (a), *H. laevis* coverage(b) and *A. ordosica* important value(c) in transect 3

Psammochloa villosa in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecology*, 1999, **141**: 53~58.

- [9] Shen W S. Successional stage and rate of the aerial seedling vegetation in maowusu sandland. *Science Silvae Sinica*, 1999, **35**(3): 103~108.
- [10] Moloney K A, Levin S A. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. *Ecology*, 1996, **77**(2): 375~394.
- [11] Zhang X S. Principles and optimal for development of Maowusu grassland. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, **18**(1): 1~16.
- [12] Fu X Q. *Commission Editorial of Inner Mongolia Flora. Flora Intramogolica*. Vol. 3, Hohhot. Inner Mongolia People's Press, 1994. 339.
- [13] Chen Y F, Dong M. Genet characters of *Hedysarum leave* and its characters of ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta phytocologica Sinica*, 2000, **42**(1): 40~45.
- [14] Fu X Q. *Flora Intramogolica*. Hohhot: Inner Mongolia People's Press, 1994, **4**: 647.
- [15] Dong M ed. *Survey, observation and analysis of terrestrial biocommunities*. Beijing: Standard Press of China, 1996. 15~16.
- [16] Xu K X. *Numerical taxonomy*. Beijing: Science Press, 1994. 63~78.
- [17] Bai Y F, Xu Z X, Li D X. On the small scale spatial heterogeneity of soil moisture, carbon and nitrogen in stipa communities of the Inner Mongolia Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(8): 1215~1223.
- [18] Wang Q B, Li L H, Liu J H, *et al.* Spatial heterogeneity of soil organic carbon and total nitrogen in an Xilin River Basin Grassland, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, **22**(5): 409~414.
- [19] Wang Z Q. *Applying of geostatistics in ecology*. Beijing: Chinese Science Press, 1999. 65~100.
- [20] Li H B, Wang Z Q, Wang Q C. Theory and methodology of spatial heterogeneity quantification. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, **9**(6): 651~657.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] Gamma Design Software. *GS⁺, Professional Edition* (Version 5. 3. 1), 2001.
- [24] Caldwell M M, Pearcy R W. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by plants*. New York: Academic Press, 1994. xv~xvii.
- [25] Li X R, Zhao Y X, Yang Z Z, *et al.* Study on evolution of air-seedling vegetation and habitat in maowusu sandland. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, **23**(2): 116~124.
- [26] Shen W S. Change of community environment and vegetation succession after aerial seedling on moving sand in Mo us area. *Journal of Arid Resources and Environment*, 1996, **10**(3): 63~68.
- [27] Liu Y P. Air-seedling succession in maowusu sandland. *Grassland of China*, 1996, **4**: 24~27, 56.
- [28] Guo K. Cycle succession of *Artemisia ordosica* krasch community in the Mu Us sandy grassland. *Acta Physiologia Sinica*, 2000, **24**(2): 243~247.
- [29] Chen J S, Dong M, Yu D. The characteristics of stoloniferous herb *Fragaria vesca* L. ramet population and their variation along an altitudinal gradient in the eastern edge of the Qing-Zang Plateau in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3): 428~435.
- [30] Shen W S. Population dynamics of main plant with which maowusu sandland was aerially. *Acta Phytocologia Sinica*, 1997, **21**(4): 328~334.
- [31] Sun R Y, Li B, Zhu G Y, *et al.* General Ecology. Beijing: Advanced Education Press, 2000. 54~55.
- [32] Schlesinger W H, Raikes J A, Hartley A E. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystem. *Ecology*, 1996, **77**(2): 364~374.
- [33] Lü Y Z, Li B G, Hu K L, *et al.* Spatial variation of soil nutrients in different landform in Erdos Plateau. *Soil and Environmental Sciences*, 2002, **11**(1): 32~37.
- [34] Zhang C Y, Yang C, Dong M. The clonal integration of photosynthates in the rhizomatous half-sheub *Hedysarum laeve*. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(12): 1986~1993.
- [35] Zhang C Y, Yang C, Yang X Y, *et al.* Inter-ramet water translocation in natural clones of the rhizomatous shrub, *Hedysarum Laeve*, in a semi-arid area of China. *Trees*, 2003, **17**: 109~116.
- [36] Song M H, Dong M. Importance of clonal plants in community. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(11): 1960~1967.
- [37] Kang 万方数据, Li Z Z, *et al.* The study on sand-binding techniques by aerial-seedling *Hedysarum laeve* in Ordos sandy area. *Journal of Desert Research*, 1998, **18**(1): 57~63.

[38] Alados C L, Pueyo Y, Giner M L, *et al.* Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecological Modelling*, 2003, **163**(12): 1~17.

参考文献:

[3] 辛晓平,徐斌,王秀山,等. 碱化草地群落恢复演替空间格局分析. 生态学报, 2001, **21**(6):690~685.

[4] 陈玉福,宋明华,董鸣. 鄂尔多斯高原覆沙坡地植物群落格局. 植物生态学报, 2002, **26**(4): 501~505.

[5] 北京大学地理系, 中国科学院自然资源综合考察委员会, 兰州沙漠研究所, 兰州冰川冻土研究所. 毛乌素沙区自然条件及其改良利用. 北京: 科学出版社, 1983.

[6] 陈仲新,谢海生. 毛乌素沙地景观生态类型与灌丛生物多样性初步研究. 生态学报, 1994, **14**(4): 345~354.

[7] 董鸣,陈玉福,于飞海,等. 克隆植物在过渡带环境治理中的资源利用价值. 见:董鸣,Werger M J A 主编. 生态学研究文集. 重庆:西南师范大学出版社, 1999. 14~19.

[9] 沈渭寿. 毛乌素沙地飞播植被演替的阶段与速度. 林业科学, 1999, **35**(3):103~108.

[11] 张新时. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式. 植物生态学报, 1994, **18**(1): 1~16.

[12] 富象乾. 内蒙古植物志(第三卷). 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1994. 339.

[13] 陈玉福,董鸣. 毛乌素沙地根茎灌木羊柴的基株特征和不同生境中的分株种群特征. 植物生态学报, 2000, **42**(1): 40~45.

[14] 富象乾. 内蒙古植物志(第四卷). 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1994. 647.

[15] 董鸣主编. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1996. 15~16.

[16] 徐克学. 数量分类学. 北京: 科学出版社, 1994. 63~78.

[17] 白永飞,许志信,李德新. 内蒙古高原针茅群落土壤水分和碳氮分布的小尺度空间异质性. 生态学报, 2002, **22**(8):1215~1223.

[18] 王其兵,李凌浩,刘先华,等. 内蒙古锡林河流域草原土壤有机碳及氮素的空间异质性分析. 植物生态学报, 1998, **22**(5): 409~414.

[19] 王政权. 地统计学及其在生态中的应用. 北京: 科学出版社, 1999. 65~100.

[20] 李哈滨,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**(6):651~657.

[21] 陈玉福,董鸣. 毛乌素沙地景观格局的植被于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.

[22] 刘建,朱选伟,于飞海,等. 浑善达克沙地榆树疏林生态系统的空间异质性. 环境科学, 2003, **24**(4):29~34.

[25] 李新荣,赵雨兴,杨志忠,等. 毛乌素沙地飞播植被与生境演变的研究. 植物生态学报, 1999, **23**(2): 116~124.

[26] 沈渭寿. 毛乌素流动沙地飞播后基质的变化与播区植被的演变. 干旱区资源与环境, 1996, **10**(3):63~68.

[27] 刘玉平. 毛乌素沙地飞播植被演替研究. 中国草地, 1996, **4**: 24~27,56.

[28] 郭柯. 毛乌素沙地油蒿群落的循环演替. 植物生态学报, 2000, **24**(2): 243~247.

[29] 陈劲松,董鸣,于丹. 青藏高原东缘匍匐茎草本野草莓的分株种群特征及其沿海拔梯度的变化. 生态学报, 2003, **23**(3): 429~435.

[30] 沈渭寿. 毛乌素沙地主要飞播植物种群的消长动态. 植物生态学报, 1997, **21**(4):328~334.

[31] 孙儒泳,李博,诸葛阳,等. 普通生态学. 北京: 高等教育出版社, 2000. 54~55.

[33] 吕怡忠,李保国,胡克林,等. 鄂尔多斯不同地形下土壤养分的空间变异. 土壤与环境, 2002, **11**(1): 32~37.

[34] 张称意,杨持,董鸣. 根茎半灌木羊柴对光和同化物的克隆整合. 生态学报, 2001, **21**(12):1986~1993.

[36] 宋明华,董鸣. 群落中克隆植物的重要性. 生态学报, 2002, **22**(11):1960~1967.

[37] 康世勇,夏素华,李志忠,等. 鄂尔多斯沙区飞播羊柴固沙技术的研究. 中国沙漠, 1998, **18**(1): 57~63.