

毛乌素沙地油蒿 (*Artemisia ordosica*) 种群空间格局对比

杨洪晓^{1,2}, 张金屯², 李振东¹, 吴波^{3,4,*}, 张忠山⁵, 王妍³

(1. 青岛农业大学水产学院, 青岛 266109; 2. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875;

3. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 4. 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

5. 乌审旗林业局, 鄂尔多斯 017300)

摘要:以空间自相关分析、半方差分析和九项轨迹方差分析等方法对比研究了毛乌素沙地优良固沙小灌木油蒿 (*Artemisia ordosica*) 在不同沙地条件下的小尺度种群格局。结果表明:在半固定沙地上油蒿种群的空间自相关性和空间异质性较强,同时斑块与斑块间隙的分化较为显著;在固定沙地上油蒿种群的空间自相关性和空间异质性较弱,同时斑块与斑块间隙的分化较轻微。半固定沙地油蒿种群的空间格局可能受控于地表风沙流,因为频繁而强烈的风沙流可以通过淘汰非聚集植株促使油蒿种群发生斑块分化。聚集斑块不仅是半固定沙地油蒿种群生存的重要形式,而且是半固定沙地油蒿种群继续发展的基础。在半固定沙地上油蒿种群的面积扩增很可能通过斑块边缘的连续性扩张过程实现。固定沙地油蒿种群缺乏斑块分化的现象可能与种群盖度高和种内竞争剧烈有关。研究结果对流沙治理具有指导意义,当把油蒿人工移栽到流动沙地时,如果将其配置为斑块与斑块间隙交替排列的格局,将有助于提高流沙固定和植被恢复重建的效率。

关键词:沙地; 固沙植物; 种群格局; 斑块分化; 斑块扩张; 植被恢复

文章编号:1000-0933(2008)05-1901-10 中图分类号:Q145,Q948 文献标识码:A

Comparative study on spatial patterns of *Artemisia ordosica* populations in the Mu Us sandy land

YANG Hong-Xiao^{1,2}, ZHANG Jin-Tun², LI Zhen-Dong¹, WU Bo^{3,4,*}, ZHANG Zhong-Shan⁵, WANG Yan³

1 College of Aquatic Products, Qingdao Agriculture University, Qingdao 266109, China

2 College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

3 Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

4 Key Laboratory of Forest Breeding, State Forestry Administration, Beijing, 100091

5 Forestry Bureau of Wushen Banner, Ordos 017300, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 1901 ~ 1910.

Abstract: *Artemisia ordosica* is undershrub species, which dominates the vegetation of the Mu Us sandy land, north China. The spatial patterns of *A. odorsica* populations in different sandy lands were compared with the methods of Spatial Auto-correlation Analysis, Semi-variance Analysis and Nine-Term Local Quadrat Variance (9TLQV). The results showed that, by contrast with the *A. ordosica* population in fixed sandy land, the population in semi-fixed sandy land was of stronger

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30571528); 国家科技支撑计划资助项目(2005BA517A07, 2006BAD26B01); 国家教育部骨干教师基金资助项目

收稿日期:2007-02-12; **修订日期:**2007-10-22

作者简介:杨洪晓(1971~),男,山东省宁阳县人,博士,主要从事植物生态学教研。E-mail: hongxiaoyang@hotmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wubo@forestry.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30571528), the National Program for Key Science and Technology of China (No. 2005BA517A07, 2006BAD26B01), and the Foundation for University Key Teacher by the Education Ministry of China

Received date:2007-02-12; **Accepted date:**2007-10-22

Biography: YANG Hong-Xiao, Ph. D., mainly engaged in ecological education and research. E-mail: hongxiaoyang@hotmail.com

autocorrelation and greater spatial heterogeneity, and meanwhile presented more intense differentiation between patches and patch gaps. The spatial patterns of *A. ordosica* population in semi-fixed sandy land are probably governed by sand drifting caused by strong winds. Drifting sand can easily put *A. ordosica* plants to death unless they live together in form of *A. ordosica* patches, where the distances between plants are small. In semi-fixed sandy land, patches are not merely the form of *A. ordosica* population to survive drifting sand, but also the foundation of *A. ordosica* population to develop and broaden their area. *A. ordosica* population is supposed to broaden their area through edge out-extending from the patches scattering in semi-fixed sandy land. The spatial patterns of *A. ordosica* population in fixed sandy land are possibly affected by intra-specific competition resulting from high plant cover. This study is ecologically useful to improve the practice of vegetation restoration from sandy lands. When transplanting *A. ordosica* plants to bare sandy lands, we had better arrange them in form of patches separated by patch gaps lacking *A. ordosica* plants. If so, it is favorable to the survival of transplanted plants, and also helpful to take advantage of the abilities of *A. ordosica* patches to revegetate patch gaps.

Key Words: sandy land; sand fixing plant; population pattern; differentiation between patches and patch gaps; edge out-extending from patch; vegetation restoration

毛乌素沙地是我国温带半干旱地区的重要沙地之一。由于滥垦、滥樵、滥牧等人类活动的影响,许多固定沙地退化为流动沙地^[1~3]。目前流动沙地约占毛乌素沙地总面积的45%,半固定沙地约占21%,固定沙地约占7%^[4]。以菊科蒿属半灌木油蒿(*Artemisia ordosica*)为建群种的植物群系是该地区固定、半固定沙地的主要植被类型。作为建群种,油蒿在固定流沙、维持区域生态系统健康和保育生物多样性等方面发挥了重要作用。许多学者对其进行了比较深入的研究^[5~11],然而涉及油蒿种群空间格局的研究还很少,人们对油蒿种群与沙地环境的关系还缺乏深入了解。

植物种群空间格局包括植物种群的空间分布形式、斑块分化现象和空间异质性等内容^[12~14]。空间分布形式主要有3种,即聚集分布、随机分布和均匀分布,其中以聚集分布的聚集强度最大,随机分布的聚集强度居中,均匀分布的聚集强度最小。斑块分化是指植物种群在空间上形成植物密集的斑块和植物稀疏的斑块间隙。空间异质性是指植物种群的空间分布偏离均匀状态的程度。实际上三者是统一的,聚集分布导致强烈的斑块分化现象和空间异质性,随机分布次之,均匀分布最次^[14]。由于空间尺度的无限性,植物种群的分布形式以及斑块分化现象都存在着层次性或等级性^[14~16]。在小尺度上植物种群可能以个体为单位通过聚集成斑块(植物密集地段)以及斑块间隙(植物稀疏地段),当尺度增大时植物种群可能以小尺度的斑块为单位通过聚集成更高层次的斑块(小斑块聚集的地段)和斑块间隙(小斑块稀疏的地段),当尺度继续增大时可能发生更高层次的斑块分化现象。植物个体间的联系和作用主要发生在十几米或几十米的空间范围内,超出这个范围时植物个体间的联系或作用将大大减弱,因此小尺度空间格局被认为是了解植物种群生态过程的最佳尺度^[12~15]。

近年来,地统计学提供了关于空间变量的自相关分析、半方差分析等方法,用来揭示空间尺度与空间自相关性和空间异质性的关系^[16,17]。同时,植被科学提供了区组(若干相邻样方组合而成的一维或二维结构)方差分析法,用来揭示空间尺度与斑块分化现象的关系^[14]。目前区组方差分析法多是关于一维格局的分析方法,关于二维格局的分析方法还很少。一维格局分析揭示的是斑块格局的长度特征,二维格局分析揭示的是斑块格局的面积特征。在自然植被中,格局的变化至少是二维的。因此,一般认为二维格局分析能够更准确地揭示植被的空间特征^[14]。Greig Smith曾提出关于二维格局的等级方差分析法,但该方法只能在 2^{2n} 的等级尺度上对二维格局进行分析,不能在 n^2 的等级尺度上进行分析^[13,14]。为克服该缺陷,Dale提出了四项轨迹方差分析(4TLQV)和九项轨迹方差分析(9TLQV)的方法,解决了在 n^2 的等级尺度上分析二维格局的困难^[12,14,18]。9TLQV是Dale在一维格局分析方法3TLQV(三项轨迹方差分析)的基础上建立起来的二维格局分析方法^[18],以前由于缺乏可用软件采用该方法的研究案例比较少见。

植物投影盖度(简称盖度)能直接或间接反映植物体的生长状况和获取阳光、土壤水分和养分等生活资源的相对空间范围,是表现植物体之间、植物与环境之间相互关系的重要数量指标^[14]。以盖度为数量指标研究毛乌素沙地油蒿种群的小尺度空间格局,有利于揭示油蒿种群的许多生态关系或过程。

本研究在样地调查的基础上,以油蒿盖度为指标,运用空间自相关分析、半方差分析和 9TLQV 等方法对比分析了毛乌素沙地油蒿种群在半固定沙地和固定沙地两种典型环境条件下的小尺度空间格局,以期透过空间格局认识油蒿种群的生态关系或过程。

1 研究材料与方法

1.1 研究区概况

毛乌素沙地位于内蒙古、陕西、宁夏的交界地带,处在黄土高原向鄂尔多斯高原的过渡地区。气候属于温带半干旱季风气候,年均温 6.0~8.5℃,年降水量由东南部的 440 mm 逐渐降至西北部的 250 mm,降水主要集中在 7~9 月份。大风频繁,年平均风速 2.8m,年平均大风(>17.2m/s)日数 23 日,冬、春、秋三个季节盛行西北风,夏季盛行微弱的东南风。大风容易驱动地表裸沙形成风沙流,甚至沙尘暴。

1.2 调查取样

根据研究目的和相关文献将样地大小确定为 50×50m²^[14,15]。2004 年 8 月,在卫星影像判读和实地踏查的基础上在毛乌素沙地中部乌审旗选择以油蒿为建群种且人为干扰轻微的典型半固定沙地和固定沙地各一处,在其中地形相对平坦处各设一块样地。半固定沙地几乎没有土壤生物结皮,群落盖度约 15%,以油蒿为主,仅有沙芦草(*Agropyron mongolicum*)、沙蕨复花(*Inula salsoloides*)等少量伴生种;固定沙地具有发育良好的土壤生物结皮,群落盖度约 40%,油蒿盖度约 35%,伴生种主要有糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、砂珍棘豆(*Oxytropis psammocharis*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotodes*)、沙葱(*Allium mongolicum*)等。记录每株油蒿植冠的长轴长度和短轴长度,并在坐标纸上标记每株油蒿基部着生的相对位置。

1.3 数据分析

采用地理信息系统软件 ARCVIEW3.2,以每株油蒿的着生位置为中心,以其植冠长轴长度和短轴长度的几何平均值为直径画圆,得到每块样地所有油蒿植冠投影的分布图。将每块样地划分为 10000 个大小为 50×50cm² 的网格,每个网格作为 1 个样方。然后,根据被油蒿植冠投影覆盖的面积计算每个样方和每块样地的油蒿盖度。

统计每块样地中所有油蒿的冠幅特征,以及所有样方油蒿盖度的平均值、标准差和变异系数。用每个样方的油蒿盖度除以其所属样地所有样方油蒿盖度的平均值得到每个样方油蒿的相对盖度。对每块样地构建 100×100 的方阵,其元素为相应位置的样方中油蒿的相对盖度。以相对盖度为指标分析油蒿种群在半固定沙地和固定沙地上的空间格局。

采用 GS+5.1 for Windows 进行空间自相关分析和半方差分析。空间自相关指数采用 Moran 提出的 *I* 指数(Morans' *I*),它表示当间隔距离 *h* 取不同尺度时特定空间变量的自相关性;半方差函数 *r(h)* 表示当 *h* 取不同尺度时特定空间变量的变异程度^[16,17,19~21]。令 *h* 以 0.5 m 的步长依次增大,最大尺度为 25 m。计算公式如下:

$$I = \frac{n}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij}} \times \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad (1)$$

式中, W_{ij} 是空间相邻权重, n 是样方单元总数, x_i 和 x_j 是油蒿相对盖度在配对单元*i*和*j*上的取值, \bar{x} 是相对盖度的平均值,此处 \bar{x} 等于1。样方*i*与*j*相邻与否的判定取决于间隔距离*h*。当*i*和*j*相邻时, W_{ij} 取1,否则取0。

$$r(h) = E[(x_i - x_{i+h})^2] / 2 \quad (2)$$

式中, x_i 和 x_{i+h} 表示油蒿相对盖度在空间位置 i 和 $i+h$ 处的取值, $r(h)$ 表示当间隔距离为 h 时的半方差函数值, E 表示求取算术平均值。

二维格局规模是指一个斑块(油蒿盖度较大的地段)和一个斑块间隙(油蒿盖度较小的地段)的面积之和^[14]。采用 PASSAGE 软件的 9TLQV 功能计算每块样地特定相邻区组间油蒿相对盖度的方差($V_9(b)$), 根据 $V_9(b)$ 的峰值可判断二维格局规模出现时的区组大小。由于方法本身的特点, 区组尺度最大不超过样地长度的 1/3。在方差计算过程中要用到中间参数 $T_b(i, j)$:

$$T_b(i, j) = S_b(i-b, j-b) + S_b(i-b, j) + S_b(i-b, j+b) + S_b(i, j-b) - 8S_b(i, j) + S_b(i, j+b) + S_b(i+b, j-b) + S_b(i+b, j) + S_b(i+b, j+b) \tag{3}$$

式中, i 为样方行标, j 为样方列标, $S_b(i, j)$ 为从第 i 行、第 j 列样方开始的 b 行 b 列样方所组成的区组中全样方油蒿相对盖度的总和, 其余各项类似:

$$v_9(b) = \frac{\sum_{i=b+1}^{n+1-2b} \sum_{j=b+1}^{m+1-2b} [T_b(i, j)]^2}{72b^3(n+1-3b)(m+1-3b)} \tag{4}$$

式中, b 表示区组(包含 b^2 个样方)的每行或每列所包含样方的数目; m 和 n 是指作为分析对象的样方矩阵的行数和列数, 这里 $m = n = 100$ 。

2 结果与分析

2.1 油蒿植冠投影基本分析

半固定沙地的样地有 1960 株油蒿, 折合每 1.28m^2 的面积上有一株油蒿, 冠幅集中分布在 $0 \sim 80\text{cm}$ 之间, 平均 35cm ; 固定沙地的样地有 2341 株油蒿, 折合每 1.07m^2 的面积上有一株油蒿, 冠幅集中分布在 $30 \sim 100\text{cm}$ 之间, 平均 71cm (图 1)。

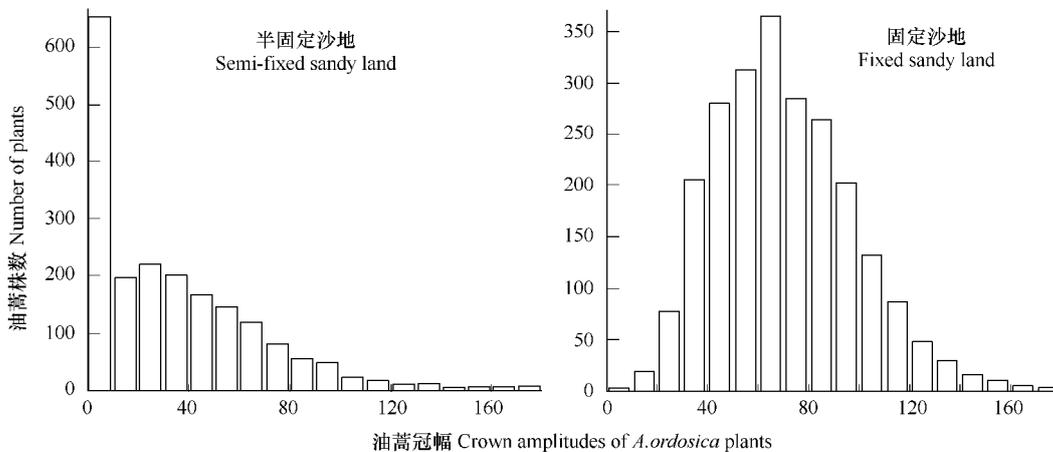


图 1 不同冠幅油蒿的频数分布图

Fig. 1 Frequency of *A. ordosica* plants with different crown amplitudes

冠幅等于植冠长轴长度和短轴长度的几何平均值, 样地大小均为 $50 \times 50\text{m}^2$ Crown amplitude is the geometrical mean of long and short crown diameters of *A. ordosica* plants

由油蒿植冠的投影图(图 2)可知, 半固定沙地油蒿种群的盖度较低, 固定沙地油蒿种群的盖度较高。以 $0.5\text{m} \times 0.5\text{m}$ 的样方为基本单元进行统计, 发现在半固定沙地上油蒿盖度的平均值为 0.128 , 标准差为 0.255 , 变异系数为 2.01 ; 在固定沙地上, 油蒿盖度的平均值为 0.372 , 标准差为 0.364 , 变异系数为 0.978 。变异系数反映了总体的内部变异程度, 通过变异系数的对比可初步判断, 半固定沙地油蒿种群的空间变异程度相对强烈, 而固定沙地油蒿种群的空间变异程度相对微弱。

2.2 油蒿种群的空间自相关与半方差分析

对比半固定沙地和固定沙地油蒿种群的空间自相关性(图 3), 不难看出: (1) 在两种环境条件下, 油蒿种

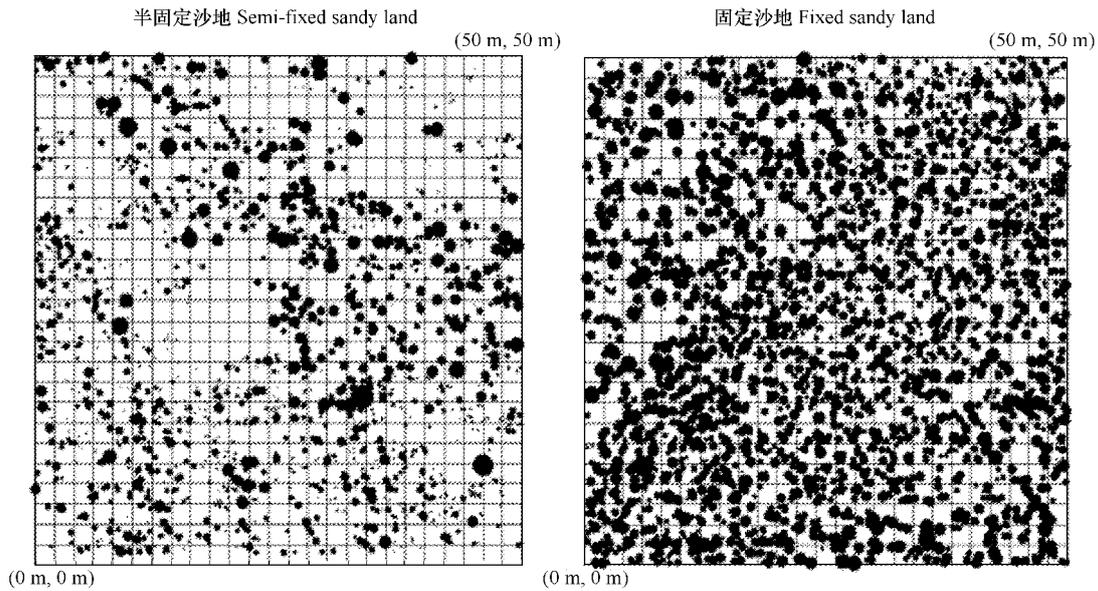


图2 样地油蒿植冠投影

Fig. 2 Projections of the crowns of *A. ordosica* plants in both plots

样地大小为 $50 \times 50\text{m}^2$, 黑色斑点代表油蒿植冠投影, 图中网格大小为 $2 \times 2\text{m}^2$ Plot size is $50 \times 50\text{m}^2$, black dots represent crown projections of *A. ordosica* plants, and grid size in either plot is $2 \times 2\text{m}^2$

群的空间自相关性都随间隔距离的增加而减弱, 这是空间自相关性普遍具有的规律; (2) 与半固定沙地油蒿种群相比, 固定沙地油蒿种群的空间自相关性随间隔距离增加而减弱的速度更快。就第 2 点来说, 它表明半固定沙地油蒿种群的空间自相关性(正相关)相对强烈, 即使间隔距离达到 10m, 自相关性仍然较强, 而固定沙地油蒿种群的空间自相关性(正相关)相对微弱, 即使间隔距离仅为 1m 或 2m, 自相关性已变得很微弱。两种沙地的油蒿种群在 0.5 m 的空间尺度上呈现最强的自相关性, 然后随空间尺度的增加急剧下降, 这与它们的冠幅集中在 0.5 m 附近有关。

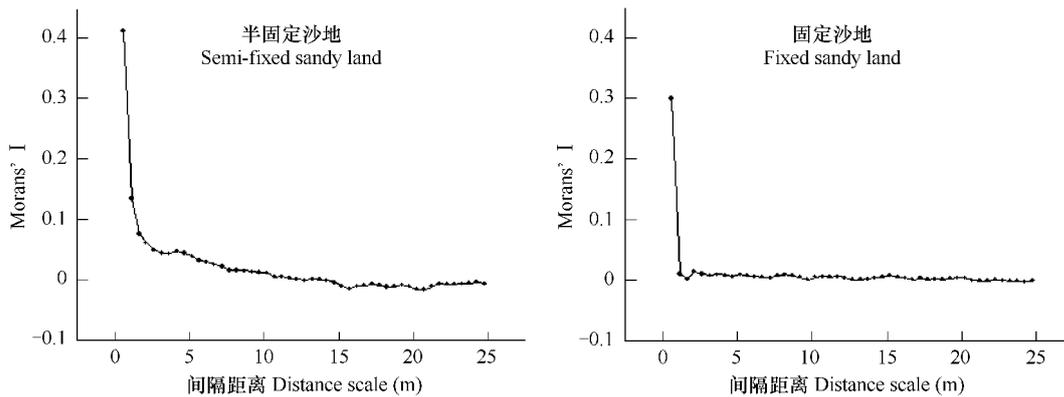


图3 油蒿种群的空间自相关性

Fig. 3 Spatial autocorrelation of *A. ordosica* population

半方差分析结果(图 4)显示, 在 0.5 m 的空间尺度上油蒿种群具有最小半方差, 在其它尺度上半方差很大, 且半固定沙地油蒿种群的半方差大于固定沙地油蒿种群的半方差。在 0.5 m 空间尺度上的半方差主要与个体水平的冠幅大小有关, 在更大尺度上的半方差主要与以个体为单位的聚集过程有关。在大于 1 m 的间隔距离上, 半固定沙地油蒿种群的半方差都大于 3.5, 而在固定沙地上油蒿种群的半方差都不足 1。这再次表

明,半固定沙地油蒿种群的空间变异程度大于固定沙地油蒿种群的空间变异程度,或者说半固定沙地油蒿种群的聚集强度大于固定沙地油蒿种群的聚集强度。

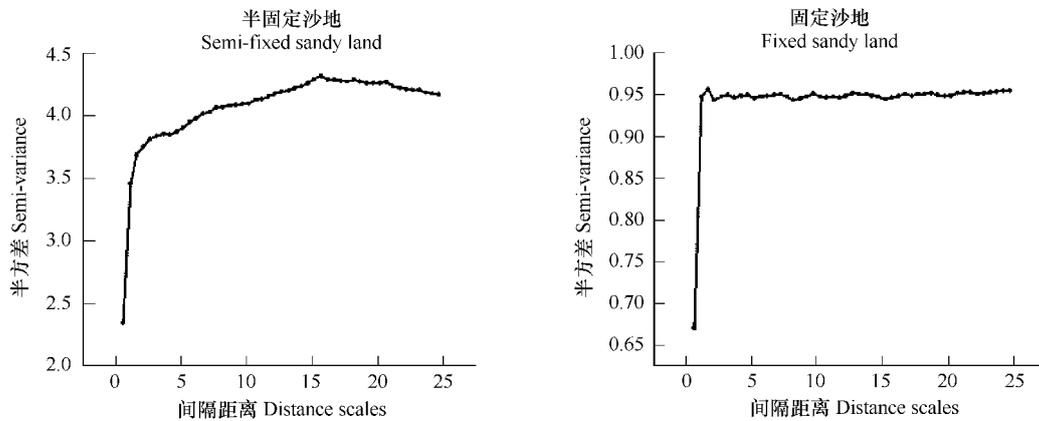


图4 油蒿种群的半方差图

Fig. 4 Semi-variograms of *A. ordosica* population

半方差分析结果(表1)还显示,在半固定沙地上块金值和基台值的比值为0.5,在固定沙地上该值为0.96。基台值表示当间隔距离大于变程以后的半方差极限值,为由样方随机性和空间自相关性共同引起的变异;其中,块金值表示由随机性引起的变异,拱高(即基台值与块金值的差值)表示由空间自相关性引起的变异^[17]。通过对比半固定沙地和固定沙地上块金值和基台值的比值可以知道,在半固定沙地上随机变异占总变异的份额较小(0.5),在固定沙地上随机变异占总变异的份额较大(0.96)。换言之,在半固定沙地上空间自相关性对油蒿种群空间格局的作用和影响比较突出,在固定沙地上却是随机因素的作用相对重要和突出。

表1 油蒿种群的半方差分析

Table 1 Semi-variance analysis of *A. ordosica* population

环境条件 Environment	最优模型 Optimal model	R^2	变程 Range(m)	块金值 Nugget	基台值 Sill	块金值/基台值 Nugget/Sill
半固定沙地 Semi-fixed sandy land	指数 Exponential	0.492	61	3.45	6.90	0.5
固定沙地 Fixed sandy land	线性 Linear	0.32	24.7	0.92	0.96	0.96

2.3 油蒿种群的9TLQV分析

半固定沙地 $v_9(b)$ 的峰值出现在 $1.5\text{m} \times 1.5\text{m}$ 和 $11.5\text{m} \times 11.5\text{m}$ 两个区组尺度上(图5)。根据斑块分化现象的层次性推断,在 $0 \sim 16\text{m}$ 的空间尺度上半固定沙地油蒿种群具有两个层次的斑块分化现象,第1层次的格局规模为 $1.5\text{m} \times 1.5\text{m}$,第2层次的格局规模为 $11.5\text{m} \times 11.5\text{m}$ 。第1层次的格局规模同每一株油蒿所占平均面积(1.28m^2)比较接近,所以这被认为是发生在个体水平的斑块分化现象,此处斑块代表油蒿植冠,斑块间隙代表油蒿植冠之间的空地。该层次的格局规模与每一株油蒿所占平均面积还存在差距,这与方法本身的系统误差有关,毕竟区组的取值为离散性数据而非连续性数据。第2层次的斑块分化现象必定建立在第1层次斑块分化现象的基础之上,依据第2层次的格局规模($11.5\text{m} \times 11.5\text{m}$)推断,这是群体水平的斑块分化现象,此处斑块代表油蒿植株相对密集的地段,斑块间隙代表油蒿植株相对稀疏的地段。

固定沙地 $v_9(b)$ 的峰值仅出现在 $1.0\text{m} \times 1.0\text{m}$ 的区组尺度上(图5)。这意味着在 $0 \sim 16\text{m}$ 的空间尺度上固定沙地油蒿种群只有一个层次的斑块分化现象,其格局规模为 $1.0\text{m} \times 1.0\text{m}$,接近每一株油蒿所占平均面积(1.07m^2)。与前面推理过程类似,这被认为是发生在个体水平上的斑块分化现象,此处斑块仍代表油蒿植

冠,斑块间隙仍代表油蒿植冠之间的空地。

对比半固定沙地油蒿种群和固定沙地油蒿种群的 9TLQV 分析结果(图 5),可以看到最大不同是半固定沙地油蒿种群具有群体水平的斑块分化现象,而固定沙地油蒿种群缺乏群体水平的斑块分化现象。

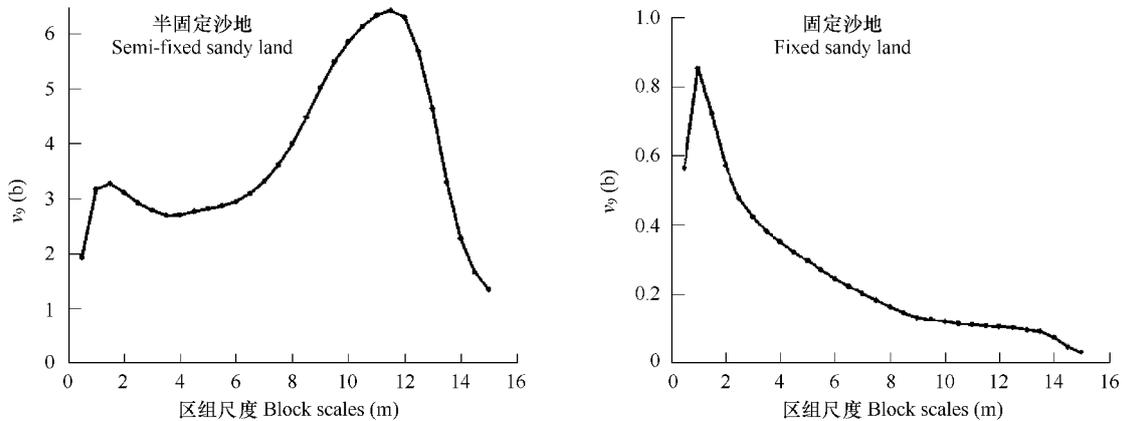


图 5 油蒿种群的二维格局规模

Fig. 5 Two dimensional pattern scales of *A. ordosica* populations

3 结论与讨论

3.1 油蒿种群空间格局的发生与演变

综合以不同分析方法得到的结果,可得出结论:在 10 余米的空间范围内,半固定沙地油蒿种群具有强烈的空间自相关性和空间异质性,以及明显的斑块分化现象,而固定沙地油蒿种群缺乏强烈的空间自相关性和空间异质性,没有明显的斑块分化现象。强烈的空间自相关性往往意味着油蒿植株容易聚集起来形成斑块,没有油蒿植株的空地容易聚集起来形成斑块间隙。因此,空间自相关性、斑块分化现象和空间异质性的实质是相同的。当讨论中用到它们时,不作严格区分。

土壤与植物之间的相互作用是陆地植物普遍具有的生态关系,两种沙地条件下油蒿种群空间格局的差别是否受控于土壤条件呢?由于样地相对平坦,倘若没有植被的影响或均为裸露沙地时,它们的土壤应该比较均匀、一致^[22,23]。伴随灌丛的不断侵入和生长,沙地土壤的空间异质性和斑块分化程度逐渐提高^[22,23]。因为半固定沙地的油蒿灌丛少而小,固定沙地的油蒿灌丛多而大,所以固定沙地土壤的空间异质性大于半固定沙地土壤的空间异质性。如果土壤对油蒿种群的反作用能够完全决定种群空间格局的话^[8,20],那么固定沙地油蒿种群的空间异质性应该比半固定沙地油蒿种群的空间异质性更加强。事实并非如此,可见必定存在其它因素或过程支配着油蒿种群的小尺度空间格局。由于样地长期处于自然状态下,没有经过人工栽种或修整,可以排除人为因素对油蒿种群空间格局的影响。

为什么半固定沙地油蒿种群在 10 余米的空间尺度上具有强烈的空间自相关性?若要回答这个问题,最好将其与多风地区沙地植被恢复的限制性因子风沙流联系起来^[24]。半固定沙地的主要特征是植物盖度较低且地表缺乏土壤生物结皮,大风很容易驱动沙地表面的疏松裸沙形成地表风沙流^[25,26]。风沙流不仅阻碍了种子在沙地表面的驻留和萌发过程,而且使幼苗遭受严重的机械损伤和生理活动障碍,甚至死亡^[24, 27, 28]。面对频繁而强烈的风沙流,那些相距越近的油蒿植株越容易享受各自邻近植株对风沙流的削弱作用带来的有利影响,取得联合抵御风沙流危害和增加存活机会的积极效果。相反,那些相隔距离超出几米甚至十几米的非聚集油蒿植株几乎享受不到其他油蒿植株对风沙流的削弱作用带来的有利影响,易于遭受风沙流的危害,致使存活机会降低。这样,风沙流对油蒿幼体构成了筛选作用,非聚集个体往往优先死亡或被淘汰。经过风沙流连续不断的选择,半固定沙地油蒿种群被动地分化出植株相对密集的斑块和植株相对稀疏的斑块间隙。换句话说,在半固定沙地上油蒿种群只有形成聚集斑块的形式才能更好地生存下来。这种推断可以由结果部分

所看到的半固定沙地油蒿种群的明显斑块分化现象得到证实。需要补充一点,由于单位面积沙地的土壤水分、养分等生活资源是有限的,根据植物竞争作用原理可知当聚集斑块的油蒿盖度或密度达到容纳限度后,种内竞争作用将使盖度或密度保持相对稳定。

油蒿种群的发展和面积扩增是毛乌素地区沙地生态系统进展演替的核心内容,支配着土壤发育和其他物种的定居过程。自然状态下,油蒿种群如何扩大它们在沙地上的分布面积?既然风沙流可以决定半固定沙地油蒿种群空间格局的类型,那么它还应该决定着半固定沙地油蒿种群的面积扩增过程。这里以风沙流为外界决定因素,以油蒿种群原有斑块为基础提出半固定沙地油蒿种群如何进行面积扩增的构想。在半固定沙地上,油蒿斑块产生大量种子,千粒重仅为 0.311g ^[29]。如此轻微的种子便于随风长距离散播,在降水较多的季节便萌发成为幼苗^[30]。幼苗可能出现在油蒿斑块中,然而由于斑块油蒿盖度接近或达到局部沙地的容纳限度,许多幼苗或早或晚夭折于同成年植株的竞争过程^[31]。幼苗还可能出现在远离斑块的地方,但这些地方缺乏油蒿斑块的防护,风沙流比较严重,多数幼苗断断续续夭折于风沙流的危害。幼苗还可能出现在聚集斑块的附近,这里可以受到邻近油蒿斑块的防护,地表风沙流比较微弱,且竞争作用较轻,幼苗有更多机会成长,当它们长大后油蒿斑块也就暂时实现了边缘扩张。以后,这种扩张会不断地进行下去,且伴随斑块面积的扩大和防护效应的增强,油蒿斑块向外扩张的速度逐渐加快。种群格局与种群过程是互为因果的生态学问题,依据静态的空间格局推断动态的发展过程是生态学研究的重要思路与方法^[16,32]。然而,种群的动态发展过程毕竟是长期的,复杂的,这里关于油蒿种群以斑块边缘不断扩张的方式发展壮大构想尚需在实践中检验与完善。

在认识半固定沙地油蒿种群的面积扩增方式后,就能理解为什么固定沙地油蒿种群只有微弱的空间自相关性和斑块分化现象了。随着油蒿斑块的不断扩张,作为斑块间隙的空地不断收缩,直到消失。最后,油蒿植株布满整个沙地,抑制或消除了地表风沙流,使半固定沙地发展为固定沙地。由于固定沙地油蒿种群的盖度较高,常常接近沙地容纳限度,围绕土壤水分等生活资源而展开的竞争能够平衡各处的油蒿盖度^[33],结果抑制了油蒿种群的斑块分化过程,降低了油蒿种群的空间自相关性和空间异质性。这种推断与前面固定沙地油蒿种群的低空间异质性和弱空间自相关性的事实相吻合。当然,如果土壤等环境条件具有很强的空间异质性,油蒿种群可能表现出相应程度的空间异质性和斑块分化现象。

3.2 油蒿种群空间格局与流沙治理的关系

土地沙化是困扰西北干旱和半干旱地区的主要生态问题,尽快修复沙化土地是当前西北地区生态建设的艰巨任务。由于干旱、多风和易于流动的沙土,沙化土地的自然恢复和演替比较慢。为加快沙地生态系统的发展和演替速度,毛乌素沙地和沙坡头等西北沙地常以油蒿等沙生灌木固定流沙,启动和促进沙地植被的恢复进程^[34]。除采用飞播措施外,还采用移栽成年植株的措施^[35,36]。后者易操作,见效快,但人们往往忽视它们的空间格局和配置方式。

假设可供移栽的油蒿苗木是有限的,如何以有限的苗木治理和恢复尽可能多的流动沙地?根据自然状态下半固定沙地油蒿种群的空间格局特征,至少应注意两个问题:第一,必须保证这些苗木以恰当的密度(D)栽种到流动沙地上。如果密度过小,或油蒿植株的间距过大,则不利于发挥它们联合抵御风沙流危害的作用,致使苗木死亡率增大;如果密度过大,则会加剧它们的竞争作用,诱发种群自疏机制,同样使苗木死亡率增大^[33,36,37]。第二,建议以斑块和斑块间隙交替排列的形式栽种。在斑块中油蒿的种植密度取 D ,斑块间隙是不做任何处理的沙地。种植斑块具有防护作用,可以削弱风沙流,而且能够提供种源,所以新生植株能够不断地在斑块外缘定植和成长,使斑块面积不断扩大,最后油蒿植株布满原斑块间隙。这种做法充分利用了油蒿斑块可带动斑块间隙恢复植被的能力,能够以同样数量的苗木治理更多的流动沙地。油蒿种植斑块的密度以多少恰当,斑块和斑块间隙的面积各以多少为宜?这些问题最好通过各地的具体实践加以解决,毕竟各地的风力和降水条件是不同的,而风力和降水共同决定了植被形成与发展的速度。另外,这种配置方式对使用其它灌木治理流沙的做法也有借鉴意义。

References:

- [1] Department of Geography, Peking University. Natural conditions of the Mu Us sandy land and its availability. Beijing: Science Press, 1983.
- [2] Wu B, Ci L J. The phase and cause of desertification in Mu Us Sandland. Chinese Science Bulletin, 1998, 43(22): 2437—2440.
- [3] Zhang X S. Principles and optimal models for development of Maowusu sandy grassland. Acta Phytocologica Sinica, 1994, 18: 1—16.
- [4] Wu B, Ci L J. Landscape Change and Desertification Development in the Mu Us Sandland, Northern China. Journal of Arid Environments, 2002, 50: 429—444.
- [5] Guo K, Dong X J, Liu Z M. Characteristics of soil moisture content on sand dunes in Mu Us sandy land grassland; why *Artemisia ordosica* declines on old fixed sand dunes. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(3): 275—279.
- [6] Guo K. Cyclic succession of *Artemisia ordosica* community in the Mu Us sandy grassland. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(2): 243—247.
- [7] Liu F H, Liu J, Dong M. Spatial pattern of sandy vegetation and two dominant clonal semi-shrubs in the Ordos Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(11): 2374—2381.
- [8] Lu J G, Wang H T, He X D, Gao Y B. Responses of *Artemisia ordosica* population to soil moisture spatial heterogeneity on semi-fixed dune of Mu Us sandy land. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(8): 1469—1474.
- [9] Wang Q S, Dong X J, Chen X D, *et al.* Study on some features of *Artemisia ordosica* community at the different successional stage. Acta Phytocologica Sinica, 1997, 21(6): 531—538.
- [10] Yang B Z, Dong X J, Gao Q, *et al.* A study on the transpiration and water-deficit regime of the *Artemisia ordosica* community. Acta Phytocologica Sinica, 1994, 18(2): 161—170.
- [11] Yang H X, Zhang J T, Wu B, *et al.* Adaptation of *Artemisia ordosica* to temperate arid sandy land and its roles in habitat shift. Journal of Beijing Normal University, 2004, 40(5): 684—689.
- [12] Dale MRT. Spatial pattern analysis in plant ecology. London: Cambridge University Press, 2000.
- [13] Greig Smith. Quantitative plant ecology (3rd). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983.
- [14] Zhang J T. Quantitative ecology. Beijing: Science Press, 2004.
- [15] Liu Z G, Li Z Q. Perspectives on small-scale spatial structure of plant species in plant communities. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29(6): 1020—1028.
- [16] Wu J G. Landscape ecology: pattern, process, scale and hierarchy. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [17] Wang Z Q. Geostatistics and its application in ecology. Beijing: Science Press, 1999.
- [18] Dale MRT. Two-dimensional analysis of spatial pattern in vegetation for site comparison. Canadian Journal of Botany, 1990, 68(1): 149—158.
- [19] Fu B J, Chen L D, Ma K M. Principles and applications of landscape ecology. Beijing: Science Press, 2001.
- [20] He X D, Gao Y B, Zhao W Z, *et al.* Geostatistics analyzing to cause of formation of circle distribution of plant communities in Horqin sandy land. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(9): 1512—1516.
- [21] He Z B, Zhao W Z. Spatial pattern of two dominant shrub populations at transitional zone between oasis and desert of Heihe River basin. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(6): 947—952.
- [22] Li X R. Influence of variation of soil spatial heterogeneity on vegetation restoration. Science in China (Ser. D): Earth Sciences, 2005, 35(4): 361—370.
- [23] Ma F Y, Li X R, Zhang J G, *et al.* Spatial heterogeneity of soil physical properties in Shapotou artificial sand-fixing vegetation area. Journal of Desert Research, 2005, 25(2): 207—215.
- [24] Yang H, Lu Q, Wu B, Yang H, *et al.* Vegetation diversity and its application in sandy desert revegetation on Tibetan Plateau. Journal of Arid Environments, 2006, 65: 619—631.
- [25] Zhang H, Li F R, Fu G K, *et al.* Field investigation on ecological effect of windbreak and soil erosion reduction from sandy grasslands. Chinese Journal of Environmental Science, 2004, 25(2): 119—124.
- [26] Huang F X, Gao Q. Comparison of wind velocity reduced by seven different windproof materials in Maowusu sandland. Journal of Soil and Water Conservation, 2001, 15(1): 27—30.
- [27] Yu Y J, Shi P J, He L P, *et al.* Research on the effects of wind-sand current on the plant growth. Advance in Earth Sciences, 2002, 17(2): 262—267.
- [28] Yu Y J, Shi P J, Lu C X, *et al.* Response of the eco-physiological characteristics of some plants under blown sand. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(1): 53—58.
- [29] Ma J, Li J Z, Kong H. A Comparative study on microstructure features of seed from *Artemisia* plants in desert of China. Journal of Desert

Research, 2002,22(6):586—590.

- [30] Huang Z Y, Gutterman Y. Comparison of germination strategies of *Artemisia ordosica* with its two congeners from deserts of China and Israel. *Acta Botanica Sinica*, 2000,42(1):71—80.
- [31] Ma F Y, Li X R, Long L Q, *et al.* Population structure and regeneration of planted *Artemisia ordosica* in Shapotou. *Journal of Desert Research*, 2002,22(6):571—575.
- [32] Peng S L. Studies on edge effect of successional communities and restoration of forest fragmentation in low sub-tropics. *Acta Ecologica Sinica*, 2000,20(1):1—8.
- [33] Stoll P, Bergius E. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology*, 2005,93:395—403.
- [34] Liu J Q. Shifting sand stabilization in the desert-pasture transition zone: a case study in Shapotou railway protection system. *Journal of Desert Research*, 2002,22(5):495—498.
- [35] Chen G T. Technology of sand damage prevention. Beijing: Chemical Industry Press, 2004.
- [36] Liao R T, Zhang W J. The relationship between the water relation of dune plant and the suitable coverage in the Maowusu sandy land. *Inner Mongolia Forestry Science & Technology*, 1996,3:22—26.
- [37] Wu C Z, Hong W, Yan S J. Experience model for self-thinning process of even-aged pure stands. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005,16(2):233—237.

参考文献:

- [1] 北京大学地理系. 毛乌素沙区自然条件及其改良利用. 北京:科学出版社,1983.
- [2] 吴波, 慈龙骏. 毛乌素沙地荒漠化的发展阶段和成因. *科学通报*, 1998,43(22):2437~2440.
- [3] 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.
- [5] 郭柯, 董学军, 刘志茂. 毛乌素沙地沙丘土壤含水量特点:兼论老固定沙地上油蒿衰退原因. *植物生态学报*, 2000,24(3):275~279.
- [6] 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.
- [7] 刘凤红, 刘建, 董鸣. 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. *生态学报*, 2004,24(11):2374~2381.
- [8] 卢建国, 王海涛, 何兴东, 高玉葆. 毛乌素沙地半固定沙丘油蒿种群对土壤湿度空间异质性的响应. *应用生态学报*, 2006,17(8):1469~1474.
- [9] 王庆锁, 董学军, 陈旭东, 等. 油蒿群落不同演替阶段某些群落特征的研究. *植物生态学报*, 1997,21(6):531~538.
- [10] 杨宝珍, 董学军, 高琼, 等. 油蒿(*Artemisia ordosica*)的蒸腾作用及其群落的水分状况. *植物生态学报*, 1994,18(2):161~170.
- [11] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 等. 油蒿(*Artemisia ordosica*)对半干旱区沙地生境的适应及其生态作用. *北京师范大学学报*, 2004,40(5):684~690.
- [14] 张金屯. 数量生态学. 北京:科学出版社, 2004.
- [15] 刘振国, 李镇清. 植物群落中物种小尺度空间结构研究. *植物生态学报*, 2005, 29(6):1020~1028.
- [16] 邬建国. 景观生态学:格局·过程·尺度与等级. 北京:高等教育出版社, 2000.
- [17] 王政权. 地统计学及在生态学中的应用. 北京:科学出版社, 1999.
- [19] 傅伯杰, 陈利顶, 马克明. 景观生态学原理及应用. 北京:科学出版社, 2001.
- [20] 何兴东, 高玉葆, 赵文智, 等. 科尔沁沙地植物群落圆环状分布成因地统计学分析. *应用生态学报*, 2004,15(9):1512~1516.
- [21] 何志斌, 赵文智. 黑河流域荒漠绿洲过渡带两种优势植物种群空间格局特征. *应用生态学报*, 2004,15(6):947~952.
- [22] 李新荣. 干旱沙区土壤空间异质性变化对植被恢复的影响. *中国科学 D 辑*, 2005,35(4):361~370.
- [23] 马风云, 李新荣, 张景光, 等. 沙坡头固沙植被若干土壤物理因子的空间异质性研究. *中国沙漠*, 2005,25(2):207~215.
- [25] 张华, 李锋瑞, 伏乾科, 等. 沙质草地植被防风抗蚀生态效应的野外观测研究. *环境科学*, 2004,25(2):119~124.
- [26] 黄富祥, 高琼. 毛乌素沙地不同防风材料降低风速效应的比较. *水土保持学报*, 2001,15(1):27~30.
- [27] 于云江, 史培军, 贺丽萍. 风沙流对植物生长影响的研究. *地球科学进展*, 2002,17(2):262~267.
- [28] 于云江, 史培军, 鲁春霞, 等. 不同风沙条件对几种植物生态生理特征的影响. *植物生态学报*, 2003,27(1):53~58.
- [29] 马骥, 李俊祯, 孔红. 我国沙区 6 种蒿属植物的种子微形态特征. *中国沙漠*, 2002,22(6):586~590.
- [31] 马风云, 李新荣, 龙利群, 等. 沙坡头地区人工植被油蒿种群结构与更新的研究. *中国沙漠*, 2002,22(6):571~575.
- [32] 彭少麟. 南亚热带演替群落的边缘效应及其对森林片断化恢复的意义. *生态学报*, 2000,20(1):1~8.
- [34] 刘家琼. 草原与荒漠交界地区流沙的固定:以沙坡头铁路防护体系旱路固沙为例. *中国沙漠*, 2002,22(5):495~498.
- [35] 陈广庭. 沙害防治技术. 北京:化学工业出版社, 2004.
- [36] 廖汝棠, 张文军. 毛乌素流动沙地植物的水分关系与适宜种植规模. *内蒙古林业科技*, 1996,3:22~26.
- [37] 吴承祯, 洪伟, 闫淑君. 同龄纯林自然稀疏过程的经验模型研究. *应用生态学报*, 2005,16(2):233~237.