

梭梭种群不同发育阶段的空间格局与关联性分析

宋于洋^{1,2}, 李园园², 张文辉^{1,*}

(1. 西北农林科技大学西部环境与生态教育部重点实验室, 陕西 杨陵 712100; 2. 新疆石河子大学农学院林学系, 新疆 石河子 832003)

摘要:运用点格局法中的 Ripley's $sK(r)$ 函数的变形 $L(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数, 对古尔班通古特沙漠不同生境下不同发育阶段梭梭种群的空间格局及关联性进行了研究。结果表明: $L(r)$ 函数显示梭梭种群格局倾向于聚集分布, 且集中分布在 0—25m 尺度范围内, 而 $g(r)$ 函数分析在小于 3m 的尺度上呈聚集分布, 大于 3m 的尺度后波动较小, 最大聚集尺度表现在 0—10m 范围内; 梭梭在不同发育阶段过程中, $L(r)$ 和 $g(r)$ 函数都显示由幼苗、幼树的聚集分布变为成年树的随机分布, 甚至在某些尺度上变为均匀分布, 同时幼苗幼树向成年树过渡过程中, 梭梭的聚集强度呈逐渐减弱趋势。在关联性分析中, $L(r)$ 函数分析中正关联维持的尺度范围较 $g(r)$ 函数大。 $L(r)$ 函数分析幼苗与幼树、成年树在 0—15m 尺度内呈现正关联, $g(r)$ 函数在 0—5m 范围内表现为正关联, 而幼树与成年树在 0—10m 尺度内多呈负关联, 且两个大小级的形体大小差异越大, 它们的正关联关系越弱, 甚至表现为负关联或无关联。幼苗幼树的聚集分布和正关联是梭梭种子的传播和密度制约的一个平衡, 对梭梭种群的生存和发展是有利的。另外, 梭梭种群分布格局的强度在不同地形也存在差异, 奎屯平地比五家渠的聚集强度和关联性大, 缓坡差异较小, 这说明地形对各种资源的再分配间接地影响了梭梭的格局。总体上看, 同时应用 $L(r)$ 和 $g(r)$ 函数进行梭梭空间格局与关联性分析时结果不尽相同。 $L(r)$ 函数的最大值可以反映典型的聚集尺度, 而 $g(r)$ 函数中出现的第 1 个最大值可以表示植株间典型距离。在小尺度下两种函数分析所得空间格局是一致的, 而在大尺度上有较大差异。 $g(r)$ 函数在小尺度范围内的分析结果更接近实际情况, 有利于揭示出梭梭空间格局与生态过程有联系的“关键尺度”, 说明梭梭为了适应恶劣环境往往表现为聚集分布, 这种聚集生长现象有利于个体的生存与繁衍。因此, 联合使用 $L(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数更有利于揭示植物个体间的关系。

关键词:梭梭 (*Haloxylon ammodendron*); 不同发育阶段; Ripley's $sK(r)$ 函数; $g(r)$ 函数; 分布格局; 关联性

Analysis of spatial pattern and spatial association of *Haloxylon ammodendron* population in different developmental stages

SONG Yuyang^{1,2}, LI Yuanyuan², ZHANG Wenhui^{1,*}

1 Key Laboratory of Education Ministry for Western Environment and Ecology, Northwest F&A University, Yangling 712100, China

2 Department of Forestry, Agricultural College, Xinjiang Shihezi University, Shihezi 832003, China

Abstract: $L(r)$ function and $g(r)$ function (the derivation of Ripley's $K(r)$ function) are used in analyzing the spatial pattern and spatial correlation of *Haloxylon ammodendron* population in different developmental stages in Gurbantonggut desert. The $L(r)$ function revealed an aggregated distribution trend as a whole and the scale ranges from 0m to 25m, while $g(r)$ function revealed an aggregated distribution mainly within 3 meter's scale, beyond which the distribution becomes smooth and the aggregation trends extended to no more than 10m. With the development of the *Haloxylon ammodendron* from seedling and sapling into the adult, both the $L(r)$ function and $g(r)$ function show that the distribution trend changes from aggregated to stochastic or even uniform distribution in some scale. As to the spatial correlations, positive correlation is shown in both the $L(r)$ and the $g(r)$ functions, but the scale is larger in $L(r)$ function than that in $g(r)$ function. In $L(r)$ function, the relationship between seedling and sapling or the adult tree is positive within 15m's scale, while in $g(r)$ function positive correlation is shown between the seedling and the sapling within 5m's scale, whereas negative correlation is shown between the sapling and the adult within 10m's scale. That is to say, the greater the difference in the age of the

基金项目:新疆生产建设兵团重点公益林生物多样性及生态状况监测项目(2006.813号)

收稿日期:2010-01-29; 修订日期:2010-05-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zwhckh@163.com

plants, the weaker the positive correlation is shown. As a balance confined by the amount and the spreading of the seed, aggregated distribution and positive spatial correlation in seedlings are beneficial to the survival and development of the *Haloxylon ammodendron* population. The distribution pattern of the *Haloxylon ammodendron* population is also affected by topography. The aggregative intensity and association in Kuitun interdune are greater than that in Wujiaqu but their ramp difference is small. This shows that topography has an indirect influence on the distribution pattern of the *Haloxylon ammodendron* population because of its redistribution function to all the resources. On the whole, in analyzing the spatial pattern and spatial correlation of *Haloxylon ammodendron* population different results are shown in $L(r)$ function and $g(r)$ function. The maximum value in $L(r)$ function shows the typical aggregation scale while the first maximum value in $g(r)$ function shows the typical distance between plants. The spatial patterns shown in $L(r)$ function and $g(r)$ function are consistent in small scale, but differ a lot in large scale. In small scale the result shown in $g(r)$ function is closer to the reality and it truly reflects the "key scale" in the correlation between the spatial pattern and the developmental stage of the *Haloxylon ammodendron* population. The result shows that to adapt to the unfavorable environment, aggregated distribution which is beneficial to the survival and development of the individual, is the main trend for the *Haloxylon ammodendron* population. Consequently, the combination of the $L(r)$ and $g(r)$ is favored in reflecting the spatial correlation among plant individuals.

Key Words: *Haloxylon ammodendron* (*Haloxylon ammodendron*); different developmental stages; Ripley's $K(r)$ function; $g(r)$ function; distribution pattern; spatial association

判定种群的空间分布类型和空间关联性是空间格局研究的两个主要内容^[1]。种群的空间分布和空间关联性是一致的^[2],它们是种群生态关系在空间格局上的两种表现形式。

我国学者运用点格局分析法研究森林物种的种群分布格局或空间关联性,很好地从多尺度上理解植物种群的生态学特性或过程^[3-6]。近些年,Ripley's $K(r)$ 函数很直观地描述了大尺度上的格局,然而大尺度上的格局受小尺度上的累积效应影响^[7],难以准确反映局部变化特征^[7-8]。因此,近年来有学者提出了 Ripley's $K(r)$ 函数的一个新变形——成对相关函数(The pair correlation function)—— $g(r)$ 函数^[7,9-10],该函数克服了 $K(r)$ 函数随尺度累积效应的缺陷,上下包迹线趋向常数,基本趋于稳定,使得对种群格局的分析更准确,并有助于探讨形成格局的生态过程^[10-11],为此,本文结合 Ripley's $K(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数各自的优势,研究同一生态现象,以期更全面、细致地刻画种群空间格局和关联性。

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为古尔班通古特沙漠旱生小半乔木,抗逆性和适应性强,是西北荒漠地区的珍贵植物资源^[12]。关于梭梭空间格局方面,李建贵^[13]和常静等^[14]用 Ripley's $K(r)$ 函数对小区域内梭梭种群的格局进行了探索,这些研究由于 Ripley's $K(r)$ 函数方法本身的局限未能体现格局过程的细部变化和不同径级的关联性,因此,本文对梭梭不同发育阶段的分布格局及其空间关联性进行深入研究,以期对梭梭种群的恢复与管理提供理论依据。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

古尔班通古特沙漠位于北纬 43°40'—46°50',东经 84°50'—91°20',玛纳斯河以东及乌伦古河以南地区,面积 4.88 万 km²,海拔 300—600m,是中国第二大沙漠。由于远离海洋,为温带干旱荒漠气候,年降水量仅在 70—150 mm 之间,降水主要集中在春夏两季,约占年降水总量的 2/3。全年日照总数为 2600—3100h,≥10℃ 积温 3267—3661℃,年蒸发量 2000—2800 mm。年平均气温 5—5.7℃,极端最低气温小于 -40℃,极端最高温度 40℃ 以上。沙漠内部植被覆盖率 20%—30%,在良好的植被条件下,固定沙丘和半固定沙丘占整个沙漠面积的 96%。

1.2 调查方法

古尔班通古特沙漠景观丰富多样,主要为各种形态的沙垄和一些新月型沙丘链、蜂窝状沙丘,高度 10—30m。根据古尔班通古特沙漠沙垄外貌的形态特征建立了 2 类典型样地,即沙丘间平地 and 沙垄缓坡,分别位于五家渠地区和奎屯地区,根据梭梭种群在沙丘间平地 and 沙垄缓坡最宽处 and 最长处的分布范围的规律,兼顾各类样地大小的一致性,每个样地为 80m × 160m,共设置样地 4 个。研究区范围设在 44°12'04"—45°08'12" N, 83°12'07"—89°12'04"E。2008 年 3—11 月,分别对样地植被特征、土壤理化性状 and 地貌形态进行了系统调查 and 取样并用 GPS 定位。然后将其划分为 10m × 10m 的相邻网格,对每一个格子的植物采用坐标定位的方法进行每株调查,记录样地中每一株小乔木的名称、坐标值、基径、树高、冠幅及生长状况;每一样地中,在样地的四角及中部分别选取 1m²,从地表向下分层 0—10 cm and 10—30cm 取土样混匀分析。土壤密封带回实验室进行土壤理化性质分析,包括:土壤有机质(g/kg) (重铬酸钾容量法)、全盐含量(双指示剂综合滴定法)、pH 值(电位法)、土壤含水量%(烘干法)。具体见表 1。

表 1 不同生境梭梭群落内环境因子统计

Table 1 Statistics of environment factors in *Haloxylon ammodendron* communities

样地 Plot	五家渠 Wujiaqu		奎屯 Kuitun	
	平地(A) Interdune	缓坡(C) Gentle dune	平地(B) Interdune	缓坡(D) Gentle dune
土壤含水量 Water/%	7.9	5.9	14.7	7.1
pH	7.9	7.8	8.7	8.2
有机质含量 Organic/(g·kg ⁻¹)	0.67	1.11	0.89	1.17
全盐 Salt/(g·kg ⁻¹)	1.24	0.73	4.16	0.78
土壤类型 Soil type	壤土	沙土	盐碱土	沙土
年降水量 Rainfall/mm	153.88		191.6	
年蒸发量 Evaporation/mm	2100		1996.4	
全年日照 Sunlight/h	2700		2 800	
风速 Wind speed/(m/s)	2		2.5	
年均刮风天数 Windy days	128		106	
盛行风向 Prevailing wind	东风、东北风		西北风	

注:气象因子分别采用当地气象站 1988—2008 年各项数据的平均值

1.3 梭梭不同发育阶段划分标准

本文依据贾志清等^[15]对梭梭不同发育阶段的划分,将梭梭划分为 3 个不同的发育阶段,即幼苗(基径 < 1.2cm)、幼树(1.2cm ≤ 基径 ≤ 6.5cm)和成年树(基径 > 6.5cm)。运用 Ripley's $K(r)$ 和 $g(r)$ 函数对 4 个生境的幼苗、幼树和成年树的分布格局及其空间关联性进行研究。

1.4 数据分析方法

1.4.1 Ripley's $K(r)$ 函数分析法

Ripley's $K(r)$ 函数公式如下^[1,16]:

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{w_{ij}} I_r(u_{ij}) \quad (i \neq j) \quad (1)$$

式中,当个体 i 和 j 的距离 $u_{ij} \leq r$ 时, I_r 为 1, 否则为 0; w_{ij} 是以 i 为圆心, u_{ij} 为半径的圆位于样地内的周长与圆周长之比; A 为样地面积, n 为样地中个体总数; r 表示空间尺度。

两个大小级之间的 $K_{12}(r)$ 值可以反映大小级 p 和 q 在空间尺度 r 上的空间关联性:

$$K_{12}(r) = \frac{A}{n_p n_q} \sum_{i=1}^{n_p} \sum_{j=1}^{n_q} \frac{1}{w_{ij}} I_r(u_{ij}) \quad (i \neq j) \quad (2)$$

式中, n_p 和 n_q 分别表示大小级 p 和 q 的个体数; i 、 j 、 u_{ij} 、 w_{ij} 和 A 的含义同公式(1)。

实际上, $\sqrt{K(r)}/\pi$ 在表现格局关系时更有用,因为在随机分布下,其可使方差保持稳定。为了更直观、简

单地解释实际的空间格局, Besag 提出了 Ripley 的 L 函数^[17-18], 将公式(1) 简化为公式(3):

$$L(r) = \sqrt{K(r)/\pi} - r \quad (3)$$

当 $L(r) > 0$, 种群在尺度 r 服从聚集分布; 当 $L(r) = 0$ 服从随机分布; 当 $L(r) < 0$, 服从均匀分布。

同理, 公式(2)可转化为公式(4):

$$L_{12} = \sqrt{K_{12}(r)/\pi} - r \quad (4)$$

当 $L_{12}(r) > 0$, 大小级 p 和 q 在尺度 r 上具有正关联; 当 $L_{12}(r) = 0$, 为无关联; 当 $L_{12}(r) < 0$, 为负关联。

1.4.2 $g(r)$ 函数分析法

成对相关函数 $g(r)$ 是用指定宽度的圆环区域代替了 Ripley's $K(r)$ 函数中半径为 r 圆形区域进行点的计算的, 是在研究区域内实际分布密度与随机分布密度的一个比值, 无量纲, 其数学期望值应为 1。因此它是一个概率密度函数, 是利用点间的距离, 计算任一点为圆心、半径为 r 、指定宽度的圆环区域内的点的数据来进行空间点格局分析的, 与 Ripley's $K(r)$ 之间存在着函数关系^[9], 即:

$$g(r) = \frac{dK(r)}{2\pi r dr} \quad (5)$$

同样, 成对相关函数也可以进行双变量点格局分析, 即:

$$g_{12}(r) = (2\pi r)^{-1} dK_{12}(r)/dr \quad (6)$$

它计算以同一个物种 1 的每一个个体为圆心、半径为 r 的指定宽度的圆环区域内物种 2 的数量^[9-10, 19]。

数据计算在 Excel 2003 和生态学软件包 ProgramitaOctubre2005 中完成。采用的空间尺度由 0 一直增加到 40m, 步长为 1m。用 Monte-Carlo 拟合检验计算上下包迹线 (Envelopes), 即置信区间。假定种群是随机分布, 则用随机模型拟合一组点的坐标, 对每一 r 值, 计算 $L(r)$ 和 $g(r)$; 同样用随机模型再拟合新一组点坐标值, 分别计算不同尺度 r 的 $L(r)$ 和 $g(r)$ 。这一过程重复进行直到达到事先确定的次数, $L(r)$ 或 $g(r)$ 的最大值和最小值分别为上下包迹线的坐标值。本文拟合次数为 999 次, 99.9% 的置信水平。

2 结果与分析

2.1 梭梭种群的空间分布

不同生境中梭梭种群空间格局分析结果表明, 在小尺度上, 梭梭种群呈强烈聚集分布, 随着尺度的增大, 呈随机分布 (图 1 和图 2)。五家渠平地生境中梭梭种群在 0—21m ($g(r)$ 函数中小于 2m 的尺度) 尺度范围内呈聚集分布, 而缓坡生境在 12m ($g(r)$ 函数中大于 5m 的尺度) 尺度后呈随机分布。由于地形的影响, $g(r)$ 函数分析中奎屯平地生境中梭梭种群的聚集强度较缓坡大, 而五家渠平地生境中梭梭种群在 1—18m 尺度内有两个明显的聚集峰, 而缓坡在 0—6m 尺度范围有一个较强的聚集峰。奎屯样地梭梭聚集强度比五家渠大的主要原因是环境因子造成的, 其次是 Ripley's $K(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数在计算方法上的差异。

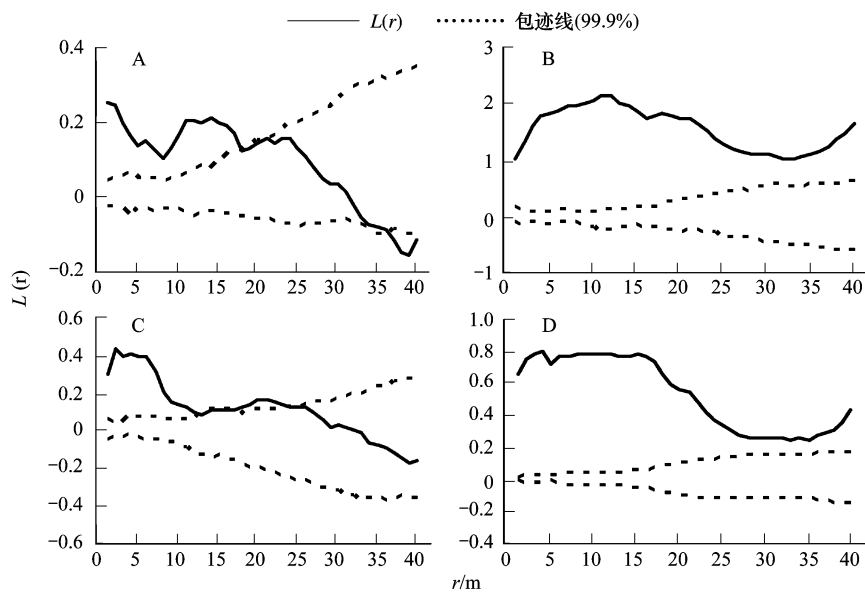
2.2 梭梭种群不同发育阶段的空间分布

2.2.1 梭梭各发育阶段的空间分布

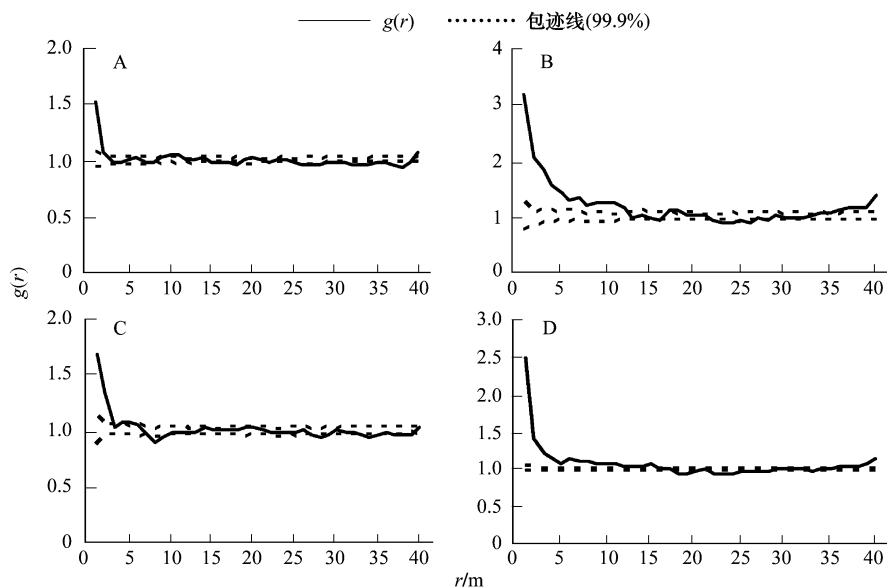
梭梭种群在沙丘中所处的地形以及土壤性质不同, 不同发育阶段的分布格局有差异。4 个生境中梭梭由幼苗、幼树到成年树, 分布格局逐渐由聚集分布变为随机分布, 甚至在某些尺度上成年树变为均匀分布 (图 3 和图 4)。五家渠平地生境中幼苗在 0—3 和 11—18m 的尺度上呈聚集分布 ($g(r)$ 函数仅在小于 3m 尺度内), 成年树在整个尺度上呈随机分布, 而奎屯平地生境中幼树在整个尺度上呈显著的聚集分布 ($g(r)$ 函数仅在小于 9m 尺度内)。五家渠缓坡生境中幼苗在 0—26m 尺度内呈聚集分布, 幼树和成年树基本呈随机分布。奎屯缓坡生境中梭梭分布格局与平地生境相似。梭梭幼苗和幼树的聚集强度仍以奎屯平地和奎屯缓坡较大, 成年树在小尺度内也呈聚集分布。

2.2.2 梭梭各发育阶段的空间关联性

幼苗、幼树和成年树空间关联性分析发现, 在较小尺度上, 梭梭形体大小差异越小, 个体间的空间正关联就越强, 这与梭梭幼龄个体在小尺度下倾向与聚集分布有关; 随着尺度的增大, 梭梭形体大小差异越大, 个体

图1 不同生境中梭梭种群 $L(r)$ 函数分析Fig.1 Pattern analysis for habitat *H. ammodendron* with $L(r)$ function

A: 五家渠平地 B: 奎屯平地 C: 五家渠缓坡 D: 奎屯缓坡

图2 不同生境中梭梭种群 $g(r)$ 函数分析Fig.2 Pattern analysis for habitat *H. ammodendron* with $g(r)$ function

A: 五家渠平地 B: 奎屯平地 C: 五家渠缓坡 D: 奎屯缓坡

间正关联就越弱,甚至表现为无关联或负关联,这与梭梭大龄个体在较大尺度上趋向于随机分布有关。

由图5和图6可以看出,除五家渠平地生境中,幼苗与幼树在大于15m尺度上变为无关联,缓坡生境大于11m尺度上变为无关联外($g(r)$ 函数分析变化较小),幼苗与幼树的空间关联性以正关联为主,说明梭梭幼苗与幼树处于一种相互有利的空间关系中,即梭梭种群中幼小个体对土壤水分的竞争微弱,呈聚集分布以抵抗风蚀;除奎屯缓坡生境外,其余生境中幼苗与成年树均在小尺度上呈正关联,在较大尺度上呈无关联;而幼树与成年树之间的空间关联性中,在大尺度上呈无关联,在小尺度上基本呈负关联,这种现象说明,在小尺度内,梭梭成年树对土壤水分有竞争优势,不利于幼树的生长发育。

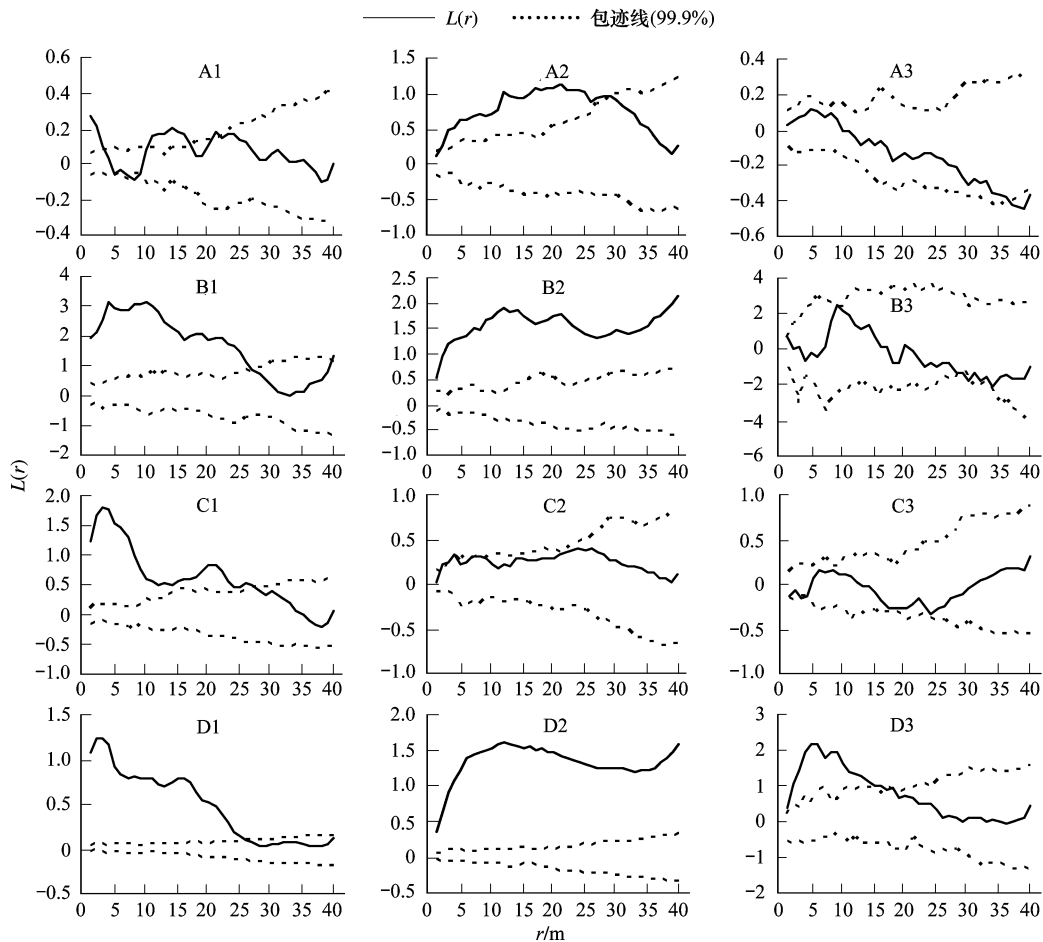


图3 不同生境中各发育阶段梭梭的 $L(r)$ 函数分析

Fig. 3 Pattern analysis for developmental stages *H. ammodendron* with $L(r)$ function in habitats

A1、A2 和 A3 分别为五家渠平地幼苗、幼树和成年树；B1、B2 和 B3 分别为奎屯平地幼苗、幼树和成年树；C1、C2 和 C3 分别为五家渠缓坡幼苗、幼树和成年树；D1、D2 和 D3 分别为奎屯缓坡幼苗、幼树和成年树

由上述分析可以看出,同时应用 $L(r)$ 和 $g(r)$ 函数进行空间格局与关联性分析时结果有所差异,主要原因是由方法本身所引起。 $L(r)$ 和 $g(r)$ 函数最大的区别在于前者是以半径不断增大的圆来计算不同空间尺度下的格局,具有逐步累积效应,即两个不同尺度上的信息会产生干扰;而 $g(r)$ 函数是针对每一个圆环区域占相应圆的密度比例进行格局分析,常常在小尺度范围反映局部格局的变化,在大尺度上波动较小。在分析植物竞争时, $L(r)$ 函数能够更好地表现生态过程^[20]。

3 讨论

3.1 梭梭在不同发育阶段的空间格局与空间关联性

种群是一个具有独立特征、结构和机能的整体,有其特定的数量、年龄结构和分布格局,同时种群又能按照环境条件调节自身的密度。种群的年龄结构不仅反映种群不同的发育阶段,而且种群的数量和密度又影响着空间分布格局,决定了群体的结构和特性。因此,种群的空间分布格局与年龄结构、密度之间有着密切的关系。梭梭的种群年龄特征呈明显的倒“J”型结构,体现出幼苗数量较大,幼树次之,成年树较少的格局^[13]。本研究中,4 个生境中幼苗平均 799 株,幼树平均 479 株,而成年树仅为 36 株,即随着种群个体年龄的增加,数量逐渐减少。幼苗、幼树向成年树过渡过程中,梭梭的聚集强度呈逐渐减弱趋势(图 3 和图 4),有些大小级在某些尺度上还表现为均匀分布(图 3 中 A1、A3,图 4 中 A1、A2、A3)。

种群分布格局通常反映的是一定环境因子对个体行为、生存和生长的影响^[21]。通常,幼小个体对水分等

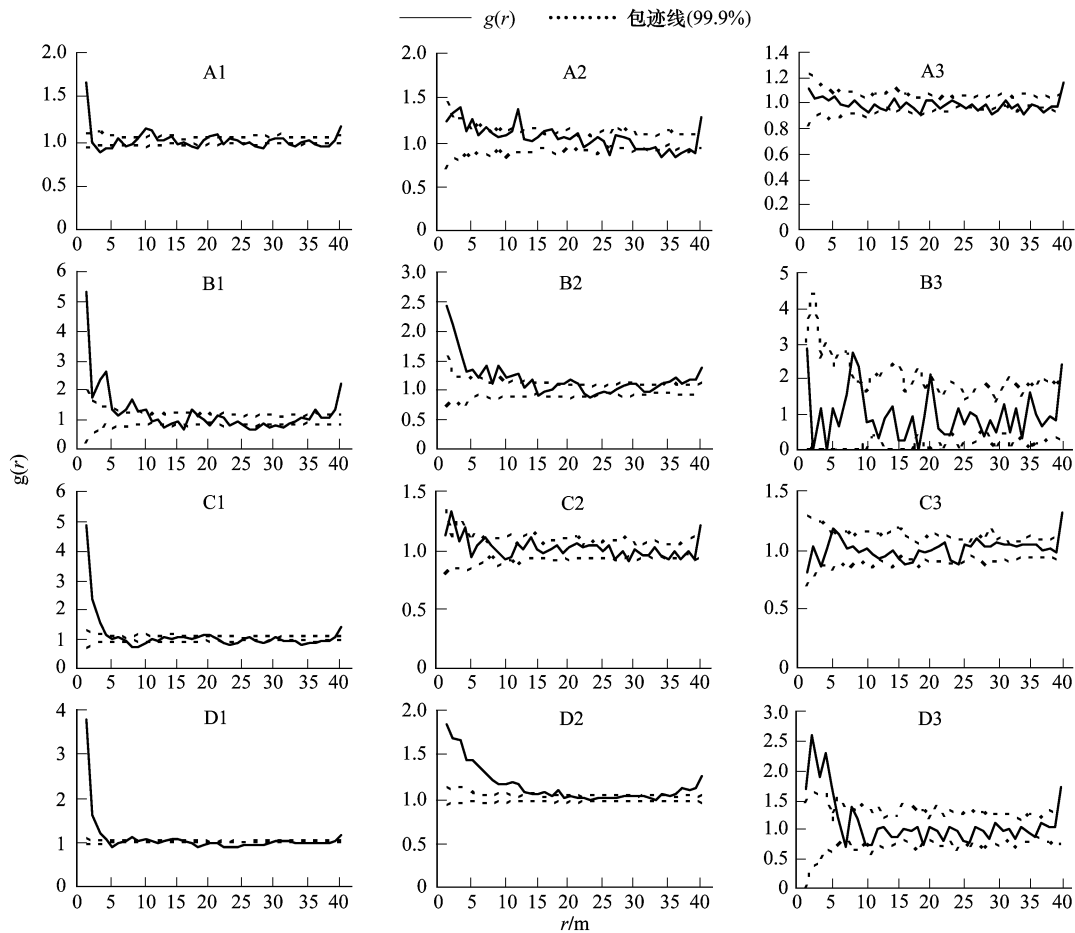


图4 不同生境中各发育阶段梭梭的 $g(r)$ 函数分析

Fig. 4 Pattern analysis for developmental stages *H. ammodendron* with $g(r)$ function in habitats

A1、A2、A3 分别为王家渠平地幼苗、幼树和成年树;B1、B2、B3 分别为奎屯平地幼苗、幼树和成年树;C1、C2、C3 分别为王家渠缓坡幼苗、幼树和成年树;D1、D2、D3 分别为奎屯缓坡幼苗、幼树和成年树

资源的竞争相对微弱,为了抵御风沙危害和提高存活机会它们需要相互庇护,表现为聚集分布^[22]。高大个体对土壤水分或其它资源的竞争会加剧,同时由于它们独立抵御风沙危害的能力较强,导致它们对相互庇护作用的依赖性降低,表现为随机分布^[23]。幼苗幼树的聚集分布和正关联是梭梭种子的传播和密度制约的一个平衡,在幼苗阶段,由于幼苗和幼树、成年树的竞争作用较小,所以幼苗和幼树、成年树呈正关联,在幼树和成年树的关系中,对土壤水分和养分的需求都加剧,使得幼树和成年树的空间关系呈无关联或负关联。种群不同发育阶段个体在空间上是交错分布的,这样有利于对各种资源的充分利用,对整个种群的生存和发展是有利的^[24]。

在梭梭种群不同发育阶段的过程中,聚集分布和正关联体现了有利于个体间生存的空间关系,而均匀分布和空间负关联体现了种内某些个体会对其它个体的生存产生不利影响的空间关系,随机分布和空间无关联则意味着种内个体间相互独立^[2,25-27]。通过 $L(r)$ 和 $g(r)$ 对幼苗与幼树和成年树空间关联性进行分析发现,如果两个大小级的形体大小差异越大,它们的正关联关系就越弱,甚至表现为负关联或无关联。实际上,植物个体是在一个特定的空间尺度范围内(邻域)感受其周围环境(生物和非生物),这样的邻域也许很小^[28],小尺度空间结构的调查数据能更准确地从生物学背景上提供和解释植物个体周围的局部空间结构^[29]。在小尺度上植物种群可能以个体为单位通过聚集形成斑块,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

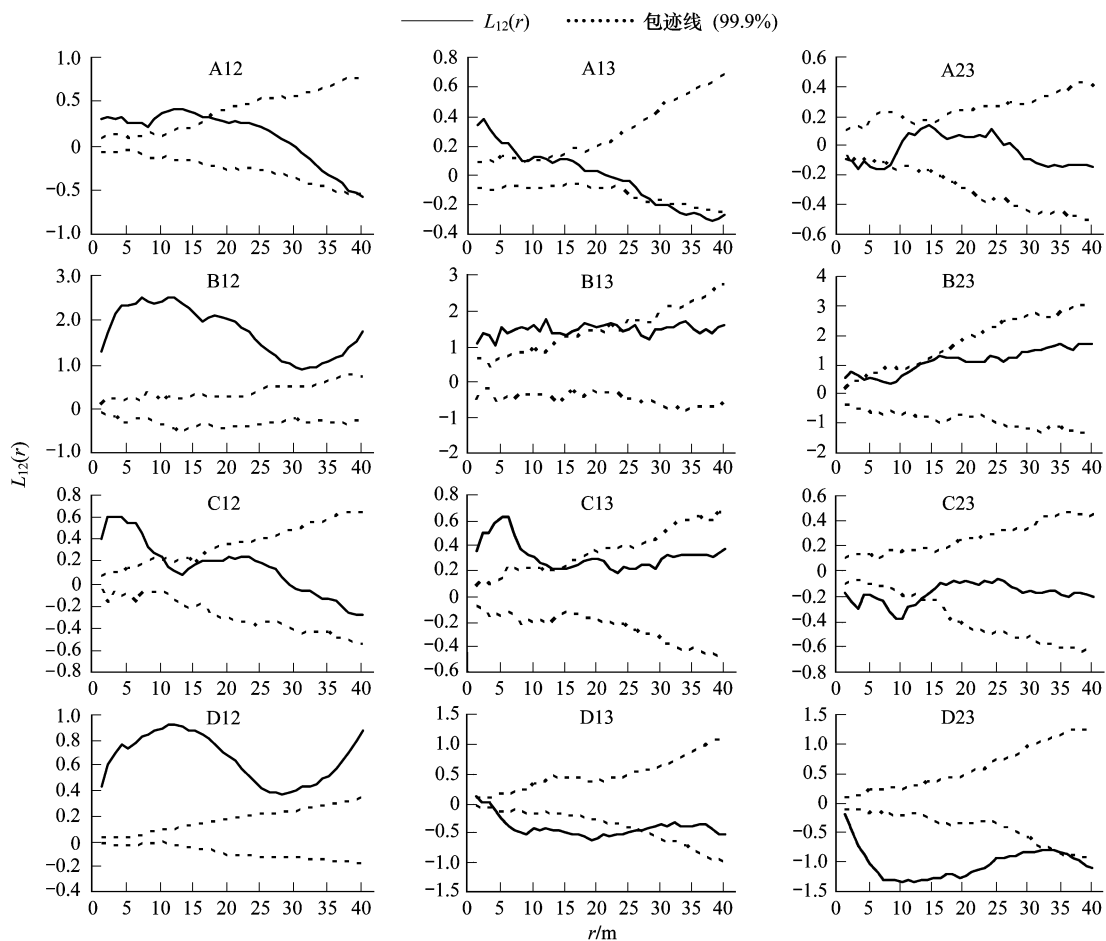


图5 各生境不同发育阶段梭梭关联性 $L(r)$ 函数分析

Fig. 5 Spatial relationship of paired developmental stages of *H. ammodendron* with $L(r)$ function in habitats

A12、A13、A23 分别为王家渠平地幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性；B12、B13、B23 分别为奎屯平地幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性；C12、C13、C23 分别为王家渠缓坡幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性；D12、D13、D23 分别为奎屯缓坡幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性

用将大大减弱^[30-31]。因此,联合使用 $L(r)$ 函数和 $g(r)$ 函数更有利于揭示植物个体间的关系。Stoyan 和 Stoyan^[9] 研究发现单变量 $L(r)$ 函数的最大值可以反映典型的聚集尺度,而 $g(r)$ 函数中出现的第 1 个最大值可以表示植株间典型距离。在近距离内两个函数的结果是较为相似,但在大尺度上差异较大^[20]。在本研究中, $L(r)$ 函数分析梭梭种群整体空间格局在 0—25m 尺度内呈聚集分布,不同发育阶段中幼苗、幼树也在 0—25m 尺度范围内呈聚集分布,而 $g(r)$ 函数分析中植株间的距离仅在 0—10m 范围内表现为聚集。在梭梭不同发育阶段的关联性分析中, $L(r)$ 函数分析所得正关联在 0—15m 尺度范围内, $g(r)$ 函数分析中仅表现在 0—5m 范围内(图 1—图 6)。总之, $L(r)$ 函数在描述种群空间格局全貌表现比较快捷,能反映其整体特征,但它忽略了空间格局及关联性细节的变化特征。所以若要研究梭梭空间格局与生态过程有联系的“关键尺度”,即空间格局的局部变化特征时, $g(r)$ 函数的分析得到的结果将更接近实际情况。在研究种群空间格局及关联性时,利用 $L(r)$ 和 $g(r)$ 函数各自的长处,就能够更充分地探索种群生态格局的过程及变化情况。

3.2 地形对梭梭不同发育阶段的空间分布格局及空间关联性的影响

地形是影响土壤和环境间进行物质、能量交换的一个重要因素,它是通过影响光照、水分及营养物质的再分配而起作用的。地形指标在反映生境异质性上有着突出的表现力,明显体现了地形对生境条件的“综合性指示”能力。在荒漠地区,地形对降水的再分配作用,主要体现在不同坡位土壤含水量和土壤类型的形成,从

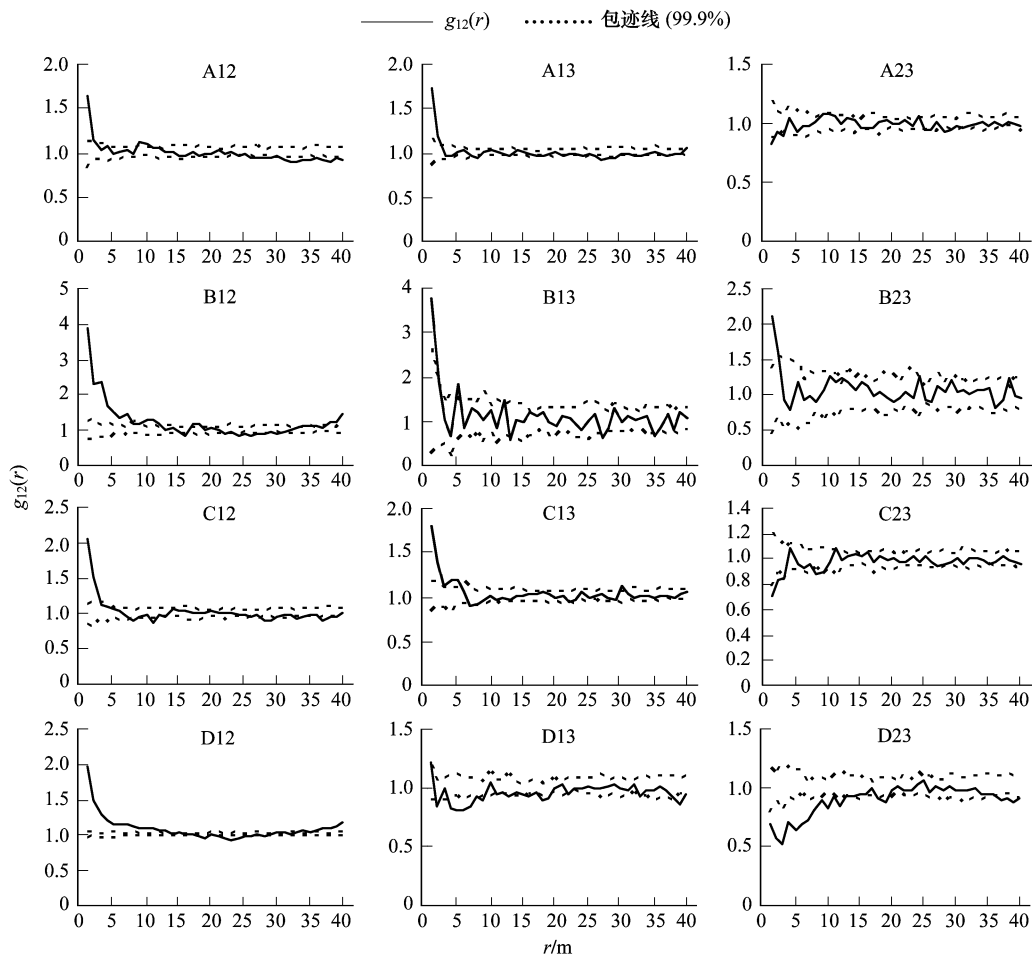


图 6 各生境不同发育阶段梭梭关联性 $g(r)$ 函数分析

Fig. 6 Spatial relationship of paired developmental stages of *H. ammodendron* with $g(r)$ function in habitats

A12、A13、A23 分别为五家渠平地幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性; B12、B13、B23 分别为奎屯平地幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性; C12、C13、C23 分别为五家渠缓坡幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性; D12、D13、D23 分别为奎屯缓坡幼苗与幼树、幼苗与成年树、幼树与成年树的空间关联性

而影响植被的空间分布。

在古尔班通古特沙漠中,由沙垄缓坡到沙丘间平地,降水可在有限范围内发生转移、积累,部分降水沿地表下渗,另一部分降水形成径流由高处向低处汇集,径流冲洗出的粉沙和粘粒,汇集于低位淤积,这种持续的作用可导致含盐量不等的土质类型的形成。在含盐量较轻的平地(五家渠平地), $L(r)$ 函数分析中梭梭呈现大于 21m 尺度之后呈随机分布,小于 2m 尺度范围内 $g(r)$ 达到 1.5;在含盐量较重的平地(奎屯平地)梭梭聚集强度在 12m 尺度上 $L(r)$ 达到 2.3,1m 尺度上 $g(r)$ 达到 3.17(图 1 和图 2),是四个生境中聚集强度最大的,同时其幼苗和幼树呈显著正关联,幼苗和成年树以及幼树和成年树在小尺度上也呈正关联(图 5 和图 6)。调查发现,该生境中梭梭主要分布在生长有盐穗木(*Halostachys caspica*)和木本猪毛菜(*Salsola collina* Pall.)形成的土包(5—10cm)上,形成丛状“聚集”分布。通常丘间平地的湿层将比沙丘缓坡上明显加深,因而有较多水分供给植丛生长,从而导致荒漠植被呈聚集分布,一般情况下,缓坡的土壤含水量低于沙丘间平地。奎屯缓坡生境中梭梭种群的聚集强度明显小于奎屯平地生境,五家渠缓坡生境中梭梭幼苗的聚集强度较平地生境高,这说明地形对空间格局的影响不是直接的,而是对各种资源的再分配间接地影响了植被的格局。由此也说明, $g(r)$ 函数对梭梭种群的分布格局的测定更接近实际情况,同时说明为适应恶劣环境,梭梭往往表现为聚集分布,这种种内和种间物种的聚集生长有利于个体的生存与繁衍。

References:

- [1] Zhang J T. Quantitative Ecology. Beijing: Science Press, 2004.
- [2] Manuel C M. Ecology: Concept and Application. Beijing: Science Press&McGraw-Hill, 2000.
- [3] Zhang J T. Analysis of spatial point pattern for plant species. Acta Phytocologica Sinica, 1998, 22(4): 344-349.
- [4] Tang M P, Tang S Z, Lei X D, Zhang H R, Hong L X, Feng Y M. Edge correction of Ripley's $K(d)$ function on population spatial pattern analysis. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(8): 1533-1538.
- [5] Ge H L, Zhou Y Z, Tang M P, Ding L X. A modified Ripley's index. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1491-1497.
- [6] Yu H, Yang X H, Ci L J. Variations of spatial pattern in fire-mediated Mongolian Pine Forest, Hulun Buir Sand Region, Inner Mongolia, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(1): 71-80.
- [7] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejehewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 2000, 288: 1414-1418.
- [8] Getis A, Franklin J. Second-order neighborhood analysis of mapped point patterns. Ecology, 1987, 68(3): 473-477.
- [9] Stoyan D, Stoyan H. Fractals, Random Shapes, and Point Fields: Methods of Geometrical Statistics. New York: Wiley, 1994: 249.
- [10] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104: 209-229.
- [11] Watson D M, Roshier D A, Wiegand T. Spatial ecology of a root parasite from pattern to process. Austral Ecology, 2007, 32: 359-369.
- [12] Wu J Q, Liang J. Current situation of *Haloxylon Bunge* research in China based on bibliometric analysis. Journal of Library and Information Sciences in Agriculture, 2007, 19(1): 152-154.
- [13] Li J G, Ning H S, Liu B. Study on character structure and distribution pattern of *Haloxylon ammodron*. Journal of Xinjiang Agricultural University, 2003, 26(3): 51-54.
- [14] Chang J, Pan C D, Shi R F. Analysis on dominant species distribution patterns and relation of *Ass. Haloxylon persicum* + *H. ammodendron*. Journal of Xinjiang Agricultural University, 2006, 29(2): 26-29.
- [15] Jia Z Q, Lu Q. *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge. Beijing: China Environment Science Press, 2004: 63-69.
- [16] Dale M R T, Powell R D. A new method for characterizing point patterns in plant ecology. Journal of Vegetation Science, 2001, 12: 597-608.
- [17] Haase P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K -function: Introduction and methods of edge correction. Journal of Vegetation Science, 1995, 6: 575-582.
- [18] Prentice I C, Werger M J A. Clump spacing in a desert dwarf shrub community. Plant Ecology, 1985, 63: 133-139.
- [19] Ripley B D. Spatial Statistics. New York: Wiley, 1981: 252-253.
- [20] Strand E K, Robinson A P, Bunting S C. Spatial patterns on the sagebrush steppe/Western juniper ecotone. Plant Ecology, 2007, 190: 159-173.
- [21] He Z B, Zhao W Z. Spatial pattern of two dominant shrub population at transitional zone between oasis and desert of Heihe River Basin. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(6): 947-952.
- [22] Cai F. A study on the structure and dynamics of *cyclobalanopsis glauca* population at hills around west lake in Hangzhou. Scientia Silvae Sinicae, 2000, 36(3): 67-72.
- [23] Li X K, Xiang W S, Ou Z L, Su Z M. Clonal growth spatial pattern and dynamics of the endangered plant *Taxus mairei* population. Acta Botanica Yunnanica, 2003, 25(6): 625-632.
- [24] Zhang J T, Meng D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya mountain reserve, Shanxi, China. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(1): 35-40.
- [25] Philips D L, Macmahon J A. Competition and spacing patterns in desert shrubs. Journal of Ecology, 1981, 69: 97-115.
- [26] Kenkel N C. Pattern of self-thinning in Jack pine: testing the random mortality hypothesis. Ecology, 1988, 69: 1017-1024.
- [27] Brisson J, Reynolds J F. The effects of neighbors on root distribution a creosotebush (*Larrea tridentata*) population. Ecology, 1994, 75: 1693-1702.
- [28] 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.
- [29] Purves D W, Law R. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's view. Journal of Ecology, 2002, 90: 121-129.
- [30] Dale M R T. Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology. London: Cambridge University Press, 2000.
- [31] Greig Smith P. Quantitative Plant Ecology. 3rd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983.

参考文献:

- [1] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.

- [3] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4):344-349.
- [4] 汤孟平, 唐守正, 雷相东, 张会儒, 洪玲霞, 冯益明. Ripley's $K(d)$ 函数分析种群空间分布格局的边缘校正. 生态学报, 2003, 23(8): 1533-1538.
- [5] 葛宏立, 周元中, 汤孟平, 丁丽霞. Ripley's 指数的一个新变形-G(d). 生态学报, 2008, 28(4):1491-1497.
- [6] 喻泓, 杨晓晖, 慈龙骏. 地表火对红花尔基沙地樟子松种群空间分布格局的影响. 植物生态学报, 2009, 33(1):71-80.
- [12] 吴进琼, 梁机. 从文献计量分析看我国梭梭的研究现状. 农业图书情报学刊, 2007, 19(1):152-154.
- [13] 李建贵, 宁虎森, 刘斌. 梭梭种群性状结构与空间分布格局的初步研究. 新疆农业大学学报, 2003, 26(3):51-54.
- [14] 常静, 潘存德, 师瑞锋. 梭梭-白梭梭群落优势种种群分布格局及其种间关系分析. 新疆农业大学学报, 2006, 29(2):26-29.
- [15] 贾志清, 卢琦. 梭梭. 北京:中国环境科学出版社, 2004:63-69.
- [21] 何志斌, 赵文智. 黑河盆地荒漠过渡带两种主要灌木种群的空间格局. 应用生态学报, 2004, 15(6):947-952.
- [22] 蔡飞. 杭州西湖附近山丘青冈栎种群结构和动态的研究. 林业科学, 2000, 36(3):67-72.
- [23] 李先琨, 向悟生, 欧祖兰, 苏宗明. 濒危植物南方红豆杉种群克隆生长空间格局与动态. 云南植物研究, 2003, 25(6):625-632.
- [24] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. 生态学报, 2004, 24(1):35-40.
- [28] 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.