

宁夏沙湖几种主要荒漠植物成丛性分析

张程¹ 张明娟² 徐驰¹ 刘茂松^{1*} 王汉杰³ 胡海波⁴

(1 南京大学生命科学院, 南京 210093) (2 南京农业大学园艺系, 南京 210000)

(3 中国科学院大气物理研究所东亚区域气候-环境重点实验室, 北京 100085)

(4 南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要 该文对宁夏沙湖地区几种主要荒漠植物成丛或聚集分布的空间特征进行了研究, 提出应用成丛性表征植物丛聚水平, 并以丛生植物的丛径或散生植物的聚集分布尺度范围衡量植物成丛性的发育程度。其中散生植物的聚集尺度以 Ripley's K 点格局法进行计算。结果表明, 植物的丛聚水平与生境条件密切相关, 强日照、干热风、空旷的立地、较高土壤含水率、强透水蓄水能力等生境条件会促进植物成丛性的发育, 而蒸腾胁迫低、土壤供水能力较差的生境条件下植物成丛性发育较弱。荒漠植物通过成丛或聚集分布可以形成局部微生境, 减少地上部分的水分胁迫, 是植物在群落水平适应环境的重要途径。

关键词 种群格局 成丛性 丛生植物 散生植物 聚集尺度 点格局分析 群落适应

ANALYSIS OF AGGREGATION IN DESERT PLANT SPECIES IN SAND LAKE, NINGXIA AUTONOMOUS REGION, CHINA

ZHANG Cheng¹, ZHANG Ming-Juan², XU Chi¹, LIU Mao-Song^{1*}, WANG Han-Jie³, and HU Hai-Bo⁴

¹School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China, ²Department of Landscape Architecture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210000, China, ³Laboratory of Regional Climate-Environment Research for Temperate East Asia, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China, and ⁴College of Forest Resource and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract Aims Many desert plants show clumped or aggregated distribution patterns, but the adaptive advantage of this spatial pattern is rarely studied. We selected several representative desert plant communities in Sand Lake, Ningxia Autonomous Region and examined the distribution patterns of common desert species to determine adaptation to arid conditions through aggregation. Aggregation was measured by the clump diameter of the caespitose species and the aggregation scale of the scattered species, and relationships between degree of aggregation and soil properties were examined.

Methods We used point pattern analysis to calculate the aggregation scale of scattered species in plots and collected data on soil steady infiltration rate and community characteristics such as species composition and abundance, as well as diameters and central coordinates of individuals or clumps. Soil moisture content was measured in five different depths: top soil, 0 - 10 cm, 10 - 30 cm, 30 - 60 cm and 60 - 100 cm.

Important findings Caespitose and scattered species have different degrees of aggregation in different communities. Herbaceous caespitose species, such as *Achnatherum splendens*, usually had a lower degree of aggregation with better site conditions. *A. splendens* had the smallest average clump diameter in the only plot with a tree canopy that blocked direct solar radiation and reduced evapotranspiration. Other caespitose species exhibited a similar phenomenon, e. g., the clump diameter of *Nitraria tangutorum* was the largest in a plot where habitat conditions were poor. Scattered species had a higher degree of aggregation in a plot that had a high steady infiltration rate, indicating that high soil permeability could enhance the degree of aggregation. Point pattern analysis indicated a wide range of aggregation of *Reaumuria soongoric* in plot 3 (0 - 2 m, 2.3 - 3.75 m and 4 - 4.5 m), while another dominant, *Kalidium foliatum*, was aggregated at 0 - 5 m. The study indicates that aggregation of desert plants is correlated with habitat conditions. The degree of aggregation tends to be greater in habitats with high solar radiation, hot and dry wind, open stand structure, high soil moisture content and high soil hydraulic permeability. Low aggregation is associated with low transpiration stress and soil water supply. Desert plants could form a micro-habitat by aggregation, reducing evapotranspiration stress and serving as an important adaptive strategy at the community level.

收稿日期: 2005-12-12 接受日期: 2006-04-28

基金项目: 中国西部环境和生态科学重大研究计划(90302015)

*通讯作者 Author for correspondence E-mail: mslu@nju.edu.cn

Key words distribution pattern, caespitose plants, scattered plants, aggregation, point pattern analysis, adaptation at community level

种群分布格局是指种群内个体的空间分布方式或配置特点(曲仲湘等,1983),是种群的生物学特性、种内种间相互作用及环境条件综合作用的结果(Pelissier & Gbreaud,2001;陈玉福和董鸣,2003;罗伟和凌佐志,2004)。一般认为荒漠化地区的植被分布格局与降水的再分配及蒸腾强度存在密切关系(Lopez & Montana,1999),也受土壤条件,如土壤表层结壳的强度(Soil crust strength)、石膏晶体、裸露地段存在与否等因素影响(王根绪和程国栋,2000;Rubio & Escudero,2000)。植物空间格局除与土壤、水分条件相关,也与具体的植物种类及其生态习性相关,处于不同生长发育阶段的同种植物也可能有不同的空间格局特征(李政海和鲍雅静,2000)。有研究指出,大多数自然植物种群在空间上呈聚集分布(上官铁梁和张峰,1988;吴宁,1995;郑元润,1997;张峰和上官铁梁,2000),荒漠植物群落中尤其如此(Zhang,1990;Yu & Dong,1999)。

一般情况下,植物按其生长习性可分为散生植物和丛生植物两类,丛生植物多数为克隆植物,由若干分株(Ramets)丛聚在一起,而散生植物则经常表现为一个个彼此间无直接关联的个体散布于群落中。许多学者在研究克隆植物时指出,在干旱环境中,通过克隆分株,克隆植物在占据空间的方式上有独特的优势,一定程度上增强了不利因素对种群形成生态危机的抵御能力,使其在母株作为后盾的情况下向新生境挺进,占据更大的生存空间,同时非适环境下繁衍后代,提高后代的生存力(陈劲松等,2003;Sammul *et al.*,2005;张道远和王红玲,2005)。

散生植物在一定条件下形成的聚集分布格局,有与丛生植物类似的群落外貌。成丛分布可以形成一定的小生境,在某些方面显然也可拓展植物对环境的适应性。明显地,当散生植物成丛分布时,由于丛内风速较小,蒸腾失水的压力也相对较小,提高了干旱条件下的生存能力。在微观尺度,可以用其是否聚集分布及呈聚集分布的尺度范围相对表示散生植物的成丛程度。为此,本文提出“成丛性”(Clumpiness)的概念并用于表征散生植物与丛生植物的丛聚水平,并以丛生植物的丛径与散生植物的聚集尺度范围对植物的成丛性进行定量描述。其中散生植物的丛聚水平及空间格局特征可通过地统计学方法进行计算。

地统计学(或空间统计学)经常被应用于干旱、半干旱区植被及种群空间格局的研究(Wallace & Watts,2000),常用方法有最近邻体法、点格局分析(Point pattern analysis)、二维网函数插值法、空间自相关分析、趋势面分析、谱分析、半方差分析、分形分析等(Pielou,1978;傅星和南寅镐,1992;李海涛,1995;邬建国,2000;兰国玉和雷瑞德,2003;王本洋和余世孝,2005)。其中点格局分析技术(Ripley,1977;Diggle,1983)以植物分布的空间坐标为基础数据,把每个个体视为二维空间的一个点,以点图为基础进行格局分析,可用于研究连续尺度变化的种群格局,适用于小尺度格局特征的检测,是一种直观有效的空间格局分析方法(张金屯,1998,2004;刘云等,2005),被广泛应用于种群格局特征的研究中(Khaemba,2001;Youngblood *et al.*,2004;Woodall & Graham,2004)。

目前为止,丛生植物或散生植物通过丛聚对胁迫环境适应的研究还相当少,为研究植物成丛性及其对干旱条件的适应性,本文应用点格局分析技术对宁夏荒漠草原几种典型群落中主要散生植物的空间格局进行了比较研究,并综合丛生植物的丛聚性,对荒漠植物的成丛性及其适应意义进行了探讨。

1 研究地概况

研究地位于宁夏回族自治区的平罗县西大滩镇(106°20' E,37°27' N),南距银川市60 km,西接贺兰山,东濒黄河,海拔1100 m,全年主要受西北来的干冷空气控制,为典型的大陆性气候,属中温带半干旱荒漠地区。该地区日照充足,干旱少雨,多风,蒸发量大,其冬季寒冷漫长,夏季炎热短促,昼夜温差大,无霜期短,年平均气温在4.7~8.1℃之间,年均降水量约187.2 mm,降水年际、月际分配不均,多雨年的降水量是少雨年的3~4倍,而蒸发量是降水量的9.8倍,土壤盐碱化严重。沙湖主要非耕种土壤为白僵土(龟裂碱土),高度碱性,弱度盐化,钙的有效性低,有机质含量极低,土壤遇水高度分散,土壤透气、通水性差(冯锐等,2000),是该地区主要的土壤类型之一。

2 研究方法

2.1 样方调查

在白僵土及源于白僵土的几种立地上发育的植物群落主要有沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*)-芨芨草 (*Achnatherum splendens*) 群落、苦豆子 (*Sophora alopecuroides*)-芨芨草群落、红砂 (*Reaumuria songarica*)-盐爪爪 (*Kalidium foliatum*)-细枝盐爪爪 (*Kalidium gracile*) 群落、白刺 (*Nitraria tangutorum*)-芨芨草群落等群落类型。这几类群落在研究区分布极广,均有一定的代表性。在每种群落中分别设一个 30 m × 30 m 的样方(表 1),调查样地内所有草本及灌木植物的种类、多度、丛径、高度、并记录每株(丛)植物的中心点坐标。

各群落土壤理化性质的调查内容包括土壤的稳渗率、到达稳渗的时间以及不同埋深土壤的含水率。土壤含水率的测定采用烘干法,用环刀取土,于 105 条件下烘干至恒重,记录烘干前后的土壤质量,计算土壤含水率,采用传统的双环法测定土壤稳渗率及到达稳渗的时间。土壤剖面长 2 m,宽、高均为 1 m,分别位于 4 个群落样地的中心附近有植物生长的地段,每条剖面按表土层、0~10、10~30、30~60 和 60~100 cm 分 5 个层次,每层次选 3 个不同部位进行土样采集,以混合土样测定土壤的各项理化指标(表 2)。

表 1 几种典型荒漠植物群落及样地概况
Table 1 Basic status of the several typical floras

样地号 Plot No.	群落名称 Community	盖度 (%) Coverage	立地条件 Site conditions
1	沙枣-芨芨草群落 Community of <i>Elaeagnus angustifolia</i> - <i>Achnatherum splendens</i>	85.5	沙枣林下,白僵土,壤质较发育,无曝晒 Understory, loamy sand developed from alkali adobe soil, little direct sunshine
2	芨芨草-苦豆子群落 Community of <i>Achnatherum splendens</i> - <i>Sophora alopecuroides</i>	62.5	白僵土,土壤裸露少,壤土成分较高 Little bare area of alkali adobe soil, with a considerable loamy sand of topsoil
3	红砂-盐爪爪-细枝盐爪爪群落 Community of <i>Reaumuria songarica</i> - <i>Kalidium foliatum</i> - <i>Kalidium gracile</i>	54.4	白僵土,粉沙质土壤 Part of bare area of alkali adobe soil with some loamy sand topsoil
4	白刺-芨芨草群落 Community of <i>Nitraria tangutorum</i> - <i>Achnatherum splendens</i>	25.9	白僵土,大片裸地,白刺生于沙包上 Large proportion of bare alkali adobe soil with sand dunes where grow <i>N. tangutorum</i>

表 2 各样地土壤稳渗率及各土壤层次含水率
Table 2 The soil conditions of the plots

样方号 Plot No.	土壤含水率 Percentage of soil absolute moisture content (%)					稳渗率 Steady infiltration rate (mm h ⁻¹)	达到稳渗时间 Time (min)
	表土层 Top soil	0~10 cm	10~30 cm	30~60 cm	60~100 cm		
1	6.770	4.67	11.79	14.50	14.53	10.40	23
2	0.925	2.25	10.25	12.73	16.54	2.39	14
3	0.265	0.87	5.06	12.22	16.72	6.92	17
4	2.330	6.47	10.26	8.75	13.77	1.00	18

2.2 点格局分析

点格局分析以种群空间分布的坐标点图为基础,考虑种群中每个个体与其它个体间的距离。函数 $k(r)$ 定义为从种群中随机抽取的个体落在以该个体位置为圆心, r 为半径的圆内的期望值,其中 n 为种群密度。如果种群在空间的分布为随机分布,则 $k(r) = \pi r^2$ 。对于实际种群,考虑样地外个体效应后(Ripley,1976;Klopatek & Gardner,1999;张金屯,2004)有:

$$k(r) = n^{-2} |A|^{-1} \sum_i \sum_j W_{ij}^{-1} I_r(u_{ij})$$

其中, u_{ij} 为个体 i 和 j 的距离;当 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 1$,当 $u_{ij} > r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 0$ 。 W_{ij} 为以点 i 为圆心, u_{ij} 为半径的圆在样地中的比例(Diggle,1983),用于修正样地边界的边缘效应(Ward & Parker,1996)。

令 $H(r) = \sqrt{k(r)/\pi} - r$,当个体在空间呈随机分布时, $H(r)$ 在所有尺度 r 下均应为 0,若 $H(r) > 0$,则在尺度 r 下种群为聚集分布;若 $H(r) < 0$,则为均匀分布。用 Monte-Carlo 过程产生一组随机点的坐标值,对每一 r 值,计算 $H(r)$;重复进行 20 次运算

(95 %置信区间), 分别计算不同尺度 r 下的 $H(r)$ 值。以 r 为横坐标, $H(r)$ 为纵坐标, $H(r)$ 的最大值和最小值作为上下包迹线的坐标值, 即可得到 $H(r)$ 的包迹线图(图 1)。以种群实际分布数据计算出不同尺度下的 $H(r)$ 值, 若 $H(r)$ 在包迹线以内, 则为随机分布, 在包迹线上侧为聚集分布, 在包迹线下侧则为均匀分布。

一般采用分区法修正边缘效应对点格局分析结果的干扰(汤孟平等, 2003), 但由于修正算法事实上假定边缘区与相邻的样地外部分具同质性, 边缘效应的处理往往并不充分, 为此, 本文通过舍去法对涉及边缘效应的点对进行去除, 因而最终计算出的尺度范围仅是样地尺度的一部分, 本研究取样面积较

大, 应用舍去法计算种群格局, 足可避免边缘效应的影响。

有研究指出, 点格局法应用于种群空间格局分析时有一定的空间尺度适宜性, 样地范围较大时可能掩盖种群的个体格局而更多地反映一些斑块的空间特征(Wiegand & Moloney, 2004), 本研究目标为植物个体的丛聚性, 统计用样地相对较小。另外, 点格局法基于点对间距离的统计特征, 对样地具体位置敏感性不强, 加之研究对象为草本或小灌木, 表征面积较小, 同时也为避免点格局分析样地与土壤剖面所在位置差异可能带来的影响, 因而统计中仅对每个群落样地中心选取 10 m × 10 m 的小样方用于分析, 且未设重复。有关计算结果见图 1, 表 3。

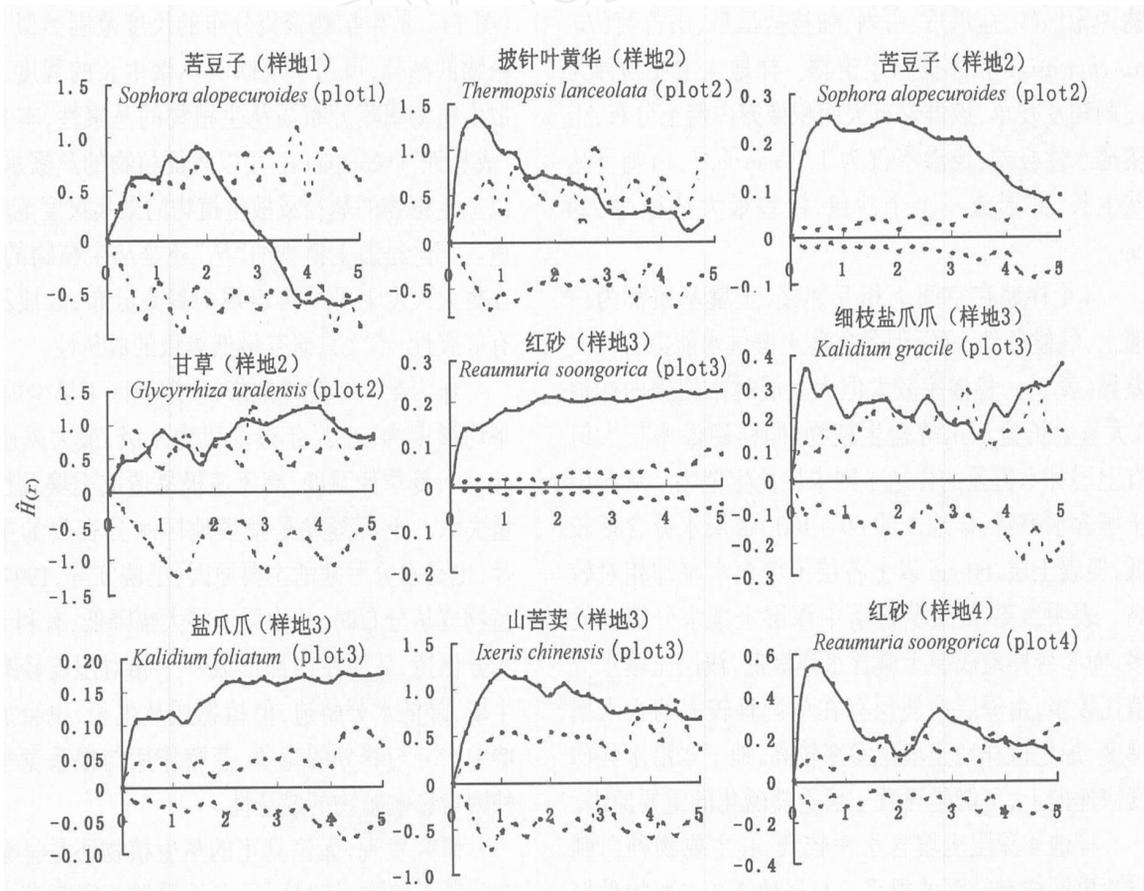


图 1 各种群点格局分析结果图

Fig. 1 The results of point pattern analysis in different communities

:实际观察值 Observed distribution - - - :95 %置信区间(上下包迹线) 95 % on confidence envelopes (upper and lower)

3 结果与讨论

3.1 群落组成、结构特征与土壤条件

样地 1 沙枣林虽系人工栽植, 但造林后将近 40 年的自然演替, 已形成了相对稳定的乔-草型群落结

构, 在西北人工造林的荒漠区有一定的代表性。群落中沙枣树平均树高 8.5 m, 平均胸径 32 cm, 林下草本层主要由芨芨草组成, 还有一些白刺、苦豆子和小芦苇 (*Phragmites australis*), 其中芨芨草平均高 44.14 cm, 平均丛径 7.12 cm, 密度为 8.38 丛 · m⁻²。

由于研究地属黄河漫灌区,地下水充沛且埋深较浅,加之该样地土壤渗透性高(表2),群落总盖度达到85.5%,冠层投影盖度达38.5%;上层沙枣树的荫蔽减少了阳光对林下植物的直射,风速也比没有上层乔木的区域小得多,草本层蒸腾失水的胁迫相对较小,同时浅表层土壤含水量也较高,而无上层林木覆盖的2、3、4号样地表土层含水率则远低于1号样地(表2)。

样地2的主要物种有苦豆子、芨芨草、白刺及一些披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata*)和甘草(*Glycyrrhiza uralensis*),群落总盖度达62.5%;白僵土裸地面积比例仅高于沙枣林,但土壤稳渗率相当低。样地3土壤稳渗率较高,与沙枣林相似,但30 cm以上各层的土壤含水率极低,且其土壤含盐量高,其主要物种为红砂、盐爪爪、白刺、细枝盐爪爪、山苦菜(*Lxeris chinensis*)等,多为盐生植物。样地4主要物种为白刺和芨芨草,该群落有大面积裸露白僵土分布,土壤透水性极差,稳渗率仅为 $1.0 \text{ mm} \cdot \text{h}^{-1}$,白刺呈丛状生长,并形成一个个沙包,沙包最大丛径达224 cm。

4个样地在空间上相互邻接,土壤基质都为白僵土,气候条件一致,但各群落土壤供水能力有较大差异(表2)。稳渗率较大但无上层林木覆盖的样地3大量生长盐爪爪等盐生植物,同样稳渗率较大但有上层林木覆盖的样地1则未见盐生植物。从各层土壤含水率看,样地1的60~100 cm层水分含量较低,但表土层、60 cm以上各层土壤含水率却相对较高。表明沙枣-芨芨草群落中深层土壤水分消耗较多,而3号样地浅层土壤含水率极低,浅层土壤水分消耗较多,由深层向浅层存在单调且较大的含水率梯度,加之该样地土壤稳渗率较高,地下水沿水势梯度快速向上,可能是导致土壤重盐碱化的重要原因。

样地4深层土壤含水率较低,其主要物种白刺与沙枣同样有较深的根系。与样地2、3主要物种根系较浅的群落相比,4号样地30 cm以上各层土壤含水率较高,而30 cm以下土层含水率则明显较低。从样地1、4土壤层次含水率看,深根系的乔、灌木主要从较深层次吸收水分,土壤中出现逆含水率梯度,使地下水上升到地表的过程受阻,并相应地减少了土壤盐渍化的程度。

土壤水分、土壤含盐量与植物根系分布、土壤透水性、群落结构间存在密切的相互作用,深入研究对土壤盐渍化的调控有重要意义,拟另文论述。

3.2 成丛性及其生态意义

植物按其是否存在主根及是否存在相对突出的主干,可分为丛生植物与散生植物,丛生植物多数为克隆植物,由若干同源个体簇生而成,而散生植物则有明显可辨识的个体,多为由种子形成的实生苗(Ross *et al.*, 1998)。在植物的空间格局特征上,丛生植物具备天生的聚集特性,而散生植物的聚集则通过个体在局部空间相对集中来体现。

遗传机制决定丛生植物成丛生长,但丛的发育程度或丛的大小却往往与生境条件相关。对于散生植物,各个个体间不存在发育上的关联,但可应用一些地统计学方法等途径对其是否在特定空间尺度下存在聚集分布及聚集强度进行研究。本文应用点格局法研究几种散生植物的空间格局时发现,群落中几种散生植物在一定尺度范围内都表现为聚集分布(图1)。散生植物聚集分布的尺度范围类似于丛生植物的丛径,可用于反映其丛聚生长的程度。综合散生植物聚集分布与丛生植物的丛聚性,本文提出“成丛性”(Clumpiness)用以表征植物的丛聚水平,并以丛生植物的丛径或散生植物的聚集尺度范围来衡量。无论是散生植物的“丛”还是丛生植物的“丛”,在更大尺度上可能再表现为聚集分布,故成丛性具有等级性,本文只研究最低等级的成丛性。

作为半干旱荒漠地带,沙湖地区干旱少雨,全年平均湿度为56%,年最大风力9级,最大风速达 $18 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$,夏季低湿度、高风速极易造成土壤及植物大量失水。土壤蒸发是荒漠地区水分丧失的主要途径,也是水分亏缺的主要原因(王晓江等,1994)。当植物成丛分布时,丛内风速将大幅降低,有利于丛内水分保持,从而在内部形成一个相对湿度较高的微生境,降低水分胁迫,但植物成丛生长,也会加剧土壤中水分与养分的竞争,蒸腾作用与根系竞争等多种因素影响植物的成丛性。

研究发现,无论真正的丛生植物还是呈聚集分布的散生植物,其“丛”径在不同群落间都存在较大差异(图1,表3)。样地1的乔草群落由于有上层林木覆盖,风速相对较小,因风力与曝晒而导致的水分损失相对较小,因蒸腾而大量失水的胁迫大为减小;对于芨芨草,成丛性的优势不突出,却可能导致根系对水分及营养元素的竞争加剧,较小丛径反而具有一定的竞争优势。调查结果表明,样地1芨芨草的平均丛径在所有样地中最小(7.12 cm);而在样地2和4,因无上层林木覆盖,日照强烈,风力强劲,表土层极为干燥,相应地,样地2和4中芨芨草的平均丛径明显大于样地1(分别为10.56 cm, $t = 12.03$;

11.20 cm, $t = 12.54$)。样地 4 属于重白僵土, 土壤裸露程度高, 群落盖度仅为 25.9%, 风速较大, 植物长期曝露于强日照下, 表土保水能力又差, 群落中芨芨

草的平均丛径、白刺沙包的平均直径等在几个群落中也是最大的。

3.3 成丛性与土壤水分

表 3 各群落丛生植物丛径和散生植物聚集尺度
Table 3 Clump size and aggregation scale of different species

样地号 Plot No.	种名 Species name	生态习性 Habits	平均丛径 (cm) Average diameter of clumps	聚集分布范围 (m) Scale of aggregated distribution
1	芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	丛生 Clump	7.12	-
	苦豆子 <i>Sophora alopecuroides</i>	散生 Scatter	-	0~0.25, 1.00~2.25
	白刺 <i>Nitraria tangutorum</i>	丛生 Clump	10.08	-
2	芨芨草 <i>A. splendens</i>	丛生 Clump	10.56	-
	苦豆子 <i>S. alopecuroides</i>	散生 Scatter	-	0~4.75
	白刺 <i>N. tangutorum</i>	丛生 Clump	12.76	-
	披针叶黄华 <i>Tanceolata lanceolatas</i>	散生 Scatter	-	0~2.6
	甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	散生 Scatter	-	0.75~1.30, 1.80~2.75, 2.90~5.00
3	红砂 <i>Reaumuria soongorica</i>	散生 Scatter	-	0~2.00, 2.30~3.75, 4.00~4.50
	盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i>	散生 Scatter	-	0~5.00
	细枝盐爪爪 <i>K. gracile</i>	散生 Scatter	-	0~2.75, 3.60~5.00
	山苦荬 <i>Ixeris chinensis</i>	散生 Scatter	-	0~4.40
	白刺 <i>N. tangutorum</i>	丛生 Clump	7.90	-
	芨芨草 <i>A. splendens</i>	丛生 Clump	11.02	-
4	白刺 <i>N. tangutorum</i>	丛生 Clump	27.63	-
	红砂 <i>R. soongorica</i>	散生 Scatter	-	0~2.00, 2.40~3.70, 4.00~4.50

样地 1 表土层、10~30 和 30~60 cm 层土壤含水率是几个样地中最高的(表 2), 该样地中芨芨草、白刺的丛聚水平低于其它样地, 其中散生植物苦豆子的聚集尺度为 0~0.25、1.00~2.25 m, 在其它尺度空间表现为随机分布, 成丛性也较差。

样地 2、3 和 4 在日照、风速等方面比较一致, 但在土壤含水率的垂直分布、土壤透水能力、土壤质地等方面明显不同。样地 3 属粉沙质土壤, 含水率低, 虽然其表土层到 30 cm 深处含水率是 4 个样地中最底的, 但土壤稳渗率为 $6.90 \text{ mm} \cdot \text{h}^{-1}$, 远高于样地 2 和 4。透水能力强的土壤中的水分易在土壤孔隙间渗透(Gcheru *et al.*, 2004), 样地 3 土壤透水供水能力强于样地 2 和 4, 相应的, 样地 3 中散生植物表现出了很高的丛聚水平。点格局分析结果表明, 主要物种之一的红砂的聚集尺度为 0~2.00、2.30~3.75 和 4.00~4.50 m, 累积聚集尺度达到 3.95 m, 另一优势种盐爪爪甚至在 0~5.00 m 范围内全部呈聚集分布, 细枝盐爪爪和山苦荬的丛聚水平也很高, 聚集尺度分别为 0~2.75、3.60~5.00 和 0~4.40 m。而样地 2 土壤透水性不强, 散生植物成丛性发育也不及样地 3, 披针叶黄华聚集尺度为 0~2.60 m, 甘草为 0.75~1.30、1.80~2.75 和 2.90~5.00 m, 与样地 3 的红砂、盐爪爪等散生植物的强聚集分布和高丛聚水平相比有一定差距。样地 4 中散生植物红砂聚集

分布的尺度范围为 0~2.00、2.40~3.70 和 4.00~4.50 m, 累积聚集尺度 3.80 m, 也不及样地 3 中散生植物的丛聚水平。

对比透水能力相对较差的样地 2 和 4, 浅层含水率较高的样地 4 中芨芨草的平均丛径也较大。不过, 根系较深的白刺相对不受土壤透水性的影响, 从相应的各层土壤含水率看, 其水分吸收主要在 30~60 cm 深处, 相应地其平均丛径达 27.63 cm, 成丛性在几个群落中是最高的。综合对比样地 1、2、3、4 各层次土壤含水率及土壤供水能力与相应植物成丛性的发育程度, 可以看出土壤水分含量高或透水供水能力强一般有利于植物成丛性的发育。

植物成丛生长有利于地上部分降低蒸腾胁迫, 但植物根系对土壤水分及养分的竞争也因而加剧, 故植物成丛性的发育总体上取决于土壤供水能力与空气干旱胁迫程度, 是植物在群落水平对干旱条件的重要适应机制。在干旱区植被恢复过程中, 应根据土壤供水能力、风速及空气干燥度等生态条件, 按照合理的成丛性需求对植物进行合理丛植。

4 结 论

植物空间格局是群落种群生态学过程的结果与表现, 分析植物空间格局及其成因, 是了解生态学过程的重要手段。植物成丛分布是植物在群体水平适

应环境的重要途径,本文提出用“成丛性”表征植物空间格局的丛聚状况,并提出用丛径或聚集尺度范围来表征成丛性发育的水平。植物平均丛径越大或者聚集尺度范围越大表明其丛聚水平越高。成丛性及其适应意义的研究对干旱、半干旱地区植被恢复与重建有重要参考价值。

研究结果表明,植物成丛性除与植物自身生态习性有关,也与生境条件密切相关。在风速较大、日照强烈、植物盖度小、蒸腾作用较强的群落中,植物的成丛性较高;而土壤含水率低、透水蓄水能力差则不利于丛生植物平均丛径的增大,散生植物聚集分布的尺度范围也相对较小,植物成丛性较低。

荒漠植物可以通过成丛生长期形成局部微生境,有效降低丛内风速,减少蒸腾失水,但同时也会加剧局部土壤供水的负担。特定植物群落中各种植物成丛性的发育程度在生境条件方面主要受蒸腾失水胁迫与土壤供水能力制约,合适的丛径大小和聚集程度有利于荒漠植物对干旱环境的适应。

参 考 文 献

- Chen JS (陈劲松), Dong M (董鸣), Yu D (于丹) (2003). 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* (生态学报), 23, 428 - 435. (in Chinese with English abstract)
- Chen YF (陈玉福), Dong M (董鸣) (2003). Spatial heterogeneity in ecological systems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 346 - 352. (in Chinese with English abstract)
- Diggle PJ (1983). *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, New York.
- Feng R (冯锐), Miao JW (苗济文), Wang PW (王平武), Huang JC (黄建成), Ma Y (马芸), Li M (李明) (2000). Reviews and prospects on improvement of saline-alkali field in Ningxia in the past 50 years. *Ningxia Journal of Agriculture and Forestry Science and Technology* (宁夏农林科技), (1), 25 - 30. (in Chinese)
- Fu X (傅星), Nan YG (南寅镐) (1992). Population patterns of main communities on halomorphic meadow of Keerqin sandy land. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 3, 313 - 320. (in Chinese with English abstract)
- Gcheru P, Gachene C, Mbuvi J, Mare E (2004). Effects of soil management practices and tillage systems on surface soil water conservation and crust formation on a sandy loam in semi-arid Kenya. *Soil & Tillage Research*, 75, 173 - 184.
- Khaemba WM (2001). Spatial point pattern analysis of aerial survey data to assess clustering in wildlife distributions. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 3, 139 - 145.
- Klopatek JM, Gardner RH (1999). *Landscape Ecological Analysis: Issues and Application*. Springer-Verlag, New York, 252 - 267.
- Lan GY (兰国玉), Lei RD (雷瑞德) (2003). Brief introduction of spatial methods to distribution patterns of population. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 18, 17 - 21. (in Chinese with English abstract)
- Li HT (李海涛) (1995). Introduction to studies of the pattern of plant population. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 12, 19 - 26. (in Chinese with English abstract)
- Li ZH (李政海), Bao Y (鲍雅静) (2000). Study on changes of population pattern and inter-species relationship of *Caragana* in Inner Mongolia steppe and desert region. *Journal of Arid Land Resources and Environment* (干旱区资源与环境), 14 (1), 64 - 68. (in Chinese with English abstract)
- Liu Y (刘云), Hou SQ (侯世全), Li MH (李明辉), Pan CD (潘存德), Sun DF (孙丹峰), Liu YH (刘云慧) (2005). Regeneration pattern of *Picea schrenkiana* var. *tianchanica* forest under two different disturbances. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 27 (1), 47 - 50. (in Chinese with English abstract)
- Lopez PJ, Montana C (1999). Spatial distribution of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* in vegetation stripes of the southern Chihuahuan Desert. *Acta Oecologica*, 20, 197 - 208.
- Luo W (罗伟), Ling ZZ (凌佐志) (2004). The constructive species pattern of degenerated grassland in eastern Ningxia. *Journal of Sichuan Grassland* (四川草原), (12), 23 - 24. (in Chinese with English abstract)
- Pelissier R, Gœraud F (2001). A practical approach to studying the spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation stands. *Journal of Vegetation Science*, 12, 99 - 108.
- Pielou EC (1978). *Mathematical Ecology* 2nd edn. Science Press, Beijing, 143 - 152.
- Qu ZX (曲仲湘) (1983). *Plant Ecology* (植物生态学) 2nd edn. Higher Education Press, Beijing, 158. (in Chinese)
- Ripley BD (1976). The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13, 255 - 266.
- Ripley BD (1977). Modelling spatial pattern. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 39, 17 - 212.
- Ross SE, Callaghan TV, Ennos AR, Sheffield E (1998). Mechanics and growth form of the moss *Hylocomium splendens*. *Annals of Botany*, 82, 787 - 793.
- Rubio A, Escudero A (2000). Small-scale spatial soil-plant relationship in semi-arid gypsum environments. *Plant and Soil*, 220, 139 - 150.
- Sammul M, Kull K, Niitla T (2005). A comparison of plant communities on the basis of their clonal growth patterns. *Evolutionary Ecology*, 18, 443 - 467.
- Shangguan TL (上官铁梁), Zhang F (张峰) (1988). Research on the pattern and associations between dominants of the vegetation in Mian Mountain, Shanxi Province. *Journal of Wuhan*

- Botanical Research* (武汉植物学研究), 6, 357 - 364. (in Chinese)
- Tang MP (汤孟平), Tang SZ (唐守正), Lei XD (雷相东), Zhang HR (张会儒) (2003). Edge correction of Ripley's $K(d)$ function on population spatial pattern analysis. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1532 - 1538. (in Chinese with English abstract)
- Wallace CSA, Watts JM (2000). Characterizing the spatial structure of vegetation communities in the Mojave Desert using geostatistical techniques. *Computers & Geosciences*, 26, 397 - 410.
- Wang BY (王本洋), Yu SX (余世孝) (2005). Multi-scale analysis of population distribution on patterns. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 235 - 241. (in Chinese with English abstract)
- Wang GX (王根绪), Cheng GD (程国栋) (2000). The spatial pattern and influence caused by water resources in arid desert oases. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 363 - 368. (in Chinese with English abstract)
- Wang XJ (王晓江), Zhang Z (章中), Zhao WY (赵文义) (1994). The study on dynamics of soil water content in desert grassland. *Inner Mongolia Forestry Science & Technology* (内蒙古林业科学), (3), 15 - 20. (in Chinese)
- Ward JS, Parker GR (1996). Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 83, 189 - 202.
- Wiegand T, Moloney KA (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209 - 229.
- Woodall CW, Graham JM (2004). A technique for conducting point pattern analysis of cluster plot stem-maps. *Forest Ecology and Management*, 198, 31 - 37.
- Wu JG (邬建国) (2000). *Landscape Ecology- Pattern, Process, Scale and Hierarchy* (景观生态学——格局、尺度与等级). Higher Education Press, Beijing, 119 - 141. (in Chinese)
- Wu N (吴宁) (1995). Spatial pattern and relationship of dominant species in a *Picea brathytyla* community, Gongga Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 19, 270 - 278. (in Chinese with English abstract)
- Youngblood A, Max T, Coe K (2004). Stand structure in eastside old-growth ponderosa pine forests of Oregon and northern California. *Forest Ecology and Management*, 199, 191 - 217.
- Yu FH, Dong M (1999). Multi-scale distribution pattern of natural ramet population in the rhizomatous herb, *Themapsis lanceolata*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 41, 1332 - 1338.
- Zhang DY (1990). Detection of spatial pattern in desert shrub population: a comment. *Ecological Modelling*, 51, 265 - 271.
- Zhang DY (张道远), Wang HL (王红玲) (2005). Preliminary study on the growth pattern of several clonal plants in desert zones of Xinjiang. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 22, 219 - 224. (in Chinese with English abstract)
- Zhang F (张峰), Shangguan TL (上官铁梁) (2000). Population patterns of dominant species in *Elaeagnus mollis* communities, Shanxi. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 590 - 594. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JT (张金屯) (1998). Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 344 - 349. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JT (张金屯) (2004). *Statistics Ecology* (数量生态学). Science Press, Beijing, 272 - 276. (in Chinese)
- Zheng YR (郑元润) (1997). The applicability of various methods in analysis of *Picea mongolica* population spatial distribution pattern. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 21, 480 - 484. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 张金屯 责任编辑: 刘丽娟