

# 内蒙古灌丛化草原毛刺锦鸡儿种群结构和空间分布格局

张璞进<sup>1,2,3</sup> 清华<sup>4</sup> 张雷<sup>5</sup> 徐延达<sup>6</sup> 木兰<sup>1,2</sup> 晔霁罕<sup>1,2</sup> 邱晓<sup>1,2</sup>  
常虹<sup>1,2</sup> 沈海花<sup>3</sup> 杨劼<sup>4\*</sup>

<sup>1</sup>内蒙古自治区农牧业科学院, 呼和浩特 010031; <sup>2</sup>中国科学院内蒙古草原研究中心, 呼和浩特 010031; <sup>3</sup>中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; <sup>4</sup>内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021; <sup>5</sup>内蒙古自治区林业科学研究院, 呼和浩特 010010; <sup>6</sup>中国环境科学研究院国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室, 北京 100012

**摘要** 灌丛化草原的形成机制和群落结构与功能是植被生态学研究的一个重要科学问题。植物种群空间格局分析是研究植物种群相互作用及种群与环境关系的重要手段。灌丛化草原是内蒙古草原的主要类型。该文选择分布在鄂尔多斯市的毛刺锦鸡儿(*Caragana tibetica*)灌丛化草原为研究对象, 布设一个64 m × 64 m的样方, 采用“三线定位法”确定样方中灌木的空间位置, 用点格局的方法分析灌木空间分布格局与种内关联。结果显示: (1)毛刺锦鸡儿种群为增长型种群, 成熟毛刺锦鸡儿个体在半径<3.7 m的范围内为均匀分布, 范围增大则呈随机分布; 毛刺锦鸡儿幼年个体在0.3–20.4 m之间为聚集分布, 其他范围表现为随机分布; 死亡个体在0.7–1.4 m范围为聚集分布, 其他范围则随机分布。(2)毛刺锦鸡儿存活个体对死亡个体在0–9.9 m范围内为不明显的正相互作用, 其他范围无相关关系; 成熟个体对幼年个体在<2.2 m范围表现为负相互作用, 在>2.2 m范围表现为不相关。研究显示, 毛刺锦鸡儿灌丛化草原不同发育阶段的毛刺锦鸡儿种群空间分布格局是不同的, 并随空间尺度的变化而变化, 如果在干旱区采用毛刺锦鸡儿对退化草原进行恢复重建, 灌木间的株行距以4 m为宜。

**关键词** 灌丛化草原; 毛刺锦鸡儿; 点格局; 空间分布格局

**引用格式:** 张璞进, 清华, 张雷, 徐延达, 木兰, 晔霁罕, 邱晓, 常虹, 沈海花, 杨劼 (2017). 内蒙古灌丛化草原毛刺锦鸡儿种群结构和空间分布格局. 植物生态学报, 41, 165–174. doi: 10.17521/cjpe.2015.0448

## Population structure and spatial pattern of *Caragana tibetica* communities in Nei Mongol shrub-encroached grassland

ZHANG Pu-Jin<sup>1,2,3</sup>, QING Hua<sup>4</sup>, ZHANG Lei<sup>5</sup>, XU Yan-Da<sup>6</sup>, MU Lan<sup>1,2</sup>, YE Ru-Han<sup>1,2</sup>, QIU Xiao<sup>1,2</sup>, Chang Hong<sup>1,2</sup>, SHEN Hai-Hua<sup>3</sup>, and YANG Jie<sup>4\*</sup>

<sup>1</sup>Inner Mongolia Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China; <sup>2</sup>Inner Mongolia Prataculture Research Center, Chinese Academy of Sciences, Hohhot 010031, China; <sup>3</sup>State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>4</sup>School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; <sup>5</sup>Inner Mongolia Academy of Forestry Sciences, Hohhot 010010, China; and <sup>6</sup>State Environmental Protection Key Laboratory of Regional Ecological Processes and Functions Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012

### Abstract

**Aims** The community structure and function of the shrub-encroached grassland, as well as its formation mechanism, is one of hot scientific problems in vegetation science. The spatial pattern analysis is an important means for studying plant population interactions and the relationships between plant population and environment. The shrub-encroached grassland is one major vegetation type in Nei Mongol. Knowledge on the spatial pattern of shrub can improve our understanding on adaptive characteristics of shrub to steppe environment.

**Methods** We chose *Caragana tibetica* encroached grassland distributed in Ordos City as research objects. The spatial position of each *C. tibetica* individual in 64 m × 64 m study plot was determined by a method of “three-distance location method”, and then the spatial pattern and intraspecific associations of *C. tibetica* individuals was analyzed with the point pattern analysis.

**Important findings** The results showed that *C. tibetica* population was at the rising stage. The mature individuals showed a uniform distribution at the scale of less than 3.7 m, subsequently exhibiting a random distribution with an increased scale. The juvenile individuals showed an aggregation distribution at the scale of 0.3–20.4 m,

收稿日期Received: 2015-12-07 接受日期Accepted: 2016-09-21

\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: jyang@mail.imu.edu.cn)

but a uniform distribution at other scales. The dead *C. tibetica* individuals were distributed aggregately at the scale from 0.7 to 1.4 m, but randomly at other scales. An indistinctive positive association was found for live *C. tibetica* individuals to dead individuals at the scale of less than 9.9 m, but no associations was found between them at other scales. The mature individuals negatively interacted with juveniles at the scale of larger than 2.2 m, but un-associated at the other scales.

**Key words** shrub-encroached grassland; *Caragana tibetica*; point pattern; spatial distribution pattern

**Citation:** Zhang PJ, Qing H, Zhang L, Xu YD, Mu L, Ye RH, Qiu X, Chang H, Shen HH, Yang J (2017). Population structure and spatial pattern of *Caragana tibetica* communities in Nei Mongol shrub-encroached grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 165–174. doi: 10.17521/cjpe.2015.0448

近50年,越来越多的科学家发现灌木植物在草地中的数量增多和分布范围扩大的现象,并指出这可能是全球气候和人类活动的改变导致的。随着灌木逐渐增多,形成了灌木斑块与草本植物群落相复合的植被景观,它是在干旱半干旱地区出现的一种新的植被类型,称为灌丛化草原(陈蕾伊等, 2014)。灌丛化草原在干旱半干旱区广泛分布,占干旱半干旱区面积的10%–20% (van Auken, 2000; Eldridge *et al.*, 2011)。近年来的研究指出,草原中灌木的出现改变了光照、温度、水分和养分环境,也改变了物种组成和群落结构,这使得灌丛化草原的结构、功能及生态过程有别于草原(Eldridge *et al.*, 2012)。早在200多年前,人们就注意到干旱半干旱地区草原的灌丛化现象,但真正对其形成机制和影响进行研究则始于20世纪80年代后期(Archer, 1989; Grover & Musick, 1990),并引起全球广泛关注(van Auken, 2000; Jackson *et al.*, 2002; Maestre *et al.*, 2009)。

目前国外主要关注于北美(Buffington & Herbel, 1965; Archer *et al.*, 1988; Knapp *et al.*, 2008)和非洲南部(Eldridge *et al.*, 2011)的灌丛化草原,集中研究草原灌丛化的成因(Knoop & Walker, 1985; Bond & Midgley, 2001; Coetzee *et al.*, 2007)和灌丛化对生态系统生产力(Phinn *et al.*, 1996; Oba *et al.*, 2000; Knapp *et al.*, 2008)、生物多样性(Eldridge *et al.*, 2011)和土壤碳储量(Jackson *et al.*, 2002)的影响。在国内,主要集中于内蒙古灌丛化草原的研究(周道玮, 1990; 刘书润, 1991; Chen *et al.*, 2015),涉及灌丛化的驱动因子(Chen *et al.*, 2015)和灌丛化对土壤水分和养分的影响研究(张璞进等, 2009; 彭海英等, 2014)。但关于灌丛化草原植物种群的空间格局研究还没有。植物种群空间格局分析是研究植物种群特征、种群间相互作用及种群与环境关系的重要手段。空间分布格局体现了种群的结构和动态,可以揭示

种群的生态特性和发展趋势;而空间关联性是指同一物种的不同个体或不同物种个体在空间上的联结性,体现了群落的形成和演化机制(Greig-Smith, 1983)。

灌丛化草原在内蒙古分布较广、面积较大。针茅属(*Stipa*)植物是灌丛化草原草本层片的优势种,局部地段以羊草(*Leymus chinensis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)为优势种;灌木层片主要是锦鸡儿属(*Caragana*)植物,一些地方为长柄扁桃(*Prunus pedunculata*)和猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)。灌丛化草原中针茅属和锦鸡儿属植物随着气候逐渐的干旱会出现替代分布现象,针茅属植物依次出现大针茅(*Stipa grandis*)、西北针茅(*Stipa sareptana* var. *krylovii*)、石生针茅(*Stipa tianschanica* var. *klemenzi*)或短花针茅(*Stipa breviflora*),这一现象与紧邻的针茅草原相一致(李永宏, 1996);锦鸡儿属植物依次小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、矮锦鸡儿(*Caragana pygmaea*)或狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)、毛刺锦鸡儿(*Caragana tibetica*)。内蒙古灌丛化草原以小叶锦鸡儿和毛刺锦鸡儿灌丛化为主。据已有报道,小叶锦鸡儿灌丛化草原约5 000 km<sup>2</sup> (周道玮, 1990);鄂尔多斯市毛刺锦鸡儿灌丛化草原面积约3 600 km<sup>2</sup> (张璞进, 2011)。本研究的前期调查发现,巴彦淖尔市境内的毛刺锦鸡儿灌丛化草地面积近3 000 km<sup>2</sup>。

本研究选择鄂尔多斯市境内的毛刺锦鸡儿灌丛化草原为研究对象,开展毛刺锦鸡儿空间分布格局和空间关联性研究,以期揭示灌丛化草原灌木层片的空间分布特征,为恢复重建退化草原提供基础依据。

## 1 研究区概况和研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于鄂尔多斯高原西北部39.22°–

40.18° N、106.67°–107.73° E之间, 属于典型的暖温带大陆型气候区, 年平均气温7.8–8.1 °C, 无霜期158–160天, 全年日照时数3 047.3–3 227.4 h, 年降水量162.4–271.6 mm, 年蒸发量2 470.5–3 481.0 mm, 年降水分配极不均匀, 7、8月降水量约占全年降水量的60%。地貌有洪积扇、低丘陵、倾斜平原、波状高平原、冲积平原和山地等类型, 其中以波状高平原的面积最大。地带性土壤类型为棕钙土和灰漠土。地带性棕钙土区域分布着毛刺锦鸡儿灌丛化草原。本研究区西邻桌子山, 北接库布其沙漠, 东与毛乌素沙地接壤, 向南可延伸至宁夏-内蒙古边界。本研究区的地带性植被为短花针茅和石生针茅荒漠草原类型, 也有二者的混生类型。该植被类型西邻草原化荒漠类型; 草原化荒漠主要有半日花(*Helianthemum songaricum*)、四合木(*Tetraena mongolica*)、霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*)、绵刺(*Potania mongolica*)以及它们的混生类型。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 灌木空间位置的确定方法

在鄂尔多斯鄂托克旗选择具有代表性和典型性的毛刺锦鸡儿灌丛化短花针茅+无芒隐子草群落为研究样地, 样地面积约50 km<sup>2</sup>, 地理位置为39.50° N, 107.28° E, 并在样地中设立1个64 m × 64 m的大样方。测定草本群落植物的空间位置有Greig-smith邻接格子样方法(Greig-Smith, 1983)和摄影定位法(王鑫厅等, 2006)法, 它们适合地势平坦的小面积植物群落。对于半干旱干旱地区较为稀疏的灌木群落, 用上述2种方法测定大样方中灌木的空间位置不是最佳的。本研究采用新方法——“三线定位法”: 将64 m × 64 m的大样方分割为4个32 m × 32 m的亚样方(图1)。在每一个亚样方中c的长度是固定的, 测量出a和b的长度。通过三角函数计算以确定该灌木的空间坐标。与此同时, 测定灌木冠幅、高度以及存活状态(是否死亡), 经过数据处理和运算, 将得到的4个32 m × 32 m的亚样方数据通过坐标换算合并成为一个64 m × 64 m样方数据。

### 1.2.2 灌木发育阶段的确定方法

植株的大小可以很好地指示灌木的发育阶段(Wiegand *et al.*, 2000b; López *et al.*, 2007)。已有研究表明, 在干旱的环境中, 灌木的冠幅与高度之间的关系和灌木的发育阶段有显著的相关关系(Ludwig *et al.*, 1975; Reynolds *et al.*, 1999)。本文通过分析毛

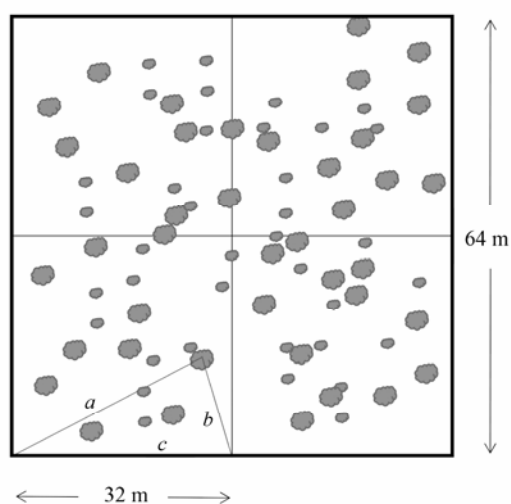


图1 三线定位法示意图。*a*和*b*是灌木冠幅中心距2个固定点的距离,*c*是2个固定点间距离, 斑块示意灌木冠幅。

**Fig. 1** Schematic view of “three-distance location method”. *a* and *b* are the distances of canopy center to each two fixed points, *c* is the distance of the two fixed points, patches are schematic maps of the shrubs canopy.

刺锦鸡儿的株高、冠幅以及不同冠幅区间内毛刺锦鸡儿的数量特征来确定毛刺锦鸡儿种群内个体的发育阶段, 进而分析种群结构(Wiegand *et al.*, 2000b)。

### 1.2.3 点格局分析

基于种群分布的二维坐标点信息, 运用点格局分析中的单变量*K(r)*函数(Ripley, 1977; Legendre & Fortin, 1989)和修正函数*L(r)*函数(Besag, 1977)对毛刺锦鸡儿种群个体在不同范围内的空间分布格局进行分析。单变量*K(r)*函数公式如下:

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

式中,  $r > 0$ , 且最大值为测定区边长的一半;  $A$ 为测定面积;  $n$ 为测定区内植物个体的总数;  $U_{ij}$ 为*i*和*j*两点之间的距离; 当 $U_{ij} \leq r$ 时,  $Ir(U_{ij}) = 1$ ,  $U_{ij} > r$ 时,  $Ir(U_{ij}) = 0$ ;  $w_{ij}$ 是圆(以*i*为圆心,  $U_{ij}$ 为半径)周长在*A*面积中的比例, 若圆全部位于*A*面积中则 $w_{ij} = 1$ , 如果部分位于*A*面积中则 $0 < w_{ij} < 1$ 。

为了使得方差更为稳定, 结果更可靠, Besag (1977)对*K(r)*函数进行了修正, 得出了*L(r)*函数, 公式如下:

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r \quad (2)$$

若 $L(r) = 0$ , 则在*r*范围内种群为随机分布; 若 $L(r) > 0$ , 则在*r*范围内种群为集群分布; 若 $L(r) < 0$ , 则在*r*

范围内种群为均匀分布。由于所选样地中土壤资源和地形没有直观上的显著差异, 所以采用完全空间随机零假设来检验格局类型(Wilby & Shachak, 2004)。毛刺锦鸡儿种群个体间的空间关联性采用双变量K12函数(Lotwick & Silverman, 1982)和修正后的L12函数(Diggle, 1983)进行分析。双变量K12函数公式如下:

$$K12(r) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{Ir(u_{ij})}{w_{ij}} \quad (3)$$

其中,  $n_1$ 和 $n_2$ 分别表示在面积A中的不同发育阶段或存活状态下的个体数, 其他参数的含义同公式1。

同样, 为方差更为稳定, 结果更准确, Diggle (1983)对K12函数进行了修正, 得到如下L12函数:

$$L12(r) = \sqrt{\frac{K_{12}(r)}{\pi}} - r \quad (4)$$

若 $L12(r) = 0$ , 则在 $r$ 范围内不同发育阶段或存活状态下的个体没有显著的关联性; 若 $L12(r) > 0$ , 则在 $r$ 范围内不同发育阶段或存活状态下的个体正关联; 若 $L12(r) < 0$ , 则在 $r$ 范围内不同发育阶段或存活状态下的个体负关联。在植物种群中, 个体的死亡是一个随机的过程, 因此, 在分析活的个体和死的个体之间的相关关系时, 采用随机标签零假设来进行检验; 不同发育阶段的植物个体, 在发育时间上具有先后顺序, 因此, 在分析不同发育阶段个体之间的关系时, 以相互独立为零假设进行检验。

需要指出的是 $r$ 不是实际空间尺度范围, 实际空间尺度范围的大小是以研究目标为圆心,  $r$ 为半径, 包含样方内的圆的面积。本文后面提及的空间尺度也是指半径 $r$ 的大小。

数据分析过程采用Programita (Wiegand, 2008 版)软件完成。依据调查样方大小, 空间分析范围为0–64 m, 分析步长0.1 m, 采用Monte-Carlo拟合检验随机模拟999次计算上下包迹线, 置信区间为99.9%。

## 2 结果和分析

### 2.1 毛刺锦鸡儿种群不同发育阶段的划分与结构特征

图2为调查样方中毛刺锦鸡儿个体的分布图。该样方中共调查到1 896株毛刺锦鸡儿, 总盖度为11.88%。样方中存活个体1 610株, 盖度为11.56%;

死亡个体286株, 盖度为0.32%。毛刺锦鸡儿平均冠幅为61 cm × 42 cm, 最大值达250 cm × 200 cm; 最小的为实生苗冠幅。由此可见, 毛刺锦鸡儿个体的分布表现出较高程度的变异。

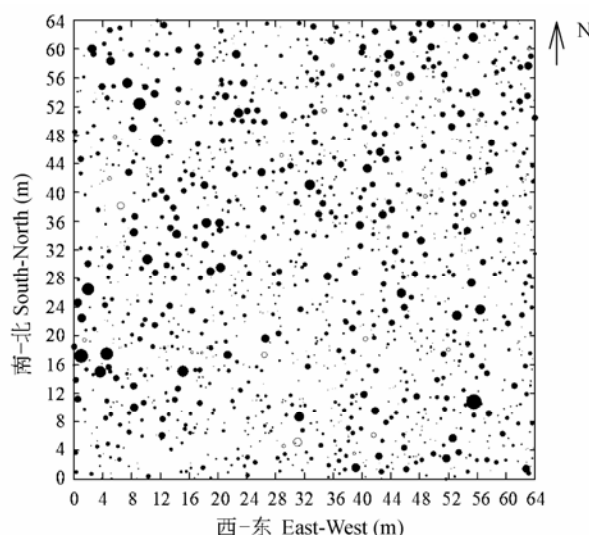


图2 毛刺锦鸡儿在样方中的分布图。实心圆表示存活个体, 空心圆表示死亡个体, 圆大小表示了成比例的植株冠幅大小。

Fig. 2 The distribution of *Caragana tibetica* in 64 m × 64 m plot. Each circle gives the location of living (filled circle) and dead (empty circle) *C. tibetica* and circle area is proportional to canopy of *C. tibetica*.

从图3可见, 毛刺锦鸡儿冠幅的长与宽之间具有显著的正相关关系, 图4则显示毛刺锦鸡儿冠幅与高度的回归关系及不同冠幅区间内毛刺锦鸡儿的数量(不包含死亡个体)。从图4可以看出, 随着冠幅的增加, 毛刺锦鸡儿的高度呈现出先增加后稳定再逐渐减小的趋势; 随着冠幅区间的递增, 区间内个体数先呈线性增加后线性减小再平缓减小的趋势。据此可将毛刺锦鸡儿划分4个发育阶段: 幼年阶段(冠幅< 40 cm)、青年阶段(冠幅为40–80 cm)、成熟阶段(冠幅为80–200 cm)和衰退阶段(冠幅> 200 cm)。在调查样方中, 毛刺锦鸡儿幼年个体数为656株, 青年个体数为477株, 成熟个体数为462株, 衰退个体数为15株。调查发现, 死亡毛刺锦鸡儿多为成熟个体和衰退个体; 毛刺锦鸡儿种群年龄结构呈典型的金字塔形, 表明其种群为增长型种群。

### 2.2 毛刺锦鸡儿种群的空间分布格局

毛刺锦鸡儿种群不同存活状态和发育阶段植株个体的分布格局见图5。从图5可见, 存活毛刺锦鸡

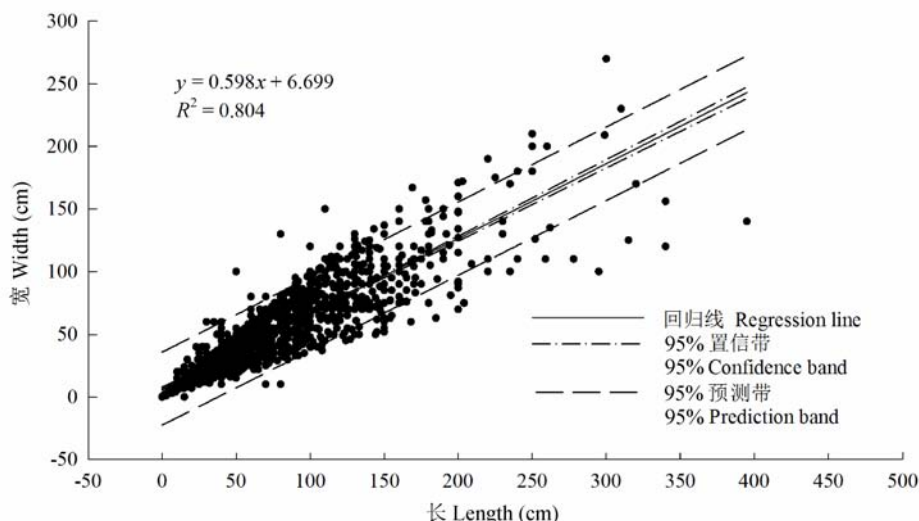


图3 毛刺锦鸡儿冠幅长与宽的回归关系。

Fig. 3 Relationship between the length and width of *Caragana tibetica* canopy.

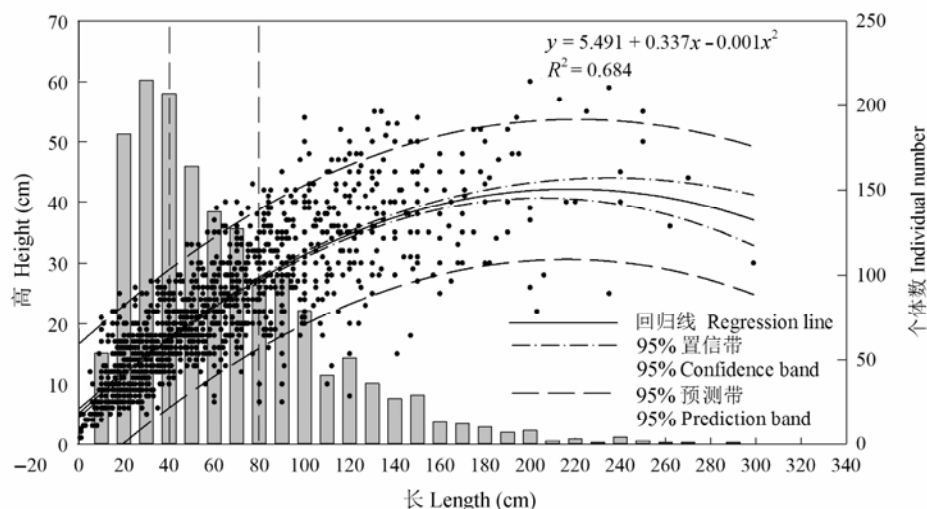


图4 毛刺锦鸡儿冠幅与高度的回归关系(实心点), 及不同冠幅区间(以10 cm为步长, 如10 cm表示0–10 cm的范围, 20 cm表示10–20 cm的范围, 依次类推)内毛刺锦鸡儿个体数量(直方图)。

Fig. 4 Relationship (filled circle) between the length and height of *Caragana tibetica* canopy, and individual number (histogram) in each range of canopy length with a step size of 10 cm, eg. 10 cm indicated a length range of 0–10 cm, the rest can be done in the same manner.

几个体在0–1.4 m范围内为均匀分布。随着取样尺度的增加其种群格局发生变化: 在1.4–7.9 m之间变为随机分布, 在7.9–14.2 m之间为不显著的聚集分布, 范围进一步增大时又变为随机分布(>14.2 m)(图5A)。毛刺锦鸡儿死亡个体在0.7–1.4 m范围内为聚集分布, 在其他范围内则表现为随机分布(图5B)。

毛刺锦鸡儿成熟个体在<3.7 m的范围内为均匀分布, 范围增加后则呈随机分布(图5C)。毛刺锦鸡儿幼年个体在0.3–20.4 m之间为聚集分布, 在其他范围内表现为随机分布(图5D)。

很明显, 不同的取样尺度范围对毛刺锦鸡儿的

种群分布格局具有显著的影响。

### 2.3 毛刺锦鸡儿种群个体间的空间关联性

毛刺锦鸡儿种群个体的相关关系见图6。如图6所示, 毛刺锦鸡儿存活个体对死亡个体在0–9.9 m的范围内均为正相互作用, 其他范围内不相关(图6A); 毛刺锦鸡儿死亡个体对存活个体在0–1.4 m范围内为正相互作用, 其他范围内不相关(图6B); 毛刺锦鸡儿存活与死亡个体之间的正相互关系不是十分显著(图6A、6B); 成熟个体对幼年个体在<2.2 m范围内为负相互作用, 随着尺度的增加, 在>2.2 m范围内表现为不相关, 在12–13.7 m范围内有正相

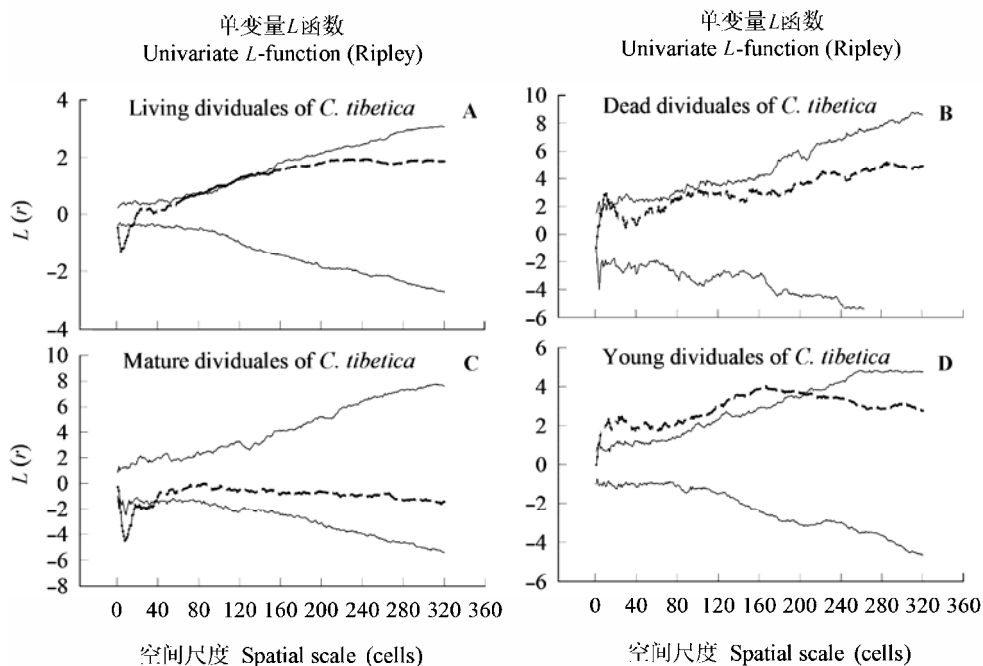


图5 毛刺锦鸡儿种群不同存活状态和不同发育阶段植株个体的分布格局。虚线为 $L(r)$ 函数值, 实线为上下包迹线,  $r$ 为以毛刺锦鸡儿为圆心的取样半径, 上下包迹线是模拟999次随机分布格局得到 $L(r)$ 函数最大值和最小值。

**Fig. 5** Ripley's  $L$ -function for patterns of *Caragana tibetica* individuals under different survival status and developmental stages with confidence envelopes (lines).  $r$  referred to radius of sample circle from *C. tibetica* as center, Confidence envelopes are the highest and lowest  $L(r)$  of 999 randomizations of the pattern over the study region.

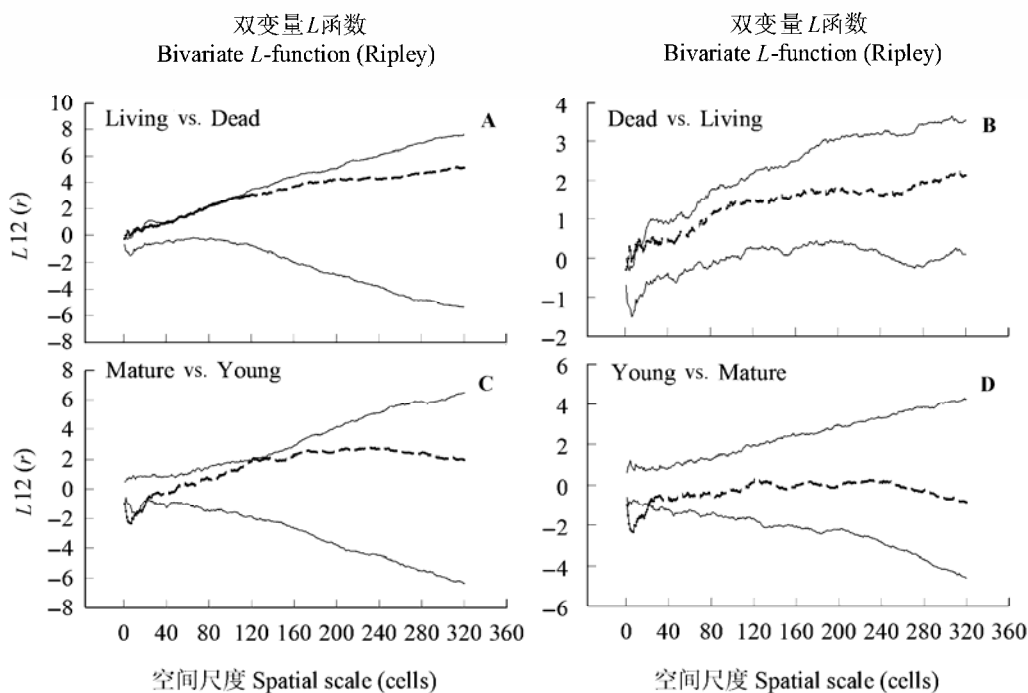


图6 温表毛刺锦鸡儿种群不同存活状态和不同发育阶段植株个体的相关关系。虚线为 $L(r)$ 函数值, 实线为上下包迹线,  $r$ 为以毛刺锦鸡儿为圆心的取样半径, 不同存活状态相关关系和不同发育阶段相关关系的上下包迹线是分别采用随机标签零假设和相互独立零假设模拟999次得到的 $L(r)$ 函数最大值和最小值。

**Fig. 6** Ripley's  $L$ -function for spatial association of *C. tibetica* individuals under different survival status and developmental stages with confidence envelopes (lines).  $r$  referred to radius of sample circle from *C. tibetica* as center, Confidence envelopes are the highest and lowest  $L(r)$  of 999 replicates of a random labeling null model for individuals under different survival status and of a population independence null model for individuals under developmental stages.

互作用的趋势(图6C); 幼年个体对成熟个体在<2.1 m范围内为负相互作用, 随着尺度的增加, 在>2.1 m范围内表现为不相关(图6D)。

### 3 讨论

草原灌丛化的发生一般被认为是人为活动和气候变化导致的, 但更多是综合作用的结果(van Auken, 2009)。人类活动主要是过度放牧, 家畜对草本植物的采食相对于灌木更强烈, 灌木有机会获得更多的资源, 促进其种群扩张(Coetzee *et al.*, 2007)。气候变化主要是土壤浅层水下降, 使得浅根系草本植物竞争能力下降, 深根系灌木植物竞争占优势(Knoop & Walker, 1985), 另一方面, 大气中CO<sub>2</sub>浓度和气温的升高更有利于灌木的生长(Bond & Midgley, 2001; Polley *et al.*, 2006)。此外, 人类活动或气候现象降低了火烧频率, 使得灌木在与草本植物竞争的时候处于有利地位(Silva *et al.*, 2001; Müller *et al.*, 2007)。在内蒙古高原, 灌丛化草原的发生与过度放牧有关(周道玮, 1990), 但也是灌木与草本植物适应气候环境和土壤环境的自然结果, 特别是在草原与荒漠的过渡带上, 草原群落中的灌木层片是一个特有的景观现象, 毛刺锦鸡儿灌丛化草原就是如此, 毛刺锦鸡儿灌木层片是一个稳定存在的层片, 它并不会无限制的扩张演化成为灌丛类型, 受有限的水资源和种内、种间竞争的制约, 它形成一个特定的种群结构和空间分布格局。

#### 3.1 灌丛化草原毛刺锦鸡儿灌木层片种群分布格局

在调查样方内, 毛刺锦鸡儿种群空间分布格局总的来说体现出多样性的空间分布格局。物种的空间格局与空间尺度之间关系密切, 具有尺度效应(Wiegand *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010), 这些变化的空间分布格局和种内关系是适应环境的结果, 体现出它们对环境的适应性(Levin, 1992)。在干旱的毛刺锦鸡儿灌丛化草原中, 水分是限制性因子, 成熟的毛刺锦鸡儿个体在<3.7 m范围内为均匀分布格局, 是成熟个体间争夺资源(尤其是短缺的水资源)的结果, 一部分个体会因竞争被排斥出去; 在>3.7 m范围为随机分布格局, 是土壤水分资源空间分布格局引起的, 有限的土壤水分资源, 减小了土壤水分的空间自相关距离, 物种间在更大的范围内缺少竞争, 物种趋于随机分布格局(Watkinson, 1980)。

毛刺锦鸡儿幼年个体在0.3–20.4 m之间为聚集

分布, 其他范围为随机分布。已有研究表明*Helianthemum squamatum*幼年个体在小尺度上表现为聚集分布的格局(Escudero *et al.*, 2005), 而毛刺锦鸡儿幼年个体在0–0.3 m的范围内却表现为随机分布的格局。毛刺锦鸡儿种子传播方式主要是靠重力散播, 散播范围小, 主要是散落在母株的附近, 但种子传播是一个随机的过程, 并且受到干旱胁迫, 种子能萌发、发育、成长是一个随机的过程(Wiegand *et al.*, 2000a)。这些随机过程的综合也可解释毛刺锦鸡儿幼年个体在更大范围内(>20.4 m)的随机分布格局。在0.3–20.4 m之间的聚集分布格局, 可能是毛刺锦鸡儿适应干旱环境的一种策略。群落中聚集分布的物种可以增强它与群落内其他物种对资源的竞争能力(Raventos *et al.*, 2010)。毛刺锦鸡儿幼年个体的聚集分布, 可以提升它们在种群内同其他物种间的竞争能力, 提高幼年个体的存活率, 促进种群的更新和整个种群的存活力。但随着幼年植株的成长, 内部资源难以维持所有幼年个体发育成熟, 特别是在成熟个体的竞争下, 必然会出现自疏现象或密度制约现象(Raventos *et al.*, 2010)。这种竞争一方面可能导致由幼年个体发育的成熟个体在小范围内出现均匀分布的空间格局; 另一方面可能导致呈聚集分布的毛刺锦鸡儿幼年个体因竞争而死亡的毛刺锦鸡儿在一定范围内也服从聚集分布。

毛刺锦鸡儿存活个体在0–32 m的范围内随着尺度的增加出现了由均匀分布(0–1.4 m)到随机分布(1.4–7.9 m), 到不明显的聚集分布(7.9–14.2 m), 再到随机分布(14.2–32.0 m)的空间格局变化。毛刺锦鸡儿种群在0–1.4 m范围内呈均匀分布格局, 可能是毛刺锦鸡儿种群内个体之间对资源激烈竞争的结果。在两个范围(1.4–7.9 m和14.2–32.0 m)内的随机分布格局可能是限制性环境因子(如土壤水分)空间分布比较均匀和个体间竞争小的作用结果(Watkinson, 1980)。存活个体在一定范围内(7.9–14.2 m)不明显的聚集分布的可能原因是幼年个体在这一范围内呈聚集分布格局。我们的研究结果与王彦阁等(2010)的研究结果相一致, 在干旱环境中灌木在小范围内出现均匀分布格局, 随着取样范围的增大, 分布格局以随机分布为主。

毛刺锦鸡儿死亡个体在0.7–1.4 m的范围内为聚集分布, 在0–0.7 m范围内和>1.4 m的范围内为随机分布。在小尺度上植物个体的死亡呈现随机分布,

一方面可能与病虫害局部的随机传播有关(Kenkel, 1988), 另一方面可能与其本身的自然过程有关(Lonsdale, 1990); 在更大尺度上表现出的随机分布也可能是植物的自然过程所致, 一个物种在自然生态系统中的死亡是一个随机的过程。在一定范围内的聚集分布, 正如上面阐述的, 可能是由于呈聚集分布的幼年个体因资源竞争而死亡造成的(Raventos *et al.*, 2010)。

### 3.2 灌丛化草原毛刺锦鸡儿灌木层片种内关系

种群内较为多样性的分布格局与过程(如竞争、易化)是植物适应环境的重要特征(Murrell *et al.*, 2001)。毛刺锦鸡儿种群内成熟个体与幼年个体之间和存活个体与死亡个体之间在不同的空间尺度上具有多样的相互关系(过程)。在严酷的干旱环境中, 植物对水分的竞争是非常激烈的, 毛刺锦鸡儿种群在繁衍扩张的过程中, 随着个体的发育, 个体间会因资源的争夺表现出竞争排斥的作用, 并会逐渐加大。毛刺锦鸡儿成熟个体对幼年个体在<2.2 m范围内表现为负相互作用, 随着空间范围的增加, 成熟和幼年个体间(>2.2 m)表现出不相关的关系, 这可能与土壤资源的空间分布格局有关。

随着尺度的增加, 毛刺锦鸡儿存活个体对死亡个体由不显著的正相互关系(0–9.9 m)转为不相关关系(>9.9 m); 死亡个体对存活个体在0–1.4 m之间为不显著的正相互作用, 在更大范围内没有相关关系。由此可见, 毛刺锦鸡儿种群内的死亡个体一方面源于因竞争而死亡的个体; 另一方面源于成熟个体衰老死亡和病虫害, 这方面的原因可能占主要部分。存活毛刺锦鸡儿与死亡毛刺锦鸡儿之间发生的相互关系的尺度是不完全重合的, 可能是由于格局与过程之间更为复杂的生物学过程和生态学过程所导致的。

**基金项目** 国家自然科学基金(31300360、31330012和31470525)、内蒙古自然科学基金(2012MS0506)和内蒙古科技计划项目(耐寒生态品种选育与退化荒漠草原修复技术研究——内蒙古退化荒漠草原生态修复技术研究)。

**致谢** 感谢内蒙古农牧业科学院青年科学基金(2013QNJJM12)资助。

### 参考文献

Archer S (1989). Have southern texas savannas been converted to woodlands in recent history? *American Naturalist*, 134,

545–561.

Archer S, Scifres C, Bassham C, Maggio R (1988). Autogenic succession in a subtropical savanna: Conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs*, 58, 111–127.

Besag J (1977). Contribution to the discussion of dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society*, 39, 193–195.

Bond WJ, Midgley GF (2001). A proposed CO<sub>2</sub>-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology*, 6, 865–869.

Buffington LC, Herbel CH (1965). Vegetational changes on a semidesert grassland range from 1858 to 1963. *Ecological Monographs*, 35, 139–164.

Chen L, Li H, Zhang P, Zhao X, Zhou L, Liu T, Hu H, Bai Y, Shen H, Fang J (2015). Climate and native grassland vegetation as drivers of the community structures of shrub-encroached grasslands in Inner Mongolia, China. *Landscape Ecology*, 30, 1627–1641.

Chen LY, Shen HH, Fang JY (2014). Shrub-encroached grassland: A new vegetation type. *Chinese Journal of Nature*, 6, 391–396. (in Chinese with English abstract) [陈蕾伊, 沈海花, 方精云 (2014). 灌丛化草原: 一种新的植被景观. *自然杂志*, 6, 391–396.]

Coetzee BWT, Tincani L, Wodu Z, Mwasi SM (2007). Overgrazing and bush encroachment by *tarchonanthus camphoratus* in a semi-arid savanna. *African Journal of Ecology*, 46, 449–451.

Diggle PJ (1983). Statistical analysis of spatial point patterns. *Biometrics*, 32, 659–667.

Eldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, Roger E, Reynolds JF, Whitford WG (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14, 709–722.

Eldridge DJ, Maestre FT, Maltez-Mouro S, Bowker MA (2012). A global database of shrub encroachment effects on ecosystem structure and functioning. *Ecology*, 93, 2499.

Escudero A, Romão RL, de la Cruz M, Maestre FT (2005). Spatial pattern and neighbour effects on *Helianthemum squamatum* seedlings in a Mediterranean gypsum community. *Journal of Vegetation Science*, 16, 383–390.

Greig-Smith P (1983). Quantitative plant ecology. In: Anderson JA, Greig-Smith P, Pitelka FA eds. *Studies in Ecology*. 3rd edn. Blackwell Scientific, London.

Grover HD, Musick HB (1990). Shrubland encroachment in southern new mexico, USA: An analysis of desertification processes in the American southwest. *Climatic Change*, 17, 305–330.

Jackson RB, Banner JL, Jobbágy EG, Pockman WT, Wall DH (2002). Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418, 623–626.

- Kenkel N (1988). Pattern of self-thinning in jack pine: Testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69, 1017–1024.
- Knapp AK, Briggs JM, Collins SL, Archer SR, Bret-Harte MS, Ewers BE, Peters DP, Young DR, Shaver GR, Pendall E, Cleary MB (2008). Shrub encroachment in north american grasslands: Shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 14, 615–623.
- Knoop W, Walker B (1985). Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology*, 73, 235–253.
- Legendre P, Fortin M (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, 107–138.
- Levin SA (1992). The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. Macarthur award lecture. *Ecology*, 73, 1943–1967.
- LI YH (1996). Ecological vicariance of steppe species and communities on climate gradient in Inner Mongolia and its indication to steppe dynamics under the global change. *Acta Phytocologica Sinica*, 20, 193–206. (in Chinese with English abstract) [李永宏 (1996). 内蒙古草原植物的生态替代及其对全球变化下草原动态的指示. 植物生态学报, 20, 193–206.]
- Liu SR (1991). Effects of *Caragana microphalla* Lam. shrub on steppe vegetation in Xilinguole. *Inner Mongolia Prataculture*, (3), 30–34. (in Chinese) [刘书润 (1991). 小叶锦鸡儿灌丛化对锡林河流域草原植被的影响. 内蒙古草业, (3), 30–34.]
- Lonsdale W (1990). The self-thinning rule: Dead or alive? *Ecology*, 71, 1373–1388.
- López RP, Valdivia S, Sajinés N, de la Quintana D (2007). The role of nurse plants in the establishment of shrub seedlings in the semi-arid subtropical Andes. *Oecologia*, 152, 779–790.
- Lotwick H, Silverman B (1982). Methods for analysing spatial processes of several types of points. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 44, 406–413.
- Ludwig JA, Reynolds JF, Whitson PD (1975). Size-biomass relations of several Chihuahuan desert shrubs. *American Midland Naturalist*, 94, 451–461.
- Maestre FT, Bowker MA, Puche MD, Belén Hinojosa M, Martínez I, García-Palacios P, Castillo AP, Soliveres S, Luzuriaga AL, Sánchez AM (2009). Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12, 930–941.
- Müller SC, Overbeck GE, Pfadenhauer J, Pillar VD (2007). Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology*, 189, 1–14.
- Murrell DJ, Purves DW, Law R (2001). Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 529–530.
- Oba G, Post E, Syvertsen PO, Stenseth NC (2000). Bush cover and range condition assessments in relation to landscape and grazing in southern Ethiopia. *Landscape Ecology*, 15, 535–546.
- Peng HY, Li XY, Tong SY (2014). Effects of shrub (*Caragana microphalla* Lam.) encroachment on water redistribution and utilization in the typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 2256–2265. (in Chinese with English abstract) [彭海英, 李小雁, 童绍玉 (2014). 内蒙古典型草原小叶锦鸡儿灌丛化对水分再分配和利用的影响. 生态学报, 34, 2256–2265.]
- Phinn S, Franklin J, Hope A, Stow D, Huenneke L (1996). Biomass distribution mapping using airborne digital video imagery and spatial statistics in a semi-arid environment. *Journal of Environmental Management*, 47, 139–164.
- Polley HW, Tischler CR, Johnson HB (2006). Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> magnifies intraspecific variation in seedling growth of honey mesquite: An assessment of relative growth rates. *Rangeland Ecology & Management*, 59, 128–134.
- Raventos J, Wiegand T, de Luis M (2010). Evidence for the spatial segregation hypothesis: A test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland. *Ecology*, 91, 2110–2120.
- Reynolds JF, Virginia RA, Kemp PR, de Soyza AG, Tremmel DC (1999). Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 69, 69–106.
- Ripley BD (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 39, 172–212.
- Silva J, Zambrano A, Fariñas M (2001). Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography*, 28, 977–983.
- van Auken O (2000). Shrub invasions of north American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 197–215.
- van Auken O (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western north American grasslands. *Journal of Environmental Management*, 90, 2931–2942.
- Wang XG, Wiegand T, Hao ZQ, Li BH, Ye J, Lin F (2010). Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Journal of Ecology*, 98, 674–686.
- Wang XT, Wang W, Liu JH, Liang CZ, Zhang T (2006). A new method measuring plant population spatial patterns: Photography orientation. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 571–575. (in Chinese with English abstract) [王鑫厅, 王伟, 刘佳慧, 梁存柱, 张韬 (2006). 植物种群空间分布格局测定的新方法: 摄影定位法. 植物生态学报, 30, 571–575.]

- Wang YG, Yang XH, Ci LJ (2010). Analysis of spatial pattern and competition relationship of shrub community in arid desert of western Ordos Plateau. *Journal of Plant Resources and Environment*, 19(2), 8–14. (in Chinese with English abstract) [王彦阁, 杨晓晖, 慈龙骏 (2010). 鄂尔多斯高原干旱荒漠灌木群落空间分布格局及其竞争关系分析. 植物资源与环境学报, 19(2), 8–14.]
- Watkinson A (1980). Density-dependence in single-species populations of plants. *Journal of Theoretical Biology*, 83, 345–357.
- Wiegand K, Jeltsch F, Ward D (2000a). Do spatial effects play a role in the spatial distribution of desert-dwelling *Acacia raddiana*? *Journal of Vegetation Science*, 11, 473–484.
- Wiegand T, Martinez I, Huth A (2009). Recruitment in tropical tree species: Revealing complex spatial patterns. *American Naturalist*, 174, E106–E140.
- Wiegand T, Milton SJ, Esler KJ, Midgley GF (2000b). Live fast, die young: Estimating size-age relations and mortality pattern of shrubs species in the semi-arid Karoo, South Africa. *Plant Ecology*, 150, 115–131.
- Wilby A, Shachak M (2004). Shrubs, granivores and annual plant community stability in an arid ecosystem. *Oikos*, 106, 209–216.
- Zhang PJ (2011). *Adaptability of Caragana tibetica in Steppe-Desert Ecotones on Ordos Plateau, China*. PhD dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [张璞进 (2011). 鄂尔多斯高原藏锦鸡儿(*Caragana tibetica*)的生态适应性. 博士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]
- Zhang PJ, Yang J, Song BY, Zhao LQ, Qing H (2009). Spatial heterogeneity of soil resources of *Caragana tibetica* community. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 338–346. (in Chinese with English abstract) [张璞进, 杨劼, 宋炳煜, 赵利清, 清华 (2009). 藏锦鸡儿群落土壤资源空间异质性. 植物生态学报, 33, 338–346.]
- Zhou DW (1990). Shrub-encroached grassland of *Caragana microphylla* in Inner Mongolia. *Inner Mongolia Prataculture*, (3), 17–19. (in Chinese) [周道玮 (1990). 内蒙古小叶锦鸡儿灌丛化草地. 内蒙古草业, (3), 17–19.]

责任编辑: 高玉葆 责任编辑: 李 敏



植物生态学报官网



微信订阅号  
期刊及学科  
相关信息发布



微信服务号  
稿件状态查询  
全文检索浏览