油蒿演替群落密度对土壤湿度和有机质 空间异质性的响应

王海涛 何兴东* 高玉葆 卢建国 薛苹苹 马迪

(南开大学生命科学学院 天津 300071)

摘 要 如何用环境属性空间异质性解释植被动态是生态学中的一个重要问题。在该项研究中,选择油蒿(*Artemisia ordosica*)演替群落为研究对象,在小区面积相同、样方数目和面积相同的条件下,将统计学方法和地统计学方法结合起来,讨论分析了土壤湿度和有机质与油蒿和冷蒿(*A. frigida*)密度空间异质性变化趋势的相关性。结果表明:在块尺度上(80 m × 80 m),油蒿和冷蒿密度的空间异质性都与土壤湿度的空间异质性有关,其中与冷蒿密度呈现为单调递增,与油蒿密度不呈单调变化,说明土壤湿度与油蒿密度空间异质性的相关性已逐渐减弱,但与耐旱的冷蒿依然较强。土壤有机质的空间异质性与两种植物密度的空间异质性有关,其中与油蒿密度呈现为单调递增,与冷蒿密度不呈单调变化,说明油蒿的长期定居增加了土壤有机质含量,并促进了冷蒿的侵入。进一步分析表明,该群落中油蒿种群和冷蒿种群均呈集群分布,这种集群分布使得油蒿或冷蒿的密度与土壤湿度或有机质空间异质性之间的关系增强,这从一定程度上说明了冷蒿和油蒿之间的竞争替代关系。因而,土壤空间异质性的变化是半荒漠带油蒿群落演替的基础。

关键词 油蒿 土壤湿度 有机质 空间异质性 群落演替

DENSITY IN ARTEMISIA ORDOSICA SUCCESSIONAL COMMUNITY IN RESPONSE TO SPATIAL HETEROGENEITY OF SOIL MOISTURE AND ORGANIC MATTER

WANG Hai-Tao, HE Xing-Dong*, GAO Yu-Bao, LU Jian-Guo, XUE Ping-Ping, and MA Di

College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract Aims Using environmental spatial heterogeneity to explain the heterogeneity of vegetation is an important issue in ecology. We approached relationships between the spatial heterogeneity of soil moisture, organic matter and densities of *Artemisia ordosica* and *A. frigida* in a successional community of *A. ordosica*. Our objective was to discuss stability mechanisms of the plant community based on changes in spatial heterogeneity.

Methods The study area is located at Tengri Desert (arid zone), which belongs to Alashan League of Inner Mongolia. Our sample plot was 80 m × 80 m, which contained 400 quadrats (4 m × 4 m). In every quadrat, we determined soil moisture at 40 cm depth (oven-drying method) and soil organic matter at 0–5 cm top soil (potassium dichromate volumetric method), and recorded density of *A. ordosica* and *A. frigida*. We analyzed densities in response to the spatial heterogeneity of soil moisture and organic matter using statistics and geostatistics.

Important findings The spatial heterogeneities of densities of *A. ordosica* and *A. frigida* were related to soil moisture and organic matter at the plot-scale (80 m × 80 m). There were a significant positive linear correlation between the heterogeneities of the density of *A. frigida* and moisture and a significant positive power correlation between heterogeneities of the density of *A. ordosica* and soil organic matter. We suggest that *A. ordosica* enriched the content of organic matter, thus promoting establishment of *A. frigida*. Both *A. frigida* and *A. ordosica* had clumped distributions, which enhanced soil spatial heterogeneity. Findings indicate a competitive displacement relationship between the two species. Thus, changes of soil spatial heterogeneity are factors in *A. ordosica* community succession in semi-desert zone.

Key words *Artemisia ordosica*, soil moisture, organic matter, spatial heterogeneity, succession of

community

空间异质性是生态系统的—个主要属性(Pickett & Cadenasso, 1995),也是产生空间格局的主要原因(Forman & Godron, 1986),尤其是土壤属性的空间异质性对植被有重要的影响(Schlesinger *et al.*, 1990)。土壤属性的空间分布是潜在的局地异质性的总和,它们受生物学和地质学等过程影响,使得区域化变量在空间分布上存在差异性,因而产生异质的土壤环境(Gallardo, 2003),异质的土壤环境又影响群落的结构组成和功能组成以及物种竞争和植被动态(王其兵等, 1998 ;何兴东等, 2004)。在干旱、半干旱地带,草地植被灌丛化是草地发生退化或荒漠化的显著特征,这一过程增加了草地原生植被土壤资源的时空分布异质性(李新荣, 2005),使得土壤-植被系统的生物过程愈来愈多地集中在灌丛植冠下的沃岛范围内,形成灌丛岛屿(Schlesinger *et al.*, 1996 ; Burke *et al.*, 1999)。然而,土壤空间异质性是如何影响植被空间异质性的? 植被空间异质性又是如何反作用于土壤空间异质性的? 这是生态学中需要解决的一个问题。

要解决用异质性解释异质性这一问题,就面临“可塑性面积单元问题(Modifiable areal unit problem)”(Dudley, 1991 ;鄧建国和 Jelinski, 1995)。国内外学者对“可塑性面积单元问题”进行了有益的探讨(Jelinski & Wu, 1996 ;何志斌等, 2004),但由于这一问题本身的复杂性,在现实研究中,各种途径的现实可操作性都受到了限制。然而,仔细分析,不管是尺度效应还是划区效应,造成“可塑性面积单元问题”的一个重要原因就是用于计算异质性的样方数目不同。因而,对于种群生态学或群落生态学中的空间异质性研究而言,如果所选择样地面积的大小能够代表该种群或群落的总体特征,样地内若干个小小区能够分别代表不同的小生境类型,小区内每个样方能够反映种群或群落的具体特征,并且每个小区内具有相同数目的样方且其数目满足计算空间异质性的原则,那么,就可对不同小区内环境属性的空间异质性和植被属性的空间异质性的变化趋势进行比较,进而用环境属性的空间异质性来解释群落或种群尺度植被属性的空间异质性、解释植被动态(卢建国等, 2006)。

油蒿(*Artemisia ordosica*)群落经历半固定沙丘、固定沙丘、生草沙丘后,最终被较为稳定的后期群落

所代替(赵兴梁, 1991 ;杨宝珍等, 1994 ;郭柯等, 2000)。那么,在油蒿群落演替过程中,土壤属性空间异质性和植被属性空间异质性的相互作用是如何变化的? 针对这一问题,在本项研究中,选择半荒漠带腾格里沙漠油蒿后期群落——冷蒿(*A. frigida*)+油蒿群落为研究对象,在样地面积相同、样地内小区数目和面积相同以及小区内样方数目和样方面积相同的条件下,将统计学和地统计学方法结合起来,探讨了土壤水分和有机质以及油蒿和冷蒿密度空间异质性之间的关系,以促进生态稳定性研究和油蒿植被的恢复。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

试验区位于腾格里沙漠东缘的内蒙古阿拉善境内,海拔为 1 420 m,气候属干旱区,植被属半荒漠。年均气温为 8 ℃,平均年较差为 30.5 ℃,年降水量为 80 ~ 150 mm,且主要集中在 7 ~ 9 月(占年降水量的 65.3%),年均蒸发量为 3 000 ~ 4 000 mm,年均风速为 3.1 m·s⁻¹,以西北风为主。样地土壤属固定风沙土,地带性土壤为棕钙土。样地中油蒿和冷蒿占绝对优势,400 个样方中 355 个只有油蒿或冷蒿或二者,另外 37 个样方中伴生植物的总盖度为 0.5% ~ 2.0%,其余 8 个伴生植物的总盖度为 2.0% ~ 10.0%。伴生植物主要有画眉草(*Eragrostis pilosa*)、硬阿魏(*Ferula bungeana*)、黄蒿(*A. scoparia*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、沙生针茅(*Stipa glareosa*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)等。

1.2 研究方法

因研究区缓丘的丘顶间距离大致为 80 m,所以样地面积确定为 80 m × 80 m。考虑计算空间异质性的数据对原则(Journel & Huijbregts, 1978)和反映油蒿小群落特征原则,样地内设 4 m × 4 m 样方 20 × 20 个(共 400 个)。然后调查每个样方内油蒿和冷蒿的个体数,计算植物密度。同时,在每个样方内,采集 40 cm 处土样测定土壤湿度(烘干法测定, 3 次重复)、采集 0 ~ 5 cm 的混合土样带回实验室,土壤样品经风干、研磨后,再经 60 目的土壤筛进行过筛,用重铬酸钾容量法测定有机质。在野外实测样地地形,绘制地形图(图 1)。

冷蒿和油蒿种群分布格局判定方法为,先根据

图 1 样地地形图与区域化变量数据分区
Fig.1 Illustrations of sampling terrain and divisions for data of regionalized variables

样方内植物个体数的频度统计结果,计算其 Poisson 分布概率,再将观察值和根据 Poisson 分布概率计算的理论值在 SPSS 软件上进行 χ^2 检验,如果 $p > 0.05$,差异不显著,属于随机分布;如果 $p < 0.01$ 差异极显著,属于非随机分布。如果是非随机分布,然后依据分布系数法(该方法根据 Poisson 分布具有方差与均值相等的性质进行统计检验)的计算结果判定种群的分布格局。该统计量为: $C = S^2/\bar{u}$ (式中, $\bar{u}$ 为均值, S^2 为方差),当 $C = 0$,属于均匀分布; $0 < C < 1$,属于规则分布; $C = 1$,属于随机分布; $C > 1$,属于集群分布。

计算空间异质性的方法为,将整个样地区域化变量划为 8 个小区(图 1),每个小区内含 $4\text{ m} \times 4\text{ m}$ 的样方 50 个;在每个小区内,将调查和分析所得的土壤湿度和土壤养分以及油蒿密度和冷蒿密度数据分别依次按照采样空间位置排列,然后按照地统计学方法计算空间异质性。由于每个小区的面积和所含的样方数相同(计算空间异质性的数据对的数目相同),因此每个小区内不同属性空间异质性同一参数的变化趋势就具有可比性。

用 SPSS 对各指标数据进行描述统计,用 GS+ Win 7 进行变异函数计算,根据最优变异函数模型及其主要参数进行分析。变异函数采用下式(Math-eron, 1963)计算:

$$\gamma(h) = \sum (Z_i - Z_{i+h})^2 / 2N(h)$$

式中, $\gamma(h)$ 为变异函数, Z_i 为 i 点处各指标的区域化变量, Z_{i+h} 为 $i+h$ 点处各指标的区域化变量, $N(h)$ 为间隔距离 h 时的数据点对数量。

分形维数用公式 $D = (4 - m)/2$ 计算,其中 m 为 $2\gamma(h) = h^{(4-2D)}$ 双对数回归直线的斜率。

变异函数参数块金值(C_0)是空间距离为零时变异函数的值;基台值($C + C_0$)是系统或系统属性最大的变异,它可衡量不同变量的空间异质性大小;空间异质性比($C/(C + C_0)$)是空间自相关引起的空间异质性占总空间异质性中的比例,此值越大,空间自相关性越强;分形维数(D)表示变异函数曲线的曲率大小,该值越接近 2 表明越同质;变程(a)表示空间相关尺度,当采样间隔距离大于变程时,表明空间自相关性消失或者说变量与空间不相关。

2 结果与分析

2.1 冷蒿和油蒿种群的分布格局

χ^2 检验结果表明,该固定沙地上的油蒿种群和冷蒿种群均不属于随机分布;用分布系数法进一步分析表明,该样地油蒿种群和冷蒿种群均呈集群分布(表 1)。

从样地植物密度和土壤水分和有机质的空间分布来看(图 2),冷蒿种群密度的空间分布与土壤水分的空间分布略为相近,而油蒿种群密度的空间分布与土壤水分的空间分布相差较大,这说明该群落

表 1 样地内冷蒿和油蒿种群的分布格局
Table 1 Distribution patterns of *Artemisia frigida* and *A. ordosica* populations in sampling plots

分布格局 Distribution pattern	样方数 Quadrat number	总个体数 Total individuals	样方平均个体数 Mean individuals	方差 Variance	χ^2 检验 Chi-Square test			分布系数法 Method of distribution coefficient	
					χ^2	P	格局 Pattern	C	格局 Pattern
油蒿 <i>Artemisia ordosica</i>	400	5 388	13.99	134.37	372.79	0.00	非随机分布 Non-random distribution	9.60	集群分布 Clumped distribution
冷蒿 <i>A. frigida</i>	400	6 387	17.79	229.13	413.39	0.00	非随机分布 Non-random distribution	12.88	集群分布 Clumped distribution

图 2 土壤湿度、有机质以及油蒿和冷蒿密度的空间分布
Fig.2 Spatial distribution of soil moisture , organic matter , and densities of *Artemisia ordosica* and *A. frigida*

中土壤湿度与油蒿密度空间异质性的相关性已逐渐减弱,但与耐旱的冷蒿依然较强。

另一方面,油蒿种群密度的空间分布与土壤有机质的空间分布略为相近,而冷蒿种群密度的空间

分布与土壤有机质的空间分布相差较大,这说明油蒿的长期定居增加了土壤有机质含量,并促进了冷蒿的侵入。下面从空间异质性角度定量分析这些属性空间异质性之间的关系。

2.2 植物密度与土壤湿度和有机质的空间异质性

描述统计结果表明(表2),研究样地的土壤湿度变化于0.22%~1.31%,土壤有机质含量变化于0.73~5.38 g·kg⁻¹,油蒿密度变化于0~3.56 丛·m⁻²,冷蒿密度变化于0~4.06 丛·m⁻²。

变异函数分析表明,在块尺度上(80 m×80 m)8个分区土壤湿度与冷蒿密度基台值之间的回

归关系呈现为单调递增的幂函数关系,而土壤湿度与油蒿密度基台值之间的回归关系不显著;土壤有机质与油蒿密度基台值之间的回归关系呈现为单调递增的线性关系,而土壤有机质与冷蒿密度基台值之间的回归关系不显著(图3)。由于基台值是变异函数参数中衡量空间异质性最主要的参数,可表征空间异质性的变化。可见,土壤湿度的空间异质性与油蒿和冷蒿密度的空间异质性都有关,其中与冷蒿密度的空间异质性呈现为单调递增,与油蒿密度的空间异质性不呈单调变化;而土壤有机质的空间异质性与两种植物密度的空间异质性有关,其中

表2 土壤湿度、有机质和植物密度的描述统计
Table 2 Descriptive statistics of soil moisture, organic matter, and plant densities

属性 Attributes	计数 No.	平均 Mean	最小值 Min	最大值 Max	标准差 SD	峰值 Kurt	偏斜度 Skew
土壤湿度 Soil moisture (%)	400	0.60	0.22	1.31	0.20	1.60	1.02
有机质 Soil organic matter (g·kg ⁻¹)	400	2.12	0.73	5.38	0.72	1.48	1.03
油蒿密度 Density of <i>Artemisia ordosica</i> (ind.·m ⁻²)	400	0.84	0	3.56	0.72	1.42	1.34
冷蒿密度 Density of <i>A. frigida</i> (ind.·m ⁻²)	400	1.00	0	4.06	0.94	0.30	0.98

图3 植物密度与土壤湿度和有机质基台值之间的关系
Fig.3 Relationship between sills of plant densities and soil moisture and organic matter

与油蒿密度的空间异质性呈现为单调递增,与冷蒿密度的空间异质性则不呈单调变化,这印证了上述油蒿和冷蒿的分布格局与土壤湿度和有机质区域化变量的空间分布的对应关系。

计算结果表明,8个分区土壤湿度与油蒿密度和冷蒿密度的分形维数、异质性比和变程之间有的回归关系显著(表3),有的回归关系不显著(未列出)。从分形维数的变化看,随着植被耗水的增多与土壤含水量的普遍减小,油蒿密度的分形维数先减小后增大,而冷蒿密度的分形维数则相反,这说明在

固定沙丘阶段,土壤湿度的空间异质性与油蒿密度的空间异质性依然相关,尤其是与冷蒿密度的空间异质性有更大的相关性。换言之,在土壤湿度较低的地方,冷蒿通过较强的耐旱能力而提高了竞争力,样方内冷蒿个体数量迅速增加。从有效变程和空间异质性比的变化看,随土壤湿度有效变程的增加,油蒿密度的有效变程呈现较大波动,而且由空间自相关引起的油蒿密度空间异质性变化很大,这说明该样地群落空间异质性的复杂性,同时也说明该样地群落油蒿正处于演变中。

表3 植物密度与土壤湿度和有机质变异函数其它参数之间显著的回归关系
Table 3 Significant regression relationship between other parameters for variograms of plant densities and soil moisture and organic matter

参数 Parameters	自变量 <i>x</i> Independent variable	因变量 <i>y</i> Dependant variable	回归方程 Regression equation	<i>R</i> ²
<i>D</i>	<i>SM</i>	<i>DAF</i>	$y = 190.5x^3 - 1\,062.3x^2 + 1\,971.4x - 1\,215.9$	0.729 4
<i>D</i>	<i>SM</i>	<i>DAO</i>	$y = -134.56x^3 + 763.56x^2 - 1\,442.4x + 908.88$	0.590 7
<i>PH</i>	<i>SM</i>	<i>DAO</i>	$y = -78.621x^3 + 185.05x^2 - 144.09x + 38.038$	0.556 2
<i>ER</i>	<i>SM</i>	<i>DAO</i>	$y = 0.040\,4x^3 - 2.142x^2 + 33.413x - 119.38$	0.622 6
<i>D</i>	<i>DAO</i>	<i>SOM</i>	$y = 11.424x^3 - 62.344x^2 + 113.07x - 66.201$	0.515 2
<i>ER</i>	<i>DAO</i>	<i>SOM</i>	$y = -0.539\,3x^2 + 36.809x - 466.45$	0.727 4
<i>ER</i>	<i>DAF</i>	<i>SOM</i>	$y = 0.137\,7x^2 - 6.339\,3x + 65.351$	0.747 9
<i>ER</i>	<i>TDOF</i>	<i>SOM</i>	$y = -0.043\,3x^3 + 2.829\,7x^2 - 49.431x + 242.39$	0.550 5

D: 分形维数 Fractal dimension *PH*: 空间异质性比 Proportion of heterogeneity *ER*: 有效变程 Effective range *SM*: 土壤湿度 Soil moisture
SOM: 土壤有机质 Soil organic matter *DAO*: 油蒿密度 Density of *Artemisia ordosica* *DAF*: 冷蒿密度 Density of *A. frigida* *TDOF*: 油蒿和冷蒿总
密度 Total density of *A. ordosica* and *A. frigida* 显著的回归关系列于表中,不显著的回归关系未列入表中 Equations of significance were listed on the
table, and regression equations of in significance were not listed in the table

同样,8个分区土壤有机质与油蒿密度和冷蒿密度的分形维数、异质性比和变程之间有的回归关系显著(表3),有的回归关系不显著(未列入表3中)。有机质积累是前期植物作用的结果。随着油蒿密度的增加,油蒿地上部产生的凋落物使土壤有机质的含量逐渐增加;当油蒿密度增大到一定数量之后,由于竞争的加剧,油蒿个体植株长势变弱,单位面积内个体数量的增加并不必然带来群落总生物量的增加,因此表现为土壤有机质含量增长趋于平缓甚至有所降低。即在一定范围内,土壤有机质含量随着油蒿密度的增加而增加。结果表明,土壤有机质含量与油蒿密度分形维数之间和基台值之间有显著关系,而土壤有机质含量与冷蒿密度分形维数之间和基台值之间并没有显著关系,这说明在固定沙丘地段,与冷蒿相比,建群种油蒿对土壤有机质含量起着关键性作用。另一方面,随着油蒿密度有效变程的增加,土壤有机质的有效变程先增加后减小(表3),这和土壤有机质与冷蒿密度有效变程间的变化趋势相反,这也反映了油蒿和冷蒿在影响土壤

有机质含量空间格局上的地位差别。

3 讨 论

3.1 土壤空间异质性与植被空间异质性的相互作用

就植物演替系列中植物与土壤之间的相互作用关系而言,从理论上讲,群落形成初期,土壤属性决定植被属性,但植物群落经过较长时间的发育,土壤水分和养分发生动态变化,植被属性又反作用于土壤属性。在此过程中,土壤属性和植被属性的空间异质性地相应发生变化,群落形成初期土壤属性的空间异质性决定植被属性空间异质性,后期植被属性空间异质性又反作用于土壤属性空间异质性。

受“可塑性面积单元问题”制约,研究异质性与生物的空间分布的相互关联是一个棘手的问题(Mouillot *et al.*, 2000)。为了研究土壤空间异质性与植被空间异质性的关系,Kelly 和 Burke (1997)及 Burke 等(1999)采用一维方差分析,揭示了微生境异质性对生态系统过程的重要性,但他们的方法只能

用于点尺度研究,无法用于块尺度或大尺度研究。而对于块尺度或大尺度空间异质性的研究而言,由于同一区域化变量在不同尺度自相关性差异较大(Levin,1992),无法比较不同尺度的空间异质性,因而以往主要探讨区域化变量的空间变异结构及其变异大小(Goovaerts,1998),对油蒿群落的空间异质性的研究也是如此(陈玉福等,2000;Hirobe *et al.*,2001;Chen *et al.*,2002;程晓莉等,2003),同样无法定性地描述土壤属性和植被属性空间异质性之间的关系。

在本项研究中,将统计学方法和地统计学方法结合起来,讨论分析了土壤水分和有机质与油蒿和冷蒿密度空间异质性变化趋势的相关性,并得到了很好的结果,使得用空间异质性解释空间异质性成为可能。试验结果表明,植物密度的空间异质性与土壤湿度的空间异质性有关,土壤有机质的空间异质性与植物密度的空间异质性有关,用数学的方法印证了植物种群分布格局与土壤湿度和有机质空间分布的对应关系,这一尝试为植物群落学和种群学进行生、地之间空间异质性研究提供了一种新的途径。分析表明,油蒿为演替前期植物,油蒿长期生长积累了土壤有机质,而冷蒿为演替后期植物,土壤水分依然较强烈地影响它的格局,所以油蒿密度的空间异质性决定土壤有机质的空间异质性,土壤水分的空间异质性决定冷蒿密度的空间异质性。

3.2 土壤空间异质性与群落的演替

植被与其生存的环境之间是一种相互依赖和制约的关系。土壤水分决定植物地上部生长,而地上部植物的影响一直被认为是决定有机质和可利用养分的最重要因子(Hook *et al.*,1991;Burke *et al.*,1995;Vinton & Burke,1995)。由于土壤是时空连续的变体,具有高度的异质性(Huggett,1998),个体植物在适应和竞争过程中不得不对由非生物和生物资源所导致的异质性作出响应(Jackson & Caldwell,1993),因而空间异质性是影响植物群落稳定性的重要因素(Chapin *et al.*,1998)。综上所述,受“可塑性面积单元问题”制约,国内外鲜见用土壤空间异质性的变化来解释群落的演替,因而无法在此进行对比分析讨论。然而,对本项研究进行分析表明,对于正在演替的油蒿群落,油蒿密度和冷蒿密度的空间异质性都与土壤湿度的空间异质性有关,但与后期植物冷蒿密度呈现为递增的关系;土壤有机质的空间异质性与油蒿密度的空间异质性和冷蒿密度的空间异质性都有关,但与前期植物油蒿密度呈现为递增

的关系。这表明,该群落中土壤湿度与油蒿密度空间异质性之间的相关性已逐渐减弱,但与冷蒿密度的相关性依然较强;油蒿的长期定居增加了土壤有机质含量,并促进了冷蒿的侵入。

对于干旱区的油蒿群落而言,降水补给部分在浅土层中被浅根系植物吸收和截留,渗入深沙层的水分减少,同时由于植物对土壤水分的不断消耗,土壤水分条件趋于恶化,这就导致衰老油蒿逐渐死亡(赵兴梁,1991;李新荣,2005)。本项研究结果表明,在油蒿演替群落中,冷蒿种群和油蒿种群的分布都呈现为集群分布,这说明油蒿呈片状或者斑块状死亡,冷蒿则呈片状或者斑块状出现。事实上,植被的格局和过程都与空间异质性的变化密切相关,而空间异质性的变化则是一定尺度上区域化变量分异的体现。在干旱的腾格里沙漠,由于种群群体的均质作用,使得对土壤水分的消耗表现出一定的均质性,同时对土壤养分的贡献也表现出一定的均质性,而这种均质性往往与一定地形、地貌以及土壤水文与土壤理化性质相关联,因而,当一定尺度土壤水文与土壤理化性质发生变化时,它们的空间异质性也随着变化,而这种空间异质性的变化可能在不利于某一物种的同时有利于另一物种,因而,土壤空间异质性的变化是植物群落建群种替代的驱动力。

另一方面,权衡(Trade-off)关系是种群生态学和群落生态学的一个重要规律。对于油蒿演替群落而言,仅有油蒿和冷蒿两个优势种,群落的物种总密度受土壤水分和养分制约,而研究地段总的土壤水分和养分是相对恒定的,如果油蒿和冷蒿和土壤属性的空间异质性表现出此消彼长的现象,则说明土壤空间异质性影响群落的演替。本项研究结果表明,油蒿和冷蒿总密度的空间异质性与土壤湿度和有机质的空间异质性之间没有单调变化的关系,而后期植物冷蒿密度与土壤湿度的空间异质性之间呈现为递增的关系,前期植物油蒿密度与土壤有机质的空间异质性的空间异质性之间呈现为递增的关系,这从一定程度上说明了冷蒿和油蒿之间的竞争替代关系。

可见,在半荒漠带,土壤空间异质性的变化是油蒿群落演替的基础。

参 考 文 献

- Burke IC, Lauenroth WK, Coffin DP (1995). Soil organic matter recovery in semiarid grasslands: implications for the conservation reserve program. *Ecological Applications*, 55, 793–801.

- Burke IC, Lauenroth WK, Riggle R, Brannen P, Madigan B, Beard S (1999). Spatial variability of soil properties in the shortgrass steppe: the relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns. *Ecosystems*, 2, 422 – 438.
- Chapin FS III, Sala OE, Burke IC, Grime JP, Hooper DU, Lauenroth WK, Lombard A, Mooney HA, Mosier AR, Naeem S, Pacala SW, Roy J, Steffen WL, Tilman D (1998). Ecosystem consequences of changing biodiversity: experimental evidence and a research agenda for the future. *BioScience*, 48, 45 – 52.
- Chen YF (陈玉福), Yu FH (于飞海), Dong M (董鸣) (2000). Spatial heterogeneity of the psammophytic half-shrub community in Mu Us Sandland. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 568 – 572. (in Chinese with English abstract)
- Chen YF, Yu FH, Dong M (2002). Scale-dependent spatial heterogeneity of vegetation in Mu Us sandy land, a semi-arid area of China. *Plant Ecology*, 162, 135 – 142.
- Cheng XL (程晓莉), An SQ (安树青), Qin P (钦佩), Liu SR (刘世荣) (2003). The heterogeneity in spatial distribution of the above-ground biomass in the degraded grasslands in Ordos. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1526 – 1532. (in Chinese with English abstract)
- Dudley G (1991). Scale, aggregation, and the modifiable areal unit problem. *Operational Geographer*, 9, 28 – 33.
- Forman RTT, Godron M (1986). *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Gallardo A (2003). Spatial variability of soil properties in a floodplain forest in Northwest Spain. *Ecosystems*, 6, 564 – 576.
- Goovaerts P (1998). Geostatistical tools for characterizing the spatial variability of microbiological and physico-chemical soil properties. *Biology and Fertility of Soils*, 27, 315 – 334.
- Guo K (郭柯), Dong XJ (董学军), Liu ZM (刘志茂) (2000). Characteristics of soil moisture on sand dunes in Mu Us sandy grassland: why *Artemisia ordosica* declines on old fixed sand dunes. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 275 – 279. (in Chinese with English abstract)
- He XD (何兴东), Gao YB (高玉葆), Zhao WZ (赵文智), Cong ZL (丛自立) (2004). Geostatistics analyzing to cause of formation of circle distribution of plant communities in Korqin Sandy Land. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 15, 1512 – 1516. (in Chinese with English abstract)
- He ZB (何志斌), Zhao WZ (赵文智), Chang XL (常学礼) (2004). The modifiable areal unit problem of spatial heterogeneity of vegetation communities in the transitional zone between oasis and desert. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 616 – 622. (in Chinese with English abstract)
- Hirobe M, Ohte N, Karasawa N, Zhang GD, Wang LH, Yoshikawa K (2001). Plant species effect on the spatial patterns of soil properties in the Mu-us desert ecosystem, Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 234, 195 – 205.
- Hook PB, Burke IC, Lauenroth WK (1991). Heterogeneity of soils and plant N and C associated with plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil*, 138, 247 – 256.
- Huggett RJ (1998). Soil chronosequences, soil development and soil evolution: a critical review. *Catena*, 32, 155 – 172.
- Jackson RB, Caldwell MM (1993). The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 74, 612 – 614.
- Jelinski DE, Wu JG (1996). The modifiable areal unit problems and implication for landscape ecology. *Landscape Ecology*, 11, 129 – 140.
- Journel AG, Huijbregts CG (1978). *Mining Geostatistics*. Academic Press, London.
- Kelly RH, Burke IC (1997). Heterogeneity of soil organic matter following death of individual plants in shortgrass steppe. *Ecology*, 78, 1256 – 1261.
- Levin SA (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73, 1943 – 1967.
- Li XR (李新荣) (2005). Influence of soil spatial heterogeneity on vegetation restoration in arid sandy area. *Science in China Series D: Earth Sciences* (中国科学 D 辑·地球科学), 35, 361 – 370. (in Chinese)
- Lu JG (卢建国), Wang HT (王海涛), He XD (何兴东), Gao YB (高玉葆) (2006). Responses of *Artemisia ordosica* population to soil moisture spatial heterogeneity on semi-fixed dune of Mu Us sandy land. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 1469 – 1474. (in Chinese with English abstract)
- Matheron G (1963). Principles of geostatistics. *Economic Geology*, 58, 1246 – 1266.
- Mouillot D, Lepretre A, Andrei-Ruiz MC, Mouillot F, Viale D (2000). A stochastic model for the spatial distribution of species based on an aggregation-repulsion rule. *Population Ecology*, 42, 293 – 303.
- Pickett STA, Cadenasso ML (1995). Landscape ecology, spatial heterogeneity in ecological system. *Science*, 269, 331 – 334.
- Schlesinger WH, Raikes JA, Hartley AE, Cross AF (1996). On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 77, 364 – 374.
- Schlesinger WH, Reynolds JF, Cunningham GL, Huenneke LF, Jarrell WM, Virginia RA, Whitford WG (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247, 1043 – 1048.
- Vinton MA, Burke IC (1995). Interactions between individual plant

species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology*, 76, 1116 – 1133.

Wang QB (王其兵), Li LH (李凌浩), Liu XH (刘先华), He JS (贺金生) (1998). Spatial heterogeneity of soil organic carbon and total nitrogen in an Xilin River Basin grassland, Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 22, 409 – 414. (in Chinese with English abstract)

Wu JG (邬建国), Jelinski DE (1995). Pattern and scale in ecology: modifiable areal unit problem. In: Li B (李博) ed. *Modern Ecological Issues* (现代生态学讲座). Science Press, Beijing, 1 – 9. (in Chinese)

Yang BZ (杨宝珍), Dong XJ (董学军), Gao Q (高琼), Liu ZM (刘志茂), Alatengbao (阿拉腾宝) (1994). A study on the transpiration and water-deficit regime of the *Artemisia ordosica* community. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 18, 161 – 170. (in Chinese with English abstract)

Zhao XL (赵兴梁) (1991). Discussion on plant dune fixation on Shapotou area. In: Shapotou Research Station of Desert Science, Chinese Academy of Sciences (中国科学院兰州沙漠研究所沙坡头沙漠科学研究所) ed. *Research on Controlling Shifting Sand* (No. 2) (流沙治理研究(二)). Ningxia People's Press, Yinchuan, 27 – 57. (in Chinese)

责任编辑：王政权 责任编辑：刘丽娟