

科尔沁沙地西缘两种沙丘上盐蒿种群空间点格局研究

杨青惠¹, 张定海²

¹甘肃农业大学理学院, 甘肃 兰州

²甘肃农业大学理学院数量生物研究所, 甘肃 兰州

收稿日期: 2025年2月27日; 录用日期: 2025年4月30日; 发布日期: 2025年5月14日

摘要

研究科尔沁沙地西缘主要固沙灌木盐蒿(*Artemisia halodendron*)种群的空间分布格局和空间关联性, 可以为该区域固沙灌木保护和防风固沙提供科学依据。沿地形在科尔沁沙地西缘半固定沙丘和流动沙丘上分别设置40 × 160 m和40 × 148 m的样方, 采用点格局分析方法, 结合不同零模型综合分析0~20 m尺度盐蒿物种的数量结构特征、空间分布格局及种内关联。研究结果表明: 1) 基于异质泊松模型, 半固定沙丘上各生长发育阶段的盐蒿种群聚集程度较流动沙丘强。半固定沙丘盐蒿个体在研究尺度上以聚集分布为主, 随着尺度的增大, 聚集程度逐渐减弱且趋于随机分布; 流动沙丘盐蒿种群则表现出在小尺度上聚集, 在大尺度上随机的空间分布格局。2) 基于泊松聚块模型, 盐蒿种群在半固定沙丘的中小尺度上表现出正向偏离模型, 在流动沙丘的部分尺度上表现出负向偏离模型, 其余尺度内符合模型。嵌套双聚块模型进一步检验表明, 在0~20 m研究尺度范围内, 盐蒿种群在两种沙丘上均符合模型。3) 基于先决条件模型, 两种沙丘上盐蒿种群个体间表现出相似的空间关联性。即幼株与营养株在中小尺度上呈正关联, 其余尺度上无显著关联; 幼株与生殖株以及营养株与生殖株在中小尺度上呈正相关, 较大尺度上无显著关联。多种零模型检验表明, 生境异质性和种子扩散限制是形成科尔沁沙地半固定和流动沙丘上盐蒿种群的空间分布格局的主要原因。

关键词

科尔沁沙地, 盐蒿种群, 点格局分析, 空间分布, 空间关联性, 零模型

Study on Spatial Point Pattern of *Artemisia halodendron* Population on Two Sand Dunes in the Western Margin of Horqin Sandy Land

Qinghui Yang¹, Dinghai Zhang²

Abstract

The investigation of the spatial distribution patterns and spatial associations of the primary desert-stabilizing shrub, *Artemisia halodendron*, in the western margin of Horqin Sandy Land provides scientific evidence for the conservation and windbreak functions of this species. To achieve this, quadrats measuring 40×160 m and 40×148 m were established on semi-fixed and mobile sand dunes, respectively, along the terrain of the western margin of Horqin Sandy Land. Using point pattern analysis methods combined with various null models, the quantitative structural characteristics, spatial distribution patterns, and intra-specific correlations of *Artemisia halodendron* were analyzed at scales ranging from 0 to 20 meters. The results indicate that: 1) Based on the heterogeneous Poisson model, the aggregation intensity of *Artemisia halodendron* populations at different growth stages is stronger on semi-fixed sand dunes than on mobile sand dunes. On semi-fixed sand dunes, *Artemisia halodendron* individuals exhibit aggregated distributions at the research scale; however, as the scale increases, the degree of aggregation decreases, and the population distribution tends towards randomness. Conversely, on mobile sand dunes, populations display aggregated distributions at smaller scales but random spatial distribution patterns at larger scales. 2) Based on the Poisson cluster model, *Artemisia halodendron* populations on semi-fixed sand dunes positively deviate at small to medium scales, while they negatively deviate at certain scales on mobile sand dunes, with the remaining scales conforming to the model. Further validation using nested double-cluster models confirms that *Artemisia halodendron* populations in two sand dune habitats adhere to this model within scales of 0~20 meters. 3) Based on antecedent condition models, individuals of *Artemisia halodendron* populations in two sand dune habitats show similar spatial correlations: young plants positively correlate with nutrient plants at small and medium scales but show no significant correlation otherwise; similarly, young plants correlate positively with reproductive plants, as do nutrient plants with reproductive ones at small and medium scales, without significant associations observed at larger ones. Multiple null model tests indicated that habitat heterogeneity and seed dispersal limitation are the main reasons for the spatial distribution pattern of *Artemisia halodendron* populations on semi-fixed and mobile sand dunes in Horqin Sandy Land.

Keywords

Horqin Sandy Land, *Artemisia halodendron* Population, Point Pattern Analysis, Spatial Distribution, Spatial Correlation, Null Model

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

植物个体的分布格局及其空间关联, 是植物群落与所处环境长期作用的结果, 反映了种群和群落结构的合理性。通过探究种群及不同生长阶段植物个体的空间分布和关联性, 可以深入对潜在生态过程的理解, 如更新、演替、死亡、种内相互作用以及与周围生态环境之间的关系[1]。此外, 种间空间关联也可为群落动态和生物多样性维持机制提供重要信息[2]。种群空间分布类型以及种内种间关联性是探究

空间点格局的两个主要内容, 种群的空间格局与形成该格局的生态学过程密切相关[3][4]。空间格局分析作为描述生物间的相互作用和解释格局与过程之间关系的重要方法[5], 在动植物群落的聚集、动态和功能中发挥着重要作用, 如今已被广泛应用于研究动植物群落的空间分布和关联性[6]。种群空间分布分为随机、聚集和均匀分布三种类型[7], 而种内和种间的空间关联分为互相吸引(正关联)、互相排斥(负关联)、或独立(无关联性)[8]。空间分布格局和空间关联与各种因素和生态过程有关, 如物种的生物学特性、生境异质性[9]、种内种间关系[10]、扩散限制[11]、密度依赖[12]和人为干扰[13]等。

种群点格局分析方法众多, 目前生态学家使用较多的对种群点格局进行分析的统计量有 Ripley 的 K 函数 $K(r)$ 、修正版 L 函数 $L(r)$ (Besag 于 1977 年提出)、成对关联函数 $g(r)$ (Stoyan 于 1994 年提出)以及 $O(r)$ 函数(Wiegand 于 1999 年提出)等[14][15]。在分析过程中常采用空间完全随机模型(Complete Spatial Randomness model, CSR)、异质泊松模型(Heterogeneous model, HP)、先决条件模型(Antecedent Condition model, AC)、泊松聚块模型(Poisson Cluster Process model, PC)以及嵌套双聚块模型(Nested Double Cluster-Process model, DC)等零模型确定种群空间分布格局的产生机制[16][17]。

盐蒿(*Artemisia halodendron*)亦称沙蒿、褐沙蒿, 为菊科蒿属半灌木, 主要分布于我国东北部科尔沁沙地的流动及半固定沙丘区域[18]。作为科尔沁沙地的优良固沙灌木, 盐蒿表现出优良的抗旱性、耐沙埋能力、耐贫瘠以及生长迅速的特性, 在维持沙地生态系统功能、防风固沙以及促进生态恢复等方面发挥着关键作用[19]。目前, 针对盐蒿的研究主要包括种子萌发[20]、干旱胁迫[21]、群落的形成与演替[22]和土壤水分等方面[23]。但对盐蒿种群以及不同生长阶段的个体在科尔沁沙地西缘上的空间点格局研究鲜有报道。同时, 已有的研究仍未厘清生境异质性和种子扩散机制对盐蒿种群的影响机制。因此, 本研究以科尔沁沙地西缘半固定和流动沙丘上的盐蒿种群为研究对象, 运用空间点格局分析方法, 在 0~20 m 尺度范围内开展盐蒿种群的空间分布格局及其种内空间关联性的研究, 揭示二者在不同沙丘上的差异, 以期对科尔沁沙地盐蒿种群的结构优化调整和防风固沙工作提供理论支撑。

2. 材料与方法

2.1. 研究区概况

本研究区域地处科尔沁沙地西缘, 位于中国内蒙古自治区赤峰市东北部(43°02'N, 119°39'E), 海拔大约为 480 m。年平均降水量为 368 mm, 年平均蒸发量为 1690 mm, 年平均气温在 5℃~7.5℃之间。霜冻期为 11 月至次年 4 月, 无霜期为 140 至 280 天。主导风向为北向和西北向, 年平均风速为 3.6 m/s, 风速 ≥ 5 m/s 的起风频次为每年 210~310 天, 最高可达 330 天; 风速 ≥ 17.2 m/s 的强风天气出现频率为 25~40 天/每年, 沙尘天气出现 10~15 天/年, 以春季为主。主要土壤类型为砂粟子土, 但由于沙漠化严重, 大部分土壤已退化为风沙土。作为中国最大的沙地, 沙丘覆盖了陆地总面积的 53%, 流动沙丘占据了其中的 5.5%, 半固定沙丘占 20%, 固定沙丘占比达到 27.5%。主要的固沙灌木包括盐蒿、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla* Lam.)和黄柳(*Salix gordejvii*)等。

2.2. 研究方法

2.2.1. 样地设置

2022 年 8 月, 在对科尔沁沙地开展综合考察后, 沿地形(包括迎风坡、背风坡、丘顶和丘底)在研究区域西缘典型的半固定沙丘(119°65'29"E, 43°02'53"N)和流动沙丘(119°63'91"E, 43°02'69"N)上设立调查样地(图 1), 调查样地大小分别为 40 × 160 m 和 40 × 148 m。进一步将样地细分为多个 4 × 4 m 的小样方, 半固定沙丘划分为 370 个, 流动沙丘划分为 400 个。对小样方内固沙灌木盐蒿个体的基本信息进行调查, 调查内容包括灌木的地理坐标、生长发育阶段、株高、东西和南北冠幅大小。对地理坐标的测定选用 GPS-

PTK 定位仪(南京鼎吉测绘仪器有限公司, S86T, 精度为 2 cm)测定。将灌木分为 4 个生长发育阶段: 幼株(Y)、营养株(N)、生殖株(R)以及死株(D)。一方面, 由于样地中死株数量较少, 另一方面, 死株个体死亡的原因和其所处的生长阶段差异较大, 如不同阶段的个体均会由于干旱、病虫害、啃食等原因致死。因此, 本研究在进行空间点格局分析时未对死株进行分析。

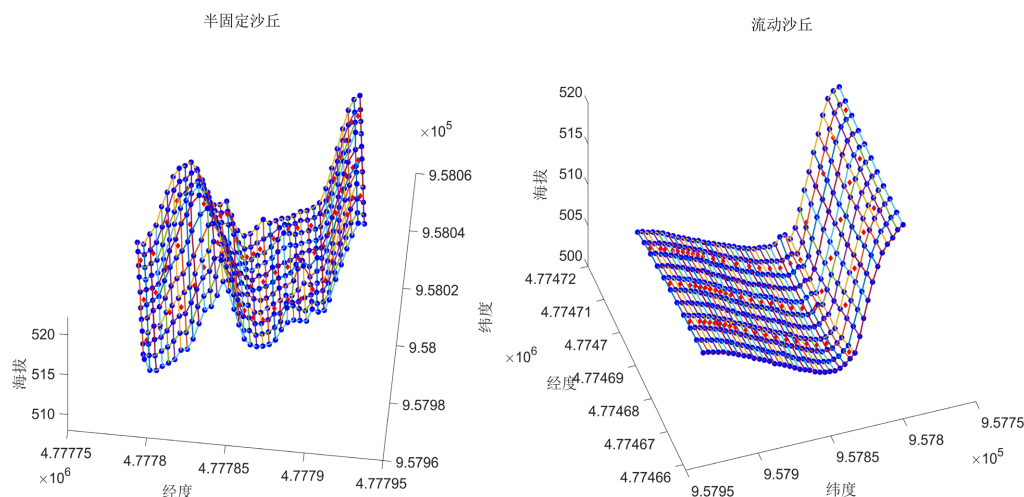


Figure 1. Schematic diagram of semi-fixed dune and fixed dune plot
图 1. 半固定沙丘和固定沙丘样地示意图

2.2.2. 点格局分析

本研究采用在 Ripley's K 函数的基础上提出的 $g(r)$ 函数对研究区半固定和流动沙丘上的盐蒿种群在 0~20 m 研究尺度上的空间分布格局进行分析[14]。其中, Ripley's K 函数的表达式如公式(1)所示:

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

其中, A 为样地面积; n 为样地内个体总数; u_{ij} 表示种群中两个个体之间的距离; I 是示性函数, 当植物个体 i 与个体 j 的距离 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij})$ 值为 1; 反之, 则 $I_r(u_{ij})$ 值为 0; w_{ij} 为边缘校正的加权因子, 它反映的是以植物个体 i 为圆心、 u_{ij} 为半径的圆, 其落在面积 A 内的弧长相对于整个圆周长的比值。利用 Ripley's K 函数在进行空间格局分析时, 会产生累积效应[24]。因此, 在 K 函数的基础上衍生出了 $g(r)$ 函数, 使用圆环来代替圆, 这样可以有效消除大尺度上的累积效应。 $g(r)$ 函数的表达式如公式(2)所示:

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \times \frac{dK(r)}{dr} \quad (2)$$

采用双变量 $g_{12}(r)$ 函数进行空间关联性分析, 双变量的成对关联函数 $g_{12}(r)$ 的计算公式如公式(3)所示:

$$g_{12}(r) = \frac{1}{2\pi r} \times \frac{dK_{12}(r)}{dr} \quad (3)$$

当 $g_{12}(r) = 1$ 时, 表示两个物种或个体在距离为 r 处没有显著关联; $g_{12}(r) > 1$ 表示两个物种或个体在距离为 r 处显著正关联; $g_{12}(r) < 1$ 表示两个物种或个体在距离为 r 处显著负关联。

在进行空间点格局分析时, 采用蒙特卡罗模拟构建 95% 置信区间包络线。对于单变量点格局分析而言, 当 $g(r)$ 值在某一研究尺度处位于在包迹线上方时, 种群表现为聚集分布; 当 $g(r)$ 值位于上下包迹线之内时, 种群表现为随机分布; 当 $g(r)$ 值位于包迹线下方时, 种群表现为均匀分布。对于双变量的空间关联分析, 当 $g_{12}(r)$ 函数值在包迹线上方时, 表示种群间存在正关联关系; 当 $g_{12}(r)$ 函数值位于包迹线内

时,说明种群间无关联关系;当 $g_{12}(r)$ 函数值位于包络线下方时,说明种群间存在负关联关系。本研究数据整理工作采用 Excel 2016 完成;点格局分析使用 Programita 2018 软件完成;文中所有曲线图使用 R 语言绘制。

2.2.3. 零模型

零模型采用假设检验的方法通过将实际观察到的格局与零假设下的预期格局进行比较,通过检验观察到的格局的显著性,进而推断出对观察到的格局产生重要影响的影响因素,探索产生这些格局的潜在的生态学机制[17]。选择恰当的零模型是准确分析植物种群空间点格局的关键。目前,常用于空间点格局的零模型有完全空间随机模型、异质泊松模型、先决条件模型、泊松聚块模型和嵌套双聚块模型。其中,异质泊松模型剔除了生境的异质性,其强度随环境因子而变化。先决条件模型假设其中一个灌木种群(例如,处于某一生长阶段的灌木种群)的位置不变,另一种群(例如处于另一生长阶段的灌木种群)中的灌木服从随机分布,进而分析种群内部不同生长阶段个体间的关联性。泊松聚块模型描述的是种群繁殖过程中所引起的聚集分布。模型假设母体按照完全随机过程发生,而每个母体产生随机数量的子代个体,子代个体在空间中的位置相对于母体而言遵循双变量高斯分布[15]。作为泊松聚块模型的多代扩展,嵌套双聚块模型用于分析生境异质和扩散限制的协同效应[17]。进一步,样地中不同固沙灌木位于沙丘的不同微地貌类型上,例如迎风坡、背风坡、丘顶和丘底,不同微地貌上固沙灌木的分布、土壤水分、土壤质地均存在显著差异。同时,生境异质性通常在大尺度上起作用,为消除环境异质性导致的固沙灌木分布不均对空间分布格局产生的影响,本研究在选取零模型时没有采用完全空间随机零模型[25]。

3. 结果与分析

3.1. 两种沙丘上盐蒿种群的组成结构

图 2 展示了两种沙丘上盐蒿种群的数量特征,可以看出,半固定沙丘和流动沙丘盐蒿种群个体结构在不同生长发育阶段存在显著差异,且半固定沙丘上盐蒿总数明显高于流动沙丘。具体而言,半固定沙丘上盐蒿个体数量达到了 1561 株。其中,生殖株和营养株数量占据主导地位,分别为 963 株和 484 株,分别占盐蒿种群的 61.7%和 31%,合计占种群的 92.7%;幼株和死株分别有 85 和 29 株,各自占种群的比例仅为 5.4%和 1.9%。流动沙丘上盐蒿个体共计 218 株,其中幼株最多有 170 株,占盐蒿种群的 78%;生殖株和营养株分别有 23 株和 25 株,分别占种群的 10.5%和 11.5%,未观察到死株。

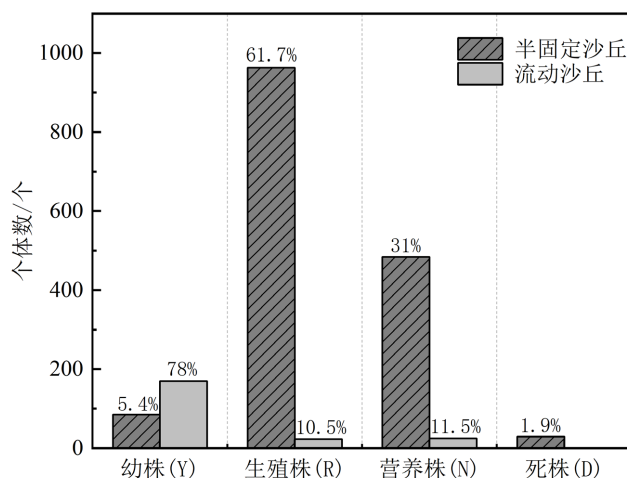


Figure 2. Population composition and structure of *Artemisia halodendron*
图 2. 盐蒿种群组成结构

3.2. 两种沙丘上盐蒿种群的空间分布格局

图2为在异质泊松(HP)零模型下使用单变量成对关联函数 $g(r)$ 得到的两种沙丘上盐蒿种群整体及不同生长阶段个体的空间分布格局图。对半固定沙丘的盐蒿种群而言(图3(a)~(d)), 在未考虑生境异质性的HP模型下, 除幼株在中等和较大尺度上呈随机分布外, 无论是种群整体还是不同生长阶段的个体, 大都表现为聚集分布。对流动沙丘上的盐蒿种群而言(图3(e)~(h)), 盐蒿种群各生长发育阶段个体表现出小尺度聚集, 中等和较大尺度上随机的分布格局。同时, 半固定沙丘上不同生长阶段盐蒿个体的聚集强度要远高于流动沙丘个体。具体而言, 种群整体在0~20 m尺度上呈聚集分布(图3(a))。从不同生长发育阶段来分析, 在幼株阶段, 种群在0~9 m尺度范围内呈聚集分布, 大于9 m尺度时逐渐转变为随机分布(图3(b)); 营养株在研究尺度范围内呈聚集分布, 仅在19~20 m尺度上呈随机分布(图3(c)); 生殖株在0~20 m研究尺度范围内完全表现为聚集分布, 但随着研究尺度的增大, 种群有向随机分布转变的趋势(图3(d))。流动沙丘上的盐蒿种群整体在0~7 m的较小尺度范围内表现为聚集分布, 而在大于7 m的中等和较大尺度上表现为随机分布(图3(e)); 幼株在0~6 m尺度上表现为聚集分布, 研究尺度大于6 m时则转变为随机分布(图3(f)); 营养株(图3(g))和生殖株(图3(h))均在0~3 m研究尺度上聚集, 大于6 m尺度上随机分布。

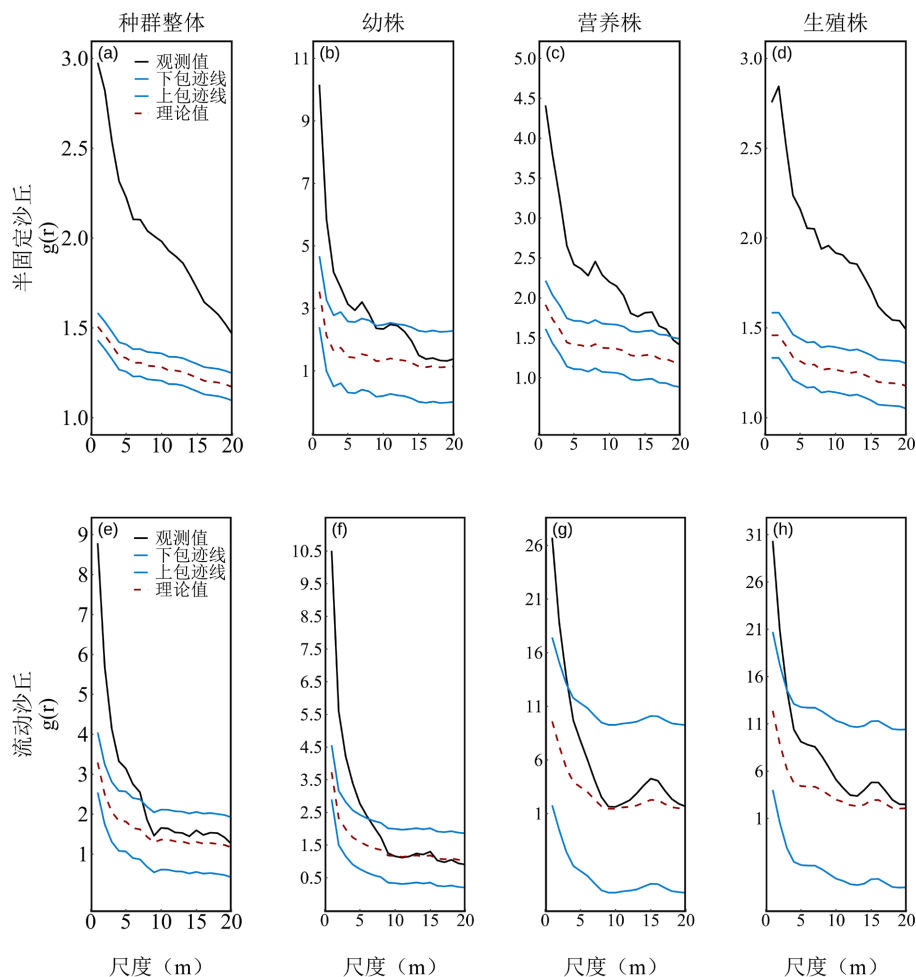


Figure 3. Spatial distribution pattern of *Artemisia halodendron* population on two sand dunes based on Heterogeneous Poisson (HP) null model

图3. 基于异质泊松零模型(HP)的两种沙丘上盐蒿种群个体空间分布格局

图 4 分别为在泊松聚块模型(PC)和嵌套双聚块模型(DC)零模型下半固定和流动沙丘上盐蒿种群母体(生殖株)和子代个体(营养株和幼株)的空间点格局。在泊松聚块零模型下, 半固定沙丘上(图 4(a))的盐蒿种群在中小尺度上正向偏离模型, 而在较大尺度上符合泊松聚块模型; 相比之下, 流动沙丘上(图 4(c))的盐蒿在大部分尺度上符合泊松聚块模型, 仅在部分尺度上负向偏离模型。具体而言, 对于半固定沙丘上的盐蒿种群, 种群在 0~9 m 尺度上正向偏离泊松聚块模型, 表现为聚集分布; 10~20 m 尺度上符合模型, 表现为随机分布(图 4(a))。对于流动沙丘上的盐蒿种群, 种群在 7~8 m 尺度和 12 m~18 m 尺度上负向偏离泊松聚块模型, 表现为均匀分布; 其余尺度上符合模型, 表现为随机分布(图 4(c))。在嵌套双聚块模型下, 盐蒿种群在两种沙丘 0~20 m 研究尺度范围内均符合模型。泊松聚块模型中半固定沙丘上盐蒿种群在中小尺度上有偏离模型情况, 进一步通过嵌套双聚块模型检验发现, 种群在半固定沙丘 0~20 m 研究尺度范围内符合模型, 表现为随机分布(图 4(b)), 且观测值与理论值非常接近。同样, 相比流动沙丘下的泊松聚块模型, 嵌套双聚块模型中盐蒿种群在研究尺度内均符合模型, 表现为随机分布, 且观测值与理论值在较大尺度上非常接近(图 4(d))。

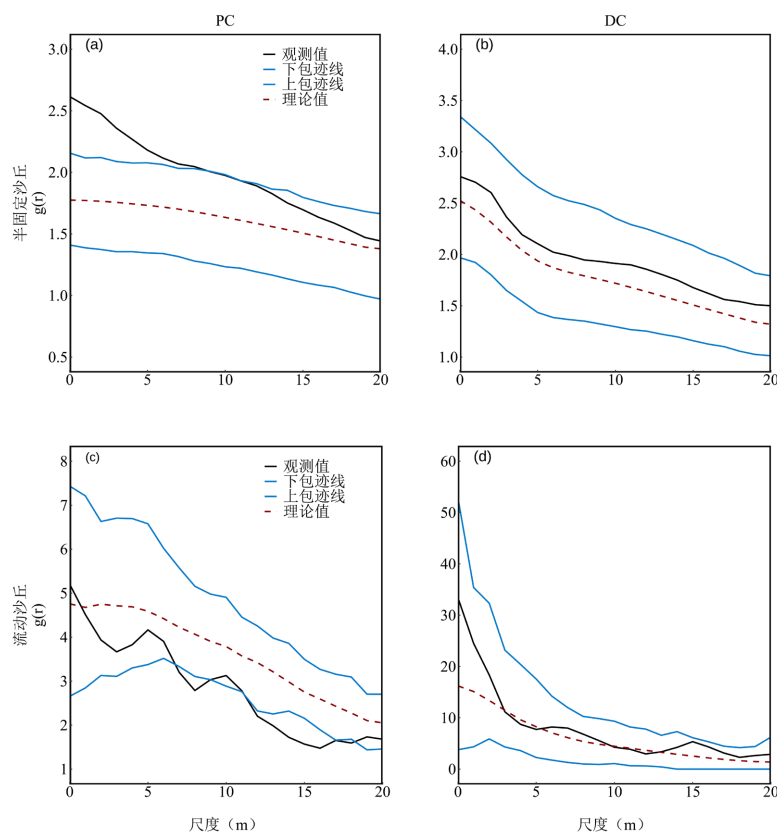


Figure 4. Spatial point pattern of *Artemisia halodendron* population on two sand dunes based on the Poisson Clustering (PC) model and the nested Double Clustering (DC) model

图 4. 基于泊松聚块模型(PC)和嵌套双聚块模型(DC)的两种沙丘上盐蒿种群的空间点格局

3.3. 不同沙丘上盐蒿种群的空间关联性

采用双变量成对关联 $g_{12}(r)$ 函数分析两种沙丘盐蒿种群的种内空间关联。结果表明, 在 AC 零模型下(图 5), 两种沙丘上的盐蒿种群展现出相似的种内空间关联性。整体而言, 两种沙丘上不同生长阶段的

种群表现为正关联和无关联交替出现的特点。幼株与营养株在中小尺度上基本表现为无关联, 在较大尺度上表现为正关联; 幼株与生殖株以及营养株和生殖株基本表现为在中小尺度上正关联, 在较大尺度上无关联的特点。具体而言, 在半固定沙丘上: 幼株与营养株在 0~14 m 尺度上没有显著关联性, 15~20 m 尺度上表现为正关联(图 5(a)); 幼株与生殖株在 3~7 m、10~11 m 表现为正关联, 其余尺度上均没有显著关联性(图 5(b)); 营养株与生殖株在 0~8 m 尺度上表现为正关联, 9~20 m 尺度上没有显著关联性(图 5(c))。在流动沙丘上: 幼株与营养株在 0~1 m、4~11 m、13~15 m 尺度上没有显著关联性, 其余尺度上均表现为正关联(图 5(d)); 幼株与生殖株在 0~3 m、9 m 以及 12~20 m 尺度上没有显著关联性, 其余尺度上表现为正关联(图 5(e)); 营养株与生殖株在 0~8 m 尺度上表现为正关联, 大于 9 m 尺度上没有显著关联性(图 5(f))。可见, 生境异质性对不同沙丘盐蒿种群的种内关联性在较大尺度上产生了显著影响。

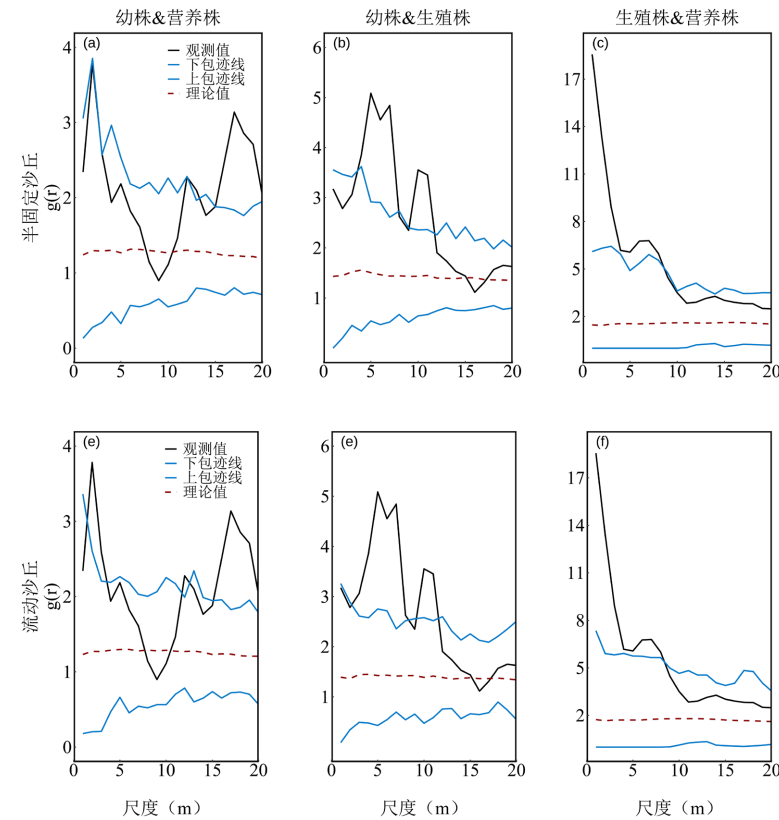


Figure 5. Spatial correlation of *Artemisia halodendron* population on two sand dunes based on the Antecedent Condition (AC) model
图 5. 基于先决条件模型(AC)的两种沙丘上盐蒿种群种内空间关联性

4. 讨论

4.1. 种群的年龄结构

种群的年龄结构与其空间分布格局之间存在着不可分割的紧密联系[26]。种群的年龄结构不仅是衡量种群内部动态变化和群落稳定性的关键指标, 还反映了种群与所处环境之间的相互作用关系[27]。研究区域半固定沙丘上盐蒿个体的数量明显高于流动沙丘。一方面, 这是因为半固定沙丘 0~80 cm 范围内, 其土壤含水量、养分较流动沙丘更高, 更加适宜盐蒿的生长。另一方面, 流动沙丘上频繁的沙埋和沙蚀也是限制盐蒿生长的重要原因。进一步, 半固定沙丘上营养株和生殖株数量较多, 幼株数量较少, 种群

的年龄结构大致呈偏正态分布, 属于稳定型群落。个体和根系较浅的幼株个体在盐蒿种群密集的半固定沙丘上, 与数量较多的营养株和生殖株相比, 其资源竞争的能力相对较弱。同时, 半固定沙丘上由于养分资源竞争和丰富的昆虫以及病原体等有害生物的影响也会增加幼株的死亡率[26]。研究区流动沙丘上幼株的数量较多, 说明种群拥有良好的更新能力, 属于增长型种群。一方面, 随着固沙灌木的生长, 其对资源的需求也日益增加, 这不仅加剧了种内竞争, 还引发了与其他固沙灌木物种的激烈争夺。另一方面, 受风沙流影响较大的流动沙丘基质极不稳定, 固沙灌木在生长过程中遭受风蚀和沙埋较为严重, 增加了植物个体死亡的风险, 削弱了对害虫和病原体的抵抗力[28]。这些因素共同作用, 导致群落中大龄固沙灌木的个体不断减少。

4.2. 空间分布格局分析

植物种群的空间分布格局受到多种因素的共同影响, 如生物特性(繁殖、种子扩散限制、种内或种间相互作用)和非生物因素(环境资源、海拔高度、地形等等[29], 并且与研究尺度大小密切相关。已有研究普遍认为植物种群表现出在小尺度上聚集, 在大尺度上随机的空间分布格局, 且聚集程度随研究尺度的增大而逐渐减弱[11][17][26][29]。在一定尺度内, 种群的聚集分布有助于发挥群体优势, 营造出适宜自身生长发育的环境, 并加强对外来物种入侵的防御能力, 进而确保种群能够稳定地发展。本研究区域位于科尔沁沙地西缘, 风沙流影响较大, 种群为了抵御恶劣环境并提升存活机会, 种群内个体彼此协同合作, 相互庇护, 形成了聚集分布的空间分布格局。这种空间分布格局也可能与生境异质性和扩散限制因素紧密相关。

4.2.1. 基于异质泊松模型的盐蒿种群空间分布格局

已有研究表明, 生境异质性对种群结构以及植物种群的空间分布格局产生了重要影响[4][27][30]。我们通过去除生境异质性影响的异质泊松零模型来解释盐蒿种群的空间分布格局以及这种空间分布格局形成的生态过程。研究发现, 在半固定沙丘上, 盐蒿种群不同生长发育阶段个体表现出特定的分布格局, 即除幼株在较大尺度上表现为随机分布外, 其余生长阶段的种群主要表现为聚集分布, 然而, 随着距离尺度的增加, 种群个体有向随机分布转变的趋势。这说明在盐蒿种群空间分布格局形成过程中, 生境异质性对幼株个体在半固定沙丘上的较大尺度上产生了显著影响, 对其余生长阶段盐蒿种群影响较小。中小尺度范围内空间连续性较好, 环境变量相对均匀, 生境异质性的作用有所减弱[29]。在此范围内, 盐蒿种群不同生长阶段之间相互作用, 使得盐蒿种群幼株在中小尺度范围内发生偏离。已有研究也表明, 在小尺度研究范围内生境异质性仅对部分种群有影响, 主要在大尺度上影响种群的空间分布格局。流动沙丘上的盐蒿种群整体及各生长阶段个体表现出在小尺度上聚集, 在大尺度上随机的空间分布格局。这与先前不同生长阶段的植物种群空间分布研究结果基本一致[31], 中小尺度上的聚集分布可能是在风沙作用下种子的传播机制影响的, 盐蒿种子体积小、质量轻、结实率高, 在风力的作用下容易传播[18], 但由于种子的传播能力有限, 导致大多数种子散落在母体附近, 离母体越远, 种子数量越少, 使得盐蒿种群在中小尺度下表现出聚集分布格局。随着研究尺度的增加, 生境异质性逐渐影响灌木种群的空间分布格局, 聚集现象逐渐减弱甚至消失, 这与其他学者的研究结论基本相同[17][32][33]。其原因是随着植物个体的生长发育, 光照、水分等资源变得稀缺, 生存空间不足, 种内竞争加剧, 种群发生自疏[34], 使得小尺度上个体间竞争激烈, 个体数量减少, 种群聚集程度减弱并逐渐向随机或均匀分布转变。在异质泊松零模型下两种沙丘上盐蒿种群的聚集强度均随着研究尺度的增加而逐渐减弱, 但半固定沙丘上种群的聚集强度明显要强于流动沙丘, 且流动沙丘聚集程度随尺度的增加而减弱的趋势较半固定沙丘而言更为明显。这也说明生境异质性对流动沙丘盐蒿种群的空间分布格局影响更大, 相较于半固定沙丘, 生境异质性更能揭示流动沙丘盐蒿种群空间分布格局形成的机制。

4.2.2. 基于泊松聚块和嵌套双聚块模型的盐蒿种群空间分布格局

虽然基于异质泊松零模型的分析能够揭示种群内个体的空间分布,但它尚不足以深入探究种群空间分布的内在机制[17]。为了更深入地了解种群空间分布格局的形成机理,结合泊松聚块模型和嵌套双聚块模型,以此来揭示种群聚集分布的内在机制。种子扩散限制也是揭示固沙灌木种群空间分布格局变化的重要因素,泊松聚块模型常用于检验扩散限制如何影响种群的空间分布格局[11][34][35]。本研究通过排除扩散限制后的泊松聚块模型发现,半固定沙丘上盐蒿种群在中小尺度上正向偏离泊松聚块分布,流动沙丘上盐蒿种群在 7~8 m 和 12~18 m 尺度上负向偏离泊松聚块模型,在其余研究尺度上符合模型,表现为随机分布。说明在科尔沁沙地西缘,种子扩散限制也是影响盐蒿种群空间分布格局的重要因素。进一步通过嵌套双聚块模型来检验生境异质性和扩散限制对种群空间分布格局的协同效应[17][35]。研究发现,不论是半固定沙丘还是流动沙丘,盐蒿种群在研究尺度范围内均符合模型。这表明盐蒿种群聚集分布的大聚块内存在较高密度的小聚块。形成这种多聚块机制的主要原因如下:其一,为了获取更多的资源与生存空间,盐蒿种群逐渐向外扩张,在扩张过程中,形成一些小规模聚块。在小聚块内部,植物之间资源共享,共同抵御恶劣环境,从而实现种群长期稳定发展。其二,盐蒿种群通过无性繁殖和有性繁殖两种方式实现种群的更新,这一过程受到沙埋因素的影响,以无性繁殖为主,生殖株与非生殖株繁殖方式不同,使得母株周围高密度聚集,进而在大聚块中形成小聚块[36]。其三,盐蒿种子的散布和萌发也是形成小规模聚块的重要原因。母株向不同方向散布种子,可能导致某些区域种子密度较高。同时,种子的萌发率也受到环境因素的影响,在适宜的环境条件下,种子的萌发率较高,从而形成小聚块[37]。综上,生境异质性和种子扩散限制协同影响了科尔沁沙地西缘盐蒿种群的空间分布格局。

4.3. 空间关联性分析

种内空间关联性常用于同一植被种群内不同生长阶段的个体之间关联性的定量描述,可以揭示种群的生存现状,反映种群内部个体间的合作与竞争关系[4][35]。同时,种内关联性也提供了种群动态、分布和个体间相互作用的生态过程和适应机制,这些生态过程和适应机制随着生长阶段的变化而变化[38]。在去除生境异质性的 AC 零模型下,幼株与营养株在中小尺度上无关联性,大尺度上表现为正关联性。由此可见,生境异质性对盐蒿种内空间关联产生了影响。在小尺度范围内,幼株个体对土壤水分、养分等资源的需求少且竞争力小,导致幼株与营养株之间的相互作用微弱,表现出无关联。随着研究尺度的增大,幼株与营养株之间形成了相互有利的环境,具有相似的生境偏好和环境适宜性,相互依存,互利共生,有利于维持群落的稳定。在中小尺度上,幼株与生殖株、生殖株与营养株以正关联为主,导致这一现象的原因可能是种子的扩散能力有限,其子代个体往往分布在母体(生殖株)周围较小的区域内,导致了小尺度上明显的聚集。盐蒿种群在不同生长阶段均需要通过其他各生长阶段个体的互利共生关系来维持生存,随着生长阶段的演替和研究尺度的增大,种内出现资源竞争,正关联性逐渐减弱,甚至趋向于无关联性。同时,盐蒿种群通过提升种群内部的相互依存性来应对严酷的生存环境,种内关系越强,未来在应对特殊恶劣环境时,所取得的生存资源更多,种群存活几率越大。

5. 结论

本文基于科尔沁沙地两种沙丘上盐蒿个体的地理位置和生长发育阶段信息,分析了不同沙丘生境下盐蒿种群的数量结构特征、空间分布格局及种内关联性。主要结论如下:

1) 半固定沙丘上盐蒿个体数量高于流动沙丘,且各生长发育阶段个体间结构差异显著。半固定沙丘上生殖株和营养株数量较多,标志着该群落结构趋于稳定,属于典型的稳定型群落。流动沙丘内幼株个体占优势,种群拥有良好的更新与恢复能力,属于增长型种群。

2) 半固定沙丘上, 在剔除生境异质性的异质泊松模型下, 除幼株在中等和较大尺度上呈现随机分布外, 无论是种群整体还是不同生长阶段的种群, 在 0~20 m 的尺度范围内大都表现为聚集分布。流动沙丘上的盐蒿种群, 无论是种群整体还是不同生长发育阶段的盐蒿种群, 都表现为小尺度聚集, 中等和较大尺度上随机分布的特点。相较于半固定沙丘, 生境异质性对流动沙丘上盐蒿种群空间分布格局的影响更为显著, 从而更能深入揭示盐蒿种群在流动沙丘上空间分布格局形成的内在机制。

3) 半固定沙丘上, 盐蒿种群在小尺度范围内分布格局正向偏离泊松聚块模型; 而在流动沙丘上, 在部分研究尺度上负向偏离泊松聚块模型, 这说明扩散限制在一定尺度上对两种沙丘盐蒿种群生殖株与非生殖株个体空间分布格局产生了影响, 且对半固定沙丘盐蒿种群空间分布格局的影响更为显著。进一步通过嵌套双聚块模型检验发现, 在研究尺度范围内两种沙丘盐蒿种群均符合模型, 即种群聚集分布的大聚块内存在较高密度的小聚块。综上, 种子扩散机制和生境异质性共同影响了盐蒿种群的空间分布格局。

4) 在剔除生境异质性的先决条件模型下, 不同生长阶段的盐蒿种群种内关联性主要以正关联和无关联为主, 且半固定与流动沙丘上盐蒿种群不同生长阶段的种内空间关联呈现相似的关联性。即营养株与幼株在较小尺度和大尺度上没有显著的空间关联性, 中等尺度上表现为正关联; 生殖株与幼株、生殖株与营养株在较大尺度上没有显著的关联性, 中小尺度上表现为正关联。

植物种群的空间分布格局是由多种因素共同作用、综合影响的, 因此在进一步的研究中, 还应考虑其他因素, 以揭示导致种群数量结构、空间分布格局、空间关联性等差异的形成机理。

致 谢

感谢参与野外实验过程中的各位研究人员的辛勤工作, 感谢甘肃农业大学理学院的张定海老师等在数据处理分析及论文修改过程提供的大力支持和帮助。

基金项目

国家自然科学基金项目(42361016); 甘肃农业大学青年导师扶持基金(GAU-QDFC-2023-07); 甘肃省科技厅重点研发计划 - 农业领域(23YFNA0036); 甘肃省科技创新计划 - “西部之光”人才计划项目(22JR9KA032)。

参考文献

- [1] 魏峥, 王晓, 宋维峰, 等. 坡位对浑善达克沙地小叶锦鸡儿空间分布影响[J]. 水土保持研究, 2016, 23(6): 102-107, 115.
- [2] 刘旻霞, 南笑宁, 夏素娟, 等. 皋兰老虎台红砂种群在不同坡向的空间格局及关联性[J]. 干旱区地理, 2019, 42(6): 1359-1367.
- [3] 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[J]. 生态学报, 2004, 24(1): 35-40.
- [4] 韩以晴, 张定海, 张志山. 腾格里沙漠红卫地区固定沙丘上固沙灌木种群空间分布格局与空间关联性研究[J]. 干旱区资源与环境, 2022, 36(3): 157-165.
- [5] 付贵全, 徐先英, 徐梦莎, 等. 民勤绿洲边缘两种生境红砂种群空间格局及关联性分析[J]. 干旱区地理, 2016, 39(1): 112-121.
- [6] 张金屯. 植被数量生态学方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995: 248-250.
- [7] Ben-Said, M. (2021) Spatial Point-Pattern Analysis as a Powerful Tool in Identifying Pattern-Process Relationships in Plant Ecology: An Updated Review. *Ecological Processes*, **10**, Article No. 56. <https://doi.org/10.1186/s13717-021-00314-4>
- [8] Wiegand, T. and Moloney, K.A. (2013) Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology. Chapman and Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/b16195>
- [9] Zhao, C., Zhao, W., Jin, M., Zhou, J., Ta, F., Wang, L., et al. (2022) Spatial Patterns of *Picea Crassifolia* Driven by

- Environmental Heterogeneity and Intraspecific Interactions. *Journal of Forestry Research*, **34**, 949-962. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01538-6>
- [10] Perea, A.J., Wiegand, T., Garrido, J.L., Rey, P.J. and Alcántara, J.M. (2021) Legacy Effects of Seed Dispersal Mechanisms Shape the Spatial Interaction Network of Plant Species in Mediterranean Forests. *Journal of Ecology*, **109**, 3670-3684. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13744>
- [11] 曲文杰, 王磊, 杨新国, 等. 基于零模型的腾格里沙漠东南缘固定沙地种群点格局分析[J]. 草业学报, 2024, 33(10): 37-45.
- [12] Rodríguez-Pérez, J., Imbert, B. and Peralta, J. (2022) Environment and Density-Dependency Explain the Fine-Scale Aggregation of Tree Recruits before and after Thinning in a Mixed Forest of Southern Europe. *PeerJ*, **10**, e13892. <https://doi.org/10.7717/peerj.13892>
- [13] Omelko, A., Ukhvatkina, O. and Zhmerenetsky, A. (2016) Disturbance History and Natural Regeneration of an Old-Growth Korean Pine-Broadleaved Forest in the Sikhote-Alin Mountain Range, Southeastern Russia. *Forest Ecology and Management*, **360**, 221-234. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.036>
- [14] Ripley, B.D. (1976) The Second-Order Analysis of Stationary Point Processes. *Journal of Applied Probability*, **13**, 255-266. <https://doi.org/10.2307/3212829>
- [15] Wiegand, T., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N. and Okuda, T. (2007) Analyzing the Spatial Structure of a Sri Lankan Tree Species with Multiple Scales of Clustering. *Ecology*, **88**, 3088-3102. <https://doi.org/10.1890/06-1350.1>
- [16] Velázquez, E., Martínez, I., Getzin, S., Moloney, K.A. and Wiegand, T. (2016) An Evaluation of the State of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology. *Ecography*, **39**, 1042-1055. <https://doi.org/10.1111/ecog.01579>
- [17] 王鑫厅, 侯亚丽, 梁存柱, 等. 基于不同零模型的点格局分析[J]. 生物多样性, 2012, 20(2): 151-158.
- [18] 鲍玉光, 塔娜, 斯芹格日勒, 等. 差不嘎蒿 HPLC 指纹图谱的建立及 2 种指标性成分含量测定[J]. 内蒙古林业科技, 2024, 50(1): 1-9.
- [19] 李雪华, 蒋德明, 阿拉木萨, 等. 科尔沁沙地 4 种植物抗旱性的比较研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(11): 1385-1388.
- [20] 丁杰萍, 罗永清. 盐蒿凋落物水浸提液对 4 种牧草种子萌发的影响研究[J]. 环境生态学, 2022, 4(8): 40-46
- [21] 满达, 宛涛, 蔡萍, 等. 干旱胁迫对盐蒿苗期内源激素含量的影响[J]. 中国草地学报, 2017, 39(3): 44-48, 120.
- [22] 曹文梅, 刘廷玺, 王冠丽, 等. 基于 SEM 解析科尔沁沙地生境条件对植物群落的直接和间接影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(4): 1221-1229.
- [23] 李凯锋, 罗于洋, 张海龙, 等. 科尔沁盐蒿根系分布规律与土壤水分关系的研究[J]. 干旱区资源与环境, 2012, 26(8): 167-171.
- [24] 王鑫厅, 王殿杰, 李海兵, 等. 点格局研究过程中 K-函数的累积效应[J]. 应用生态学报, 2022, 33(5): 1275-1282.
- [25] 赵广东, 熊凯, 许格希, 等. 川西米亚罗亚高山暗针叶林岷江冷杉和糙皮桦空间格局及其关联性分析. 生态学报, 2022, 42(8): 3377-3388.
- [26] 宋于洋, 李园园, 张文辉. 梭梭种群不同发育阶段的空间格局与关联性分析[J]. 生态学报, 2010, 30(16): 4317-4327.
- [27] 曾勇, 赵成义, 李传金, 等. 塔里木河沿岸不同生境下胡杨(*Populus euphratica*)群落的空间分布格局及关联性[J]. 生态学杂志, 2019, 38(11): 3273-3282.
- [28] 牛瑞雪, 李锋瑞, 刘继亮, 等. 典型沙生植物差不嘎蒿研究进展与展望[J]. 中国沙漠, 2011, 31(1): 63-67.
- [29] 许爱云, 许冬梅, 刘金龙, 等. 基于零模型的宁夏荒漠草原优势种群点格局分析[J]. 生态学报, 2020, 40(12): 4180-4187.
- [30] 康如龙, 刘万龙, 许冬梅, 等. 荒漠草原蒙古冰草种群分布格局及种内关联性[J]. 生态学报, 2024, 44(21): 1-15.
- [31] 李苏, 张定海, 张志山, 等. 科尔沁沙地盐蒿种群的空间分布格局及关联性[J]. 生物资源, 2022, 44(1): 63-72.
- [32] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 等. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析[J]. 植物生态学报, 2006, 30(4): 563-570.
- [33] 付裕, 黄康祥, 蔡锦枫, 等. 三江平原沼泽湿地 4 种优势植物空间格局对不同水位环境的响应[J]. 生物多样性, 2022, 30(3): 4-14.
- [34] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2867-2876.
- [35] 王鑫厅, 侯亚丽, 刘芳, 等. 羊草 + 大针茅草原退化群落优势种群空间点格局分析[J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1281-1289.
- [36] 罗永清, 赵学勇, 朱阳春, 等. 不同培养条件下盐蒿种子萌发与幼苗生长特征[J]. 应用生态学报, 2014, 25(1): 31-36.

- [37] 崔建垣, 李玉霖, 赵哈林, 等. 盐蒿种子萌发对土壤温度、水分和埋深的响应[J]. 干旱区资源与环境, 2009, 23(9): 151-154.
- [38] 涂洪润, 李娇凤, 刘润红, 等. 桂林岩溶石山櫟木种群空间格局及其关联性[J]. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2621-2630.