

基于空间分布的草原化荒漠地区红砂 种群水分利用策略研究

王茹^{1,2}, 李锦荣², 董雷², 张志杰³, 罗祥英^{1,2}, 李映坤^{1,2}, 韩兆恩^{1,2}

(1.内蒙古农业大学 沙漠治理学院, 内蒙古 呼和浩特 010018; 2.中国水利水电科学研究院
内蒙古阴山北麓草原生态水文国家野外科学观测研究站, 北京 100038; 3.呼和浩特市气象局, 内蒙古 呼和浩特 010018)

摘要: [目的] 研究区域尺度上荒漠灌木水分适应与分布格局相呼应关系, 揭示干旱半干旱地区植物种群对环境响应的过程与机理, 为深入理解植物与环境协同进化规律提供依据。[方法] 采用点格局分析方法和氢氧稳定同位素示踪技术, 分析了红砂(*Reaumuria songarica*)种群的空间分布格局、水分利用策略。[结果] ①在完全空间随机零模型下, 红砂种群在 <3 m尺度内均匀分布, 在 >32 m尺度内聚集分布, 种群内部生态关系由竞争向促进转变; 消除生境异质性后, 种群在 >30 m尺度下呈现随机分布, 种内生态关系呈现减弱的趋势。红砂种群空间分布格局的形成过程中生境异质性在大尺度上起到了重要作用。②随着多年平均降水量的减少, 红砂种群的水分利用深度由0—20 cm加深到60—100 cm; 红砂种群的密度与多年降水呈现极显著负相关($p < 0.01$), 样地的植被盖度变化主要受草本盖度影响, 红砂植被盖度变化不显著。[结论] 随着多年平均降水量的减少, 红砂种群的分布格局受环境异质性影响。通过增加植株密度, 红砂可以利用更深层的土壤水分适应环境胁迫。

关键词: 红砂; 点格局; 氢氧同位素; 空间分布格局; 水分利用策略

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2023)05-0270-09

中图分类号: Q948.1

文献参数: 王茹, 李锦荣, 董雷, 等. 基于空间分布的草原化荒漠地区红砂种群水分利用策略研究[J]. 水土保持通报, 2023, 43(5): 270-278. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2023.05.032; Wang Ru, Li Jinrong, Dong Lei, et al. Water use strategy of *Reaumuria songarica* population in steppe desert region based on spatial distribution [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2023, 43(5): 270-278.

Water Use Strategy of *Reaumuria Songarica* Population in Steppe Desert Region Based on Spatial Distribution

Wang Ru^{1,2}, Li Jinrong², Dong Lei², Zhang Zhijie³, Luo Xiangying^{1,2}, Li Yingkun^{1,2}, Han Zhaoen^{1,2}

(1.College of Desert Management, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot,

Inner Mongolia 010018, China; 2.National Field Research Station for Grassland Ecology and

Hydrology, North Foot of Inner Mongolia Yinshan, China; Institute of Water Resources and Hydropower

Research, Beijing 100038, China; 3.Hohhot Meteorological Bureau, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China)

Abstract: [Objective] The relationship between water adaptation and the distribution pattern of desert shrubs at the regional scale was studied and the process and mechanism of plant population response to environment in arid and semi-arid areas was analyzed in order to provide a basis for further understanding the co-evolution relationship between plants and environments. [Methods] The spatial distribution pattern and water use strategy of *Reaumuria songarica* populations were analyzed by using point pattern analysis and hydrogen and oxygen stable isotope tracing techniques. [Results] ① Under the complete spatial randomness model, the *R. songarica* population was uniformly distributed at <3 m scale, and aggregated at >32 m scale. The intra-population ecological relationship changed from competition to promotion. After habitat heterogeneity was eliminated, the population showed random distribution at >30 m scale, and the intra-population ecological

收稿日期: 2023-02-01

修回日期: 2023-03-20

资助项目: 中国水科院十四五“五大人才”计划项目“三型人才”(MK0199A122021); 中国科学院基本科研业务费项目“基于固沙和水量平衡的荒漠灌木空间分布格局”(MK2020J08)

第一作者: 王茹(1997—), 女(汉族), 宁夏回族自治区银川市人, 硕士研究生, 研究方向为水土保持与荒漠化防治。Email: w1276271553@163.com.

通信作者: 李锦荣(1980—), 男(汉族), 内蒙古自治区呼和浩特市人, 博士, 正高级工程师, 主要从事荒漠化防治研究。Email: lijnrong918@126.com.

relationship showed a weakening trend, indicating that habitat heterogeneity played an important role in the formation of the spatial distribution pattern of the *R. songarica* population. This result indicated that habitat heterogeneity played an important role in the formation of the spatial distribution pattern of *R. songarica* populations at large scales. ② As the multi-year average precipitation decreased, the water use depth of the *R. songarica* population deepened from 0—20 cm to 60—100 cm. The density of the *R. songarica* population showed a highly significant negative correlation with multi-year precipitation ($p < 0.01$). The change in vegetation cover at the sample site was mainly influenced by the herbaceous cover, and the change in *R. songarica* vegetation cover was not significant. [Conclusion] As multi-year average precipitation decreased, the distribution pattern of *R. songarica* populations was affected by environmental heterogeneity, and *R. songarica* adapted to environmental stress by increasing plant density and using deeper soil moisture.

Keywords: *Reaumuria songarica*; point pattern; hydrogen and oxygen isotopes; spatial distribution pattern; water use strategy

种群的空间分布格局是指一定空间内种群个体或斑块所表现出来的分布状态,是植物种群的基本特征^[1],一定程度上反映了物种对环境的生态适应能力以及种群在水平空间的配置状况或者分布状态^[2]。种群空间格局是种群生态特性、种内种间关系及生物与环境相互影响等综合作用的结果,它与物种的生物学特性、种间竞争以及生境条件等密切相关。由于植物与环境之间存在着不间断的相互作用、相互影响,植物种群的分布格局随着环境的变化而发生变化^[3]。在干旱半干旱地区,土壤水分是影响荒漠生态系统中植物生长、分布的主要因素之一,并对植物的长期适应策略产生了深远影响^[4]。由于植物对水分等环境资源的利用存在差异,因此在不同研究尺度上种群格局也会发生变化。在较大尺度上,这种种群与环境因子之间的相互作用可以揭示物种的适应策略^[5]。因此研究区域尺度上荒漠灌木水分适应与分布格局相呼应关系,对于揭示干旱半干旱地区植物种群的环境响应过程与机理,深入理解植物与环境协同进化的规律具有重要意义^[5-8]。在自然生态系统中,植物根系的分布与活性是决定植物水分利用来源的重要因素,这种利用策略会影响生态系统的水分平衡、植被对气候变化的适应以及物种的空间分布格局^[9]。绝大多数植物根系吸收水分后,植物体内水分中仍保持近似水源的稳定氢氧同位素特征^[10],因此植物茎木质部水分同位素组成能反映植物利用不同水源的信息,进而确定植物的水分来源及利用策略^[11]。荒漠植物通过采用不同的空间分布适应特征和水分利用策略,以应对干旱半干旱地区水分不足的生存环境^[12]。

红砂(*Reaumuria songarica*)属于怪柳科红砂属超旱生小灌木,以其为建群种的荒漠植物是中国干旱半干旱地区分布最为广泛的群落类型之一^[13]。它具有较强的抗旱性、耐盐性和生命力,可以在极端干旱

的环境中正常生长发育,在荒漠地区生态保护方面具有重要作用^[14-15]。由于极端气候频发,以红砂为建群种的荒漠植物群落面临着退化或大面积死亡的风险,因此研究其生态适应策略对于保护荒漠植物以及对未来荒漠植被恢复具有重要的科学价值。草原化荒漠地区处于草原植被向荒漠植被过渡的地带,由于其特殊的环境特征,生境极端脆弱、气候波动强烈、环境水热条件的变化,使得草原化荒漠地区的红砂种群可能面临与典型荒漠地区不同的环境压力和生态适应策略。因此本文研究了草原化荒漠区这一过渡带上红砂种群基于空间分布的适应策略,旨在了解不同生境下红砂种群的空间分布格局以及水分利用特征,以期揭示在草原化荒漠区红砂种群在水分适应策略下的分布规律及水分利用机理,并为区域生态保护与修复提供参考。

1 研究区域与试验方法

1.1 研究区概况

本研究以内蒙古草原化荒漠地区红砂种群为研究对象,从东向西跨越 6 个旗县,分别是锡林郭勒盟二连浩特市、乌兰察布市四子王旗、内蒙古包头市达尔罕茂明安联合旗、巴彦淖尔市乌拉特中旗、乌拉特后旗、阿拉善盟左旗。该区域属于大陆性季风气候,多年平均降水量变化范围 170.84~245.62 mm,多年平均气温 3.4~7.2 °C。年平均风速均在 3 级以上,部分地区大风日超过 100 d。地貌类型以蒙古高原为主,海拔变化范围 1 009~1 688 m;土壤类型以棕钙土和淡棕钙土为主,植被类型属于草原化荒漠和荒漠草原,以旱生、强旱生植物为主,主要有红砂、珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、绵刺(*Potaninia mongolica*)、霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)、沙冬青(*Ammopiptanthus*)

mongolicus)等灌木,草本植物有石生针茅(*Stipa tianschanica* var. *klemenzi*)、沙生针茅(*Stipa glareosa*)、多根葱(*Allium polyrhizum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等。

1.2 样地设置与调查

2020—2021年7—8月在选定的研究区开展红砂种群实地调查,从东至西共设置6个样地,样地序号按多年平均降水量递减排序。样地300 m×

300 m,在每个样地内从东北向西南沿对角线,设置3个100 m×100 m重复样方。对每个样地进行种群特征调查,首先记录样地的经纬度、海拔、地貌类型、植被类型及土壤等基本信息。在每个重复样方内,随机选取3个10×10 m的小样方,进行植物种、株高、冠幅、盖度(种盖度/草本盖度/总盖度)等调查,每个小样方内调查大中小各3株。样地概况与植被特征详情见表1。

表 1 样地概况与植被特征

Table 1 Sample site overview and vegetation characteristics

样地	所处区县	土壤类型	多年平均 降水量/mm	多年平均 温度/℃	经度	纬度	海拔/ m	平均 冠幅/m ²	平均 高度/cm	红砂密度/ (株·m ⁻²)	红砂 盖度/%	根系 深度/cm
1号	包头市达尔罕茂明安联合旗	棕钙土	245.6	3.4	109°57'14.85"E	42°19'32.83"N	1 127	0.28±0.08	19.30±10.21	0.07±0.02	1.80±0.01	50
2号	巴彦淖尔市乌拉特中旗	淡棕钙土	231.9	5.3	108°8'53.12"E	42°21'31.62"N	1 166	0.39±0.06	14.40±2.65	0.10±0.01	3.79±0.01	40
3号	乌兰察布市四子王旗	棕钙土	226.6	3.6	111°25'46.94"E	42°38'35.83"N	1 108	0.30±0.04	16.78±1.77	0.14±0.03	1.72±0.01	50
4号	锡林郭勒盟二连浩特市	棕钙土	207.7	4.7	112°18'21.64"E	43°16'34.94"N	1 009	0.12±0.01	7.06±1.41	0.15±0.02	1.81±0.01	55
5号	巴彦淖尔市乌拉特后旗	淡棕钙土	180.2	3.8	106°47'58.98"E	41°29'44.82"N	1 688	0.19±0.03	12.52±2.05	0.18±0.03	2.94±0.01	65
6号	阿拉善盟左旗	钙质灰漠土	170.8	7.2	106°8'2.56"E	40°38'37.31"N	1 627	0.23±0.01	18.07±1.86	0.18±0.04	4.16±0.01	90

注:根系深度表示为红砂根系主要分布深度。

1.3 研究方法

1.3.1 植被空间分布的提取与种群空间格局研究

使用无人机(DJI Phantom 4 A)野外航拍获得RGB可见光影像,飞行过程采用等时间间隔拍照,在飞行前设置好区域与航线,横向重叠率为75%,纵向重叠率为70%,云台俯角-90°,飞行速度为8 m/s,飞行高度为50 m,航拍范围为300 m×300 m。将无人机获取影像数据通过Pix4 Dmapper无人机影像处理软件进行拼接以及正射校正。将处理后的影像导入ArcGIS 10.6软件中定义投影坐标系及影像配准,利用eCognition 9.0软件的数字图像处理功能提取植被信息,通过可见光波段差异植被指数(VDVI)实现植被与土壤自动分类^[16]。将分类后的数据导入ArcGIS 10.6中剔除干扰信息,提取植被空间分布图,将其进一步应用于植被空间格局分析。为了提高物种识别的准确性,在无人机航拍后对样地再进行一次航拍,这次的航拍范围为100 m×100 m,飞行高度为10 m,飞行速度为2 m/s,其他设置保持不变,从而来验证植物种识别的精度。

研究种群空间分布格局通常使用点格局分析方法^[17],该方法能够将不同尺度范围内的种群空间分布格局特征量化,并且能够反映不同尺度下植物种内空间分布格局及特征关系,检验能力比较强^[18-19]。采用Ripley K函数对红砂种群进行点格局分析,该函数以植物个体的空间坐标(位置)为基础,分析不同尺度

下种群的空间分布格局,反映种群生态特征,其公式为^[7]:

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

式中:A为样方的面积;n为样地内物种的个体总数; u_{ij} 表示第*i*株植物与第*j*株植物之间的距离; I_r 为指示函数, r 表示空间尺度;当 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 1$,当 $u_{ij} > r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 0$; W_{ij} 为权重值,表示的是以*i*为圆心,以 u_{ij} 为半径的圆落在样方面积A中的弧长与其自身圆周长的比值,用于边缘校正。在实际应用中,为了更加清晰明了地描述和解释样地的空间格局,本研究使用改进后的Ripley's L函数,其公式为:

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

式中: r 表示空间尺度; $K(r)$ 为Ripley K函数。当 $L(r) = 0$,种群表现为随机分布; $L(r) > 0$,种群表现为聚集分布; $L(r) < 0$ 时,种群表现为均匀分布。 $L(r)$ 函数相比起 $K(r)$ 函数更稳定,更容易分析植被空间格局、更能清晰地显示结果。

为了解内蒙古不同降水量下红砂种群的空间分布格局特征,选择完全空间随机零模型(complete spatial randomness, CSR)和异质泊松零模型(heterogeneous poisson, HP)进行研究。完全空间随机模型假设物种个体在研究区域的任何一点上出现(或发生)的概率相同,不受任何生物或非生物过程影

响,且相互独立,任意两点间不发生相互作用^[20-21]。异质泊松零模型则是在完全空间随机模型应用基础上,通过排除生境异质性从而进一步模拟验证^[19]。选择这两种模型与 Ripley $L(r)$ 函数结合^[19],通过 Monte-Carlo 随机模拟 99 次,得到两条包迹线围成的置信区间,计算出不同尺度下的 $L(r)$ 的值,其值在包迹线以上,样地内植物为聚集分布,距离上包迹线越近聚集强度越弱;其值在包迹线以内,样地内植物为随机分布;其值在包迹线以下,样地内植物为均匀分布。

1.3.2 植被水分利用来源样品采集与处理 在各样方内随机选取 3 株形态相似、长势良好、冠幅与株高一致的红砂,截取贴近地表主茎,长度约 3~4 cm,迅速用枝剪除去其韧皮部,保留木质部,装入 12 ml 的螺纹口密封瓶中,用封口膜密封并冷藏。在采集植物样品的灌丛下方挖取土壤剖面(取样点距离植物不超过 15 cm),采集深度为 0—20, 20—40, 40—60, 60—80, 80—100 cm 5 个层次的土壤样品,装入螺口玻璃瓶中,瓶口全部用封口膜密封并冷藏。装入玻璃瓶的植物茎和土壤样品使用全自动超低压真空冷凝抽提系统(LI-2 100, 中国 LICA 公司)进行水分抽提,为了确保提取的水分足够化验,在采样瓶中加入套管。使用 LGR 液态水同位素分析仪(TLWIA-912, 美国 LGR 公司)测定水分中氢氧稳定同位素。测定后的数值利用多源线性混合模型(IsoSource 模型)计算植物对各水分来源的利用比例,从而分析出植物的主要利用水源。该模型是基于同位素质量守恒原理来计算植物对各潜在水源的利用比例^[22]。在运行模型时将增量设为 1%,质量平衡忍受差参数设为 0.01。由于一些植物在水分吸收过程中可能存在氢同位素分馏的现象^[23],因此本文使用氧稳定性同位素进行研究。

多源线性混合模型为:

$$\delta(^{18}O_p) = \sum_{i=1}^n f_i \cdot \delta(^{18}O_i) \quad (3)$$

$$1 = \sum_{i=1}^n f_i \quad (4)$$

式中: $\delta(^{18}O_p)$ 表示植物体内的水 $\delta^{18}O$ 值; i 表示各层次土壤水分; $\delta(^{18}O_i)$ 表示不同层次土壤水分的 $\delta^{18}O$ 值; f_i 表示植物对各层次土壤水分的利用比例,使用代数替代法求解方程式获得^[24]。

1.4 数据来源及处理

本研究选用内蒙古多年平均降水量(1981—2020 年)数据来源于国家气象科学数据中心(<https://data.cma.cn/>)。在 Programita 2014 软件中完成分

析植物种空间分布格局分析,利用 IsoSource 模型计算植物所需水分来源比例,利用 SPSS 19.0 软件进行 Pearson 相关分析,用 Origin 2017 软件作图。

2 结果与分析

2.1 红砂种群空间分布格局

在完全空间随机零模型下,红砂种群在不同生境下呈现出的空间分布格局特征存在差异(图 1)。在达茂旗、乌拉特中旗样地(图 1a, 1b)内红砂种群分布格局偏离完全空间随机零模型程度较大,均表现出均匀—随机—聚集的空间分布格局,分别在 < 3 m, < 2 m 尺度范围内呈均匀分布,在 3~5, 2~6 m 范围内呈随机分布,5~50, 6~50 m 内呈聚集分布,且聚集程度较高,聚集范围较大。四子王旗样地(图 1c)红砂种群在 0~1 m 内均匀分布,1~2, 12~25 m 内随机分布,2~12, 25~50 m 内聚集分布。在二连浩特、乌拉特后旗样地(图 1d, 1e)内红砂种群表现出相似的空间分布格局,分别在 < 13 m, < 14 m 尺度范围内呈均匀分布,在 13~18, 14~23 m 范围内呈随机分布,18~50, 23~50 m 内呈聚集分布。阿拉善盟左旗样地(图 1f)红砂种群在 < 6 m 内呈均匀分布,6~32, 41~50 m 内呈随机分布,在 32~41 m 范围内为聚集分布格局,但聚集程度与聚集范围较小。整体来说,红砂种群在小尺度上均匀分布,种内关系表现为竞争,大尺度上聚集分布呈现出种内相互促进;随着降水减少,红砂种群在大尺度上的聚集程度减弱,向随机分布趋势变化。

基于排除生境异质性影响的异质泊松模型分析结果见图 2。各样地内红砂种群空间格局在不同程度上偏离了该模型,均表现出随着研究空间尺度的增大红砂种群由均匀分布向随机分布转变。达茂旗、乌拉特中旗、二连浩特、乌拉特后旗、阿拉善盟左旗样地(图 2a, 2b, 2d, 2e, 2f)红砂种群分布格局分别在 < 28 , 22, 20, 29, 30 m 尺度内为均匀分布,其他尺度下均为随机分布格局。四子王旗样地(图 2c)在 < 2 , 7~29 m 范围内均匀分布,2~7, 29~50 m 内呈随机分布格局。

与完全随机零模型结果相比较,异质泊松模型下红砂种群在大尺度上的聚集分布消失,表现出随机分布。由此可见,红砂种群大尺度的聚集分布受生境异质性影响。在排除生境异质性的影响外,小尺度上红砂种群仍表现为均匀分布,且尺度进一步扩大,表明红砂种群的空间分布除了受红砂种内竞争影响,也受生境异质性影响。

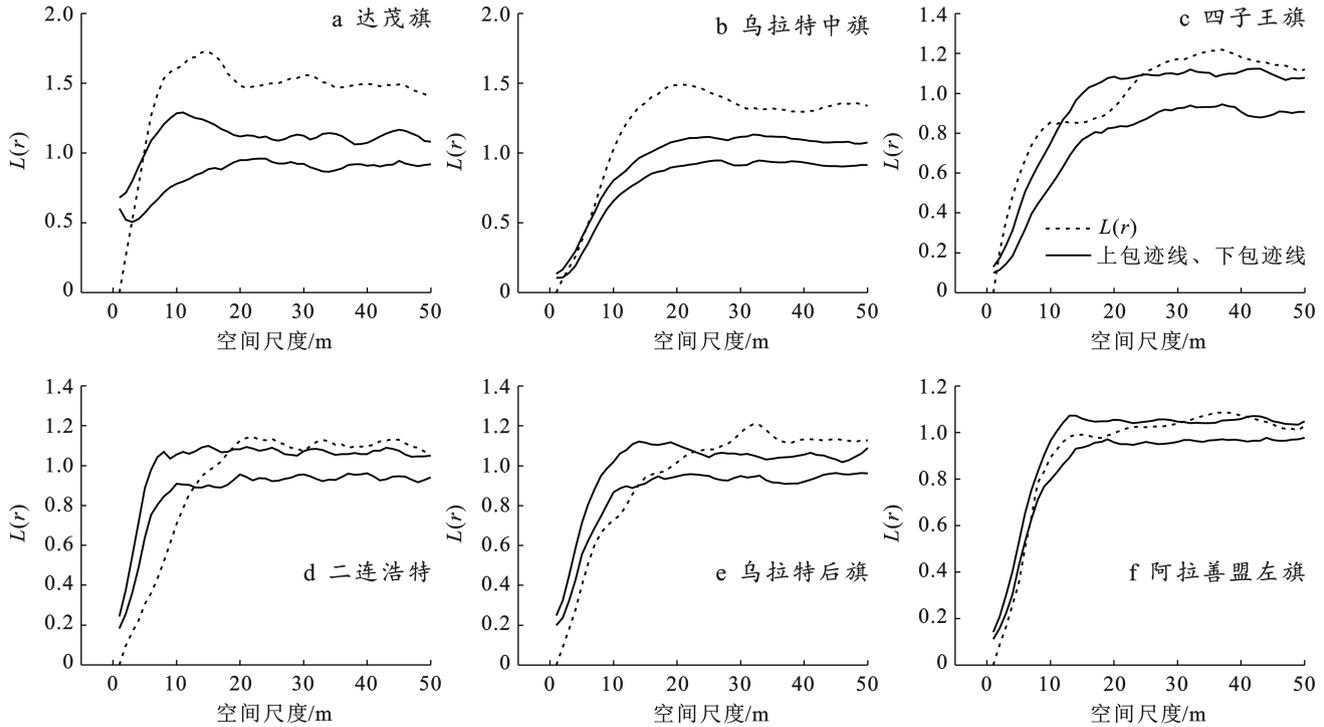


图 1 基于完全空间随机零模型的红砂种群点格局

Fig.1 Point pattern of *Reaumuria songarica* populations based on complete spatial randomness (CSR)

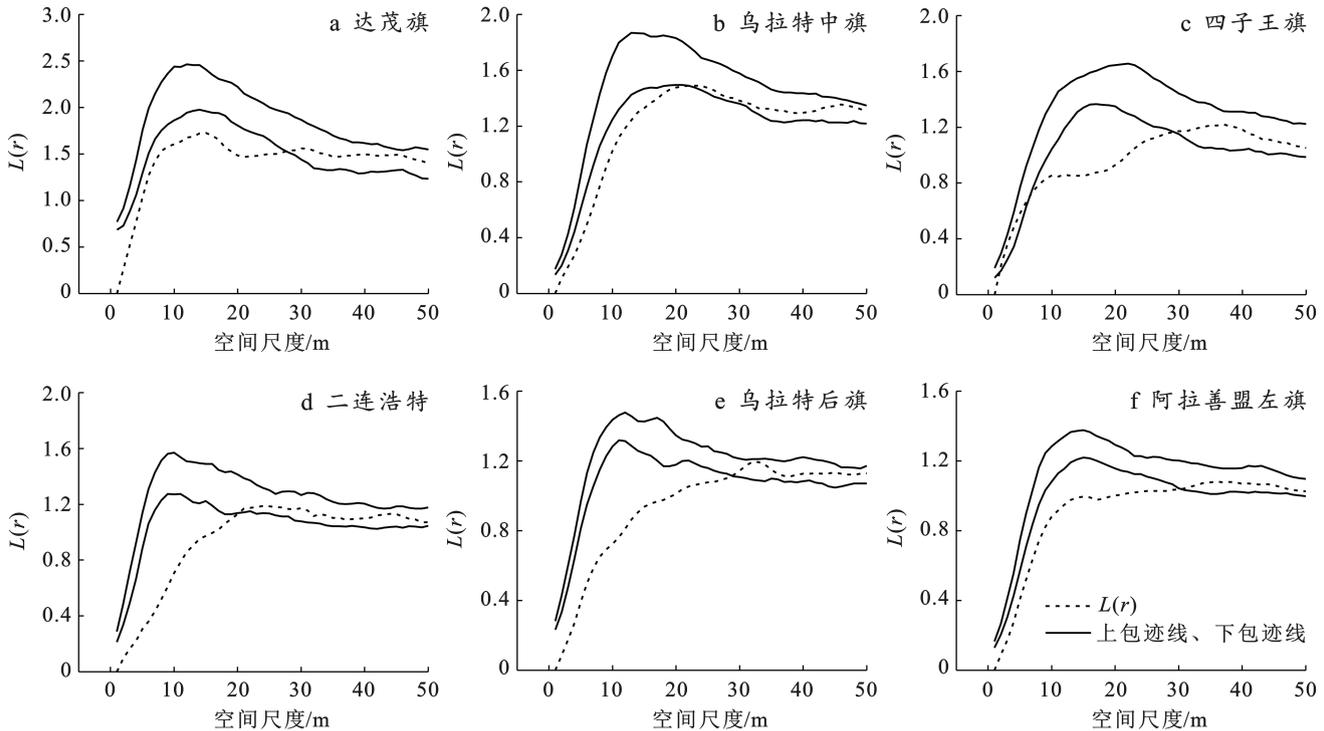


图 2 基于异质泊松模型的红砂种群点格局

Fig.2 Point pattern of *Reaumuria songarica* populations based on heterogeneous poisson (HP)

2.2 红砂对不同土层的水分利用比例

通过提取植物茎木质部水和各层次土壤水的稳定氢氧同位素值,再经过 Iso Source 模型计算得到植物对土壤水分的利用比例,结果见图 3。在多年平均降水量(226.6~245.6 mm)较高的达茂旗、乌拉特中

旗、四子王旗样地(图 3a, 3b, 3c)。红砂对 0—20 cm 土壤水的利用比例分别为 62.60%, 73.00%, 66.40%, 达到了最大,且整体均表现为随着土层深度的增加,红砂对各层次土壤水的利用比例逐渐降低。可见,在多年平均降水量较大的区域,红砂主要利用表层 0—

20 cm 土层水分来维持正常生长。相比之下,二连浩特样地(多年平均降水量 207.7 mm,图 3d)内红砂对各层次土壤水利用比例较为平均,其中,红砂对 20—40 cm 土壤水利用比例最高,为 27.50%;对 80—100 cm 土壤水利用比例最低,为 12.9%,两者仅相差 14.60%。乌拉特后旗样地(多年平均降水量 180.2 mm,图 3e)红砂对 20—40,40—60 cm 层次土壤水利用比例较高,分别为 57.50%,34.30%,因而 20—60 cm 是该样地主要的水分供给层。降水量最少(170.8 mm,图 3f)的阿拉善盟左旗样地,红砂对 60—80,80—100 cm 的利用比例分别达到了 39.00%,49.50%,而 0—60 cm 合计水分利用比例仅为 11.50%,说明该样地内红砂主要利用 60—100 cm 土层的水分。

整体来说,随着多年平均降水量的变化,草原化

荒漠地区红砂对不同土层水分利用比例发生变化,即随着降水量减小,红砂通过利用更深层土壤水来维持生存。

2.3 降水量对红砂种群植被特征的影响

分析多年平均降水量与在特定空间分布格局下的植被特征的相关性可知(表 2),降水量与红砂种群密度、盖度负相关,且与密度极显著相关($p < 0.01$);与平均冠幅、平均高度正相关不显著。

多年平均降水量与草本盖度、总盖度正相关;草本盖度与样地总盖度呈极显著正相关($p < 0.01$),这表明总盖度受草本盖度的影响较大。随着降水量的减少,红砂密度显著增加,草本盖度和样地总盖度减少,与研究区植被类型由草原向荒漠过渡特征相一致,灌木忍受水分胁迫能力比草本更强^[25]。

表 2 红砂种群特征与降水量的相关性

Table 2 Correlation between characteristics of *Reaumuria songarica* populations and precipitation amount

项目	多年平均降水量	平均冠幅	平均高度	红砂密度	红砂盖度	草本盖度	总盖度
多年平均降水量	1						
平均冠幅	0.561	1					
平均高度	0.214	0.600	1				
红砂密度	-0.943**	-0.617	-0.358	1			
红砂盖度	-0.533	0.291	0.192	0.322	1		
草本盖度	0.764	0.576	0.057	-0.578	-0.386	1	
总盖度	0.755	0.674	0.132	-0.603	-0.260	0.990**	1

注: ** 为在置信度(双侧)为 0.01 时,相关性是极显著的; * 为在置信度(双侧)为 0.05 时,相关性是显著的。

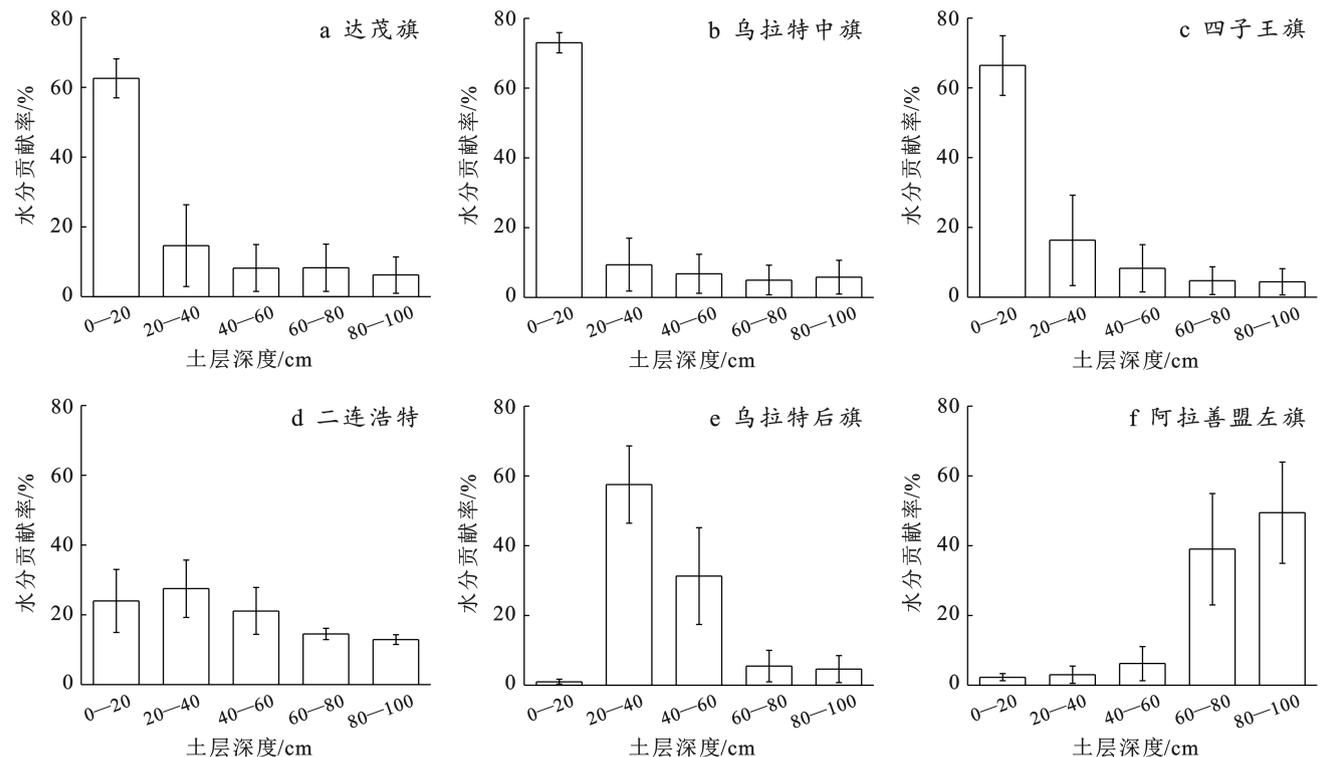


图 3 红砂种群水分利用深度变化特征

Fig.3 Variation characteristics of water use depth

3 讨论

3.1 红砂种群空间分布格局

种群的空间分布格局为均匀分布、聚集分布、随机分布 3 种类型,聚集分布表明植株间为互利关系,均匀分布为互斥关系,随机分布则表明植株间关系不显著^[2,26]。在本研究中,红砂种群的空间分布格局整体均表现为均匀—随机—聚集分布的变化规律,但从聚集分布强度和聚集的尺度范围来看,随着多年平均降水量的减少聚集强度与聚集范围逐渐减小。在研究区域内红砂种群在小尺度范围(<3 m)内呈现均匀分布,可能是种群内个体间对资源激烈竞争的结果,导致种群内出现了互相竞争的生态关系^[27]。在多年平均降水量较高的样地(达茂旗样地、乌拉特中旗样地,降水量 >231.9 mm),在较大尺度上(>6 m)表现出聚集分布,且聚集程度较高,可能是因为该地区降水较多,土壤水分、养分等环境资源丰富,依靠种内个体间的高度配合,从而增强了其与群落内其他物种对资源的竞争能力^[27],有利于种群的生长、扩散。在降水量较低的地区(二连浩特样地、乌拉特后旗样地、阿拉善左旗样地,降水量 <207.7 mm),聚集程度和聚集范围减小,且聚集的空间尺度由 >18 m 增大到 >32 m。灌木通过在空间分布上的自调节作用,增大聚集的空间尺度来弥补对土壤水分、养分等限制性资源的需求^[28-29]。虽然随降水的减少,红砂种群聚集强度减弱、聚集空间尺度增大,但仍然表现为聚集。由此可见,红砂种群需要依靠种内聚集,形成相互庇护以增强抵抗环境胁迫的能力。四子王旗样地(图 1c,降水量为 226.6 mm)红砂种群在 12~25 m 尺度范围内出现随机分布格局,可能是限制性环境因子(如土壤水分、养分)空间分布较为均匀导致种群内部个体间相互独立,以至于竞争不激烈造成的结果^[27]。

植物种群空间分布格局是包括土壤、气候、地形等多种环境因子长期共同作用的结果^[30],而生境异质性会造成环境资源可利用性差异,导致物种的生态位分化,进而形成植物特定的空间分布格局^[29,31]。因此,在空间随机模型的基础上使用排除生境异质性的异质泊松零模型进行研究,结果发现红砂种群在 >30 m 尺度范围内没有偏离该模型,均表现为随机分布,种群内部的生态关系转变成相互独立状态,说明红砂种群空间分布格局的形成过程中生境异质性在大尺度上起到了重要作用^[32]。相关研究表明,在 >10 m 尺度上,影响种群空间分布的主要因素是环境异质性^[19],本研究结果与其一致。

3.2 红砂的水分利用策略

在干旱半干旱地区水分是植物生长和分布的主要限制因子^[33-34],不同程度水分条件会对荒漠植物利用水分的能力和策略产生影响,并最终影响植物种的生长发育^[35-37]。降水对土壤水分的影响较为复杂,其中降水量、降水强度、降水时间等均会产生影响^[38],而植物水分利用策略是长期适应降水的结果;同时植物利用水分深度也受植物根系分布的影响^[39]。本研究区处于草原向荒漠的过渡区域,红砂根系主要分布于 0—90 cm 土层内,与杨昊天等^[40]、单立山等^[41]观测到的结果一致。本研究发现,随着多年平均降水量的减少,红砂所需水分主要来源由表层转而较为深层次土壤水。在多年平均降水量相对较高的达茂旗样地(降水量为 245.6 mm),红砂主要利用 0—20 cm 的土壤水,表明此地的浅层土壤水能够满足红砂生长发育所需要的水分。在多年平均降水量相对较低的阿拉善盟左旗样地(降水量为 170.8 mm),红砂主要利用 60—100 cm 的土壤水,这可能是由于该地区的多年平均降水量较小,导致浅层土壤水不能满足植物对水分的需求,从而转向利用较深层次土壤水,由此体现出红砂种群的抗逆能力以及对多年降水的适应策略^[42]。有研究表明,在干旱半干旱地区水分条件相对较好的情况下,植物无需消耗过多的投入在地下根系的发育^[43];当水分条件较差时,植物则通过根系伸长生长来吸收足够的水分和营养保证正常的生长发育^[41]。这就进一步验证了本研究中随降水的减少植物根系主要分布深度增加^[44],其主要水分利用深度也在增加^[40]。可见,在不同降水条件下,红砂种群能够根据土壤水分的可利用性变化,通过根系伸长生长利用更深层水分,从而适应水分减少的生境^[45-46]。

4 结论

(1) 在完全空间随机模型下,红砂种群在小尺度范围内均匀分布转变为大尺度上聚集分布,种群内部生态关系由竞争向促进转变;随着多年平均降水量的减少,种内聚集程度减弱、聚集范围由 5~50 m 减小为 18~50 m 最终减小为 32~41 m,种群内部的生态关系逐渐减弱。异质泊松模型消除生境异质性后,红砂种群在 >30 m 尺度下相互独立,表明在大尺度上生境异质性是影响红砂种群分布的主要因素。

(2) 随着多年平均降水量的减少,红砂根系主要分布深度增加,主要水分利用深度由 0—20 cm 加深到 60—100 cm。多年平均降水量与红砂种群的密度呈现极显著负相关($p<0.01$)、草本盖度与样地总盖度呈极显著正相关($p<0.01$);随着降水量的减少,红

砂种群密度显著增加,盖度增加不显著;样地的植被盖度随降水的减少主要受草本盖度的影响。

[参 考 文 献]

- [1] 张金屯.植物种群空间分布的点格局分析[J].植物生态学报,1998,22(4):344-349.
- [2] Alvarez L J, Epstein H E, Li J, et al. Spatial patterns of grasses and shrubs in an arid grassland environment [J]. Ecosphere, 2011,2(9): 1-30.
- [3] 高福元.高寒退化草地甘肃臭草种群空间分布格局对土壤水分的响应[D].甘肃 兰州:西北师范大学,2012.
- [4] Tiemuerbieke B, Min Xiaojun, Zang Yongxin, et al. Water use patterns of co-occurring C₃ and C₄ shrubs in the Gurbantonggut Desert in northwestern China [J]. Science of the Total Environment, 2018,634:341-354.
- [5] Yakir D, da S L Sternberg L. The use of stable isotopes to study ecosystem gas exchange [J]. Oecologia, 2000, 123(3):297-311.
- [6] 孙艳霞,杨九艳,乔宜青,等.阿拉善高原红砂(*Reaumuria songarica*)种群空间分布格局[J].中国沙漠,2020,40(1):105-115.
- [7] 贾喆亭,杨九艳,孙艳霞,等.阿拉善高原珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)种群空间分布格局[J].中国沙漠,2021,41(1):119-128.
- [8] 夏素娟,刘旻霞,朱恭,等.荒漠植物红砂与西北针茅种群的空间格局及其关联性[J].西北植物学报,2018,38(11):2129-2137.
- [9] 周雅聃,陈世苹,宋维民,等.不同降水条件下两种荒漠植物的水分利用策略[J].植物生态学报,2011,35(8): 789-800.
- [10] 巩国丽,陈辉,段德玉.利用稳定氢氧同位素定量区分白刺水分来源的方法比较[J].生态学报,2011,31(24): 7533-7541.
- [11] 韩磊,韩永贵,黄晓宇,等.氢氧稳定同位素追踪旱区植物水分来源与利用策略[J].安徽农业大学学报,2020, 47(3):435-441.
- [12] Zhang Cicheng, Li Xiaoyan, Wu Huawu, et al. Differences in water-use strategies along an aridity gradient between two coexisting desert shrubs (*Reaumuria soongorica* and *Nitraria sphaerocarpa*): isotopic approaches with physiological evidence [J]. Plant and Soil, 2017,419(1):169-187.
- [13] 中国植被编辑委员会.中国植被[M].北京:科学出版社,1980:597-598.
- [14] 单立山,苏铭,张正中,等.不同生境下荒漠植物红砂—珍珠猪毛菜混生根系的垂直分布规律[J].植物生态学报,2018,42(4):475-486.
- [15] 单立山,李毅.红砂抗逆生态学研究[M].北京:中国林业出版社,2014.
- [16] 崔万新,李锦荣,司前程,等.基于无人机可见光数据荒漠灌木覆盖度提取方法研究[J].水土保持研究,2021, 28(6):175-182.
- [17] Ripley B D. Modelling spatial patterns [J]. Journal of the Royal Statistical Society (Series B: Methodological), 1977,39(2):172-192.
- [18] Hao Hongmin, Huang Ze, Lu Rong, et al. Patches structure succession based on spatial point pattern features in semi-arid ecosystems of the water-wind erosion crisscross region [J]. Global Ecology and Conservation, 2017,12:158-165.
- [19] 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.
- [20] Lin Y C, Chang Liwan, Yang K C, et al. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation [J]. Oecologia, 2011, 165(1):175-184.
- [21] 高福元,石福习.基于不同零模型的三江平原沼泽湿地主要物种小尺度点格局分析[J].生态学报,2015,35(7):2029-2037.
- [22] 李惠,梁杏,刘延锋,等.基于氢氧稳定同位素识别干旱区棉花水分利用来源[J].地球科学,2017,42(5): 843-852.
- [23] Zhang Jinhu, Wang Nai'ang, Niu Zhenmin, et al. Stable isotope analysis of water sources for *Tamarix laxa* in the mega-dunes of the Badain Jaran Desert, China [J]. Journal of Arid Land, 2018,10(6):821-832.
- [24] Snyder K A, Williams D G. Water sources used by riparian trees varies among stream types on the San Pedro River, Arizona [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2000,105(1/2/3):227-240.
- [25] 康雅茸.民勤绿洲植被优势种叶片性状与光合生理特性研究[D].甘肃 兰州:西北师范大学,2016.
- [26] 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.
- [27] 张璞进,清华,张雷,等.内蒙古灌丛化草原毛刺锦鸡儿种群结构和空间分布格局[J].植物生态学报,2017,41(2):165-174.
- [28] Cipriotti P A, Aguiar M R, Wiegand T, et al. A complex network of interactions controls coexistence and relative abundances in Patagonian grass-shrub steppes [J]. Journal of Ecology, 2014,102(3):776-788.
- [29] 陈林,辛佳宁,苏莹,等.异质生境对荒漠草原植物群落组成和种群生态位的影响[J].生态学报,2019,39(17): 6187-6205.
- [30] 吴初平,袁位高,盛卫星,等.浙江省典型天然次生林主要树种空间分布格局及其关联性[J].生态学报,2018,

- 38(2):537-549.
- [31] Bergholz K, May F, Giladi I, et al. Environmental heterogeneity drives fine-scale species assembly and functional diversity of annual plants in a semi-arid environment [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2017,24:138-146.
- [32] 梁爽,许涵,林家怡,等.尖峰岭热带山地雨林优势树种白颜树空间分布格局[J].*植物生态学报*,2014,38(12):1273-1282.
- [33] 单立山,李毅,张正中,等.人工模拟降雨格局变化对红砂种子萌发的影响[J].*生态学报*,2017,37(16):5382-5390.
- [34] 王健铭,董芳宇,巴海·那斯拉,等.中国黑戈壁植物多样性分布格局及其影响因素[J].*生态学报*,2016,36(12):3488-3498.
- [35] Liu Ran, Wang Yugang, Li Congjuan, et al. Partitioning water source and sinking process of a groundwater-dependent desert plant community [J]. *Plant and Soil*, 2018,430(1):73-85.
- [36] 张腊梅,刘新平,赵学勇,等.科尔沁固定沙地植被特征对降雨变化的响应[J].*生态学报*,2014,34(10):2737-2745.
- [37] 黄绪梅,张翼,李建平.毛乌素荒漠草原植被特征对降水变化的响应[J].*草地学报*,2022,30(1):178-187.
- [38] 樊婷,张存厚,张德广,等.内蒙古自治区达茂旗荒漠草原土壤水分对降水的响应[J].*水土保持通报*,2020,40(1):72-77.
- [39] Xu Hao, Li Yan. Water-use strategy of three Central Asian Desert shrubs and their responses to rain pulse events [J]. *Plant and Soil*, 2006,285(1):5-17.
- [40] 杨昊天,李新荣,刘立超,等.荒漠草地 4 种灌木生物量分配特征[J].*中国沙漠*,2013,33(5):1340-1348.
- [41] 单立山,李毅,董秋莲,等.红砂根系构型对干旱的生态适应[J].*中国沙漠*,2012,32(5):1283-1290.
- [42] 南笑宁,刘旻霞,朱恭,等.黄土高原中部红砂与荒漠锦鸡儿种群空间分布格局及关联性[J].*生态学杂志*,2019,38(2):354-360.
- [43] 苏铭.降水变化对混生红砂—珍珠植物功能性状及种间关系的影响[D].甘肃 兰州:甘肃农业大学,2019.
- [44] 张正中.红砂和珍珠对降雨的适应性及其种间、种内关系研究[D].甘肃 兰州:甘肃农业大学,2019.
- [45] 李文静,吕光辉,张磊,等.干旱区荒漠植物体内潜在水源差异及利用策略分析[J].*生态环境学报*,2019,28(8):1557-1566.
- [46] 吴应明,韩璐,刘柯言,等.晋西黄土区不同土壤水分条件下刺槐和侧柏人工林的水分利用来源[J].*应用生态学报*,2023,34(3):588-596.

(上接第 211 页)

- [20] 刘明霞,刘友存,陈明,等.2000—2018 年赣江上游植被覆盖度时空演化及其对气候变化的响应[J].*水土保持通报*,2020,40(5):284-290.
- [21] 银朵朵,王艳慧.温带大陆性半干旱季风气候区植被覆盖度时空变化及其地形分异研究[J].*生态学报*,2021,41(3):1158-1167.
- [22] 皮贵宁,贺中华,游漫,等.2001—2020 年贵州省气候变化及人类活动对植被变化的影响[J].*水土保持学报*,2022,36(4):160-167.
- [23] 陶帅,邝婷婷,彭文甫,等.2000—2015 年长江上游 NDVI 时空变化及驱动力:以宜宾市为例[J].*生态学报*,2020,40(14):5029-5043.
- [24] 范微维,易桂花,张廷斌,等.黄河源区青海省玛多县 2000—2014 年 NDVI 变化及气候驱动因子[J].*水土保持通报*,2017,37(1):335-340.
- [25] 朱林富,谢世友,杨华,等.基于 MODIS-EVI 的重庆植被覆盖时空分异特征研究[J].*生态学报*,2018,38(19):6992-7002.
- [26] 肖山.泸沽湖地区文化景观旅游可持续发展评价及对策研究[D].四川 成都:成都理工大学,2017.
- [27] 李美丽,尹礼昌,张园,等.基于 MODIS-EVI 的西南地区植被覆盖时空变化及驱动因素研究[J].*生态学报*,2021,41(3):1138-1147.
- [28] 李应鑫,李石华,彭双云.云南省九大高原湖泊流域 NDVI 时空演变及其与气候的响应关系[J].*水土保持研究*,2020,27(4):192-200.
- [29] 彭文甫,张冬梅,罗艳玫,等.自然因子对四川植被 NDVI 变化的地理探测[J].*地理学报*,2019,74(9):1758-1776.
- [30] 曹慧明,董仁才,邓红兵,等.区域生态系统重心指标的概念与应用[J].*生态学报*,2016,36(12):3639-3645.
- [31] 郑朝菊,曾源,赵玉金,等.近 15 年中国西南地区植被覆盖度动态变化[J].*国土资源遥感*,2017,29(3):128-136.
- [32] 张乐艺,李霞,冯京辉,等.2000—2018 年黄河流域 NDVI 时空变化及其对气候和人类活动的双重响应[J].*水土保持通报*,2021,41(5):276-286.
- [33] 马锋,卓静,何慧娟,等.陕西省榆林市植被生态演变及其驱动机制[J].*水土保持通报*,2020,40(5):257-261.
- [34] 周金霖,马明国,肖青,等.西南地区植被覆盖动态及其与气候因子的关系[J].*遥感技术与应用*,2017,32(5):966-972.
- [35] 白玛曲西,普布多吉,卓永,等.基于 MODIS 的横断山区植被时空演变特征及地形效应分析[J].*生态与农村环境学报*,1-16.
- [36] 李红英,张存桂,汪生珍,等.近 40 年青藏高原植被动态变化对水热条件的响应[J].*生态学报*,2022,42(12):4770-4783.