DOI: 10. 11686/cyxb2025422 http://cyxb. magtech. com. cn
张蕊, 王铁娟, 张冰冰, 等. 毛乌素沙地黑沙蒿种群点格局及其与小叶锦鸡儿的空间关联性研究. 草业学报, 2026, 35(10): 79－90.
ZHANG Rui, WANG Tie-juan, ZHANG Bing-bing, *et al*. A study of the point occurrence pattern of *Artemisia ordosica* populations and their spatial correlation with *Caragana microphylla* occurrence in the Mu Us sandy land. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(10): 79－90.

毛乌素沙地黑沙蒿种群点格局及其与小叶锦鸡儿的空间关联性研究

张蕊, 王铁娟*, 张冰冰, 冯婧, 邵金玲
(内蒙古师范大学生命科学与技术学院, 内蒙古自治区高等学校蒙古高原生物多样性保护与可持续利用重点实验室, 内蒙古 呼和浩特 010022)

摘要: 黑沙蒿是我国特有的优良固沙植物, 也是沙生植物群落重要的建群种。研究沙地固定过程中黑沙蒿的种群分布格局及其变化规律, 以及与固沙植物小叶锦鸡儿的关系, 对于认识其种群动态和种群分布格局的影响机制具有重要意义。本研究在毛乌素沙地的半固定和固定沙地中选择与小叶锦鸡儿共存的黑沙蒿群落, 基于点格局的完全随机模型(CSR)、异质泊松模型(HP)、前提条件模型(AC)、环形转换模型(TS)以 20 m 的尺度研究黑沙蒿的种群空间分布格局、3 个大小级的空间关联性以及与小叶锦鸡儿相互作用的关系。结果表明: 黑沙蒿种群的年龄结构在半固定沙地为增长型, 在固定沙地为稳定向衰退的过渡阶段。完全随机模型结果显示, 黑沙蒿种群及其 3 个大小级以及小叶锦鸡儿种群在小尺度或小至中尺度上呈现聚集分布, 且随着沙地的固定, 聚集程度加大; 剔除生境异质性后的异质泊松模型结果显示聚集性有不同程度的下降, 半固定沙地种群更为明显。前提条件模型下, 黑沙蒿Ⅰ与Ⅱ级、Ⅱ与Ⅲ级植株存在不同程度的正关联, 且在固定沙地中正关联性更强, 而Ⅰ与Ⅲ级植株在两种沙地中均没有关联性。随着尺度的增大, 尤其是大于 16 m, 黑沙蒿与小叶锦鸡儿多呈现出随机分布和均匀分布(HP 模型), 黑沙蒿各大小级间多呈现出无关联性, 反映了个体间的相互作用下降。随着沙地的固定, 两种植物的个体数量和密度明显增加, 环形转换模型结果显示, 种间呈现出由半固定沙地的小尺度(0～1.0 m)至固定沙地的中小尺度(0～7.8 m)上的负关联, 表明黑沙蒿与小叶锦鸡儿的竞争明显增强。研究结果可为沙地治理过程中物种的选择与搭配种植方式提供参考。

关键词: 黑沙蒿; 小叶锦鸡儿; 空间分布格局; 空间关联性; 零模型

A study of the point occurrence pattern of *Artemisia ordosica* populations and their spatial correlation with *Caragana microphylla* occurrence in the Mu Us sandy land

ZHANG Rui, WANG Tie-juan*, ZHANG Bing-bing, FENG Jing, SHAO Jin-ling
College of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Key Laboratory of Biodiversity Conservation and Sustainable Utilization in Mongolian Plateau for College and University of Inner Mongolia Autonomous Region, Hohhot 010022, *China*

Abstract: *Artemisia ordosica*, is a valuable sand-fixing plant in China and is also important as a dominant species in the sand plant community. This research investigated the population distribution pattern of *A. ordosica* during the process of sand fixation and the dynamics of population change, as well as the relationship with the sand-fixing plant *Caragana microphylla*, in order to understand the mechanisms of population dynamics and the factors influencing the

收稿日期: 2025-10-18; 改回日期: 2025-11-24
基金项目: 内蒙古自治区科技计划项目(2020GG0124)和内蒙古师范大学自主科研项目(KJJYZX2026087)资助。
作者简介: 张蕊(2001－), 女, 吉林松原人, 在读硕士。E-mail: 1753086963@qq. com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: wtj105@163. com

distribution pattern. In this study, *A. ordosica* communities coexisting with *C. microphylla* were selected from semi-fixed and fixed sandy land in within the Mu Us sandy land. Based on the complete spatial randomness model (CSR), heterogeneous poisson model (HP), antecedent condition model (AC) and toroidal shift model (TS) of point pattern, the spatial distribution pattern of *A. ordosica* populations, the spatial correlation of three size classes (Ⅰ, $d \leqslant 25$ cm; Ⅱ, 25 cm$< d \leqslant$75 cm; Ⅲ, $d >$75 cm) and the interaction with *C. microphylla* were studied at a scale of 20 m. It was found that the age structure of *A. ordosica* populations was a 'growth' type in semi-fixed sandy land while the population exhibited a transition stage from stability to decline in fixed sandy land. According to the CSR model, both the *A. ordosica* populations (including all three size classes) and the *C. microphylla* populations exhibited an aggregated distribution at small scales or small to medium scales, and the degree of aggregation increased with the degree of sand fixation. The results of the HP model after eliminating habitat heterogeneity showed that the aggregation decreased to varying degrees, and the semi-fixed sand population was more obvious. According to the AC model, there were different degrees of positive correlations between class Ⅰ and Ⅱ, and class Ⅱ and Ⅲ individuals of *A. ordosica*, and the positive correlation was stronger in fixed sandy land, while class Ⅰ and class Ⅲ plants showed no correlation in both types of sandy land. With increasing scale, especially at scales greater than 16 m, *A. ordosica* and *C. microphylla* mostly showed random distribution and uniform distribution (HP model), and *A. ordosica* mostly showed no correlation between different size classes, reflecting a decrease in interaction between individuals. With the fixation of sandy land, the number of individuals and density of the two plant species increased significantly. The results of the TS model showed that the interspecific association showed a negative correlation from the small scale (0—1.0 m) of the semi-fixed sandy land to the small and medium scale (0—7.8 m) of the fixed sandy land, indicating that the competition between *A. ordosica* and *C. microphylla* was significantly enhanced. The research results provide reference data for the selection of species and the combination of planting methods in sandy land management.

Key words: *Artemisia ordosica*; *Caragana microphylla*; spatial distribution pattern; spatial association; null model

植物种群的空间分布格局是指种群个体在水平空间的配置状况,是种群生物学特性、种间关系及环境条件综合作用的结果[1-2]。其中判定种群的空间分布类型和空间关联性是空间分布格局研究的两个主要内容,前者可分为聚集分布、均匀分布和随机分布,后者可分为正关联、负关联、无关联[3-4]。种群空间分布格局研究不仅能够反映植物的空间分布特点、利用环境资源的状况和种群在群落中的作用与地位,而且可以揭示植物个体之间相互依存和相互制约的复杂关系[5]。种群的空间分布格局有着尺度的依赖性,会随空间尺度的不同而变化,点格局分析法通过建立二维坐标系,将种群个体的具体位置计入二维坐标中,进而从连续变化的尺度下分析种群的分布格局和关联性,成为研究种群分布格局最为主要的方法[6-8]。随着该方法的发展,不同的零模型被应用于不同的研究,完全随机模型是应用最广的单变量模型,而异质泊松模型可以消除环境空间异质性的影响,与前者共同使用可以进一步揭示种群聚集分布的生物与非生物原因。前提条件、环形转换等双变量模型可应用于种内龄级间、不同物种间的关联性分析[9]。因而不同零模型的综合运用能够更深入地探究种群的生态学过程。

黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)又名油蒿、沙蒿,隶属于菊科蒿属,为旱生半灌木,主要分布于内蒙古西部、山西、陕西、宁夏、甘肃等地区的沙漠和沙地[10]。该种具有耐沙埋、抗风蚀、耐旱、耐土壤贫瘠等特性,其固沙能力强,主要生于半固定沙地和固定沙地,是分布区最主要的防风固沙植物之一[11]。作为毛乌素沙地分布最广的建群种,黑沙蒿的种群动态关联着沙生植被的形成与发育,因而对黑沙蒿的空间分布格局研究有一定的报道。杨洪晓等[12]利用$L(r)$函数研究了不同生境下黑沙蒿种群的点格局;唐如韵等[4]采用成对相关函数$g(r)$与4种零模型研究了固定沙地中不同生长阶段黑沙蒿的空间分布格局和种内关联性,并分析了与3种伴生灌木蒙古羊柴(*Corethrodendron fruticosum* var. *mongolicum*)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)和细枝羊柴(*Corethrodendron scoparium*)的种间关系;牛程旭等[13]也研究了固定沙地黑沙蒿、蒙古羊柴和柠条锦鸡儿的分布格局及种间的关联

性。在毛乌素沙地，灌木小叶锦鸡儿（*Caragana microphylla*）也是主要的群落建群种之一，其群落常与黑沙蒿群落毗邻分布，且小叶锦鸡儿在黑沙蒿群落中也可作为亚优势种或伴生种出现。为了探究毛乌素沙地固定过程中黑沙蒿种群分布格局的变化以及与小叶锦鸡儿相互作用的关系，本研究利用完全随机模型、异质泊松模型、前提条件模型、环形转换模型对两种植物进行空间分布格局及种间关系研究，为该区域种群及群落动态研究提供数据资料，也为沙地植被恢复提供依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于内蒙古自治区鄂尔多斯市鄂托克前旗，地处毛乌素沙地的西北部，该区属于典型的温带大陆性气候。年平均气温为 7.9 ℃，年均降水量为 352 mm。根据植被覆盖状况，选取半固定沙地和固定沙地黑沙蒿群落设置样地，其中半固定沙地（108°17′15.43″ N，38°13′19.73″ E）黑沙蒿呈现斑块状分布，群落盖度约为 30%；固定沙地（108°17′15.99″ N，38°13′17.90″ E）与半固定沙地靠近，水分条件较好，黑沙蒿呈现较大面积的连续分布，群落盖度约为 70%。两个群落中均有小叶锦鸡儿分布，且在固定沙地群落为亚优势种。

1.2　样地调查

2024 年 9 月在地表微起伏的半固定沙地和固定沙地分别设立两块 40 m×40 m 的样地，并将每个样地分割成 16 个 10 m×10 m 的小样方，以东南方向的顶点为坐标原点（0，0），沿东、北分别设置 X 轴和 Y 轴，测量并记录每株黑沙蒿和小叶锦鸡儿的空间二维坐标，并测量其东西向和南北的冠幅和株高。

1.3　年龄结构的划分

对于灌木、半灌木，由于主茎不明显，较难确定植株的年龄，常采用大小结构代替年龄结构[14−15]。参考杨洪晓等[12]对黑沙蒿大小结构的划分，以植株的株高、冠幅长和宽三者乘积的立方根（d）将黑沙蒿划分为 3 个大小级：Ⅰ级，$d\leqslant 25$ cm；Ⅱ级，25 cm$<d\leqslant 75$ cm；Ⅲ级，$d>75$ cm。

1.4　点格局分析

本研究运用 Ripley K 函数[16]推导的成对相关函数 $g(r)$[17]分析黑沙蒿种群和小叶锦鸡儿种群的空间分布格局。计算公式如下：

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

$$g(r)=(2\pi r)^{-1}-\frac{\mathrm{d}K(r)}{\mathrm{d}r}$$

式中：r 为空间尺度；A 为调查样地的面积；n 为调查样地的个体总数；u_{ij} 表示个体 i 与 j 之间的距离；W_{ij} 为权重值，用于校正边缘误差。$I_r(u_{ij})$ 整体为一个函数，当 $u_{ij}\leqslant$ r 时，$I_r(u_{ij})=1$，当 $u_{ij}>$ r 时，$I_r(u_{ij})=0$。

空间关联性分析也称为多元点格局分析，用于多变量间的分析[6]。本研究采用由 $K_{ab}(r)$ 函数推导的 $g_{ab}(r)$ 双变量函数进行不同黑沙蒿大小级间和黑沙蒿与小叶锦鸡儿间的关联分析，公式如下：

$$K_{\mathrm{ab}}(r)=\frac{A}{n_{\mathrm{a}}n_{\mathrm{b}}}\sum_{i=1}^{n_{\mathrm{a}}}\sum_{j=1}^{n_{\mathrm{b}}}\frac{I_r(u_{ij})}{W_{ij}}\quad(i\neq j)$$

$$g_{\mathrm{ab}}(r)=(2\pi r)^{-1}-\frac{\mathrm{d}K_{\mathrm{ab}}(r)}{\mathrm{d}r}$$

式中：n_{a} 和 n_{b} 分别表示两个大小级或两个物种的个体数量。

1.5　零模型的选择

种群空间分布格局首先利用完全随机模型（complete spatial randomness，CSR）进行分析，该模型假设物种个体的空间分布不受任何生物或非生物过程影响，相互独立[18]。若 CSR 模型运行结果存在聚集分布，进而采用异质泊松模型（heterogeneous poisson process，HP）消除环境异质性的影响，从而分析聚集分布出现的主要原因[19]。空间关联性分析中，选取前提条件模型（antecedent condition，AC）分析黑沙蒿种内不同大小级个体的空间关联，

选取环形转换模型(toroidal shift, TS)分析不同物种间的空间关联[9]。

1.6 数据处理

运用Origin 2024软件作个体空间分布图,利用Programita 2018软件进行点格局分析。采用199次Monte-Carlo随机模拟计算出由上下两条包迹线围成的95%置信区间。步长设为0.5 m,环带宽度设置为5 m。

2 结果与分析

2.1 黑沙蒿种群年龄结构分析

由表1可知,半固定沙地中有173株黑沙蒿,密度为0.11株·m^{-2},植株个体大小差异较大,为6.80~104.87 cm,变异系数为55.38%,平均大小为39.99 cm,Ⅱ级植株个体最多,占总体的59.54%,Ⅰ级植株个体数量大于Ⅲ级植株,显示出增长型种群的特点,幼龄个体数量较多,种群存在较大的生长空间;固定沙地中有736株黑沙蒿,密度为0.46株·m^{-2},植株大小为8.41~128.62 cm,平均大小为56.46 cm,植株密度和个体大小均明显高于半固定沙地,而变异系数(36.07%)低于半固定沙地。Ⅱ级植株个体占比高达76.49%,Ⅲ级植株的个体数量是Ⅰ级植株的3倍以上,即老龄个体数量明显多于幼龄个体,从整体趋势分析,固定沙地的黑沙蒿种群处于稳定向衰退的过渡阶段。

表1 黑沙蒿种群植株个体大小特征

Table 1 Individual size characteristics of *A. ordosica* population plant

样地 Plot	株数 Plant number	密度 Density (plant·m^{-2})	最小值 Minimum value (cm)	最大值 Maximum value (cm)	均值 Mean value (cm)	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation (%)	各级株数比例 All classes of the plant number proportion		
								Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ
S	173	0.11	6.80	104.87	39.99	22.15	55.38	56(32.37%)	103(59.54%)	14(8.09%)
F	736	0.46	8.41	128.62	56.46	20.36	36.07	39(5.30%)	563(76.49%)	134(18.21%)

注:S,F分别代表半固定沙地和固定沙地。

Note: S and F represent semi-fixed sandy land and fixed sandy land, respectively.

2.2 黑沙蒿种群与小叶锦鸡儿种群的空间分布格局

黑沙蒿的3个大小级以及小叶锦鸡儿个体(固定沙地有小叶锦鸡儿590株,半固定沙地有42株,因半固定沙地个体少,因而未对小叶锦鸡儿进行大小级的划分,见图1)的空间分布如图1所示,半固定沙地中黑沙蒿和小叶锦鸡儿的个体密度和数量明显比固定沙地少。采用完全随机模型(CSR)和异质泊松模型(HP)分析黑沙蒿与小叶锦鸡儿种群个体的空间分布格局(图2),在半固定沙地,CSR模型的结果显示,在0~8.8 m和15.0~18.2 m范围内黑沙蒿表现为聚集分布(实测值位于上包迹线之上),其余尺度为随机分布(实测值位于上下包迹线以内);小叶锦鸡儿在0~2.0 m和12.2~14.8 m尺度为聚集分布,大于16.0 m为均匀分布(实测值位于下包迹线以下),中尺度为随机分布;由于存在聚集分布,采用HP模型去除环境异质性的影响,结果显示,黑沙蒿聚集分布的范围缩小,在0~6.4 m呈现聚集分布,16.7~17.7 m略有聚集,小叶锦鸡儿变化不明显,在0~1.8 m和12.6~14.8 m呈聚集分布,大于16.6 m呈均匀分布。在固定沙地,CSR模型结果显示,黑沙蒿以聚集分布为主,在0~15.3 m呈现聚集分布,15.3~18.4 m为随机分布,大于18.4 m呈均匀分布;小叶锦鸡儿也以聚集分布为主,在HP模型中,黑沙蒿与小叶锦鸡儿种群的聚集分布范围减少,分别为0~12.0 m与0~15.9 m,黑沙蒿种群的随机分布(12.0~15.8 m)与均匀分布(15.8~20.0 m)的范围加大,小叶锦鸡儿种群的随机分布(15.9~18.8 m)范围加大,在18.8~20.0 m尺度略呈均匀分布。

2.3 黑沙蒿种群不同大小级的空间分布格局

半固定沙地的黑沙蒿种群不同大小级个体的空间分布格局见图3,3个大小级在小尺度上均以聚集分布为

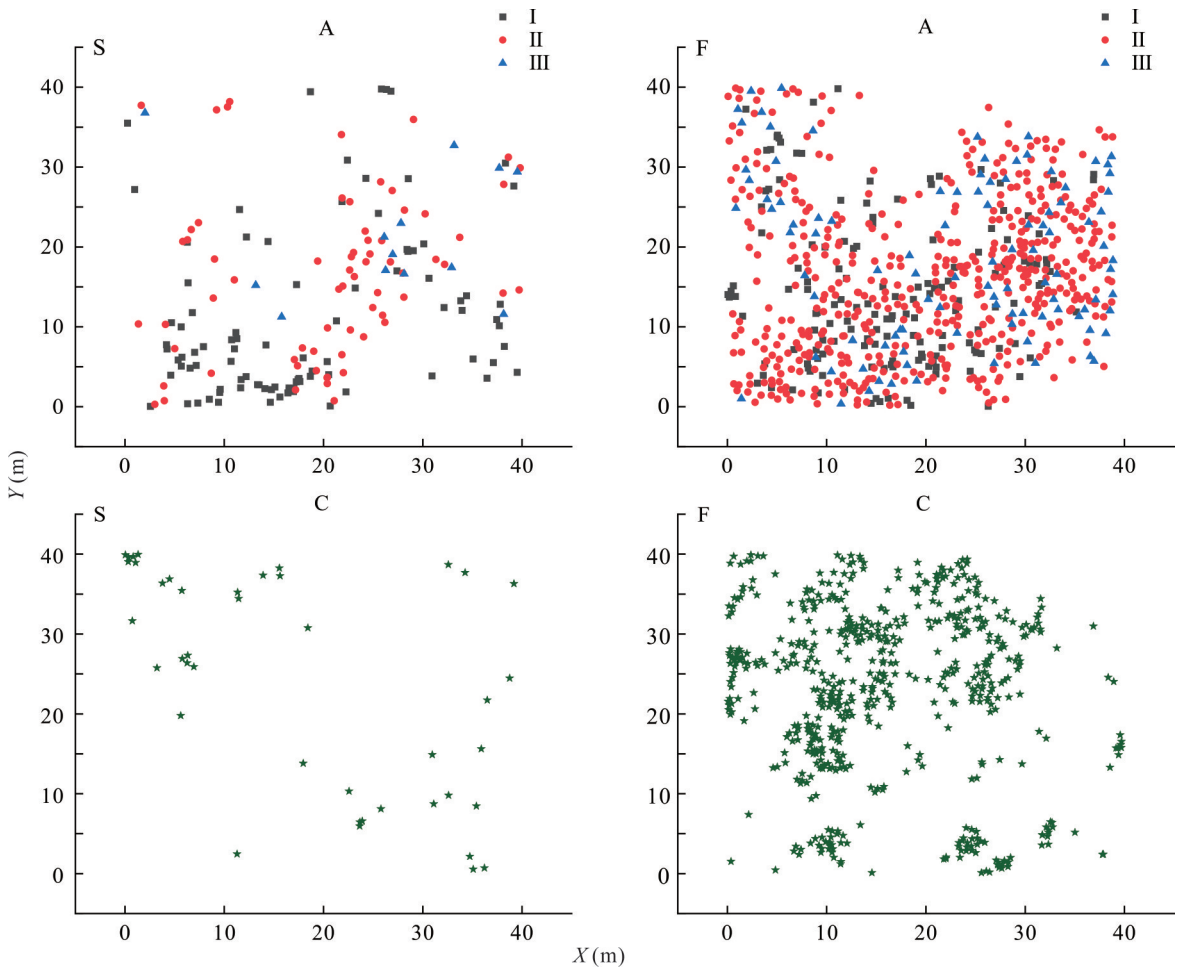


图 1　黑沙蒿与小叶锦鸡儿个体的空间分布

Fig. 1　Spatial distribution of individuals of *A. ordosica* and *C. microphylla*

A，C 分别代表黑沙蒿和小叶锦鸡儿；S，F 分别代表半固定沙地和固定沙地。X：东向距离（m）；Y：北向距离（m）。Ⅰ：$d \leqslant 25$ cm；Ⅱ：25 cm$<d\leqslant$75 cm；Ⅲ：$d>75$ cm。d：植株大小。A and C represent *A. ordosica* and *C. microphylla*, respectively; S and F represent semi-fixed sandy land and fixed sandy land, respectively. X: Easting distance (m); Y: Northing distance (m). Ⅰ represents the size of individual with $d \leqslant 25$ cm; Ⅱ with 25 cm$<d\leqslant$75 cm; Ⅲ with $d>75$ cm. d stands for the plant size.

主，其中以Ⅰ级植株聚集强度最强。CSR 模型结果显示，Ⅰ级植株聚集分布出现在 0～13.8 m，其余尺度基本呈随机分布，去除环境异质性影响的 HP 模型显示，聚集分布范围明显减小，为 0～7.7 m，可见，Ⅰ级植株受环境异质性影响较大。Ⅱ级植株在 CSR 模型中聚集分布出现在 0～8.4 m 和 16.5～18.2 m，在 HP 模型中，出现在 0～5.6 m，范围也缩小，且在 11.8～14.6 m 出现了均匀分布。Ⅲ级植株在 CSR 和 HP 模型中，出现双峰值，前者在小尺度 0.4～5.6 m 呈现聚集分布，在 12.8～16.2 m 也以聚集分布为主，在中尺度 8.8～9.8 m 和大尺度 18.4～20.0 m 略呈均匀分布，其余尺度为随机分布，采用 HP 模型分析后聚集程度明显下降，以随机分布为主，中尺度上的均匀分布范围（8.6～10.6 m）加大。

对于固定沙地，黑沙蒿种群不同大小级的空间分布与半固定沙地种群具有一定的相似性，中小尺度聚集分布明显，但以Ⅱ级植株聚集分布的范围最大。如图 4 所示，在 CSR 模型中，Ⅰ级植株在小尺度 0～2.6 m 呈现出明显的聚集分布，中尺度 8.7～11.2 m 具有一定聚集性，其他尺度以随机分布为主；Ⅱ级植株聚集分布明显，除＞15.7 m 为随机分布外，其余尺度均为聚集分布；Ⅲ级植株在 0.4～10.6 m 为聚集分布，其余尺度呈随机分布。采用 HP 模型进一步分析显示，各大小级的聚集范围均减小，其中Ⅰ级植株中尺度的聚集分布消失；Ⅱ级植株在 0～13.2 m 呈现聚集，＞16.6 m 出现均匀分布；Ⅲ级植株在 0.8～6.8 m 呈现聚集分布。

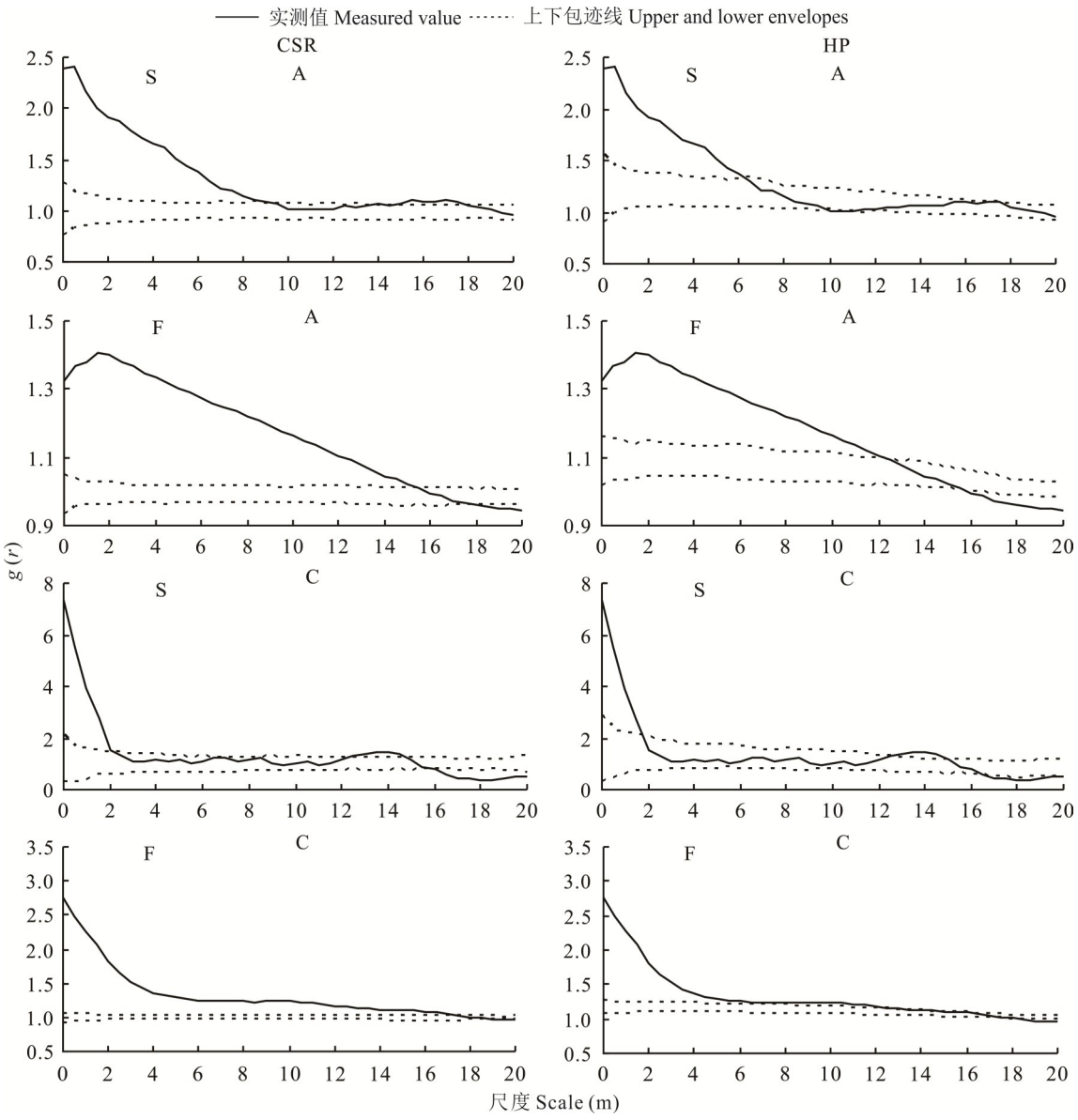


图2 黑沙蒿与小叶锦鸡儿的种群空间分布格局

Fig. 2 Spatial distribution pattern of *A. ordosica* and *C. microphylla* populations

CSR:完全随机模型;HP:异质泊松模型。A, C分别代表黑沙蒿和小叶锦鸡儿;S,F分别代表半固定沙地和固定沙地。下同。CSR: Completely stochastic model; HP: Heterogeneous poisson model. A and C represent *A. ordosica* and *C. microphylla*, respectively; S and F represent semi-fixed sandy land and fixed sandy land, respectively. The same below.

2.4 黑沙蒿种群不同大小级的空间关联

通过前提条件模型(AC)分析黑沙蒿不同大小级的空间关联性,结果见图5。半固定沙地的黑沙蒿种群中Ⅰ与Ⅱ级植株在0~6.8 m,12.2~17.8 m尺度上呈正关联(实测值位于上包迹线上方),其余尺度呈无关联(实测值位于上下包迹线之间);Ⅱ与Ⅲ级植株在中小尺度上(0~6.2 m)存在正关联,随着尺度增大呈现无关联性;而Ⅰ与Ⅲ级植株整体上无关联性。固定沙地的黑沙蒿种群与半固定沙地种群较为相似,共同之处表现在Ⅰ与Ⅲ级植株也无关联性;Ⅱ和Ⅰ、Ⅲ级植株在中小尺度均呈现正关联,且随着尺度的增大逐渐变为无关联。不同之处在于,固定沙地的Ⅰ与Ⅱ级植株、Ⅱ与Ⅲ级植株正关联范围较大,前者为0.6~15.6 m,后者为0.2~10.0 m,说明固定沙地这两个大小级间的关联性更为明显。

2.5 黑沙蒿与小叶锦鸡儿种群的种间关联

利用环形转换模型(TS)分析黑沙蒿与小叶锦鸡儿种群的空间关联性,结果见图6。对于半固定沙地,黑沙蒿

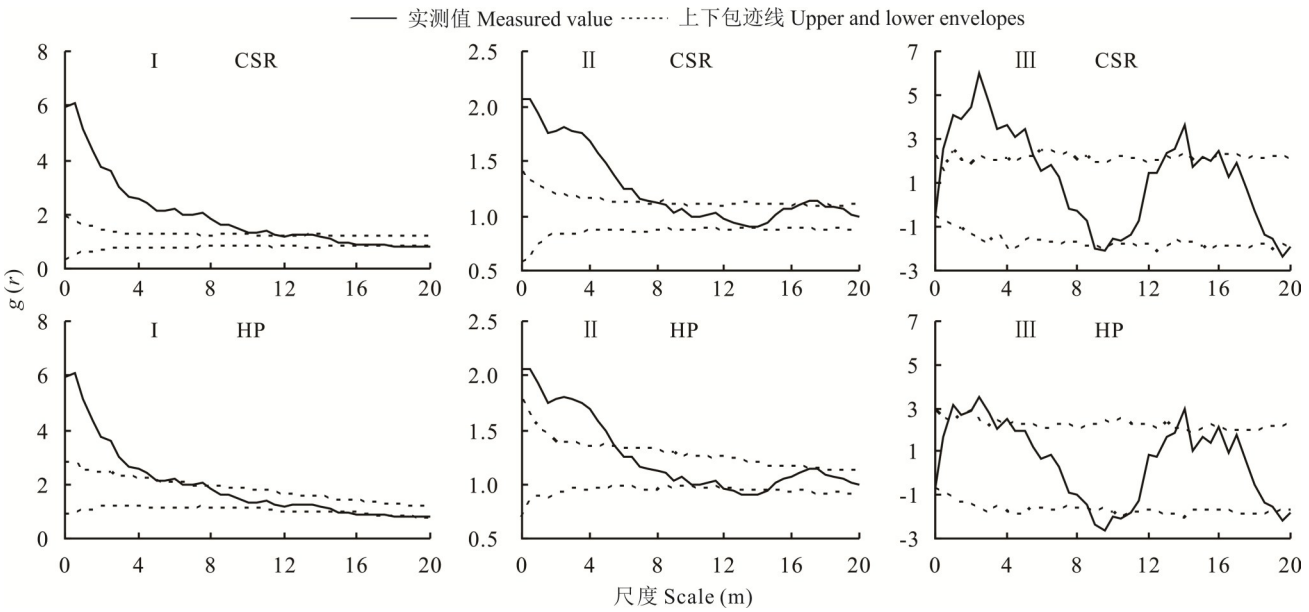


图 3　半固定沙地黑沙蒿种群 3 个大小级的空间分布格局

Fig. 3　Spatial distribution patterns of three size classes of *A. ordosica* population in semi-fixed sandy land

Ⅰ:d≤25 cm;Ⅱ:25 cm<d≤75 cm;Ⅲ:d>75 cm. 下同 The same below.

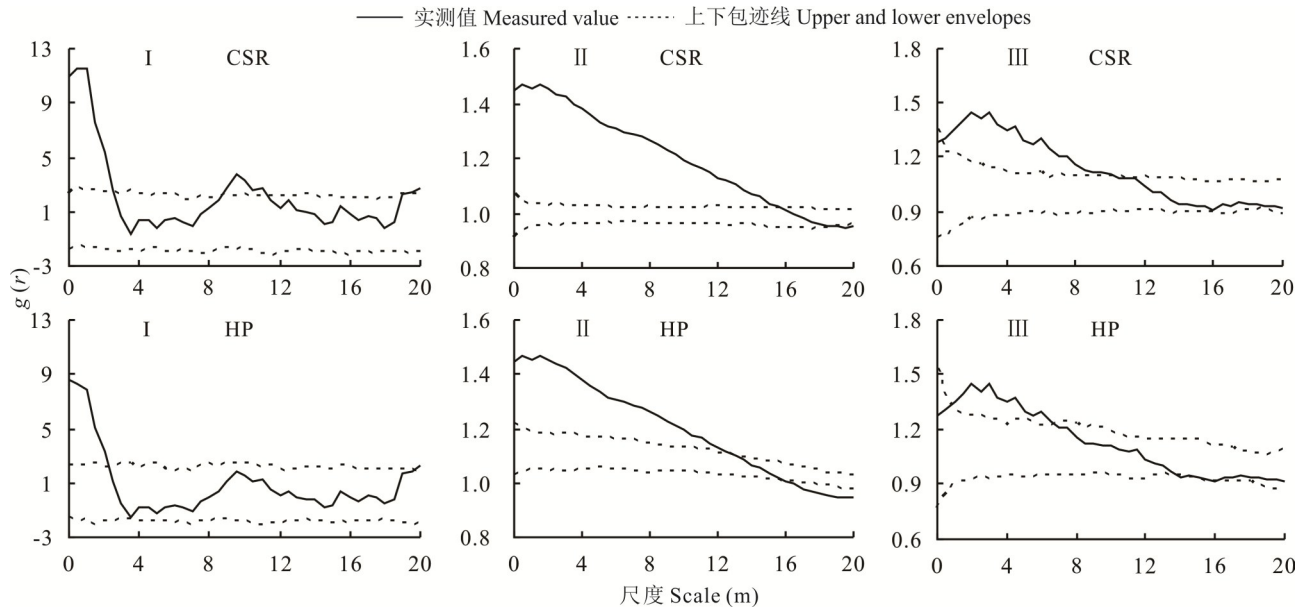


图 4　固定沙地黑沙蒿种群 3 个大小级的空间分布格局

Fig. 4　Spatial distribution patterns of three size classes of *A. ordosica* population in fixed sandy land

以及其 3 个大小级与小叶锦鸡儿种群虽以无关联为主,但在不同尺度上也存在一定的负关联。其中黑沙蒿Ⅰ级植株与小叶锦鸡儿在小尺度 0.4～2.2 m 出现负关联;Ⅱ级植株与小叶锦鸡儿在小尺度 0～0.8 m 和大尺度 15.4～17.4 m 表现为负关联,而Ⅲ级植株与小叶锦鸡儿在大尺度 15.2～17.6 m 呈现出负关联,黑沙蒿种群总体与Ⅱ级植株相似,与小叶锦鸡儿种群在小尺度 0～1.0 m 和大尺度 13.4～17.6 m 呈现负关联。在固定沙地中,黑沙蒿Ⅰ级植株与小叶锦鸡儿的空间关联性与半固定沙地不同,未出现负关联,整体均表现为无关联。而黑沙蒿Ⅱ、Ⅲ级植株以及黑沙蒿总体与小叶锦鸡儿种群在小尺度上存在负关联,范围分别为 0～5.7 m、0～8.1 m、0～7.8 m,且都随着尺度的增大逐渐表现为无关联。

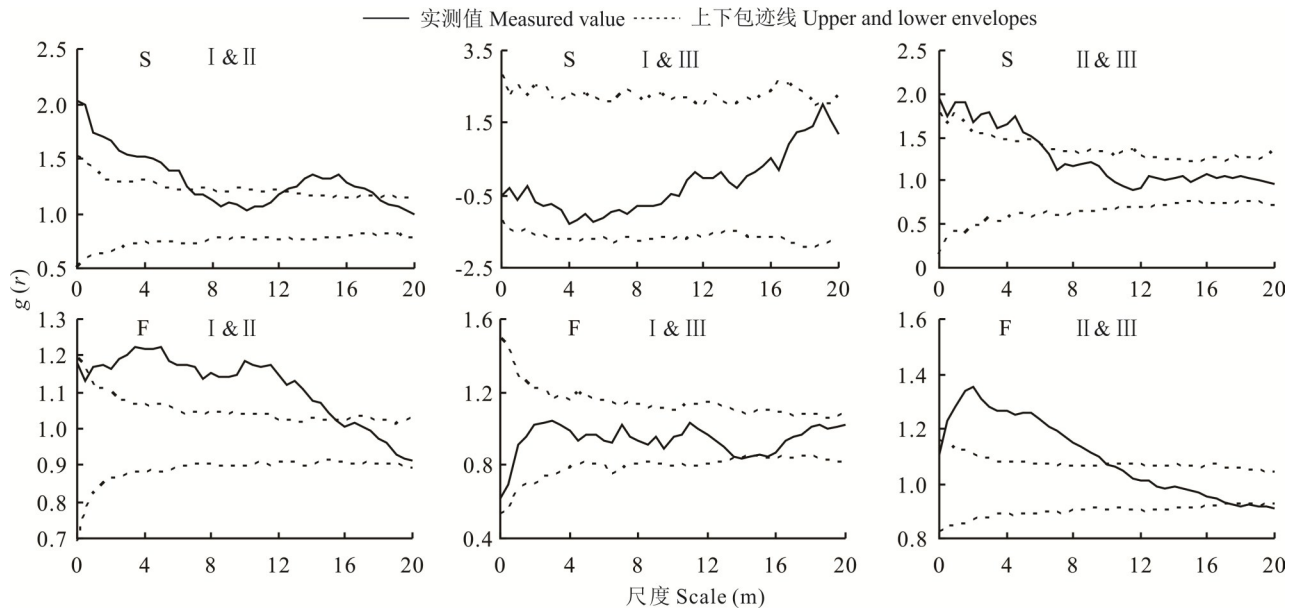


图5 黑沙蒿种群不同大小级之间的空间关联性

Fig. 5 Spatial correlation between different size classes of *A. ordosica* populations

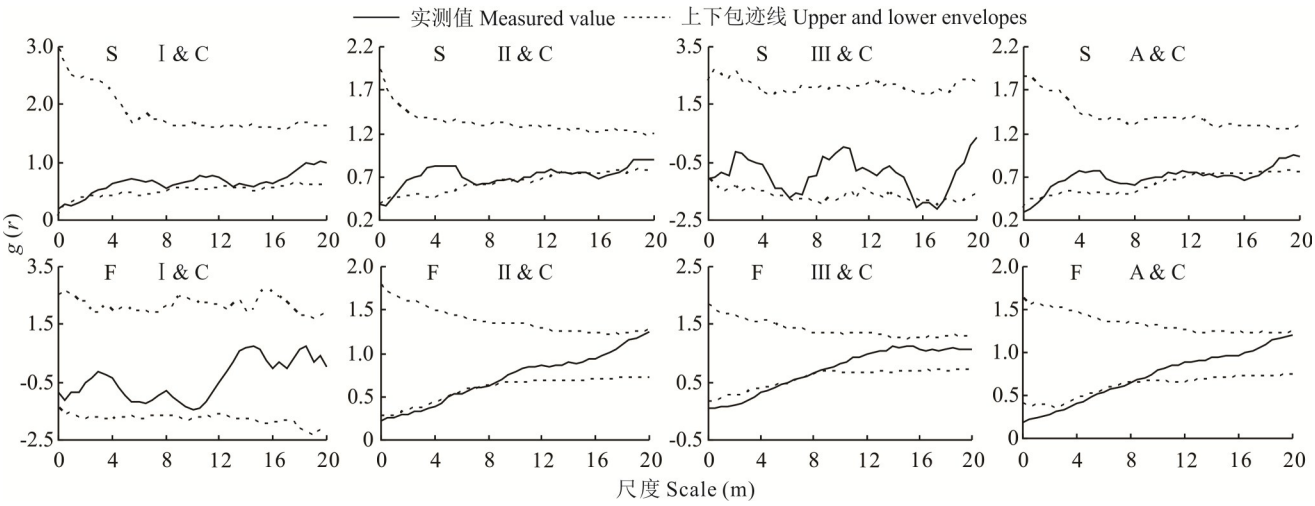


图6 不同大小级的黑沙蒿与小叶锦鸡儿的种间关联性

Fig. 6 Interspecific association between different sizes of *A. ordosica* and *C. microphylla*

3 讨论

3.1 两种植物的种群空间分布格局

植物种群空间分布格局是种群对其生物学特性与环境异质性的响应,在种子散布方式及效率、种内—种间竞争以及生境异质性等因素的共同影响下,构成了多样化的分布格局[20]。本研究显示无论在半固定沙地还是固定沙地,黑沙蒿种群分布格局均呈现小尺度以聚集分布为主、大尺度以随机分布为主的特点,但固定沙地的黑沙蒿聚集程度更为明显;小叶锦鸡儿同样是在固定沙地聚集性更强(图2)。与黑沙蒿相比,小叶锦鸡儿在半固定沙地中聚集分布的尺度更小,而在固定沙地中聚集分布的尺度范围更大(图2)。环境异质性是影响种群分布格局的一个重要因素,在沙地,小生境中不均匀的地形、水分、养分是主要影响因子。唐如韵等[4]对毛乌素沙地固定沙丘黑沙蒿的研究结果表明,在20 m的尺度范围内,黑沙蒿幼株在0～5 m、营养株在0～16 m、生殖株在0～13 m呈现聚集分布,采用异质泊松模型剔除环境异质性影响后,聚集分布的范围只是略有减小。本试验分别对半固定和固

定沙地的黑沙蒿进行了研究，且将黑沙蒿分为3个大小级，同样是在20 m的尺度范围内，与唐如韵等[4]的结果相似，黑沙蒿在小尺度或小到中尺度上呈聚集分布，剔除环境异质性影响后聚集性有所下降，其中半固定沙地下降更为明显，说明半固定沙地的生境具有更大的不均匀性。不过，异质泊松模型的结果仍显示出明显的聚集性，说明环境异质性只是影响两种植物聚集分布的一个原因，而生物学特性是更为主要的因素，后者可以体现种群自身的生存策略或适应机制[6,12]。聚集分布的产生一方面在于繁殖方式依赖于种子繁殖，种子扩散限制是影响聚集分布的主要因素，种子繁殖会以母株为中心向周围扩散，在种子的传播过程中，会受到重力、传播距离和风力、风速的影响[12,21]。黑沙蒿种子不大（长约1.5 mm），平均千粒重小于0.5 g[22]，果实为瘦果，没有附属结构，因而受风力的影响不大，传播距离有限，使得黑沙蒿个体在小尺度或小至中尺度上呈现出聚集分布；小叶锦鸡儿的种子较大，平均千粒重大于28 g[23]，受自重的影响，更易集中于母株附近，因而也呈现出小尺度或小至中尺度的聚集分布。另一方面，在小尺度下，由于幼株因抗逆和竞争能力较弱，且对环境偏好和水分、土壤、地形等资源的需求基本相似，因此同一个种群会通过聚集分布产生群体效应，以有效抵抗其他物种竞争入侵、抵御恶劣生态环境，进而提高存活率，保障种群的更新[24-25]。黑沙蒿幼株（Ⅰ级）的高聚集性正是体现了这些特点，而Ⅱ级植株的格局是在Ⅰ级植株的基础上发展的，故而具有相同的特点，但随着植株的长大，同种个体间会产生一定的竞争，从而发生自疏现象，部分个体被淘汰，因而表现出高龄级（Ⅲ级）植株的聚集性下降。总的来讲，两种植物的聚集性均随着尺度的增大而下降，显示出扩散限制的影响，而较大尺度随机分布的出现也与个体间关联性下降有关，这从黑沙蒿不同大小级的关联性结果可以反映（图5）。

3.2　黑沙蒿种内不同大小级之间的关联性

在半固定沙地和固定沙地中，黑沙蒿种群的Ⅰ与Ⅱ级植株、Ⅱ与Ⅲ级植株在小、中尺度存在明显的正关联，而Ⅰ与Ⅲ级植株之间呈现无关联性。相近的大小级之间在较小的空间尺度上倾向于形成正关联，这是由于相近龄级之间对资源的选择具有相似性以及个体之间生态位存在重叠性[26-27]。而龄级差别大则有不同的表现，杨洪晓等[12]对黑沙蒿的研究显示，龄级间差距越大，正关联性越弱，高龄级与低龄级间在极小尺度出现了负关联，说明种内存在非对称竞争，高大植株对小植株具有一定的竞争排斥作用。本研究中两种沙地的Ⅲ与Ⅰ级植株在各尺度均无关联，虽未显示出竞争关系，但也明显不同于另两个级间在中小尺度的正关联，这一方面可能与个体间龄级差距越大资源需求的相似性程度越低有关[27]，也可能与本研究样地中小叶锦鸡儿的存在有关，种间竞争的加大往往会降低种内的竞争。从半固定到固定沙地，小叶锦鸡儿的个体数量明显增多，黑沙蒿Ⅰ与Ⅱ级植株、Ⅱ与Ⅲ级植株的正关联也明显加大，也反映出种内正相互作用的加大有利于应对种间竞争。但植物之间的相互作用通常局限在十几m的区域，超出该尺度范围内，相互作用将会减弱，黑沙蒿也体现出这一特点，这种特性反映出种群的空间关联性与尺度有关。

3.3　两种植物的种间关联性

在研究区域，黑沙蒿群落与小叶锦鸡儿群落交错分布，两个建群种在彼此的群落中又可相互渗透，因而探讨在沙地固定过程中黑沙蒿与小叶锦鸡儿的关系，有助于深入认识群落的动态变化特征。在半固定沙地中，裸地比例高、生境空间充裕，植物个体间相互作用强度低，因而相比固定沙地，两种植物随机分布的尺度范围更大（图2～4），关联程度也相对更低。具体而言，在半固定沙地中，黑沙蒿及其各大小级均与小叶锦鸡儿存在不同程度的负关联，尤其黑沙蒿Ⅰ、Ⅱ级植株与小叶锦鸡儿在小尺度的负关联，表明小叶锦鸡儿对黑沙蒿存在一定竞争，且对黑沙蒿幼、中龄级的竞争压力更为明显；而固定沙地黑沙蒿Ⅰ级植株明显减少，与小叶锦鸡儿已无关联性，但黑沙蒿Ⅱ和Ⅲ级植株与小叶锦鸡儿在小尺度上的负关联更强，说明随着沙地的固定，植株密度明显增大，物种间的相互作用加大。空间关联性与物种间的协同或竞争关系密切相关，负关联可以反映物种间对资源竞争而产生的相互排斥作用[28]。黑沙蒿与小叶锦鸡儿都属于深根性植物[29]，在较为干旱的沙地环境中，两种植物都需要消耗更多的土壤水分，对于水资源等需求相近，导致两者之间的种群竞争排斥作用较强，竞争的结果会由混生的群落形成各自的单优群落。

4 结论

随着沙地的固定,黑沙蒿种群的年龄结构由增长型转为稳定向衰退的过渡阶段。黑沙蒿总体及3个大小级以及小叶锦鸡儿均存在小尺度的聚集分布,且随着沙地的固定聚集性加强,异质泊松模型的结果显示聚集性有不同程度的下降,说明存在环境异质性的影响,而两种植物种子繁殖的方式以及应对恶劣环境的群体效应是聚集分布的更主要因素。两种生境中黑沙蒿种群的种内关联均表现为相近大小级个体存在不同尺度上的正关联,且随着沙地的固定,正关联性更为明显。黑沙蒿在大尺度呈现出随机分布为主且大小级间呈现无关联性的特点,反映了个体间的关系随着尺度的增大而下降,表明黑沙蒿分布格局与空间关联具有明显的尺度依赖性。小叶锦鸡儿对黑沙蒿的竞争主要集中在小尺度空间,且随着沙地的固定,竞争压力由幼龄植株向中、老龄植株转移。固定沙地中两种植物的个体数量和密度明显增加,种间竞争也明显增强。因而在两种植物的分布区,作为乡土植物,两者均是治沙的优选植物,而交错式斑块种植,既可发挥豆科植物对土壤改良的有利作用,也可以减少两种植物的竞争,达到良好的固沙效益。

参考文献 References:

[1] John R, Dalling J W, Harms K E, *et al*. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(3): 864－869.

[2] Zhang W H, Zhang D H, Zhang Z S, *et al*. Spatial pattern of *Artemisia ordosica* population on semi-fixed dunes in the Tengger Desert, China. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(7): 2137－2145.
张文豪, 张定海, 张志山, 等. 腾格里沙漠半固定沙丘上油蒿种群的空间格局研究. 草地学报, 2023, 31(7): 2137－2145.

[3] Zhang J T. Analysis of spatial point patten for plant species. Chinese Journal of Plant Ecology, 1998, 22(4): 57－62.
张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 57－62.

[4] Tang R Y, Zhang D H, Zhao Y Y, *et al*. Spatial point pattern of *Artemisia ordosica* shrubland on fixed sand dunes in the Mu Us sandy land, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 2025, 36(3): 719－728.
唐如韵, 张定海, 赵有益, 等. 毛乌素沙地固定沙丘黑沙蒿灌丛空间点格局. 应用生态学报, 2025, 36(3): 719－728.

[5] Xu A Y, Xu D M, Liu J L, *et al*. Point pattern analysis of dominant populations based on null models in desert steppe in Ningxia. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4180－4187.
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. 生态学报, 2020, 40(12): 4180－4187.

[6] Condit R, Ashton P S, Baker P, *et al*. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 2000, 288(5470): 1414－1418.

[7] Xing Y F, Shi J J, De K J, *et al*. Spatial distribution pattern and intraspecific association of *Kobresia humilis* in perennial artificial grassland. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(2): 253－258.
邢云飞, 施建军, 德科加, 等. 多年生人工草地矮生嵩草(*Kobresia humilis*)种群空间格局与种内关联性. 草地学报, 2022, 30(2): 253－258.

[8] Li X T, Wang T J, Han W J, *et al*. Population structure and point pattern analysis of rare and endangered plant *Potaninia mongolica* in eastern Alxa, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(4): 506－514.
李晓田, 王铁娟, 韩文娟, 等. 东阿拉善珍稀濒危植物绵刺种群结构与点格局分析. 植物生态学报, 2023, 47(4): 506－514.

[9] Ma Z B, Xiao W F, Huang Q L, *et al*. A review of point pattern analysis in ecology and its application in China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(19): 6624－6632.
马志波, 肖文发, 黄清麟, 等. 生态学中的点格局研究概况及其在国内的应用. 生态学报, 2017, 37(19): 6624－6632.

[10] Zhao Y Z, Zhao L Q, Cao R. Flora Intramongolica (the third edition). Hohhot: Inner Mongolia People's Publishing House, 2019, 5: 206－207.
赵一之, 赵利清, 曹瑞. 内蒙古植物志(第三版). 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 2019, 5: 206－207.

[11] Guo K. Cyclic succession of *Artemisia ordosica* Krasch community in the Mu Us Sandy grassland. Chinese Journal of Plant Ecology, 2000, 24(2): 243－247.
郭柯. 毛乌素沙地油蒿群落的循环演替. 植物生态学报, 2000, 24(2): 243－247.

[12] Yang H X, Zhang J T, Wu B, *et al*. Point pattern analysis of *Artemisia ordosica* population in Mu Us Sandy Land. Chinese Journal of Plant Ecology, 2006, 30(4): 563－570.

杨洪晓，张金屯，吴波，等．毛乌素沙地油蒿种群点格局分析．植物生态学报，2006，30(4)：563－570.

[13] Niu C X，Zhang D H，Zhang Z S，*et al*. Spatial distribution pattern and spatial correlation of main sand-fixing shrubs in fixed dunes in Yanchi region，Mu Us sandy land. Ecological Science，2024，43(1)：1－9.
牛程旭，张定海，张志山，等．毛乌素沙地盐池地区固定沙丘主要固沙灌木的空间分布格局与空间关联性研究．生态科学，2024，43(1)：1－9.

[14] Liu X T，Wang T J，Su R G G，*et al*. Spatial distribution patterns of *Ammopiptanthus mongolicus* population at different developmental stages in the Eastern Alashan. Acta Agrestia Sinica，2023，31(10)：3157－3166.
刘晓婷，王铁娟，苏日古嘎，等．东阿拉善不同发育阶段沙冬青种群的空间分布格局．草地学报，2023，31(10)：3157－3166.

[15] Zhang L，Wang T J，Guo J T，*et al*. Population distribution pattern analysis of the rare and endangered plant *Tetraena mongolica* in western Ordos China. Acta Agrestia Sinica，2023，31(2)：551－557.
张丽，王铁娟，郭金停，等．西鄂尔多斯珍稀濒危植物四合木种群分布格局分析．草地学报，2023，31(2)：551－557.

[16] Ripley B D. Modeling spatial patterns. Journal of the Royal Statistical Society：Series B (Methodological)，1977，39(2)：172－192.

[17] Stoyan D，Stoyan H. Fractals，random shapes and point fields：Methods of geometrical statistics. New York：John Wiley & Sons，1994.

[18] Matiu M，Wiegand T，Moloney K，*et al*. Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology. Boca Raton：CRC Press，2013.

[19] Wang X T，Hou Y L，Liang C Z，*et al*. Point pattern analysis based on different null models for detecting spatial patterns. Biodiversity Science，2012，20(2)：151－158.
王鑫厅，侯亚丽，梁存柱，等．基于不同零模型的点格局分析．生物多样性，2012，20(2)：151－158.

[20] Shen G C，He F L，Waagepetersen R，*et al*. Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering on spatial distributions of tree species. Ecology，2013，94(11)：2436－2443.

[21] Qu W J，Wang L，Yang X G，*et al*. Point pattern analysis based on null models of population in fixed sand at the southeastern edge of the Tengger Desert. Acta Prataculturae Sinica，2024，33(10)：37－45.
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．草业学报，2024，33(10)：37－45.

[22] Dong X，Liu M H，Li X L，*et al*. Effects of artificial simulated precipitation on seed morphology and specific leaf area of *Artemisia ordosica*. Journal of Central South University of Forestry and Technology，2020，40(2)：36－42.
董雪，刘明虎，李新乐，等．人工模拟增雨对油蒿种子形态性状和比叶面积的影响．中南林业科技大学学报，2020，40(2)：36－42.

[23] Zhou Z L，Wang L，Yu J，*et al*. Seed germination physiology of two species of *Caragana* Fabr. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2011，31(12)：2509－2515.
周正立，王琳，于军，等．锦鸡儿属两种植物种子萌发生理研究．西北植物学报，2011，31(12)：2509－2515.

[24] West P W，Ratkowsky D A. Problems with models assessing influences of tree size and inter-tree competitive processes on individual tree growth：A cautionary tale. Journal of Forestry Research，2022，33(3)：565－577.

[25] Ta F，Liu X D，Liu R H，*et al*. Spatial distribution patterns and association of *Picea crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains，northwestern China. Chinese Journal of Plant Ecology，2020，44(11)：1172－1183.
拓锋，刘贤德，刘润红，等．祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性．植物生态学报，2020，44(11)：1172－1183.

[26] Zhao G D，Xiong K，Xu G X，*et al*. Spatial patterns and associations of main dominant species *Abies fargesii* var. *faxoniana* and *Betula utilis* in Miyaluo subalpine dark coniferous forest of western Sichuan，China. Acta Ecologica Sinica，2022，42(8)：3377－3388.
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.

[27] Yu Y，Bai X J，Wang Z Y. Niche characteristics and competitive relationship of *Larix gmelinii* between different age classes in Greater Khingan Range secondary forest area. Acta Ecologica Sinica，2022，42(12)：4912－4921.
俞昀，白小军，王志一．大兴安岭次生林区不同龄级落叶松(*Larix gmelinii*)生态位特征和竞争关系．生态学报，2022，42(12)：4912－4921.

[28] Yang C L，Liu M X，Wang Q Y，*et al*. Spatial pattern and correlation of populations of *Anemone rivularis* and *Kobresia*

myosuroides under single-household management and multi-household management grazing patterns. Ecology and Environmental Sciences, 2023, 32(4): 651－659.
杨春亮, 刘旻霞, 王千月, 等. 单户与联户放牧经营下草玉梅与嵩草种群空间格局及其关联性. 生态环境学报, 2023, 32(4): 651－659.

[**29**] Chen S H. Root types of grassland plants in Inner Mongolia. Hohhot: Inner Mongolia People's Publishing House, 1987: 107－109.
陈世璜. 内蒙古草原植物根系类型. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1987: 107－109.