

高寒草地狼毒与阴山扁蓿豆种群的空间格局^{*}

党晶晶 赵成章^{**} 任珩 杨泉 查高德

(西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070)

摘要 不同的格局类型和空间关联性可以反映出干扰状态下天然草地植物种群的资源环境适应对策。采用草地群落学调查与点格局分析方法, 分析了祁连山北坡高寒草地优势种群更替过程中狼毒和阴山扁蓿豆种群的空间格局及其种间关联关系。结果表明: 随着草地退化程度加剧, 狼毒种群地上生物量、密度、植株高度持续增加, 空间分布类型由聚集分布转变为非聚集分布, 阴山扁蓿豆种群高度逐渐降低, 种群密度和地上生物量先增大后减小, 空间分布类型由均匀或聚集分布转为随机分布; 狼毒和阴山扁蓿豆的空间关联性由显著正关联区间不断增大转为关联性不显著。草地退化过程中群落上层禾草西北针茅种群的衰退以及狼毒和阴山扁蓿豆的植株高度差异, 导致了植物对光资源的非对称性竞争, 使二者的资源分配策略发生了调整, 并影响了空间分布格局和种间关联性。

关键词 退化草地; 祁连山北坡; 狼毒; 阴山扁蓿豆; 空间分布格局; 空间关联性

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2013)2-0292-07

Spatial patterns of *Stellera chamaejasme* and *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus* populations in alpine grassland. DANG Jing-jing, ZHAO Cheng-zhang^{**}, REN Heng, YANG Quan, ZHA Gao-de (Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(2): 292-298.

Abstract: Different types of spatial pattern and spatial association of plant populations can reflect their adaptive strategies in using environmental resources, and can reveal the population biology under disturbances. By using point pattern analysis, this paper studied the spatial pattern and spatial association of *Stellera chamaejasme* and *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus* at their different succession stages on the northern slope of Qilian Mountains, Northwest China. With the degradation of natural grassland, the plant density, plant height, and aboveground biomass of *S. chamaejasme* population had a persistent increase, the spatial pattern transferred from aggregative into random or regular. In the meantime, the plant height of *M. ruthenicus* var. *inschanicus* population decreased gradually, its plant density and aboveground biomass decreased after an initial increase, and the spatial pattern transferred from aggregative or regular to random. The spatial association between *S. chamaejasme* and *M. ruthenicus* var. *inschanicus* populations transferred from increasingly positive to not significant. During the degradation of natural grassland, the decline of *Stipa krylovii* population at the upper layer of the community and the differences in the plant height between *S. chamaejasme* and *M. ruthenicus* var. *inschanicus* made an asymmetric competition of light resources, which led to the regulation of the resource allocation strategies of *S. chamaejasme* and *M. ruthenicus* var. *inschanicus*, and affected the spatial pattern and spatial association of the two plants.

Key words: degraded grassland; northern slope of Qilian Mountains; *Stellera chamaejasme*; *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus*; spatial distribution pattern; spatial association.

^{*} 国家自然科学基金项目(91125014 和 40971039)、甘肃省科技支撑计划项目(1011FKCA157) 和甘肃省生态经济重点学科项目资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn

收稿日期: 2012-08-07 接受日期: 2012-10-31

植物种群空间分布格局是指植物种群个体在水平空间的分布状况,它是种群生物学特性、种内种间关系及其与外部环境相互作用的结果(王鑫厅等,2011)。通过种群空间格局的分析,可以推断格局形成的机制(Watt,1947; Greig-Smith,1979; Leps,1990; Wiegand *et al.* 2007)。空间分布类型和种间关联性是种群空间格局的重要内容,二者不仅能反映植物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(Condit *et al.* 2000; 刘珏宏等,2010),通常被认为是研究物种间相互作用以及植物与环境间关系的一种重要手段(Greig-Smith,1983; 张金屯,2004)。植物之间对光的竞争存在固有非对称性,即使植物之间的高度或冠层面积的差异很小,也会对植物竞争的结果起决定性的作用(李博等,2003),而植物个体之间的竞争、促进等相互作用在某些条件下也有助于物种小尺度空间结构的形成(Stoll & Weiner,2000)。放牧干扰下植物种群不同大小个体带动了种群结构出现动态特征,不同发育阶段个体配置情况发生转变,进而造成个体占据环境空间能力和空间大小存在差异,使不同生境下植物部分优势个体递进扩散和劣势个体退化、死亡,对种群空间分布格局产生影响(聂绍荃等,1992)。因此,从植株高度、生物量角度研究植物种群的空间格局,是认识草地植物种群更新规律的重要途径。

在祁连山北坡西北针茅(*Stipa krylovii*)草原、狼毒(*Stellera chamaejasme*)和阴山扁蓿豆(*Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus*)是原生地带性植被群落的常见物种。在草地过度放牧和全球气候变化影响下,草地群落建群种西北针茅的更新能力受到抑制,天然草地发生严重退化,狼毒凭借对干旱环境和放牧干扰的适应能力,逐渐替代西北针茅成为群落优势种,进而改变了草地群落的结构组成,由草层高度引发的垂直结构动态,将导致群落光热资源在植物种群间的差异性分配,从而对植物的空间格局产生重要影响。目前,学界围绕高寒退化草地狼毒种群分布格局(邢福和宋日,2002; 赵成章等,2010)、狼毒与密丛型禾草的空间格局(赵成章和任珩,2011)、阴山扁蓿豆的生物学特性(乌日娅等,1994)和土壤种子库(董小刚等,2009)等方面进行了深入研究,但是天然草地优势种群更替过程中,主要植物大小变化对于其空间格局与种间关联性的作用机制

尚不明晰。鉴于此,本文以祁连山北坡退化草地中阔叶植物狼毒和阴山扁蓿豆为例,通过分析两种群植株高度、生物量的差异引起的资源环境分配策略的改变,试图从这些方面解释狼毒和阴山扁蓿豆种群空间格局改变的机理,为深入理解草原植物的环境适应性对策提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

东祁连山北坡地处河西走廊与青藏高原的过渡带,具有大陆性气候和山地垂直气候特征,生态环境脆弱,植被以荒漠和草原为主,在特定的地形地貌和气候条件下主要发育并形成了荒漠草原(1900~2450 m)、典型草原(2450~2800 m)和草甸草原(2800~3800 m)。植物以旱生和中生草本以及灌木为主。研究区位于甘肃省肃南县马场滩草原(38°47′22.1″N—38°52′11″N, 99°45′11.7″E—99°57′41.2″E),海拔2610~2632 m,年均温1~2℃,≥0℃的年积温为2450℃,无霜期80 d,年降水量270~350 mm,年蒸发量1480~1620 mm,相对湿度65%,土壤以山地栗钙土为主。原种植被属于典型草原亚型的西北针茅草原,主要植物有:西北针茅、狼毒、冷蒿(*Artemisia frigida*)、赖草(*Aneurolepidium dasystachys*)、甘肃臭草(*Melica przewalskyi*)、扁穗冰草(*Agropyron cristatum*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)、阴山扁蓿豆(*Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus*)、甘肃马先蒿(*Pedicularis artselsae-ri*)、碱韭(*Allium polyrhizum*)等。

1.2 样地设置与调查

根据祁连山北坡“毒杂草型”退化草地植被群落特征的研究(赵成章等,2004),在地貌相对一致、地形平缓的冬春草场,结合草地放牧管理和草地群落学调查,根据草地群落的优势种、物种丰富度、草地近10年的放牧率(放牧率= $B/D \times 100\%$,式中 B 为2001—2010年供试草地的年均牲畜饲养量, D 为同一时期草地的理论载畜量)、草地群落主要毒杂草物种狼毒的平均高度、盖度和密度等指标选取了4户牧民的围栏草地作为实验样地(表1),分别为:未退化草地(I)、轻度退化草地(II)、中度退化草地(III)和重度退化草地(IV)(赵成章等,2011)。供试草地每年6—11月休牧,其余时间正常放牧。

2010年8月植物生长盛期在每个围栏样地内随机设置3个2 m×2 m的样方,共设置12个样方,

表1 供试样地的主要特征指标

Table 1 The main characteristics of plots

样地	海拔 (m)	样地面积 (hm ²)	西北针茅			群落	
			高度 (cm)	盖度 (%)	地上生物量 (g·m ⁻²)	放牧率 (%)	优势种
未退化(I)	2615	68.5	37.5±3.23	62±8.56	63.6±10.55	<90	西北针茅
轻度退化(II)	2610	102.0	36.4±4.89	40±5.50	41±7.23	105~125	西北针茅 狼毒
中度退化(III)	2632	135.5	31.5±2.59	23±2.77	21±3.99	123~138	狼毒
重度退化(IV)	2627	90.0	25.3±2.18	7.2±1.90	8.6±1.65	135~150	狼毒

用1 m×1 m的样方框(样方框内小格子的面积为2 cm×2 cm)按从左到右,从上到下的顺序依次放置4次,以样方框左下角顶点为基点,记录样方(2 m×2 m)中每个狼毒与阴山扁蓿豆株丛的地面投影和相对位置,在室内进行狼毒与阴山扁蓿豆种群的点格局分析。在每个样地用1 m×1 m的样方框重复3次进行草地群落学调查,用针刺法测定草地群落总盖度,用计数法观测植物密度,用卷尺测量植物自然高度,采用刈割法收获样方内植物地上生物量,将收获的植物样品迅速带回实验室,置于105℃烘箱中杀青,然后在70~80℃中烘干至恒量,称其干质量测定植物的地上生物量。

1.3 数据分析

1.3.1 点格局 位于研究区域内二维空间的点构成点事件,用 $k(d)$ 函数来反映点事件空间布局的依赖程度(Ripley, 1981),其定义如下:

$$k(d) = \lambda^{-1} E(\#(d_{ij} \leq d))$$

式中 λ 为研究区域内每单位面积点事件的密度, E 为在一定距离尺度下点事件数量的期望, $\#$ 为数量, i, j 为两个具有相同特征的点事件, d_{ij} 为点 i 到点 j 的距离, d 为距离尺度。如果一定距离尺度下点事件随机分布,则应有:

$$E(\#(d_{ij} \leq d)) = \lambda \pi d^2$$

此时 $k(d) = \pi d^2$;在距离尺度较小的情况下,若点事件为聚集分布, $k(d)$ 的观测值则将 $> \pi d^2$ 。估计式为:

$$k(d) = \frac{A}{n^2} \sum_i^n \sum_j^n \frac{I_{ij}(d)}{W_{ij}(d)} \quad (1)$$

式中 A 为研究区域面积, $\lambda = \frac{n}{A}$, $E = n^{-1} \sum_i^n \sum_j^n$

$\frac{I_{ij}(d)}{W_{ij}(d)}$ n 为研究区域内点事件的数量, i, j 为样方内任意两个具有相同特征的点事件, $I_{ij}(d)$ (当 $d_{ij} \leq d$ 时成立, d_{ij} 为 i 到 j 之间的距离), $W_{ij}(d)$ 为边缘校正的权重,等于以点事件 i 为圆心以 d_{ij} 为半径的圆落在研究区域内的弧长和整个圆周长的比值。

利用 $L(d)$ 函数的估计值判断在此尺度下点事件的分布类型。距离尺度 d 下,若 $L(d) > 0$,为聚集分布;若 $L(d) = 0$,为随机分布;若 $L(d) < 0$,为均匀分布。

$$L(d) = \sqrt{k(d)} / \pi - d$$

利用Monte Carlo方法求解空间分布的上下包迹线,若研究对象实际值落在上下包迹线的区间内,则此距离尺度下点事件为随机分布;如果实际值落在上包迹线之上,则为聚集分布;如果实际值落在下包迹线之下,则为均匀分布。

1.3.2 空间关联性 狼毒和阴山扁蓿豆之间的空间关联性分析可表达为二者的点格局分析。将第1个种群 $k(d)$ 写成 $k_{11}(d)$,将第2个种群写成 $k_{22}(d)$ 。2个种群个体在距离(尺度) d 内的数目为 $k_{22}(d)$,其定义和计算原理与单种格局相近(Diggle, 1983)。 $k_{22}(d)$ 可以用下式估计:

$$k_{12}(d) = \frac{A}{n_1 \times n_2} \sum_i^{n_1} \sum_j^{n_2} \frac{I_{ij}(d)}{W_{ij}(d)} \quad (2)$$

式中 n_1 和 n_2 分别为种群1和种群2的个体数, A 、 $I_{ij}(d)$ 和 $W_{ij}(d)$ 含义同式(1),不同的是 i 和 j 分别为种群1和2的个体,同样计算:

$$L_{12}(d) = \sqrt{k_{12}(d)} / \pi - d$$

通常,当 $L_{12}(d) = 0$ 表明2个种群间在 d 尺度无关联性, $L_{12}(d) > 0$ 为正关联, $L_{12}(d) < 0$ 为负关联。

利用Monte Carlo检验拟合包迹线,检验种群空间关联的显著性。若实际值落在上下包迹线的区间内,则此距离尺度下二者空间关联性不显著;若落在上包迹线之上,则为显著正关联;若落在下包迹线之下,则为显著负关联。本文中采用的步长为2 cm, Monte Carlo随机模拟的数目为20次,得到上下2条包迹线围成的95%置信区间。

2 结果与分析

2.1 狼毒和阴山扁蓿豆种群特征

狼毒和阴山扁蓿豆种群特征在不同退化草地中

表 2 狼毒与阴山扁蓿豆的主要生物学特征

Table 2 The main biological features of *Stellera chamaejasme* and *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus* populations

样地	狼 毒			阴山扁蓿豆		
	高度 (cm)	密度 (bunch · m ⁻²)	地上生物量 (g · m ⁻²)	高度 (cm)	密度 (bunch · m ⁻²)	地上生物量 (g · m ⁻²)
未退化(I)	16.9±2.31 b	5.4±0.41 b	16.4±2.01 d	7.2±2.15 a	88.3±9.45 a	12.8±3.75 a
轻度退化(II)	21.2±3.73 a	8.1±0.52 b	45.4±8.43 c	5.7±1.38 b	95.3±9.68 a	17.3±4.28 a
中度退化(III)	24.3±3.56 a	18.2±1.17 a	61.7±10.17 b	4.6±1.82 b	21.2±3.56 b	9.6±2.86 b
重度退化(IV)	24.5±3.20 a	23.2±2.11 a	67.0±10.20 a	3.2±1.22 b	8.5±2.55 b	5.4±2.13 b

同列数据不同字母表示处理间差异显著($P < 0.01$)。

存在差异(表 2)。狼毒地上生物量和种群密度均有显著的差异,随着草地退化,地上生物量和种群密度持续增加;阴山扁蓿豆种群高度、地上生物量和密度也存在显著差异,随着草地退化,高度逐渐降低,地上生物量和种群密度先增大后减小。

2.2 狼毒种群的空间分布

图 1 表明,狼毒种群在不同退化阶段空间分布格局存在差异。根据 $L(d)$ 函数的实际值在拟合的上下包迹线之间的分布动态,可以清晰判断狼毒种群的分布类型以及分布区间。未退化草地中,狼毒种群在所有尺度上呈随机分布;轻度退化草地中,狼

毒种群在 15 ~ 35 cm 尺度上表现为聚集分布,其他尺度都呈随机分布;中度退化草地中,聚集尺度转化为 77 ~ 100 cm,在 18 ~ 25 cm 尺度上呈均匀分布;重度退化草地中,狼毒种群在所有尺度上表现为随机分布。

2.3 阴山扁蓿豆种群的空间分布

由图 2 可见,随着放牧强度的增大,草地退化程度加重,阴山扁蓿豆的空间分布逐渐趋向随机分布。未退化草地中,0 ~ 40 cm 尺度上阴山扁蓿豆呈现出均匀-随机-均匀分布的格局,在 72 ~ 100 cm 尺度上呈聚集分布;轻度退化草地中,阴山扁蓿豆种群在

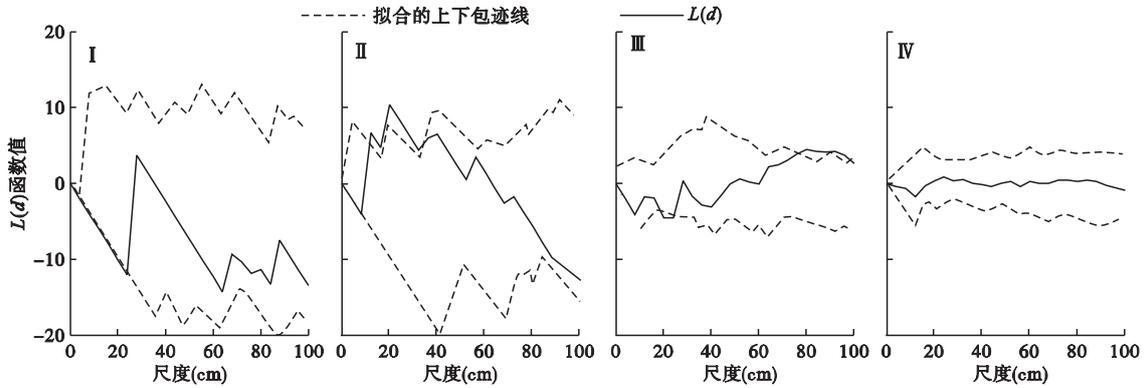


图 1 狼毒种群的点格局

Fig. 1 Point pattern of *Stellera chamaejasme* population

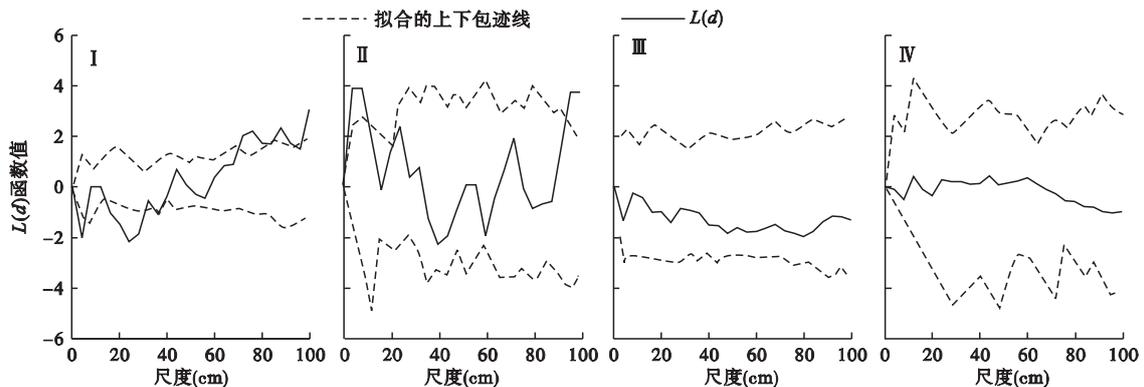


图 2 阴山扁蓿豆种群的点格局

Fig. 2 Point pattern of *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus* population

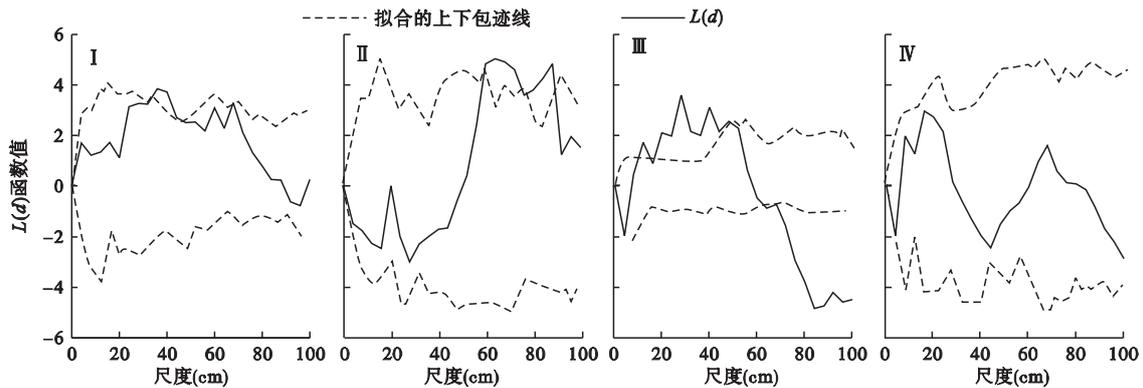


图3 狼毒与阴山扁蓿豆种群的空间关联性

Fig.3 Spatial association of *Stelleria chamaejasme* and *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus* population

0~12、90~100 cm 尺度上呈聚集分布;从中度退化阶段开始,阴山扁蓿豆在整个尺度都呈随机分布。

2.4 狼毒种群与阴山扁蓿豆种群的空间关联

图3表明,从未退化草地至中度退化草地,两种群显著正关联的区间不断增大。未退化草地中,两种群在30~45 cm 尺度上呈显著正关联;轻度退化草地中,在60~90 cm 尺度上呈显著正关联;中度退化草地中正负关联同时出现,18~50 cm 呈显著正关联,68~100 cm 呈显著负关联,其他地方关联性不显著;到重度退化阶段,两种群在整个尺度上关联性不显著。

3 讨论

种群结构反映了种群内不同年龄个体数量的组成情况和种群数量动态及其发展趋势,并在很大程度上体现了种群与环境之间的相互关系,以及种群在群落中的作用和地位(李海东等 2011)。种群的空间格局是种群在水平空间上的配置状况,它反映的是一定环境因子对个体行为、生存和生长的影响(何志斌和赵文智 2004)。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总是随着群落环境的变化而发生变化(刘振国和李振清 2005)。天然草地退化过程中优势种的更替过程导致群落中资源配置策略改变,草地功能和结构相应地发生变化,可能会影响群落中植物的分布格局和物种间的关联性。在西北针茅为优势种的原生草地(I),狼毒种群规模较小、竞争能力较弱,只能随机地分布在西北针茅斑块边缘。轻度退化草地(II)狼毒凭借自身有较强的耐牧性以及从竞争释放中受益,植株密度、高度、地上生物量增加(表2)在小尺度上形成了种群聚集分布斑块。从

中度退化阶段(III)开始,由于狼毒斑块吞并与合并(赵成章等 2010)聚集分布的尺度加大,而且此时植株高度已达24 cm,可充分利用上层优势获得光照资源;但植物地上部分对光资源的竞争而引起的自疏会改变种群的分布格局,使之随着时间的推移朝一个更规则的空间分布的方向发展(李博等, 2003),促使种群由聚集分布逐渐向均匀或随机分布过度。这也与赵成章等(2010)对种内竞争状态下狼毒空间分布规律的研究结果相一致。

研究表明,由于植物光敏色素系统的敏感度非常高,所以植物能够探测光的质量变化,并作出相应反应(李博等 2003)。在天然草地群落中阴山扁蓿豆多为匍匐型或斜生型的下繁草,由于匍匐生长型植物具有明显的觅光行为(李博 2001),所以阴山扁蓿豆通过在水平方向上扩展获得足够的光资源。需要指出的是,光资源竞争对植物不等性的影响比土壤资源竞争的影响大(李博等 2003),在祁连山北坡的原生西北针茅草原(I),西北针茅位于群落上层,狼毒位居中层,阴山扁蓿豆处于草地群落下层(表2),草地群落优势种群西北针茅郁闭度相对较小、狼毒分布稀疏,阴山扁蓿豆生长的微环境良好,分布无明显规律,在0~100 cm 尺度上均匀、随机、聚集分布类型均有出现。在轻度退化草地(II),随着狼毒种群规模的扩大,在垂直方向上抑制了阴山扁蓿豆种群的采光条件,阴山扁蓿豆在群落光斑中沿水平方向上生长致使种群形成较大尺度的聚集分布,这种情况类似于在森林群落中不同生活史阶段、不同林层内个体依赖林窗斑块出现集群分布,进行局部更新以维持种群整体稳定的更新机制(林玥等 2008)。草地退化进程中西北针茅株丛死亡使得阴山扁蓿豆种群密度、生物量有所增加(表2),但

此时群落的优势种为狼毒和西北针茅(表1),它们对群落资源的控制使阴山扁蓿豆种群的聚块又自觉地疏远,阴山扁蓿豆形成了间断性聚集分布格局。从中度退化草地(Ⅲ)开始,狼毒已完全占领草地群落的优势地位(表1),其凭借枝条多而密集、叶互生的生物学特性,使阴山扁蓿豆甚至失去水平方向匍匐生长的光照条件,加之家畜的采食,导致种群数量不断减少,聚集分布格局被打破,表现出随机分布的空间格局。

种间关联理论认为,正相关是由于一个物种依赖于另一个物种,或者异质环境中几个物种对环境条件有相似的适应和反应引起的;负相关则是二者在竞争资源中互相排斥,或者环境需求的不相似性综合作用的结果(刘珏宏等,2010;赵成章和任珩,2011)。未退化和轻度退化草地群落的优势种群西北针茅,以高度优势控制并形成了相对稳定的层片结构,狼毒和阴山扁蓿豆需依靠种群个体间的高度协同才能抵抗优势种西北针茅的竞争,但是二者未能形成连片斑块,只能存在于西北针茅斑块边缘,因此种间关系表现为正关联或者无关联。中度退化草地(Ⅲ),西北针茅种群的衰退,为其他物种的拓殖提供了资源条件,在18~50 cm的小尺度上狼毒和阴山扁蓿豆可能需要共同利用这个阶段西北针茅因株丛死亡释放的资源空间,二者表现为正相关关系;该阶段狼毒以健硕的成株为中心不断构建新斑块,并且通过斑块吞并方式不断促使斑块面积增大(赵成章等,2010),必然阻碍了阴山扁蓿豆匍匐型蔓生方式所需的光照需求,实现了对阴山扁蓿豆斑块的破碎性切割,二者在62~100 cm尺度上呈显著负关联,但这种切割不同于西北针茅受年龄进程的驱动致使株丛破碎或枝条自疏的过程(白永飞等,1999),而是受资源供给的限制和种间竞争的影响导致的。重度退化草地(Ⅳ),狼毒种群完全控制了群落资源,其地上生物量变化从最初的 $16.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 增至 $67.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,密度增至 $23 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$,阴山扁蓿豆在严重荫蔽的条件下,植株高度降到最低,平均为3 cm左右,几乎不能进行光合作用,地上植株死亡,种子库的更新能力丧失(董小刚等,2009),地上生物量、种群密度逐步下降,失去了与狼毒竞争生存资源的能力,几乎不对狼毒种群造成实质性影响,两种群间呈现出不显著关联性。这与Weiner(1985)的研究结果一致,即个体间的干扰竞争实质上是对光的竞争,而这种竞争是不对称性的,优势植物可获取

更多的有效光,较大个体有利用资源的优势,从而会抑制较小个体的生长。

综上所述,干扰状态下狼毒和阴山扁蓿豆种群的空间格局存在复杂的尺度转化特征,反映了植物种间、种内个体间对资源的利用、竞争过程。在茂密的群丛中,比邻株高的植物将接受到比其个体更多的资源,而且还会抑制邻株的生长(李博等,2003),从而改变群落中植物种群的空间分布。对于狼毒种群,其从水平、垂直方向上占据的密集度和高度优势使其控制了群落中更多的资源,有利于提升种群在群落中的地位和排除具有相似资源生态位需求的竞争物种;而阴山扁蓿豆因为植株矮小受到阔叶植物狼毒的压迫,致使光照资源缺乏改变了其原有的生境,导致种群生长受到限制。因此,在祁连山北坡高寒草地的退化过程中,狼毒和阴山扁蓿豆种群空间格局的变化,正是由于草层高度引发的垂直结构动态,导致群落光热资源在植物种群间的差异性分配,改变了群落环境造成的。

参考文献

- 白永飞,许志信,李德新,等. 1999. 内蒙古高原四种针茅种群年龄与株丛结构的研究. 植物学报, 41(10): 1125-1131.
- 董小刚,赵成章,张起鹏,等. 2009. 石羊河上游干旱草原阴山扁蓿豆群落土壤种子库. 水土保持通报, 29(6): 41-45.
- 何志斌,赵文智. 2004. 黑河盆地荒漠过渡带两种主要灌木种群的空间格局. 应用生态学报, 15(6): 947-952.
- 李博,董慧琴,陆建忠,等. 2003. 简明植物种群生物学. 北京: 高等教育出版社.
- 李博. 2001. 植物竞争——作物与杂草相互作用的实验研究. 北京: 高等教育出版社.
- 李海东,沈渭寿,方颖,等. 2011. 雅鲁藏布江中游河岸带几种主要沙生植物种群点格局分析. 植物生态学报, 35(8): 834-843.
- 林玥,任坚毅,岳明. 2008. 太白山红桦种群结构与空间分析. 植物生态学报, 32(6): 1335-1345.
- 刘珏宏,高慧,张丽红,等. 2010. 内蒙古锡林郭勒草原大针茅-克氏针茅群落的种间关联特征分析. 植物生态学报, 34(11): 1016-1024.
- 刘振国,李镇清. 2005. 植物群落中物种小尺度空间结构研究. 植物生态学报, 29(6): 1020-1028.
- 聂绍荃,关文彬,杨国亭,等. 1992. 紫椴种群生态学研究. 哈尔滨: 东北林业大学出版社.
- 王鑫厅,侯亚丽,刘芳,等. 2011. 羊草+大针茅草原退化群落优势种群空间点格局分析. 植物生态学报, 35(12): 1281-1289.
- 乌日娅,雍世鹏,包贵平. 1994. 扁蓿豆生态生物学特性的比较研究. 中国草地, (2): 1-7.

- 邢福,宋日. 2002. 草地有毒植物狼毒种群分布格局及动态. *草业科学*, **19**(1): 16-19.
- 张金屯. 2004. 数量生态学. 北京: 科学出版社.
- 赵成章,樊胜岳,殷翠琴,等. 2004. 毒杂草型退化草地植被群落特征的研究. *中国沙漠*, **24**(4): 507-512.
- 赵成章,高福元,王小鹏,等. 2010. 黑河上游高寒退化草地狼毒种群小尺度点格局分析. *植物生态学报*, **34**(11): 1319-1326.
- 赵成章,任珩,盛亚萍,等. 2011. 不同高寒退化草地阿尔泰针茅种群的小尺度点格局. *生态学报*, **31**(21): 6388-6395.
- 赵成章,任珩. 2011. 退化草地阿尔泰针茅与狼毒种群的小尺度种间空间关联. *生态学报*, **31**(20): 6080-6087.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, et al. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**: 1414-1418.
- Diggle PJ. 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. New York: Academic Press.
- Greig-Smith P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology*, **67**: 755-779.
- Greig-Smith P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. London: Blackwell Scientific Publications.
- Leps J. 1990. Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns? // Krahulec F, Agnew ADQ, Agnew S, eds. *Spatial Processes in Plant Communities*. The Hague: SPB Academic Publishing: 1-11.
- Ripley BD. 1981. *Spatial Statistics*. New York: Wiley.
- Stoll P, Weiner J. 2000. A neighbourhood view of interactions among individual plants // Diechmann U, Law R, Metz JAJ, eds. *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge, UK: Cambridge University Press: 11-27.
- Watt AS. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, **35**: 1-22.
- Weiner J. 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, **66**: 743-752.
- Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, et al. 2007. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, **88**: 3088-3102.
-
- 作者简介 党晶晶,女,1989年生,硕士研究生,主要研究方向为生物地理学。E-mail: dangjingjing-427@163.com
责任编辑 魏中青
-