

退化草地甘肃臭草和冷蒿种群空间格局及关联性*

马小丽^{1,2} 赵成章^{1**} 张茜¹ 李钰¹ 侯兆疆¹(¹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; ²河西学院历史文化与旅游学院, 甘肃张掖 734000)

摘要 空间格局和空间关联性是研究种群扩散、群落演替及生物与环境间相互作用的重要手段。在石羊河上游高寒退化草地, 运用点格局分析法, 对不同演替阶段甘肃臭草和冷蒿的地上生物量、高度、空间格局及关联性进行了研究。结果表明: 甘肃臭草在斑块没有形成阶段(CK)和斑块形成阶段(A), 所有尺度上为聚集分布, 在斑块扩散(B)、稳定(C)和衰退阶段(D), 从聚集向随机过渡, 随着聚集尺度减少、聚集强度下降, 植株高度和地上生物量先增加后减少; 冷蒿在各阶段均从聚集分布向随机分布过渡, 随着聚集尺度增加, 聚集强度增强, 植株高度和地上生物量先减少后增加。CK、A、D阶段甘肃臭草和冷蒿之间表现为显著正关联, 在B阶段从显著负关联过渡到关联性不显著。在放牧干扰影响下, 地上生物量和高度的变化与种群空间格局及关联尺度转换的对应关系反映了退化草地植物种群竞争与生态适应性策略。

关键词 甘肃臭草; 冷蒿; 点格局; 空间关联性; 石羊河上游

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2013)2-0299-06

Spatial pattern and spatial association of *Melica przewalskyi* and *Artemisia frigida* in degraded grassland. MA Xiao-li^{1,2}, ZHAO Cheng-zhang^{1**}, ZHANG Qian¹, LI Yu¹, HOU Zhao-jiang¹ (¹Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China; ²College of History Culture and Tourism, Hexi University, Zhangye 734000, Gansu, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(2): 299-304.

Abstract: Spatial pattern and spatial association are the important means for the study of population diffusion, community succession, and interactions between organisms and environment. In this paper, point pattern method was applied to study the plant height, aboveground biomass, spatial pattern, and spatial association of *Melica przewalskyi* and *Artemisia frigida* at their different succession stages in the upper reaches of Shiyang River in Sunan County, Gansu Province of Northwest China. At the stages of no patch formation (CK) and patch formation (A), the *M. przewalskyi* population showed a clumped pattern at all scales; while at diffusion stage (B), stable stage (C), and degradation stage (D), the clumped pattern transferred to random, and, with the decreases of clumped scale and clumped intensity, the plant height and aboveground biomass of *M. przewalskyi* decreased after an initial increase. The spatial distribution pattern of *A. frigida* at its different succession stages all presented a transition from clumped to random, and, with the increase of clumped scale, the clumped intensity increased, and the plant height and aboveground biomass decreased after an initial increase. At the stages CK, A, and D, the spatial association between *M. przewalskyi* and *A. frigida* was significantly positive; at stage B, the spatial association transferred from significantly negative to not significantly. The corresponding relationships of the changes in plant height and aboveground biomass with the populations' spatial pattern and spatial association scale transformation under the interference of grazing reflected the populations' competition and ecological adaptable strategies in degraded grassland.

* 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: 2012-08-06 接受日期: 2012-10-31

Key words: *Melica przewalskyi*; *Artemisia frigida*; point pattern; spatial association; upper reaches of Shiyang River.

空间分布格局与关联性是植物种群自身生物学特性与环境因素相互作用的结果,二者不仅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(Condit *et al.*, 2000),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, 1995)。地上生物量和植株高度是植物生长发育的重要指标(张作亮等, 2009),是生态系统获取资源和能量的表现形式,也是影响物种空间分布和种间关联关系的重要因素(Jacque *et al.*, 2001)。学术界对毒杂草型退化草地植株分盖度下不同大小种群空间分布格局(赵成章等, 2010)、种群领地密度变化下种群空间关联性(赵成章和任珩, 2011)作了深入研究,但对甘肃臭草型退化草地群落中主要物种的植株高度、地上生物量与种群空间格局关系及其形成机理尚不明晰,这在一定程度上阻碍了对退化草地种群竞争与生态适应策略的深入理解。

甘肃臭草(*Melica przewalskyi*)是一种禾本科甘肃臭草属多年生根茎型克隆植物,味道怪异,家畜不采食。冷蒿(*Artemisia frigida*)是一种生根萌蘖能力很强的菊科蒿属多年生小半灌木,在牲畜强烈啃食及土壤侵蚀下,表现出显著的耐牧性和适应性(王静等, 2004),被认为是草原退化的阻击者(李永宏, 1994; 王炜等, 1996a, 1996b)。在气候变迁和人类活动干扰下,原生地带性优势种群西北针茅出现严重的退化现象,而甘肃臭草凭借自身生物学特征和对干旱区环境的适应能力,在祁连山北坡中山地带形成大量面积不等、繁茂生长的单一优势种群斑块(赵成章等, 2011),破坏了草地生态系统的稳定性,改变了草地群落的结构和功能,此时冷蒿不仅要面对家畜放牧行为,更面临甘肃臭草的种间胁迫,在这种背景下,研究冷蒿格局及其与甘肃臭草的关联性,是认识草地群落物种间竞争、种群更新的重要环节。鉴于此,本文结合点格局与草地群落学调查法,研究了甘肃臭草型退化草地不同发育阶段甘肃臭草和冷蒿的植株高度、地上生物量与空间分布格局和空间关联关系及其形成机理,为解释草地退化过程中主要物种种内、种间竞争关系及生态适应对策提供理论依据。

1 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,在特定的地形和气候条件下主要发育并形成了4类草地,分别为山地荒漠草原类(1900~2450 m)、山地典型草原类(2450~2800 m)、山地草甸草原类(2800~3000 m)和山地草甸类(3000~3800 m),植物以旱生和中生草本以及灌木为主。研究区位于石羊河上游的月牙崖草原(37°58′N, 101°47′E),海拔2640 m,年均温0~3℃,最热和最冷月气温分别为12~15℃和-11~13℃,年降水量350 mm左右,主要集中在6—9月,蒸发量1500~1800 mm,相对湿度65%,年平均日照时数2800 h,无霜期80 d左右,土壤为山地栗钙土。原生植被属于山地草原类,坡地针茅组,西北针茅型,主要植物有:甘肃臭草(*Melica przewalskyi*)、西北针茅(*Stipa krylovii*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、扁穗冰草(*Agropyron cristatum*)等。

1.2 样地设置

2010年8月上旬,在甘肃臭草型退化草地研究区,通过调查甘肃臭草型退化草地群落斑块的优势种和主要种群密度,将形成时间相近,斑块面积、植被特征相似的斑块划分为同一演替阶段,共确定了4个不同演替阶段:斑块形成阶段(A)、斑块扩散阶段(B)、斑块稳定阶段(C)和斑块衰退阶段(D)(赵成章等, 2011),选择没有形成斑块的区域,设置对照样地(CK)。在不同演替阶段草地群落中,分别选择3块作为研究样地,重复3次。用卷尺测量植株的自然高度,用收获法测定植物的地上生物量,用剪刀沿地面将植物的地上部分逐株剪下装入信封,将其带回实验室,置于65℃烘箱8 h至恒重,记录2个物种干重。

1.3 点格局调查方法

点格局分析取样要求样地面积要适当大,以便使种群的各种格局均能出现,在上述样地内,设置邻接格子样方。由于不同样地甘肃臭草斑块面积不同,根据各样地甘肃臭草斑块面积大小,设置样方的面积分别为:CK、A样地1 m×1 m, B、C样地2 m

×2 m, D 样地 3 m×3 m, 各样地分别用 1 m×1 m 的样方框(CK、A 样地分别用 1 个, B 样地用 4 个, C、D 样地分别用 9 个, 样方框内小格子的面积为 10 cm×10 cm) 按一定顺序放置进行取样, 在样方中记录每株甘肃臭草个体和冷蒿个体的相对位置, 用坐标值直接表示距离, 在室内对每一个样方按照取样时样方框放置的顺序进行拼接、合并, 用 CAD 软件绘制种群的个体点分布图, 由图上坐标确定各点的实际坐标值, 采用点格局分析法进行种群格局分析。

1.4 数据分析方法

1.4.1 点格局分析 研究区域内, 位于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(Diggle, 1983), 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 为研究区域内两个具有相同特征的点事件, d_{ij} 为某点到其他点的距离, d 为距离尺度。如果在一定距离尺度下点事件的分布是随机的, 则有:

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

此时 $k(d) = \pi d^2$ 。当点事件为聚集分布时, 如果距离尺度较小, $k(d)$ 的观测值将大于 πd^2 。估计式为:

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

式中, A 为研究区域面积, $\hat{\lambda} = \frac{n}{A}$, $\hat{E} = n^{-1} \sum_i^n \sum_j^n \frac{I_{ij}(d)}{W_{ij}(d)}$, 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, $I_{ij}(d) = 1$ (当 $d_{ij} \leq d$ 时成立, d_{ij} 是 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。

通常用 $L(d)$ 函数的估计值来判断在此尺度下点事件的分布类型。在距离尺度 d 下, 如果 $\hat{L}(d) > 0$, 为聚集分布, 偏离数值越大说明聚集强度越高; 如果 $\hat{L}(d) = 0$, 为随机分布; 如果 $\hat{L}(d) < 0$, 为均匀分布。

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

利用 Monte Carlo 方法求解随机分布的上下包迹线, 如果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; 如果研究对象实际值落在上包迹线之上, 则此距离尺度下为聚

集分布; 如果研究对象实际的值落在下包迹线之下, 则此距离尺度下为均匀分布。具体方法是选取 m 组 n 个随机数, 每组都利用上述公式求解在不同距离尺度下的 $L(d)$ 值, 然后把对应的每个 d 下的 m 个 $L(d)$ 由小到大进行排序, 分别保留最大值和最小值作为上下包迹线的取值范围。

1.4.2 空间关联性数据分析 2 个种群之间的空间关联性分析, 实际上是 2 个种群之间的点格局分析, 也叫多元点格局分析(multivariate point pattern analysis)。单种格局分析可以认为是一个种群个体间的关系研究, 因此对第 1 个种群 $k(d)$ 可以写成 $k_{11}(d)$, 对第 2 个种群可以写成 $k_{22}(d)$ 。要考虑 2 个不同大小种群的个体在距离(尺度) d 内的数目, 就是要求 $k_{12}(d)$, 其定义和计算原理与单种格局相近。不难证明 $k_{12}(d)$ 可以用下式估计:

$$\hat{K}_{12}(d) = \frac{A}{n_1 \times n_2} \sum_i^{n_1} \sum_j^{n_2} \frac{I_{ij}(d)}{W_{ij}(d)}$$

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

$$L_{12}(d) = \sqrt{\hat{k}(d)_{12} / \pi} - d$$

当 $L_{12}(D) = 0$ 表明 2 个种在 d 尺度下无关联性, 当 $L_{12}(d) > 0$ 表明二者为正关联, 当 $L_{12}(d) < 0$ 表明二者为负关联。用 Monte Carlo 检验拟合包迹线, 以检验 2 个种是否显著地关联。如果研究对象实际值落在上下包迹线的区间内, 则在此距离尺度下 2 个植物种群空间关联性不显著; 如果研究对象实际的值落在上包迹线以上, 则在此距离尺度下 2 个植物种群空间关联性为显著正关联; 如果研究对象实际的值落在上包迹线以下, 则在此距离尺度下 2 个植物种群空间关联性为显著负关联。数据分析过程采用 GetData Graph Digitizer 2.22、Visual Fortran 6.5、Origin 7.5 完成。本文中坐标原点为样方左下角的边长交点, 采用的步长为 5 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 甘肃臭草与冷蒿的生物学特征

在甘肃臭草型退化草地中, 随着草地群落的退化, 植物高度和地上生物量表现出极强的规律性, 群落高度除在稳定期略有增加外总体上呈减小趋势, 地上生物量先增加后减少, 甘肃臭草植株高度、地上

生物量先增加后减小,冷蒿植株高度和地上生物量变化趋势则相反(表1),同时植物高度和地上生物量在各阶段存在不同程度差异性,在甘肃臭草种群斑块形成期之前(CK)和形成期(A),草地群落高度差异性不显著,地上生物量差异性显著,甘肃臭草种群高度存在显著差异性,稳定期(B)的冷蒿种群高度、地上生物量与扩展期(A)和衰退期(D)的高度、地上生物量均存在显著差异性。

2.2 甘肃臭草与冷蒿种群点格局

甘肃臭草种群在扩散过程中,分布格局由聚集

分布向随机分布过渡,随着聚集强度的减弱,聚集尺度减小;冷蒿种群的分布格局较复杂:在CK样地,0~12 cm尺度上为聚集分布,12~50 cm尺度上为随机分布;在A阶段,0~17 cm尺度上为聚集分布,17~50 cm尺度上为随机分布;在B阶段,0~45 cm尺度上为聚集分布,45~100 cm尺度上为随机分布;在D阶段,0~90 cm尺度上为聚集分布,90~126 cm尺度上为随机分布,在126~150 cm尺度上为均匀分布。从CK到D阶段,聚集强度逐渐增强,随机分布从0参考值上面过渡到0参考值下面(图1)。

表1 甘肃臭草与冷蒿的主要生物学特征

Table 1 Main biological characteristics of *Melica przewalskyi* and *Artemisia frigida*

样地	草地群落		甘肃臭草		冷蒿	
	高度 (cm)	地上生物量 (g·m ⁻²)	高度 (cm)	地上生物量 (g·m ⁻²)	高度 (cm)	地上生物量 (g·m ⁻²)
CK	21.3±0.79 a	68.34±2.73 a	9.4±0.25 a	21.02±0.61 a	19.5±0.68 a	7.31±0.31 a
A	21.2±0.82 a	73.11±2.74 b	12.6±0.35 b	45.11±1.67 b	18.7±0.76 a	6.93±0.29 a
B	18.2±0.87 b	76.32±2.89 b	15.9±0.46 c	70.24±2.15 c	17.9±0.69 a	4.21±0.21 b
C	18.8±0.77 b	80.81±3.17 c	18.7±0.68 d	80.67±3.18 d	0	0
D	18.1±0.77 b	77.14±2.99 b	17.4±0.64 d	68.03±2.34 c	17.3±0.65 a	3.22±0.17 b

数据为平均值±标准误,同行不同字母表示显著差异(P<0.01)。

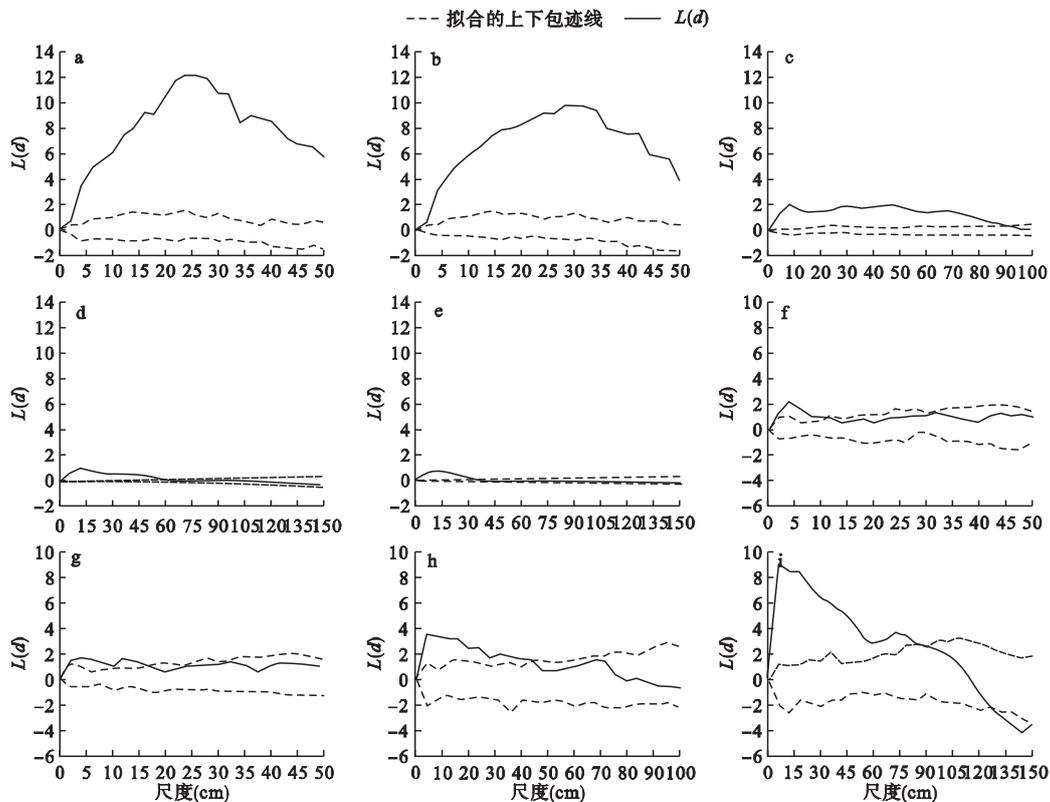


图1 不同发育阶段甘肃臭草和冷蒿种群点格局

Fig. 1 Point pattern for *Melica przewalskyi* and *Artemisia frigida* populations in different development stages

a、b、c、d、e 分别为甘肃臭草在斑块形成期之前、形成期、扩展期、稳定期、衰退期的点格局; f、g、h、i 分别为冷蒿在斑块形成期之前、形成期、扩展期、衰退期的点格局。

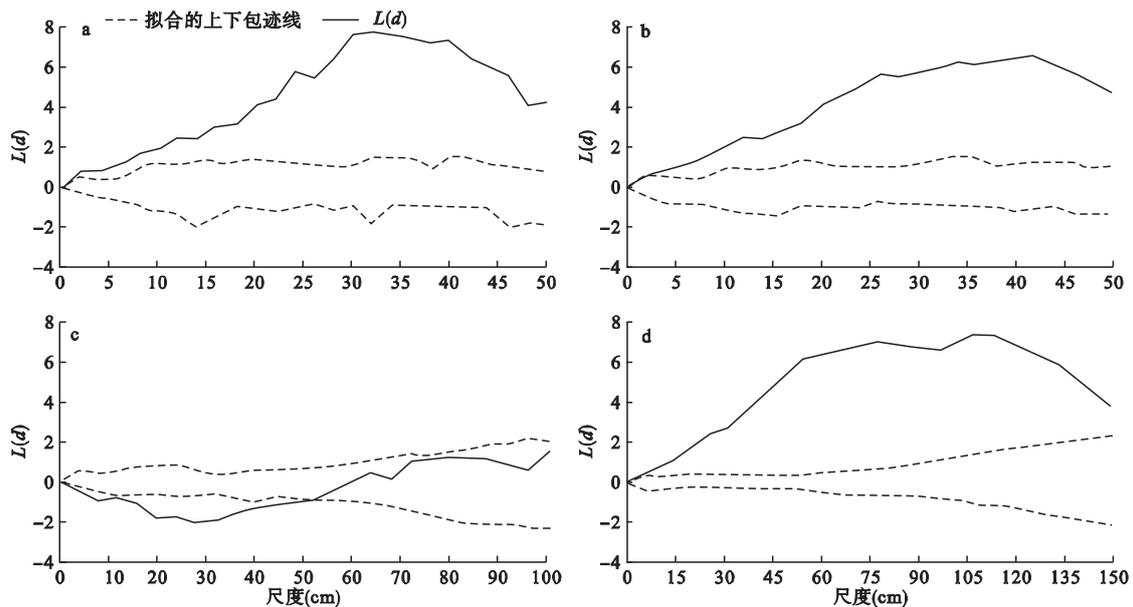


图2 不同发育阶段甘肃臭草与冷蒿种群空间关联性

Fig. 2 Spatial association for *Melica przewalskyi* and *Artemisia frigida* populations in different development stages

a 为形成期; b 为扩展期; c 为稳定期; d 为衰退期。

2.3 不同斑块阶段甘肃臭草与冷蒿种群空间关联性

空间关联性可以反映出两个种群之间的相互关系,是研究种群之间竞争与共存的有效手段。甘肃臭草种群和冷蒿种群在不同的阶段表现出不同的空间关联性。随着甘肃臭草斑块的发育,在CK和A阶段,两个种群之间的空间关联性均表现为显著正关联,但显著程度先增强后减弱;在B阶段 $0 \sim 52$ cm尺度上两物种显著负关联,在 $52 \sim 100$ cm尺度上两物种间关联性不显著;在C阶段由于冷蒿种群个体消失,两物种的空间关联关系难以测定;在D阶段,随着甘肃臭草斑块的退化,两个种群之间的空间关联性均表现为显著正关联,显著程度先增强后减弱(图2)。

3 讨论

聚集分布体现了种群内部正向(相互有利)的生态关系,均匀分布反映了种群内部负向(相互排斥)的生态关系,随机分布则意味着种群内部没有明确的生态关系(Philips & Macmahon, 1981; Kenkel, 1988)。在甘肃臭草斑块形成期之前和形成期,西北针茅占据群落的优势地位,甘肃臭草的高度、生物量相对较小(表1),种群呈聚集分布,聚集强度较高(图1b)。一般认为,幼小个体对资源的竞争相对微弱,为提高存活率,它们相互庇护,个体之间以正

向相互关系为主(Allee, 1931; 蔡飞, 2000),草地群落的伴生种冷蒿种群规模较小,又要面对激烈的种间竞争(盛亚萍等, 2011),种群内个体以正向关系为主,空间分布表现为聚集分布(图1f)。在扩展期,随着甘肃臭草种群的不断扩大,尽管甘肃臭草高度、地上生物量增加,但竞争力仍然较弱,种群内仍以正向关系为主(图1c),同时在草地群落禾本科牧草的竞争和放牧干扰下,冷蒿的生长受到抑制,斑块破碎、高度和地上生物量降低,老、弱个体甚至死亡,小尺度上冷蒿的聚集度降低并向随机分布过渡(图1g)。在稳定期,甘肃臭草成为草地群落的单一优势种群,植株高度、地上生物量达到最大(表1),过度的种内竞争加剧了种群的稀疏,斑块内部植株的分布格局从聚集向随机分布过渡(图1d),这一阶段冷蒿的生长完全受到抑制,竞争的非对称性导致冷蒿地上部分完全退化(表1)。在衰退期,甘肃臭草斑块内的竞争进一步加剧,竞争的结果是斑块内新生个体无法生存,老个体得不到充足的养分、水分,逐渐退化、死亡,种群发生自疏,高度、地上生物量降低,甘肃臭草种群空间分布由聚集分布向随机分布过渡(图1h);随着甘肃臭草的衰退,冷蒿个体重新出现,并在较小尺度上呈聚集分布,聚集原因可能与形成期之前甘肃臭草的空间分布类似,幼小的个体聚集强度较高,另外冷蒿不定根的克隆生长也是聚集分布的原因之一,在资源极其有限的条件下,

较强的聚集不利于冷蒿种群进一步生长,在较大尺度上,随着冷蒿植株高度、生物量的增加,种群内个体只能从正向向负向关系转变(图1i)。

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)。在甘肃臭草斑块形成期之前和形成期,西北针茅斑块结构完整,严格控制着草地群落植物种群的水平分布格局,甘肃臭草和冷蒿分布在西北针茅斑块边缘和斑块连接部位,二者的种群规模相对较小,种间表现出相互抱团共同应对西北针茅竞争的正关联关系(图2a,b)。在形成期,甘肃臭草凭借根状茎的克隆繁殖能力逐步扩展种群规模,切割并占据了西北针茅的斑块领地,形成了初期的聚集斑块,在较小尺度上与冷蒿之间形成了生存空间的竞争态势,两物种表现为负相关关系;而放牧和种间胁迫抑制冷蒿的顶端优势(李金花和李镇清,2002),冷蒿植株高度降低,削弱了对资源的利用强度,两物种的生态位分离,在较大尺度上种间关联从负相关向不相关过渡(图2c)。在稳定期,冷蒿受甘肃臭草的激烈竞争,可利用资源急剧减少,冷蒿为了生存繁衍,地上部分完全退化,将资源全部配给根(王静等,2005),为再生提供物质基础。在衰退期,有限的资源和激烈的种内竞争导致甘肃臭草种群的衰退,而冷蒿利用储存在根部的能量和不定根强烈克隆萌蘖能力,快速吸收甘肃臭草等物种枯株释放的能量(司建华等,2009),刺激更新芽的生根及萌蘖(杨持等,2001);而且冷蒿的种子库在适宜的资源与生境下萌发,长出新芽,冷蒿幼小的新生个体为了抵御风沙的袭击,随机地分布在甘肃臭草斑块的周围,物种间表现为正向庇护关系(图2d)。

在退化草地群落中,甘肃臭草凭借较强的竞争能力成为优势种群,冷蒿种群和草地其他物种逐步衰退,当甘肃臭草达到鼎盛时期时,冷蒿地上部分完全消退。牧压增加、土壤紧实,裸地比例增大,土壤的干燥程度加强(杨持等,2001),大规模生长的甘肃臭草消耗了大量的土壤水分、养分,在资源有限的干旱区,甘肃臭草斑块最终衰退,冷蒿个体再次出现,并迅速成长为草地群落的亚优势种群。据此可推断,在退化草地群落中,甘肃臭草比冷蒿的竞争能力强,但冷蒿比甘肃臭草更能适应贫瘠生境。

参考文献

- 蔡飞. 2000. 杭州西湖山区青冈种群结构和动态的研究. 林业科学, 36(3): 67-72.
- 李金花, 李镇清. 2002. 不同放牧强度下冷蒿、星毛委陵菜的形态可塑性及生物量分配格局. 植物生态学报, 26(4): 435-440.
- 李永宏. 1994. 内蒙古草原草场放牧退化模式研究及退化监测专家系统雏议. 植物生态学报, 18(1): 68-79.
- 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.
- 盛亚萍, 赵成章, 高福元, 等. 2011. 高寒山区混播草地燕麦和毛苕子种间的竞争关系. 生态学杂志, 30(11): 2437-2441.
- 司建华, 冯起, 鱼腾飞, 等. 2009. 额济纳绿洲土壤养分的空间异质性. 生态学杂志, 28(2): 2600-2606.
- 王静, 杨持, 王铁娟. 2005. 放牧退化群落中冷蒿种群生物量资源分配的变化. 植物生态学报, 16(12): 2316-2320.
- 王静, 杨持, 尹俊, 等. 2004. 冷蒿种群在放牧干扰下遗传多样性的变化. 生态学报, 24(11): 2465-2471.
- 王炜, 刘钟龄, 郝敦元, 等. 1996a. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究. I. 退化草原的基本特征与恢复演替动力. 植物生态学报, 20(5): 449-459.
- 王炜, 刘钟龄, 郝敦元, 等. 1996b. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究. II. 退化草原的基本特征与恢复演替动力. 植物生态学报, 20(5): 460-471.
- 杨持, 宝音陶格涛, 李良. 2001. 冷蒿种群在不同放牧强度胁迫下构件的变化规律. 生态学报, 21(3): 405-408.
- 张金屯. 1995. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社.
- 张作亮. 2009. 空间格局和物种组合对三个植物种行为的影响. 生态学杂志, 28(3): 377-383.
- 赵成章, 高福元, 石福习, 等. 2011. 高寒退化草地甘肃臭草种群分布格局及其对土壤水分的响应. 生态学报, 31(22): 6688-6695.
- 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. 2011. 退化草地阿尔泰针茅与狼毒种群的小尺度空间空间关联. 生态学报, 31(20): 6080-6087.
- Allee WC. 1931. Animal Aggregations: A Study in General Sociology. Chicago: University of Chicago Press.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, et al. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 288: 1414-1418.
- Diggle P. 1983. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. New York: Academic Press.
- Greig-Smith P. 1983. Quantitative Plant Ecology. London: Blackwell Scientific Publications.
- Jacque R, Bernard S, Harold AM. 2001. Terrestrial Global Productivity. San Diego, California: Academic Press.
- Kenkel NC. 1988. Pattern of self thinning in Jack pine: Testing the random mortality hypothesis. Ecology, 69: 1017-1024.
- Philips DL, Macmahon JA. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. Journal of Ecology, 69: 97-115.

作者简介 马小丽,女,1978年生,硕士研究生,讲师,主要从事生物地理学研究。E-mail: max17807@163.com
责任编辑 魏中青