

DOI: 10.5846/stxb201109261412

高福元, 赵成章. 甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性. 生态学报 2012, 32(21): 6661-6669.

Gao F Y, Zhao C Z. In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species. Acta Ecologica Sinica 2012, 32(21): 6661-6669.

## 甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性

高福元, 赵成章\*

(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:** 空间格局和空间关联性是研究种群扩散和群落演替的重要方法。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阿尔泰针茅的格局及关联性进行了研究。结果表明: 甘肃臭草在没有形成斑块(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)分别在 0—90 cm、0—70 cm 和 0—40 cm 上为聚集分布, 90—100 cm、70—150 cm 和 40—150 cm 为随机分布; 阿尔泰针茅在 CK 阶段所有尺度上为随机分布, 在 A、B、C 阶段分别在 0—47 cm、0—75 cm、0—130 cm 上为聚集分布, 在 47—50 cm、75—100 cm 和 130—150 cm 上为随机分布, D 阶段在所有尺度上为聚集分布; 从 CK—D 阶段, 甘肃臭草和阿尔泰针茅之间的关联性由显著负关联向关联性不显著转变, 负关联显著程度先增强, 后减弱; 甘肃臭草种群从 CK 到 D 样地, 种群领地密度先增大后减小, 阿尔泰针茅种群领地密度逐渐减小。优势种替代过程中, 种内竞争和种间竞争的相互转化影响格局的分布类型, 竞争的不对称性影响关联性程度的强弱。

**关键词:** 甘肃臭草; 阿尔泰针茅; 点格局; 空间关联性; 石羊河上游

## In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species

GAO Fuyuan, ZHAO Chengzhang\*

Engineering Research Center of Wetland resources protection and industrial development in Gansu Province, College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

**Abstract:** Spatial pattern and spatial association are important methods to study population diffusion and community succession. *Melica przewalskyi* is a kind of perennial rhizomatous clonal herbs with strange taste, which is not edible for grazing animals. With the influence of climate change and overgrazing, *Melica przewalskyi* gradually replaced *Stipa Krylovii* and became a single dominant species in the northern slope of Qilian Mountains. It is very important to understand their distribution patterns and spatial association in the process of patch formation and recession, which is critical for revealing the mechanism of the replacement of the dominant species and the relationship between *Melica przewalskyi* and *Stipa Krylovii* in the process. The experiments were conducted in Yue ya ai grassland (38°47'15.8" N, 99°43'35.9" E) which is located in the upper reaches of Shi yang river in Sunan country Gansu province, China. In early August, 2010, four different patches in different recession stages, such as formation stage, diffusion stage, stable stage and recession stage, were respectively selected in the study area, and a sample with no patch was selected as control plot(CK). The measured value  $L(d)$  and the value of upper and lower envelopes were calculated by the Visual Fortran 6.5 based on the coordinate getting by GetData Graph Digitizer 2.22. Origin 7.5 was used as the plot software. This plot in the lower left corner coordinate origin to the intersection, using the step of 5 cm, the number of Monte\_Carlo stochastic simulation is 20 times, dashed line are the 95%

基金项目: 国家自然科学基金(40971039, 91125014); 甘肃省科技支撑计划项目(1011FKCA157); 甘肃省高校基本科研业务费项目; 西北师范大学知识与科技创新工程项目(nwnu-KJCXGC-03-66)资助

收稿日期: 2011-09-26; 修订日期: 2012-03-26

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn

<http://www.ecologica.cn>

confidence envelopes for the same process. The results showed that: the aggregation of *Melica przewalskyi* population was intensely decreased and the spatial distribution pattern transferred from clumped to random, *Melica przewalskyi* population showed clumped pattern at all scale in the no patch stage(CK) and the patch formation stage(A), while it showed clumped pattern at 0—90 cm, 0—70 cm and 0—40 cm and random pattern at 90—100 cm, 70—150 cm and 40—150 cm in the diffusion stage(B), stable stage(C) and recession stage(D). The aggregation of *Stipa Krylovii* population was intensely increased, the spatial distribution pattern transferred from random to clumped. *Stipa Krylovii* showed random pattern at all scale in the CK stage, while it showed clumped pattern at 0—47 cm, 0—75 cm, 0—130 cm scale and random pattern at 47—50 cm, 75—100 cm and 130—150 cm scale in the A, B and C stage, and in the D stage it showed clumped pattern at all scale. The spatial association of *Melica przewalskyi* replacing *Stipa Krylovii* gradually transferred from negative to no association. Negative correlation increased significantly in the beginning, and then weakened. Territory density of *Melica przewalskyi* first increases, and then decreases. As to *Stipa Krylovii*, the territory density gradually reduce. Competition is an internal factor causing the formation and change of the population spatial distribution pattern. The population spatial distribution pattern changes with the intraspecific competition and the interspecific competition changing into each other. The distribution pattern tend to clumped as the interspecific competition was the mainly factor, while the pattern was random or regular as the form tend to intraspecific competition. The competition showed unsymmetry. When the change of *Melica przewalskyi* population pattern was mainly caused by interspecific competition, *Stipa Krylovii* population pattern could change owing to intraspecific competition or intraspecific competition. Negative correlation was very significant when interspecific competition tends to be predominant in both populations.

**Key Words:** *Melica przewalskyi*; *Stipa Krylovii*; point pattern; spatial association; upper Shiyang river

种群空间格局是指种群内个体的空间分布方式或配置特点,是植物种群在群落中相对位置可以量化描述的基本特征之一,是种群生态特性、种内种间关系及生物与环境相互作用等综合作用的结果<sup>[1-2]</sup>。空间关联性隐含着物种之间的功能依赖关系,在生态学中一直是研究热点<sup>[3-4]</sup>。竞争一直被看作塑造植物形态、生理、生活史特征和植物群落结构、动态的主要动力之一。在植物生态学中,为了认识植被的演替类型,植物群落的多样性和稳定性,科学家们开始研究植物间的竞争现象<sup>[5]</sup>。种群领地密度变化的分析,有助于认识种群的种内竞争格局变化<sup>[6]</sup>。不同的空间格局类型和空间关联性可以反映出种群利用环境资源的状况,揭示种群生物学内涵,是其在群落中地位与生存能力的外在表现<sup>[7-9]</sup>,相互关联的物种间相互影响的能力也有所不同,并形成空间关联关系的不对称性<sup>[10-11]</sup>。

草原群落退化演替的特征性结果主要为群落生产力的下降和优势种的更替<sup>[12]</sup>,优势种的更替是一个复杂的过程,对于群落的演替具有一定的指示作用。竞争贯穿于整个更替过程,研究优势种群更替过程中种群领地密度影响下的空间格局和空间关联性,是解释群落演替规律的重要途径。关于优势种群的空间格局<sup>[6,13]</sup>、优势种之间的空间关联性<sup>[14-15]</sup>、优势种内不同龄级群体之间的空间关联性<sup>[16]</sup>已有研究,但是对于优势种更替过程中由于种群领地密度变化引起的空间格局和空间关联性的转变问题还不清楚,不足以认识优势种更替过程中种内竞争与种间竞争的转化对优势种群空间格局和空间关联性的影响。有鉴于此,本研究以祁连山北坡原生地带性植被退化演替形成的甘肃臭草单一优势种群群落为例<sup>[17]</sup>,研究优势种群替代过程中优势种群的空间格局、关联性和领地密度,解释竞争在优势种替代过程中的作用。

## 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 °C, 最热和最冷月气温分别为 12—15 °C 和 -11—-13 °C, 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, 阿尔泰针茅型, 主要植物有: 甘肃臭草(*Melica przewalskyi*)、阿尔泰针茅(*Stipa krylovii*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、扁穗冰草(*Agropyron cristatum*) 等。该地区作为牧民的冬营地, 家畜放牧时间长、放牧强度大, 近十几年来草地群落中阿尔泰针茅等原生禾草的营养体和繁殖库衰退、种群规模退缩, 草地群落的组成结构逐渐简单化, 植物种类减少。甘肃臭草凭借自身生物学特征和对逆境的适应能力, 在祁连山北坡中山地带取代阿尔泰针茅成为草地单一优势种群, 形成面积不等的单一优势种群斑块, 天然草地发生了毒杂草型退化。

## 1.2 样地设置

2000 年在研究区内设置了甘肃臭草型退化草地试验区, 对甘肃臭草斑块动态特征进行长期定位观测<sup>[17]</sup>, 以后每年 8 月在试验区内调查新形成的和已有的斑块的多样性和斑块的面积大小, 并通过标记区别斑块形成的时间。2010 年 8 月上旬, 通过调查甘肃臭草单一优势种群群落斑块的优势种、斑块大小和甘肃臭草的高度、盖度、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<sup>[18]</sup>: 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)。同时选择没有形成斑块的区域, 设置对照样地(CK), 面积 1 m×1 m, 各样地的主要特征详见表 1。5 种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)。

表 1 5 个演替阶段各指标数据

Table 1 Data of each index of five succession stage

样地 Plot	斑块形成时间 Patch formation time/a	甘肃臭草 <i>M. przewalskyi</i>				优势种 Dominant species
		斑块直径 Patch diameter/m	高度 Height/cm	盖度 Coverage/%	密度 Density /(株/m <sup>2</sup> )	
CK	0	0	9.4±0.25	24±0.72	74±3.23	阿尔泰针茅 <i>S. krylovii</i> 甘肃臭草 <i>M. przewalskyi</i>
A	3—5	1	12.6±0.35	48±1.32	162±6.57	阿尔泰针茅 <i>S. krylovii</i> 甘肃臭草 <i>M. przewalskyi</i>
B	6—8	2	15.9±0.46	56±1.45	182±7.31	甘肃臭草 <i>M. przewalskyi</i>
C	9—11	3	18.7±0.68	67±1.58	245±12.43	甘肃臭草 <i>M. przewalskyi</i>
D	≥12	3	17.4±0.64	64±1.51	224±11.56	甘肃臭草 <i>M. przewalskyi</i>

CK 表示没有形成斑块的样地 CK indicates no patch plot; A indicates patch formation plot; A 表示斑块形成样地; B 表示斑块扩散样地 B indicates patch diffusion plot; C 表示斑块稳定样地 C indicates patch stable plot; D 表示斑块衰退样地 D indicates patch recession plot

## 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 样地 1 m×1 m; A 样地 1 m×1 m; B 样地 2 m×2 m; C 样地 2 m×2 m; D 样地 2 m×2 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阿尔泰针茅个体的相对位置, 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 优势种生物学特征调查

在 50 cm×50 cm 样方框内用针刺法测定甘肃臭草和阿尔泰针茅种群盖度; 用计数法在同一样方框内观测密度; 用卷尺在样方框周围测量甘肃臭草和阿尔泰针茅自然高度, 重复 6 次。每个样地内重复 3 次, 取平均值。

## 1.5 数据分析方法

### 1.5.1 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<sup>[19]</sup>,其定义如下:

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

式中,  $\lambda$  表示研究区域内每单位面积点事件的密度,  $E$  表示在一定距离尺度下点事件数量的期望,  $\#$  表示数量,  $d_{ij}$  表示研究区域内任意一点到其它点的距离,  $d$  表示距离尺度。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  $\pi d^2$ 。估计式为:

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

式中,  $A$  表示研究区域面积,  $\hat{\lambda} = \frac{n}{A}$ ,  $\hat{E} = n^{-1} \sum_i^n \sum_j^n \frac{I_{ij}(d)}{W_{ij}(d)}$ ,  $n$  是研究区域内点事件的数量,  $i, j$  是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),  $W_{ij}(d)$  是边缘校正的权重,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  $L(d) > 0$ ,为聚集分布;如果  $L(d) = 0$ ,为随机分布;如果  $L(d) < 0$ ,为均匀分布。

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

一般利用 Monte Carlo 方法来求解随机分布的上下包迹线,如果研究对象实际的值落在上下包迹线的区间内,则在此距离尺度下植物种群是随机分布的;如果研究对象实际的值落在上下包迹线的区间以上,则在此距离尺度下植物种群是聚集分布的;如果研究对象实际的值落在上下包迹线的区间以下,则在此距离尺度下植物种群是均匀分布的。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。

### 1.5.2 空间关联性分析

两个种群之间的空间关联性分析,实际上是两个种群之间的点格局分析,也叫多元点格局分析。单种格局分析可以认为是一个种群个体间的关系研究,因此对第一个种群  $k(d)$  可以写成  $k_{11}(d)$ ,对第二个种群可以写成  $k_{22}(d)$ 。要考虑两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:

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

这里  $n_1$  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(1)式,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  $L_{12}(d) = 0$  表明两个种在  $d$  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。仍用 Monte-Carlo 检验拟合包迹线,以检验两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,则在此距离尺度下两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下包迹线的区间以上,则在此距离尺度下两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下包迹线的区间以下,则在此距离尺度下两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、VisualFortran 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 0.1 m, Monte\_Carlo 随机模拟的数目为 20 次, 得到上下两条包迹线围成的 95% 置信区间。

### 1.5.3 领地密度的计算

将取样面积内除去种群空斑面积余下的区域称为种群领地, 单位领地面积内的种群个体数称为种群领地密度。种群领地 = 取样面积 - 种群空斑总面积, 种群密度 = 种群个体数 / 种群领地面积。参考王鑫厅等<sup>[20]</sup>对羊草(*Leymus chinensis*) 种群空斑面积的计算方法, 若在单位方格中没有甘肃臭草或阿尔泰针茅植株的地上投影出现, 则称之为 1 个单位面积的空斑, 这样就比较容易确定空斑面积的大小。实际上, 种群空斑的产生, 一部分为群落本身存在的空斑, 一部分为其他种群的分布区<sup>[20]</sup>。

## 2 结果分析

### 2.1 甘肃臭草种群点格局分析

甘肃臭草种群扩散过程中 0—50 cm 尺度范围内, 从 CK 样地到 D 样地聚集强度明显降低, 分布格局有从聚集分布向随机分布过渡的趋势。在 CK 和 A 样地中, 所有尺度上都表现为聚集分布, B 样地中在 0—90 cm 尺度上表现为聚集分布, 在 90—100 cm 尺度上表现为随机分布, C 样地中在 0—70 cm 尺度上表现为聚集分布, 在 70—150 cm 尺度上表现为随机分布, D 样地中在 0—40 cm 尺度上表现为聚集分布, 在 40—150 cm 尺度上表现为随机分布(图 1)。

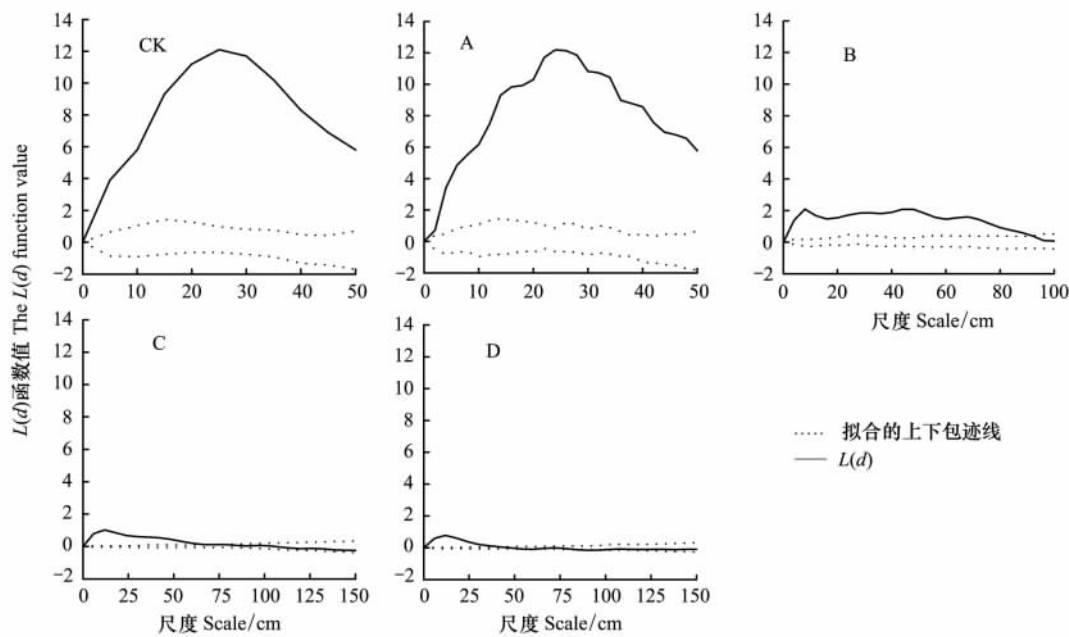


图1 不同样地内甘肃臭草种群点格局分析

Fig. 1 Results of point pattern analysis for *Melica przewalskyi* population in different plot

A—D 为样地代码

### 2.2 阿尔泰针茅种群点格局分析

随着甘肃臭草种群的扩散, 阿尔泰针茅出现退化现象, 分布格局由随机分布向聚集分布转变, 聚集强度不断增强。CK 样地中在所有尺度上都表现为随机分布, A 样地中在 0—47 cm 尺度范围内表现为聚集分布, 在 47—50 cm 尺度范围内表现为随机分布, B 样地中在 0—75 cm 尺度范围内表现为聚集分布, 在 75—100 cm 尺度范围内表现为随机分布, C 样地中在 0—130 cm 尺度范围内表现为聚集分布, 在 130—150 cm 尺度范围内表现为随机分布, D 样地中在所有尺度上都表现为聚集分布(图 2)。

### 2.3 甘肃臭草与阿尔泰针茅种群空间关联性分析

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

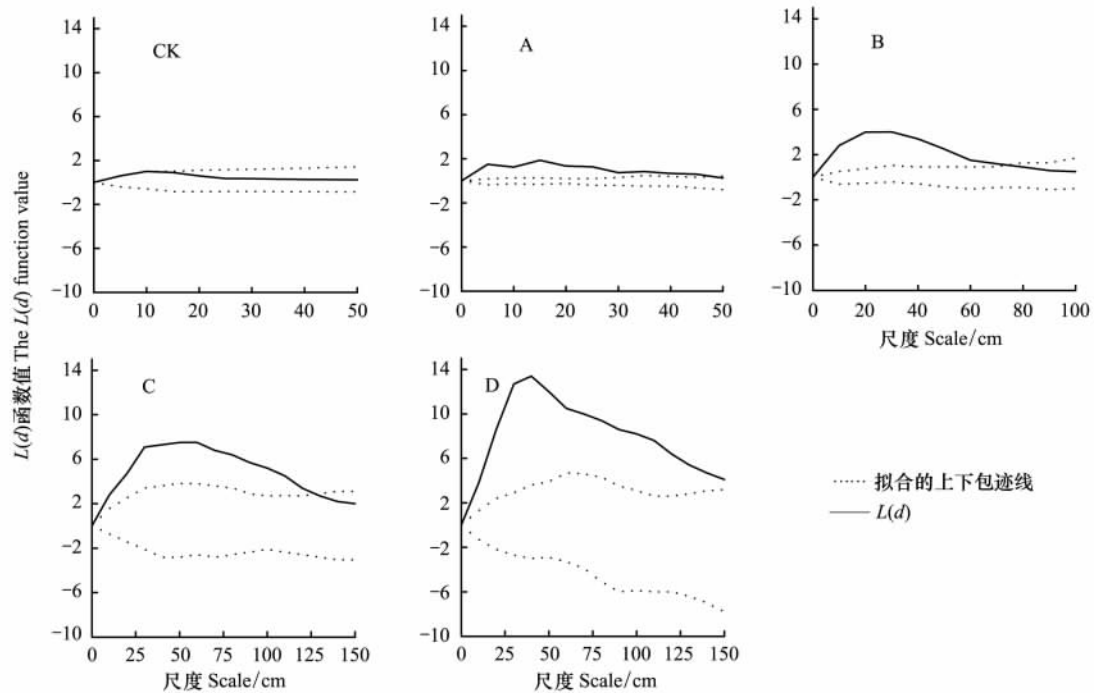


图2 不同样地内阿尔泰针茅种群点格局分析

Fig. 2 Results of point pattern analysis for *Stipa Krylovii* population in different plot

群和阿尔泰针茅种群在不同的阶段表现出不同的空间关联性,在CK、A、B和C样地中二者之间的关联性在所有尺度上表现为负关联,D样地中,在0—38cm尺度上二者之间表现为负关联,在38—150cm尺度上表现为无关联(图3)。

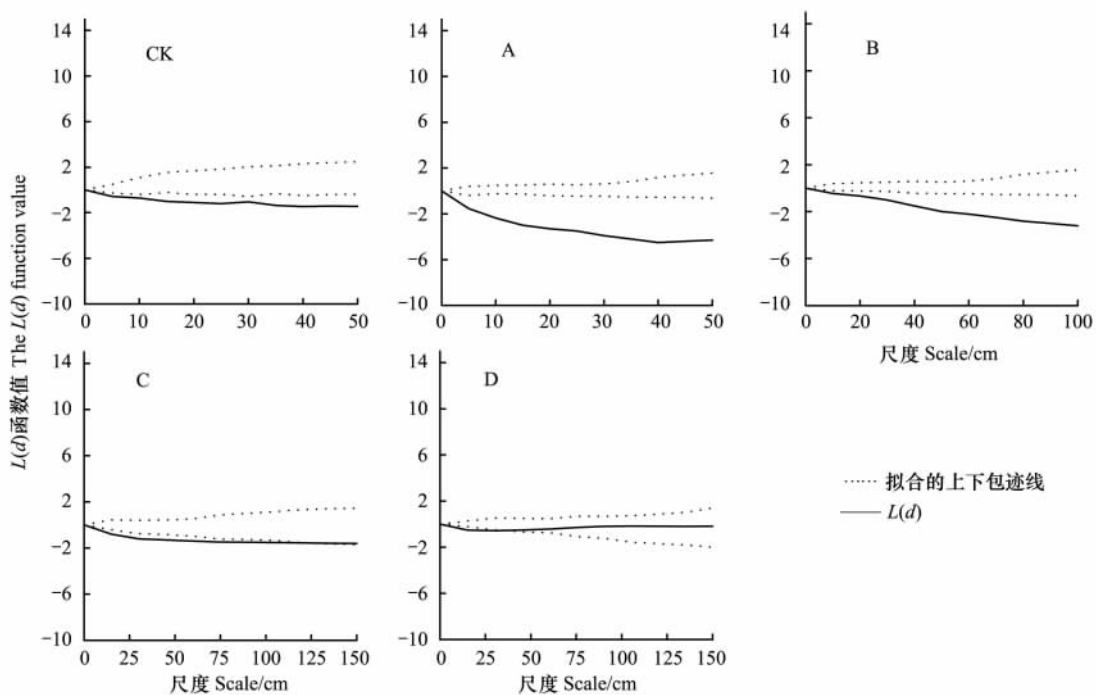


图3 不同样地内甘肃臭草种群与阿尔泰针茅种群空间关联性分析

Fig. 3 Spatial association analysis of *Melica przewalskyi* and *Stipa Krylovii* population in different plot

## 2.4 领地密度的变化

种群领地密度反映了种内竞争的变化,从 CK 到 D 样地甘肃臭草种群领地密度先增大后减小,在 C 样地达到最大,为 298 株/m<sup>2</sup>,阿尔泰针茅种群领地密度逐渐减小,从 CK 样地 278 株/m<sup>2</sup> 减小到 D 样地 125 株/m<sup>2</sup> (表 2)。

表 2 甘肃臭草和阿尔泰针茅领地密度的变化/(株/m<sup>2</sup>)

Table 2 Territory density change of *Melica przewalskyi* and *Stipa Krylovii*

样地 Plot	CK	A	B	C	D
甘肃臭草 <i>M. przewalskyi</i>	152±3.23	234±6.68	264±8.24	298±13.02	273±6.36
阿尔泰针茅 <i>S. krylovii</i>	278±9.23	263±8.48	241±7.36	168±3.84	125±1.59

## 3 讨论与结论

物种的空间格局及其关联性对物种的生长、繁殖、死亡、再生、资源利用等具有显著的影响<sup>[21-22]</sup>。分析生态系统中物种的空间格局有助于认识其潜在的生态学过程(如种子扩散、种内和种间竞争、干扰等)、种群的生物学特性(如生活史策略、喜光、耐阴等)及其与环境因子之间的相互关系(如小生境、植物与生长环境之适合度、环境异质性等)<sup>[21-23]</sup>。随着甘肃臭草种群的扩散,草地优势种群发生了变化,甘肃臭草替代阿尔泰针茅成为草地群落单一优势种群,在替代过程中甘肃臭草空间分布格局和阿尔泰针茅空间分布格局表现出相反的变化规律,甘肃臭草分布格局由聚集分布向随机分布转变,阿尔泰针茅分布格局由随机分布向聚集分布转变。在斑块形成初期,种群密度、盖度、高度相对较小,一般认为幼小个体对水分等资源的竞争相对微弱,为抵御风沙和提高存活率,它们需要相互庇护,于是个体之间以正向相互关系为主<sup>[24-25]</sup>,这种正向关系有助于种群扩大规模和领地,而且阿尔泰针茅在数量上远大于甘肃臭草,对于甘肃臭草而言竞争主要以种间竞争为主,种间竞争激烈(图 3),只有依靠种群内个体间高度协同才能抵抗种群间的竞争,从而使种群能够在激烈的资源竞争中存活下来,实现种群定植,所以种群呈聚集分布,聚集强度较高。随着甘肃臭草种群的不断扩大,逐渐形成了以甘肃臭草为主的单一优势种群群落,较高的聚集强度必然引起养分、水份的缺乏,产生种内竞争,竞争的结果是斑块内新生个体无法生存,老个体得不到充足养分、水分,逐渐退化、死亡,密度降低,种群发生自疏,聚集强度下降<sup>[18]</sup>,种群由聚集分布向随机分布过渡。阿尔泰针茅作为研究区原生地带性植被,甘肃臭草入侵之前阿尔泰针茅在群落中的优势地位明显,长期处于种内竞争为主的状态,分布格局趋向于随机分布,随着甘肃臭草种群规模的不断扩大,阿尔泰针茅的优势地位降低,竞争形式由种内竞争为主转变为以种间竞争为主,导致分布格局向聚集分布转变,通过竞争形式和格局的转变保持种群的地位和规模。在较大的尺度上甘肃臭草和阿尔泰针茅分布格局又都趋向于随机分布,这可能是甘肃臭草和阿尔泰针茅在小尺度范围内形成斑块,在较大尺度上斑块表现为随机分布。在 CK 阶段甘肃臭草虽然表现为聚集分布,但由于群落中仍然有大量的阿尔泰针茅等其他物种存在,因此没有形成单一优势种群斑块。

领地密度反映了种内竞争的激烈程度<sup>[20]</sup>,空间关联性则反映了种间竞争关系。表 2、图 3 资料表明,在甘肃臭草替代阿尔泰针茅成为草地单一优势种的过程中,不同阶段甘肃臭草与阿尔泰针茅表现出不同的竞争形式。对对照地中(CK)甘肃臭草种群与阿尔泰针茅种群之间空间关联性表现为显著负相关,种间竞争明显,但竞争强度较小,主要原因是在这个阶段阿尔泰针茅领地密度大,以种内竞争为主,分布格局以随机分布为主,甘肃臭草则以种间竞争为主,分布格局表现为聚集分布,这种不对称的竞争方式导致种间竞争强度较弱,A、B 样地甘肃臭草种群与阿尔泰针茅种群之间表现出显著负相关,阿尔泰针茅密度减小,种内竞争减弱,甘肃臭草与阿尔泰针茅都以种间竞争为主,种间竞争强度较对对照地显著增强,甘肃臭草和阿尔泰针茅分布格局都以聚集分布为主,从 C 阶段开始甘肃臭草与阿尔泰针茅之间的空间关联性趋向于不显著,二者之间没有明显的竞争关系,由于甘肃臭草密度增大,优势地位明显,种群竞争形式由种间竞争为主向种内竞争为主转变,分布格局在大部分尺度上出现随机分布,而阿尔泰针茅在竞争中处于弱势地位,密度再次降低,竞争形式以种间竞争为主,分布格局以聚集分布为主,聚集强度进一步增强。

优势种的替代过程中 种群领地密度增加使种内竞争强度增加,竞争关系可能由种间竞争为主向种内竞争为主转变,反之 种内竞争的强度降低,竞争关系可能由种内竞争为主向种间竞争为主转变,影响着种群的空间格局和空间关联性。甘肃臭草从伴生种-优势种-单一优势种过程中空间分布格局由聚集分布转变为随机分布,竞争关系由种间竞争为主转化为种内竞争为主,阿尔泰针茅从优势种-伴生种的过程中空间分布格局由随机分布转变为聚集分布,竞争关系由种内竞争为主转化为种间竞争为主。种内竞争和种间竞争的相互转化是种群空间分布格局变化的一个内在因素,当种群的竞争形式以种间竞争为主时,种群分布格局趋向于聚集分布,当种群的竞争形式以种内竞争为主时,种群分布格局趋向于随机分布或均匀分布。同时在替代的过程中,竞争还表现出不对称性,甘肃臭草以种间竞争为主时,阿尔泰针茅可能以种内竞争为主,也可能以种间竞争为主,甘肃臭草和阿尔泰针茅都以种间竞争为主时,二者负关联最显著。

甘肃臭草替代阿尔泰针茅成为草地优势种群,引起草地毒杂草型退化,是因为过度放牧引起阿尔泰针茅退化,而甘肃臭草在干、鲜状态下家畜都不采食,使甘肃臭草替代阿尔泰针茅逐渐成为优势种群。半干旱区土壤水分的有限性仍然是限制植物繁茂生长的关键因素,甘肃臭草斑块过度的利用土壤水分,造成斑块内不同区域土壤水分不同,在经过斑块的形成期、扩散期、稳定期几个阶段后最终走向衰退<sup>[18]</sup>。因此,该试验区在草地管理中,应该对放牧进行适当的管理,使甘肃臭草不能形成单一优势种群斑块,保持草地土壤水分分布的均匀性,避免草地退化。

#### References:

- [ 1 ] Qu Z X. Plant Ecology. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 1983.
- [ 2 ] Cao G X, Zhong Z C, Liu Y, Xie D T. The study of distribution pattern of *Camellia rosthorniana* population in Jinyun Mountain. Journal of Biology, 2003, 20( 1 ): 10-12.
- [ 3 ] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. London: Blackwell Scientific Publications, 1983: 125-141.
- [ 4 ] Zhang J T. Method of Quantitative Vegetation Ecology. Beijing: Chinese sciences and technology press, 1995.
- [ 5 ] Tilman D. Plant strategies and dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- [ 6 ] Zhao C Z, Gao F Y, Wang X P, Sheng Y P, Shi F X. Fine-scale spatial patterns of *Stellera chamaejasme* population in degraded alpine grassland in upper reaches of Heihe, China. Chinese Journal of plant Ecology, 2010, 34( 11 ): 1319-1326.
- [ 7 ] Dale M R T. Spatial Pattern Analysis in Plant ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- [ 8 ] Zhang J T. Analysis of spatial point pattern for plant species. Chinese Journal of plant Ecology, 1998, 22( 4 ): 344-349.
- [ 9 ] Zhang J T, Meng D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain Reserve, Shanxi, China. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24( 1 ): 35-40.
- [ 10 ] Eccles N S, Esler K J, Cowling R M. Spatial pattern analysis in *Namaqualand desert* plant communities: evidence for general positive interactions. Plant Ecology, 1999, 142( 1/2 ): 71-85.
- [ 11 ] Perry G L W, Miller B P, Enright N J. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. Plant Ecology, 2006, 187( 1 ): 59-82.
- [ 12 ] Wang W, Liu Z L, Hao D Y, Liang C Z. Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia. I. Basic characteristics and driving force for restoration of the degenerated grassland. Acta Phytocologica Sinica, 1996, 20( 5 ): 449-459.
- [ 13 ] Liu Z G, Li Z Q. Fine-scale spatial pattern of *Artemisia frigida* population under different grazing intensities. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24( 2 ): 227-234.
- [ 14 ] Li L, Cheng J H, Ren H B, Mi X C, Yu M J, Yang B. Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve, China. Chinese Journal of plant Ecology, 2010, 34( 3 ): 241-252.
- [ 15 ] Miao N, Liu S R, Shi Z M, Xue Z B, Yu H, He F. Spatial pattern analysis of a *Rhododendron-Abies virginial* forest near timberline on the eastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau, China. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31( 1 ): 1-9.
- [ 16 ] Zhao C Z, Gao F Y, Sheng Y P, Dong X G, Zhou W. Fine-scale spatial distribution and spatial association of *Stellera chamaejasme* population. Arid Land Geography, 2011, 34( 3 ): 492-498.
- [ 17 ] Zhao C Z, Long R J. Rehabilitation process of degraded *Melica Przewalskyi* grassland in the upper reaches of Shiyang River. Journal of Mountain Science, 2008, 26( 3 ): 286-292.
- [ 18 ] Zhao C Z, Gao F Y, Shi F X, Ren H, Sheng Y P. *Melica przewalskyi* population spatial pattern and response to soil moisture in degraded alpine



grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(22): 6688–6695.

- [19] Diggle P J. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. New York: Academic Press, 1983.
- [20] Wang X T, Wang W, Liang C Z. Changes in the population spatial distribution pattern of *Leymus Chinensis* in degraded steppe community during restoration succession in Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 63–70.
- [21] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414–1418.
- [22] Druckenbrod D L, Shugart H H, Davies I. Spatial pattern and process in forest stands within the *Virginia piedmont*. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(1): 37–48.
- [23] Nathan R. Long-distance dispersal of plants. *Science*, 2006, 313(5788): 786–788.
- [24] Allee W C. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. Chicago: The University of Chicago Press, 1931.
- [25] Cai F. A study on the structure and dynamics of *Cyclobalanopsis glauca* population at hills around west lake in Hangzhou. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(3): 67–72.

#### 参考文献:

- [1] 曲仲湘. 植物生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 1983.
- [2] 操国兴, 钟章成, 刘芸, 谢德体. 缙云山川鄂连蕊茶种群空间分布格局研究. *生物学杂志*, 2003, 20(1): 10–12.
- [4] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.
- [6] 赵成章, 高福元, 王小鹏, 盛亚萍, 石福习. 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*, 2010, 34(11): 1319–1326.
- [8] 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): 344–349.
- [9] 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. *生态学报*, 2004, 24(1): 35–40.
- [12] 王伟, 刘钟龄, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究 II. 恢复演替时间进程的分析. *植物生态学报*, 1996, 20(5): 449–459.
- [13] 刘振国, 李镇清. 不同放牧强度下冷蒿种群小尺度空间格局. *生态学报*, 2004, 24(2): 227–234.
- [14] 李立, 陈建华, 任海保, 米湘成, 于明坚, 杨波. 古田山常绿阔叶林优势树种甜槠和木荷的空间格局分析. *植物生态学报*, 2010, 34(3): 241–252.
- [15] 缪宁, 刘世荣, 史作民, 薛泽冰, 喻泓, 何飞. 青藏高原东缘林线杜鹃-岷江冷杉原始林的空间格局. *生态学报*, 2011, 31(1): 1–9.
- [16] 赵成章, 高福元, 盛亚萍, 董小刚, 周伟. 狼毒种群小尺度空间分布格局及空间关联性研究. *干旱区地理*, 2011, 34(3): 492–498.
- [17] 赵成章, 龙瑞军. 石羊河上游甘肃臭草型退化草地植被恢复过程. *山地学报*, 2008, 26(3): 286–292.
- [18] 赵成章, 高福元, 石福习, 任珩, 盛亚萍. 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*, 2011, 31(22): 6688–6695.
- [20] 王鑫厅, 王伟, 梁存柱. 典型草原退化群落不同恢复演替阶段羊草种群空间格局的比较. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 63–70.
- [25] 蔡飞. 杭州西湖山区青冈种群结构和动态的研究. *林业科学*, 2000, 36(3): 67–72.