

不同恢复演替阶段糙隐子草种群的点格局分析*

王鑫厅^{1,2} 王 炜^{1**} 梁存柱¹ 包俊江²

(¹内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021; ²内蒙古工业大学能源与动力工程学院, 呼和浩特 010051)

摘要 采用摄影定位法测定了羊草+大针茅草原不同恢复演替群落中糙隐子草种群的空间格局,并应用完全空间随机模型、泊松聚块模型和嵌套双聚块模型对其格局进行分析.结果表明:在严重退化的群落中,糙隐子草种群格局表现为嵌套双聚块结构,即在大聚块中分布着较高密度的小聚块;在恢复5年、8年和21年的群落中,则为以母体为中心的泊松聚块结构,即在糙隐子草种群空间格局的聚块中不存在较高密度的小聚块.这说明在严重退化的群落中正相互作用居主导,而在恢复演替群落中负相互作用居主导.糙隐子草种群在恢复演替过程中的格局变化主要是由于伴随放牧胁迫的消失,种群正相互作用(易化)向负相互作用(竞争)转化所致.

关键词 糙隐子草 恢复演替 点格局 完全空间随机模型 泊松聚块模型 嵌套双聚块模型

文章编号 1001-9332(2013)07-1793-08 **中图分类号** Q145 **文献标识码** A

Cleistogenes squarrosa population at different restorative succession stages in Inner Mongolia of China: A point pattern analysis. WANG Xin-ting^{1,2}, WANG Wei¹, LIANG Cun-zhu¹, BAO Jun-jiang² (¹College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China; ²School of Energy and Power Engineering, Inner Mongolia University of Technology, Huhhot 010051, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(7): 1793-1800.

Abstract: In this paper, the spatial pattern of *Cleistogenes squarrosa* population in different restorative succession communities of the typical steppe dominated by *Stipa grandis* and *Leymus chinensis* in Inner Mongolia was measured by photography orientation, and analyzed by complete spatial randomness model, Poisson cluster process, and nested double-cluster process. In severely degraded community, *C. squarrosa* population fitted well nested double-cluster process for all scales, *i. e.*, high density small clusters existed at the centers of large clusters; whereas in 5-, 8-, and 21-year-old restored communities, *C. squarrosa* population fitted well Poisson cluster process for all scales, *i. e.*, high density small clusters did not exist at the centers of the clusters. It was suggested that facilitation was the dominant interaction in severely degraded community, while competition dominated in restored communities. The differences in the spatial pattern of *C. squarrosa* population during the restorative succession could be induced by the shift from facilitation to competition along the gradient of grazing stress.

Key words: *Cleistogenes squarrosa*; restorative succession; point pattern; complete spatial randomness model; Poisson cluster process; nested double-cluster process.

糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)为多年生丛生小禾草,旱生-典型草原种,是针茅草原和羊草草原的下层优势种^[1].糙隐子草草原广泛分布于欧亚草原区,在我国主要分布在典型草原地带,大多属于放

牧演替类型^[2-3].因此,在研究典型草原的退化与恢复演替时,糙隐子草种群受到生态学者的广泛关注^[3-9].

羊草(*Leymus chinensis*)+大针茅(*Stipa grandis*)草原是蒙古高原广泛分布的地带性草原群落^[1].由于利用强度大,其现已退化为冷蒿(*Artemisia frigida*)+糙隐子草群落,系羊草+大针茅草原的退化变型^[10-11].这使得糙隐子草种群在群落中的地位发生

* 国家自然科学基金项目(31160476、30330120)和内蒙古自然科学基金项目(2011MS0517)资助.

** 通讯作者. E-mail: weiwang686@yahoo.com.cn

2012-09-05 收稿,2013-04-19 接受.

根本性的改变,一跃成为群落的主要优势种.然而,当退化的羊草+大针茅群落(冷蒿+糙隐子草群落)围栏封育后,在恢复演替过程中,由于糙隐子草属于典型衰退型种群^[5],其在群落中的优势地位明显降低.研究表明,种群空间格局与生态过程之间存在密切联系^[12-13],通过种群空间格局的分析,可以推断格局形成的机制^[12-14].因此,研究糙隐子草种群格局的变化有助于认识典型草原退化群落的恢复演替机理.本文选择不同恢复演替阶段的糙隐子草种群为对象,分析其种群格局特征及其机制,以期为进一步分析典型草原退化群落的恢复演替规律提供基础资料.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究地点设在内蒙古自治区锡林郭勒盟的中国科学院草原生态系统定位研究站(简称定位站)围封的样地(43°38' N, 116°42' E, 海拔 1187 m)内,样地位于丘陵坡麓前缘与锡林河二级阶地之间的典型草原地带,地势微倾斜,地表较平整,土壤为典型栗钙土.该地区属中温带大陆性半干旱气候,冬季寒冷干燥,夏季温暖湿润.年平均气温 0.18 °C;年平均降水量 349.6 mm,年均净水面蒸发量 1641.5 mm;年均日照时数 2533 h, ≥10 °C 的多年平均积温为 1983.3 °C.

1.2 样地选择及测定

本研究选择 3 个围栏样地^[15].

A 样地: 1983 年围封的退化群落恢复样地.样地围封时为处于严重退化状态的冷蒿+糙隐子草群落,属于羊草+大针茅草原的严重退化变体,面积 600 m×400 m.

B 样地: 1996 年围封的退化群落恢复样地.样地是由上一围栏样地外的南端向南延伸 50 m 围封而成,与上一样地的原生群落和生境相一致,围封时的群落状态也相似,面积为 50 m×400 m.

C 样地: 恢复样地围栏以外的退化生态系统.与 A、B 样地在初始生境条件上相一致.测定时为严重退化群落.

3 个样地在未围封前的群落状态相同,均属于严重退化状态的冷蒿+糙隐子草群落,且其原生群落和生境一致;三者的差异在于围栏封育恢复的时间不同.

于 2001 年 7 月(B 样地)和 2004 年 7 月(A、B、C 样地)采用摄影定位法^[16]测定了糙隐子草种群空

间格局,得到了一个恢复演替序列:严重退化的群落(零恢复群落)、恢复 5 年的群落、恢复 8 年的群落和恢复 21 年的群落,这个恢复演替系列实质上是放牧压力依次降低的胁迫梯度序列.为了消除生境异质对种群格局的影响,测定时在各样地中选择地表平坦、群落外貌均匀且具有代表性的 5 m×5 m 的群落片段.摄影定位法的测定过程如下:

在各样地中,将选择的 5 m×5 m 的群落片段,用竹签分割成 100 个 50 cm×50 cm 的亚样方.从 5 m×5 m 群落片段的左下角(东北方向,即第一行)开始,去除凋落物和立枯物,以便在拍摄的影像上准确地识别植物物种及给每株植物准确定位.第一行清除完毕,把 Nikon D100 数码相机镜头竖直向下架在三脚架横向支撑的云台上固定,相机距地面的垂直高度为 1.75 m,镜头焦距固定在 50 mm 处,焦平面与地面平行.从第一行左端第一个亚样方开始,把取景器中心对准亚样方中心,让亚样方的 4 个顶点进入取景器,拍摄下亚样方中的全部植物.第一行拍完,清除第二行的凋落物和立枯物,拍摄第二行,依此类推,拍完 5 m×5 m 的群落片段.将依次拍完的 100 幅 50 cm×50 cm 的亚样方数字影像导入计算机,按行列编号,备用.

将已经编号的 5 m×5 m 群落片段的 100 幅亚样方数字影像在 R2V 软件下,通过输入控制点坐标统一放入同一坐标系中,建立图层,对糙隐子草种群的每丛个体进行坐标定位(即数字化).之后借助地理信息系统软件,对所得图层进行数据格式转化,获得图层的属性表,即糙隐子草种群个体的坐标.将这些坐标转入到 Excel 软件中,得到种群格局的基础数据.

1.3 分析方法

1.3.1 点格局分析 点格局分析是种群格局分析中广泛应用的方法.其中,Ripley K 函数和成对相关函数[pair correlation function, $g(r)$]最为常用. Ripley K 函数是一个累积分布函数,小尺度空间格局的累积会影响较大尺度的空间格局^[17].成对相关函数源于 Ripley K 函数,克服了 Ripley K 函数的累积效应,二者之间存在如下关系:

$$g(r) = (2\pi r)^{-1} dK(r)/dr \quad (1)$$

在实践中,应用 Ripley K 函数或 $g(r)$ 函数,将实测格局与选定的零模型(null models)通过 Monte-Carlo 方法绘制置信区间来分析种群空间格局.本研究中,选择 $g(r)$ 函数; Monte-Carlo 拟合 99 次,置信水平为 99%,置信区间通过使用最大值和最小值获

得; 步长为 10 cm.

1.3.2 零模型 成功地运用 Ripley K 函数或 $g(r)$ 函数分析所要解决的生态学问题的关键是选择合适的零模型, 并且能够合理地解释实测数据与零模型的偏离. 本研究选择了完全空间随机模型 (complete spatial randomness, CSR)、泊松聚块模型 (Poisson cluster process) 和嵌套双聚块模型 (nested double-cluster process)^[18].

1) 完全空间随机模型: 在众多零模型中最常用, 其实质是均质泊松过程. 在该模型中, 任何一点 (或个体) 在研究区域内任何一个位置上出现 (或发生) 的机会是相同的; 同时, 点间 (或个体间) 相互独立, 任何两点间均不发生相互作用.

2) 泊松聚块模型: 描述的是聚块机制. 在该模型中, 母体事件以完全空间随机过程发生, 而每一个母体在其周围按一定的概率分布产生随机数量的子代个体, 且这些子代个体在空间的分布上遵循某双变量概率密度函数. 如果子代个体的数量遵循泊松分布, 且其在空间的位置相对母体符合双变量高斯分布, 那么, 子代个体的发生就符合泊松聚块过程. 该模型能检测单一尺度的聚块, 其 g 函数的表达式为:

$$g(r, \sigma, \rho) = 1 + \frac{\exp(-r^2/4\sigma^2)}{4\pi\sigma^2\rho} \quad (2)$$

式中: r 为尺度; ρ 为该过程中母体的密度; σ^2 为高斯分布的方差.

3) 嵌套双聚块模型: 是泊松聚块模型的多代扩展, 泊松聚块过程的子代产生自己的后代个体. 该模型可用于检测双尺度聚块, 其 g 函数的表达式为:

$$g(r, \sigma_1, \rho_1, \sigma_2, \rho_2) = 1 + \frac{1}{\rho_2} \frac{\exp(-r^2/4\sigma_2^2)}{2\pi\sigma_2^2} + \frac{1}{\rho_1} \frac{\exp(-r^2/4\sigma_{\text{sum}}^2)}{4\pi\sigma_{\text{sum}}^2}$$

且

$$\sigma_{\text{sum}}^2 = \sigma_1^2 + \sigma_2^2 \quad (3)$$

参数 r 、 ρ 和 σ^2 的意义同泊松聚块模型, 其中, 下脚标 1 和 2 分别代表第 1 代和第 2 代.

1.4 数据处理

文中数据分析均在 Programita 软件^[19]下完成.

2 结果与分析

2.1 种群零模型参数与分布位点

不同恢复演替阶段糙隐子草种群关于泊松聚块模型和嵌套双聚块模型的详细零模型参数见表 1, 种群分布位点见图 1.

2.2 基于完全空间随机模型的点格局分析

由图 2 可以看出, 在严重退化的群落中, 糙隐子草种群在整个取样尺度上呈现聚集分布; 在恢复 5 年群落中, 糙隐子草种群空间格局在整个尺度上位于置信区间之上呈现聚集分布; 在恢复 8 年群落中, 糙隐子草种群在 0~0.45 m 表现为聚集分布, 当尺度 >0.45 m 时基本呈现随机分布; 在恢复 21 年的群落中, 糙隐子草种群在 0~0.35 m 表现为聚集分布, 当尺度 >0.35 m 时基本呈现随机分布.

2.3 基于泊松聚块模型与嵌套双聚块模型的点格局分析

在严重退化的群落 (零恢复群落) 中, 糙隐子草种群格局在 0~0.14 m 之间偏离泊松聚块模型, 当尺度 >0.14 m 符合泊松聚块模型 (图 3A); 而其在整个取样尺度上与嵌套双聚块模型相吻合 (图 4). 在恢复 5 年、8 年和 21 年的群落中, 糙隐子草种群在整个测定尺度上完全符合泊松聚块模型 (图 3B~D).

2.4 不同恢复演替阶段糙隐子草种群格局的比较

前文在分析不同恢复演替阶段糙隐子草种群空间格局时, 选择了完全空间随机模型、泊松聚块模型和嵌套双聚块模型. 经过完全空间随机模型的检验

表 1 使用泊松聚块模型和嵌套双聚块模型的单变量分析

Table 1 Univariate analysis using the Poisson cluster model and the nested double-cluster model

恢复阶段 Restoring stage	复合大尺度聚块格局 Pattern of compound larger-scale clustering				小尺度聚块格局 Pattern of small-scale clustering		
	n	σ_1	$A\rho_1$	μ_1	σ_2	$A\rho_2$	μ_2
A	1185	0.53	8.596	137.855	0.05	565.927	2.094
B	716	0.46	38.939	18.388
C	63	0.36	9.408	6.696
D	50	0.31	8.622	5.799

A: 零恢复群落 0-year-old restoring community; B: 恢复 5 年群落 5-year-old restoring community; C: 恢复 8 年群落 8-year-old restoring community; D: 恢复 21 年群落 21-year-old restoring community. n : 格局中点的数目 Number of points of the pattern; A : 研究区域的面积 (5 m×5 m) Size of the study area (5 m×5 m); ρ_1, ρ_2 : 母体格局的密度 The intensity of the parents pattern; $A\rho$: 研究区域中母体的数量 The number of parents in the plot of size A ; σ : 聚块尺度参数 Parameter describing the cluster size (m); $\mu = n/A\rho$: 每一聚块中的平均点数 The mean number of points in a cluster; 下脚标 1 和 2 分别指大尺度和小尺度 Where subscripts 1 and 2 referred to the large-scale and the small-scale respectively.

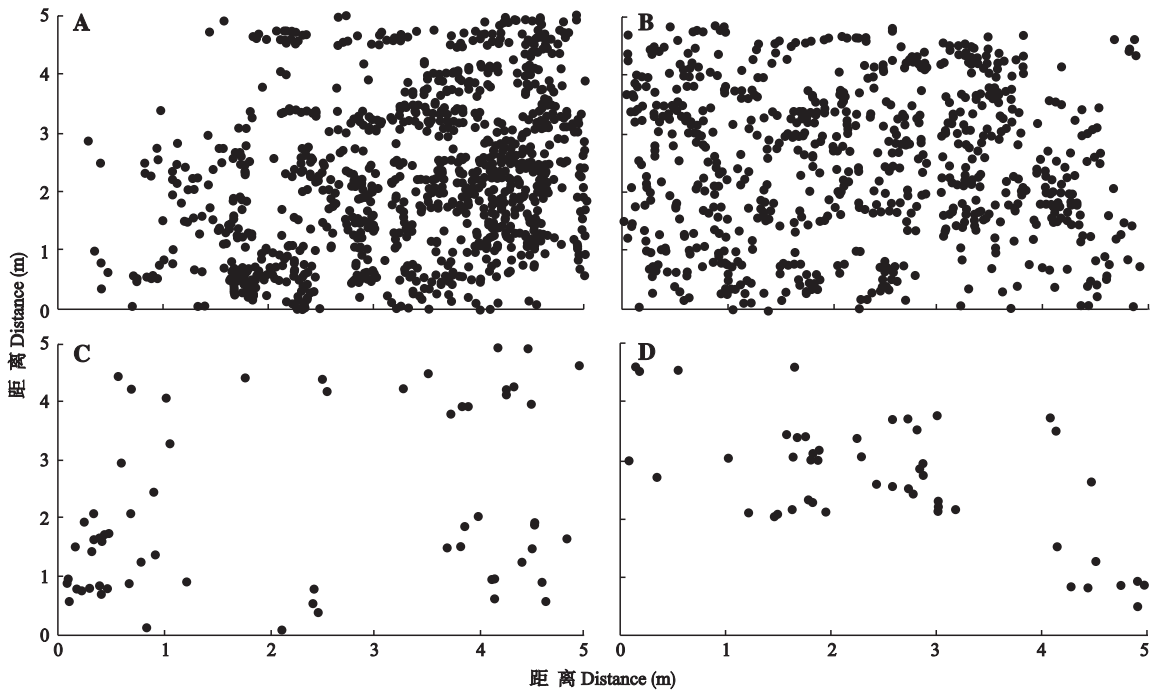


图 1 不同恢复演替阶段糙隐子草种群个体的分布位点图

Fig. 1 Mapped points pattern of *Cleistogenes squarrosa* at different restoring succession stages.

A: 零恢复群落 0-year-old restoring community; B: 恢复 5 年群落 5-year-old restoring community; C: 恢复 8 年群落 8-year-old restoring community; D: 恢复 21 年群落 21-year-old restoring community. 下同 The same below.

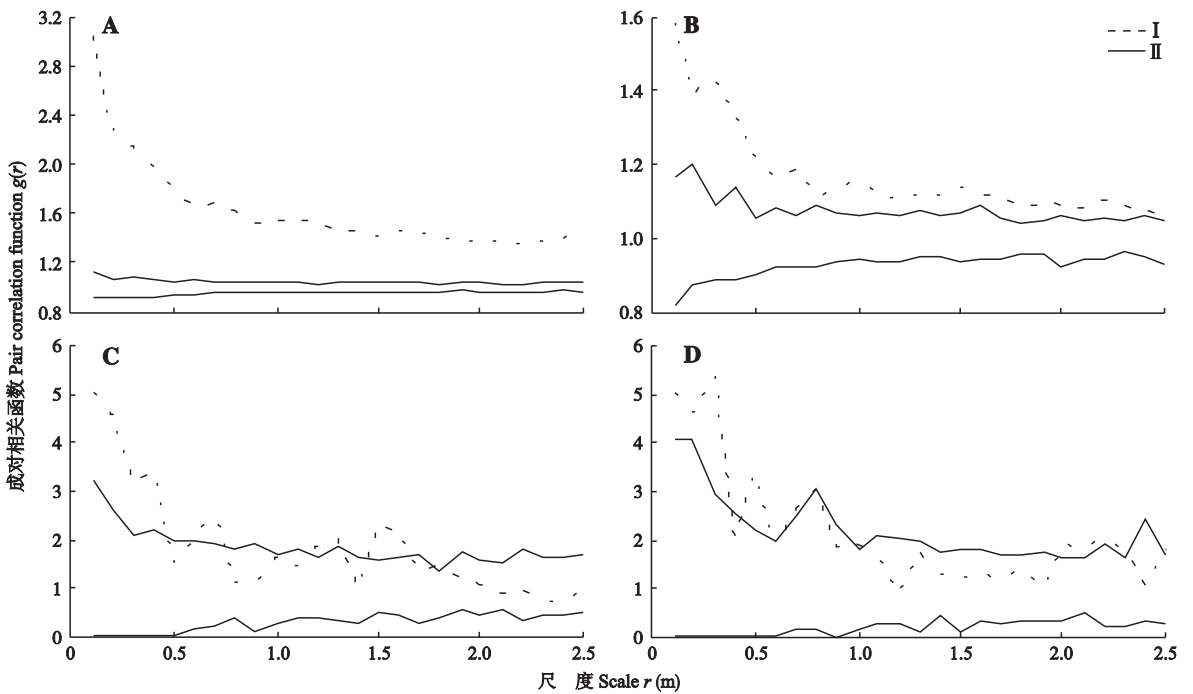


图 2 基于完全空间随机模型的不同恢复演替阶段糙隐子草种群点格局分析

Fig. 2 Point pattern analysis of *Cleistogenes squarrosa* at different restoring succession stages based on complete spatial randomness model.

I: 实测数据 The observed data; II: 置信区间 The confidence limits. 下同 The same below.

可以看出,不同恢复演替阶段糙隐子草种群在一定尺度范围内均表现为聚集分布(图 2). 为了进一步

揭示其聚集分布的特征,随后选择了泊松聚集模型进行检验,结果表明,在严重退化的群落中,糙隐子

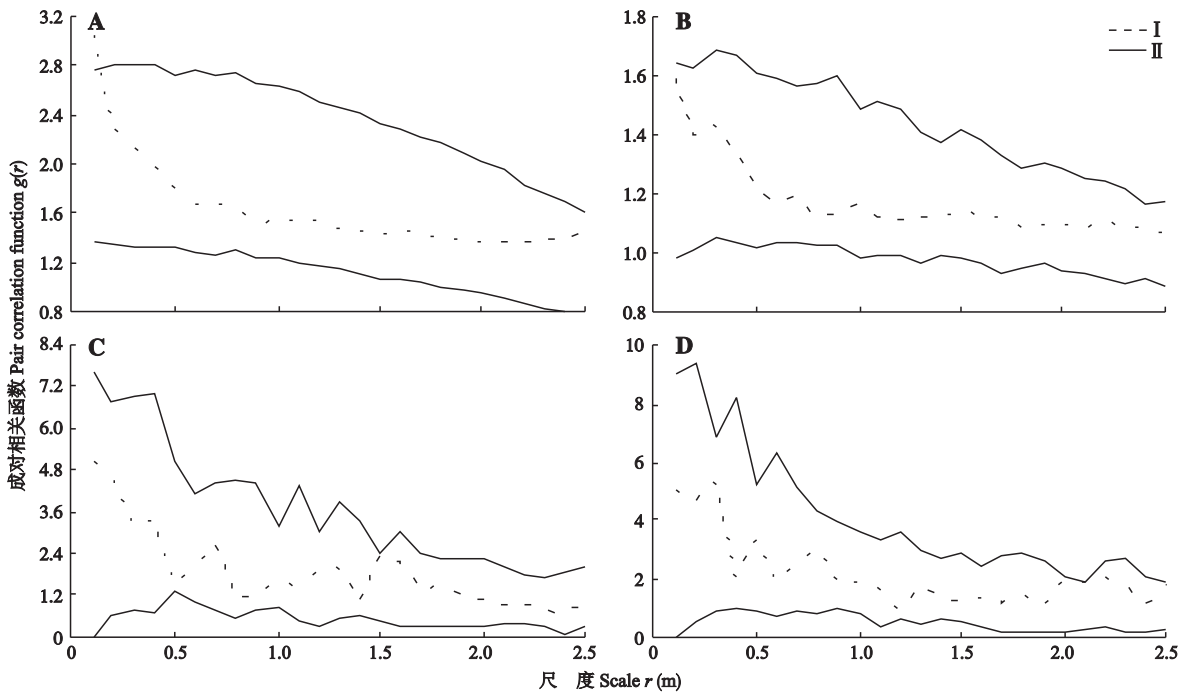


图 3 基于泊松聚块模型的不同恢复演替阶段糙隐子草种群点格局分析

Fig. 3 Point pattern analysis of *Cleistogenes squarrosa* at different restoring succession stages based on Poisson cluster process.

草种群在小尺度范围内位于置信区间之上(图 3A),说明在聚集分布的聚块内可能存在较高密度的小聚块;而在恢复 5 年、恢复 8 年和恢复 21 年的群落中,糙隐子草种群均符合泊松聚块模型(图 3B~D),这意味着在聚集分布的聚块内不存在较高密度的小聚块.为了进一步验证严重退化群落中该种群在聚集分布内存在较高密度的小聚块,又采用嵌套双聚块模型验证,结果显示,其符合嵌套双聚块模型(图 4).

2.5 不同恢复演替阶段糙隐子草种群密度的比较

在 5 m×5 m 的取样范围内,不同恢复演替阶段糙隐子草种群的密度大小为零恢复群落(47.4

株·m⁻²)>恢复 5 年群落(28.6 株·m⁻²)>恢复 8 年群落(2.5 株·m⁻²)>恢复 21 年群落(2.0 株·m⁻²),说明伴随着恢复演替,糙隐子草种群在衰退.

3 讨 论

本研究中,通过完全空间随机模型的分析可以看出,糙隐子草种群在不同恢复演替阶段均呈现不同尺度的聚集分布(图 2).在自然条件下,植物种群呈现聚集分布,其成因可归结为:种群通过繁殖在母体周围产生新个体而呈现聚集分布,或者生境异质性引起种群聚集生长^[20].为了消除生境异质性对糙隐子草种群空间格局的影响,在格局测定时,笔者选择地表平坦、群落外貌均匀且具有代表性的群落片段.说明糙隐子草种群的这种聚集分布主要是由种群自身的繁殖特点引起的,是格局形成的主要过程.

为了揭示糙隐子草种群聚集分布的内在特征,使用泊松聚块模型(检测单一尺度的聚块)和嵌套双聚块模型(检测双尺度的聚块)作进一步分析,结果发现,糙隐子草种群在严重退化群落中符合以母体为中心的嵌套双聚块模型(图 4),即在严重退化的群落中,糙隐子草种群空间格局在大聚块中分布着较高密度的小聚块(大尺度聚块中心嵌套小尺度聚块);在恢复 5 年、恢复 8 年和恢复 21 年的群落中符合以母体为中心的泊松聚块模型(图 3B~D),

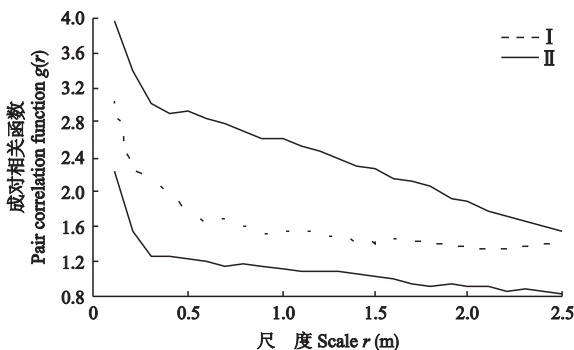


图 4 基于嵌套双聚块模型的严重退化群落糙隐子草种群点格局分析

Fig. 4 Point pattern analysis of *Cleistogenes squarrosa* in a degraded community based on nested double cluster process.

说明在糙隐子草种群空间格局的聚块中不存在较高密度的小聚块(单一尺度聚块). 这意味着随着恢复演替时间的推移, 糙隐子草种群空间格局在大聚块中分布着较高密度的小聚块将消失.

3.1 严重退化群落中糙隐子草种群嵌套双聚块结构的解释

羊草+大针茅草原因过度放牧退化演替为冷蒿+糙隐子草群落, 且与一定强度的放牧压力平衡而相对稳定^[10]. 在这种退化群落中, 羊草、大针茅、米氏冰草(*Agropyron michnoi*)及糙隐子草种群均出现嵌套双聚块格局^[17]. 这种格局被认为是种群易化(facilitation)作用(正相互作用)的结果^[17]. “胁迫梯度假说(stress gradient hypothesis)”认为, 易化作用将随着环境胁迫强度的增加而增加, 竞争则反之^[21]. 在胁迫作用下, 植物间的相互作用会不同程度地表现为易化作用, 这种正相互作用可以通过不同的指标得以表征. 其中, 植物通过改变分布状况、形态构成等来实现相助, 共同抵御外界不利条件^[22]. 这是放牧胁迫下正相互作用的具体表现形式. 本研究结果表明, 糙隐子草种群在严重退化群落中的空间分布格局为嵌套双聚块结构, 而在恢复5年、恢复8年和恢复21年的群落中为泊松聚块结构. 这说明随着恢复演替时间的推移, 放牧胁迫逐渐消失, 糙隐子草种群空间分布格局由嵌套双聚块结构(双尺度聚块)转变为泊松聚块结构(单一尺度聚块). 这一结果从种群空间分布格局(分布状况)角度验证了“胁迫梯度假说”: 在高压胁迫下, 种群个体间为正相互作用; 在低胁迫条件下, 种群个体间为竞争. 而且, 严重退化群落糙隐子草种群密度高于恢复演替群落, 从而佐证了“严重退化群落中糙隐子草种群的嵌套双聚块空间结构为种群易化作用所致^[17]”这一观点.

那么, 种群的这种正相互作用是如何发生的? 在严重退化的群落中, 过度的放牧压力导致植物个体小型化^[23], 使得各种群的生态位发生位移, 原来占据的空间生态位得以释放^[23]. 这使严重退化的群落中存在剩余资源^[10-11], 保证了糙隐子草种群在大聚块中存在较高密度的小聚块. 在严重退化的群落中, 糙隐子草种群一方面通过小型化的个体抵御家畜的采食(个体小型化使家畜在每株个体上的采食量大大减少); 另一方面, 通过嵌套双聚块的种群结构抵御家畜的践踏, 否则, 种群个体会因践踏死亡而逐渐在群落中消失. 可见, 植物个体小型化与嵌套双聚块结构均为糙隐子草种群实现自我帮助, 达到自

我保护的方式和表现形式. 在放牧胁迫下, 易化作用引起植物个体小型化以抵御家畜的采食, 但这并不能抵御家畜的践踏. 而种群小型化过程释放的生态位空间为种群嵌套双聚块结构提供了资源的保障, 使种群通过这种特殊的空间结构来抵御家畜的践踏. 这为放牧胁迫作用下易化发生的机理性环节, 由此抵御家畜采食和践踏的双重胁迫.

另外, 在不同放牧条件下, 糙隐子草种群不同程度地表现出超补偿性生长^[3,24]. 这种超补偿性生长是由于种群在放牧压力的作用下形成小株丛和高密度的种群结构所致^[3]. 基于糙隐子草种群超补偿性生长的成因, 笔者认为, 糙隐子草种群在放牧压力作用下的超补偿性生长也是种群易化的结果.

由于竞争和易化直接影响植物种群个体的生长、形态、发育和生活史, 其对植物种群个体的分布、群落中物种的共存和多样性, 以及生态系统的结构和功能也将产生重要的影响^[25-30]. 所以, 羊草+大针茅草原因过度放牧而退化演替为冷蒿+糙隐子草群落, 且这一退化生态系统与一定强度的放牧压力平衡而相对稳定^[10], 而放牧胁迫下种群易化作用引起的种群嵌套双聚块结构为其主要的维持机制^[17].

3.2 恢复演替群落中糙隐子草泊松聚块结构的解释

当严重退化的群落围栏封育后, 伴随着放牧胁迫的消失, 正相互作用向负相互作用转化. 在恢复演替的初期, 在剩余资源的驱动下, 各种群拓殖占据资源空间而缺乏种间竞争^[10-11]. 在这一时期, 糙隐子草种群一方面因拓殖而增长; 另一方面, 小型化的种群个体开始正常化. 由于严重退化群落中糙隐子草种群在大聚块中分布着较高密度的小聚块, 围栏封育后, 这些小聚块中较高密度的小型化种群个体因个体正常化可能导致拥挤引发竞争而自疏. 种群的增衰取决于拓殖与自疏的速度. 在恢复演替的第2年, 糙隐子草种群密度下降而地上生物量上升^[5]. 这说明在恢复演替的第2年, 小型化的种群个体因正常化导致拥挤产生竞争而自疏, 种群大聚块内高密度的小聚块因种内竞争已开始弱化. 但是这并不意味着较高密度的小聚块会在这一年消失. 随着恢复演替时间的推移, 群落中剩余资源殆尽, 种间开始竞争. 糙隐子草种群的根系集中分布于0~10 cm的土壤深度范围内. 这是群落中根量最大、争夺资源最激烈的空间^[5]. 另外, 随着其他种群的个体正常化, 糙隐子草种群开始处于群落下层, 其对光资源的竞争处于劣势, 从而导致种群进一步衰退. 由于种内竞争, 糙隐子草种群大聚块内高密度的小聚块消失; 而

种间竞争使其衰退,进而失去在群落中的优势地位。故在恢复 5、8 和 21 年的群落中,其空间格局表现为泊松聚块结构。

总之,在严重退化的群落中,放牧胁迫的作用使糙隐子草种群在群落中处于优势地位^[5];同时,种群个体间的相互作用为正相互作用(易化),体现在种群空间格局上则为嵌套双聚块结构。当严重退化的群落围栏封育后,随着恢复演替时间的推移,放牧胁迫对糙隐子草种群的影响逐渐消失,种群个体间的相互作用转化为负相互作用(竞争),其在群落中的优势地位开始下降,空间格局出现泊松聚块结构。糙隐子草种群在恢复演替过程中的这种格局变化的关键是放牧胁迫,是伴随着放牧胁迫的消失正相互作用向负相互作用转化所致。由此可见,探讨糙隐子草种群格局形成机制,可以进一步认识其在恢复演替过程中优势地位发生变化的实质,为进一步揭示典型草原退化群落恢复演替机理提供了有价值的参考。

参考文献

- [1] Inner Mongolia-Ningxia Complex Expert Team of the Chinese Academy of Sciences (中国科学院内蒙古宁夏综合考察队). *Vegetation of Inner Mongolia*. Beijing: Science Press, 1985 (in Chinese)
- [2] Wu Z-Y (吴征镒). *Vegetation of China*. Beijing: Science Press, 1980 (in Chinese)
- [3] Wang S-P (汪诗平), Wang Y-F (王艳芬). Study on over-compensation growth of *Cleistogenes squarrosa* population in Inner Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2001, **43**(4): 413-418 (in Chinese)
- [4] Wang S-P (汪诗平), Li Y-H (李永宏). Degradation mechanism of typical grassland in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1999, **10**(4): 437-441 (in Chinese)
- [5] Wang W (王 炜), Liang C-Z (梁存柱), Liu Z-L (刘钟龄), *et al.* Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia. IV. Analysis of plant population dynamics during restoring succession. *Journal of Arid Land Resource and Environment* (干旱区资源与环境), 1999, **13**(4): 44-55 (in Chinese)
- [6] Xing F (邢 福), Guo J-X (郭继勋). Comparative analysis of interspecific association for three grazing successional stages of *Cleistogenes squarrosa* steppe. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(6): 693-698 (in Chinese)
- [7] Xing F (邢 福), Song R (宋 日), Qi B-L (祁宝林), *et al.* Analysis to the interspecific association of *Stellera chamaejasme* population and other main plant species in *Cleistogenes squarrosa* steppe. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2002, **11**(4): 45-51 (in Chinese)
- [8] Yang C (杨 持), Jia Z-B (贾志斌), Han X-H (韩向红), *et al.* Comparison between the growth characteristics of mutual plant species in warm-temperate steppe and moderate-temperate steppe. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(9): 1560-1563 (in Chinese)
- [9] Liu Z-G (刘振国), Li Z-Q (李镇清), Nijs I, *et al.* Fine-scale spatial pattern of *Cleistogenes squarrosa* population under different grazing intensities. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2005, **14**(1): 11-17 (in Chinese)
- [10] Wang W (王 炜), Liu Z-L (刘钟龄), Hao D-Y (郝敦元), *et al.* Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia. II. Analysis of the restoring processes. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 1996, **20**(5): 460-471 (in Chinese)
- [11] Wang W (王 炜), Liu Z-L (刘钟龄), Hao D-Y (郝敦元), *et al.* 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 Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 1996, **20**(5): 449-459 (in Chinese)
- [12] Watt AS. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 1947, **35**: 1-22
- [13] Leps J. Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns? // Krahulec F, ed. *Spatial Processes in Plant Communities*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990
- [14] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, *et al.* Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 2007, **88**: 3088-3102
- [15] Wang X-T (王鑫厅), Wang W (王 炜), Liang C-Z (梁存柱). 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* (植物生态学报), 2009, **33**(1): 63-70 (in Chinese)
- [16] Wang X-T (王鑫厅), Wang W (王 炜), Liu J-H (刘佳慧), *et al.* A new method for measure of plant population spatial patterns: Photography orientation method. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30**(4): 571-575 (in Chinese)
- [17] Wang X-T (王鑫厅), Hou Y-L (侯亚丽), Liu F (刘芳), *et al.* Point pattern analysis of dominant populations in a degraded community in *Leymus chinensis* + *Stipa grandis* steppe in Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(12): 1281-1289 (in Chinese)
- [18] Wang X-T (王鑫厅), Hou Y-L (侯亚丽), Liang C-Z (梁存柱), *et al.* Point pattern analysis based on different null models for detecting spatial patterns. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2012, **20**(2): 151-158 (in Chinese)
- [19] Wiegand T, Moloney KA. Ring, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, **104**: 209-229

- [20] Stoll P, Prati D. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, 2001, **82**: 319–327
- [21] Bertness MD, Callaway RM. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, **9**: 191–193
- [22] Atsatt PR, O’Dowd D. Plant defense guilds. *Science*, 1976, **193**: 24–29
- [23] Wang W (王 炜), Liang C-Z (梁存柱), Liu Z-L (刘钟龄), *et al.* Analysis of the plant individual behaviour during the degradation and restoring succession in steppe community. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2000, **24**(3): 268–274 (in Chinese)
- [24] Wang S-P (汪诗平), Wang Y-F (王艳芬), Chen Z-Z (陈佐忠). Effect of climate change and grazing on populations of *Cleistogenes squarrosa* in Inner Mongolia steppe. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2003, **27**(3): 337–343 (in Chinese)
- [25] Brooker RW. Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 2006, **171**: 271–284
- [26] Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, *et al.* Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 2007, **96**: 18–34
- [27] Callaway RM. Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2007
- [28] Vellend M. Effects of diversity on diversity: Consequences of competition and facilitation. *Oikos*, 2008, **117**: 1075–1085
- [29] Yu FH, Li PX, Li SL, *et al.* *Kobresia tibetica* tussocks facilitate plant species inside them and increase diversity and reproduction. *Basic and Applied Ecology*, 2010, **11**: 743–751
- [30] Li PX, Krüsi BO, Li SL, *et al.* Facilitation associated with three contrasting shrub species in heavily grazed pastures on the Tibetan Plateau. *Community Ecology*, 2011, **12**: 1–8

作者简介 王鑫厅,男,1978年生,硕士,讲师.主要从事恢复演替和种群格局研究. E-mail: wang_x_t2002@yahoo.com.cn

责任编辑 李凤琴

封面说明

封面图片由东北林业大学林学院金森教授提供. 该图片拍摄于黑龙江省大兴安岭地区塔河林业局盘古林场(52°41′57.1″ N, 123°51′56.5″ E), 该地区属寒温带大陆性季风气候, 且山地气候特征明显. 因受西伯利亚寒流影响, 冬季寒冷而漫长, 年平均气温-5℃, 极端最高气温35.2℃. 天气变化较为剧烈, 常出现高温低湿及大风天气. 地貌为大兴安岭石质中低山山地, 以丘陵、低山和少量中山为主, 地带性土壤类型为棕色针叶林土. 原生植被类型是以兴安落叶松(*Larix gmelinii*)为优势种的寒温带针叶林^[13]. 主要林分类型为: 兴安落叶松、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、白桦(*Betula platyphylla*)混交林, 樟子松林, 白桦林和山杨(*Populus davidiana*)林, 还有少量的红皮云杉(*Picea koraiensis*)林. 该林分为次生的白桦林.