

科尔沁沙地植物群落恢复演替系列种群生态位动态特征

张继义, 赵哈林, 张铜会, 赵学勇

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 730000)

摘要:以科尔沁沙地草地植被恢复过程不同阶段和不同演替时间的 6 个群落类型的取样为对象,研究了植被恢复过程群落演替序列主要种群的生态位动态特征。结果表明,演替过程每一群落类型优势种的作用明显,具有最大的生态位宽度。生态位宽度在演替序列的动态变化较好地对应着种群动态,生态位宽度是种群动态的一个间接测度。是种群在群落中的地位和作用的数量表达,能够较好地解释群落演替过程种群的环境适应性和资源利用能力。沙米、雾冰藜、狗尾草、差巴嘎蒿、猪毛菜、隐子草分别是演替时间为 1a、3a、5a、12a、20a 和 30a 群落的优势种群。在群落演替序列较高的生态位重叠是适宜生境斑块化和空间异质性的结果,同时也反映了演替序列群落的过渡性质以及群落结构的不稳定性。

关键词:科尔沁沙地; 植物群落; 种群; 生态位; 动态

Niche dynamics of main populations of plants communities in the restoring succession process in Horqin Sandy Land

ZHANG Ji-Yi, ZHAO Ha-Lin, ZHANG Tong-Hui, ZHAO Xue-Yong (Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(12): 2741~2746.

Abstract: In this paper the niche dynamics of main species were studied with 6 types of grassland community sampled in the process of vegetation restoration in Horqin sandy land. Our results showed that there are obvious succession stages in the restoration process and that each stage is marked by a typical community, which is dominated absolutely by one species with the largest niche breadth in the community. The changes of niche breadths in the succession series properly reflect the population dynamics and can be a indirect measurement for population dynamics. *Agriophyllum squarrosum*, *Bassia dasyphylla*, *Setaria viridis*, *Artemisia halodendron*, *Salsola collina* and *Cleistogenes squarrosa* are the dominants of communities, of which the succession time is 1yr, 3yr, 5yr, 12yr, 20yr and 30yr, respectively. And dynamics of their niche breadths are respectively as follows: *Agriophyllum squarrosum* is 0.6225→0.4889→0.0511→0.0268→--→-, *Bassia dasyphylla* is 0.1012→0.5184→0.4823→0.1402→0.3482→0.0920, *Setaria viridis* is 0.2481→0.4908→0.5575→0.4444→0.1953→0.197, *Artemisia halodendron* is 0.0367→0.2267→0.3132→0.6472→0.2680→-, *Salsola collina* is 0.0667→0.1594→0.2318→0.3321→0.4833→0.3861, and *Cleistogenes squarrosa* is --→--→--→0.1104→0.5721. Higher niche overlaps may be the results of patchness and heterogeneity of suitable habitat, and also reflect the instability and transition

基金项目:国家重大基础研究发展规划资助项目(G2000048704)

收稿日期:2002-11-05;修订日期:2003-09-18

作者简介:张继义(1968~),男,甘肃会宁人,博士,副研究员,主要从事干旱区恢复生态学研究。E-mail:stnm@ns.lzb.ac.cn

Foundation item:State Key Basic Research and Development Plan (No. G2000048704)

Received date:2002-11-05; Accepted date:2003-09-18

Biography:张继义,男,甘肃会宁人,博士,副研究员,主要从事干旱区恢复生态学研究。E-mail:stnm@ns.lzb.ac.cn

state of grassland communities in the succession process.

Key words: Horqin sandy land; grassland community; population; niche; dynamics

文章编号: 1000-0933(2003)12-2741-06 中图分类号: Q948 文献标识码: A

生态位指种群在时间、空间的位置以及种群在群落的地位和功能作用^[1,2]。生态位概念的发展经历了“空间生态位”、“功能生态位”和“多维超体积生态位”等认识阶段,目前对于生态位概念的理解趋向于“植物种在多维环境梯度空间的位置”这一表述方法。生态位理论是生态学中比较成功的理论之一,“生态位宽度”和“生态位重叠”的计算分析对比较不同植物的环境适应性特别有用^[3]。

科尔沁沙地是我国北方半干旱农牧交错带的典型区域^[4],由于土地开垦和超载放牧导致植被大量破坏,土地荒漠化严重。草地植被是该区域的典型地带性稳定植被类型,在植被恢复和土地荒漠化治理以及畜牧业生产中具有重要的地位和作用。本文运用生态位理论,通过对处于流动沙地、半固定沙地、固定沙地等不同恢复演替阶段群落优势种群生态位的研究,进一步揭示植被恢复过程物种的环境适应性和种间关系、种群动态及群落结构方面的变化,认识植被恢复过程的特征和规律。这些方面的知识积累对于该地区退化生态系统功能的恢复和荒漠化治理具有重要的理论意义和实践意义。

1 研究方法

1.1 调查取样

研究在科尔沁沙地中南部的奈曼旗境内中国科学院奈曼沙漠化研究站进行,地理位置 120°41'E, 42°54'N。该地区属半干旱气候,年平均降水量 366mm,年蒸发量 1935mm,年均气温 6.5℃,1月平均气温 -12.7℃,7月平均气温 23.7℃,≥10℃积温 3000℃以上,无霜期 150d。土壤类型为沙质栗钙土,经破坏后则退化为流动风沙土,沙土基质分布广泛,风沙活动强烈^[4]。

以流动沙丘先锋植物-沙米(*Agriophyllum squarrosum*)群落为植被恢复的起点,群落演替时间的确定是以进行围封停止干扰后开始计算。把沙地环境从流动沙丘、再到半固定沙丘以及固定沙丘的几个明显的阶段作为群落演替阶段的划分^[5]。

本文用空间代替时间的方法,在野外选取分别处于流动沙丘、半固定沙丘和固定沙丘等不同演替阶段和演替时间互不相等的 6 个典型群落样地进行调查。每群落类型样地取互相平行的三条样带,样带长度 600m,样带间距 200m,样带上每隔 30m 取样方一个,样方面积按照草本植被常规调查方法取 1m²。每群落类型取样方 60 个,共取样 360 个。样方中调查各植物种类的密度、高度和盖度。对于草本植物来说,其个体矮小,个体数量变化比较大,通常用盖度作为指标能较好地代表和反映该种群在群落中的实际情况^[6,7],因此本文以盖度作为数量性状进行生态位结构的分析。

1.2 分析方法

生态位测定的基本步骤是资源轴的确定及其梯度划分。在进行这一步时通常有两种做法:一是对某一资源类型根据实测的数据按照一定的间隔分成若干个水平即梯度,把群落调查的数据分类归入各个资源梯度进行生态位计算。另一种是把群落调查的每个样方视作多种资源的综合状态,以各个种在不同样方的个体数目、重要值、盖度等指标计算各个种群的生态位宽度和生态位重叠。在这种情况下,可以认为各个植物种的指标综合反映了该种植物对多种资源的利用,同时也反映了植物种的空间关系^[8]。基于上述认识,本文以所调查的样方作为资源状态,样方数为资源梯度的数目,以盖度为数量指标进行生态位的计测。

1.2.1 生态位宽度的计测 (1)Levins 生态位宽度^[9]

$$BL_i = 1 / (r \sum p_{ij}^2), j = 1, \dots, r$$

其中, BL_i 是物种 i 的 Levins 生态位宽度, P_{ij} 为物种 i 对第 j 资源梯度级的利用占它对全部资源利用的百分率, $P_{ij} = n_{ij} / N_i$, 而 $N_i = \sum n_{ij}$, n_{ij} 为物种 i 在资源梯度级 j 的数量特征值(如盖度、重要值、密度等),本文中为样方数据 j 样方的盖度值。 r 为资源等级数,本文中为样方数。

(2)生态位总宽度 将演替系列看作是各演替阶段和不同演替时间群落类型组成的多维空间,则种群

在整个演替系列的 Levins 生态位总宽度 BL_t 为^[10]:

$$BL_t = (\sum BL_j^2)^{1/2} \quad j = 1, 2, \dots, m$$

BL_j 分别表示植物种群在第 j 个演替阶段或第 j 个群落类型的 Levins 生态位宽度, m 为组成演替系列的群落演替阶段或群落类型的数目。

1.2.2 生态位重叠的计测 生态位重叠用 Pianka 生态位重叠指数计测^[11]:

$$O_{ik} = \sum n_{ij}n_{kj} / (\sum n_{ij}^2 \sum n_{kj}^2)^{1/2}, \quad j = 1, \dots, r$$

式中, O_{ik} 为物种 i 和物种 k 的生态位重叠值, n_{ij} 和 n_{kj} 为种 i 和种 k 在资源梯度级 j 的数量特征, 本文中为种 i 和种 k 在样方 j 的盖度值, r 为样方数。

2 研究结果

2.1 生态位宽度

植被恢复进程不同演替阶段和不同演替时间各群落类型种群的生态位宽度及其在演替系列的生态位总宽度见表 1。

表 1 不同演替阶段和不同演替时间种群的生态位宽度

Table 1 The niche breadths of main populations in grassland communities with different succession time in the restoring succession process

演替阶段 Succession stage	流动沙丘 Mobile sandy dune		半固定沙丘 Semi-fixed sandy dune		固定沙丘 Fixed sandy dune		生态位总宽度 Total breadth of niche
演替时间 Succession time(a)	1	3	5	12	20	30	
物种 Species	BL	BL	BL	BL	BL	BL	BL_t
沙米 <i>Agriophyllum squarrosum</i>	0.6225	0.4889	0.0511	0.0268	—	—	0.7936
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	0.2481	0.4908	0.5575	0.4444	0.1953	0.1970	0.9422
雾冰藜 <i>Bassia dasyphylla</i>	0.1012	0.5184	0.4823	0.1402	0.3482	0.0920	0.8130
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	0.0667	0.1564	0.2318	0.3321	0.4833	0.3861	0.7587
虫实 <i>Corispermum elongatum</i>	0.0667	0.2667	0.16430	0.3664	0.5014	0.3664	0.7890
地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	0.0833	0.2169	0.2788	0.2222	0.3556	0.0771	0.5599
差巴嘎蒿 <i>Artemisia halodendron</i>	0.0367	0.2267	0.3132	0.6472	0.2680	—	0.8010
马唐 <i>Digitaria ciliaris</i>	—	0.2667	0.2945	0.1111	0.1200	0.2454	0.4948
苦买菜 <i>Lxeris chinensis</i>	—	0.0799	0.5186	0.1259	0.1814	0.0372	0.5705
画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i>	—	—	0.0714	0.1023	0.5400	0.6374	0.8447
三芒草 <i>Aristida adscensionis</i>	—	—	0.1429	0.1072	0.1432	0.2789	0.3608
胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	—	—	0.0714	0.1025	0.1111	0.1913	0.2541
扁宿豆 <i>Melissitus ruthenicus</i>	—	—	0.0714	0.2107	0.0763	0.0762	0.2472
砂引草 <i>Messerschmidia sibirica</i>	—	—	0.0324	—	—	—	0.0324
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	—	—	0.0214	0.2222	0.4063	0.1024	0.4748
白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	—	—	—	0.2873	0.1333	0.1018	0.3327
赖草 <i>Aneurolepidium dasystachys</i>	—	—	—	0.1111	0.1833	0.0333	0.2169
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	—	—	—	—	0.0452	0.0785	0.0906
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	—	—	—	—	0.0600	0.1579	0.1689
虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	—	—	—	—	0.0333	0.4163	0.4176
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	—	—	—	—	0.0844	0.0333	0.0907
山葱 <i>Allium spp.</i>	—	—	—	—	0.0756	0.1952	0.2093
蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i>	—	—	—	—	0.0333	0.3275	0.3292
灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	—	—	—	—	0.0333	0.3671	0.3686
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	—	—	—	—	0.1256	0.2721	0.2897
隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	—	—	—	—	0.1104	0.5721	0.5827
平均 Mean	0.1750	0.3013	0.2202	0.2225	0.1937	0.2279	0.5557

万方数据

在演替时间为 1a 的流动沙地沙米和狗尾草的生态位宽度最大,分别为 0.6225 和 0.2481。3a 时沙米的生态位宽度下降到 0.4889,狗尾草和雾冰藜有了较大的升高,分别达到 0.4908 和 0.5184,其它一些侵入种的生态位宽度也有微小上升。演替时间为 5a 时群落开始从流动沙地沙米群落进入半固定沙地差巴嘎蒿群落,种群生态位宽度的变化是沙米进一步减小到 0.0511,狗尾草和雾冰藜的生态位宽度进一步上升,分别达到 0.5575 和 0.4823,表明它们是这一过度阶段群落类型的优势种群,差巴嘎蒿也处在扩展之中,生态位宽度增加到 0.3132,其它还有一些新入侵物种生态位宽度大多在 0.2 以下。演替时间为 12a 时群落发展到半固定沙丘典型的差巴嘎蒿群落,差巴嘎蒿的生态位宽度上升到 0.6472,达到种群在演替序列的最高点,其它一些次优势种生态位宽度都有所下降。演替时间为 20a 时进入固定沙地的初期猪毛菜、虫实、画眉草保持着较大的生态位宽度,差巴嘎蒿生态位宽度退缩到 0.2680,并有更多新的物种入侵群落,如虎尾草、冷蒿、山葱、黄蒿、隐子草等,物种的草原成分增加,但生态位宽度都较小,在 0.1 左右。演替时间为 30a 时植被进一步向固定沙地的稳定植被类型隐子草群落发展,建群种隐子草的生态位宽度从固定沙地初期的 0.1104 上升到 0.5721,为群落中的最大值。画眉草、虎尾草、三芒草等禾本科草原成分植物的生态位宽度较大,在 0.2~0.6 之间。

2.2 生态位重叠

各演替阶段和不同演替时间群落内所有种群之间生态位重叠系数的平均值见表 2。

表 2 植被恢复过程种群之间生态位重叠系数的平均值

Table 2 Average of the coefficients of niche overlaps of main populations in communities in the process of vegetation recovery

演替阶段 Succession stage	流动沙丘		半固定沙丘		固定沙丘	
	Mobile sand dune		Semi-fixed sand dune		Fixed sand dune	
演替时间 Succession time(a)	1	3	5	12	20	30
生态位重叠系数 Average of the coefficients of niche overlaps	0.2285	0.3473	0.5177	0.4465	0.3530	0.3369

从表 2 和各群落的生态位重叠矩阵(略)可以看出,科尔沁沙地植物群落恢复演替进程种群之间生态位重叠程度总体较高,大多数物种间的生态位重叠在 0.4~0.7 之间。在整个演替系列以流动沙丘演替时间为 1a 的群落重叠程度较低,在半固定沙地和固定沙地的初期(演替时间为 20a)种群的生态位重叠程度较高,到演替时间为 30a 的固定沙地时生态位重叠程度总体又有所下降。

3 讨论

3.1 群落演替过程种群生态位的动态

根据演替序列种群生态位宽度的变化,可以把物种分为建群种和非建群种^[12]。建群种生态位宽度在演替序列的变化模式可以用一条单峰曲线来描述,与其侵入-扩展-优势-衰退的种群动态相类似,其生态位宽度要经历从小到大,再从大到小的过程。如流动沙地的沙米、半固定沙地的差巴嘎蒿、固定沙地的隐子草等。非建群种在演替序列的生态位宽度变化是波动式的,时小时大。它们具有较强的扩散侵占能力和弱的竞争能力,在演替序列存在的时间较长,当环境空间具有空白斑块时便可迅速侵入,当建群种侵入后便在竞争中退出空间,因而其生态位宽度变化较大。非建群种具有填补空白斑块的作用。

植被恢复的过程就是群落的建立和演替过程,核心是物种的更替。物种更替是群落环境演变、物种的环境适应性、竞争作用等种间关系几方面共同作用的结果和集中表现,这几方面的变化是互动的。沙米以其特殊的沙生适应特性能够成功地侵入和定居在流动沙丘,如小而扁平的种子能滞留在沙土中,不致于随风滚动丢失;种子萌发后胚根能以极快的速度生长,使苗体牢牢固着于沙土中抵御风蚀的侵害。沙米对空间的占据能力最强,因此在 1a 的流动沙地沙米具有最大的生态位宽度,占有绝对的优势。沙米群落的建立改变了群落环境,为其它种群的侵入创造了稳定的基质条件,从此开始了群落的演替过程。沙米群落在 1~2a 后便迅速更替而起的是以雾冰藜为优势种的群落。演替至 12a 时形成由差巴嘎蒿完全占优势的群落,种群生态位达到最大。在这一阶段由于差巴嘎蒿的竞争作用,其它种群的生态位都有不同程度的减小。

由于差巴嘎蒿的多年生性质,地面生物量积累较高,对地表的覆盖程度大,沙地环境进一步稳定,细土物质被截留沉积,加上有机质的积累使表层土壤肥力得到较大提高。同时,植被发育不断消耗沙层的水分储备,水分亏缺累积,土壤进一步旱化^[13]。演替到 20a 时群落环境的变化使优势的差巴嘎蒿种群处于衰退阶段,而代之以猪毛菜等杂类草群落。到演替时间 30a 时群落优势种群发展为隐子草,其生态位宽度从固定沙地初期的 0.1104 上升到 0.5721,表明它对空间的侵占程度较高,种群得到了较大发展。

生态位研究结果表明,科尔沁沙地植被恢复过程存在着明显的演替阶段,并且对应着典型的群落类型,在整个演替序列的每一个阶段优势种群的作用明显,它们在群落中的地位和作用最大,生态位宽度最大。生态位宽度计测结果较好地对各种群在群落的地位和作用给以数量化的表达,种群生态位在演替系列的动态较好地对应着种群在群落演替过程的数量动态,能较好地解释演替过程群落环境的演变、物种的环境适应性和种间关系等生态过程的变化。

3.2 群落演替序列生态位重叠指示的生态学意义

生态位重叠反映种群之间对资源利用的相似程度和竞争关系。较高的生态位重叠意味着种群之间对环境资源具有相似的生态学要求,因而可能存在着激烈的竞争^[14]。多数关于生态位的研究认为,较大的生态位宽度常常伴随着较高的生态位重叠^[7,12,15,16]。科尔沁沙地植物群落较高的生态位重叠和较低的种群生态位宽度似乎是矛盾的,这一现象从另外一个角度说明植被恢复过程环境资源存在着高度的空间异质性,适宜生境以斑块形式存在,导致物种倾向于向少数不连续的斑块分布,因而在这些生境斑块常常有较高的物种聚集度,存在着激烈的竞争。而在适宜生境斑块以外的空间物种的分布较为贫乏,导致种群在总体环境空间的生态位宽度较小,这就出现了较小的生态位宽度伴随着较高的生态位重叠的现象。这一现象也说明了空间对于生态过程的极端重要性,大量研究证明,物种分布的斑块性和环境资源的空间异质性是普遍的,并且构成了生态过程的重要方面^[17]。较高的生态位重叠也进一步说明了演替序列群落的过渡性质,以及演替序列各群落类型结构和性质的不稳定性。在演替序列存在着适宜生境的斑块化、种群侵占扩散的随机性、群落环境的快速演变,这些方面的情况决定了演替序列种群在群落内的分布具有聚集性和较高的空间变异性,各种群在群落内的位置和种间关系没有经过充分的竞争排除作用的筛选和过滤,因而表现出较高的生态位重叠。隐子草群落是科尔沁沙地植被的顶极群落类型^[5],演替至 30a 时群落接近于地带性稳定植被类型,生态位重叠程度有所下降,表明经过较长时间的演替种群之间经过竞争排除作用等生态过程产生了一定程度的生态位分化,种间关系和群落结构趋于稳定。

References:

- [1] Grinnell J. The niche relationship of the California thrasher. *Auk*, 1917, **21**: 364~382.
- [2] Elton C. *Animal ecology*. London: Sidgwick and Jackson, 1927. 63~68.
- [3] Shang Y C. Niche theory in modern ecology. *Advancements in Ecology*, 1988, **5**(2): 77~84.
- [4] Zhao H L, Zhao X Y, Zhang T H. Causes, processes and countermeasures of desertification in the interlocked agropasturing area of north China. *Journal of Desert Research*, 2000, **20**(supp.): 22~28.
- [5] Li S G, Zhao A F, Chang X L. Several problems about vegetation succession of Horqin sandy land. *Journal of Desert Research*, 1997, **17**(supp. 1): 25~32.
- [6] Wang G, Zhao S L, Zhang P Y, et al. On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap. *Acta Ecologica Sinica*, 1984, **4**(2): 119~127.
- [7] Zhang L J, Yue M, Zhao G F. Comparison of different measurements applied to oasis-desert ecotone. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, **21**(4): 71~75.
- [8] Yu S X. *Introduction of Mathematical Ecology*. Beijing: Science and Technology Documentary Press, 1995. 23~67.
- [9] Levins R. *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton: Princeton University Press, 1969.
- [10] Li D Z, Qin A L, Zang R G. Measure and Analysis of dominant wood populations niche in natural secondary

forest in east mountains of northeast China. *Quarterly of Chinese Forestry*, 1995, **28**(2): 3~12.

- [11] Pianka E R. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 1973, **4**: 53~74.
- [12] Walker B. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conser. Biol.*, 1995, **9**: 747~752.
- [13] Li J. Artificial vegetation of *Pinus sylvestris* var. *mogolica* and *Artemisia halodendron* and its function of immobilizing sandy land. *Chinese Journal of Ecology*, 1992, **11**(3): 7~21.
- [14] Silvertown J W. Plants in limestone pavements: tests of species interaction and niche separation. *J. Ecol.*, 1983, **71**: 819~828.
- [15] Chen B, Zhou X M. Analyses of niche breadths and overlaps of several plant species in three *Kobresia* communities of an alpine meadow. *Acta Phytocologica Sinica*, 1995, **19**: 158~169.
- [16] Guo Q B, Liu Y C, Li X G. The niche of dominant populations in forest secondary sere in Mt. Jinyun. *Journal of Southwest China Normal University*(Natural Science Edition), 1997, **22**: 73~78.
- [17] Zhang D Y. *Researches on Theoretical Ecology*. Beijing: China higher Education Press and Springer-Verlag Press, 2000.

参考文献:

- [3] 尚玉昌. 现代生态学中的生态位理论. *生态学进展*, 1988, **5**(2): 77~84.
- [4] 赵哈林, 赵学勇, 张铜会. 中国北方农牧交错带土地荒漠化的成因, 过程与对策. *中国沙漠*, 2000, **20**(增刊): 22~28.
- [5] 李胜功, 赵爱芬, 常学礼. 科尔沁沙地植被演替的几个问题. *中国沙漠*, 1997, **17**(增刊1): 25~32.
- [6] 王刚, 赵松岭, 张鹏云. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究. *生态学报*, 1984, **4**(2): 119~127.
- [7] 张林静, 岳明, 赵桂仿. 生态位不同计测方法在绿洲荒漠交错带应用的比较分析. *生态学杂志*, 2002, **21**(4): 71~75.
- [8] 余世孝. 数学生态学引论. 北京: 科学技术文献出版社, 1995. 23~67.
- [10] 李德志, 秦艾丽, 藏润国. 中国东北山地天然次生林优势木本植物生态位的测度和分析. *中华林业季刊*, 1995, **28**(2): 3~12.
- [13] 李进, 樟子松-差巴嘎蒿人工林固沙作用. *生态学杂志*, 1992, **11**(3): 7~21.
- [15] 陈波, 周兴民. 三种蒿草群落中若干植物种的生态位宽度与重叠分析. *植物生态学报*, 1995, **19**: 158~169.
- [16] 郭全邦, 刘玉成, 李旭光. 缙云山森林次生演替序列优势种群生态位. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 1997, **22**: 73~78.
- [17] 张大勇, 等著. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社, 施普林格出版社, 2000.