

随机区块法在空间点格局分析中的应用

张春雨, 赵秀海*

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 利用一种以随机模拟技术为基础的空间点格局分析方法——随机区块法对长白山阔叶红松林中 5 个主要树种的空间格局及空间关系进行了分析。随机区块法利用 $ICS(t) = s_{(t)}^2 / \bar{x}_{(t)} - 1$ 来衡量不同尺度 t 上空间点的分布格局, 并通过随机模拟技术构建零假设的 95% 或 99% 置信区间, 以确定空间点格局偏离零假设的显著性程度。结果表明, 除蒙古栎、山荆子、怀槐为随机分布外, 其它树种均在局部空间尺度上呈聚集分布; 并且绝大多数种对或种组在局部空间尺度上呈正相关关系。随机区块法克服了小样方统计法研究尺度单一的问题, 也避免了以空间点距离为基础的点格局分析过程中边缘效应带来的影响和误差, 尤其是在多变量点格局分析中具有明显的优势。

关键词: 聚集性指标; 随机区块法; 点格局; 随机点过程

文章编号: 1000-0933(2008)07-3108-08 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Spatial points pattern analysis using random square-quadrats method

ZHANG Chun-Yu, ZHAO Xiu-Hai*

The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3108 ~ 3115.

Abstract: A new method of Random Square-quadrats Method (RSQM) is used to characterize the spatial patterns and spatial associations of five dominant tree species in a Korean pine broadleaved old-growth forest in Changbai Mountains in this paper. RSQM is developed based on the formula $ICS(t) = S_{(t)}^2 / \bar{x}_{(t)} - 1$, and can measure the spatial distribution patterns at a range of spatial scales t . The confidence intervals of 95% and 99% are constructed using random simulation technique to test the significance of any deviations from the null hypothesis of complete spatial randomness or type independence. Results show that, *Quercus mongolica*, *Malus baccata* and *Maackia amurensis* are randomly distributed in the study plot, and the other tree species are significantly aggregated at local scales. Most of species pairs and species groups exhibit significantly positive spatial associations at local scales. The results demonstrate that RSQM differs from the traditional small plot method as well as from point pattern analysis method (Ripley's K). The traditional small plot method measures the spatial pattern using aggregated indices of dispersion, but it can only characterize the spatial pattern at a given scale. Point pattern analysis method based on distance of points is very popular but susceptible to edge effects since one can not count points outside of the study plot. RSQM can avoid these disadvantages. It can describe the distribution patterns at a set of distances and isn't influenced by edge effect. Especially, it is very effective in describing the spatial relationship within multi-species.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(No. 30771716); 国家林业局“948”资助项目(No. 2004-4-29); WWFCHINA 资助项目

收稿日期: 2007-09-25; **修订日期:** 2008-03-25

作者简介: 张春雨(1979 ~), 男, 吉林农安人, 博士生, 主要从事森林空间结构研究. E-mail: zcy_0520@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoxh@bjfu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30771716), National “948” program (No. 2004-4-29), WWFCHINA program

Received date: 2007-09-25; **Accepted date:** 2008-03-25

Biography: ZHANG Chun-Yu, Ph. D. candidate, mainly engaged in forest spatial structure. E-mail: zcy_0520@163.com

Key Words: index of cluster size; random square-quadrats method (RSQM); point pattern; random point process

空间格局分析作为一种定性或定量地描述格局分布特征,进一步认识格局形成的过程或机制的必不可少的工具及手段,越来越受到生态学者的重视和青睐。格局分析的一个重要内容是确定物种空间分布类型(大体可分为随机分布、聚集分布和均匀分布)。最简单的分布模型是由泊松概率分布描述的随机性假设模型,但大量研究案例表明,绝大多数物种的空间分布拒绝随机性零假设^[1]。因此随机性零假设本身不再具有意义,但在格局分析过程中必须首先拒绝随机性零假设,才能进一步描述和量化非随机性格局的类型^[2]。

格局分析方法大体上可分为两类:一类是以调查单元(分散或连续)小样方为基础的样方统计法。在统计小样方内个体数目的基础上,大量的扩散性指标和方法被提出。方差均值比是一种较早的用来分析格局偏离泊松期望程度的指标^[3],包括格林指数^[4]、聚集频度指标^[5]、平均拥挤度指数^[6]、Morisita 指数^[7]等在内,这些指标既可以用于分散样方,也可以应用于连续样方数据。而缺项(lacunarity)分析^[8]和区组分析^[9]等则是基于连续样方,并且与前述简单指标相比,可以分析一系列尺度上的空间格局。另一类则是以空间点距离为基础的格局分析法,典型代表是最近邻体法^[10]和 Ripley K 函数^[11,12]。这种类型的分析方法需要定位植株在样地中位置坐标,工作量大、费时费力,但却可以反映出空间点在任一空间尺度上的分布类型,提供更加详细的空间信息,尤其是 Ripley K 函数,已经成为当前比较流行的格局研究方法。为了进一步确定物种间相互作用所发生的空间或时间尺度,Fortin 等^[13]在其专著中介绍了多物种点格局分析的方法及理论;Condit 等^[14]也建议使用 Ripley K 的变形函数 $\Omega_t(t)$ 来分析多物种点格局;Schluster^[15]则提出根据方差比率量化多物种间空间关联性。但到目前为止,多物种空间点格局分析的方法及理论仍处于探索性阶段,实际应用的例子还不多。

本文介绍了一种以随机模拟技术为基础的格局分析方法,并利用长白山阔叶红松林的定位数据对随机区块法进行检验,分析了 12 个常见树种的空间格局,以及 5 个优势树种间的关系。并对随机区块法的方法和理论基础进行了讨论。

1 研究区概况及数据收集

研究地点位于中国科学院长白山森林生态系统定位站附近原始红松阔叶林内,海拔高度为 784m,地理位置为 N42°20'211",E128°05'705"。属于受季风影响的温带大陆性山地气候,年平均气温为 3.3℃,最热月 8 月份平均温度 20.5℃,最冷月 1 月份平均温度 -16.5℃,极端最高温度 32.3℃,极端最低气温 -37.6℃。年平均降水量在 600 ~ 900mm 之间。土壤为山地暗棕色森林土,土层厚度 20 ~ 100cm。地势平坦,地形影响较小。

2005 年 7 月选择典型红松阔叶林建立固定样地 1 hm²(100m × 100m),植被调查时以 20m × 20m 样方为基本单位。记录样地内的所有 DBH ≥ 1cm 的乔木种名、胸径、树高、冠幅(东西冠幅长、南北冠幅长)、枝下高及其位置坐标。本文分析了春榆(*Ulmus japonica*)、怀槐(*Maackia amurensis*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)、糠椴(*Tilia mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、拧劲槭(*Acer triflorum*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、色木槭(*Acer mono*)、山荆子(*Malus baccata*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、红松(*Pinus koraiensis*)的空间分布,以及红松、蒙古栎、紫椴、水曲柳、色木槭 5 个优势种之间的空间关系。

2 研究方法

2.1 随机区块法

2.1.1 聚集性指标(ICS)

David 和 Moore^[16]提出用 ICS 来确定点的空间格局,统计落到分散或连续样方中点的个数,并计算所有样方中点数的均值及方差。假设 n 为样方数, x_i 为第 i 个样方中的点数, 均值为 $\bar{x} = \sum_{i=1}^n x_i/n$, 方差为 $S^2 = (\sum_{i=1}^n x_i^2 - nx^{-2})/(n - 1)$, 则聚集性指标可利用下式计算: $ICS = S^2/\bar{x} - 1$ 。当空间点服从完全随机分布时, ICS 的期望值为 0; $ICS > 0$ 时为聚集分布; $ICS < 0$ 时为均匀分布。通常 ICS 仅能分析某个指定尺度下的空间格局。

本文以 ICS 指数为基础,提出一种随机区块法来描述不同尺度下空间点格局。计算步骤如下:(1) 在给

定的研究区域内随机产生 n 个彼此相互独立的边长为 t 的正方形区块;(2)单变量分析,统计落到每个区块内观察个体数目 $x_{(t)i}$ 。双变量及多变量分析,统计落到每个区块内所有观察个体所属的种类数 $x_{(t)i}$; (3)计算所有区块中物种个体数/种类数的均值 $\bar{x}_{(t)} = \sum_{i=1}^n x_{(t)i}/N$ 及方差 $S_{(t)}^2 = (\sum_{i=1}^n x_{(t)i}^2 - n\bar{x}_{(t)}^2)$; (4)计算空间尺度 t 下聚集性指标 $ICS(t)$ 值: $ICS(t) = S_{(t)}^2 / \bar{x}_{(t)} - 1$ 。显然 $ICS(t)$ 仅在给定空间尺度 t 下有意义,实际应用中通过改变 t 的大小来分析不同尺度上的空间格局。

2.1.2 区块数的确定

抽样数大小(正方形区块数 n)强烈地影响着随机区块法描述点格局的能力。图 1b 表明随机区块法的估计精度随着 n 的增加而增大,反映了抽样大小 n 对估计的潜在影响。但 n 越大,在计算过程中所耗费的时间也越多,因此需要找到一个合适的 n 值,既能保证估计的精度又可以节省计算所需时间。假定 100000 个随机区块($n = 100000$)可以充分地描述 100m × 100m 研究区域内 100 个随机模拟点(图 1a)的真实观察格局。分别计算在不同的抽样大小 n ($n = 100, 1000, 10000$ 及 100000)下,空间尺度从 $t = 1m$ 到 $t = 50m$ (间隔为 1m)的 $ICS(t)$ 值,通过学生 t 检验和 F 检验分别比较 $n = 100000$ 与其它抽样数($n = 100, n = 1000, n = 10000$)下 $ICS(t)$ 的均值及方差。结果表明不同抽样大小 n 下 $ICS(t)$ 值的均值无显著差异($p < 0.01$)。当 $n = 100000$ 与 $n = 10000$ 时, $ICS(t)$ 的方差无显著差异($F = 1.2537, df = 49, p = 0.4316$),但 $n = 100000$ 与 $n = 100$ ($F = 23.2174, df = 49, p < 2.2 \times 10^{-16}$)及 $n = 1000$ ($F = 3.6349, df = 49, p = 1.350 \times 10^{-5}$)时, $ICS(t)$ 的方差差异显著。因此本文取 $n = 10000$ (图 2)。

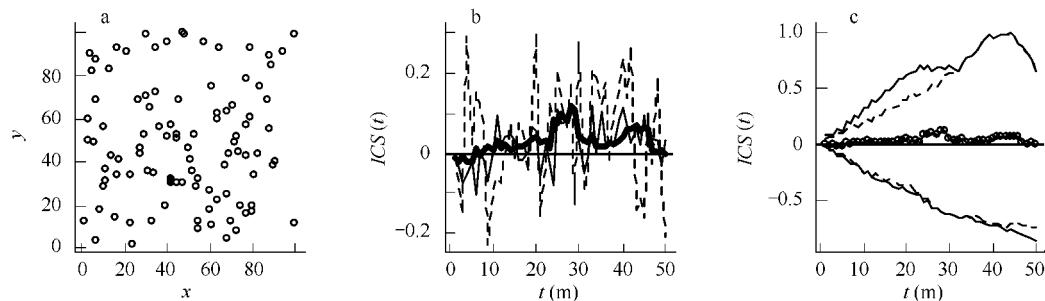


图 1 (a) 100m × 100m 样方中 100 个模拟的随机分布点; (b) 空间尺度从 1m 到 50m(间距为 1m), 不同抽样大小 n 下的 $ICS(t)$ 值. 其中虚线 $n = 100$, 实线 $n = 1000$, 黑粗线 $n = 10000$; (c) 随机区块法分析 100 个随机点的空间格局, 置信区间通过随机点过程计算, 实线为 99% 置信区间, 虚线为 95% 的置信区间, 带圆点的黑粗线为 100 个随机模拟点在不同空间尺度下的 $ICS(t)$ 值

Fig. 1 (a) 100 simulated random points in a 100m × 100m study region; (b) $ICS(t)$ values of 100 random points based on the different numbers of random square quadrats (n) at scales from 1m to 50 m at 1 m intervals; Dashed line indicates $n = 100$, solid line indicates $n = 1000$, bold line indicates $n = 10000$; (c) Spatial pattern of 100 random points analyzing by RSQM; Dashed lines indicate 95% confident intervals calculated by random points process, solid lines indicate 99% confident intervals calculated by random points process, black line with circles indicates $ICS(t)$ values for the initial data set

2.1.3 建立置信区间

由于估计函数的理论分布未知,利用随机点过程来检验偏离随机分布(空间格局分析)和类型独立(空间关系分析)零假设的显著性程度。随机点过程模拟一系列泊松实现,每个泊松实现与观察格局具有相同的研究面积和个体类型及数目。计算每个泊松实现所有研究尺度上的 $ICS(t)$ 值,并在指定尺度 t 上,建立误差(类型 I)下的置信区间。置信区间的精度随着泊松实现数 m 的增加而增大。由于重复抽样检验需要计算每个泊松实现所有距离上的 $ICS(t)$ 值,十分耗时,所以基于以下模拟来计算置信区间: $m = 19$ 计算 0.05 水平置信区间, $m = 99$ 计算 0.01 水平置信区间。在特定空间尺度 t 上,比较观察格局的 $ICS(t)$ 值与置信区间来检验零假设模型:如果观察格局的 $ICS(t)$ 值位于置信区间之外,可以在误差((类型 I)水平上拒绝零假设,并根据偏离方向做出结论。相反,如果 $ICS(t)$ 值位于置信区间之内,则无法拒绝零假设(图 1c)。

2.2 本文 2.1 部所述分析过程通过 R 软件^[17]编程实现。

3 结果与分析

3.1 单变量分析

蒙古栎、山荆子、怀槐在研究尺度水平上(0~50m)呈随机分布;簇毛槭、春榆、花楷槭、假色槭、糠椴、拧劲槭、青楷槭、色木槭、水曲柳、紫椴在绝大多数研究尺度上为聚集分布;红松在<16m内有聚集性趋势,但 ICS 值与 99% 置信区间上限基本重合,聚集性不显著(图 3)。张春雨等^[18]利用 Ripley k 函数分析了该样地中 5 个优势树种(红松、蒙古栎、水曲柳、紫椴、色木槭)的空间点格局,研究结论与随机区块法基本一致。

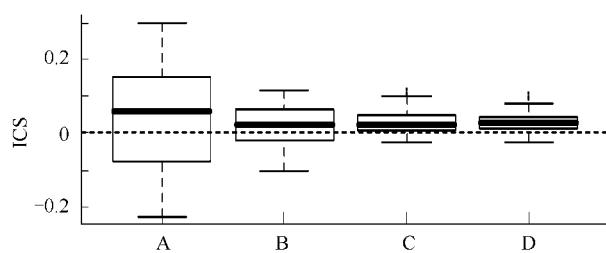


图 2 100 个随机模拟点在不同抽样数 n 下的 $ICS(t)$ 值箱形图

Fig. 2 Boxplot of $ICS(t)$ values of 100 random individuals based on different numbers of random square quadrats in a distance range from 1m to 50m at 1m intervals

A: $n = 100$; B: $n = 1000$; C: $n = 10000$; D: $n = 100000$

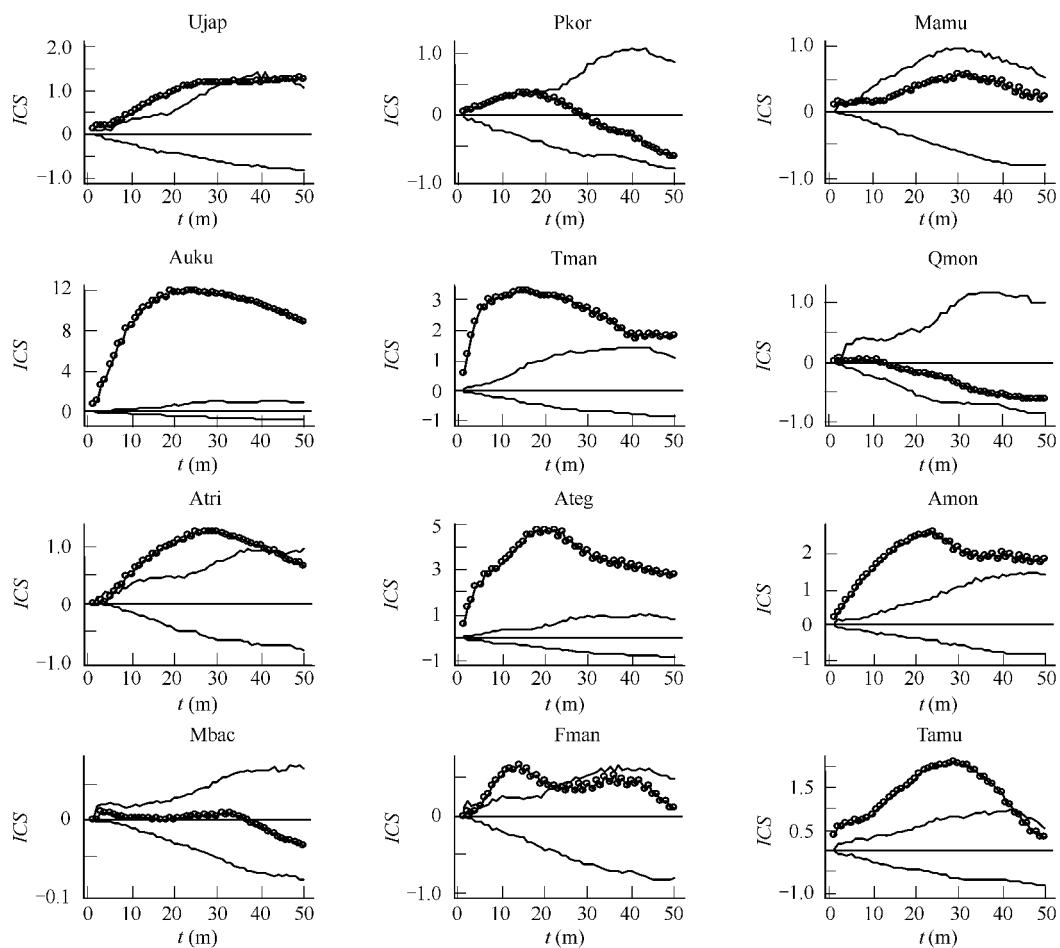


图 3 14 个树种的空间分布格局,点划线为分析数据的 $ICS(t)$ 值,细线为 99% 的置信区间

Fig. 3 Spatial distribution pattern of 14 tree species, line with points indicates $ICS(t)$ value of data set, fine line indicates 99% confidence intervals
图中标题为树种拉丁名缩写,代表含义如下 The titles in figures are abbreviation of Latin name of trees, the meanings are as follows. Ujap: 春榆 *Ulmus japonica*; Mamu: 怀槐 *Maackia amurensis*; Auku: 花楷槭 *Acer ukurunduense*; Tman: 糠椴 *Tilia mandshurica*; Qmon: 蒙古栎 *Quercus mongolica*; Atri: 拧劲槭 *Acer triflorum*; Ateg: 青楷槭 *Acer tegmentosum*; Amon: 色木槭 *Acer mono*; Mbac: 山荆子 *Malus baccata*; Fman: 水曲柳 *Fraxinus mandshurica*; Tamu: 紫椴 *Tilia amurensis*; Pkor: 红松 *Pinus koraiensis*; 下同 the same below

3.2 双变量分析

5个优势树种组成的10个种对双变量空间关系分析表明,红松与水曲柳、蒙古栎与水曲柳相互独立,红松与蒙古栎在空间上(除12m处聚集外)彼此独立,其余7个种对在局部空间尺度呈正相关关系(图4)。随机区块法与Ripley k 双变量空间关系分析结果^[18]基本相同,但仍存在一些差异,如Ripley k 空间关系分析表明蒙古栎与水曲柳在2~3m和10~14m上负相关,其它尺度上彼此独立;红松与蒙古栎在48~50m正相关,其它尺度上彼此独立^[17]。由于蒙古栎株数密度较低,仅45株/ hm^2 ,并且在林内呈随机分布,因此蒙古栎与聚集分布的水曲柳之间的小尺度空间排斥很难实现。红松与蒙古栎种子在林内主要通过重力进行传播,作用范围主要发生在母树周围较小的范围内,而且红松与蒙古栎在48~50m均为随机分布,因此Ripley k 分析中红松与蒙古栎间的正相关关系主要是由随机性或偶然性因素导致的,而与树种间的生物学作用关系不大。因此与Ripley k 函数相比,随机区块法分析结果更加合理。

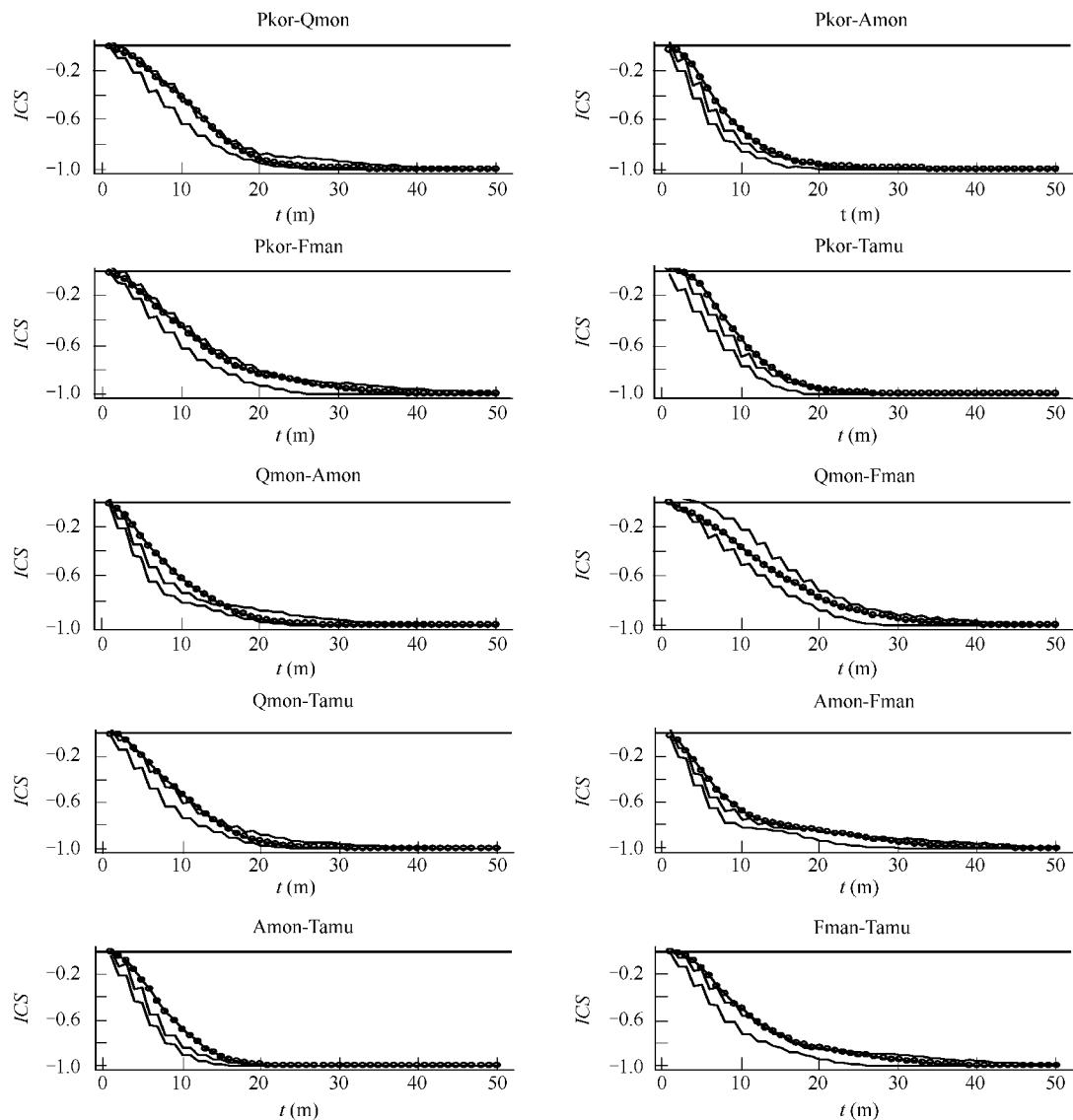


图4 5个优势树种的双变量空间关系分析,点划线为分析数据的 $ICS(t)$ 值,细线为99%的置信区间

Fig. 4 Bivariable spatial association of 5 dominant tree species, line with points indicates $ICS(t)$ value of data set, fine line indicates 99% confidence intervals

3.3 多变量分析

多物种点格局的分析和解释都十分复杂,但可以为多物种格局关系提供更加详细的综合性信息。随机区块法研究表明,由5个优势树种中任意3个树种构成的6个种组中,红松-蒙古栎-水曲柳空间独立;其余5个种组(包括红松-蒙古栎-色木槭,红松-蒙古栎-紫椴,蒙古栎-色木槭-水曲柳,蒙古栎-色木槭-紫椴,色木槭-水曲柳-紫椴)在局部空间尺度上正相关(图5)。5个优势树种整体上在1~12m呈空间正相关,其余尺度上空间独立(图7a)。由于我们所研究的林分为原始阔叶红松林,属于长白山西部地区的地带性顶级植被类型,各树种之间长期相互作用,彼此密切联系,因此总体相关性表现出显著的正相关关系。周先叶等^[19]研究表明,植物群落由针阔叶混交林向中生性常绿阔叶林演替过程中,各树种间的总体关联性由不显著正相关过渡为显著正相关关系。因此阔叶红松林顶级植物群落树种总体上趋向于正相关关系,在一定程度上支持了这一结论。

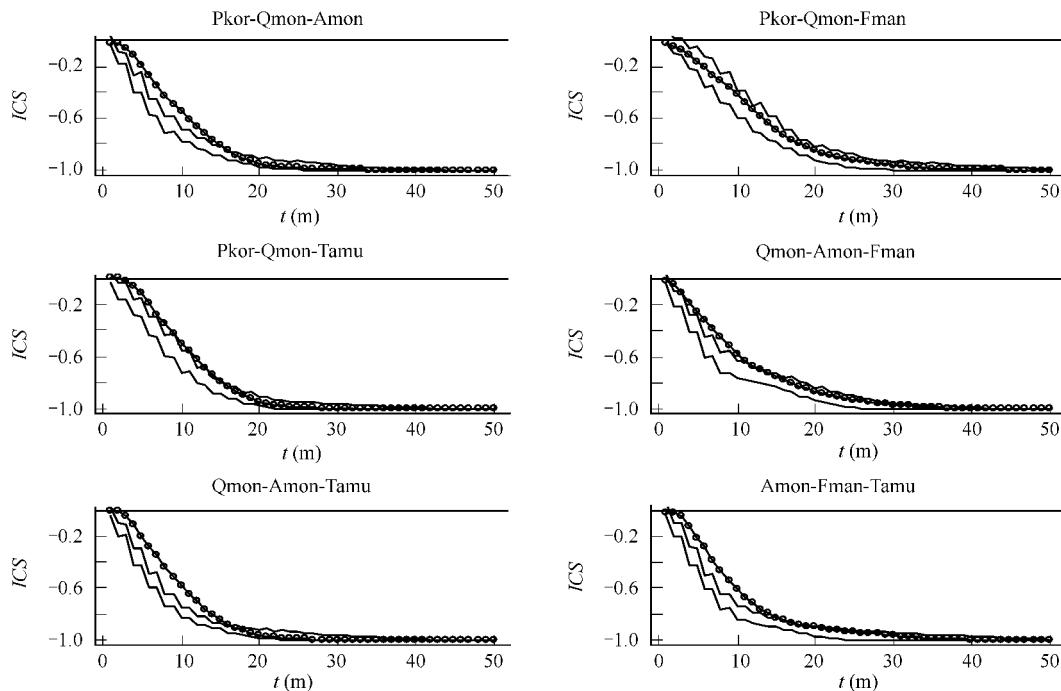


图5 任意3个优势树种构成的种组的综合性空间关系,点划线为分析数据的 $ICS(t)$ 值,细线为99%的置信区间

Fig. 5 Global spatial association of species group consisted of 3 dominant tree species, line with points indicates $ICS(t)$ value of data set, fine line indicates 99% confidence intervals

4 讨论

一些学者不赞成使用 S^2/\bar{x} 作为格局分析的指标^[1,20,21],Dale^[12]对利用 S^2/\bar{x} 进行格局分析过程中存在的问题进行了讨论,认为随机分布→泊松分布→方差与均值相等,但反过来则不一定成立,即方差与均值相等无法保证样本一定服从泊松分布,服从泊松分布的样本也不一定服从随机分布。因此,应用 S^2/\bar{x} 进行格局分析必须解决以下两个问题:(1)当分布频数方差与均值相等时,如何确定其是否服从泊松分布。正如一些学者所建议的,随机区块法通过模拟一系列泊松实现建立置信区间,比较观察值与期望值来确定分布频数服从泊松分布的显著性概率。(2)第二个问题是服从泊松分布的分布频数是否也服从随机分布。Dale^[12]给出如图6a实例,认为虽然每个格子中的个体统计数服从泊松分布,但相邻格子具有极高的自相关(邻体相关系数高达0.83),因此需要通过自相关分析来确定泊松分布频数的随机性。本文利用Dale^[12]的数据(图6a)对随机区块法进行检验,在每个 $10m \times 10m$ 的格子内随机模拟对应数目的点,模拟点空间分布如图6b所示。利用随机区块法分析图6b所示数据在0~50m距离内点空间分布格局,结果见图7b,在1~7m为随机分布,>7m为聚集分布($p=0.01$)。模拟点在1~7m呈随机分布,是由于模拟点在每个 $10m \times 10m$ 的格子内是随机出现

的。而在大于7m,特别是在10m距离上呈显著聚集分布,符合数据分布特征,说明随机区块法具有较好的检验效果。由于随机区块法的基本研究单元正方形区块在研究区域内是随机出现的,区块位置的随机性避免了第二个问题所带来的限制。

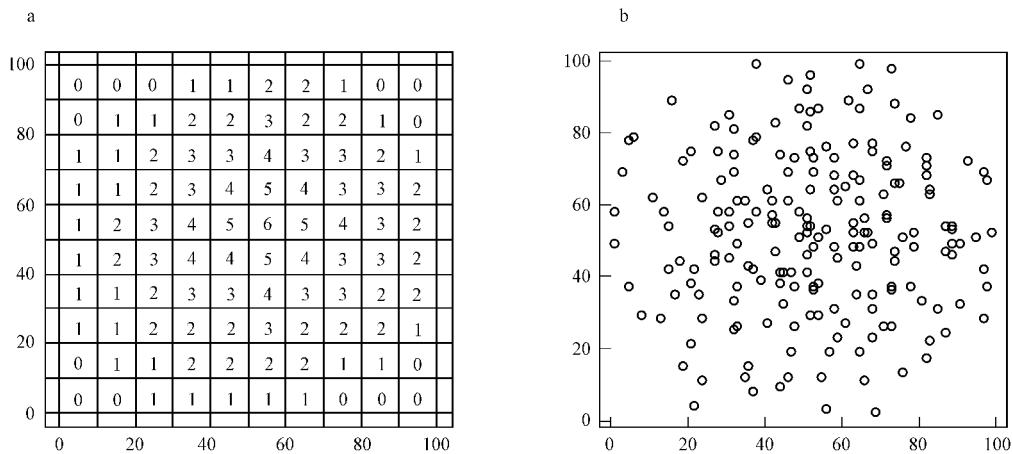


图6 (a) 仿照 Dale(1999) 数据, 每个 $10\text{m} \times 10\text{m}$ 格子内的数字代表个体数; (b) 根据 (a) 模拟的点分布图, 在每个格子内随机模拟对应数目的点

Fig. 6 (a) Data follows Dale (1999), figures indicate the number of individuals in each cell; (b) Simulated points distribution according to figure 6 (a)

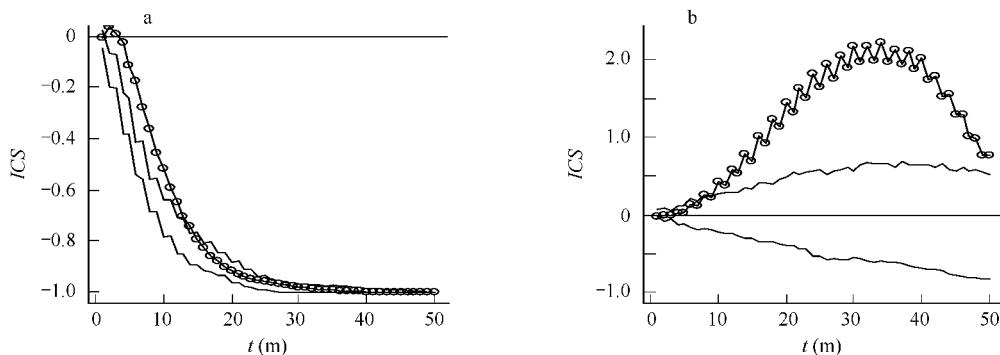


图7 5个优势树种空间相关性(a); 模拟数据的空间点格局分析(b), 点划线为分析数据的 $ICS(t)$ 值, 细线为99%的置信区间

Fig. 7 Global spatial associations of 5 dominant tree species (a); Spatial pattern analysis of simulated data (b), line with points indicates $ICS(t)$ value of data set, fine line indicates 99% confidence intervals

随机区块法克服了小样方统计法研究尺度单一的问题,也避免以空间点距离为基础的点格局分析方法,由边缘校正所带来的影响和误差。单变量分析中,随机区块法与以空间点距离为基础的Ripley K 函数分析结果基本一致。而双变量分析中,随机区块法的分析结论相对更加合理。尤其是,随机区块法中的多变量空间点格局分析在未来具有较高的应用价值。

References:

- [1] Dale M R T. Lacunarity analysis of spatial pattern: A comparison. *Landscape Ecology*, 2000, 15:467—478.
- [2] Edgar R K, Laird K. Computer simulation of error rates of Poisson-based interval estimates of plankton abundance. *Hydrobiologia*, 1993, 264: 65—11.
- [3] Pielou E C. *Mathematical Ecology*. New York: Wiley& Sons, 1977.
- [4] Green R H. Measurement of non-randomness in spatial distributions. *Researches in Population Ecology*, 1966, 8:1—7.
- [5] Douglas J B. Clustering and aggregation. *Sankhyā (Series B)*, 1975, 37:398—417.

- [6] Lloyd M. Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, 1967, 36:1—30.
- [7] Morisita M. Measuring the dispersion and the analysis of distribution patterns. *Memoires of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E. Biology*, 1959, 2:215—235.
- [8] Plotnick R E, Gardner R H, O'Neill R V. Lacunarity indices as measures of landscape texture. *Landscape Ecology*, 1993, 8:201—211.
- [9] Greig-Smith P. The use of random and contiguous quadrats in the study of structure in plant communities. *Annals of Botany*, 1952, 16:293—316.
- [10] Fortin M J, Dale M R T, ver Hoef J. Spatial analysis in ecology. 2002, 4:2051 2058 (in Encyclopedia of Environmetrics, Edited by El-Shaarawi A H and Piegorsch W W, Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2002)
- [11] Ripley B D. Statistical Inference for Spatial Processes. New York: Cambridge University Press, 1988.
- [12] Dale M R T. Spatial pattern analysis in plant ecology. New York: Cambridge University Press, 1999.
- [13] Fortin M J, Dale M R T. Spatial analysis: a guide for ecologists. New York: Cambridge, 2005.
- [14] Condit R, Ashton P S, Baker P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288:1414—1418.
- [15] Schluster D. 1984. A variance test for detecting species association with some example applications. *Ecology*, 65(3), 998—1005.
- [16] David F, Moore P G. Notes on contagious distributions in plant populations. *Annals of Botany London New Series*, 1954, 18:47—53.
- [17] R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>. 2007.
- [18] Zhang C Y, Zhao X H, Wang X Y, et al. Studies on spatial pattern and canopy structure in korean pine broadleaved forests in changbai mountains. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, 28(supplement 2):45—51.
- [19] Zhou X Y, Wang B S. An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytogeologica Sinica*, 2000, 24(3):332—339.
- [20] Hurlbert S H. Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos*, 1990, 58: 257—271.
- [21] Johnson D L, Petkau A J A. Likelihood Ratio Test for Equality of Deviations from Randomness. *Res. Popul. Eco.*, 1995, 37(2):203—209.

参考文献:

- [18] 张春雨,赵秀海,王新怡,等.长白山自然保护区红松阔叶林空间格局研究.北京林业大学学报,2006, 28(增2):45~51.
- [19] 周先叶,王伯荪.广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析.植物生态学报,2000,24(3):332~339.