

川滇高山栎种群不同海拔空间格局的 尺度效应及个体间空间关联

尤海舟^{1,2}, 刘兴良^{2,*}, 缪宁³, 何飞², 马钦彦¹

(1. 北京林业大学林学院, 北京 100083; 2. 四川省林业科学研究院, 成都 610081; 3. 四川大学, 成都 610064)

摘要: 川滇高山栎灌丛 (*Quercus aquifolioides*) 是我国西南高山典型的植被类型, 研究其空间格局对于研究种群的生态学过程有重要意义。为了弄清川滇高山栎种群空间格局及其个体间空间关联对海拔、尺度和大小级等因素的响应情况, 研究中应用点格局分析的方法, 在巴郎山沿高山栎分布海拔范围设置 4 个海拔梯度, 并根据体积大小将高山栎分为 4 个大小级等级, 比较不同海拔、不同尺度、不同大小级间的高山栎种群空间格局及个体间空间关联。结果表明, 川滇高山栎种群空间格局及其个体间关联与空间尺度、植株形体大小和海拔梯度密切相关: 在小尺度上, 种群趋向于聚集分布, 个体间有较强的空间关联, 随着空间尺度的增大, 种群逐渐趋于随机分布, 个体间空间关联减弱, 区域无关联; 个体间形体差异越小, 个体间正关联就越强, 个体间形体差异越大, 正关联就越弱, 负关联就越强; 海拔因子对聚集分布的聚集规模和个体间关联的关联程度有较大影响。

关键词: 川滇高山栎; 点格局分析; 空间格局; 个体间关联

Individual association and scale effect of spatial pattern of *Quercus aquifolioides* populations along the elevation gradients

YOU Haizhou^{1,2}, LIU Xingliang^{2,*}, MIAO Ning³, HE Fei², MA Qinyan¹

¹ Forestry College, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

² Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

³ Sichuan University, Chengdu 610064, China

Abstract: *Quercus aquifolioides* scrubs are typical types of vegetation in western Sichuan, China. It is critical to analyze the spatial patterns for its important function on depicting the ecological processes of *Quercus* populations. Therefore, the spatial patterns of this species were investigated and analyzed, in this study for three main aims: (1) to describe the spatial patterns and individual association changes along with the elevation gradients; (2) to figure out the relationships between the spatial scales and the spatial patterns; (3) to analyze the effect of plants sizes on the spatial patterns and the individual association. The distribution range of *Quercus* in Ba Lang Mountain, Sichuan was chosen as the study area. Four elevation gradients were set up in the study area, which included the elevation of 2400m, the elevation of 2800m, the elevation of 3200m, and the elevation of 3600m. Four plots with the size of 50m 50m were established in each elevation gradients, where *Quercus* plants were recorded and mapped. In order to identify the differences and associations between the *Quercus* populations, the plants were divided into four plant size level by the product of coronary diameter and height. The types included plant size 1, plant size 2, plant size 3, and plant size 4. The point-pattern analysis is effective and realizable for the measurement of the spatial patterns. Accordingly, point-pattern analysis was used to evaluate the spatial distribution patterns and individual association of *Quercus* populations along altitudes gradients, spatial scale and plant size. The results showed that the spatial patterns and their individual associations closely related to the spatial scale, the plant size and the altitude gradients. On a smaller scale, *Quercus* populations were in clustered distribution, with strong spatial association

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (2002CB111504); 国家林业局重点项目 (200816); 国家科技支撑计划 (2006BAD03A10; 2006BAD03A04)

收稿日期: 2009-10-20; **修订日期:** 2010-01-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liu881005@yahoo.com.cn

among individuals; with the spatial scale increasing, the spatial distribution pattern of *Quercus* populations gradually became random, and individual association was weakened to no association. The differences of plant size among individuals was another important factor that affected the spatial associations, the larger differences of plant size among individuals, the stronger associations between individuals were existed, and vice versa. For example, the differences between plant size 1 and plant size 4 were the largest, so the special association between them was the strongest, which basically showed a negative association. The elevation was also an important factor for spatial patterns of *Quercus* populations. With the elevation increasing, the amount of *Quercus* populations was changed, with the most amount at the elevation of 2800m. The intensity of population aggregation also changed at different elevations, with the greatest aggregation at the elevation of 2800m. The spatial association among individuals had great difference between altitudes, and the greatest association existed at the elevation of 2800m. In these four elevation gradients, the amount of the four plant sizes varied in the following order: plant size 2 > plant size 3 > plant size 4 > plant size 1.

Key Words: *Quercus*; Point-pattern analysis; spatial pattern; individual association

森林群落建群种的分布格局是群落结构的重要特征^[1]。种群格局的形成、格局规模是种群自身特性、种间关系及环境条件综合作用的结果。种群空间格局是研究种群生物学特性、种内和种间关系以及种群和环境关系的重要手段,在种群生态研究中占据重要地位,一直是植物生态学中的研究热点^[1-5]。建群种的分布格局及其相互关系是种群和群落与环境长期相互作用的结果,是种群结构、群落结构合理性的体现,也是种群和群落动态与稳定性的标志^[2]。格局分析不仅可以对种群的水平结构给以定量的描述,还可以揭示种群及群落的动态变化^[3,6-7]。如果与生物学指标和环境因子的分布格局同时研究,还可以揭示种群个体分布格局的成因^[8]。

点格局分析是把植物个体看成空间的点,以此分析其数量特性。它基于点之间的距离统计,最大限度的利用了点与点之间的距离信息,克服了传统方法只能分析单一尺度空间分布格局的缺点,可以提供较为全面的空间格局信息,是真正意义上的空间格局分析^[9]。它不仅可以分析任意尺度上的种群空间格局,还可以分析种群间的空间关系,同时还能给出空间分布格局的最大聚集强度及其对应的尺度^[1-2,10]。因为空间格局具有尺度依赖性,空间格局的分布特性可能随尺度的变化而发生变化^[11]。比如,一个物种在小尺度下呈现集群分布,而在大尺度下有可能为随机分布或均匀分布^[1]。

川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)属亚高山硬叶栎林(Sub-alpine sclerophyllous oak forest)^[12],广泛分布于川滇两省,垂直分布幅度极宽,生态适应幅度很大^[13]。许多学者研究了川滇高山栎的形态结构、生理特征和繁殖特性及其与环境的关系^[14-15]。然而,目前对川滇高山栎种群空间格局的研究仍不够充分,尚未见到将空间尺度、种群形体大小和生境同种群空间格局联系起来进行研究的报道。鉴于此,我们应用点格局分析的方法在川西巴郎山川滇高山栎林研究了空间尺度、植株大小和海拔3种因素与川滇高山栎种群的空间分布类型和空间关联性的关系,以其反应川滇高山栎种群的某些生态学过程。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

巴郎山位于邛崃山脉东麓,卧龙自然保护区内,是四川盆地向青藏高原过渡的高山峡谷地带,海拔1150—6520m,该区属青藏高原气候区,受太平洋季风影响显著,特征为冬寒夏凉,降水丰富,干湿季节明显。

川滇高山栎林是我国西南高山典型的植被类型,卧龙自然保护区川滇高山栎林集中分布在该区海拔2200—3600 m地带,下接河谷,上接高山草甸。灌丛郁闭度可达0.8,平均高度1.1—3.5m,以川滇高山栎为优势建群种。川滇高山栎灌丛生命力强、适应范围广,萌生能力强,根系发达,在西南山地有着良好的水土保持和水源涵养作用^[14-15]。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

采用梯度格局法,在川西山地巴郎山阳坡,沿川滇高山栎分布海拔范围内。分别在海拔 2400、2800、3200m 和 3600m 等 4 个梯度,设置大小为 50m × 50m 的样地,面积为 2500m²,每个样地由 100 个 5m × 5m 的样方构成。

在每个样地内,记载海拔、坡度、坡向。每株高山栎的胸径、株高、冠幅,以样地的西南角作为坐标原点(0,0),记载每株植物的坐标位置(x, y)。

1.2.2 分析方法-点格局分析

点格局分析把所有个体当成空间里的点,考虑了种群中每个个体与其他个体之间的距离,而不仅仅是最近邻体。但是点格局分析群体内部或群体间的差异缺乏关注,在揭示种群内部相互关系方面显粗糙^[16]。为了克服这个缺点,本研究采用了根据体积区分大小级的方法,体积的计算使用长短两个冠幅和高度的乘积^[17],根据体积的立方根(d)将川滇高山栎分为 4 个等级:大小级 1, $d < 75\text{cm}$;大小级 2, $75\text{cm} \leq d < 150\text{cm}$;大小级 3, $150\text{cm} \leq d < 225\text{cm}$;大小级 4, $d \geq 225\text{cm}$ 。

(1) 种群空间格局分析

空间分布格局用 Ripley's $\hat{L}(t)$ 函数来估计。用 $\hat{k}(r)$ 函数来计算种群或不同径级个体的空间格局, $\hat{k}(r)$ 值可反映相应群体在空间尺度 r 的分布格局^[18-21] 平均数(m)和方差(v)是一维数集的一次和二次特性。计算 $\hat{k}(r)$ 值的计算公式如下:

$$\hat{k}(r) = n^{-2}A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n W_{ij}^{-1} I_r(U_{ij}) \quad (i \neq j)$$

式中, A 为样地面积, n 为样地中个体总数,当个体 i 和 j 的距离 $U_{ij} \leq r$ 时, $I_r(U_{ij})$ 为 1, 否则为 0; W_{ij} 是以为 i 圆心, U_{ij} 为半径的圆落在面积 A 中的弧长与整个圆周的比值,可校正边界效应引起的误差。

用 $\hat{k}(r)$ 和随机分布 $k(r)$ 相比构造统计量,用 $\hat{L}(r)$ 表示为:

$$\hat{L}(r) = \sqrt{K(r)/\pi} - r$$

理论上,在 t 尺度下,当 $\hat{L}(t) = 0$ 时,趋于随机分布;当 $\hat{L}(t) > 0$ 时,趋于聚集分布;当 $\hat{L}(t) < 0$ 时,趋于均匀分布。当种群表现为聚集分布时,把偏离随机置信区间的最大值定义为聚集强度,聚集尺度为对应于聚集强度的尺度^[5]。

(2) 不同大小级间空间关联分析

分析两个大小级间的关系实际上是两个大小级间的点格局分析,也叫多元点格局分析。由点格局分析的基本原理可知,用于大小级间关系分析的点格局计算公式实质上是利用两个不同物种所处空间位置之间的关系来反映龄级间关系的。鉴于此,本研究分析各大小级间关系所采用的计算公式如下:

$$\hat{k}_{12}(r) = (n_1 n_2)^{-2} A \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} W_{ij}^{-1} I_r(U_{ij}) \quad (i \neq j)$$

式中, n_1 、 n_2 表示群落中两个物种植株的个体数量; i 和 j 分别代表种群 1 和种群 2 的个体。仍然用 $\hat{k}_{12}(r)$ 和随机分布 $k(r)$ 相比构造统计量 $\hat{L}_{12}(r)$ 表示为:

$$\hat{L}_{12} = \sqrt{K_{12}(r)/\pi} - r$$

$\hat{L}_{12}(t)$ 是用实际数据计算所得的值,当 $\hat{L}_{12}(t) > 0$ 且在包迹线以上,表明两个物种在 r 尺度上正相关;当 $\hat{L}_{12}(t) = 0$ 或者在包迹线以内,表明两个物种在 r 尺度上无关联;当 $L_{12}(r) < 0$ 且在包迹线以下,表明两个物种在 r 尺度上负相关。

用软件 Programita (2008 版) 完成^[5],采用的空间尺度为 0—25 m,根据相应的零假设模型,进行 99 次蒙特卡罗模拟,将模拟结果中第 5 个最大、最小模拟值之间的数值范围作为置信区间,显著性水平 α 的值约为

0.05^[21]。

2 结果与分析

2.1 物种组成和种群结构

灌木层以川滇高山栎为绝对优势,其它种类发育较弱。位于森林线以上的高寒地带,伴生种有香柏、密枝杜鹃、理塘杜鹃、紫丁杜鹃等。低海拔的川滇高山栎林,伴生灌木常见有细枝栒子、陕甘花楸、忍冬、糖茶藨子、蔷薇、白毛金露梅、绣线菊、鞘柄菝葜(*Smilaxstans*)、小檗、丁香等。

根据样地内川滇高山栎数量统计结果(图1),可以看出各样方高山栎植株数量随着海拔梯度的升高呈现先升高后降低的趋势,川滇高山栎数量在海拔2800m最大,达到5702株,随后降低,在林线附近海拔3600m处达到最低,数量为2717株。各海拔各大小级数量分配均表现为:2级>1级>3级>4级。

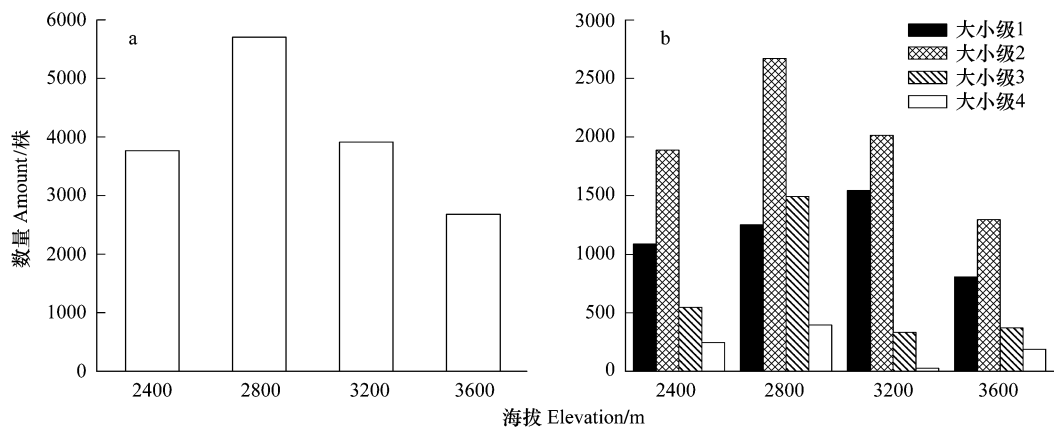


图1 不同海拔及不同大小级高山栎数量分布

Fig. 1 The amount of *Quercus aquifolioides* at different elevation gradient and different plant sizes

(a)不同海拔数量比较;(b)不同大小级数量在各个海拔的比较

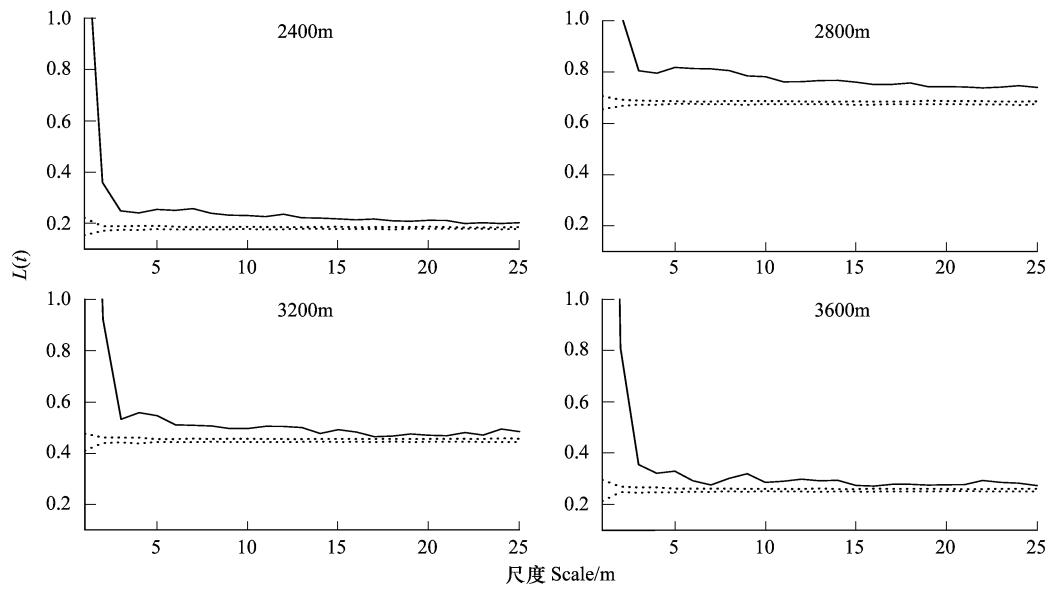


图2 高山栎种群在不同海拔上的空间分布

Fig. 2 The spatial distribution pattern of *Quercus aquifolioides* at different elevation gradient

— $L(t)$ 函数值;.....拟合的95%的置信区间

2.2 不同海拔川滇高山栎种群的空间格局分析

不同海拔不同尺度(0—25m)下,川滇高山栎种群分布格局见图2。其在各个海拔上总体呈现出相似的规律:川滇高山栎种群在0—25m的尺度上都呈现出聚集分布,只是随着空间尺度的增大,聚集强度逐渐降低,渐渐趋向随机分布,存在从聚集分布转变为随机分布的特定尺度。各海拔高山栎种群都在小尺度上取得最大聚集强度,但最大聚集强度随海拔变化而变化,表现为:2800m > 3200m > 3600m > 2400m。

2.3 川滇高山栎不同大小级间的空间关联及其对海拔梯度的响应

从空间尺度对高山栎种群分布格局的影响来看,总体呈现出类似的规律:在较小的尺度上, $L_{12}(r)$ 值接近或超过包迹线的机会或程度更大,表明高山栎种群各大小级间的空间关联(包括正负两种关联)主要表现在小尺度上;随着尺度的增大, $L_{12}(r)$ 曲线逐渐被上下包迹线包围,空间关联变得很微弱(图3)。

从同一海拔来看,如果两个大小级的形体大小程度越接近(大小级与龄级成正比),它们的 $L_{12}(r)$ 值越容易高于上包迹线,正关联就越强;反之,正关联较弱,负关联就越强。例如,大小级1级和4级间的形体差异最大,个体间的负相关最强;而大小级1级和2级,2级和3级,3级和4级间的形体差异最小,个体间的正相关最强。说明该种群大小级越相近的个体关系越协调,竞争能力越强,抗干扰能力也越强;而大小级相差越大,较小个体越容易受到较大个体的影响,负相关性也就越强(图3)。

从任意两个大小级的空间关联对海拔梯度的响应来看,不同海拔相应大小级的空间关联是不同的。2800m海拔上的任意大小级间的负相关性是最强的,此海拔甚至在形体大小最相近的两个大小级间(大小级1与2、大小级2与3、大小级3与4)的空间关联上出现了负相关,这在其他海拔上是没有的发生的。对于其他3个海拔,只有大小级1与4的空间关联出现了负相关,其他所有大小级间的空间关联只是在从正相关向无相关转变,但是相应大小级间的关联程度在不同海拔上是不同的(图3)。

3 讨论

植物种群的空间格局分布决定于植物本身的生物学特性和环境两方面共同作用结果^[20]。体现了种群结构的合理性,也是种群和群落动态和稳定性的标志^[22]。

3.1 空间尺度与空间格局的关系

本研究结果充分体现了种群空间格局的尺度依赖性^[23]。高山栎种群的空间格局与空间尺度(0—25m)有密切关系,在小尺度上,高山栎种群主要倾向于聚集分布,聚集分布有利于其相互庇护,从而抵御外界环境,以提高存活机会^[24],随着尺度的增大主要趋向于随机分布。对于各大小级的空间关联来说,在较小尺度上,各大小级间的空间关联主要表现为正或负的关联,而在较大尺度上主要表现为无关联。高山栎种群的空间尺度与空间关联有这种关系,很可能与种群内部关系对空间尺度的依赖性有关^[25]。高山栎种群之间对于资源的竞争,种群的繁殖,以及个体间互相庇护抵御外界环境等关系,主要集中在小尺度范围内,超过这个范围,他们之间的生态联系比较微弱^[22-26]。其他物种也可能影响高山栎种群的空间分布,由于高山栎是调查样地内的单优建群种,它们的空间格局主要取决于种内关系。

3.2 形体大小与空间关联的关系

高山栎种群的空间关联与植株形体大小密切相关,两个大小级间的形体差异越小,个体间正相关就越强,形体差异越大,个体间正相关就越弱,甚至表现为负相关^[27]。据此推测越是形体大小相近的个体,他们之间关系越协调;越大株的个体,越容易对较小个体产生排斥,以致它周围很少存在小植株个体。这种现象可能源于种内竞争的非对称作用,即差异愈显著的植株,它们的竞争作用对弱小竞争者愈加不利,并导致弱小竞争者的生长发育迟滞或死亡^[28]。高山栎种群的聚集分布和空间正关联体现了种群内部正向和相互有利的生态关系^[29]。

3.3 海拔梯度与种群数量和空间格局的关系

高山栎种群的空间关联和数量分布与海拔因子密切相关,从各大小级数量分配来看,各海拔均表现为:2级 > 1级 > 3级 > 4级,一般情况下具有萌生特性的乔木通常表现为这种结构;从高山栎数量分布来看:2800m

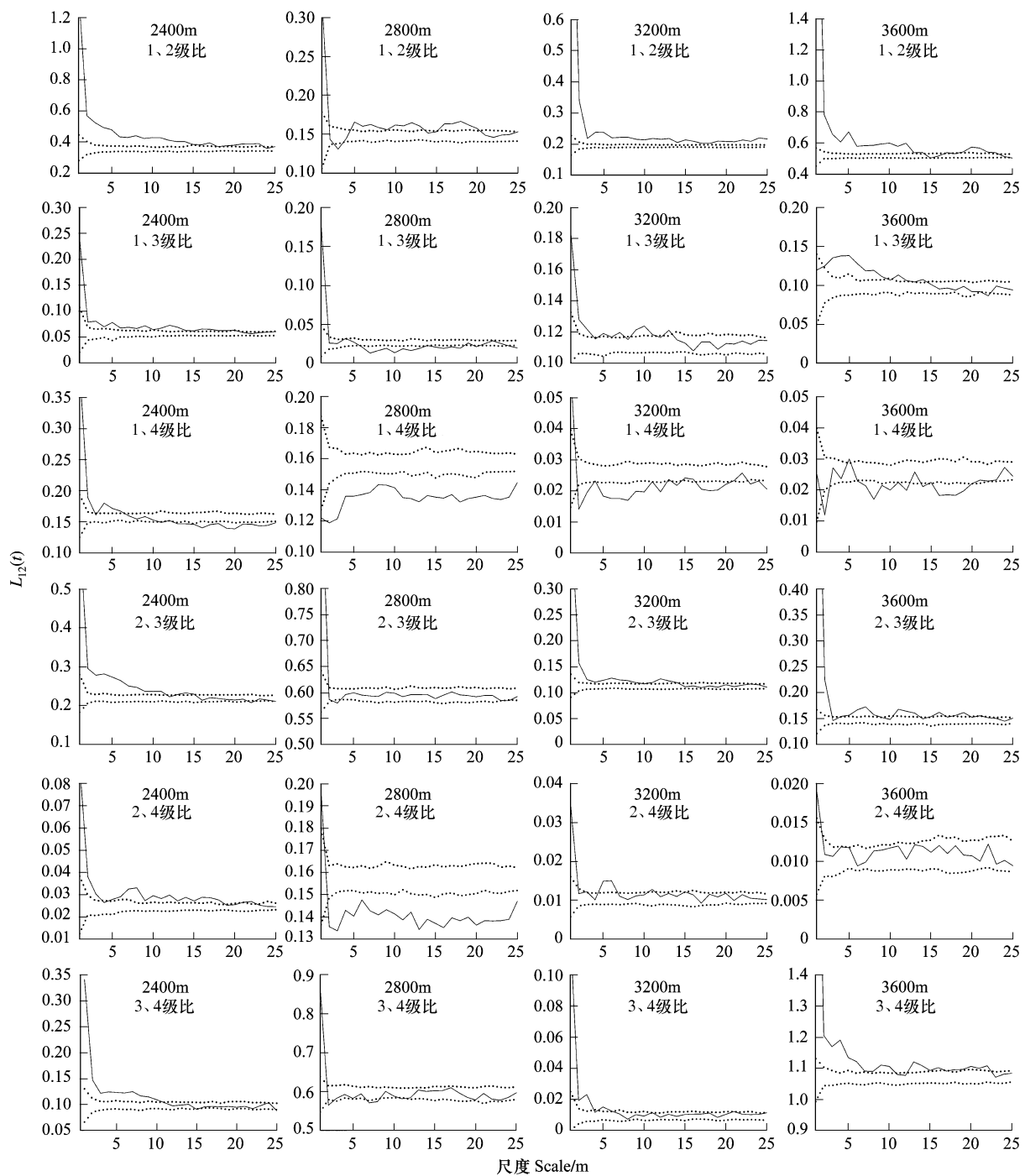


图3 不同海拔不同大小级间的空间关联

Fig. 3 The spatial association between different size classes at different elevation gradient

—— $L_{12}(t)$ 函数值; 拟合的95%的置信区间

>3200m > 2400m > 3600m, 说明 2800m 海拔的环境比较适合高山栎的生存; 从关联程度来看, 2800m 海拔上所有大小级间的空间负关联都明显强于其他海拔。典型山地垂直地带上的植物种群空间格局会随海拔变化而变化^[30], 影响其空间格局形成的原因可能与以下因素有关: 植物生活型会在海拔梯度上发生变异, 植物的萌发也与海拔有关^[30-31]; 种群间的繁殖对策和繁殖成功会随海拔发生变化, 同时昆虫的丰富度、多样性及昆虫的活动性也受海拔限制^[32-33], 个体大小也会随着海拔的升高而减小^[34-35]。

References:

- [1] Zhang J T. Point pattern analysis of spatial distribution of the plant population. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22(4): 344-349.
- [2] Zhang J T, Meng D P. Spatial pattern analysis of individual in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain in reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 35-40.
- [3] Greig-Smith P. *Quantitative Plant Ecology*, Oxford: Blackwell, 1983: 54-104.
- [4] Dale M R T. *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology*, London: Cambridge University Press, 1999.
- [5] Wiegand T, Moloney K A. Rings, Circles, and Null-Models for Point Pattern Analysis in Ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [6] Liebholt A M, Gurevitch J. Integrating the Statistical Analysis of Spatial Data in Ecology. *Ecography*, 2002, 25(5): 553-557.
- [7] Perry J N, Liebholt A M, Rosenberg M S. Illustrations and Guidelines for Selecting Statistical Methods for Quantifying Spatial Pattern in Ecological Data. *Ecography*, 2002, 25(5): 578-600.
- [8] Li H T. Introduction to studies of the pattern of plant population. *Chinese Bulletin of Botany*, 1995, 12(2): 19-26.
- [9] Diggle P J. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*, New York: Academic Press, 1983.
- [10] Wang B Y, Yu S X. Multi-scale analyses of population distribution patterns. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 235-241.
- [11] Levin S A. The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology*, 1992, 73(6): 1943-1967.
- [12] Yang Q Z. The characteristics and classification of *Oak durisilvae* in the Himalayan region of china. *Acta Phytocologica Sinica*, 1990, 14(3): 197-211.
- [13] Xu R Q, Guan Z T. The forest of *Quercus aquifolioides* // Yang Y B, Li C B ed. *Sichuan Forest*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1992: 634-635.
- [14] He J S, Chen W L, Wang X L. Morphological and anatomical features of *Quercus section suber* and its adaptation to the ecological environment. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(3): 219-227.
- [15] Liu X L, Liu S R, Su Y M, Cai X H, Ma Q Y. Aboveground biomass of *Quercus aquifolioides* shrub community and its Responses to altitudinal gradients in Balangshan Mountain. *Forestry*, 2006, 39(6): 1-7.
- [16] Barot S, Gignoux J, Menaut J C. Demography of a Savanna Palm Tree: Predictions from Comprehensive Spatial Pattern Analyses. *Ecology*, 1999, 80(6): 1987-2005.
- [17] Yang H X, Zhang J T, Wu B, Li X S, Zhang Y Y. Point pattern analysis of *Artemisia Ordosica* population in the MU us sandy land. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(4): 563-570.
- [18] Ripley B D. The Second-Order Analysis of Stationary Point Processes. *Journal of Applied Probability*, 1976, 13: 255-266.
- [19] Ripley B D. Modeling Spatial Pattern. *Journal of Royal Statistical Society, Series B*, 1977, 39: 178-212.
- [20] Ripley B D. *Spatial Statistics*, New York: Wiley, 1981.
- [21] Diggle P J. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*, London: Arnold, 2003.
- [22] Liu Z G, Li Z Q. Perspectives on small-scale spatial structure of plant species in plant communities. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 1020-1028.
- [23] Condit R, Ashton P S, Baker P. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [24] Riggle B D. *Spatial Statistics*. New York: Wiley, 1981, 10-200.
- [25] Zhang J, Hao Z Q, Song B, Ye J, Li B H, Yao X L. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurens* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [26] Harper K A, Bergeron Y, Drapeau P. Changes in Spatial Pattern of Trees and Snags During Structural Development in *Picea Mariana* Boreal Forests. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17: 625-636.
- [27] Zhang Y D, Liu S R, Zhao C M. Spatial pattern of sub-alpine forest restoration in west Sichuan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(9): 1706-1710.
- [28] Hou J H, Huang J H, Ma K P. Eleven-year population growth dynamics of major species in a *Quercus Liaotungensis* forest in the Dongling Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(5): 609-615.
- [29] Kenkel N C. Pattern of Self-Thinning in Jack Pine: Testing the Random Mortality Hypothesis. *Ecology*, 1988, 69(4): 1017-1024.
- [30] Hegazy A K, Hosni H A, El-Demerdash M A. Vegetation, species diversity and floristic relations along an altitudinal gradient in south-west Saudi Arabia. *Journal of Arid Environment*, 1998, 38: 3-13.
- [31] Poveda N P, Hernandez-Trejo H, Rico-Gray V. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in the semi-arid valley of Zapotitlan, Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11: 39-42.
- [32] Bingham R A, Orthner A R. Efficient pollination of alpine plants. *Nature*, 1998, 391: 238-239.

- [33] Kudo G Molau U. Variations in reproductive traits at florescence and flower levels of an arctic legume. *Astragalus alpinus* L Comparisons between a subalpine and an alpine population. *Plant Species Biology*, 1999, 14:181-191.
- [34] Körner C, Neumayer M, Peláez Menéndez Riedl S Smeets-Scheel A. Functional morphology of mountain plant. *Flora*, 1989, 182:353-383.
- [35] Marcos M, Traveset A. Sexual allocation in single-flowered hermaphroditic individual in relation to plant and flower size. *Oecologia*, 2003, 137: 69-75.

参考文献:

- [1] 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.
- [2] 张金屯, 孟东平. 卢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.
- [8] 李海涛. 植物种群分布格局研究概况. *植物学通报*, 1995, 12(2): 19-26.
- [10] 王本洋, 余世孝. 种群分布格局的多尺度分析. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 235-241.
- [12] 杨钦周. 中国喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分类. *植物生态学报*, 1990, 14(3): 197-211.
- [13] 徐润清, 管中天. 川滇高山栎林//杨玉坡, 李承彪 主编, 四川森林. 北京:中国林业出版社, 1992, 634-645.
- [14] 贺金生, 陈伟烈, 王勋陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. *植物生态学报*, 1994, 18(3): 219-227.
- [15] 刘兴良, 刘世荣, 宿以明, 蔡小虎, 马钦彦. 卧龙巴郎山川滇高山栎灌丛地上生物量及其对海拔梯度的响应. *林业科学*, 2006, 39(6): 1-7.
- [17] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 李晓松, 张友炎. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 563-570.
- [22] 刘振国, 李镇清. 植物群落中物种小尺度空间结构研究. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 1020-1028.
- [25] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [27] 张远东, 刘世荣, 赵常明. 川西亚高山森林恢复的空间格局分析. *应用生态学报*, 2005, 16(9): 1706-1710.
- [28] 侯继华, 黄建辉, 马克平. 东灵山辽东栎林主要树种种群 11 年动态变化. *植物生态学报*, 2004, 28(5): 609-615.