

DOI: 10.5846/stxb201306051344

高福元, 石福习. 基于不同零模型的三江平原沼泽湿地主要物种小尺度点格局分析. 生态学报, 2015, 35(7): 2029-2037.

Gao F Y, Shi F X. Small-scale point pattern analysis based on different null models for detecting spatial patterns of dominant species in Sanjiang Plain, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(7): 2029-2037.

基于不同零模型的三江平原沼泽湿地主要物种小尺度点格局分析

高福元¹, 石福习^{2,3,*}

1 兰州大学西部环境教育部重点实验室, 干旱环境与气候变化协同创新中心, 兰州 730000

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130102

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 在三江平原沼泽湿地, 基于不同零模型的点格局方法, 研究了常年积水环境条件下沼泽湿地主要优势种毛苔草、漂筏苔草、狭叶甜茅以及小叶章种群的空间分布格局特征。结果表明: 在 0—200cm 尺度范围内 4 种物种基本都偏离完全随机模型, 表现为聚集分布, 但偏离的程度不同; 除了数量最少的小叶章种群外, 其他 3 种物种都在一定尺度上偏离了泊松聚块模型; 毛苔草和狭叶甜茅种群在极小尺度上偏离嵌套双聚块模型, 但不显著, 而漂筏苔草种群在所有尺度上符合嵌套双聚块模型。种群的实测值偏离完全随机模型的程度越大, 越有可能符合泊松聚块模型, 偏离泊松聚块模型的程度越大, 越有可能符合嵌套双聚块模型。4 种物种在 0—200cm 尺度范围内形成的聚块是由营养繁殖引起的, 多个分株系统组成大聚块, 而每个分株系统形成一个聚块, 聚块的形成加剧了种内竞争, 使得种群的聚集强度降低。

关键词: 空间分布格局; 泊松聚块模型; 嵌套双聚块模型; 沼泽湿地; 三江平原

Small-scale point pattern analysis based on different null models for detecting spatial patterns of dominant species in Sanjiang Plain, China

GAO Fuyuan¹, SHI Fuxi^{2,3,*}

1 MOE Key Laboratory of Western China's Environmental Systems, Collaborative Innovation Centre for Arid Environments and Climate Change, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Marsh was the major wetland type. The soil of marsh is oxygen-poor due to permanently inundate which has formed a special environmental conditions and vegetation types. The Sanjiang Plain is one of the largest freshwater marshes with area of approximately 10400km². The dominant plants are grass species which both have cloned habits such as *Carex lasiocarpa*, *Carex pseudocuraica*, *Deyeuxia angustifolia* and *Glyceria spiculosa*. To study the spatial distribution pattern of plant populations in marsh is supplementary for spatial pattern theory because the distinctive environmental conditions. Meanwhile, it is very significance for revealing plant populations characteristics in marsh environment. Thus, we analysis the spatial distribution pattern of main dominant species (*C. lasiocarpa*, *C. pseudocuraica*, *D. angustifolia* and *G. spiculosa*) by point pattern analysis based on different null models. The study site is located at the Ecological Experiment Station of Mire Wetland in Sanjiang Plain, Chinese Academy of Sciences (47°35'N, 133°31'E, 56m above sea level), Northeast of China. In September 2012, we mapped a 4×4 m representative area in the permanently

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2012CB956103-6)

收稿日期: 2013-06-05; 修订日期: 2014-10-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fxshi@neigae.ac.cn

inundated marsh community which the surface are smooth and have uniform physiognomy. The plot was divided into 256 contiguous 25×25 cm quadrats, as the basic unit of vegetation survey, using the bamboo pole and the white rope. The relative position of each plant individual or plexus projection of grass was expressed in the coordinates which represent the distance. All analyses were conducted using the grid-based estimators in the Programita software package. Nineteen Monte-Carlo simulations were used to generate 95% confidence envelopes. Our results showed that: The four main dominant species mainly depart from complete spatial randomness (CSR) and shows aggregation in 0—200cm scales, but have varying degrees of deviation; The *C. lasiocarpa*, *C. pseudocuraica* and *G. spiculosa* depart from poisson cluster process (NS) in small-scale, except *D. angustifolia*; The *C. lasiocarpa* and *G. spiculosa* depart from nested double-cluster process (DC) in a very small-scale, but not significant. The *C. pseudocuraica* accordance with nested double-cluster process in 0—200cm scales, completely; The measured value of population farther departed from complete spatial randomness (CSR) are more likely accordance with poisson cluster process (NS), and farther depart from poisson cluster process (NS) are more likely accordance with nested double-cluster process (DC); The aggregation of 4 species in 0—200cm scales is caused by vegetative propagation which could help to adapt the perennial water environment. Much ramet system can form a cluster in large scale, while the one ramet system forms a cluster in small scale. On the other side, the aggregation intensity of population would reduce due to strong intraspecific competition in has formed cluster.

Key Words: spatial distribution pattern; poisson cluster process; nested double-cluster process; marsh; Sanjiang Plain

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^[1-2],是揭示种群内部结构、理解种群更新机制以及预测种群演替方向的重要手段^[3-4]。分析生态系统中物种的空间分布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)^[5-6]。经过大量学者不断探索,在空间分布格局的研究方法方面不断的进行改进,点格局方法的引入使得格局的研究能够在连续的尺度上进行,刘小恺^[7]等基于 Ripley's K 函数提出一种格局控制分析方法,Wiegand^[8]等提出了基于不同零模型的点格局分析方法,虽然方法比较复杂,但是可以对种群空间分布格局进行深入和清晰的分析。优势种对群落结构和微生境的形成和改变具有明显的控制作用^[9],研究优势种空间分布格局有利于揭示群落内部结构和共存机制,对于理解植物种群特征随时间和空间的变化规律具有重要意义。

沼泽湿地是最主要的湿地类型,由于积水多,致使沼泽湿地土壤缺氧,具有特殊的环境条件和植被类型。三江平原是我国面积最大的淡水沼泽湿地集中分布区之一,位于黑龙江省东北部。其优势种主要是毛苔草(*Carex lasiocarpa*)、漂筏苔草(*Carex pseudocuraica*)、小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)和狭叶甜茅(*Glyceria spiculosa*)等具有克隆习性的草本植物^[10-11]。沼泽湿地中的植物种群有其独特的环境条件,沼泽湿地植物种群空间分布格局的研究是对空间分布格局理论的完善和充实,同时也对揭示沼泽湿地环境中植物种群的特征具有重要意义,关于沼泽湿地中植物种群的空间分布格局研究还未见报道。鉴于此,本文基于不同零模型的点格局分析方法,研究了三江平原沼泽湿地优势种群的空间分布格局,探讨了空间分布格局形成的原因,旨在揭示常年积水环境胁迫条件下沼泽湿地主要优势种群空间格局的分布规律及其对环境的适应特征。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江省中国科学院三江平原沼泽湿地生态试验站(47°35'N,133°31'E),地处别拉洪河与浓江的河间地带。该区属温带大陆性季风气候,年平均气温 1.9℃,年降水量为 600 mm 左右,降雨多集中于 6—9 月份,占全年降水量的 70%以上。植被类型以典型沼泽湿地植被为主,在蝶形洼地形成的常年积水区、季节性积水区和地表过湿 3 个过渡带,由内向外植物群落一般以毛苔草群落、小叶章-毛苔草混合群落和小叶章群

落为主,植被的总覆盖度 70%—95%。主要土壤类型有泥炭土、腐殖质沼泽土、草甸沼泽土、草甸土。

1.2 样地设置与调查分析

在参照摄影定位法^[12]的基础上,于 2012 年 9 月采用邻近格子法在蝶形洼地形成的常年积水区,测定了毛苔草、漂筏苔草、狭叶甜茅、小叶章 4 个主要湿地植物的空间分布格局。具体测定方法如下:首先,在常年积水区选择地表平坦、质地均一的 1 个 4m×4m 的群落片段,用竹子制成的竹杆将每个 4m×4m 的群落分割成 256 个 25cm×25cm 的亚样方;其次,用 25cm×25cm 的小样方框,样方框内小格子的面积为 5cm×5cm,按从左到右,从上到下的顺序依次放置 256 次进行取样,记录样方内主要植物植株个体或株丛的地面投影和相对位置,以坐标值表示,用坐标值直接表示距离;最后,将绘制的具有一定顺序的 256 幅 25cm×25cm 的亚样方数字影像扫导入计算机,并按行列进行编号,以便室内处理。

1.3 数据分析

1.3.1 点格局分析

点格局分析的统计学理论是 Ripley^[13]首先提出来的,经 Diggle 等^[14]发展完善,因其能清楚直观地分析各种尺度下的种群格局而被生态学家广泛应用^[15]。Ripley's K 函数为:

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{A} \sum_{i=1}^n \sum_{j \neq i} \frac{w_{ij}}{\lambda^2} I(d_{ij} \leq r)$$

式中, A 表示样方面积; n 是样方内点事件的数量; i, j 是样方内任意两个具有相同特征点事件; d_{ij} 指两随机点间的距离; I 为指示函数,当 $d_{ij} \leq r$ 时, $I = 1.0$, 当 $d_{ij} > r$ 时, $I = 0$ ^[16-17]; λ 为模型估计参数,指样方内物种个体密度; w_{ij} 为边界效应修正的权重,等于以 i 为圆心,以 d_{ij} 为半径的圆落在样方内的弧长和整个圆周长的比值。

通常使用对 K 函数进行线性化和方差稳定校正后的估计值来判断在特定尺度下点事件的分布类型^[18],即 $L(r)$ 函数^[19]:

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

当 $L(r) = 0$ 时,个体分布显示为完全空间随机分布, $L(r) > 0$ 时为聚集分布, $L(r) < 0$ 时为均匀分布。

在实践中,常常应用 $L(r)$ 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。在此,设定网格大小为 1 cm×1 cm, Monte-Carlo 拟合 20 次,置信区间通过使用模拟结果中最大值和最小值获得,置信水平为 95%。

1.3.2 零模型的选择

成功地运用 Ripley's K 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。在本项研究中,为了揭示常年积水环境条件下沼泽湿地主要优势种群空间格局的分布特征,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。

1.3.3 完全空间随机模型

完全空间随机模型(CSR)是最简单、最常用的一种,其实质是均质泊松过程(homogeneous Poisson process, HP)。在这个模型中任何一点(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)是相互独立的,也就是说,任何两点间均不发生相互作用。常作为零假设(null test)来检验物种的空间分布格局^[16], CSR 模型 K 函数同上文定义。

1.3.4 泊松聚块模型

泊松聚块模型(NS),有时亦称作均质托马斯过程(homogeneous Thomas process, TH),它所描述的是一种聚块机制。其假设: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而言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^[14, 20-22]。泊松聚块模型的 K 函数表达式如下:

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

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。

1.3.5 嵌套双聚块模型

嵌套双聚块模型(Nested double-cluster process, DC)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。详细的描述参考以下文献^[16,23-24],嵌套双聚块模型的 K 函数表达式如下:

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

且, $\sigma_{sum}^2 = \sigma_1^2 + \sigma_2^2$

而参数 r, ρ 和 σ^2 的意义同泊松聚块模型,其中,下角标 1 代表第 1 代,下角标 2 代表第 2 代。

1.3.6 数据处理

采用 GetData Graph Digitizer 2.22 进行数据坐标点采集,数据计算在 Programita^[22] 软件下完成,沼泽湿地常年积水区主要植物个体分布的位点见图 1,其详细的零模型参数见表 1。

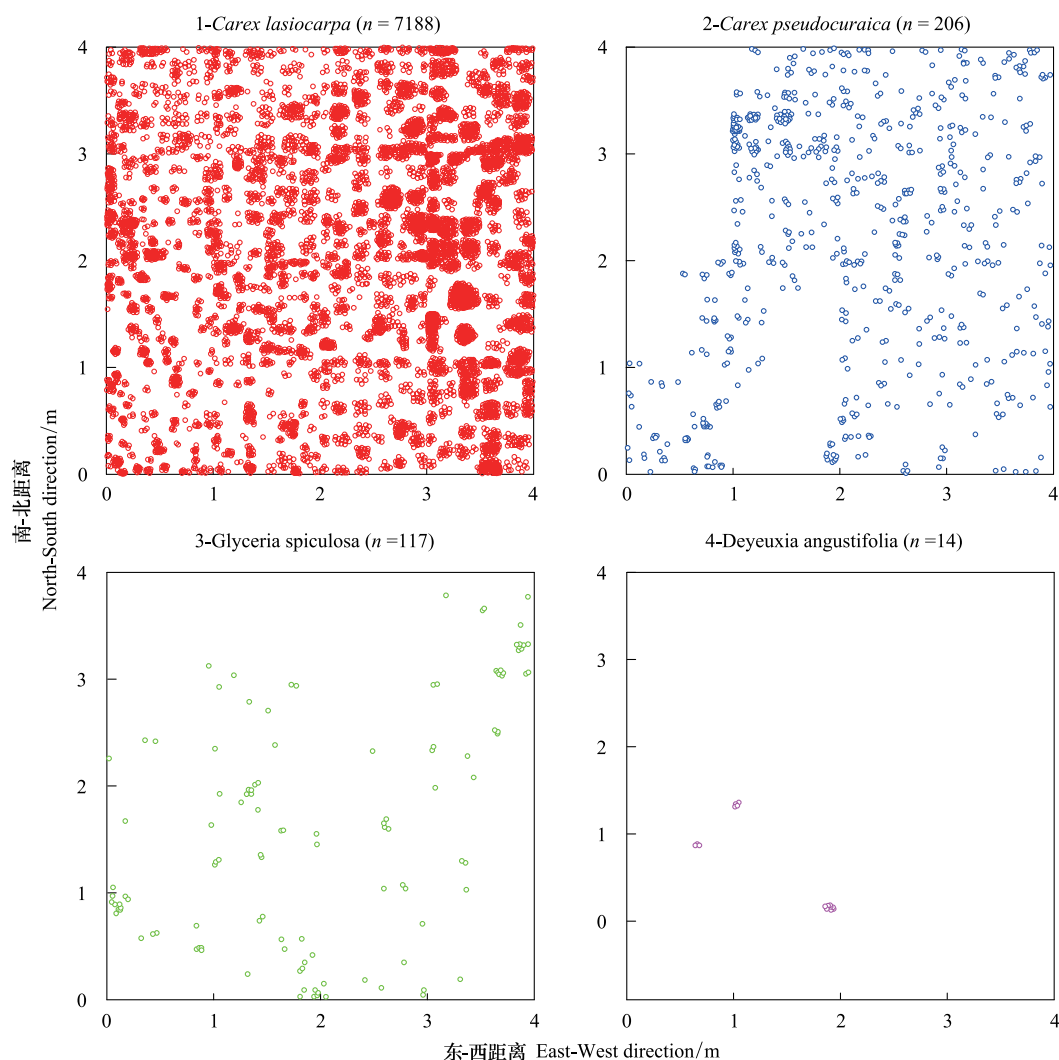


图 1 不同种群的个体分布点位图

Fig.1 Mapped points pattern of different populations

1.毛苔草(*Carex lasiocarpa*), 2.漂筏苔草(*Carex pseudocuraica*), 3.狭叶甜茅(*Glyceria spiculosa*), 4.小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)

表 1 使用泊松聚块模型和嵌套双聚块模型的单变量分析

物种 Species	n	复合大尺度聚块格局				小尺度聚块格局			
		Pattern of compound larger-scale clustering				Pattern of small-scale clustering			
		σ_1	$100\rho_1$	$A\rho_1$	Er	σ_1	$100\rho_1$	$A\rho_1$	Er
毛苔草 <i>C. lasiocarpa</i>	7188	50.794	0.02466	39.45	0.00077	3.116	0.57562	920.99	0.00241
漂筏苔草 <i>C. pseudocuraica</i>	206	19.903	0.00374	5.99	0.00991	2.510	0.03401	54.41	0.00946
狭叶甜茅 <i>G. spiculosa</i>	117	18.991	0.01975	31.60	0.01316	3.019	0.04857	77.70	0.02601
小叶章 <i>D. angustifolia</i>	14	3.309	0.00131	2.10	0.02053	—	—	—	—

A:研究区域的面积(400cm×400cm) size of study area (400cm×400cm); n:格局中点的数目 number of points of the pattern; σ_1 和 σ_2 :聚块尺度参数 parameter describing the cluster size; ρ_1 和 ρ_2 :母体格局的密度 the intensity of the parents pattern; $A\rho_1$:研究区域中母体的数量 the number of parents in the plot of size A; Er :模型估计的误差 (cm) fraction of the total sum of squares of the empirical g and L function not explained by the fit (in centimeter)

2 结果与分析

2.1 基于完全空间随机模型的点格局分析

利用完全随即模型的点格局分析,对毛苔草、漂筏苔草、狭叶甜茅以及小叶章进行空间格局研究,在 0—200cm 尺度范围内,以上 4 种物种基本上都偏离完全随机模型,表现为聚集分布。从实测值离开模拟值的程度可以判断偏离的程度,从而可以判断种群的聚集强度,图 2 说明毛苔草偏离完全随机模型的程度最低,聚集强度最低,其次是狭叶甜茅和漂筏苔草,小叶章最高。

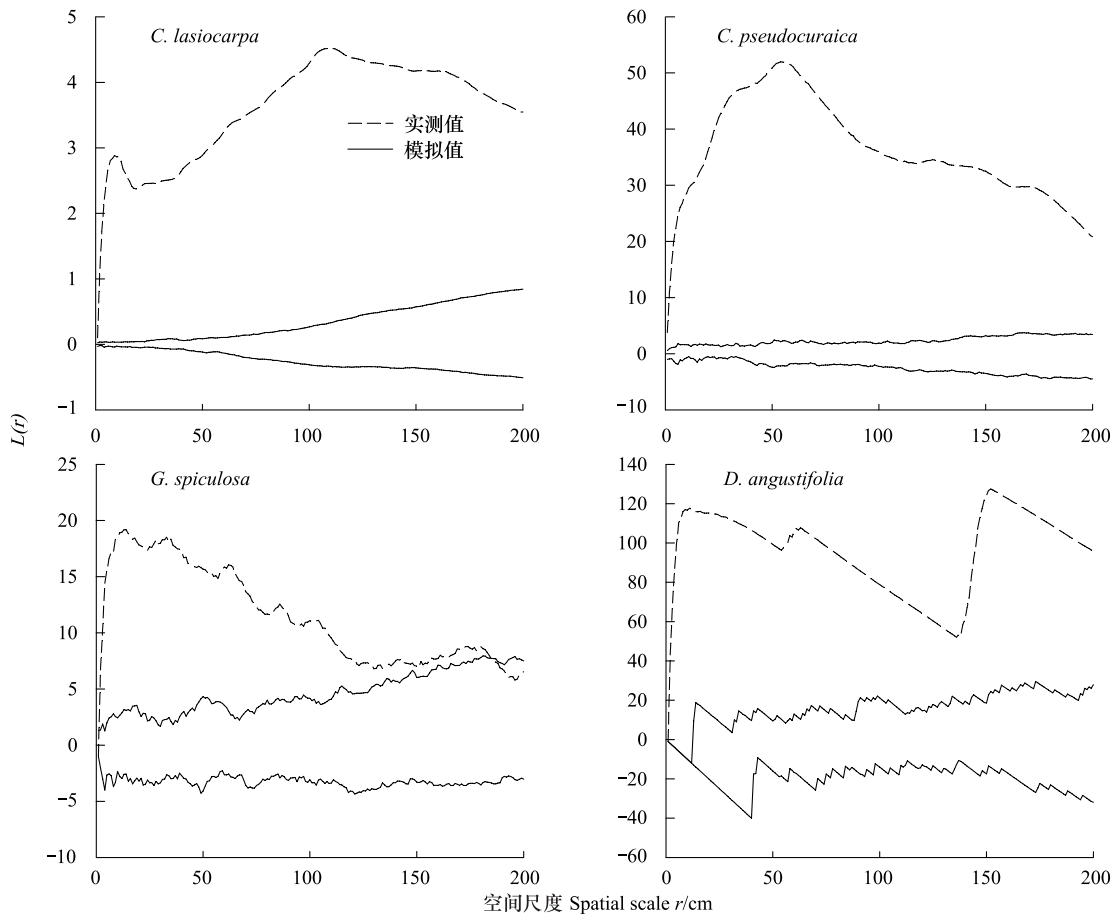


图 2 不同种群基于完全空间随机模型的点格局分析

Fig.2 Point pattern analysis of different populations based on complete spatial randomness

2.2 基于泊松聚块模型的点格局分析

毛苔草、漂筏苔草、狭叶甜茅以及小叶章种群都有偏离了完全随机模型现象,因此对4种物种进行了泊松聚块模型的点格局分析,毛苔草、漂筏苔草和狭叶甜茅种群分别在0—20cm、0—45cm和0—42cm尺度上偏离了泊松聚块模型,在20—200cm、45—200cm和42—200cm尺度上符合泊松聚块模型;小叶章种群在0—200cm尺度上符合泊松聚块模型(图3)。

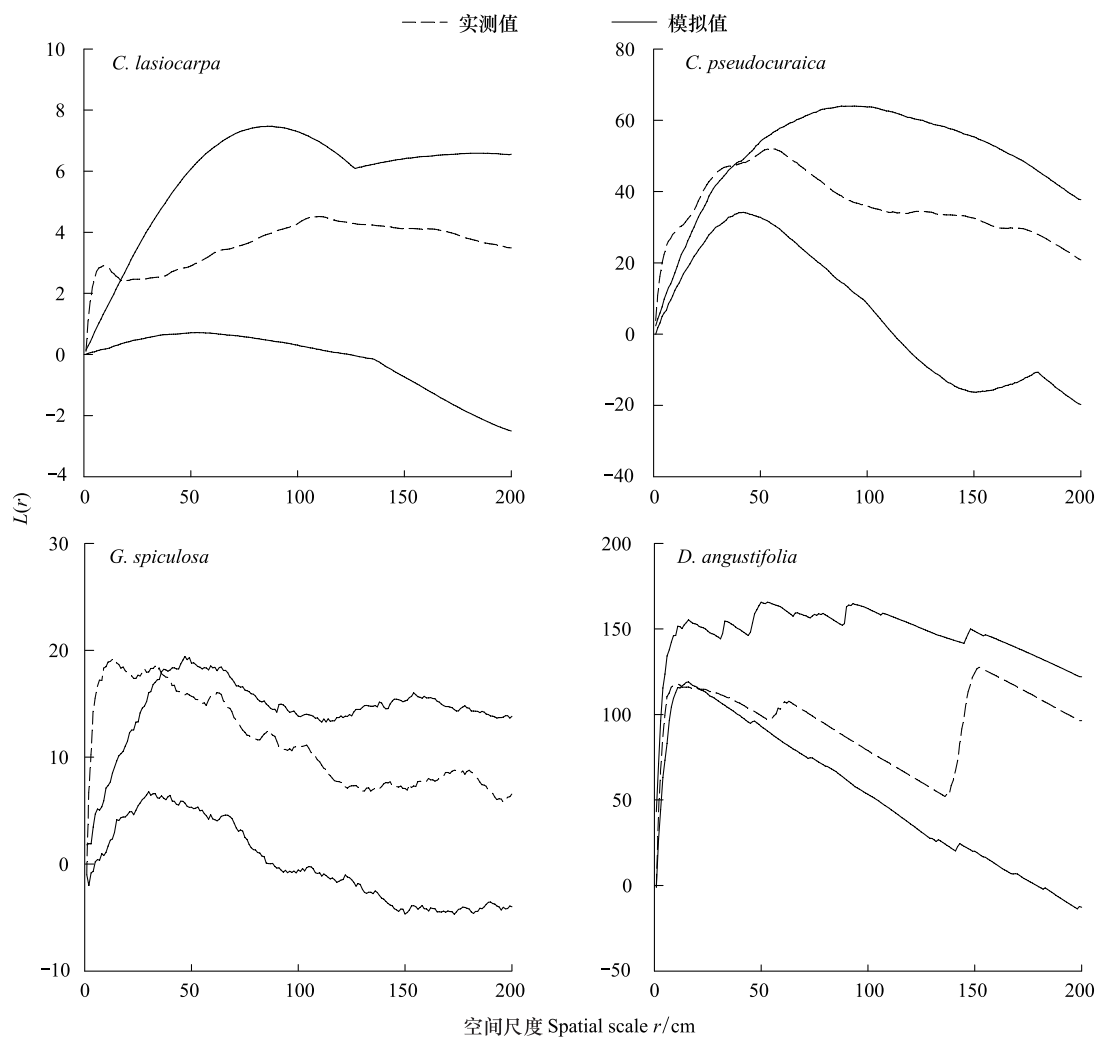


图3 不同种群基于泊松聚块模型的点格局分析

Fig.3 Point pattern analysis of different populations based on Poisson cluster process

2.3 基于嵌套双聚块模型的点格局分析

对毛苔草、漂筏苔草、狭叶甜茅3个偏离泊松聚块模型的种群进一步进行了嵌套双聚块模型模拟,其中毛苔草和狭叶甜茅种群分别在0—10cm和0—8cm尺度范围内偏离了嵌套双聚块模型,在10—200cm和8—200cm尺度上符合嵌套双聚块模型,漂筏苔草种群在0—200cm尺度上完全符合嵌套双聚块模型(图4)。

3 讨论

空间分布格局研究的不断进步,为揭示植物种群的内部结构、扩散规律、更新机制以及共存问题等提供了重要手段^[3,25],尤其是对群落中优势种空间分布格局的研究,能够更加细致的理解优势种在群落中的地位和作用、优势种与其他物种之间的相互关系、以及竞争与协同关系对优势种格局发展的影响等。三江平原沼泽湿地中,4种优势种群在0—200cm尺度范围内不同程度的偏离了完全随机模型,其中小叶章种群偏离完全随

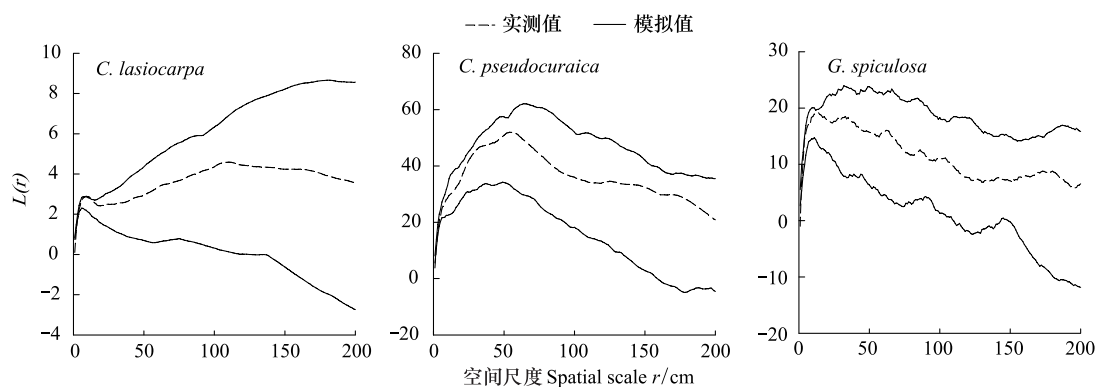


图4 不同种群基于嵌套双聚块模型的点格局分析

Fig.4 Point pattern analysis of different populations based on nested double-cluster process

机模型的程度最强,其次是漂筏苔草种群和狭叶甜茅种群,毛苔草种群偏离完全随机模型的程度最弱。小叶章种群在所有研究尺度上都符合泊松聚块模型,其它3种物种都表现出在小尺度上偏离泊松聚块模型,较大尺度上符合泊松聚块模型。偏离泊松聚块模型程度最强的漂筏苔草,在所有尺度上符合嵌套双聚块模型,而其他两个物种则在小尺度上还是有偏离嵌套双聚块模型的现象,但偏离的程度不显著。不难看出,种群偏离完全随机模型的程度越强,越容易符合泊松聚块模型,偏离泊松聚块模型的程度越强,越容易符合嵌套双聚块模型。

植被斑块化,形成聚集分布是自然界的一种普遍现象,在自然条件下,生境异质性^[26-28]、扩散限制^[29-30]、生物相互作用^[31-32]、干扰^[12,33]和克隆繁殖生长^[34-35]等生物和非生物过程被认为是引起物种在不同空间尺度上格局形成和变化的潜在生态学机制。根据完全随机模型、泊松聚块模型、嵌套双聚块模型的含义和最终的计算结果,结合图2和表1,4个种群在0—200cm尺度内基本上都偏离了完全随机模型,形成了聚块,除了小叶章种群以外,其他3个种群大聚块中分布着较高密度的小聚块。4种物种都是具有克隆习性的植物,母体可以通过营养繁殖,在其周围产生分株,分株又产生新的分株,形成分株系统,分株系统中的植株可以继续营养繁殖,形成下一级分株系统,所有的分株系统构成了一个大聚块,而小聚块则是由每个分株系统构成,各分株系统之间可以通过克隆整合进行资源共享和风险分摊^[36],来适应水位胁迫等环境因子对种群生长的影响。在样地内小叶章只有14株,没有能够形成小聚块,形成3个大聚块。毛苔草和狭叶甜茅种群在极小尺度范围(0—10cm)内偏离嵌套双聚块模型,一方面可能是常年积水的沼泽湿地环境形成特殊的植物生长环境所致,另一方面也有可能是植物自生的生物学特征所导致,但是这种偏离并不显著的。

其实,个体竞争是影响物种在小尺度上空间格局形成与变化的重要生物学机制^[37-39],种间竞争可以导致具有不同生态位或资源利用方式的物种产生空间分布上的分离或负相关关系^[40],同种物种的高聚集斑块,虽然弱化了种间竞争而有利于实现物种共存^[41],但同时也加剧了种内竞争,自疏死亡导致幸存的物种个体多趋于均匀分布。种间竞争的加剧可以引起种群自身分布格局向聚集分布转变,种内竞争的加剧则可以引起种群格局向随机分布和均匀分布转变^[42],而种内竞争和种间竞争并不是孤立的,两种竞争形式是同时存在的,只是在不同的条件下各自表现出的程度不同,也就是说在有些时候物种的竞争以种内竞争为主,有时候则以种间竞争为主。本研究中4种物种在0—200cm尺度上偏离完全随机模型,但是偏离的程度却不相同,相差较大,这可以解释为在样地内4种物种形成聚块后,聚块内个体之间种内竞争加剧,使种群的聚集强度降低,种群偏离完全随机模型的程度越低。4种物种中毛苔草种群的数量最大是7188株,远大于其他3种物种,相对于其他物种毛苔草聚块内种群的种内竞争较强,种群的聚集程度相对较低,偏离完全随机模型的程度低;小叶章的数量最小是14株,聚块内种内竞争相对较小,聚集程度最高,偏离完全随机模型的程度最高;漂筏苔草种群的数量是206株,狭叶甜茅种群的数量是117株,偏离完全随机模型的程度介于毛苔草种群和小叶章种群之间。

4 结论

利用不同零模型的点格局分析方法对长期处于积水条件下的毛苔草、漂筏苔草、狭叶甜茅以及小叶章种群进行了空间分布格局研究,得出以下结论:

(1)实测值偏离完全随即模型的程度越大,越有可能符合符合泊松聚块模型,偏离泊松聚块模型的程度越大,越有可能符合嵌套双聚块模型。

(2)4 种物种在 0—200cm 尺度范围内形成的聚块是由营养繁殖引起的,多个分株系统组成大聚块,而每个分株系统形成一个小聚块。

(3)竞争是引起小尺度上种群空间分布格局形成和变化的重要因素,同种物种的高强度聚块加剧了种内竞争,使得种群的聚集强度降低。

参考文献 (References):

- [1] 曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 姜汉侨, 唐廷贵. 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.
- [3] 王鑫厅, 侯亚丽, 刘芳, 常英, 王炜, 梁存柱, 苗百岭. 羊草+大针茅草原退化群落优势种群空间点格局分析. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1281-1289.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] Nathan R. Long-distance dispersal of plants. *Science*, 2006, 313(5788): 786-788.
- [7] 刘小恺, 刘茂松, 黄峥, 徐驰, 张明娟, 王汉杰. 宁夏沙湖 4 种干旱区群落中主要植物种间关系的格局分析. 植物生态学报, 2009, 33(2): 320-330.
- [8] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Okuda T. Analyzing the spatial structure of a sri lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, 2007, 88(12): 3088-3102.
- [9] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 姜安如. 基础生态学 (第二版). 北京: 高等教育出版社, 2007: 140-141.
- [10] 易富科, 李崇禧, 赵魁义, 郑萱凤, 丁守琴. 三江平原植被类型的研究. 地理科学, 1982, 2(4): 375-384.
- [11] 赵魁义. 中国沼泽志. 北京: 科学出版社, 1999.
- [12] 王鑫厅, 王炜, 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.
- [13] Ripley B D. Modelling spatial pattern. *Journal of the Royal statistical Society. Series B*, 1977, 39(2): 17-212.
- [14] Diggle P J. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. New York: Academic Press, 1983.
- [15] 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.
- [16] Diggle P J. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns. 2nd ed. London: Hodder Education Publishers, 2003.
- [17] Baddeley A, Turner R. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 2005, 12(6): 1-42.
- [18] Ripley B D. Spatial Statistics. New York: Wiley, 1981.
- [19] Besag J E. Contribution to the discussion of Dr. Ripley's paper. *Journal of the Royal Statistical Society B*, 1977, 39: 193-195.
- [20] Batista J L F, Maguire D A. Modeling the spatial structure of tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 1998, 110(1/3): 293-314.
- [21] Dixon P M. Ripley's *K* function // El-Shaarawi A H, Piegorsch W W, eds. *Encyclopedia of Environmetrics*. John Chichester: Wiley & Sons, Ltd, 2002, 3: 1796-1803.
- [22] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [23] Stoyan D, Stoyan H. Estimating pair correlation functions of planar cluster processes. *Biometrical Journal*, 1996, 38(3): 259-271.
- [24] Watson D M, Roshier D A, Wiegand T. Spatial ecology of a root parasite-from pattern to process. *Austral Ecology*, 2007, 32(4): 359-369.
- [25] 高福元, 赵成章. 高寒退化草地狼毒种群株丛间格局控制机理. 生态学报, 2013, 33(10): 3114-3121.
- [26] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 2001, 89(6): 947-959.
- [27] Anderson T M, McNaughton S J, Ritchie M E. Scale-dependent relationships between the spatial distribution of a limiting resource and plant

- species diversity in an African grassland ecosystem. *Oecologia*, 2004, 139(2): 277-287.
- [28] Jongejans E, Jorritsma-Wienk L D, Becker U, Dostál P, Mildén M, De Kroon H. Region versus site variation in the population dynamics of three short-lived perennials. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 279-289.
- [29] Nathan R, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15(7): 278-285.
- [30] Levine J M, Murrell D J. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34: 549-574.
- [31] Bolker B M, Pacala S W, Neuhauser C. Spatial dynamics in model plant communities: what do we really know? *The American Naturalist*, 2003, 162(2): 135-148.
- [32] Barbier N, Couteron P, Lefever R, Deblauwe V, Lejeune O. Spatial decoupling of facilitation and competition at the origin of gapped vegetation patterns. *Ecology*, 2008, 89(6): 1521-1531.
- [33] Jacquemyn H, Endels P, Honnay O, Wiegand T. Evaluating management interventions in small populations of a perennial herb *Primula vulgaris* using spatio-temporal analyses of point patterns. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 47(2): 431-440.
- [34] Svensson B M, Rydin H, Carlsson B A. Clonal plants in the community // Van Der Maarel E, ed. *Vegetation Ecology*. Oxford, UK: Blackwell, 2005: 129-146.
- [35] 王鑫厅, 侯亚丽, 梁存柱, 王伟, 刘芳. 基于不同零模型的点格局分析. *生物多样性*, 2012, 20(2): 151-158.
- [36] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版, 2011.
- [37] He F L, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 2000, 88(4): 676-688.
- [38] Purves D W, Law R. Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*, 2002, 90(1): 121-129.
- [39] Getzin S, Dean C, He F L, Trofymow J A, Wiegand K, Wiegand T. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, 2006, 29(5): 671-682.
- [40] North M, Chen J Q, Oakley B, Song B, Rudnicki M, Gray A, Innes J. Forest stand structure and pattern of old-growth western hemlock/Douglas-fir and mixed-conifer forests. *Forest Science*, 2004, 50(3): 299-311.
- [41] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31(1): 343-66.
- [42] 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.