

DOI: 10.5846/stxb201804130854

张峰, 杨阳, 乔荠蓉, 贾丽欣, 赵天启, 赵萌莉. 放牧对大针茅草原建群种与优势种空间分布关系的影响. 生态学报, 2019, 39(20): - .

Zhang F, Yang Y, Qiao J R, Jia L X, Zhao T Q, Zhao M L. Effects of grazing on spatial distribution relationships among constructive and dominant species in the *Stipa grandis* steppe. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(20): - .

放牧对大针茅草原建群种与优势种空间分布关系的影响

张 峰, 杨 阳, 乔荠蓉, 贾丽欣, 赵天启, 赵萌莉*

(内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010019)

摘要:为探讨放牧下大针茅草原建群种大针茅 (*Stipa grandis*) 和优势种羊草 (*Leymus chinensis*) 及糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*) 种群空间分布特点及关系, 本实验以内蒙古自治区锡林郭勒盟毛登牧场大针茅草原建群种大针茅、优势种羊草和糙隐子草为研究对象, 通过野外试验, 以地统计学为基础, 采用半方差函数、分形维数及克里格插值法, 分析了围封 (CK) 和放牧 (G) 样地大针茅、羊草及糙隐子草种群小尺度空间分布关系。结果表明: 围封样地大针茅、羊草及糙隐子草植株密度分别为 10.94 株/m²、12.95 株/m²、13.60 株/m², 放牧样地植株密度分别为 16.84 株/m²、48.28 株/m²、28.63 株/m², 放牧显著增加大针茅、羊草及糙隐子草种群密度 ($P < 0.05$); 半方差函数进行模型拟合发现, 大针茅、羊草及糙隐子草种群空间分布函数关系均符合高斯模型; 通过对空间分布函数关系分析, 围封和放牧样地结构比为 $G (93.3\%) > CK (60.4\%)$, 表明放牧样地大针茅种群空间分布主要受结构性因素影响, 而围封大针茅种群则受随机性因素影响较大; 围封和放牧样地分形维数值为 $CK (1.796) > G (1.361)$, 表明放牧样地大针茅、羊草和糙隐子草所形成的空间分布格局相比围封样地较为复杂, 大针茅空间分布对羊草和糙隐子草空间分布的依赖性较弱; 通过立体图分析, 在放牧利用过程中, 羊草处于中低密度时, 及糙隐子草处于高密度时, 均与大针茅种群间的关系从围封中的竞争关系变为放牧过程中的亲和关系, 可见放牧导致种间关系改变。

关键词:地统计学; 克里格插值法; 结构比; 分形维数; 空间分布

Effects of grazing on spatial distribution relationships among constructive and dominant species in the *Stipa grandis* steppe

ZHANG Feng, YANG Yang, QIAO Jirong, JIA Lixin, ZHAO Tianqi, ZHAO Mengli*

College of Grassland, Resource and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China

Abstract: A study was conducted to determine the effects of grazing on spatial distribution characteristics and relationships of constructive species (*Stipa grandis*) and dominant species (*Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa*) in the *S. grandis* typical steppe of Xilinguole, Inner Mongolia. Based on geostatistics, the semi-variance function, fractal dimensions, and kriging interpolation methods were used to analyze the spatial distribution of *S. grandis*, *L. chinensis*, and *C. squarrosa* on the small scale in all treatments. The results showed that the population density of *S. grandis*, *L. chinensis*, and *C. squarrosa* were higher in the grazing treatment (G) than in the enclosure (CK) ($p < 0.05$), which were 10.94, 12.95, and 13.60 plant/m² in the CK, and 16.84, 48.28, and 28.63 plant/m² in the grazing treatment, respectively. The model was fitted by the semi-variance function, the spatial distribution functions of *S. grandis*, *L. chinensis*, and *C. squarrosa* populations were all consistent with the Gaussian model in the CK and grazing treatment. According to the relationship analysis of the spatial distribution, the structure ratio was 93.3% in the grazing treatment and 60.4% in the

基金项目: 国家自然科学基金 (31861143001); 草地资源教育部重点实验室基金

收稿日期: 2018-04-13; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nmglmzh@126.com

CK, which indicates that the population distribution of *S. grandis* was affected by structural factors in the grazing treatment and was influenced by random factors in the CK. The fractal dimension values of the CK and grazing treatment were 1.796 and 1.361 respectively. This means the spatial distribution patterns of *S. grandis*, *L. chinensis* and *C. squarrosa* in the grazing treatment were more complex than that in the CK, and the spatial distribution of *S. grandis* is less dependent on *L. chinensis* and *C. squarrosa*. The three-dimensional map analysis showed that the relationship of mid-low density of *L. chinensis* and high density of *C. squarrosa* changed from a competitive relationship in the CK to an affinity in the grazing treatment with *S. grandis*. Therefore, grazing may change the inter-species relationship.

Key Words: geo-statistic; Kriging interpolation; structure ratio; fractal dimension; spatial distribution

种间关系是生态学研究领域的基本内容,是植物群落重要的数量与结构特征^[1],是形成植物群落结构和空间格局的主要动力^[2],也是定量评价种群在群落中所处地位及作用的重要方法之一^[3],其决定群落物种组成及结构,影响群落动态变化、生物多样性及空间分布格局,并能有效解释群落构建和环境变化过程中生态学过程及其机制,进而预测群落演替趋势^[4]。目前对群落物种间关系的研究较多^[5],但主要通过物种的生态位和种间联结对群落物种间相互关系进行研究,生态位可以综合反映物种在其所处的群落生境中拥有的地位和功能以及其自身所处的位置,其变化可以反映演替过程中群落物种间及群落生境相互作用的结果及其规律,而种间联结可以反映物种之间相互作用而在空间分布上的相互关联性,但大多数的研究主要结合总体关联性分析、 χ^2 检验、AC 联结系数及 Spearman 秩相关系数来描述物种间的关系^[6,7],在种群层次下,对空间异质性及空间分布的研究虽然也不在少数,但利用地统计学进行小尺度下种群优势物种间空间分布的研究方法较少。而空间异质性是形成空间格局的主要因素,是多个生态学过程综合作用的结果,也是生态学家研究不同尺度自然生态系统过程及其产生的格局时重要的手段^[8-10]。通过对小尺度下种群空间异质性的研究,进而去研究植物种群空间分布格局及其动态变化关系,在实验取样过程中,省时省力,并且能有效控制实验取样及操作带来的误差,通过平面及立体三维成像,模拟还原大尺度下物种分布及种间关系。

大针茅草原是典型草原的代表之一,在维持生态系统服务及功能和畜牧业生产方面起着不可替代的作用^[11]。放牧是大针茅草原的基本利用方式之一,研究表明通过放牧可以改变植物冠层高度造成植物对光照的截获能力发生改变并影响其种间关系^[12],对群落及种群空间格局会造成一定的影响^[13]。而植物间相互竞争和促进关系决定着群落结构及其动态变化^[14,15]。特别是建群种大针茅与优势种羊草及糙隐子草的时空变化及结构位移会导致建群种和优势种种群数量特征发生变化,也会造成种群空间分布格局及其种间关系发生变化^[16]。以往的研究主要集中在单一种群的空间异质性及空间格局^[17],对种间关系的研究主要集中在亲和或竞争关系上^[18],对其种间关系的动态变化的研究相对较少,对种群间各种群密度空间分布消长特征的研究更少。在种群空间分布研究主要集中在异质性方面,且多为单种群研究,种间关系研究则集中在种对间亲和关系或竞争强度方面,缺乏对空间分布数量消长规律的探讨,但无论是物种的种内竞争或种间竞争均受植物种群密度的影响,并且种群密度是影响物种竞争能力的关键因素之一^[19],所以有必要通过植物种群密度对种间空间分布关系进行研究,并从空间异质性方面分析其空间分布特点^[20,21],从结构性因素和随机性因素角度来分析其种群空间分布的发生原因^[22],定性的阐释大针茅、羊草和糙隐子草三者间空间分布数量消长关系。

本文以大针茅草原建群种大针茅和优势种羊草及糙隐子草为研究对象,采用地统计学软件 GS+9.0 进行分析,将优势种羊草和糙隐子草空间分布的区域化随机变量定义为有序的坐标变量,并以此为基础分析围封和放牧对建群种大针茅区域化变量受优势种羊草和糙隐子草的影响特点和影响程度,探讨大针茅、羊草及糙隐子草三者空间分布规律及其相互关系及对草地放牧的响应,为草地合理利用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于内蒙古锡林浩特市毛登牧场(116.03°—116.50°E, 44.80°—44.82°N),草地属于典型草原大针

茅草原。该区域气候属于温带干旱大陆性气候,海拔约 1055m。年平均气温 0—1℃,无霜期 90—115 d, $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 的积温为 1800℃。年平均降水量为 300—360mm。光、水、热同期。草地建群植物为大针茅 (*Stipa grandis*), 主要优势种为糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*)、羊草 (*Leymus chinensis*), 伴生种为知母 (*Anemarrhena asphodeloides*), 常见种有黄囊苔草 (*Carex korshinskyi*)、黄花黄芪 (*Astragalus luteolus*)、冰草 (*Agropyron cristatum*)、冷蒿 (*Artemisia frigida*) 等。土壤以栗钙土为主,有机质含量 2%—3%,较肥沃。

1.2 样地选择及实验方法

试验于 2015 年 8 月中旬生物量高峰期进行,在研究区内选择放牧 (G) 草地,以围封草地作为对照 (CK), 草地在地形地貌、土壤组成成分、气候、原生群落组成与类型上基本一致,其中放牧样地全年放牧且每年 8 月底进行一次刈割,放牧年限超过 20 年,2014—2015 年通过移动围笼测定放牧利用率为 35.6%,属于轻度放牧;对照样地于 2005 年开始围栏封育。在上述样地分别选取具有代表性的地段,设置 10 m×10 m 的大样方,将其划分为 100 个 1 m×1 m 的小样方,以西北角为样方原点,水平方向沿东扩散,竖直方向沿南扩散,原点坐标为 (1,1),最东南角坐标为 (10,10),记录每个小样方中建群种大针茅、优势种羊草及糙隐子草的株丛数。

1.3 数据分析

1.3.1 建群种大针茅、优势种羊草及糙隐子草种群密度

在 Microsoft Excel 2010 中对原始数据进行整理,并对建群种及优势种植株密度均值、标准差、变异系数、峰度、偏度等进行描述性统计分析,在 SAS 9.0 软件进行数据统计分析;在 SPSS19.0 中采用单样本 Kolmogorov-Smirnov 检验进行正态性检验,显著水平为 $\alpha = 0.05$,即当 $PK-S > 0.05$,则服从正态分布,否则需要进行数据转换再进行正态性检验,通过则能进行地统计学分析。放牧区大针茅密度经过对数转化后符合正态分布。

1.3.2 空间分布格局

对在空间上连续分布的物种,通常采用半方差变异函数进行分析,然后进行分形维数及平面及 3D 立体来分析建群种大针茅、优势种羊草及糙隐子草空间分布格局。在拟合过程中对变异函数三个关键参数进行估计,即块金值 (C_0)、基台值 (C_0+C) 及变程 (A),基台值 (C_0+C) 包括块金值 (C_0) 和空间结构值 (C),可以反映出样地变量的变异强度,当距离较小时,半方差也较小,表明空间结构最强,随着距离增大,半方差逐渐增大,表明空间结构随着距离增加,空间结构逐渐变弱;块金值 (C_0) 表示的是变量受随机性因素影响的程度,从与原点的截距中也可看出;而 C/C_0+C 则为结构比,表示的是变量的空间相关性及变量空间异质性,本实验中表示的是建群种大针茅对优势种羊草及糙隐子草种群密度的空间依赖及空间自相关程度,当 $C/C_0+C > 75\%$ 时,表示系统空间自相关程度很强,当比值在 25% — 75% 时,空间自相关程度处于中等水平,当比值小于 25%,则说明空间自相关程度较弱;变程 A_0 表示空间变量对空间位置的依赖性,反映了空间变量在某一位置的扩散性,本研究反映的是建群种大针茅空间分布密度对羊草及糙隐子草植株密度的依赖性。分形维数是分隔距离及其对应的半方差函数值经过对数转化而绘制的双对数图。对建群种大针茅和优势种羊草及糙隐子草种群空间分布关系进行分维数分析时不用考虑尺度大小,数值大小与其种群空间分布格局及种群空间依赖程度等有关。半方差变异函数公式如下:

$$r(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i + h) - Z(x_i)]^2$$

式中: $r(h)$ 为半方差函数, h 为步长。 $Z(x_i+h)$ 和 $Z(x_i)$ 分别指变量 $Z(x)$ 在空间位置 x_i+h 和 x_i 上的实测值 [$i=1,2,\dots,N(h)$], $N(h)$ 是间距为 h 的样本对的数目。

使用 GS+ 9.0 软件进行半方差函数分析得到最优模型及建群种及优势种空间分布的分形维数,通过克里格 (Kriging) 插值法绘制空间分布 3D 立体图,通过峰谷之间的过渡及凹凸情况来判断建群种及优势种种群间空间分布的情况。

2 结果与分析

2.1 建群种及优势种空间分布的数量和密度特征

对放牧区(G)和围封区(CK)建群种大针茅和优势种羊草及糙隐子草种群密度进行正态检验显示均服从正态分布($P_{K-S}>0.05$),则可进行地统计学及其他相关分析。CK样地大针茅、羊草及糙隐子草植株密度分别为10.94株/m²、12.95株/m²和13.60株/m²,G样地植株密度分别为16.84株/m²、48.28株/m²和28.63株/m²,均显著高于CK样地($P<0.05$),说明轻度放牧条件下,家畜的适当采食有利于3种优势植物密度增加。CK样地中,大针茅、羊草及糙隐子草植株密度最小值分别为5株/m²、1株/m²和1株/m²,G样地大针茅、羊草及糙隐子草植株密度最小值分别为8株/m²、3株/m²和5株/m²,各物种密度最小值均高于CK样地;但在CK样地中,大针茅、羊草及糙隐子草植株密度极差分别为16、52和31株/m²,G样地下,植株密度极差分别为24、138和74株/m²,均大于CK样地,说明放牧条件下,物种密度变化幅度增大。与CK样地相比,G样地建群种大针茅和优势种羊草变异系数较大,优势种糙隐子草变异系数较小,说明G样地大针茅和羊草种群分布均匀程度更高,而糙隐子草种群分布均匀程度更低(表1)。

表1 种群密度描述性统计
Table 1 Descriptive statistics for population density

植物种群 Plant population	处理 Treatment	密度 Density	标准偏差 STD	标准误差 SE	变异系数 C.V.	最小值 Min	最大值 Max	极差 range
大针茅	CK	10.94b	3.05	0.305	0.279	5	21	16
<i>Stipa grandis</i>	G	16.84a	5.4	0.543	0.321	8	32	24
羊草	CK	12.95b	8.257	0.843	0.638	1	53	52
<i>Leymus chinensis</i>	G	48.28a	30.953	3.111	0.64	3	141	138
糙隐子草	CK	13.60b	7.174	0.721	0.528	1	31	30
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	G	28.63a	14.435	1.443	0.504	5	79	74

2.2 建群种与优势种的空间分布函数关系

对2块样地建群种大针茅和优势种羊草及糙隐子草空间分布关系进行半方差函数分析,结果显示CK样地和G样地建群种大针茅和优势种羊草及糙隐子草的半方差函数值随着分隔距离的增大而逐渐增大,到达一定分隔距离值后,半方差值逐渐加大并趋于平缓形成基台(图1)。CK样地和G样地适用的最优模型均为高斯模型,各处理拟合模型决定系数分别是98.1%和99.8%。结果显示C0大小分别为6.33和0.0045,表明CK样地大针茅种群空间分布受随机性因素影响较大,而G样地大针茅种群空间分布受随机性因素影响较小;CK样地中结构比为60.4%,空间相关性处于中等水平,说明CK样地大针茅空间分布即受结构性因素影响大,而且受随机性因素影响也较大;而G样地结构比为93.3%,空间相关性很强,说明G样地大针茅空间分布主要受结构性因素影响,受随机性因素影响很小(表2)。

表2 大针茅空间格局的变异函数分析
Table 2 The semi-variance functional analysis of *Stipa grandis*

处理 Plot	模型 $r(h)$	块金值 C_0	基台值 C_0+C	结构比 C/C_0+C	变程 A	残差平方和 RSS	决定系数 $R^2/\%$
CK	高斯	6.33	16.0	0.604	34.85	1.28	98.1%
G	高斯	0.0045	0.0676	0.933	46.76	6.86×10^{-6}	99.8%

2.3 建群种与优势种空间分布的分形维数

CK样地和G样地的分形维数值分别是1.796和1.361。CK样地分形维数值接近于2,说明CK样地大针茅空间分布相对羊草和糙隐子草密度所形成的空间分布格局比较简单,大针茅空间分布对羊草和糙隐子草空

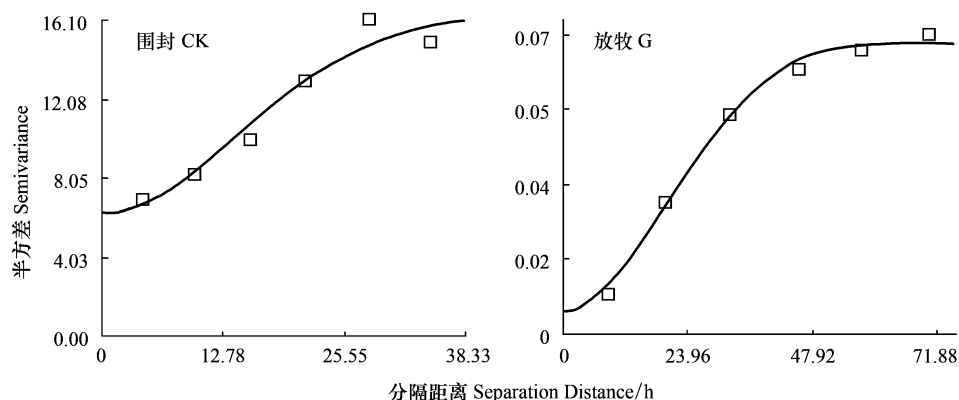


图 1 大针茅种群空间分布半方差图

Fig.1 The semi-variogram of *Cleistogenes squarrosa*

间分布的依赖性较强,并且大针茅、羊草、糙隐子草空间分布形成的空间格局及其相互依赖性主要受结构性因素影响。G 样地分形维数值为 1.361,说明 G 样地大针茅、羊草和糙隐子草所形成的空间分布格局较为复杂,大针茅空间分布相对羊草和糙隐子草空间分布的依赖性较弱,并且所形成的空间格局及相互依赖性不仅受结构性影响大,受随机性影响也较大。与 CK 样地相比,G 样地分形维数值较小,大针茅空间分布相对于羊草及糙隐子草的空间分布的依赖性减弱,也使大针茅、羊草和糙隐子草所形成的空间分布格局变得复杂。

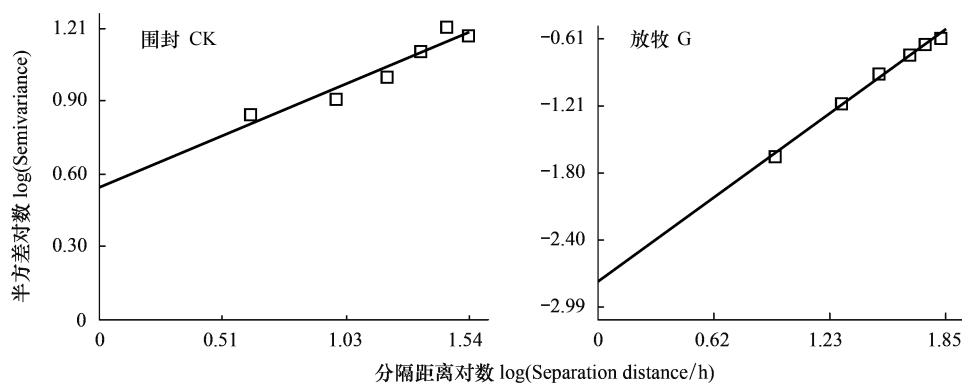


图 2 大针茅空间分布的分形维数

Fig.2 Fractal of spatial distribution *Stipa grandis*

2.4 建群种与优势种空间分布的 3D 图

对大针茅、羊草、糙隐子草种群空间分布通过 kriging 插值法进行绘制其空间分布 3D 立体图。从起伏剧烈程度及立体图峰谷间的过渡及凹凸情况可以看出大针茅与羊草及糙隐子草种群空间分布关系。在 CK 样地,随着羊草种群密度增加,大针茅种群密度呈现出逐渐降低的特点;随着糙隐子草种群密度增加,大针茅种群密度呈现出先增加后降低的特点。当羊草密度低,糙隐子草密度中等水平时,大针茅处于种群密度最大水平;当羊草密度大,糙隐子草密度低时,大针茅处于种群密度最低水平。在 G 样地,随着羊草种群密度增加,大针茅种群密度呈现出先增加后降低的特点;随着糙隐子草种群密度增加,大针茅种群密度呈现出逐渐增加的特点。当羊草密度处于中等密度水平,糙隐子草密度处于中等或高密度水平时,大针茅处于种群密度最大水平;当羊草及糙隐子草密度均处于低密度水平时,大针茅处于种群密度最低水平。并且在 G 样地,特别是当羊草处于中等密度水平且糙隐子草密度处于高密度水平时,存在一些高密度或中密度斑块;当羊草和糙隐子草均处于低密度水平时,存在一些中密度或低密度斑块(图 3)。

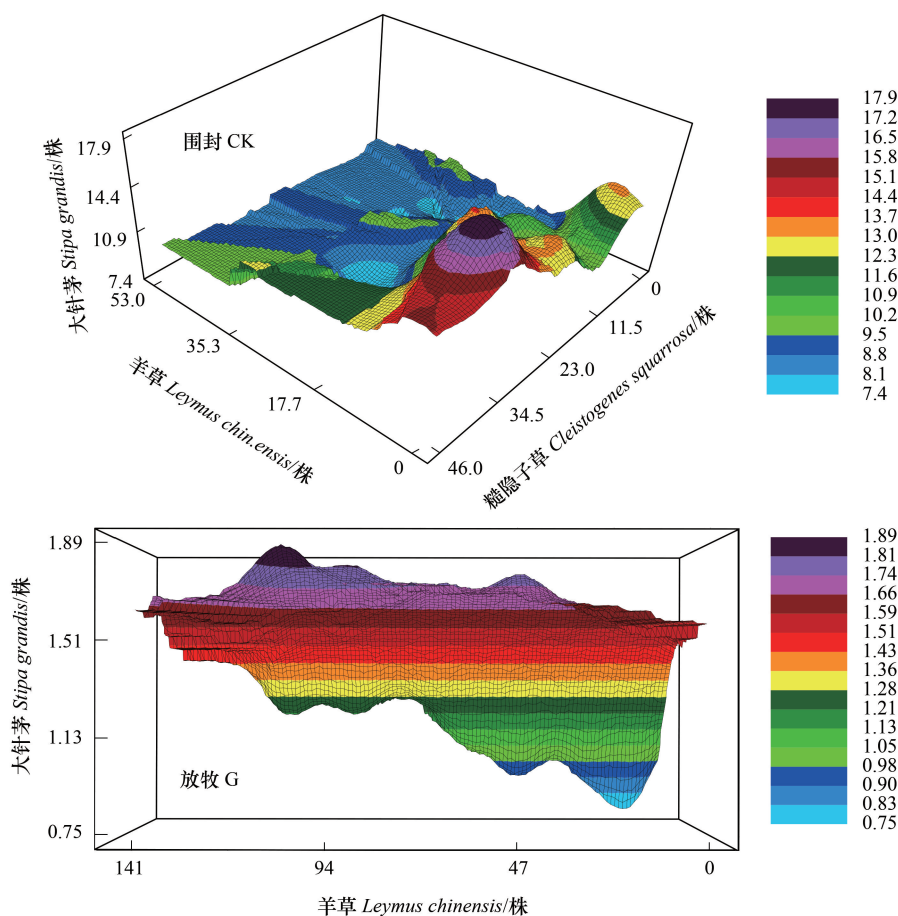


图3 大针茅空间分布的3D图

Fig.3 The three--dimensional map of spatial distribution *Stipa grandis*

3 讨论与结论

放牧作为天然草地的主要利用方式之一,在长期的草地的长期利用过程中,放牧对草地植被种群密度有显著影响。本研究中,与围封样地相比,放牧显著增加了建群种大针茅和优势种羊草及糙隐子草种群密度。草地在放牧过程中受到家畜选择性采食、游走及践踏等牧食行为影响,导致了大针茅种群株丛破碎化^[23],从而使大针茅种群密度增加,这与前人研究结果一致^[12,24]。本研究中建群种大针茅密度比围封草地增加了 5.9 株/ m^2 ,优势种羊草及糙隐子草密度分别增加了 35.33 株/ m^2 、15.03 株/ m^2 ,放牧使羊草密度相比于大针茅及糙隐子草密度增加更显著,一方面是因为大针茅及糙隐子草均为多年生丛生禾草,放牧对其繁殖的调节体现在种群密度、株丛大小及分蘖数量上^[25]。放牧会移除一部分植株,降低顶端优势,促进丛生禾草分蘖,株丛增大及植株密度增加^[26],而羊草为多年生根茎禾草,分蘖过程中种群密度增加更为显著。另一方面是因为放牧改变了种间关系^[27,28],而种间竞争的能力取决于物种的生活习性、生活型和生态幅度等,放牧提高了空间异质性并降低了物种间的竞争强度^[29,30],并且植物的生长速率、个体大小、营养器官数目及其抗逆性均会对种间竞争造成影响。本研究中,大针茅与羊草处于上层,糙隐子草处于下层,在围封样地,大针茅种群密度与羊草呈负相关,在糙隐子草高密度时与之呈负相关,在糙隐子草中低密度时与之呈正相关,放牧导致大针茅种群密度与中低密度的羊草呈正相关,与糙隐子草呈正相关,由于在羊草中低密度区与羊草种群关系由竞争变为亲和,有利于羊草种群密度显著增加。在围封过程中,糙隐子草与大针茅间为竞争关系,在放牧过程中,糙隐子草与大针茅关系变为亲和关系,使糙隐子草种群密度增加,但由于糙隐子草植株高度较低,处于群落底层,

光照与资源的利用效率低于大针茅及羊草种群^[31],并且隐子草为多年生丛生禾草,在分蘖过程中一部分能量用于植株丛幅增加,以至于种群密度没有羊草种群增幅显著。

放牧与围封除了建群种大针茅与优势种羊草及糙隐子草种群密度不同外,建群种与优势种种群空间动态变化过程也发生改变,地统计学分析建群种大针茅与优势种羊草及糙隐子草空间分布结果表明,二者的半方差函数与分形维数存在一定的差别,围封与放牧样地结构比分别为 60.4%和 93.3%,表明大针茅空间分布空间自相关程度处于中等水平,并且通过结构比可以看出,围封草地大针茅空间分布受结构性因素影响,而且受随机性因素影响较大;而放牧草地大针茅空间分布空间自相关程度非常高,说明大针茅空间分布主要受结构性因素影响,受随机性因素影响非常小;而分形维数显示围封草地大针茅、羊草及糙隐子草空间结构更为简单,大针茅对羊草及糙隐子草的依赖性要高于放牧草地。原因在于半方差函数进行最优模型选取时,围封草地随机因素影响的块金值 C_0 值过大,导致大针茅空间分布受随机性因素影响较大,并且本文是对小尺度下大针茅、羊草及糙隐子草空间分布关系进行分析,存在研究尺度效应。

放牧会显著增加建群种大针茅和优势种羊草及糙隐子草种群密度,尤其是对优势种羊草种群密度更甚;其次,在放牧利用过程中,羊草处于中低密度时,及糙隐子草处于高密度时,均与大针茅种群间的关系从围封中的竞争关系变为放牧过程中的亲和关系,表明放牧会改变种间关系。

参考文献 (References):

- [1] 崔海军,张勇,张银峰,田昆,肖德荣,王凯,郭应,李龙江. 贵州娘娘山湿地藓类沼泽植物群落特征及优势种种间关系. 生态学杂志, 2018, 37(9): 2619-2626.
- [2] 任珩,赵成章. 高寒退化草地狼毒与赖草种群空间格局及竞争关系. 生态学报, 2013, 33(2): 435-442.
- [3] 苏志尧,吴大荣,陈北光. 粤北天然林优势种群生态位研究. 应用生态学报, 2003, 14(1): 25-29.
- [4] 郑超超,伊力塔,张超,余树全,库伟鹏,钱逸凡,凌骅. 浙江江山公益林物种种间关系及 CCA 排序. 生态学报, 2015, 35(22): 7511-7521.
- [5] 房飞,胡玉昆,张伟,公延明,柳妍妍,杨秀娟. 高寒草原植物群落种间关系的数量分析. 生态学报, 2012, 32(6): 1898-1907.
- [6] 郭俊兵,狄晓艳,李素清. 山西大同矿区煤矸石山自然定居植物群落优势种种间关系. 生态学杂志, 2015, 34(12): 3327-3332.
- [7] 简小枚,税伟,陈毅萍,江聪,胡颖,王前锋,黄梦圆. 云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种种间关系. 应用生态学报, 2018, 29(2): 492-500.
- [8] Pickett S T A, Canham C D. 景观生态学: 生态系统的空间异质性. 生态学杂志, 1999, 18(6): 71-74.
- [9] 李海滨,王政权,王庆成. 空间异质性定量研究理论与方法. 应用生态学报, 1998, 9(6): 651-657.
- [10] Titus J H, Nowak R S, Smith S D. Soil resource heterogeneity in the Mojave desert. Journal of Arid Environments, 2002, 52(3): 269-292.
- [11] 安渊,李博,杨持,闫志坚,韩国栋. 不同放牧率对大针茅种群结构的影响. 植物生态学报, 2002, 26(2): 163-169.
- [12] 安慧,杨新国,刘秉儒,李学斌,何秀珍,宋乃平. 荒漠草原区弃耕地植被演替过程中植物群落生物量及土壤养分变化. 应用生态学报, 2011, 22(12): 3145-3149.
- [13] 殷国梅,吕世杰,丁海君,薛艳林,白春利,刘永志. 不同载畜率对短花针茅荒漠草原建群种空间异质性的影响. 草地学报, 2017, 25(3): 486-491.
- [14] Callaway R M, Walker L R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. Ecology, 1997, 78(7): 1958-1965.
- [15] Armas C, Pugnaire F I. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. Journal of Ecology, 2005, 93(5): 978-989.
- [16] 卫智军,杨静,杨尚明. 荒漠草原不同放牧制度群落稳定性研究. 水土保持学报, 2003, 17(6): 121-124.
- [17] 刘冰,赵文智. 荒漠绿洲过渡带泡泡刺灌丛沙堆形态特征及其空间异质性. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2814-2820.
- [18] 刘红梅. 短花针茅草原群落特征与草地空间异质性对不同放牧制度的响应[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2011.
- [19] 李博,陈家宽,沃金森 A R. 植物竞争研究进展. 植物学通报, 1998, 15(4): 18-29.
- [20] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. Ecology, 1992, 73(6): 1943-1967.
- [21] Li H, Reynolds J F. On definition and quantification of heterogeneity. Oikos, 1995, 73(2): 280-284.
- [22] Bekele A, Hudnall W H. Stable carbon isotope study of the prairie-forest transition soil in Louisiana. Soil Science, 2003, 168(11): 783-792.
- [23] 索培芬,屈志强,王忠武,李治国. 大针茅草原植物群落和绵羊增重对载畜率的响应. 草业科学, 2017, (1): 34-39.
- [24] 焦树英,韩国栋,刘俊清. 荒漠草原地区冷蒿构件及其动态规律对载畜率的响应. 中国草地学报, 2009, 31(4): 80-84.

- [25] Butler J L, Briske D D. Population structure and tiller demography of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium* in response to herbivory. *Oikos*, 1988, 51(3): 306-312.
- [26] 张晓娜, 哈达朝鲁, 潘庆民. 刈割干扰下内蒙古草原两种丛生禾草繁殖策略的适应性调节. *植物生态学报*, 2010, 34(3): 253-262.
- [27] Hooper D U, Chapin III F S, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35.
- [28] 王璠, 张荣, 魏盼盼, 独占彪, 杜京旗, 孙国钧. 施肥和刈割对植物群落种间关系的影响. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2010, 46(S1): 7-13.
- [29] Yamauchi A, Yamamura N. Herbivory promotes plant production and reproduction in nutrient-poor conditions: effects of plant adaptive phenology. *American Naturalist*, 2004, 163(1): 138-153.
- [30] Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Sperlich S, Schmidt W. Explaining grassland biomass-the contribution of climate, species and functional diversity depends on fertilization and mowing frequency. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1088-1097.
- [31] 张永亮, 王建丽, 胡自治. 杂花苜蓿与无芒雀麦混播群落种间竞争及稳定性. *草地学报*, 2007, 15(1): 43-49