

DOI: 10.20103/j.stxb.202211303462

韩大勇, 王继丰, 杨允菲, 张维. 放牧干扰和种内竞争对伊犁河谷黑鳞顶冰花种群空间分布格局的影响. 生态学报, 2023, 43(20): 8556-8563.

Han D Y, Wang J F, Yang Y F, Zhang W. Impacts of grazing and intraspecific competition on spatial distribution patterns of *Gagea nigra* population in the Ili Valley. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(20): 8556-8563.

放牧干扰和种内竞争对伊犁河谷黑鳞顶冰花种群空间分布格局的影响

韩大勇^{1,2}, 王继丰³, 杨允菲^{1,2}, 张 维^{1,2,*}

1 伊犁师范大学生物与地理科学学院, 伊宁 835000

2 伊犁师范大学生物资源保护与利用研究所, 伊宁 835000

3 黑龙江省科学院自然与生态研究所, 哈尔滨 150040

摘要: 植物种群格局分析已有大量研究, 但是大多数研究都是从格局推测过程, 而很少根据已知的生态过程来检验格局。以新疆伊犁河谷分布的黑鳞顶冰花为研究对象, 在放牧干扰和无放牧干扰地点分别建立了 8 个重复样地(样地面积 2 m×2 m), 分析放牧干扰和种内竞争两种生态过程对黑鳞顶冰花种群空间分布格局的影响。两个地点共测量了 4677 株, 其中放牧地点 819 株, 未放牧地点 3858 株。在放牧干扰下, 8 个样地的黑鳞顶冰花均在小尺度($r < 2$ cm)上表现为随机分布, 在大尺度($r > 2$ cm)上表现为聚集分布, 主要与放牧践踏形成的生境异质性有关; 在无牧条件下, 8 个样地黑鳞顶冰花种群均在小尺度上表现出显著的均匀分布特征, 在较大尺度则显示为随机分布特征, 前者主要与种内资源竞争过程有关, 后者主要与生境均质化有关。无论在无牧还是放牧干扰下, 黑鳞顶冰花种群最大聚集规模与种群密度之间均存在显著的负相关关系。放牧干扰下各样地种群最大聚集规模介于 20.26—168.71 cm² 之间, 平均值 54.61 cm², 明显高于无牧条件的 8.26 cm²。放牧干扰和种内竞争两种生态过程产生了明确且不同的空间分布格局, 放牧导致黑鳞顶冰花个体出现更大程度的空间聚集, 突出显示出干扰在种群空间分布格局形成中的重要性。

关键词: 生态过程; 空间分布格局; 黑鳞顶冰花; 点格局分析; 伊犁河谷

Impacts of grazing and intraspecific competition on spatial distribution patterns of *Gagea nigra* population in the Ili Valley

HAN Dayong^{1,2}, WANG Jifeng³, YANG Yunfei^{1,2}, ZHANG Wei^{1,2,*}

1 College of Biological and Geographic Sciences, Yili Normal University, Yining 835000, China

2 Institute of Biological Resources Conservation and Utilization, Yili Normal University, Yining 835000, China

3 Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040, China

Abstract: There have been many studies on the analysis of plant population pattern, but most of them speculate from the pattern process, and rarely test the pattern according to the known ecological process. In this paper, the *Gagea nigra* population distributed in the Ili River Valley in Xinjiang was taken as the research object. *Gagea nigra* is an ephemeral plant, and its population structure and distribution are mainly related to the intraspecific competition process when there is no other disturbances. This study established 8 duplicate plots (with an area of 2 m×2 m) at grazing disturbance and ungrazing disturbance sites, respectively, and analyzed the impacts of grazing disturbance and intraspecific competition on the spatial distribution pattern of *Gagea nigra* population. A total of 4677 individuals were measured at two sites, with a

基金项目: 伊犁师范大学生物生态学校级重点学科项目(YLUPE2023ZD01); 伊犁师范大学引进博士科研启动项目(201805)

收稿日期: 2022-11-30; **采用日期:** 2023-07-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangwei@ylnu.edu.cn

total of 819 individuals at grazing site and 3858 individuals at ungrazing site. The population density ranged from 72.5 to 159.25 individuals/m² in ungrazing disturbance site, with an average of 120.56 individuals/m², which was significantly higher than that of grazing disturbance sites. Under grazing disturbance, the *Gagea nigra* populations in all 8 plots showed random distribution at small scale ($r < 2$ cm) and aggregated distribution at larger scale ($r > 2$ cm), which mainly related to habitat heterogeneity introduced by grazing and trampling; Under ungrazing conditions, the *Gagea nigra* exhibited significant uniform distribution at small scale ($0 < r \leq 1.81$ cm), while it exhibited random distribution at larger scale ($1.82 < r < 9.56$ cm). The former was mainly related to intraspecific resource competition, while the latter was mainly related to habitat homogenization. No matter under no grazing or grazing disturbance, the maximum aggregation scale of the *Gagea nigra* population decreased with the increase of population density, and there was a significant negative correlation between the two variables ($P < 0.05$). The maximum aggregation scale of the population under grazing disturbance ranged from 20.26 to 168.71 cm², with an average value of 54.61 cm², which was significantly higher than the 8.26 cm² under ungrazing conditions. Therefore, the two ecological processes, grazing disturbance and intraspecific competition, have produced clear and different spatial distribution patterns, and grazing disturbance has led to greater spatial aggregation at larger scale in *Gagea nigra* population, highlighting the importance of disturbance in the formation of population spatial distribution patterns. This study provides certain theoretical support for understanding how ecological processes generate population spatial distribution patterns. In view of grassland restoration, special attention should be paid to the positive feedback regulation mechanism generated by grazing interference to prevent the continuous deterioration of the grassland.

Key Words: ecological process; spatial distribution pattern; *Gagea nigra*; point pattern analysis; Ili river valley

空间分布格局是植物种群的重要特征之一,是多种生态过程作用的综合反映,包括种内或种间竞争和互利^[1-3]、生境异质性^[4-6]、密度依赖性死亡^[7-8],种子扩散限制^[9-11]、植物-草食动物的相互作用^[12]、人为干扰^[13-15]等。分析植物种群空间分布格局对于理解种群结构的形成过程、影响因素以及生产上的管理利用均具有重要意义。

空间分布格局研究面临的主要挑战是如何有效地解释观测到的格局和生态过程之间的关系^[16]。在以往的研究中,生态学家大多致力于从格局推测过程^[17-18],即在某一时刻测定植物种群的空间分布格局,进而分析产生格局的生态过程,如均匀分布可以反映种间或种内竞争作用^[19],集群分布可能反映生境异质性^[20]。但是,由此产生的问题是难以获得准确的结论,原因在于同一种格局可能是由多个过程产生^[19],如种子散布限制和生境异质性都会产生聚集分布格局^[10, 21]。因此,根据格局反推生态过程而得出的研究结论往往比较模糊。尽管也有研究遵循了根据过程验证格局的思路^[4, 10, 13, 22],基本揭示了生态过程的作用程度和作用机制,但是,同样也面临着—个过程可能因环境差异而产生多个格局的问题^[23]。对此,一个可能的解决方式就是通过设计合理的取样方案和选择合适的研究对象,在实验设计时就主要生态过程考虑清楚,尽可能排除目标因素以外的干扰,从而获得尽可能清晰的结论。尽管在野外条件下分离不同的生态过程很难操作^[22],但是如果研究对象合适,也能够获得理想的结果,从而直接揭示生态过程是如何形成格局的。

本文以伊犁河谷分布的黑鳞顶冰花为研究对象,分析放牧干扰和种内竞争对种群分布格局的影响。该植物为早春类短命植物,返青早,3月中旬进入盛花期时,其他植物还没萌发,或者仅有3—5 mm高的幼苗,为验证种内竞争提供了合适的材料。另外,分布于坡地种群常受到放牧干扰,牛、羊等家畜常年踩踏,形成牧道,牧道上没有黑鳞顶冰花生长,显著影响种群分布格局。已有很多研究证实家畜践踏导致幼苗死亡率增加^[24-26]。为此,本文预设放牧和种内竞争是影响黑鳞顶冰花种群分布的主要生态过程,每个过程会产生不同的格局,通过对比分析两个生态过程下黑鳞顶冰花空间分布格局的变化规律,以更好地理解这些过程是如何影响顶冰花的种群结构和分布格局的。该假设主要基于以下两个方面的考虑:(1)放牧干扰的践踏作用提高生境异质性,增加种群空间聚集程度;(2)在无牧条件下,种内个体对有限资源的竞争,聚集程度将会降低,反映了植物

个体之间的邻域竞争效应。

1 研究方法

研究区位于新疆维吾尔自治区伊犁哈萨克自治州察布查尔锡伯自治县,县内地势自南向北形成多级阶梯,地形分为南部山区和山前丘陵、中部倾斜平原、北部河谷阶地和河漫滩 4 个地貌单元。年均气温 7.9℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温 2800—3850℃,无霜期 140 d。最冷月 1 月均温 -4.7℃,最热月 7 月均温 23.7℃,全年日照时数 2805.7 h。受地形影响,降水分配不均,南部山区年平均降水量较高,为 300—400 mm,年平均蒸发量为 1300 mm,北部平原为 200 mm 左右,年平均蒸发量为 1630 mm^[27]。

黑鳞顶冰花是伊犁河谷早春类短命植物,2 月末 3 月初冰雪未消融时开始萌动,3 月中下旬进入花期,4 月末 5 月初为枯黄期。本研究按照黑鳞顶冰花的典型分布生境,在乌孙山北麓选择了两个研究地点。第 1 个研究地点位于察布查尔县加尕斯台乡(81°7'13"E,43°30'37"N)的低山丘陵地带,海拔 1629 m,坡度为 30°左右,相对高差 30—50 m。研究样地位于阳坡,样地内黑鳞顶冰花呈小片分布,株高 11—15 cm,花较大,平均单株结实量 33.6 粒。尽管本研究没有控制放牧强度,但是选择的样地处于传统放牧草场,存在较长的放牧历史,根据向当地牧民的了解,至少在 50 年以上。由于牛、羊的长期、反复踩踏,在样地中形成了 10—50 cm 宽不等的牧道,从而形成干扰空隙。在牧道上无黑鳞顶冰花生长,只有少量耐践踏的冷蒿(*Artemisia frigida*)、新疆苔草(*Carex turkestanica*)等。在该样地放牧干扰起主要作用。第 2 个研究地点位于琼博拉国家森林公园(80°59'26"E,43°30'30"N),与地点 1 相距约 30 km,无放牧干扰。地貌类型为山前倾斜平原,海拔略低,为 1503 m,地势微有起伏。黑鳞顶冰花种群在本地点发育广泛,呈连片分布,株高 5—10 cm,花较小,平均单株结实量 14.5 粒。在该样地种内竞争起主要作用(表 1)。

表 1 伊犁河谷黑鳞顶冰花种群的 2 个研究地点基本特征

Table 1 Characteristics of the two study sites of the population of *Gagea nigra* in the Ili Valley

特征 Characteristics	放牧干扰地点 Grazing disturbance site	种内竞争地点 Intraspecific competition site
年平均降水量 Average annual precipitation/mm	205	488
地形 Terrace	低山丘陵	山前倾斜平原
海拔 Altitude /m	1692	1503
土壤类型 Soil type	砂壤土	粗砂壤土
利用方式 Utility regime	放牧草地	围封草地

野外调查时间为 2020 年春季 3 月中旬。为了增加研究结论的可靠性,本研究采用重复取样方法设置样地^[28—29],每个研究地点选择土壤质地均匀的地段设置样地。样地面积 2 m×2 m,每个地点 8 次重复,总计 16 个样地。将每个样地均匀划分为 4 个 1 m×1 m 网格,使用相机逐网格拍摄高清照片。使用 Getdata 2.22 图像识别软件(<http://getdata-graph-digitizer.com/>)获取照片中每个植株的平面坐标。坐标点基本位于植株的中心位置。

对黑鳞顶冰花空间坐标数据利用 R 语言的 spatstat 包进行空间点格局分析并绘图^[30]。由于本文关注的问题之一是种内竞争对空间分布格局的影响,因此,选择了 $G(r)$ 函数作为空间分布统计量。该函数计算的是一个点与最近邻点之间的距离,适合于用来检验植物种内竞争效应是否存在^[31]。在强度为 λ 的均质泊松过程中,最近邻点距离的理论分布函数为:

$$G_{\text{pois}}(r) = 1 - \exp(-\lambda\pi r^2)$$

选择完全随机空间模型(CSR)作为零模型,也称为均质泊松模型。该模型的假设是聚集强度 λ 在空间上是稳定的,或者说均质的^[19, 32]。在本研究的取样范围内,无明显地形、地貌和土壤质地的变化,不存在明显影响黑鳞顶冰花生长格局的一阶效应,因此,选择 CSR 模型是合适的。采用蒙特卡罗置换方法对模型的效果进

行检验,模拟次数 199 次,获得任何 r 值处 $G_{\text{pois}}(r)$ 的逐点上下包迹线。如果 $G_{\text{obs}}(r) > G_{\text{pois}}(r)$, 这时观测值将落在上包迹线之外,表示点格局中的最近邻点距离短于均质泊松过程,表明存在聚集分布格局,类似的,如果 $G_{\text{obs}}(r) = G_{\text{pois}}(r)$, 则观测值落在上下包迹线之间,表明存在随机分布格局,如果 $G_{\text{obs}}(r) < G_{\text{pois}}(r)$, 观测值落在下包迹线之外,表明存在均匀分布格局。由于较大的取样面积能够在实验设计上最大限度减少边缘效应的影响^[33-34], 本研究中单个样地取样面积为 4 m^2 , 对于黑鳞顶冰花这种微小植物而言已足够大(相当于本区域针叶林样地的数公顷取样规模), 因此,在数据处理时未再进行边缘校正。

为了了解种群密度对分布格局的影响,文中还对最大聚集规模与种群密度的关系进行了回归分析。聚集规模为以聚集强度为半径的圆形面积,聚集强度为观测值偏离理论值的程度。

2 结果

2.1 黑鳞顶冰花种群数量特征

在 16 个研究样地中总共测量了黑鳞顶冰花 4677 株,其中放牧的 8 个样地总计 819 株,未放牧的样地总计 3858 株。无牧条件下黑鳞顶冰花种群密度显著高于放牧样地,密度变化范围 $72.5-159.25 \text{ 株}/\text{m}^2$, 平均 $120.56 \text{ 株}/\text{m}^2$ 。放牧干扰下黑鳞顶冰花种群密度变化范围 $7.5-34.8 \text{ 株}/\text{m}^2$, 平均 $25.59 \text{ 株}/\text{m}^2$ (图 1)。

2.2 黑鳞顶冰花种群空间分布格局

总体而言,在无牧条件下黑鳞顶冰花种群表现出在小尺度上为均匀分布而在大尺度上为随机分布的空间分布模式,但是不同重复样地的均匀分布尺度大小有所差异。其中均匀分布尺度最小的是重复 IC2(无牧条件下重复 2),在 $0 < r \leq 1.81 \text{ cm}$ 范围内呈现显著的均匀分布,在 $1.82 < r < 9.56 \text{ cm}$ 范围内为随机分布,最大的是重复 IC7(无牧条件下重复 7),在 $0 < r \leq 2.91 \text{ cm}$ 范围内呈现显著的均匀分布,在 $2.92 < r < 6.72 \text{ cm}$ 范围内为随机分布。其它 6 个重复的均匀分布尺度处于二者之间(图 2)。

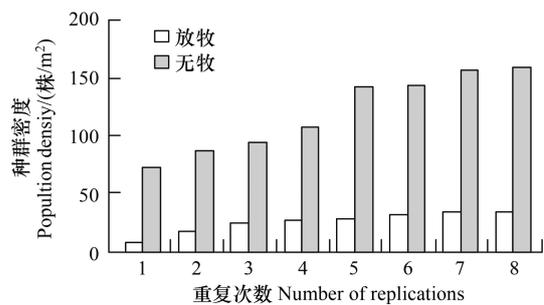


图 1 无牧和放牧干扰下黑鳞顶冰花种群密度变化

Fig.1 Changes in population density of *Gagea nigra* under ungrazing and grazing disturbance

无牧和放牧干扰均包括 8 次重复

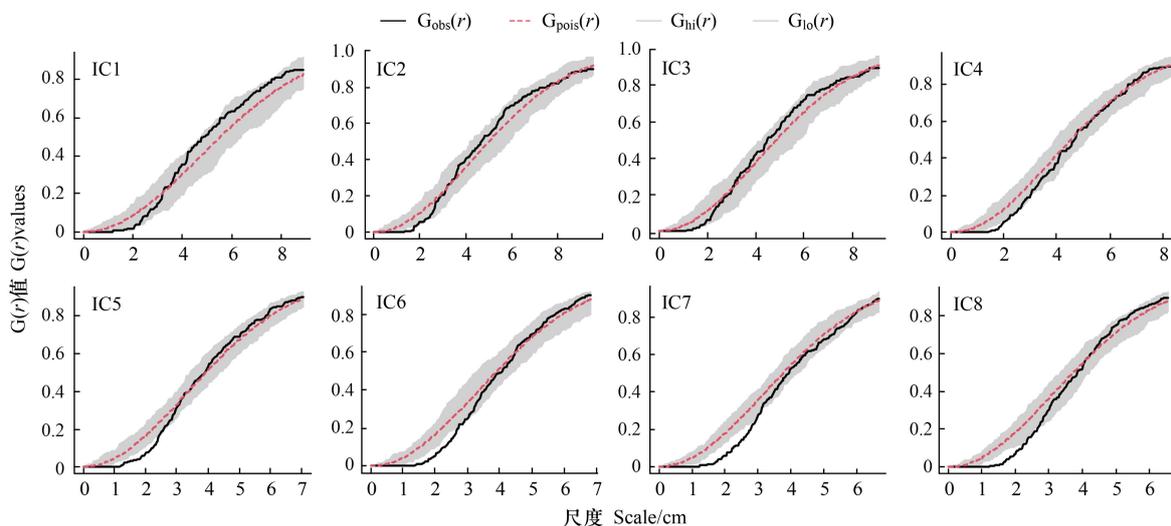


图 2 无牧条件下黑鳞顶冰花种群空间分布格局

Fig.2 Spatial distribution pattern of *Gagea nigra* population under ungrazing regime

IC1—IC8 代表无牧条件下 8 个重复样地; $G_{\text{obs}}(r)$ 为观测值, $G_{\text{pois}}(r)$ 为理论值, $G_{\text{hi}}(r)$ 为蒙特卡罗模拟上包迹线, $G_{\text{lo}}(r)$ 为蒙特卡罗模拟下包迹线(模拟次数 199 次); $G(r)$ 函数观测值大于上包迹线为聚集分布, 小于下包迹线为均匀分布, 落在上下包迹线之内为随机分布

在放牧干扰下,8个重复样地的黑鳞顶冰花种群均表现出在小尺度上为随机分布而在大尺度上为聚集分布的空间分布模式。总体上在0—2 cm 范围内为随机分布,大于2 cm 时为聚集分布。其中,聚集强度最大值出现在重复 GD1(放牧干扰下重复1),相应的空间尺度 $r=7.33$ cm,聚集规模为 168.71 cm²,最小值出现在重复 GD8(放牧干扰下重复8),相应的空间尺度 $r=2.54$ cm,聚集规模为 20.26 cm²(图3)。

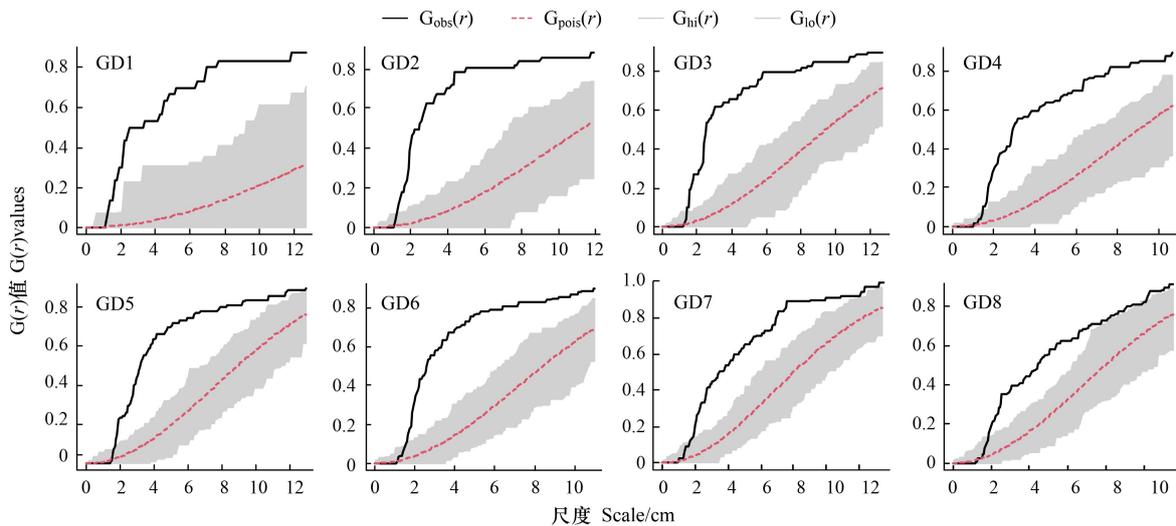


图3 放牧干扰下黑鳞顶冰花种群空间分布格局

Fig.3 Spatial distribution pattern of *Gagea nigra* under grazing disturbance

GD1—GD8 代表放牧干扰下8个重复样地

2.3 种群密度对黑鳞顶冰花空间分布格局的影响

无论在无牧还是放牧干扰下,黑鳞顶冰花种群最大聚集规模均随着种群密度增加而下降,二者之间存在显著的负相关关系($P<0.05$)。放牧干扰下种群最大聚集规模明显高于无牧条件的,前者在8个重复样地间平均值达到 54.61 cm²,后者平均值仅为 8.26 cm²(图4)。

3 讨论

空间分布格局与种群数量特征和遗传特征并列为植物种群的三个基本特征,认识和阐明空间分布格局与生态过程的关系是其最终目标^[16]。通常有两种途径可以实现这个目标,分别是格局出发和从过程出发。从格局出发的前提是一个格局只对应一个过程,而实际情况是一个格局往往对应多个过程^[19],因此,对于格局和过程关系的描述往往模糊,经常有研究下类似这样的结论“植物种群空间分布格局是竞争、生境异质性、…、扩散限制等共同作用的结果”^[35—37]。这种模糊的结论使得植物种群空间分布格局研究受到质疑,而产生这个问题的根源是在野外条件下很难将各种过程剥离出来^[22]。反之,如果已经预知某种生态过程将产生什么样的格局,从而进行有目的的调查或者开展控制实验,控制生态过程的类型及其作用规模,进而验证预期的植物空间分布格局,将有助于深入理解生态过程与种群分布模式的关系,这方面也有一些研究^[4, 10, 13, 22]。本文无意争论方法的好坏,也是没有意义的,因为最终目的都是理解生态过程是如何产生格局的,但是,基于过程的研究方法应该受到更多的重视。

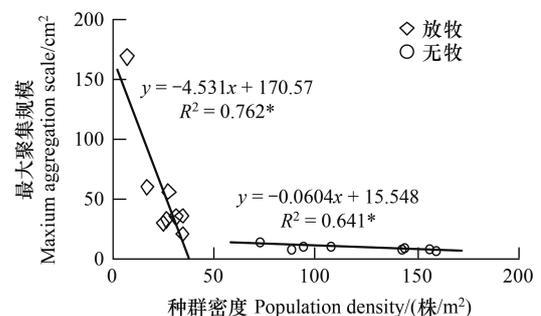


图4 无牧和放牧干扰下黑鳞顶冰花种群最大聚集规模与种群密度的关系

Fig.4 The relationship between the maximum aggregation scale and population density of the *Gagea nigra* population under ungrazing and grazing disturbances

图中*表示回归方程达到0.05显著水平

一般而言,受种子等繁殖体的扩散限制或者生境异质性的影响,植物种群大多呈现聚集分布格局,但随着种群发展,聚集程度降低,向均匀分布变化,因此,种群密度是影响种群空间结构的重要机制^[38]。在种群发展过程中,随着新个体的不断补充,种群密度不断增加,在资源限制下,高种群密度产生的邻域效应降低了个体繁殖力和幼苗存活率,增加了个体间距,种群空间聚集程度减弱,这在热带或亚热带森林中都已得到证实^[21, 39]。本研究中,在无牧条件下,黑鳞顶冰花在小尺度上出现显著的均匀分布格局,在大尺度上则为随机分布格局,均未出现空间聚集的现象。在野外观察中也直观发现本研究地点的黑鳞顶冰花个体矮小,每个个体附近仅有少量甚至没有幼苗分布,很少见到多株幼苗聚集在母株附近分布的情况。结合以上分析,可证实由种群密度增加引起的种内资源竞争是影响黑鳞顶冰花种群空间分布格局的主要因素。由于黑鳞顶冰花个体矮小,地上叶片仅 1 枚,狭披针形或线形,不存在光资源限制,因此,其均匀分布格局主要是种群内个体对土壤水分和养分资源竞争的结果,至于大尺度上的随机分布则是生境均质化的结果,与具体的生态过程无关。

尽管扩散限制也会导致植物的聚集分布,但主要发生在小尺度上。在本研究的放牧干扰地点的 8 个重复样地中,黑鳞顶冰花种群均在小尺度上表现为随机分布,而在大尺度上表现为聚集分布的格局。以往研究表明,放牧是影响草地植物种群空间分布格局的主要干扰因素之一,往往导致种群聚集程度增加^[40-42],如内蒙古草原大针茅和羊草种群格局在长期过度放牧影响下均表现为大尺度的聚集分布特征^[13, 43],为本研究结果提供了有力证据。放牧干扰通过多种方式影响植物群落结构,其中践踏作用是主要方式之一^[44]。践踏作用往往存在于植物种群多个生活史阶段,在种子萌发阶段,践踏作用往往能够通过促进种子与土壤的接触从而提高种子萌发率^[45-46],但是会造成幼苗存活率下降^[24-26, 47]。在本研究中,黑鳞顶冰花分布于坡地,处于当地牧民进行家畜转场时的途经之路,可能在最初时家畜的行走路径是随机的,但是土壤在践踏作用下变得紧实后,家畜有更高概率沿践踏出来的路径行走,长此往复,形成了固定的牧道,这是一种正反馈机制。这种践踏的特点是家畜仅对牧道反复践踏,而对牧道间土壤践踏很少,造成的后果是牧道上黑鳞顶冰花个体死亡率增加,而对牧道间黑鳞顶冰花生长影响较小。相对于无牧地点,放牧地点的黑鳞顶冰花个体普遍偏大,开花量和结实量均高于无牧地点,在母株附近出现多数幼苗的概率也明显高于无牧地点。因此,这种特殊的践踏机制导致黑鳞顶冰花在小尺度上出现随机分布,主要与牧道间形成的均质生境有关。而在大尺度上,放牧践踏作用形成的牧道增加了生境异质性程度,从而引起种群聚集现象,这有别于扩散限制引起聚集分布。另外,本研究结果还表明放牧干扰下,黑鳞顶冰花种群的聚集强度和聚集规模随着种群密度增加而下降,表明种群密度在一定程度上影响种群的聚集程度,但还不足以改变种群聚集分布格局,由此说明放牧干扰掩盖了种内竞争的作用。因此,在本研究地点中,放牧是影响黑鳞顶冰花种群分布格局的主要因素。

4 结论

在无牧条件下,种内竞争和生境均质化是影响黑鳞顶冰花种群分布格局的主要因素,前者产生小尺度上的均匀分布,后者产生大尺度上的随机分布;在放牧干扰下,放牧通过提高生境异质程度使得黑鳞顶冰花出现更大程度的空间聚集,掩盖了种内竞争的影响,突出显示出干扰在种群空间分布格局形成中的重要性。本研究为理解生态过程如何产生种群空间分布格局提供了一定的理论支撑。在草地恢复时尤其应该注意放牧干扰所产生的正反馈调节机制,防止草场的持续恶化。

参考文献 (References):

- [1] Liu P C, Wang W D, Bai Z Q, Guo Z J, Ren W, Huang J H, Xu Y, Yao J, Ding Y, Zang R G. Competition and facilitation co-regulate the spatial patterns of boreal tree species in Kanas of Xinjiang, northwest China. *Forest Ecology and Management*, 2020, 467: 118167.
- [2] Liang Y, Yang X X, Zhang X Y, Zhang J T, Zhang D Y, Liao W J. Effects of plant interactions on the populations of the endangered *Fagus pashanica*. *Plant Ecology & Diversity*, 2022, 15: 1-2, 25-37.
- [3] Yao L J, Wang Z G, Wu C P, Yuan W G, Zhu J R, Jiao J J, Jiang B. Competition and facilitation co-regulate spatial patterns and coexistence in a coniferous and broad-leaved mixed forest community in Zhejiang, China. *Forests*, 2022, 13(9): 1356.

- [4] Schouten O S, Houseman G R. Effect of soil heterogeneity and endogenous processes on plant spatial structure. *Ecology*, 2019, 100(11): e02837.
- [5] 顾荣, 张彩彩, 和正华, 杨荣, 陈瑶, 冯萍, 斯那取宗, 赵冬莲, 益西央初, 吴俊华, 林露湘. 香格里拉普达措国家公园长苞冷杉种群空间分布格局及关联性. *生态学杂志*, 2021, 40(12): 3860-3869.
- [6] 周紫羽, 张秀艳, 李子豪, 王晶, 史鹏会, 陈云, 赵鹏飞, 袁志良. 河南白云山国家森林公园林木树种群落特征及地形因子对木本植物分布的影响. *河南农业大学学报*, 2021, 55(4): 666-673.
- [7] Silveira A P, Martins F R, Menezes B S, Araújo F S. Is the spatial pattern of a tree population in a seasonally dry tropical climate explained by density-dependent mortality? *Austral Ecology*, 2018, 43(2): 191-202.
- [8] Ning M N, Han X, Moermond T C, Li Y D, Liu S R. Density-dependent and distance-dependent effects in a 60-ha tropical mountain rain forest in the Jianfengling mountains, Hainan Island, China: Spatial pattern analysis. *Forest Ecology and Management*, 2018, 429: 226-232.
- [9] Li L, Huang Z L, Ye W H, Cao H L, Wei S G, Wang Z G, Lian J Y, Sun I F, Ma K P, He F L. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, 2009, 118(4): 495-502.
- [10] 姚蓓, 余建平, 刘晓娟, 米湘成, 马克平. 亚热带常绿阔叶林种子性状对木本植物聚集格局的影响. *生物多样性*, 2015, 23(2): 157-166.
- [11] Obiang N L E, Kenfack D, Picard N, Lutz J A, Bissengou P, Memiaghe H R, Alonso A. Determinants of spatial patterns of canopy tree species in a tropical evergreen forest in Gabon. *Journal of Vegetation Science*, 2019, 30(5): 929-939.
- [12] Hakes A S, Halpern S, Underwood N. Insect herbivores increase the spatial aggregation of a clonal plant. *International Journal of Plant Sciences*, 2018, 179(3): 209-216.
- [13] 王鑫厅, 柴静, 姜超, 邵阳, 迟延艳, 张维华, 刘芳, 李素英. 典型草原大针茅种群空间格局及对长期过度放牧的响应. *生物多样性*, 2020, 28(2): 128-134.
- [14] Baran J, Pielech R, Kauzal P, Kukla W, Bodziarczyk J. Influence of forest management on stand structure in ravine forests. *Forest Ecology and Management*, 2020, 463: 118018.
- [15] 闫东锋, 贺文, 马瑞婷, 杨喜田. 抚育间伐对栓皮栎种群空间分布格局的影响. *生态环境学报*, 2020, 29(3): 429-437.
- [16] Ben-Said M. Spatial point-pattern analysis as a powerful tool in identifying pattern-process relationships in plant ecology: an updated review. *Ecological Processes*, 2021, 10(1): 772-794.
- [17] Brown C, Law R, Illian J B, Burslem D F R P. Linking ecological processes with spatial and non-spatial patterns in plant communities. *Journal of Ecology*, 2011, 99(6): 1402-1414.
- [18] López R P, Zenteno-Ruiz F, Roque-Marca N, Moya L, Villalba D, Valdivia S, Larrea-Aleúzar D. Consistent spatial patterns across several plant communities within a region indicate that the same processes may be acting on Andean deserts and semideserts. *Journal of Vegetation Science*, 2020, 31(1): 180-193.
- [19] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [20] Jiao J J, Wu C P, Jiang B, Wang Z G, Yuan W G, Zhu J R, Li T T, Yang S Z, Yao L J. Negative density restricts the coexistence and spatial distribution of dominant species in subtropical evergreen broad-leaved forests in China. *Forests*, 2022, 13(8): 1227.
- [21] 郭屹立, 王斌, 向悟生, 丁涛, 陆树华, 黄俞淞, 黄甫昭, 李冬兴, 李先琨. 广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林监测样地种群空间点格局分析. *生物多样性*, 2015, 23(2): 183-191.
- [22] McIntire E J B, Fajardo A. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 2009, 90(1): 46-56.
- [23] Perry G L W, Miller B P, Enright N J. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecology*, 2006, 187(1): 59-82.
- [24] Grice A C, Barchia I. Does grazing reduce survival of indigenous perennial grasses of the semi-arid woodlands of western New South Wales? *Australian Journal of Ecology*, 1992, 17(2): 195-205.
- [25] Stave J, Oba G, Nordal I, Chr. Stenseth N. Seedling establishment of *Acacia tortilis* and *Hyphaene compressa* in the turkwel riverine forest, Kenya. *African Journal of Ecology*, 2006, 44(2): 178-185.
- [26] Schuster M Z, Pelissari A, de Moraes A, Harrison S K, Sulc R M, Lustosa S B C, Anghinoni I, Carvalho P C F. Grazing intensities affect weed seedling emergence and the seed bank in an integrated crop-livestock system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 232: 232-239.
- [27] 胡汝骥. 中国天山自然地理. 北京: 中国环境科学出版社, 2004.
- [28] Diggle P J, Mateu J, Clough H E. A comparison between parametric and non-parametric approaches to the analysis of replicated spatial point patterns. *Advances in Applied Probability*, 2000, 32(2): 331-343.
- [29] Pardos M, Montes F, Cañellas I. Spatial dynamics of natural regeneration in two differently managed *Pinus sylvestris* stands before and after silvicultural intervention using replicated spatial point patterns. *Forest Science*, 2008, 54(3): 260-272.
- [30] Baddeley A, Turner R. spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 2005, 12(6): 1-42.
- [31] 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.
- [32] Wiegand T, Moloney K A. Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology.
- [33] Pommerening A, Stoyan D. Edge-correction needs in estimating indices of spatial forest structure. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(7): 1723-1739.
- [34] Wiegand T, He F L, Hubbell S P. A systematic comparison of summary characteristics for quantifying point patterns in ecology. *Ecography*, 2013, 36(1): 92-103.
- [35] 周赛霞, 彭焱松, 高浦新, 詹选怀, 丁剑敏, 廖梅英, 严有光. 濒危植物狭果秤锤树群落内主要树种的空间分布格局和关联性. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(4): 349-358.
- [36] 郭韵, 康宁, 董辉, 张粤, 吴文华, 吴林芳, 曹洪麟. 极小种群博罗红豆的群落物种组成和空间分布格局. *热带亚热带植物学报*, 2020, 28(3): 301-309.
- [37] 杨晓绒, 徐丽萍, 恩特马克·布拉提白, 韩大勇. 伊犁地区软紫草种群空间分布格局及根部性状分析. *江西农业大学学报*, 2020, 42(4): 684-691.
- [38] 祝燕, 白帆, 刘海丰, 李文超, 李亮, 李广起, 王顺忠, 桑卫国. 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性. *生物多样性*, 2011, 19(2): 252-259.
- [39] 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.
- [40] Komac B, Alados C L, Bueno C G, Gómez D. Spatial patterns of species distributions in grazed subalpine grasslands. *Plant Ecology*, 2011, 212(3): 519-529.
- [41] Wang X T, Liang C Z, Wang W. Balance between facilitation and competition determines spatial patterns in a plant population. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(13): 1405-1415.
- [42] 孙世贤, 卫智军, 吴新宏, 姜超, 郭利彪. 不同放牧强度季节调控下荒漠草原主要植物种群点格局及空间关联性. *生态学报*, 2016, 36(23): 7570-7579.
- [43] 李源, 李海兵, 姜超, 郜阳, 刘丹辉, 张维华, 王鑫厅. 典型草原不同放牧强度下羊草种群点格局分析. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2021, 52(4): 417-424.
- [44] 侯扶江, 常生华, 于应文, 林慧龙. 放牧家畜的践踏作用研究评述. *生态学报*, 2004, 24(4): 784-789.
- [45] Blumenthal M J, Ison R L. Plant population dynamics in subterranean clover and murex medic swards. 3. Effect of pod burial, summer grazing and autumn cultivation on emergence. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1996, 36(5): 533-538.
- [46] Eichberg C, Donath T W. Sheep trampling on surface-lying seeds improves seedling recruitment in open sand ecosystems. *Restoration Ecology*, 2018, 26: S211-S219.
- [47] Marcora P I, Renison D, País-Bosch A I, Cabido M R, Tecco P A. The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 2013, 291: 300-307.