•研究报告•

典型草原大针茅种群空间格局及 对长期过度放牧的响应

王鑫厅^{1*} 柴 静¹ 姜 超^{2*} 邵 阳³ 迟延艳⁴
张维华^{1,3} 刘 芳¹ 李素英¹

1 (内蒙古工业大学能源与动力工程学院, 呼和浩特 010051)

2 (中国农业科学院草原研究所, 呼和浩特 010010)

3 (内蒙古珊瑚环保技术有限公司, 呼和浩特 010010)

4 (内蒙古新创环境科技有限公司, 呼和浩特 010062)

摘要: 种群空间格局是生态学研究的 basic 问题之一。典型草原带由于过度放牧退化严重, 原生群落罕见, 探讨原生群落的种群空间格局具有重要生态学意义。大针茅(*Stipa grandis*)草原是典型草原区广泛分布的主要群落类型, 1979年围封的大针茅样地, 是目前保存完整的大针茅草原原生群落。本文选择大针茅草原原生群落和长期过度放牧群落, 应用O-Ring函数结合不同零假设模型分析了大针茅种群的空间格局。结果表明: 在原生群落中大针茅种群在小尺度范围内呈均匀分布, 而在长期过度放牧群落中则表现为聚集分布。这说明在大针茅草原原生群落中竞争是主要的相互作用, 而在长期过度放牧群落中正相互作用居主导, 验证了胁迫梯度假说; 同时证明长期过度放牧改变了种群空间格局。

关键词: 点格局分析; O-Ring函数; 胁迫梯度假说; 重复取样; 种群; 原生群落; 长期过度放牧

Population spatial pattern of *Stipa grandis* and its response to long-term overgrazing

Xinting Wang^{1*}, Jing Chai¹, Chao Jiang^{2*}, Yang Tai³, Yanyan Chi⁴, Weihua Zhang^{1,3}, Fang Liu¹, Suying Li¹

1 School of Energy and Power Engineering, Inner Mongolia University of Technology, Hohhot 010051

2 Institute of Grassland Research, Chinese Academy of Agriculture Sciences, Hohhot 010010

3 Inner Mongolia Coral Environmental Technology Co., LTD, Hohhot 010010

4 Inner Mongolia Sunture Environmental Technology Co., LTD, Hohhot 010062

Abstract: Spatial distribution patterns of plant populations is fundamental to ecology. Primary communities have become rare in the steppe because long-term overgrazing has led to serious degradation of the steppe ecosystems and requires further investigation. The most widely distributed grassland across the Eurasia steppe region is the *Stipa grandis* community. At present, there are well-preserved primary *S. grandis* communities in the steppe region. We chose the primary *S. grandis* community and long-term overgrazing community of *S. grandis*, and applied an O-Ring function combined with null models to analyze the spatial pattern of *S. grandis*. The results showed that the spatial pattern of *S. grandis* was overdispersed in the primary community at the small scale, while it was clustered in the long-term overgrazing community. These results indicate that competition was the main interaction in the primary community, while positive interactions dominated in the long-term overgrazing community. Therefore, these results verified the stress gradient hypothesis and proved that long-term overgrazing altered population spatial patterns.

Key words: point pattern analysis; O-Ring function; stress gradient hypothesis (SGH); replicate sampling; population; primary community; long-term overgrazing

收稿日期: 2019-09-04; 接受日期: 2019-11-11

基金项目: 内蒙古自然科学基金(2017MS0302)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金(1610332016002)、内蒙古工业大学基金(ZD201403)和内蒙古工业大学高层次人才引进人才科研启动基金

* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: wang_x_t2002@163.com; jcfly2004@126.com

种群空间格局通常是指种群个体在水平空间的分布状况。对于植物来说, 由于不能移动, 其种群个体在水平空间的分布状况可能蕴含着许多重要的生态学信息(Wiegand & Moloney, 2014), 因此, 植物种群空间格局与过程成为植物生态学研究的基本内容(Velázquez et al, 2016)。

大针茅(*Stipa grandis*)草原为典型草原区域内广泛分布的地带性植被, 被认为是气候顶极群落(王义凤等, 1985; Bai et al, 2004)。由于长期过度放牧, 典型草原的退化已十分严重, 且退化面积广泛(王伟等, 1996a, b; 2000a, b; 姜晔等, 2010), 目前几乎很难找到未退化且能代表原生群落的典型区域。中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站于1979年在内蒙古自治区锡林郭勒盟白音锡勒牧场境内建立的大针茅样地, 就是未受干扰的大针茅草原原生群落(Bai et al, 2004), 为研究草原生态系统的结构和功能提供了理想的实验场所。尽管关于我国草原区种群格局的研究已有不少(王鑫厅和姜超, 2018), 但是一直以来却未见有关大针茅草原原生群落种群空间格局的报道。鉴于典型草原退化的严重性, 探讨大针茅种群在原生群落与长期过度放牧群落中的空间格局, 对于认识草原生态系统的退化和恢复演替具有重要的理论意义。

因此, 本研究以大针茅种群为研究对象, 选择大针茅样地围栏内的原生群落和围栏外的长期过度放牧群落, 从种群格局角度验证以下假设: 第一, 在原生群落中, 大针茅种群呈均匀分布(假设1), 因为在气候顶极群落中, 竞争是群落中的主要驱动力(Grime, 1973; Tilman, 1982; Chave et al, 2002; Stoll & Bergius, 2005; Ulrich et al, 2017), 种群格局通常表现为均匀分布(Stoll & Bergius, 2005), 而大针茅草原原生群落属于气候顶极的地带性植被(Bai et al, 2004)。第二, 在长期过度放牧的群落中, 大针茅种群空间格局表现为聚集分布(假设2)。因为胁迫梯度假说认为, 在胁迫条件下, 种群个体间会发生正相互作用(Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997; Callaway, 2007), 种群空间格局出现聚集分布的特征(Jia et al, 2011)。如果两个假设成立, 将为从物种个体间相互作用的角度揭示过度放牧引起的草原退化与恢复机理打开新视角。

1 研究方法

1.1 样地选择与取样

实验于2017年7月在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站设置在内蒙古锡林郭勒盟典型草原地带的大针茅样地内进行。样地建于1979年, 面积500 m × 500 m, 地理坐标为 43°32'20"–43°32'40" N, 116°33'00"–116°33'30" E。该样地位于锡林河南岸的一级玄武岩台地上, 地势平坦开阔, 平均海拔1,130 m, 土壤为典型栗钙土。该区域属温带大陆性半干旱气候, 冬季寒冷干燥, 夏季温暖较湿润。年平均气温0.18°C, 年降水量349.6 mm, 年均净水面蒸发量1,641.5 mm, 年均日照时数2,533 h, 大于0°C的积温平均为2,428.7°C, 大于10°C的多年平均积温为1,983.3°C, 具有冬寒夏温的中温带气候特征。大针茅是群落的建群种。该样地是未受干扰的大针茅原生群落, 属于气候顶极群落(王义凤等, 1985; Bai et al, 2004)。样地围栏外为长期过度放牧的大针茅群落。

本研究选择建群种大针茅为研究对象, 采用摄影定位法(王鑫厅等, 2006)记录样地内外大针茅种群的空间数据。在空间数据测定时, 选定地表平坦、群落外貌均匀且具有代表性的5 m × 5 m的群落, 重复取样3次。种群个体的位点见附录1。

1.2 点格局分析

以种群个体坐标为基础的点格局是种群空间格局研究中最常用、最重要的方法。其中, Ripley's K 函数($K(r)$)是点格局分析的基本方法, 然而, 因其具有累积效应, 于是在此基础上发展出成对相关函数($g(r)$)和O-Ring函数($O(r)$)。这三者之间的关系如下: $g(r) = (2\pi r)^{-1} dK(r)/dr$, $O(r) = \lambda g(r)$ (Wiegand & Moloney, 2014)。与成对相关函数 $g(r)$ 相比, O-Ring函数不仅能够分析种群的格局特征, 而且能够描述种群在不同尺度下的邻体密度(Wiegand & Moloney, 2004), 因此, 本研究选择O-Ring函数来分析大针茅种群的空间格局。对于O-Ring函数, 其基本数学表达式如下:

$$O^w(r) = \frac{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \text{Points}[R_i^w(r)]}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \text{Area}[R_i^w(r)]} \quad (1)$$

式中, n 为研究区域内研究对象(大针茅种群)的个体数量; $R_i^w(r)$ 为研究对象中以第 i 个个体为圆心, r 为半径, w 为带宽的圆环; $\text{Point}[R_i^w(r)]$ 表示圆环内研究对

象的个体数量; $\text{Area}[R_i^w(r)]$ 表示圆环的面积。

式(1)计算的是单一取样条件下的种群格局。如果有 N 个重复取样, 可以用式(2)进行计算:

$$O^w(r) = \frac{\sum_{i^1=1}^{n^1} \text{Points}[R_{i^1}^w(r)] + \cdots + \sum_{i^j=1}^{n^j} \text{Points}[R_{i^j}^w(r)] + \cdots + \sum_{i^N=1}^{n^N} \text{Points}[R_{i^N}^w(r)]}{\sum_{i^1=1}^{n^1} \text{Area}[R_{i^1}^w(r)] + \cdots + \sum_{i^j=1}^{n^j} \text{Area}[R_{i^j}^w(r)] + \cdots + \sum_{i^N=1}^{n^N} \text{Area}[R_{i^N}^w(r)]} \quad (2)$$

式中, i^j 为研究对象(大针茅种群)在第 j 个重复中的第 i 个个体; n^j 为研究对象在第 j 个重复中的个体数; N 指重复取样数。

选择合适的零模型(null models)并合理解释实测数据与零模型之间的偏离是应用点格局分析种群空间格局的关键(Wiegand & Moloney, 2004)。本研究中, 首先选择均质泊松模型(homogeneous Poisson process), 即完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR)来检验两个假设。关于均质泊松模型, 种群密度在研究区域内为常数, 种群不同个体的发生概率相同且不同个体间相互独立(Wiegand & Moloney, 2004; Diggle, 2013)。进一步, 对于第二个假设, 选择异质泊松模型(heterogeneous Poisson process)来检验生境异质性对种群格局的影响, 因为如果该假设成立, 则除了放牧胁迫下的正相互作用外, 放牧引起的生境异质性也可能会导致聚集分布。与均质泊松模型相比, 异质泊松模型的种群密度在研究区域内因生境异质性而变化, 种群不同个体间仍然相互独立(Shen et al, 2009; Wiegand & Moloney, 2014)。

数据计算在Programita软件中完成(Wiegand & Moloney, 2014)。

2 结果

2.1 原生条件下大针茅种群的点格局特征

基于均质泊松模型, 原生条件下的大针茅种群在重复1取样中(1,011丛), 种群格局在0–0.15 m尺度范围内呈现均匀分布, 而在0.15–2.5 m尺度范围内呈现随机分布(图1A₁)。类似地, 对于重复2(974丛), 种群格局在0–0.13 m尺度范围内呈现均匀分布, 而在0.13–2.5 m尺度范围内呈现随机分布(图1A₂)。同样, 对于重复3(948丛), 种群格局在0–0.17 m尺度范围内呈现均匀分布, 而在0.17–2.5 m尺度范围内呈现随机分布(图1A₃)。整合3个重复后的种群格局

在0–0.16 m尺度范围内呈现均匀分布, 而在0.16–2.5 m尺度范围内呈现随机分布(图1B)。

2.2 放牧条件下大针茅种群的点格局特征

基于均质泊松模型, 放牧条件下的大针茅种群在重复1取样中(1,383丛), 种群格局在0–0.35 m和1.5–1.7 m尺度范围内呈现聚集分布, 在其余尺度范围内呈现随机分布(图2A₁)。类似地, 对于重复2(1,299丛), 种群格局在0–0.16 m尺度范围内呈现聚集分布, 在0.16–2.5 m尺度范围内呈现随机分布(图2A₂)。而对于重复3(1,280丛), 种群格局在0–0.7 m尺度范围内呈现随机分布, 在0.7–2.5 m尺度范围内稍偏离置信区间的上限而略呈现聚集分布(图2A₃)。整合3个重复后的种群格局在0–1.35 m尺度范围内呈现聚集分布, 而在1.35–2.5 m尺度范围内呈现随机分布(图2B)。

基于异质泊松模型, 放牧条件下的大针茅种群在重复1取样中, 种群格局在0–0.25 m尺度范围内呈现聚集分布, 而在0.25–2.5 m尺度范围内符合异质泊松模型(图3A₁)。而对于重复2和3, 种群格局在整个取样尺度范围内符合异质泊松模型(图3A₂, A₃)。整合3个重复后的种群格局在0–0.20 m尺度范围内呈现聚集分布, 在其余尺度范围内符合异质泊松模型(图3B)。

3 讨论

3.1 大针茅草原原生群落中大针茅种群的均匀分布

在没有干扰的气候顶极群落中, 竞争是群落中的主要驱动力(Grime, 1973; Tilman, 1982), 种群格局表现为均匀分布(Stoll & Bergius, 2005)。大针茅草原原生群落一直以来很少受到干扰, 属于气候顶极群落(Bai et al, 2004)。大针茅是大针茅草原原生群落中的建群种。本文研究结果表明, 大针茅种群格局在小尺度范围内表现为均匀分布, 与假设1相一致。这说明在大针茅草原原生群落中, 大针茅种群

图1 原生群落中基于均质泊松零模型的大针茅种群点格局分析。-●- 实测数据; — 99%置信区间。(A)每个重复的点格局分析, 下角标1, 2和3代表不同重复; (B)整合3个重复取样的点格局分析。
Fig. 1 Spatial pattern analysis of *Stipa grandis* in the primary community based on the homogeneous Poisson null model. -●- observational data; — the confidence limits (99%). (A) Point pattern analysis in each replicate, subscripts 1, 2 and 3 refer to replicates; (B) Point pattern analysis by integrating data of three replicates.

图2 放牧群落中基于均质泊松零模型的大针茅种群点格局分析。-●- 实测数据; — 99%置信区间。(A)每个重复的点格局分析, 下角标1, 2和3代表不同重复; (B)整合3个重复取样的点格局分析。
Fig. 2 Spatial pattern analysis of *Stipa grandis* in the grazed community based on the homogeneous Poisson null model. -●- observational data; — the confidence limits (99%). (A) Point pattern analysis in each replicate, subscripts 1, 2 and 3 refer to replicates; (B) Point pattern analysis by integrating data of three replicates.

图3 原生群落中基于异质泊松零模型的大针茅种群点格局分析。-●- 实测数据; — 99%置信区间。(A)每个重复的点格局分析, 下角标1, 2和3代表不同重复; (B)整合3个重复取样的点格局分析。

Fig. 3 Spatial pattern analysis of *Stipa grandis* in the primary community based on the heterogeneous Poisson null model. -●- observational data; — the confidence limits (99%). (A) Point pattern analysis in each replicate, subscripts 1, 2 and 3 refer to replicates; (B) Point pattern analysis by integrating data of three replicates.

个体间的相互作用表现为竞争。然而, 在同样属于气候顶极群落的羊草(*Leymus chinensis*)草原原生群落中(羊草为建群种), 大针茅种群的空间格局则表现为聚集分布(杨持, 1983; 杨持等, 1984), 与本文结论不同。笔者认为这可能与以下两方面的原因有关: 第一, 种群格局的研究方法。对于羊草草原原生群落中大针茅种群格局的研究, 杨持(1983)第一次采用的是邻接格子样方法。由于邻接格子样方法存在代表性差的缺陷(杨持, 1983), 杨持等(1984)再次采用新的二维网函数插值法进行研究, 两种方法的研究结果均表明大针茅种群为聚集分布。这样, 大针茅种群在羊草草原原生群落中呈现聚集分布的结论应该不是研究方法的不完善所致。第二, 羊草草原围栏样地围封前的干扰。羊草草原围栏样地始建于1979年, 围封前曾长期作为打草场, 兼有放牧和人类活动(杨持, 1983), 而杨持(1983)和杨持等(1984)的两次研究工作分别在1979–1981年和1981–1982年进行。因此, 大针茅种群在羊草草原原生群落中呈现聚集分布可能是围封前的干扰所致。

以上是从研究方法和干扰角度进行的分析。实

际上, 从种间竞争和种内竞争角度也可以对大针茅种群在羊草草原原生群落和大针茅草原原生群落中的不同格局特征加以解释。首先, 在羊草草原原生群落中, 除了羊草这一优势种外, 还存在大针茅等仅次于羊草的亚优势种(杨持, 1983)。群落中的不同优势种间为了资源而激烈竞争, 而同一种群不同个体的聚集分布可能是种群在群落中同其他种群竞争并保持优势地位的最佳策略。这样, 大针茅种群的聚集分布可能是它与其他优势种竞争并保持优势地位的结果。对于大针茅草原原生群落来说, 大针茅种群是唯一优势种, 影响群落的主要驱动力是种内竞争而非种间竞争。这样, 在种内竞争的作用下, 大针茅种群在小尺度范围内表现为均匀分布(图1)。

3.2 大针茅草原放牧群落中大针茅种群的聚集分布

大针茅种群格局在长期过度放牧的群落中表现为聚集分布, 这与假设2相一致。引起这种聚集分布的原因可能在于以下两个方面: 一方面, 可能是过度放牧引起的生境异质性所致; 另一方面, 胁迫引起的物种个体间的正相互作用也可能引起种群

个体的聚集分布。根据胁迫梯度假说,在胁迫条件下物种个体间会表现为正相互作用(Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997; Callaway, 2007),而长期过度放牧对于大针茅种群就是一种胁迫。为此,我们选择异质泊松模型来探讨生境异质性和正相互作用对种群聚集分布的影响。研究结果显示,在较大尺度上大针茅种群的聚集分布能够很好地被异质泊松模型解释(图3B),说明在这些尺度上,大针茅种群的聚集分布可能是生境异质性所致;而在小尺度的范围内大针茅种群偏离异质泊松模型的上限,呈聚集分布(图3B),表明这种小尺度上的聚集可能不是生境异质性引起,而可能是胁迫条件下的正相互作用所致。

3.3 重复取样条件下的点格局分析

点格局分析是种群空间格局研究过程中最重要、最常用的方法(Wiegand & Moloney, 2004; Velázquez et al, 2016)。尽管点格局研究中重复取样的重要性已经被论述(王鑫厅等, 2017),但一直以来却很少受到关注。在本研究中,我们通过不同重复的单一取样以及整合不同重复条件下的加权分析,可以看出重复取样条件下的点格局研究更能揭示种群格局的本质特征。例如,在大针茅草原原生群落中,大针茅种群在不同重复之间的点格局分析结果表现出一致的特征(图1A),这说明种群格局可能受某一关键因子(种内竞争)的控制或影响。而与之相比的长期过度放牧群落,不同重复之间的种群格局表现出不同的特征:对于重复1,无论基于均质泊松模型还是异质泊松模型,在小尺度范围内均呈现聚集分布(图2A₁, 图3A₁);对于重复2,在小尺度范围内偏离均质泊松模型上限呈现聚集分布(图2A₂),而在整个取样尺度上则很好地符合异质泊松模型(图3A₂);对于重复3,除了一些尺度上略偏离均质泊松模型上限呈现聚集分布外,基本上符合均质泊松模型(图2A₃)。这说明放牧对大针茅种群格局的影响在局域范围有所差异。而引起这种差异的原因,一方面可能是高放牧压力引发的正相互作用所致(Jia et al, 2011),例如,重复1与重复2之间在小尺度范围内(0–0.25 m)的差异;另一方面可能是放牧引起的生境异质性所致(杨合龙等, 2016),例如,重复2与重复3之间的差异;此外,还可能是正相互作用与生境异质性共同作用的结果,例如,重复1与重复3之间的差异,在小尺度范围内(0–0.25 m)可能

主要是高放牧强度下的正相互作用引起的,而在较大尺度范围内(0.25–2.5 m)可能是放牧导致的生境异质性所致。当重复取样加权平均后(图1B, 图2B, 图3B),增加了样本容量,使得研究结果更具代表性,同时结合每一个重复取样的格局特征,进一步揭示影响格局的机制。

总之,本研究通过点格局分析探讨了大针茅种群在原生群落与长期过度放牧群落中的格局特征,研究结果表明在大针茅草原原生群落中竞争是主要的相互作用,而在长期过度放牧群落中正相互作用占主导,验证了胁迫梯度假说;同时证明长期过度放牧改变了种群空间格局。本研究为从放牧胁迫条件下的正相互作用角度认识过度放牧引起的草原退化与恢复打开了新视角,期望引起生态学同仁的关注。

致谢: 感谢德国赫尔霍姆茨环境研究中心的Thorsten Wiegand博士提供Programita分析软件。

参考文献

- Bai Y, Han X, Wu J, Chen Z, Li L (2004) Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- Bertness MD, Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 191–193.
- Callaway RM (2007) Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Springer, Dordrecht.
- Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958–1965.
- Chave J, Muller-Landau HC, Levin SA (2002) Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, 159, 1–23.
- Diggle PJ (2013) Statistical Analysis of Spatial and Spatio-Temporal Point Patterns, 3rd edn. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344–347.
- Jia X, Dai X, Shen Z, Zhang JY, Wang GX (2011) Facilitation can maintain clustered spatial pattern of plant populations during density dependent mortality: Insights from a zone-of-influence model. *Oikos*, 120, 472–480.
- Jiang Y, Bi XL, Huang JH, Bai YF (2010) Patterns and drivers of vegetation degradation in Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1132–1141. (in Chinese with English abstract) [姜晔, 毕晓丽, 黄建辉, 白永飞 (2010) 内蒙古锡林河流域植被退化的格

局及驱动力分析, 植物生态学报, 34, 1132–1141.]

- Shen GC, Yu MJ, Hu XS, Mi XC, Ren HB, Sun IF, Ma KP (2009) Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology*, 90, 3033–3041.
- Stoll P, Bergius E (2005) Pattern and process: Competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology*, 93, 395–403.
- Tilman D (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Ulrich W, Jabot F, Gotelli NJ (2017) Competitive interactions change the pattern of species co-occurrences under neutral dispersal. *Oikos*, 126, 91–100.
- Velázquez E, Martínez I, Getzin S, Moloney KA, Wiegand T (2016) An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. *Ecography*, 39, 1042–1055.
- Wang W, Liang CZ, Liu ZL, Hao DY (2000a) Analysis of the plant individual behaviour during the degradation and restoring succession in steppe community. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 268–274. (in Chinese with English abstract) [王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 郝敦元 (2000a) 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析. 植物生态学报, 24, 268–274.]
- Wang W, Liang CZ, Liu ZL, Hao DY (2000b) Mechanism of degradation succession in *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* steppe community. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 468–472. (in Chinese with English abstract) [王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 郝敦元 (2000b) 羊草+大针茅草原群落退化演替机理的研究. 植物生态学报, 24, 468–472.]
- Wang W, Liu ZL, Hao DY, Liang CZ (1996a) Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia. I. Basic characteristics and driving force for restoration of the degenerated grassland. *Acta Phytocologica Sinica*, 20, 449–459. (in Chinese with English abstract) [王炜, 刘钟龄, 郝敦元, 梁存柱 (1996a) 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究. I. 退化草原的基本特征与恢复演替动力. 植物生态学报, 20, 449–459.]
- Wang W, Liu ZL, Hao DY, Liang CZ (1996b) Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia. II. Analysis of the restoring processes. *Acta Phytocologica Sinica*, 20, 460–471. (in Chinese with English abstract) [王炜, 刘钟龄, 郝敦元, 梁存柱 (1996b) 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究. II. 恢复演替时间进程的分析. 植物生态学报, 20, 460–471.]
- Wang XT, Jiang C (2018) *Spatial Point Pattern Analysis in Typical Steppe under Grazing Disturbance*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王鑫厅, 姜超 (2018) 典型草原放牧干扰下的点格局研究. 科学出版社, 北京.]
- Wang XT, Wang W, Liu JH, Liang CZ, Zhang T (2006) A new method measuring plant population spatial patterns: Photography orientation. *Acta Phytocologica Sinica*, 30, 571–575. (in Chinese with English abstract) [王鑫厅, 王炜, 刘佳慧, 梁存柱, 张韬 (2006) 植物种群空间分布格局测定的新方法: 摄影定位法. 植物生态学报, 30, 571–575.]
- Wang YF, Yong SP, Liu ZL (1985) *Vegetation of Inner Mongolia*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王义凤, 雍世鹏, 刘钟龄 (1985) 内蒙古植被. 科学出版社, 北京.]
- Wang XT, Zhang WH, Jiang C, Liang CZ (2017) Point pattern analysis under conditions of replicated sampling. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 577–584. (in Chinese with English abstract) [王鑫厅, 张维华, 姜超, 梁存柱 (2017) 重复取样条件下的点格局分析. 植物生态学报, 41, 577–584.]
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Wiegand T, Moloney KA (2014) *A Handbook of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology*. Chapman and Hall / CRC Press, Boca Raton.
- Yang C (1983) Studies on spatial pattern in *Aneurolepidium chinensis* steppe community. I. Use of contiguous grid quadrats. *Journal of Inner Mongolia University (Natural Science Edition)*, 14, 245–254. (in Chinese with English abstract) [杨持 (1983) 羊草草原群落水平格局的研究. I. 邻接格子样方的应用, 内蒙古大学学报(自然科学版), 14, 245–254.]
- Yang C, Hao DY, Yang ZZ (1984) Studies on spatial pattern in *Aneurolepidium chinensis* steppe community. II. 2-dimension net function interpolation method. *Acta Ecologica Sinica*, 4, 237–247. (in Chinese with English abstract) [杨持, 郝敦元, 杨在中 (1984). 羊草草原群落水平格局研究. I. 二维网函数插值法, 生态学报, 4, 237–247.]
- Yang HL, Rong YP, Mu Z (2016) Analysis of spatial heterogeneity of *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* vegetation and soil nitrogen under different grazing intensities. *Pratacultural Science*, 10, 10351043. (in Chinese with English abstract) [杨合龙, 戎郁萍, 穆蓁 (2016) 不同放牧强度下羊草+大针茅草地植被与土壤氮素的空间异质性分析. 草业科学, 10, 1035–1043.]

(责任编辑: 王岭 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 大针茅种群在原生群落与放牧群落中的位点图

Appendix 1 Mapped point pattern of *Stipa grandis* in the primary and grazed communities
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2019276-1.pdf>