



甘南高寒草甸不同海拔梯度乳白香青与长毛风毛菊的点格局分析

李博文¹, 刘旻霞^{1*}, 张娅娅¹, 南笑宁¹, 夏素娟¹, 刘荟²

(1 西北师范大学 地理与环境科学学院, 兰州 730070; 2 白银市平川区林业局, 甘肃白银 730913)

摘要: 乳白香青(*Anaphalis lactea*)与长毛风毛菊(*Saussurea hieracioides*)是甘南高寒草甸的主要物种, 该研究通过野外群落调查, 采用点格局分析法, 并应用Ripley K函数对不同海拔梯度(2 900 m, 3 500 m, 3 800 m)的乳白香青和长毛风毛菊种群的空间分布及种间关联性进行分析, 旨在了解高寒草甸种群的动态变化机制和发育、演替趋势。结果显示:(1)甘南高寒草甸的乳白香青与长毛风毛菊种群在3个海拔梯度上的分布差异显著, 随着海拔的不断升高, 长毛风毛菊种群的株数、盖度、生物量均逐渐显著降低, 而乳白香青种群则呈先增加后减小的变化趋势。(2)不同海拔梯度的种群密度差异明显, 长毛风毛菊种群的密度为海拔2 900 m>3 500 m>3 800 m, 乳白香青种群密度为海拔3 500 m>2 900 m>3 800 m。(3)在海拔2 900 m草甸中, 乳白香青种群在0~1.9 m尺度呈聚集分布, 在1.9~3.9 m尺度呈随机分布, 在3.9~5.0 m尺度表现为均匀分布, 而长毛风毛菊种群在0~3.5 m尺度呈聚集分布, 在3.5~5.0 m尺度范围内则表现为随机分布; 在海拔3 500 m草甸中, 乳白香青种群在整个研究范围内呈随机分布, 而长毛风毛菊种群则表现为聚集分布; 在海拔3 800 m草甸中, 乳白香青种群在0~4.1 m尺度范围内均为聚集分布, 随着研究尺度加大, 在4.1~5.0 m尺度则表现为随机分布, 长毛风毛菊种群在0~0.6 m和4.4~5.0 m尺度范围内均表现为随机分布, 而在0.6~4.4 m尺度范围内呈聚集分布。(4)在2 900 m海拔草甸中, 乳白香青种群与长毛风毛菊种群在0~1.9 m小尺度内无关联, 在1.9~5.0 m较大尺度内呈负关联关系; 在3 500 m海拔草甸中, 两种群表现为无关联; 在3 800 m海拔草甸中, 两种群之间则表现为正关联关系。研究表明, 乳白香青和长毛风毛菊种群的分布格局与海拔梯度的变化均密切相关, 但不同种群对海拔梯度变化的响应策略不同。

关键词: 高寒草甸; 海拔梯度; 乳白香青; 长毛风毛菊; 点格局分析

中图分类号: Q948.114; Q948.12⁺¹ 文献标志码: A

Analysis of Point Patterns of Different Altitude Gradient of *Anaphalis lactea* and *Saussurea hieracioides* in Gannan Alpine Meadow

LI Bowen¹, LIU Minxia^{1*}, ZHANG Yaya¹, NAN Xiaoning¹, XIA Sujuan¹, LIU Hui²

(1 College of Geography and Environmental Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China; 2 Forestry Bureau of Pingchuan District, Baiyin City, Baiyin Gansu 730913, China)

Abstract: *Anaphalis lactea* and *Saussurea hieracioides* are the main species of alpine meadow in Gannan. The study uses a point pattern analysis method through field community surveys, analysis of spatial distribution and interspecific correlation of *A. lactea* and *S. hieracioides* populations with different altitude gradients (2 900 m, 3 500 m, 3 800 m) by using Ripley's K function. The aim is to understand the dynamics of

收稿日期: 2019-05-28; 修改稿收到日期: 2019-07-28

基金项目: 国家自然科学基金(31760135, 31360114)

作者简介: 李博文(1995—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: m15234121378@163.com

* 通信作者: 刘旻霞, 博士, 教授, 主要从事植物生态学与环境生态学研究。E-mail: xiaminl@163.com

the alpine meadow population and the development and succession trends. The results showed that: (1) there were significant differences in the distribution of the populations of *A. lactea* and *S. hieracioides* on three elevation gradients in the alpine meadow of Gannan. With the increase of altitude, the plant number, coverage and biomass of *S. hieracioides* population decreased gradually. However, the population of *A. lactea* increased at first and then decreased. (2) The population density of different elevation gradients is obviously different. The density of *S. hieracioides* population was $2\ 900\text{ m} > 3\ 500\text{ m} > 3\ 800\text{ m}$, the density of *A. lactea* population was $3\ 500\text{ m} > 2\ 900\text{ m} > 3\ 800\text{ m}$. (3) In the 2 900 m altitude meadow, *A. lactea* population aggregated and distributed in the range of 0—1.9 m, randomly distributed in the range of 1.9—3.9 m, and evenly distributed in the range of 3.9—5 m, *S. hieracioides* population aggregated and distributed in the range of 0—3.5 m, randomly distributed in the range of 3.5—5 m; In the 3 500 m altitude meadow, the population of *A. lactea* was randomly distributed in the whole study range, while the population of *S. hieracioides* showed aggregated distribution; In the 3 800 m altitude meadow, the population of *A. lactea* was aggregated in the range of 0—4.1 m, and the population was randomly distributed in the range of 4.1—5 m with the increase of the research scale, and the population of *S. hieracioides* showed random distribution in the range of 0—0.6 m and 4.4—5 m, but in the range of 0.6—4.4 m, the population of *S. hieracioides* showed aggregated distribution. (4) In the 2 900 m altitude meadow, there was no correlation between *A. lactea* and *S. hieracioides* populations in the small scale of 0—1.9 m, but negatively correlated in the larger scale of 1.9—5 m; In the 3 500 m altitude meadow, the two populations showed no correlation; In the 3 800 m altitude meadow, there was a positive correlation between the two populations. The results showed that the distribution patterns of *A. lactea* and *S. hieracioides* populations were closely related to the change of elevation gradient, and the response strategies of different populations to the change of elevation gradient were different.

Key words: alpine meadow; altitude gradient; *Anaphalis lactea*; *Saussurea hieracioides*; point pattern analysis

种群的空间格局分析一直是生态学的热点内容之一,是研究种群间相互作用及种群与环境关系的重要手段^[1]。植物种群的空间分布格局是一系列生态过程综合作用的结果,在生态过程中起着重要作用^[2]。种群的分布格局与关联性是植物种群的生物学特性对环境条件长期适应和选择的结果,不仅能反映出种群对环境资源的利用状况,而且能体现出种群在群落中的地位以及生存能力的大小^[3]。研究种群分布格局的目的不仅是对种群的水平结构进行定量描述,更重要的是用以揭示格局的成因,阐述种群的动态变化等^[4]。近年来国内有许多学者应用点格局分析法对热带雨林^[5]、荒漠草原^[6]及灌丛草原^[7]等进行研究,从多尺度上探究了植物种群的分布状况。

海拔对植物群落的生长发育起重要作用,不同的海拔梯度会对温度、湿度、土壤等环境因子产生影响,导致其发生相应的变化^[8]。青藏高原独特的自然条件使其产生了独具特色的草地生态系统,因而成为研究植物种群空间分布格局的重要地区之一^[9]。乳白香青(*Anaphalis lactea*)为菊科香青属多年生雌雄异株草本植物,又名大矛香艾,多分枝灌

木状,生于亚高山、低山草地及灌木丛中。长毛风毛菊(*Saussurea hieracioides*)系菊科风毛菊属多年生草本植物,常作为伴生植物种存在^[10],广泛分布于甘南地区,是当地的优势物种。目前对高寒草甸点格局的研究主要是关于不同坡向梯度^[11]、不同退化程度及演替阶段的草甸分布格局研究^[12],但关于海拔梯度对高寒草甸植物种群的空间分布格局及关联性的影响研究比较鲜见。因此,本研究采用点格局分析法,从空间格局角度研究甘南高寒草甸不同海拔梯度对其主要优势物种乳白香青与长毛风毛菊分布的影响,旨在认识乳白香青与长毛风毛菊种群对海拔梯度变化的响应机制和适应策略,进一步了解环境变化对种群空间分布格局的影响以及种间关联性变化的动态过程,为高寒草甸地区的物种多样性保护及生态环境恢复提供理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原东北部甘南藏族自治州玛曲县阿孜站(34°56'N, 102°54'E)。气候类型为高寒湿润性气候,年平均气温2.1℃,12月到次年2月

平均气温 -8.6°C , 6至8月平均气温 11.4°C , $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 的年积温 1732°C , 年降水量 557.4 mm 。主要植物种群有乳白香青、长毛风毛菊、羊茅(*Festuca ovina* L.)、圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum* D. Don)等。土壤类型为高寒草甸土。研究区样地如图1。

1.2 样地设置及调查

2018年7月在甘南藏族自治州玛曲定位站选择坡向一致的山地, 在3个海拔梯度分别为2900 m、3500 m和3800 m分别设置 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的固定监测样地(表1), 运用相邻格子法将样地划分为100个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的样方; 把坐标原点设在样方的左下角, 通过平面直角坐标确定样方中乳白香青和长毛风毛菊个体的相对位置及投影点, 并在坐标纸上绘出其相对应的坐标位置(x, y); 同时记录物种的高度、实测盖度、生物量等信息。

1.3 研究方法

1.3.1 点格局分析 点格局分析法是把每个植物种群个体看成二维空间的一个点, 并将所有个体在样地的坐标为基础数据组成空间分布的点图, 然后以此为基础进行分析^[13]。本研究采用了Ripley的K函数法, 该方法在种群多尺度空间分布格局及关联性的研究中被广泛应用, 公式如下:

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_r(u_{ij})}{W_{ij}} (i \neq j) \quad (1)$$

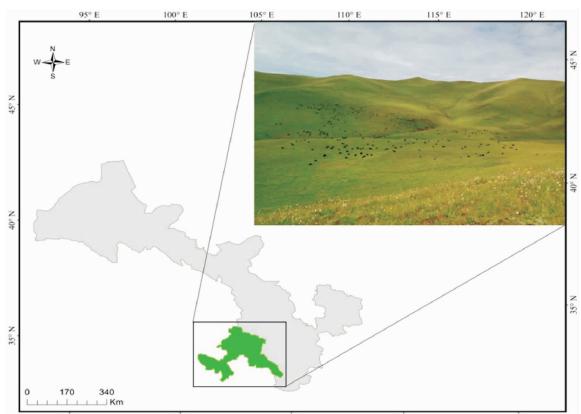


图1 研究区样地布置示意图

Fig. 1 Plot of the study area

表1 监测样地概况

Table 1 Monitoring sample profile

海拔/m	坡度 Slope/°	纬度 Latitude	经度 Longitude
2 900	$31 \pm 0.05\text{a}$	$34^{\circ}57'01''\text{N}$	$102^{\circ}52'55''\text{E}$
3 500	$30 \pm 0.12\text{a}$	$33^{\circ}39'44''\text{N}$	$101^{\circ}52'28''\text{E}$
3 800	$30 \pm 0.08\text{b}$	$33^{\circ}18'50''\text{N}$	$101^{\circ}54'26''\text{E}$

式(1)中, A 表示样地面积, n 为样方中种群个体总数, u_{ij} 表示 i, j 两株植株之间的距离, r 表示大于0的数, 当 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 1$; 当 $u_{ij} > r$ 时, $I_r(u_{ij}) = 0$ 。上式中 W_{ij} 表示权重, 其中 i 为圆心, u_{ij} 是半径的圆周长和样地面积的比值, 可在一定程度上消除边界效应。

在计算单变量种群空间格局时, 常用 $L(r)$ 函数的估计值对不同尺度下点事件的空间分布格局进行分析。下式为与 r 的线性关系:

$$L(r) = \sqrt{K(r)/\pi} - r \quad (2)$$

式(2)中, 若 $L(r) > 0$, 则种群为聚集分布; 若 $L(r) = 0$, 则种群为随机分布; 若 $L(r) < 0$, 则种群为均匀分布。一般采用 Monte Carlo 方法对随机分布的上下包迹线进行求解, 如果实际值位于上包迹线上方, 则种群为聚集分布; 如若实际值位于上、下包迹线之间, 则种群为随机分布; 若实际值位于下包迹线下方, 则种群为均匀分布。

1.3.2 种间关联性分析 多元点格局分析就是对两个种群进行点格局分析, 实际上是对种群之间的空间关联性进行分析^[14]。若要将 Ripley K 函数在双变量中进行运用, 可用下式对 $K_{ab}(r)$ 进行估计:

$$K_{ab}(r) = \frac{A}{n_a n_b} \sum_{i=1}^{n_a} \sum_{j=1}^{n_b} \frac{I_r(u_{ij})}{W_{ij}} \quad (3)$$

式(3)中, n_a 表示种群 a 的个体数量, n_b 表示种群 b 的个体数量。 I_{ij} 、 W_{ij} 和 A 表示的含义与上式(1)相同。以下为改进后的公式:

$$L_{ab}(r) = \sqrt{K_{ab}(r)/\pi} - r \quad (4)$$

式(4)中, 若 $L_{ab}(r) < 0$, 表明在 r 尺度上两种群之间为负关联; 若 $L_{ab}(r) = 0$ 则表明在 r 尺度上两个种群无关联; 若 $L_{ab}(r) > 0$ 则表明在 r 尺度上两个种群的种间关系为正关联。两个种群是否显著关联, 用 Monte Carlo 方法检验拟合包迹线。求出 $L_{ab}(r)$ 的置信区间, 计算出不同尺度下 $L_{ab}(r)$ 的值, 若 $L_{ab}(r)$ 的值落在包迹线之上为正关联, 在包迹线之间为无关联, 在包迹线之下则为负关联。

1.4 数据处理

提取坐标数据运用 Get Data Graph Digitizer 2.25 软件, 对数据的处理与分析在 Programita 2014、Excel 2010 等软件中进行。本文中将空间分析尺度设为 5 m, 用 Monte Carlo 法随机模拟 99 次, 得到两条包迹线围成的 95% 的置信区间, 运用 SigmaPlot 12.5 软件绘图, 乳白香青与长毛风毛菊的生物学特征则通过软件 SPSS 18.0 进行单因素方差分析、差异性检验及关联性分析进行统计。

2 结果与分析

2.1 不同海拔梯度乳白香青与长毛风毛菊种群的变化特征

由表 2 可得,乳白香青与长毛风毛菊种群在不同海拔的分布呈显著性差异,乳白香青种群在 3 500 m 分布最多,3 800 m 分布相对较少;长毛风毛菊种群在 2 900 m 分布最多,而在 3 800 m 则分布最少。随着海拔梯度由 2 900 m 到 3 800 m 不断升高,乳白香青种群的盖度与生物量呈先增加后减小的变化,长毛风毛菊种群则呈递减趋势。

2.2 乳白香青与长毛风毛菊种群的空间分布格局

乳白香青与长毛风毛菊两种群个体分布散点图如图 2 所示,长毛风毛菊种群密度 2 900 m > 3 500 m > 3 800 m,乳白香青种群密度 3 500 m > 2 900 m > 3 800 m;总体来看,种群的分布点图表现出一定的差异性,表明乳白香青与长毛风毛菊种群的分布格局与海拔梯度的变化密切相关。

图 3 表明,随着海拔梯度的变化,乳白香青种群在各个小尺度内的分布状况差异性较为显著;在

2 900 m 海拔上,乳白香青种群在 0~1.9 m 表现为聚集分布,在 1.9~3.9 m 内呈随机分布,在 3.9~5 m 则表现为均匀分布;在 3 500 m 海拔上,乳白香青种群在整个研究范围内随机分布;在 3 800 m 海拔上,乳白香青种群在 0~4.1 m 呈聚集分布,随着研究尺度加大,在 4.1~5 m 范围内则为随机分布。图 4 可知,长毛风毛菊种群在小尺度内的分布格局也随着海拔梯度的变化而表现出差异性。在海拔 2 900 m 时,长毛风毛菊种群在 0~3.5 m 呈聚集分布,在 3.5~5 m 则表现为随机分布;在 3 500 m 海拔上,长毛风毛菊种群在整个研究范围内表现为聚集分布;在 3 800 m 海拔上,长毛风毛菊种群在 0~0.6 m 和 4.4~5 m 范围内表现为随机分布,在 0.6~4.4 m 范围内则呈聚集分布。

2.3 乳白香青与长毛风毛菊种群的空间关联性

由图 5 可知,在 2 900 m 海拔上,乳白香青种群与长毛风毛菊种群在 0~1.9 m 小尺度内无关联,随着研究尺度增加,在 1.9~5 m 较大尺度内呈负关联;在 3 500 m 海拔上,两种群在整个研究范围内表现为无关联;在 3 800 m 海拔上,乳白香青与长毛

表 2 两种群在不同海拔的变化特征(平均值±标准误)

Table 2 Variation characteristics of two species in different altitudes(mean±SE)

海拔 Altitude/m	乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>				长毛风毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>		
	株数 Number	盖度 Coverage/%	生物量 Biomass/(g·m ⁻²)	株数 Number	盖度 Coverage/%	生物量 Biomass/(g·m ⁻²)	
2 900	351±6.01b	25.73±2.01b	10.15±0.62b	730±11.06a	61.72±0.82a	29.37±1.24a	
3 500	500±8.22a	38.36±1.18a	19.62±0.28a	518±9.21b	40.51±1.92b	21.26±0.51b	
3 800	346±6.34b	22.31±0.24c	8.96±1.07b	346±5.97c	22.75±0.75c	13.75±0.59c	

注:同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)

Note: Different normal letter in the same column mean significant difference at 0.05 level

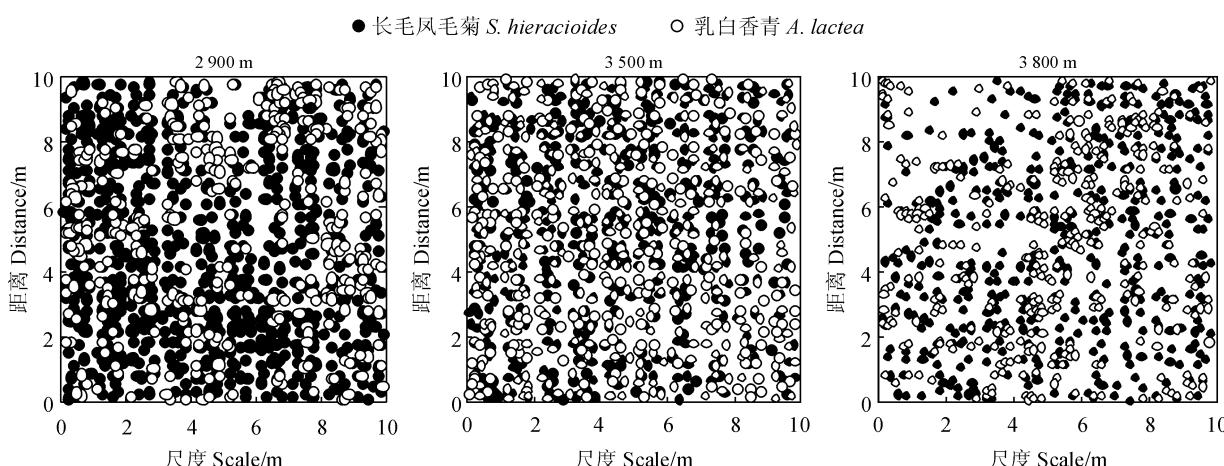


图 2 不同海拔乳白香青和长毛风毛菊的空间分布散点图

Fig. 2 Spatial distributions of *A. lactea* and *S. hieracioides* on different altitudes

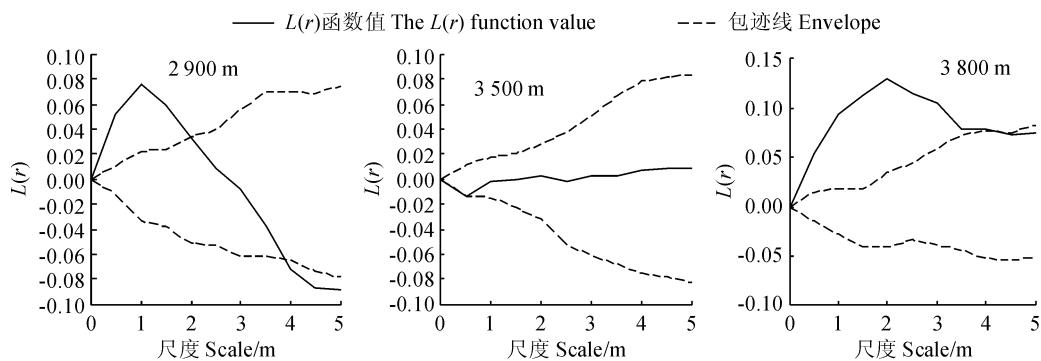


图3 乳白香青在不同海拔的空间分布格局

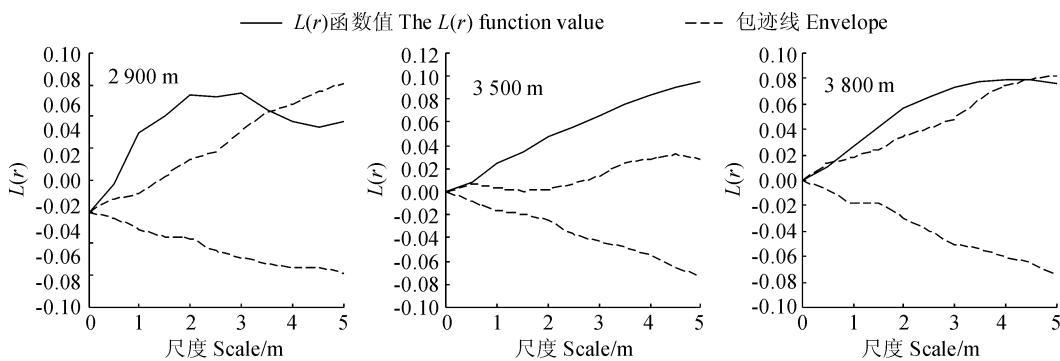
Fig. 3 Spatial patterns of *A. lactea* on different altitudes

图4 长毛风毛菊在不同海拔的空间分布格局

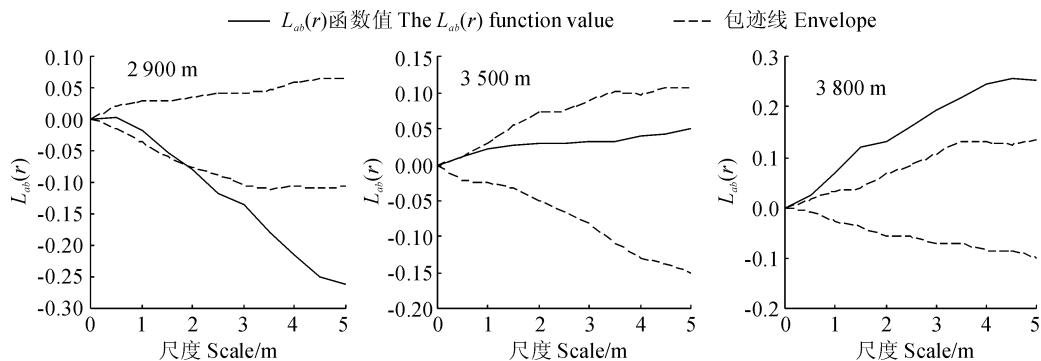
Fig. 4 Spatial patterns of *S. hieracioides* on different altitudes

图5 乳白香青与长毛风毛菊在不同海拔的关联性

Fig. 5 Spatial association between *A. lactea* and *S. hieracioides* on different altitudes

风毛菊种群则表现出正关联。总体看来,乳白香青与长毛风毛菊种群在各个海拔梯度上的关联性各不相同,这体现出了不同种群对海拔梯度变化的响应策略。

3 讨 论

海拔梯度的变化会对温度、空气湿度、土壤水分等产生重要的影响,而降水和温度的变化会影响植物的生长,导致种群分布格局不同^[15]。本研究发

现,随着海拔梯度的变化,乳白香青与长毛风毛菊种群的空间分布格局也表现出显著的差异性。长毛风毛菊种群在海拔 2 900 m 分布较多,而乳白香青种群在海拔 3 500 m 分布较多。随着海拔由 2 900 m 到 3 800 m 逐渐增加,长毛风毛菊种群的盖度、生物量及重要值逐渐减小,乳白香青种群则表现出先增加后减小的变化。在海拔 2 900 m 上,水热条件结合较好,适宜长毛风毛菊的生长;在海拔 3 500 m 上,随着高度增加,温度降低,土壤蒸发变小,适宜乳

白香青等抗寒性较强的物种生长^[16];而随着海拔进一步升高,在海拔3 800 m上,温度成为环境的主导性因素,随着温度进一步降低,风速增大,湿度下降,使得乳白香青数量下降。种群的空间分布格局是种群对环境长期适应的结果,环境因子的改变通常会对种群个体的生存和生长产生影响^[17],这与上述研究结果一致,体现了不同种群对环境变化所表现出的适应策略。

尤海舟等^[18]对不同海拔川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)种群个体间空间关联性的研究表明,由于种群个体空间关联性较强,高山栎种群在小尺度内呈聚集分布;随着研究尺度不断增加,高山栎种群表现出随机分布,因为种群内空间关联性降低,呈聚集分布的种群受海拔梯度变化的影响导致聚集规模下降。与高山栎种群的空间分布不同,乳白香青与长毛风毛菊种群的分布表现出显著的差异性,随着海拔的升高其变化规律也各不相同。本研究发现,在海拔2 900 m上,乳白香青种群在0~1.9 m表现出聚集分布,在1.9~3.9 m内随机分布,随着研究尺度的增加,在3.9~5 m呈均匀分布,这是因为研究区草本种群个体较小,无法在激烈的种间竞争中占据优势,因此聚集分布形成集群效应^[19];随着研究尺度不断增加,乳白香青种群由聚集分布转变为随机分布;当研究尺度进一步加大时,由于乳白香青种群对光照、土壤等养分的竞争而引起的自疏导致种群分布格局发生改变,使得种群逐渐由随机分布转变为均匀分布^[20]。这也与赵成章^[21]对种内竞争状态下,狼毒(*Stellera chamaejasme*)空间分布规律的研究结果一致。在3 500 m海拔高度上,乳白香青种群在任何尺度内都表现出随机分布,这是因为乳白香青种群分布密度相对增加,且3 500 m海拔上物种多样性丰富,样方内物种可达60种左右,此时种间排斥作用加剧,因此乳白香青种群表现为明显的随机分布。在3 800 m海拔高度上,乳白香青种群在0~4.1 m呈聚集分布,在4.1~5 m则表现出随机分布,这是因为海拔增高,生境较为严酷,使得乳白香青抱团生长来抵御种间竞争;在4.1~5 m随机分布,这是由于他疏或自疏引起的随机死亡,使得种群分布格局由聚集逐渐转变为均匀分布,随机分布则处于中间状态^[22]。在2 900 m海拔上,长毛风毛菊种群在0~3.5 m呈聚集分布,在3.5~5 m则为随机分布,由于种群个体较小,对资源的竞争力较弱,为了增加存活率,种间相互庇护来抵抗外界的干扰。赵峰侠等^[23]研究表明,小尺度内

的聚集分布有利于种群形成群体效应,增加自身适应环境的能力并能够增强种间竞争力,促进种群的正常生长;随着尺度的增加,长毛风毛菊种群由聚集分布转变为随机分布,随着个体的生长,种群对土壤及限制性资源的需求增加,个体之间出现竞争,同时其在独立抵抗环境胁迫方面的能力增强,对相互庇护的依赖性下降,因此聚集程度降低,种群表现为随机分布。在3 500 m海拔高度上,长毛风毛菊种群在整个研究范围内均呈聚集分布,这是由于种子就近传播,大多散落在母株周围,加之种间庇护使得其在资源竞争中占据优势,故表现为聚集分布^[24]。在3 800 m海拔高度上,长毛风毛菊种群在0~0.6 m和4.4~5 m范围内呈随机分布,在0.6~4.4 m较大尺度上表现为聚集分布,这是因为在0~0.6 m小尺度上,长毛风毛菊种内互相竞争,抢夺水分及土壤养分,使其空间分布状态表现为随机分布;而在0.6~4.4 m较大尺度上聚集分布可能是长毛风毛菊种群适应高寒环境的一种策略,由于受到物种的生物特性及地形、土壤、水分等综合因素的影响,其对环境产生响应,在获取资源的同时还能够有效的抵制其他物种的排斥,种内互相依赖,使得聚集程度加大,呈现出聚集分布的状态;当其生长到一定阶段,种群逐渐扩展加剧了对空间环境的资源需求,种内产生竞争的同时也受到来自其他种群的排斥,产生自疏或他疏现象,所以种群逐渐由聚集分布转变为随机分布^[25],因此在4.4~5 m又再次表现为随机分布。

种间关联性是指不同植物种群在空间上的相互关联,由于生境的差异导致种群分布也产生变化^[26]。一般认为,一个物种对另外一个或几个生活习性相似的物种依赖为正相关;而两个物种之间相互竞争并排斥则为负相关;如果两个物种在竞争中弱势群体竞争力低下,未对优势种生长产生影响,则两种表现为无关联^[27]。本研究中,不同海拔梯度乳白香青与长毛风毛菊种群具有不同的种间关联性。在海拔2 900 m上,两种群在0~1.9 m范围内呈无关联,随着研究尺度增加,在1.9~5 m则表现出负关联,这可能是因为乳白香青种群在2 900 m海拔上的分布密度较小,对长毛风毛菊种群的生长不会产生实质性的影响,故两种群空间格局分布在小尺度上表现为无关联,随着研究尺度加大,资源限制了种群的生长,两种群之间对水分和养分等资源争夺激烈,种间互相排斥,表现出负关联。在海拔3 500 m上,乳白香青与长毛风毛菊种群在整个研究尺度内表现为无关联,这是由于随着海拔升高,温度降

低,不利于长毛风毛菊的生长,导致其分布密度减小,竞争力减弱的同时种群开始消退,表现出随机分布;而乳白香青抗寒性较强,随着海拔升高,其繁殖与扩散受影响较小,群落分布密度较大,此时种间竞争减弱,种内竞争导致自疏现象发生,表现为随机分布^[28]。在3 800 m海拔上,乳白香青与长毛风毛菊种群在任何尺度内均呈正相关,原因可能是由于两种群占据不同的生态位,对资源的需求不同,随着海拔的升高,物种丰富度下降,乳白香青和长毛风毛菊种群不会因互相争夺资源而形成种间竞争,因此种

群之间表现为正相关^[29]。

综上所述,随着海拔梯度的改变,温度,空气湿度,土壤养分等环境因子也随之发生相应的变化。乳白香青与长毛风毛菊种群对海拔梯度的变化也产生了明显的响应机制,反映出了植物种群对环境变化的适应性。本研究有助于我们更好的掌握植物种群的竞争过程,进一步了解种群的动态变化机制和发育、演替趋势,对青藏高原高寒草甸的退化恢复、生物多样性的保护及维持生态平衡具有重要的理论及现实意义。

参考文献:

- [1] 杨华,李艳丽,沈林,等.长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性[J].生态学报,2014,34(16): 4 698-4 706.
YANG H, LI Y L, SHEN L, et al. Spatial distributions and associations of main tree species in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in northeastern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014,34(16): 4 698-4 706.
- [2] JOHN R, DALLING J W, et al. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2007,104(3): 864-869.
- [3] 杜志,亢新刚,孟京辉,等.长白山杨桦次生林主要树种的空间分布格局及其关联性[J].东北林业大学学报,2013,41(4): 36-42.
DU Z, KANG X G, MENG J H, et al. Spatial distribution patterns and associations of dominant tree species in Poplar-Birch secondary forest stand in Changbai Mountains[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2013,41(4): 36-42.
- [4] 郭忠玲,马元丹,郑金萍,等.长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究[J].应用生态学报,2004,15(11): 2 013-2 018.
GUO Z L, MA Y D, ZHENG J P, et al. Biodiversity of tree species, their populations' spatial distribution pattern and interspecific association in mixed deciduous broadleaved forest in Changbai Mountains[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004,15(11): 2 013-2 018.
- [5] 胡砚秋,李文斌,崔佳玉,等.亚热带常绿阔叶林优势种个体及生物量的点格局分析[J].生态学报,2016,36(4): 1 066-1 072.
HU Y Q, LI W B, CUI J Y, et al. Spatial point patterns of dominant species by individual trees and biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016,36(4): 1 066-1 072.
- [6] 孙世贤,运向军,吴新宏,等.荒漠草原主要植物种群生态化学计量学特征季节变化[J].生态环境学报,2018,27(1): 47-54.
SUN S X, YUN X J, WU X H, et al. Seasonal Variations of Ecological Stoichiometry Characteristics of Major Plant Populations in Desert Steppe[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018,27(1): 47-54.
- [7] 张璞进,清华,张雷,等,内蒙古灌丛化草原毛刺锦鸡儿种群结构和空间分布格局[J].植物生态学报,2017,27(2): 165-174.
ZHANG P J, QING H, ZHANG L, et al. Population structure and spatial pattern of *Caragana tibetica* communities in Nei Mongol shrub-encroached grassland[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017,27(2): 165-174.
- [8] 宋长宏.不同海拔梯度对小嵩草植物群落的影响[J].安徽农业科学,2013,41(11): 4 709-4 711,4 734.
SONG C H. Effect of Different Altitudes on *Kobresia pygmaea* Community[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2013,41(11): 4 709-4 711, 4 734.
- [9] 张大才,李双智,张锐.高寒草甸湿润与干旱化生境中植物多样性的海拔分布格局[J].草业科学,2018,35(5): 1 013-1 021.
ZHANG D C, LI S Z, ZHANG R. Distributional patterns of seed plant diversity in wet and aridification habitats along an elevational gradient in an alpine meadow[J]. *Pratacultural Science*, 2018,35(5): 1 013-1 021.
- [10] 谭荣,王毓杰,周礼仕,等.长毛风毛菊的种群特征及生态适宜性研究[J].中药材,2014,37(5): 756-759.
TAN R, WANG Y J, ZHOU L S, et al. Population Characteristics and Ecological Suitability of *Saussurea hieracoides* [J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2014,37(5): 756-759.
- [11] 刘曼霞,李俐蓉,车应弟,等.甘南亚高寒草甸坡向梯度上矮嵩草与珠芽蓼种群点格局及其关联性[J].生态学杂志,2017,36(10): 2 685-2 691.
LIU M X, LI L R, CHE Y D, et al. Spatial distribution pattern and association of *Kobresia humilis* and *Polygonum viviparum* under different slope aspects in a subalpine meadow of Gannan[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017,36(10): 2 685-2 691.
- [12] 党晶晶,赵成章,任珩,等.高寒草地狼毒与阴山扁蓿豆种群的空间格局[J].生态学杂志,2013,32(2): 292-298.
DANG J J, ZHAO C Z, REN H, et al. Spatial patterns of *Stellera chamaejasme* and *Melilotoides ruthenicus* var. *inschanicus* populations in alpine grassland[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2013,32(2): 292-298.

- [13] 张金屯,孟东平.芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析[J].生态学报,2003,24(1): 35-40.
ZHANG J T, MENG D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain Reserve, Shanxi, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003,24(1): 35-40.
- [14] 陈霞,袁在翔,金雪梅,等.紫金山针阔混交林主要树种空间分布格局及种间关联性[J].南京林业大学学报(自然科学版),2018,42(6): 88-94.
CHEN X, YUAN Z X, JIN X M, et al. Spatial distribution pattern and interspecific association of dominant tree species in a broad-leaved mixed forest on Zijin Mountain[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science)*, 2018,42(6): 88-94.
- [15] 杜广祖,瞿发文,卢朝炳,等.滇西南不同海拔高山茶园茶黄菊马的空间格局分析[J].南方农业学报,2018,49(2): 287-294.
DU G Z, QU F W, LU C B, et al. Spatial patterns of *Scirtothrips dorsalis* Hood in tea plantations at different altitudes on high mountains in southwest of Yunnan[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2018,49(2): 287-294.
- [16] 王静,魏小红,龙瑞军.东祁连山高寒草甸植物抗寒性研究[J].草地学报,2007,15(6): 537-542.
WANG J, WEI X H, LONG R J. Cold resistance characteristics of 22 alpine plant species in the Eastern-part of Qilian Mountain[J]. *Acta Agrecol Sinica*, 2007,15(6): 537-542.
- [17] 刘曼霞.亚高寒草甸不同坡向金露梅种群的空间分布格局及空间关联[J].应用生态学报,2017,28(6): 1 817-1 823.
LIU M X. Spatial distribution and spatial association of *Potentilla fruticosa* populations on different slope aspects in subalpine meadow[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017,28(6): 1 817-1 823.
- [18] 尤海舟,刘兴良,缪宁,等.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[J].生态学报,2009,30(15): 4 004-4 011.
YOU H Z, LIU X L, MIAO N, et al. Individual association and scale effect of spatial pattern of *Quercus aquifolioides* populations along the elevation gradients[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009,30(15): 4 004-4 011.
- [19] 贾国栋,余新晓,邓文平,等.北京山区典型流域不同海拔椴树种群的空间点格局分析[J].生态环境学报,2011,20(6-7): 996-1 002.
JIA G D, YU X X, DENG W P, et al. Spatial pattern analysis on individuals of *Tilia tuan Szyszyl.* at different altitudes in typical watershed of Beijing mountainous area[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2011,20(6-7): 996-1 002.
- [20] 韩文衡,向悟生,叶锋,等.广西木论保护区喀斯特常绿落叶阔叶混交林优势种空间格局及其相关性[J].应用生态学报,2010,21(11): 2 769-2 776.
HAN W H, XIANG W S, YE D, et al. Spatial patterns of and specific correlations between dominant tree species in a karst evergreen and deciduous broadleaved mixed forest in Mulun Karst National Nature Reserve[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010,21(11): 2 769-2 776.
- [21] 赵成章,高福元,王小鹏,等.黑河上游高寒退化草地狼毒种群小尺度点格局分析[J].植物生态学报,2010,34(11): 1 319-1 326.
ZHAO C Z, GAO F Y, WENG X P, et al. Fine-scale spatial patterns of *Stellera chamaejasme* population in degraded alpine grassland in upper reaches of Heihe, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010,34(11): 1 319-1 326.
- [22] PETERSON C J, SQUIERS E R. An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen-white pine forest[J]. *Journal of Ecology*, 1995,83(5): 847-855.
- [23] 赵峰侠,尹林克.荒漠内陆河岸胡杨和多枝柽柳幼苗种群空间分布格局及种间关联性[J].生态学杂志,2007,26(7): 972-977.
ZHAO F X, YIN L K. Spatial distribution pattern and interspecific association of *Populus euphratica* and *Tamarix ramosissima* seedlings populations along desert inland river [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007,26(7): 972-977.
- [24] 苏爱玲,徐广平,段吉闯,等.祁连山金露梅灌丛草甸群落结构及主要种群的点格局分析[J].西北植物学报,2010,30(6): 1 231-1 239.
SU A L, XU G P, DUAN J C, et al. Community structure and point pattern analysis on main plant populations of *Potentilla fruticosa* shrub meadow in Qilian Mountain[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010,30(6): 1 231-1 239.
- [25] GRAY L, HE F. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta[J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, 259(1): 98-106.
- [26] 杨晓凤,苗艳明,张钦弟,等.五鹿山白皮松林不同龄级立木的点格局分析[J].植物研究,2013,33(1): 24-30.
YANG X F, MIAO Y M, ZHANG Q D, et al. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Pinus bungeana* in Wulu Mountain Reserve, Shanxi, China[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2013,33(1): 24-30.
- [27] 李国春,宋华东,李琦,等.太白山巴山冷杉林主要树种与开花秦岭箭竹的空间点格局分析[J].应用生态学报,2017,28(11): 3 487-3 493.
LI G C, SONG H D, LI Q, et al. Spatial point pattern analysis of main trees and flowering *Fargesia qinlingensis* in *Abies fargesii* forests in Mt. Taibai of the Qinling Mountains, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017,28(11): 3 487-3 493.
- [28] MIRITI, MARIA N. Twenty years of changes in spatial association and community structure among desert perennials[J]. *Ecology*, 2007,88(5): 1 177-1 190.
- [29] BURKE H I C. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: control by topography, soil texture, and microclimate[J]. *Ecology*, 2000,81(10): 2 686-2 703.