山东省滨海湿地怪柳种群的空间分布格局及其关联性

吴盼 彭希强 杨树仁 高亚男 白丰桦 衣世杰 杜宁* 郭卫华*

山东大学生命科学学院生态学与生物多样性研究所, 山东青岛 266237

摘要 怪柳(*Tamarix chinensis*)是暖温带滨海盐碱湿地的先锋灌木物种,在滨海湿地植物群落演替和防止沿海地区海水入侵中发挥着重要的作用。研究怪柳种群的空间分布格局和不同径级怪柳个体之间的空间关联性,揭示种群发展规律,可以为盐碱地怪柳种群的保护提供指导,并为滨海湿地生态系统的演替和生态管理提供依据。该研究在昌邑国家海洋生态特别保护区核心区内沿平行海岸线方向设置两条间隔800 m左右的样带,每条样带上设置3个50 m × 50 m的样地,共设置6块样地进行每木调查,绘制怪柳种群空间位置分布图,并将调查的怪柳按照其基径大小分为≤4 cm、4–8 cm、>8 cm 3个不同径级。利用Programita软件对怪柳种群的分布格局以及不同径级间的空间关联性进行分析。结果显示:(1) 6块样地共调查怪柳个体374株;(2) 不同样地间怪柳植株密度差别较大,说明怪柳在区域尺度上的分布并不均匀;(3) 怪柳种群在小尺度(小于5 m)上表现为聚集分布,在大尺度(大于15 m)上表现为随机分布,总体表现为随空间尺度的增大怪柳种群呈现由聚集分布过渡到随机分布的趋势;(4) 3个径级两两之间在小尺度上表现为正关联,在大尺度上表现为无关联,但在15 m尺度上径级II与径级III因为竞争而呈空间负相关关系。

关键词 怪柳种群; 分布格局; 空间尺度; 径级结构; 空间关联性

吴盼, 彭希强, 杨树仁, 高亚男, 白丰桦, 衣世杰, 杜宁, 郭卫华 (2019). 山东省滨海湿地怪柳种群的空间分布格局及其关联性. 植物生态学报, 43, 817–824. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0186

Spatial distribution patterns and correlation of *Tamarix chinensis* population in coastal wetlands of Shandong, China

WU Pan, PENG Xi-Qiang, YANG Shu-Ren, GAO Ya-Nan, BAI Feng-Hua, YI Shi-Jie, DU Ning*, and GUO Wei-Hua*

Institute of Ecology and Biodiversity, School of Life Sciences, Shandong University, Qingdao, Shandong 266237, China

Abstract

Aims *Tamarix chinensis* is a pioneering shrub species in temperate coastal saline wetlands, which plays an important role in plant community succession and preventing seawater intrusion in coastal wetlands. This study, which is focused on *Tamarix chinensis* population distribution characteristics and the correlations between *Tamarix chinensis* population distribution with individual diameters, can reveal the characteristics of population development and provide reference for species conservation and management of protected areas. This study may also provide basic information for scientific research on the succession and ecological management of coastal wetland vegetation ecosystems.

Methods In the core area of Changyi National Marine Ecological Special Protection Zone, two sample tapes with a spacing of about 800 m are arranged along the parallel coastline. Each sample tape has three plots of 50 m × 50 m. A total of six sample plots are set up for each wood survey. The spatial distribution map of *Tamarix chinensis* population is drawn by Origin. The obtained data is divided into three different diameter grades according to their base diameter: diameter grade I (base diameter ≤ 4 cm) and diameter grade II (4 < base diameter ≤ 8 cm), diameter grade III (base diameter > 8 cm). The distribution pattern of *Tamarix chinensis* population and the relationship between different diameter grades are analyzed by the point pattern analysis method and Programita software.

收稿日期Received: 2018-07-31 接受日期Accepted: 2019-01-13

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2011FY110300)和国家自然科学基金(31470402和31770361)。Supported by the National Basic Work of Science and Technology of China (2011FY110300), and the National Natural Science Foundation of China (31470402 and 31770361).

* 通信作者Corresponding author (Du N: ndu@sdu.edu.cn; Guo WH: whguo_sdu@163.com)

Important findings (1) A total of 374 individuals of *Tamarix chinensis* are investigated in six plots, including 14 in plot 1, 20 in plot 2, 36 in plot 3, 45 in plot 4, 221 in plot 5, and 38 in plot 6. (2) There is a large difference in population density of *Tamarix chinensis* between different plots, which indicates that *Tamarix chinensis* is not evenly distributed on the regional scale. (3) *Tamarix chinensis* populations show a clustered distribution on small scale (less than 5 m) while they appear as random distribution on large scale (greater than 15 m). The population of *Tamarix chinensis* exhibits a trend of transition from clustered distribution to random distribution with the increase of spatial scale. (4) The spatial association of *Tamarix chinensis* between any two diameter grades is positive on small scale and there is no significant spatial association between them on large scale. However, negative spatial association on diameter grade II and diameter grade III is detected at the scale of 15 m probably due to space competition.

Key words *Tamarix chinensis* population; distribution pattern; spatial scale; diameter structure; spatial association

Wu P, Peng XQ, Yang SR, Gao YN, Bai FH, Yi SJ, Du N, Guo WH (2019). Spatial distribution patterns and correlation of *Tamarix chinensis* population in coastal wetlands of Shandong, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 817–824. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0186

种群空间分布格局分析是研究种群生物学特性、种内和种间相互作用以及种群与环境关系的重要手段,是探究由多种机制交互作用形成的生物多样性维持机制的基础,一直是生态学的研究热点(Greig-Smith, 1983; 张金屯, 1998; Wiegand & Moloney, 2004; 郭屹立等, 2015)。一般来讲,植物种群在群落中的分布主要有3种类型:随机分布、聚集分布和均匀分布。不同的分布类型与所调查样方的大小密切相关,即种群的分布格局与空间尺度大小具有十分密切的关系(张金屯, 1998)。点格局分析是以种群空间分布的坐标点为基础,分析不同空间尺度下种群格局和种间关系的格局分析方法,弥补了传统的样方取样不能全面反映一个种群在空间的分布特征及种内相互关系的不足,使所描述的群落结构的结果更符合实际情况。

研究植物种群的空间分布格局以及不同径级个体的空间关联性有助于认识植物群落的形成、维持和演替过程(梅军林等, 2017)。很多学者采用径级结构分析法来替代年龄结构,并取得了很好的研究效果(许强等, 2016)。空间关联性作为群落的重要特征,是群落形成、演化的基础,也是种间或种内关系的一种表现形式(Perry *et al.*, 2014)。通过种内联结来表示同一物种不同径级在空间分布上的相互关联性,是对特定时期内植物种群组成个体之间相互关系(包括空间分布关系和个体间的功能关系)的静态描述,反映了种群的现状,同时揭示了种群内部个体间的相互作用(梅军林等, 2017),是研究种群动态的重要手段。

怪柳(*Tamarix chinensis*)是温带滨海盐碱湿地的先锋灌木物种,主要分布在中国东部和东北部的河

流三角洲和盐碱湿地等条件苛刻的生境中,在防止沿海地区海水入侵中发挥着重要作用(Cui *et al.*, 2010)。昌邑国家海洋生态特别保护区地处渤海莱州湾南岸,是全国唯一的以怪柳群落为主要保护和管理对象的国家级海洋特别保护区,是研究怪柳个体、种群、群落等不同层次特征的理想区域,也是我国“南红北柳”生态工程的重要组成部分(谢琳萍等, 2017)。目前对于滨海盐碱湿地怪柳的研究多集中于个体层面的怪柳叶片生理生化特征(朱金方等, 2013; Liu *et al.*, 2014),根系生理特性(宋香静等, 2018),种群层面的怪柳种群空间分布特征(Jiang *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2016),群落层面的怪柳群落的土壤环境特征(Rong *et al.*, 2016; Sun *et al.*, 2016)和怪柳对草本植物生物多样性的影响(Gao *et al.*, 2015; Du *et al.*, 2017)等方面,但对于怪柳群落中不同径级怪柳的分布格局及不同径级之间关联性的研究鲜有报道。研究滨海湿地先锋物种怪柳种群的空间分布格局及其不同径级之间的关联性,有助于深化对滨海湿地植物种群组成、结构与动态的认识,揭示种群发展规律,为保育怪柳提供理论依据,并进一步为湿地生态系统的管理提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于山东省昌邑市北部堤河以东、海岸线以下的滩涂上(37.05°–37.12° N, 119.33°–119.38° E),总面积为2 929.28 hm²,其中天然怪柳林面积已达2 070 hm²。保护区属典型的温带大陆性季风气候,四季分明,气候温和,年平均气温11.9 °C,年降水量628.6 mm,其中52%发生在7月和8月(Du *et al.*,

2017)。土壤以潮土和盐土为主, 地势南高北低, 地面坡降0.027%–0.031% (夏江宝等, 2016)。

该保护区由中国国家海洋局于2007年成立, 被公认为是中国最大的天然柽柳灌丛湿地生态系统 (Bi *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2015)。植被以灌木和草本为主, 并呈平行于海岸线的带状分布 (汤爱坤等, 2011)。研究区内柽柳是唯一的灌木物种, 草本植物主要有猪毛蒿 (*Artemisia scoparia*)、小蓬草 (*Conyza canadensis*)、茵陈蒿 (*Artemisia capillaris*)、狗尾草 (*Setaria viridis*) 和灰绿藜 (*Chenopodium glaucum*) 等, 藤本植物以鹅绒藤 (*Cynanchum chinense*) 为主。

1.2 样地调查

在柽柳群落保护核心区内沿海岸线方向平行设置两条间隔800 m左右的样带, 每条样带上设置3个调查点 (图1), 每个调查点之间相距600 m, 在每调查点处各设置一个50 m × 50 m的样地, 共6个样地, 利用GPS记录每个样地所处的海拔高度和经纬度。在每个样地中采用逐木调查法, 测量柽柳个体的空间位置相对坐标, 以西南角为坐标原点, 坐标值用距离 (单位: m) 表示, 同时用游标卡尺和卷尺测量样地内每株柽柳的基径、株高和冠幅等形态学特征。同时, 在每个样地中根据五点取样法利用土钻钻取0–20 cm表层土壤样品, 带回实验室内风干后测量土壤有机碳 (SOC) 含量。

1.3 数据分析

本研究以样地内柽柳整体的基径大小情况为依据, 将调查的柽柳按照其基径大小归为3个径级: 径级I (≤4 cm)、径级II (4–8 cm)、径级III (>8 cm)。利用Origin 2017完成不同样地柽柳个体的空间分布

图, 运用生态学软件Programita 2014对样地内柽柳种群的空间分布格局以及不同径级之间的空间关联性进行分析。

1.3.1 总体空间分布格局分析

Ripley (1977) 首先提出了点格局分析的统计学理论, 后经Diggle (1983) 等完善而被生态学家广泛应用。而Ripley's K 函数属于累积分布函数, 使用圆作为统计工具, 小尺度空间格局的累积会影响较大尺度的空间格局 (王鑫厅等, 2011)。基于Ripley's K 函数和Mark相关函数基础上发展而来的 O -ring函数分析方法, 因其使用圆环作为统计工具, 恰好消除了Ripley's K 函数存在的累积效应, 理论上提高了空间格局分析的精确性 (杨华等, 2014)。本研究采用单变量 O -ring函数 ($O(r)$), 以样地中每株柽柳个体的空间分布坐标点为基础分析柽柳种群在不同尺度下的空间格局, 其公式如下:

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

式中, $O^w(r)$ 为单变量 O -ring函数的预估值; n 表示样地内植株个体的坐标点总数; $[R_i^w(r)]$ 表示植株个体中以第 i 个点为圆心、 r 为半径、 w 为宽的圆环; $\text{Point}[X]$ 为区域 X 内的点总数; $\text{Area}[X]$ 为区域 X 的面积。采用0–25 m的空间尺度, 以距离尺度 r 为横坐标, 纵坐标为999次Monte Carlo模拟得到的置信区间 (上下两条包迹线)。当 $O(r)$ 值高于置信区间上限时, 说明个体在该距离为聚集分布; 当 $O(r)$ 在置信区间之间时为随机分布; 当 $O(r)$ 低于置信区间下限时, 为均匀分

图1 山东滨海湿地柽柳种群样点分布图。

Fig. 1 Sample distribution picture of *Tamarix chinensis* population in coastal wetlands of Shandong.

布(许强等, 2016)。

1.3.2 不同径级之间空间关联性分析

种群不同径级个体间的关联性采用双变量 O -ring函数($O_{12}(r)$)分析, 需保持其中一个径级个体的位置固定, 用异质性泊松过程零假设对另一径级的空间分布位置进行随机化, 分析两径级个体的空间关联性变化。函数为:

$$O_{12}^w(r) = \frac{\frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^{n_1} Point_2[R_{1,i}^w(r)]}{\frac{1}{n_1} \sum_{i=1}^{n_1} Area[R_{1,i}^w(r)]} \quad (2)$$

式中, n_1 为径级1的点总数; $[R_{1,i}^w(r)]$ 为径级1中以第*i*个点为圆心、 r 为半径、 w 为宽的圆环; $Point_2[X]$ 为区域*X*内径级2的点总数; $Area[X]$ 为区域*X*的面积。采用的空间尺度为0–25 m, 经999次Monte Carlo模拟得到99%的置信区间。若 $O_{12}(r)$ 值落在置信区间内,

说明不同径级间个体相互独立, 无空间相关性; 若在置信区间以上, 两径级间为空间正相关, 说明两个径级之间对环境资源的需求存在相似性或互补性; 若落在包迹线以下, 两径级间为空间负相关关系, 说明两个径级之间相互排斥或者对环境资源存在竞争(Hao *et al.*, 2017)。

2 结果

2.1 怪柳径级构成

研究区选定的6个样地中, 怪柳植株密度差别较大(图2), 其中, 样地1 (图2A)怪柳植株密度最小, 样地5 (图2E)怪柳植株密度最大。对各样地中怪柳的径级结构进行分析(表1)发现, 总体上径级II个体数所占比例最大(63%), 其次是径级III (21%), 个体数所占比例最小的是径级I (16%)。样地3 (图2C)中径级I植株所占比例高于径级II; 样地4 (图2D)中未

图2 山东滨海湿地怪柳个体空间分布散点图。A, 样地1。B, 样地2。C, 样地3。D, 样地4。E, 样地5。F, 样地6。
Fig. 2 Scatterplot of spatial distribution of *Tamarix chinensis* in coastal wetlands of Shandong. A, Plot 1. B, Plot 2. C, Plot 3. D, Plot 4. E, Plot 5. F, Plot 6.

表1 山东滨海湿地怪柳种群各样地基本信息及不同径级怪柳组成
Table 1 Basic information and compositions of *Tamarix chinensis* at different diameter grades in each plot in coastal wetlands of Shandong

样地 Plot	海拔 Elevation (m)	土壤有机碳 Soil organic carbon (%)	个体数(比例) Individual No. (Ratio)			合计 Total
			I	II	III	
1	2	0.339 1	2 (0.14)	10 (0.71)	2 (0.14)	14
2	1	0.368 0	1 (0.05)	10 (0.50)	9 (0.45)	20
3	6	0.357 3	18 (0.50)	14 (0.39)	4 (0.11)	36
4	–1	0.381 3	0 (0.00)	36 (0.80)	9 (0.20)	45
5	–1	0.449 0	31 (0.14)	140 (0.63)	50 (0.23)	221
6	10	0.387 9	7 (0.18)	25 (0.66)	6 (0.16)	38
合计 Total	–	–	59 (0.16)	235 (0.63)	80 (0.21)	374

I、II、III, 径级。
I, II, III, diameter grade.

出现径级I的植株, 径级II植株所占比例高达80%。

2.2 空间格局分析

对6个样地中柽柳种群的单变量 O -ring函数分析表明, 样地1在4 m处 $O(r)$ 值高于置信区间上限, 为聚集分布, 其余尺度内为随机分布(图3A); 样地2在整个调查尺度上位于置信区间内, 呈现随机分布(图3B); 样地3在0–3 m之间为聚集分布, 其余尺度均呈现随机分布(图3C); 样地4在1–5、9–10和18 m尺度上为聚集分布, 其余尺度均呈现随机分布(图3D); 样地5在1–5 m尺度为聚集分布, 其余尺度均呈现随机分布(图3E); 样地6在15 m处 $O(r)$ 值低于置

信区间下限, 呈均匀分布, 其余尺度内为随机分布(图3F)。

2.3 空间关联性分析

以样地5为例, 利用双变量 O -ring函数分析不同径级柽柳的空间关联性。由图4可知, 径级I与径级II在2 m尺度上 $O_{12}(r)$ 值位于置信区间之上, 呈正关联(图4A); 径级I与径级III在8 m的尺度上 $O_{12}(r)$ 值位于置信区间之上, 呈正关联(图4B); 径级II与径级III在4 m尺度 $O_{12}(r)$ 值位于置信区间之上, 呈正关联, 在15 m尺度 $O_{12}(r)$ 值位于置信区间以下, 呈负关联(图4C); 其余尺度均处于置信区间内, 无空间关联性。

图3 山东滨海湿地柽柳个体的空间点格局分析。A、B、C、D、E、F分别表示样地1、2、3、4、5、6。 $O(r)$, 单变量 O -ring函数。

Fig. 3 Point pattern analysis of *Tamarix chinensis* in coastal wetlands of Shandong. A, B, C, D, E and F represent plot 1, 2, 3, 4, 5 and 6, respectively. $O(r)$, univariate O -ring function.

图4 山东滨海湿地柽柳不同径级的空间关联性。A, 径级I和径级II。B, 径级I和径级III。C, 径级II和径级III。 $O_{12}(r)$, 双变量 O -ring函数。

Fig. 4 Spatial association of *Tamarix chinensis* at different diameter grades in coastal wetlands of Shandong. A, Diameter grade I and diameter grade II. B, Diameter grade I and diameter grade III. C, Diameter grade II and diameter grade III. $O_{12}(r)$, bivariate O -ring function.

3 讨论

样地取样位置不同, 土壤有机质含量和水分条件不同, 导致怪柳的分布密度差异较大。有研究表明, 距离海洋越近, 海水对土壤表层的冲刷侵蚀越严重, 导致土壤有机质流失, 其含量低于距海远的地方(汤爱坤等, 2011)。样地1、2和3的位置相对于样地4、5与6来说, 距海较近, 土壤中有有机质含量相对较低(表1), 不利于较多数量的怪柳同时生长, 故怪柳密度相对较小。此外, 研究范围内局部洼地的存在导致环境条件呈现空间异质性(赵欣胜等, 2011), 谢琳萍等(2017)研究发现昌邑国家海洋生态特别保护区内凋落物碳储量的分布呈现出中部及中北部较高而西南和东南部较低的变化趋势, 还有研究发现土壤盐分和地下水位是影响怪柳分布的两个关键性因素(Jafari *et al.*, 2004; Caçador *et al.*, 2007), 样地5位于保护区中部, 海拔位置较低, 地下水位较高, 良好的养分和水分条件有利于植物生长, 造成样地5的植株密度最大。由此可见, 在分析本区域怪柳种群的动态变化时, 应充分考虑环境因子差异导致的空间异质性。

近年来, 地下水开采和海堤建设等人为活动导致莱州湾海岸线沉积物供应量和海岸侵蚀明显减少(Wu *et al.*, 2012)。昌邑国家海洋生态特别保护区北部建立的防潮坝导致该保护区内大部分区域由潮间带湿地变为潮上带湿地, 降水是保护区植物生长的唯一淡水来源, 加上盐分被雨水淋洗到土壤深层汇集成地下咸水, 造成土壤表层干旱状况加剧, 湿地水文条件的改变加速了群落的演替进程(谢琳萍等, 2017)。由表1可以看出, 不同径级的怪柳个体数目占样地中个体总数的比例差异较大, 整体上表现为径级II > 径级III > 径级I, 说明怪柳种群的幼苗更新状况较差, 随着生境条件改变和演替的继续, 径级II和径级III的怪柳逐渐衰老死亡, 幼苗数量无法及时更新补充, 最终将导致怪柳种群衰败。因此, 在下一步的研究中, 应进一步探讨怪柳种群的退化机制, 加强对山东昌邑国家海洋生态特别保护区的保护力度。

怪柳种群随着空间尺度的增加呈现聚集分布到随机分布的变化趋势, 且在较小尺度下, 聚集特征明显。这是因为同一种群的个体对生境条件的需求是一致的(张金屯和孟东平, 2004; 白聪等, 2014),

生境的异质性引起种群聚集生长(王鑫厅等, 2011), 同时由于植株对水分、养分等资源的竞争较大(李海东等, 2011), 导致聚集强度随着空间尺度的增大而呈现下降趋势, 表现为在较小尺度上植株倾向于聚集分布逐渐过渡为在较大尺度上的随机分布, 这与李海东等(2011)在雅鲁藏布江中部流域沙地植被砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)灌丛和康佳鹏等(2019)在荒漠绿洲过渡带怪柳种群的研究结果一致。

怪柳种群不同径级的空间关联性从总体来讲, 径级I、II与III两两之间在小尺度上表现为正关联, 在大尺度上则以相互独立的空间关系为主。径级I与径级II及径级I与径级III在较小尺度上表现为正关联, 是由于植株对环境资源的需求具有相似性, 但基径小的植株个体相对幼小, 对水分、土壤养分等资源的竞争能力相对薄弱, 需要依附相对高大植株的庇护以提高存活几率(尤海舟等, 2010)。在本区域的前期研究中也发现, 怪柳的存在可以对其下生长的草本植物产生促进作用(Gao *et al.*, 2015; Du *et al.*, 2017)。在对黄河三角洲滨海湿地的研究中还发现, 怪柳的生长可以增加土壤有机质含量, 提高土壤氮、磷、钾的含量, 从而形成“沃岛”(封晓辉等, 2013; Rong *et al.*, 2016)。

在植物生态学理论中, 竞争排斥对群落的构建具有主导作用(McGill, 2003; Leibold & McPeck, 2006)。径级II与径级III在15 m的尺度上表现为负关联, 说明两个径级个体之间由于对环境需求的竞争而相互排斥。植株的个体大小会影响种群空间格局, 由于高大植株对土壤水分、养分以及光照等资源的竞争会加剧, 在一定程度上会抑制径级II植株的生长, 同时由于径级II与径级III植株的独立性增强, 随怪柳个体的生长发育灌丛逐渐增大, 造成对空间资源的竞争加剧(康佳鹏等, 2019), 它们的正关联关系被削弱, 竞争占据主导地位, 表现为空间负关联。

昌邑国家海洋生态特别保护区地处渤海莱州湾南岸, 地理位置特殊, 怪柳能够在水盐条件恶劣的条件下生长并广泛分布, 因而成为滨海盐碱湿地的先锋物种, 应对其采取就地保护的策略, 在近海地区限制开发建设, 减少人为干扰。同时, 应严格控制附近盐场在保护区内建设沟渠的数量, 减缓地下水位的下降, 以保护怪柳群落的生长和演替的正常进行。

致谢 感谢山东大学王仁卿教授团队对山东省相关数据的采集、整理和授权, 感谢刘乐乐博士在写作方面给予的指导, 感谢孙淑霞、刘潇、王宁博士在作图方面给予的帮助。

参考文献

- Bai C, Yan M, Bi RC, He YH (2014). Spatial pattern analysis of dominant species in *Exochorda giraldii* community in Xingtang Temple of Taiyue Mountains, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1283–1295. [白聪, 闫明, 毕润成, 何艳华 (2014). 山西太岳山兴唐寺红柄白鹃梅群落优势种的空间格局分析. 植物生态学报, 38, 1283–1295.]
- Bi XL, Wen XH, Yi HP, Wu XQ, Gao M (2014). Succession in soil and vegetation caused by coastal embankment in southern Laizhou Bay, China—Flourish or degradation? *Ocean & Coastal Management*, 88, 1–7.
- Caçador I, Tibério S, Cabral HN (2007). Species zonation in Corroios salt marsh in the Tagus estuary (Portugal) and its dynamics in the past fifty years. *Hydrobiologia*, 587, 205–211.
- Cui BS, Yang QC, Zhang KJ, Zhao XS, You ZY (2010). Responses of saltcedar (*Tamarix chinensis*) to water table depth and soil salinity in the Yellow River Delta, China. *Plant Ecology*, 209, 279–290.
- Diggle PJ (1983). *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic Press, New York.
- Du N, Wu P, Eller F, Zhou DY, Liu J, Gan WH, Yang RR, Dai M, Chen YD, Wang RQ, Guo WH (2017). Facilitation or competition? The effects of the shrub species *Tamarix chinensis* on herbaceous communities are dependent on the successional stage in an impacted coastal wetland of north China. *Wetlands*, 37, 899–911.
- Feng XH, Zhang XM, Liu XJ, Cheng RM, Sun HR (2013). Growth dynamics of *Tamarix chinensis* plantations in heavy-saline coastal lands and related ecological effects. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 21, 1233–1240. [封晓辉, 张秀梅, 刘小京, 程瑞梅, 孙焕荣 (2013). 滨海重盐碱地人工栽植柽柳生长动态及生态效应. 中国生态农业学报, 21, 1233–1240.]
- Gao M, Wang XX, Hui C, Yi HP, Zhang CQ, Wu XQ, Bi XL, Wang Y, Xiao LX, Wang D (2015). Assembly of plant communities in coastal wetlands—the role of saltcedar *Tamarix chinensis* during early succession. *Journal of Plant Ecology*, 8, 539–548.
- Greig-Smith P (1983). *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Guo YL, Wang B, Xiang WS, Ding T, Lu SH, Huang YS, Huang FZ, Li DX, Li XK (2015). Spatial distribution of tree species in a tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China. *Biodiversity Science*, 23, 183–191. [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 (2015). 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, 23, 183–191.]
- Hao HM, Huang Z, Lu R, Jia C, Liu Y, Liu BR, Wu GL (2017). Patches structure succession based on spatial point pattern features in semi-arid ecosystems of the water-wind erosion crisscross region. *Global Ecology and Conservation*, 12, 158–165.
- Jafari M, Chahouki MAZ, Tavili A, Azarnivand H, Amiri GZ (2004). Effective environmental factors in the distribution of vegetation types in Poshtkouh rangelands of Yazd Province (Iran). *Journal of Arid Environments*, 56, 627–641.
- Jiang ZM, Chen YX, Bao Y (2012). Population genetic structure of *Tamarix chinensis* in the Yellow River Delta, China. *Plant Systematics and Evolution*, 298, 147–153.
- Kang JP, Ma YY, Ma SQ, Xue ZW, Yang LL, Han L, Liu WY (2019). Dynamic changes of spatial pattern and structure of the *Tamarix ramosissima* population at the desert-oasis ecotone of the Tarim Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 265–276. [康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 薛正伟, 杨丽丽, 韩路, 柳维扬 (2019). 荒漠绿洲过渡带柽柳种群结构与空间格局动态. 生态学报, 39, 265–276.]
- Leibold MA, McPeck MA (2006). Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, 87, 1399–1410.
- Li HD, Shen WS, Fang Y, Yan SG, Zhang H, Zhao W (2011). Point pattern analysis of several psammophyte populations in the riparian ecotone in the middle reaches of Yarlung Zangbo River of Tibet, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 834–843. [李海东, 沈渭寿, 方颖, 燕守广, 张慧, 赵卫 (2011). 雅鲁藏布江中游河岸带几种主要沙生植物种群点格局分析. 植物生态学报, 35, 834–843.]
- Liu JH, Xia JB, Fang YM, Li T, Liu JT (2014). Effects of salt-drought stress on growth and physiobiochemical characteristics of *Tamarix chinensis* seedlings. *The Scientific World Journal*, 765840. DOI: <http://dx.doi.org/10.1155/2014/765840>.
- McGill BJ (2003). A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, 422, 881–885.
- Mei JL, Zhuang FH, Ma JM, Qin YH, Liang SC, Jiang Y (2017). Spatial point pattern analysis of *Alchornea trewioides* population clonal growth in the karst area of Guilin. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3164–3171. [梅军林, 庄枫红, 马姜明, 覃扬浚, 梁士楚, 姜勇 (2017). 桂林喀斯特地区克隆生长红背山麻杆种群的点格局分析. 生态学报, 37, 3164–3171.]
- Perry GL, Miller BP, Enright NJ, Lamont BB (2014). Stochastic geometry best explains spatial associations among species pairs and plant functional types in species-rich shrublands. *Oikos*, 123, 99–110.
- Ripley BD (1977). Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 39, 172–192.
- Rong QQ, Liu JT, Cai YP, Lu ZH, Zhao ZZ, Yue WC, Xia JB (2016). “Fertile island” effects of *Tamarix chinensis* Lour.

- on soil N and P stoichiometry in the coastal wetland of Laizhou Bay, China. *Journal of Soils & Sediments*, 16, 864–877.
- Song XJ, Li SN, Guo J, Yu YL, Liu ZW, Wei W (2018). Effects of different salinity levels on the growth and physiological characteristics of roots of *Tamarix chinensis* cuttings. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 606–614. [宋香静, 李胜男, 郭嘉, 于一雷, 刘志伟, 韦玮 (2018). 不同盐分水平对柽柳扦插苗根系生长及生理特性的影响. *生态学报*, 38, 606–614.]
- Sun LK, Liu WQ, Liu GX, Chen T, Zhang W, Wu XK, Zhang GS, Zhang YH, Li L, Zhang BG, Zhang BL, Wang B, Yang RQ (2016). Temporal and spatial variations in the stable carbon isotope composition and carbon and nitrogen contents in current-season twigs of *Tamarix chinensis* Lour. and their relationships to environmental factors in the Laizhou Bay wetland in China. *Ecological Engineering*, 90, 417–426.
- Tang AK, Liu RH, Xu LQ, Wang JY, Liu YT (2011). Spatial heterogeneity of soil nutrients and distribution of plant community in Changyi Marine Ecological Special Protection Area. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 31, 88–93. [汤爱坤, 刘汝海, 许廖奇, 王金玉, 刘一霆 (2011). 昌邑海洋生态特别保护区土壤养分的空间异质性与植物群落的分布. *水土保持通报*, 31, 88–93.]
- Wang QD, Song JM, Li XG, Yuan HM, Li N, Cao L (2015). Environmental radionuclides in a coastal wetland of the southern Laizhou Bay, China. *Marine Pollution Bulletin*, 97, 506–511.
- Wang XT, Hou YL, Liu F, Chang Y, Wang W, Liang CZ, Miao BL (2011). Point pattern analysis of dominant populations in a degraded community in *Leymus chinensis* + *Stipa grandis* steppe in Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1281–1289. [王鑫厅, 侯亚丽, 刘芳, 常英, 王炜, 梁存柱, 苗百岭 (2011). 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*, 35, 1281–1289.]
- Wiegand T, Moloney KA (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Wu XQ, Gao M, Wang D, Wang Y, Lu QS, Zhang ZD (2012). Framework and practice of integrated coastal zone management in Shandong Province, China. *Ocean & Coastal Management*, 69, 58–67.
- Xia JB, Zhao XM, Liu JH, Zhao ZG, Liu Q, Chen YP (2016). Environmental factors influencing the distribution of *Tamarix chinense* Lour. in the Laizhou Bay wetland of the Yellow River Delta. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4801–4808. [夏江宝, 赵西梅, 刘俊华, 赵自国, 刘庆, 陈印平 (2016). 黄河三角洲莱州湾湿地柽柳种群分布特征及其影响因素. *生态学报*, 36, 4801–4808.]
- Xie LP, Wang M, Wang BD, Shi XY, Xin M, Wei QS, He XP, Guo F (2017). Distribution pattern and influencing factors of vegetation carbon storage of *Tamarix chinense* in the coastal wetland of Laizhou Bay, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1103–1111. [谢琳萍, 王敏, 王保栋, 石晓勇, 辛明, 韦钦胜, 何秀平, 郭富 (2017). 莱州湾滨海柽柳林湿地植被碳储量的分布特征及其影响因素. *应用生态学报*, 28, 1103–1111.]
- Xu Q, Lü JZ, Miao YM, Bi RC (2016). Spatial distribution patterns and association of major species in *Elaeagnus mollis* communities. *Chinese Bulletin of Botany*, 51, 49–57. [许强, 吕金枝, 苗艳明, 毕润成 (2016). 翅果油树群落主要物种空间分布格局及其关联性. *植物学报*, 51, 49–57.]
- Yang H, Li YL, Shen L, Kang XG, Yue G, Wang Y (2014). Spatial distribution patterns of seedling and sapling in a spruce-fir forest in the Changbai Mountains area in north-eastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 7311–7319. [杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚, 岳刚, 王妍 (2014). 长白山云冷杉林幼苗幼树空间分布格局及其更新特征. *生态学报*, 34, 7311–7319.]
- You HZ, Liu XL, Miao N, He F, Ma QY (2010). Individual association and scale effect of spatial pattern of *Quercus aquifolioides* populations along the elevation gradients. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 4004–4011. [尤海舟, 刘兴良, 缪宁, 何飞, 马钦彦 (2010). 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. *生态学报*, 30, 4004–4011.]
- Zhang JT (1998). Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytocologica Sinica*, 22, 344–349. [张金屯 (1998). 植物种群空间分布的点格局分析. *植物生态学报*, 22, 344–349.]
- Zhang JT, Meng DP (2004). Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-ruprechtii* in Luya Mountain Reserve, Shanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 35–40. [张金屯, 孟东平 (2004). 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析. *生态学报*, 24, 35–40.]
- Zhao XS, Cui BS, Sun T, Lv JZ, Lu F (2011). Analysis of spatial point pattern of *Tamarix chinensis* in different habitats. *Ecological Science*, 30, 142–149. [赵欣胜, 崔保山, 孙涛, 吕卷章, 路峰 (2011). 不同生境条件下中国柽柳空间分布点格局分析. *生态科学*, 30, 142–149.]
- Zhu JF, Lu ZH, Xia JB, Chen X, Zhang M, Liu JT (2013). Changes of osmotic adjusting substances in leaves of *Tamarix chinensis* seedlings under salt and drought stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 357–363. [朱金方, 陆兆华, 夏江宝, 陈曦, 张萌, 刘京涛 (2013). 盐旱交叉胁迫对柽柳幼苗渗透调节物质含量的影响. *西北植物学报*, 33, 357–363.]
- Zhu Z, Zhang LY, Gao LX, Tang SQ, Zhao Y, Yang J (2016). Local habitat condition rather than geographic distance determines the genetic structure of *Tamarix chinensis* populations in Yellow River Delta, China. *Tree Genetics & Genomes*, 12. DOI: 10.1007/S11295-016-0971-5.

责任编辑: 唐志尧 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航