

# 草地群落物种多样性维持机制的研究 II

## 物种实现生态位

杨利民<sup>1,2</sup> 周广胜<sup>1</sup> 王国宏<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093

<sup>2</sup> 吉林农业大学农业生态研究中心, 长春 130118

**摘要** 尽管为解释种类丰富的植物群落物种共存和多样性维持机制, 生态学家们做了大量的努力并提出了许多假说和模型, 但这一问题仍处在争议之中, 需要更多的证据支持他们的观点或提出新的看法, 使这一生物多样性难题不断地向前推进。以松嫩平原物种丰富度较高的羊草-杂类草群落为对象, 在土壤 C、N、P、K 和 H<sub>2</sub>O 等五个资源轴上, 探讨了物种多样性与实现生态位的关系。结果表明: 尽管物种生态位存在一定程度的分化, 但多数物种的生态位是高度重叠的, 物种生态位分化在草地群落物种共存和多样性维持中, 不是唯一的途径, 认为应更加重视物种在长期协同进化中所形成的生物学特性。

**关键词** 草地群落 物种多样性 实现生态位 维持机制

### INVESTIGATING REALIZED NICHE AS A MECHANISM OF SPECIES DIVERSITY MAINTENANCE IN A SPECIES-RICH GRASSLAND COMMUNITY

YANG Li-Min<sup>1,2</sup> ZHOU Guang-Sheng<sup>1</sup> and WANG Guo-Hong<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

<sup>2</sup> Agronomy Research Center, Jilin Agricultural University, Changchun 130118

**Abstract** Although ecologists have made great efforts and produced a large number of hypotheses and models attempting to explain species coexistence and the mechanisms of species diversity maintenance in plant communities, this problem remains unresolved. We investigate relationships between species diversity and the patterns of realized niche distribution of species along five soil resource gradients (C, N, P, K and H<sub>2</sub>O) in a species-rich *Leymus chinensis* herb meadow community, on the Songnen Plain of Northeast China. The results showed that despite niche differentiation between species, the degree of niche overlap between species was high. We present a mechanism for coexistence deriving from small-scale pattern competition. However, we must conclude that niche differentiation cannot solely account for maintenance of species diversity in this grassland community, and that greater attention should be paid to the long term co-evolution of species biological properties.

**Key words** Grassland community, Species diversity, Realized niche, Maintaining mechanism

地球上最引人注目的外貌是生命的存在, 而生命最引人注目的外貌是它的多样性 (Tilman, 2000)。种类丰富的植物群落被誉为生物多样性的贮存库, 但大量的物种如何长期共存, 即多样性的维持机制问题仍然没有得到令人满意的答案 (Mahdi *et al.*, 1989; Silvertown *et al.*, 1999; Tilman, 2000)。60 年代以来, 由于 MacArthur, Levins, May 等卓有成

效的开拓性研究, 生态位理论已在种间关系、群落结构、物种多样性及种群进化中得到广泛应用, 成为现代生态学中日益醒目的中心论题 (王刚, 1990)。特别是生态位分化在解释动物群落物种共存中的成功, 使其成为群落结构组建和多样性维持机制的重要生态学理论之一。尽管许多生态学家认为生态位的分化对植物种类的共存也是关键因素 (Grubb, 1977;

收稿日期: 2001-01-03 接受日期: 2001-06-07

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (G1999013107) 和中国科学院知识创新项目 (KSCX2-1-07)

E-mail: ylm@9909ns.ibr.ac.cn

Tilman, 1984; 2000), 但包括动物生态学家在内, 对生态位分化在物种共存中的贡献, 也表示了不同程度的怀疑(王刚等, 1996)。特别是对植物来说, 它们几乎共同利用着光、H<sub>2</sub>O、CO<sub>2</sub>、N、P、K 及 10 余种微量元素, 这与相对具有多样性食物资源的动物是不同的(Mahdi *et al.*, 1989; 王刚等, 1996; Huisman & Franz, 1999)。80 年代以来, 国内有关生态位的定义及测度公式(王刚等, 1984; 余世孝等, 1993; 1994; 黄英姿, 1994)和群落物种生态位(陈波等, 1995; 王仁忠, 1997)的研究已有一些报道。有关植物群落物种生态位的研究多建立在某种明显的环境或资源梯度上(Whittaker, 1967; Parris & Bazzaz, 1976; Grace & Wetzell, 1981; Yu & Orloci, 1989; 陈波等, 1995; 王仁忠, 1997)。本文以松嫩平原物种多样性较高的羊草(*Leymus chinensis*)-杂类草群落为对象, 在 50 m × 50 m 相对均质生境中, 研究了草地群落物种的实现资源生态位, 旨在探讨草地群落物种多样性与生态位的关系及其维持机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地区自然概况

研究地区位于吉林省长岭县境内, 地理位置在东经 123°44' ~ 123°47', 北纬 40°40' ~ 40°44'。该区属温带半干旱季风气候, 年均气温 4.9 °C, 年均降水量 470 mm, 主要集中于 6 ~ 8 月, 年均蒸发量 1668 mm, 为降水量的 3.5 倍。研究的羊草-杂类草群落分布于平原低地。样地为割草场, 无放牧干扰的影响。植物种类组成多为中生和中旱生植物, 其中禾草占 26.1%, 双子叶杂类草占 47.8%。植物多度以禾草为优势, 占 63.8%, 杂类草占 36.2%。调查的 21 个样方中共涉及植物 23 种, 平方米饱和度 16 种, 植被盖度 70% ~ 90%。

### 1.2 样地设置与土壤环境分析

1999 年 4 ~ 9 月, 以物种多样性较高的羊草-杂类草群落为对象, 选择均质生境, 在约 50 m × 50 m 的区域内, 设 3 条 30 m 的样线, 样线间隔 10 m, 每 5 m 设一个 0.5 m × 0.5 m 的样方, 共 21 个, 进行植物物候期定位观测, 并于 9 月 15 日收割样方内植物, 记录样方内物种密度和生物量。每个样方取 0 ~ 20 cm 土壤样品, 3 次重复, 采用重铬酸钾法、凯氏定氮法、钼锑抗比色法和原子吸收光谱法分别测定土壤 C、N、P、K 养分因子, 土壤含水量为 4 ~ 9 月的平均值。

研究样区土壤为草甸土, 土质肥沃, 湿润, pH 值

在 8.2 左右, 呈黄棕色。土壤 C、N、P、K 和 H<sub>2</sub>O 等 5 个资源维再划分为 4 个梯度(表 1), 进行物种生态位测度。21 个样方 63 个土壤样品 C、N、P、K 和 H<sub>2</sub>O 的变异系数均低于 0.20, 说明研究样区土壤养分、水分变异率较低, 为基本均质生境。

表 1 土壤养分和水分因子梯度值及其变异系数

Table 1 The gradient values of soil nutrient and water factors and their variation coefficients

土壤因子 Soil factors	梯度值 Gradient values				变异系数 Variation coefficients
	1	2	3	4	
C	< 2	2.0 ~ 2.5	2.5 ~ 3.0	3.0	0.1630
N	< 0.12	0.12 ~ 0.13	0.13 ~ 0.14	> 0.14	0.1249
P	< 0.025	0.025 ~ 0.030	0.030 ~ 0.035	> 0.035	0.0975
K	< 2.25	2.25 ~ 2.50	2.50 ~ 2.75	> 2.75	0.1191
H <sub>2</sub> O	< 12.5	12.5 ~ 15.0	15.0 ~ 17.5	> 17.5	0.1529

### 1.3 物种生态位的测度

物种生态位测度分别采用 Levins (1968) 建议的生态位宽度指数, Hurlbert (1978) 提出的资源加权生态位重叠指数(Ludwig & Lannert, 1988) 和余世孝等(1993)提出的加权生态位分离指数

## 2 结果与分析

### 2.1 物种生态位宽度

生态位宽度是指生物有机体利用资源的范围。表 2 显示出不同物种对资源利用的生态位宽度的差异, 群落优势种在各资源轴上均表现出较宽的生态位, 如羊草、牛鞭草(*Hemarthra altissima*)、寸草苔(*Carex duriscula*)、蔓萎陵菜(*Potentilla flagellaris*); 亚优势种居第二位, 如芦苇(*Phragmites communis*)、野古草(*Arundinella hirta*)、拂子茅(*Calamagrostis epigeios*)、箭头唐松草(*Thalictrum simplex*)、女菀(*Turczaninowia fastigiata*); 常见伴生种排在第三位, 如水苏(*Stachys chinensis*)、旋复花(*Inula britannica*)、通泉草(*Mazus stachydidifolius*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)、五脉山黧豆(*Lathyrus qamqumencrus*)等; 而局部生境种或偶见种, 其生态位宽度较窄, 如碱地肤(*Kochia sieversiana*)、马蔺(*Iris laevis* var. *chinensis*)、星尾草(*Puccinellia tenuiflora*)和针蔺(*Heleocharis intersita*)等, 这些种类主要由周围盐生植物群落偶然迁入, 属随机机会种, 在资源竞争上是弱者, 可能被排斥掉。

在 5 个资源轴上, 同一物种不同资源的生态位宽度也是不同的, 如牛鞭草, 其 N 资源生态位宽度

表 2 土壤 C、N、P、K 和 H<sub>2</sub>O 资源轴物种生态位宽度

Table 2 The species niche breadthis along resource axes of soil C, N, P, K and H<sub>2</sub>O

	Le	H <sub>3</sub>	Pe	Pt	Ks	Ip	Cd	Ts	Tt	Ki	Am	Se	Db	Pf	Sc	Lq	Cp	Ht	Ms	Vy	Sg	Al	Cc
C	3.14	3.12	2.25	1.00	1.00	1.00	3.33	2.46	2.15	1.00	1.00	2.14	2.13	2.13	2.25	2.43	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.50	2.25
N	3.40	2.71	2.29	1.00	1.00	1.00	3.73	2.11	2.00	1.00	1.00	3.01	3.91	2.87	2.25	2.43	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.30	3.20
P	3.80	2.28	2.89	1.51	1.00	1.00	3.66	2.96	3.71	1.00	3.50	3.61	3.34	3.64	1.00	3.07	1.00	1.79	2.22	1.00	1.00	3.10	2.20
K	3.63	2.30	2.84	1.00	1.00	1.00	2.63	2.03	2.18	1.00	1.00	2.22	2.29	2.13	1.74	1.98	1.00	1.00	1.12	1.00	1.00	2.37	1.98
H <sub>2</sub> O	3.15	1.69	2.13	1.00	1.00	1.00	2.36	1.76	1.56	1.00	1.00	1.76	1.85	1.74	2.25	1.82	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.36	1.70

Le: 羊草 *Leymus chinensis* H<sub>3</sub>: 牛鞭草 *Hemarthria japonica* Pe: 芦苇 *Phragmites communis* Pt: 星星草 *Puccinellia tenuiflora* Ks: 碱地肤 *Kochia stevensiana* Ip: 马菁 *Iris palustris* Cd: 寸草苔 *Carex diuriscula* Ts: 箭头唐草 *Phalaris amabilis* Tt: 女菀 *Ferula ovina* Ki: 鸡儿肠 *Kalmia integrifolia* Am: 蒙古蒿 *Artemisia mongolica* Se: 地榆 *Sanguisorba officinalis* Db: 旋复花 *Inula britannica* Pf: 婆婆纳 *Potentilla flagellaris* Sc: 水芍 *Stachys chinensis* Lq: 五脉山豆 *Lathyrus gangeticus* Cp: 徐长卿 *Cynanchum paniculatum* Ht: 汁萹 *Helexbaris interstita* Ms: 通泉草 *Mazus stachydifolia* Vy: 紫花地丁 *Viola yedoensis* Sg: 鸦葱 *Scorzonera glabra* Al: 野古草 *Arundinella hirta* Cc: 拂子茅 *Calamagrostis epigeios*

指数为 2.7055, 而 H<sub>2</sub>O 资源仅为 1.6978, 说明牛鞭草在 H<sub>2</sub>O 资源的利用上生态位较窄, 表明其对土壤 H<sub>2</sub>O 资源的要求更特化。其它物种也表现相似的特点, 如寸草苔, 在 C、N、P 资源轴上, 生态位较宽, 分别为 3.3252、3.7265、3.6640, 而在 K 和 H<sub>2</sub>O 资源轴上相对较窄。女菀的 P 资源生态位宽度指数为 3.7079, 而 H<sub>2</sub>O 资源为 1.5599, 仅是 P 资源生态位宽度指数的 42%。羊草在 C、N、P、K 和土壤 H<sub>2</sub>O 5 个资源轴上生态位宽度指数都比较大, 这也反映了羊草在温带草原区域广泛分布的生态特点。

从 5 个资源轴, 22 种植物生态位宽度指数的变化上看, 对 P 资源的利用, 有更多的物种表现为较宽的生态位, 生态位宽度指数在 3 以上的种类占 36%, 2~3 的占 23%, 2 以下的占 41%。但对 K 和土壤 H<sub>2</sub>O 资源的利用, 许多物种表现为较窄的生态位, 生态位宽度指数 3 以上的种类仅占 4.5%, 2~3 以上的分别占 45% 和 23%, 2 以下的分别占 59% 和 82%, 说明 K 和土壤 H<sub>2</sub>O 是许多物种的限制因子。在 C 和 N 资源轴上物种生态位的宽度居上述 3 种资源之间。

### 2.2 物种生态位重叠

生态位重叠是指两个或更多物种对一个资源或多个资源的共同利用, 或者是指两个或多个邻接生态位所共有的生态位区域, 它涉及资源分享的数量, 关系到两个种相似到多大程度仍然允许共存, 或相互竞争的物种, 究竟能有多么相似, 还能稳定地共同生活在一起。C、N、P、K 和 H<sub>2</sub>O 资源的物种生态位重叠指数多在 0.8 以上, 分别占 56%、68%、79%、50% 和 54%, 其中指数为 1 的完全重叠种对分别占 6.6%、5.7%、5.9%、3.8% 和 4.8%; 而指数小于 0.5 的分别占 25%、19%、8%、34% 和 30%, 其中指数为 0 的生态位不重叠种对分别占 17%、15%、

4%、24% 和 23%; 在 0.5~0.8 之间的分别占 8%、13%、13%、16% 和 16%。说明群落物种的资源生态位处于高度重叠状态, 特别是 P 资源重叠指数大于 0.8 的占 79%, 这与 P 资源轴物种生态位宽度指数的分析结果具有一致性, 反映了 P 资源的缺乏导致物种生态位的泛化。物种在 K 和 H<sub>2</sub>O 资源轴上的生态位重叠指数小于 0.5 的分别占 34% 和 30%, 说明物种对 K 和 H<sub>2</sub>O 资源的利用性竞争比较激烈, 导致物种生态位趋于特化。从物种生态位重叠指数的变化上可以看出, 群落优势种及亚优势种间的生态位重叠相对较低, 一般在 0.6~0.8 之间, 属中度重叠; 优势种及亚优势种与常见伴生种间的生态位重叠相对较高, 指数一般大于 0.8, 属高度重叠; 而局部偶见种与优势种、亚优势种和常见伴生种的生态位处于低重叠状态。群落主要优势种羊草几乎与所有物种高度重叠, 指数多在 0.8 以上, 说明物种间对不同资源的竞争有一定的分化。

### 2.3 物种生态位分离

生态位分离是指资源轴上相邻竞争者所偏爱位置之间的距离, 生态位分离常被用来描述物种生态位差异或分化。在一定程度上它的含义与生态位重叠相反(余世孝等, 1993)。各资源物种生态位分离多在 0.2 以下, 这与生态位重叠指数的分析结果是一致的, 从另一侧面说明物种生态位在一维资源轴上是高度重叠的。从物种生态位分离指数的变化上看, 随资源维数的增加, 种对间的分离指数呈增大趋势, 从一维到五维, 指数小于 0.2 的分别占 54%、43%、25%、17% 和 11%, 0.2~0.5 的分别占 16%、47%、58%、66% 和 66%, 大于 0.5 的分别占 0%、10%、14%、17% 和 23%。说明物种生态位随资源维数的增加分离增大, 种间竞争降低, 物种可能通过这一机制得以共存。但五维资源的物种生态位分离指数小

于 0.2 的占 11%, 0.2~0.3 的占 21%, 0.3~0.4 的占 28%, 大于 0.4 的仅占 40%, 说明多数物种的生态位在多维资源上仍处于较高的重叠状态, 生态位分化在维持草地群落物种多样性上的作用是有限的, 或者说生态位分化不是维持物种多样性的唯一机制。

### 3 讨论

关于多样性维持机制思想的焦点是物种的共存。在一系列有影响的工作中, 物种间的相互竞争被认为是物种共存和群落多样性的主要障碍 (Chesson & Huntly, 1997)。物种竞争常常导致其实现生态位的分离和可利用资源被瓜分。自然群落中物种的实现生态位在某种意义上反映了它们对各种资源的利用、对环境的适应性和竞争能力。随着物种共存和多样性维持机制的研究进展, 特别是植物群落中物种资源生态位的高度重叠, 使生态位分离是物种共存重要机制的看法发生了动摇, 认为物种的共存可能不需要生态位的分化也能实现 (Huston, 1979; Silvertown *et al.*, 1987; Mahdi *et al.*, 1989)。对于生态位重叠, 未发生竞争排除, 而物种能够长期共存, 生态学家们提出了许多假说和模型加以解释 (Hutchinson, 1961; Huston, 1979; Shmida & Ellner, 1984; Hubbell, 1979), 如干扰、捕食、病原体入侵和环境的随机波动等, 都可能使物种竞争的减弱, 使竞争排除失效或减缓, 进而维持群落的多样性。Chesson 和 Huntly (1997) 在分析了上述各种解释之后, 认为这些因素均不可能单独地成为物种稳定共存的机制, 而是作为生态位的资源维在起作用, 如捕食者瓜分类似于资源瓜分而促进物种共存和维持多样性。环境的波动为物种时间上的生态位分化提供了机会, 而不是从根本上改变了种间竞争, 随着时间上的环境变化物种通过某种互补关系得以共存。物种的稳定共存需要生态位的分离, 竞争可以通过生态上相似种团内的竞争排除和共存物种的协同进化调整来塑造这样的互补格局。Zhang 和 Jiang (1993; 1995) 在分析生态学上相似物种的竞争过程和结局时, 考虑了种群的遗传结构, 提出了遗传漂变与局域配偶竞争 (或性比率选择) 的物种共存机制。他们认为对于有性繁殖生物来说, 进化并不是使种群增长率达到最大, 而能使物种竞争力达到最大的性比率也并不是自然选择所导致的均衡性比率 (1:1)。如果稀有种和常见种在进化压力下产生分化, 使稀有种具有偏雌性比, 那么生态学上完全相似的物种

可以稳定共存。他们认为同一生态位的物种之间虽然发生竞争, 但不存在极限相似性, 而一个生态位一个种团, 种团之间可能存在极限相似性, 并否定了 Gause 的竞争排除法则。

可见竞争与生态位分化对多样性维持的贡献仍存在着相当大的争议, 许多观点仍处于推论阶段, 还需要对更多的自然群落的研究加以论证。Tilman (1994) 在验证其提出的资源比例假说时受挫, 并进而提出了空间竞争假说。他认为在任何一个小的相当均质的区域内, 对固着性生命形式来说, 空间的再细分是不可避免的结果, 受到限制并为单一资源而竞争的所有植物种类可以通过再细分生境上的相互替代实现共存。靠这种机制共存的物种, 在竞争能力、侵占和扩散能力及长寿命方面必须有 2~3 个策略的种间差异。实际上自然界中生态学上或生物学上完全相似的物种几乎是不存在的, 物种之间的差异是多方面的, 如物候期、生活型、生活史、生殖条件、个体大小、资源利用效率, 甚至对环境干扰的敏感性等诸多方面的差异是普遍存在的。这些差异在维持多样性中都可能不同程度地发挥作用, 关键是在一个特定环境条件和特定的自然群落中, 哪些因素对维持多样性起着更大的作用。

我们的研究结果表明, 羊草-杂类草草甸植物群落物种的实现资源生态位是高度重叠的, 而不是明显的生态位分离。物种花期呈随机或聚集性分布, 并非由于竞争而导致均匀性分布格局 (杨利民等, 2000)。通过种群空间分布格局、不同尺度的种间关联和种间协变的研究发现, 群落中的许多物种, 特别是几个优势种和亚优势种都具有很强的无性繁殖 (根茎) 能力, 而有性繁殖率较低, 特别是几个禾本科主要优势种的开花率多在 50% 以下, 甚至低于 30% (杨利民等, 2000)。这一明显的生物生态学特征使许多物种在小尺度上呈显著的聚集性分布, 并且物种多度 (密度和生物量) 呈明显的负协变关系, 这种负协变随尺度的增大而减弱 (杨利民, 2000)。这些结果的综合分析使我们支持聚集性分布可能在群落多样性维持中起着重要作用的观点 (Atkinson & Shorrocks, 1981; Hanski, 1981; Silvertown & Law, 1987)。无性繁殖的分株幼体与母株有着密切的整合关系, 这种关系类似于高等动物对幼体的抚育, 有利于提高幼体的适应力、竞争力和存活率。由于无性繁殖的扩散能力有限, 加上环境因子的随机波动和种间、种内竞争的密度制约, 使在母株周围形成小尺度的聚集性格局。由于每一个体的生理和生态学寿命

有限,一个或多个个体死亡后,为其它物种或个体侵入提供机会。

### 参 考 文 献

- Arkinson, W. D. & B. Shorrocks. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal and Ecology*, **50**: 461~471.
- Chen, B. (陈波) & X. M. Zhou (周兴民). 1997. Analyses of niche breadths and overlaps of several plant species in three *Kobresia* community of an alpine meadow. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **19**: 158~163. (in Chinese)
- Chesson, P. & N. Huntly. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological community. *The American Naturalist*, **150**: 519~553.
- Grace, J. E. & R. G. Wetzel. 1981. Niche differentiation between two rhizomatous plant species: *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. *Canadian Journal of Botany*, **60**: 46~57.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**: 107~145.
- Hanski, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without perdition. *Oikos*, **37**: 306~312.
- Huang, Y. Z. (黄英姿). 1994. Mathematical methods in niche theory study. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **5**: 331~337. (in Chinese)
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**: 1299~1303.
- Huisman, J. & J. W. Franz. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, **402**: 407~410.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**: 81~101.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, **95**: 137~145.
- Ludwig, J. A. & J. F. Lanners (translated by Li, Y. Z. (李育中), W. Wang (王伟) & H. Pei (裴浩)). 1988. *Statistic ecology*. Hohhot: Inner Mongolia University Press. 70~79.
- Mahdi, A., R. Law & A. J. Willis. 1989. Large niche overlaps among coexisting plant species in a limestone grassland community. *Journal of Ecology*, **77**: 386~400.
- Peterson, J. A. & F. A. Bazzaz. 1976. Underground niche separation in successional plants. *Ecology*, **57**: 1281~1288.
- Shuda, A. & S. P. Ellner. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, **58**: 29~57.
- Silvertown, J. & R. Law. 1987. Do plants need niches? *Trends in Ecology and Evolution*, **2**: 24~26.
- Silvertown, J., E. Mikec, J. David, J. G. Gowing & J. H. Marnford. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, **400**: 61~63.
- Tilman, D. 1984. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology*, **65**: 1445~1453.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**: 2~16.
- Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, **405**: 208~211.
- Wang, G. (王刚), S. L. Zhao (赵松岭), P. Y. Zhang (张鹏云), & Q. C. Chen (陈庆斌). 1984. On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **4**: 119~127. (in Chinese)
- Wang, G. (王刚). 1999. A discussion on some aspects of niche theory. *Journal of Lanzhou University* (兰州大学学报), **26**(2): 100~113. (in Chinese)
- Wang, G. (王刚) & D. Y. Zhang (张大勇). 1996. Theories of biological competition. Xi'an: Shaanxi Science and Technology Press. 50~135. (in Chinese)
- Wang, R. Z. (王仁忠). 1997. The mean breadths and niche overlaps of main plant population in *Leymus chinensis* grassland for grazing. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **21**: 304~311. (in Chinese)
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, **42**: 207~264.
- Yang, L. M. (杨利民), R. Z. Wang (王仁忠) & J. D. Li (李建东). 1999. Effects of grazing disturbance gradient on plant diversity of main grassland communities in the Songnen Plain of China. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), **7**(3): 8~16. (in Chinese)
- Yang, L. M. (杨利民), M. Han (韩梅), J. D. Li (李建东) & G. S. Zhou (周广胜). 2000. Relationship between species diversity and plant flowering distribution in grassland meadow community. *Journal of Jilin Agricultural University* (吉林农业大学学报), **22**(4): 55~58. (in Chinese)
- Yang, L. M. (杨利民). 2000. Studies on the plant species diversity of meadow steppe of Northeast China Transect (NECT) and its forming mechanism. A Doctoral Dissertation of Northeast Normal University. 89~141. (in Chinese)
- Yu, S. X. (余世孝) & L. Orlova. 1989. Species dispersions along soil gradients in a *Cryptoxarum* community, Dinghushan, South China. *Chinenses*, **4**: 39~45.
- Yu, S. X. (余世孝) & L. Orlova. 1993. The implication of niche separation and its measure. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **17**: 253~263. (in Chinese)
- Yu, S. X. (余世孝) & L. Orlova. 1994. Multivariate measure of niche breadth. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **14**: 32~39. (in Chinese)
- Zhang, D. Y. & X. H. Jiang. 1993. Differential selection in sexes, genetic drift, and stable coexistence of identical species. *Oikos*, **68**: 177~182.
- Zhang, D. Y. & X. H. Jiang. 1995. Local mate competition promotes coexistence of similar competitors. *Journal of Theoretical Biology*, **177**: 167~170.

责任编辑:张大勇 责任编辑:周玉泉