

DOI:10.12171/j.1000-1522.20200352

基于邻体干扰模型的草花混播群落竞争模拟

蒋亚蓉^{1,2} 蒋世荣³ 袁涛¹ 李嫣⁴ 董明哲⁵ 吴璐瑶¹ 唐英¹

(1. 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 国家花卉工程技术研究中心, 城乡生态环境北京实验室, 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京林业大学园林学院, 北京 100083; 2. 华中农业大学园艺林学学院, 湖北 武汉 430070; 3. 中国地质大学机械与电子信息学院, 湖北 武汉 430074; 4. 北京林业大学信息学院, 北京 100083; 5. 北京林业大学艺术设计学院, 北京 100083)

摘要:【目的】草花混播是城市中人工模拟草地群落景观的尝试。混播群落中物种的竞争影响着不同时期的景观效果,但目前研究较少。因此,本研究基于邻体干扰模型,为探索草花混播群落内的竞争提供科学依据。【方法】(1)以物种数不同的一年生混播组合为例,生长季每间隔半个月采用样方法调查物种多度、花期并测定地上部分生物量。(2)选取四个邻体干扰备选模型,在 Matlab 中计算和模拟群落竞争强度,模型拟合后获得最佳竞争模型,以此计算和分析群落内的竞争强度和模拟群落时序变化。【结果】(1)拟合最佳的邻体干扰模型与基株、邻株的大小及距离有关,其拟合优度为 0.718 9。(2)草花混播的竞争压力约有 90% 来自于种间竞争,群落下层植物的竞争强度随着时间增强,且显著高于群落上层和中层的植物,以致于在群落下层的部分物种不能正常开花。(3)混播群落内的竞争强度在生长季均逐渐变大,物种多样性先增加后降低,播种种类数少的组合对应的总竞争强度及多样性较低,物种株高和蓬径较大。(4)在一定范围内,群落内物种多样性增加可降低竞争强度,当群落 Patrick 指数为 8~10、Pielou 均匀度指数为 0.46、Shannon-Wiener 指数为 2.1、Simpson 优势度指数为 0.82 时,混播群落内的竞争强度最小,此时群落中层和下层物种的竞争强度为 1:3,群落疏密有致,色彩丰富,并近似天然草地的多样性景观。【结论】邻体干扰模型可用于草花混播群落竞争计算和景观模拟,能达到较好的精度,并能预测混播群落空间分布及外貌。本研究首次从群落竞争的角度为草花混播的景观设计提供科学指导。

关键词: 草花混播; 植物群落; 竞争; 物种多样性; 模拟; 邻体干扰

中图分类号: S688.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2022)03-0085-13

引文格式: 蒋亚蓉, 蒋世荣, 袁涛, 等. 基于邻体干扰模型的草花混播群落竞争模拟 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(3): 85-97. Jiang Yarong, Jiang Shirong, Yuan Tao, et al. Competition simulation of flower meadow community based on neighborhood interference model [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(3): 85-97.

Competition simulation of flower meadow community based on neighborhood interference model

Jiang Yarong^{1,2} Jiang Shirong³ Yuan Tao¹ Li Yan⁴ Dong Mingzhe⁵ Wu Luyao¹ Tang Ying¹

(1. Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation and Molecular Breeding, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan 4300074, Hubei, China;

3. School of Mechanical Engineering and Electronic Information, China University of Geosciences, Wuhan 430074, Hubei, China;

4. School of Information Science and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

5. School of Arts and Design, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

收稿日期: 2020-11-17 修回日期: 2021-03-30

基金项目: 北京市科技计划项目(Z151100001015015)。

第一作者: 蒋亚蓉, 博士。主要研究方向: 园林植物应用与生态。Email: jiangyarong2018@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学园林学院。

责任作者: 袁涛, 博士生导师, 教授。主要研究方向: 园林植物应用。Email: yuantao@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

Abstract: [Objective] Flower meadow is an attempt to simulate natural grassland community in urban. The competition of species in the meadow influences the presentation of community appearance during different periods, but here are few studies at present. Therefore, based on neighborhood interference model, our research tried to provide scientific support for competition in flower meadow community. [Method] (1) Taking the annual mixed sowing combinations with different species numbers as an example, the species abundance and flowering period were investigated by sampling method every half month in the growing season, and the aboveground biomass was measured. (2) Four alternative models of neighborhood interference were selected to calculate and simulate the community competition intensity in Matlab software, the fitting accuracy of the models was compared and analyzed to obtain the best competition model, and competition intensity was calculated and the seasonal simulation and analysis were carried out. [Result] (1) The best model of neighborhood interference was related to the size and distance of the object individual and neighboring plants, and the goodness of fit coefficient was 0.718 9. (2) About 90% of competition pressure in flower meadows was interspecific competition, the competition intensity of plants in underlying canopy of the community was increased gradually, and significantly higher than that in the tall overlying canopy and middle layer of the community, resulting in some species could not bloom normally. (3) The competition of communities became fiercer, and the species diversity increased firstly and then decreased, competition intensity and diversity of the mixtures with less richness were low, but the plant height and crown width of the species were larger. (4) Within a certain range, the increase of species diversity can reduce competition intensity of community, when the Patrick index was 8 to 10, Pielou evenness was about 0.46, Shannon-Wiener index was 2.1 and Simpson index was 0.82, the competition index in the flower meadow was the lowest, at this time, ratio of competition intensity in the middle and lower canopy of the community was 1:3, the community was moderate-density, colorful and similar to the richness of natural grassland. Reliable guidance was provided in the study initially for the design of flower meadows from the perspective of community competition.

Key words: flower meadow; plant community; competition; species diversity; simulation; neighborhood interference

草花混播(也称作“野花组合”)是人为筛选一、二年生、多年生的野生或栽培花卉,经人工调和配置和混合播种建立的草本植物群落,是目前国内外园林绿化研究的热点^[1-3]。由于草花混播种类丰富(可达 20 种/m²)^[4-5]、播种密度较大(建植初期约 200 株/m²)^[6],群落中通常都存在着激烈的竞争,杂草入侵、优势种的强势竞争等现象屡见不鲜,严重影响群落的景观效果和可持续发展^[7-8],但目前对混播群落内的竞争却很少关注。

竞争是植物群落中普遍存在的现象,也是研究植物生长、种群动态和群落演替方向的核心问题之一^[9]。竞争的结果不仅影响个体的生存、生长和繁殖,而且影响种群空间分布动态和群落的物种多样性,对个体竞争进行数量化的研究,能更准确地反映物种间的竞争状况,进而解释和预测整个群落的动态变化过程^[10-12]。

群落的竞争模型有很多,但适用于多物种群落的模型较少,而且一般通过添加实验测定每个物种的生物量^[13],但在种类繁多的混播群落中很难开

展。草花混播群落作用于小尺度空间,注重植物个体在群落中的景观表现,且其植物种群固着生长,仅能与最近的邻体发生作用,导致竞争常在局域范围内发生^[14]。而邻体干扰模型最早应用于一年生草本群落间的物种竞争^[15-16],且已被前人验证可用于一年生多物种草本群落^[17-19],后也多应用于森林群落中^[20-21]。因此,邻体干扰模型在草花混播竞争强度的量化研究中最适合,其核心思想是距离越近,物种间的竞争强度越大,表达了相邻个体间大小与距离的信息^[13, 22]。

混播群落生长茂密,每个时期都逐株进行调查和测量距离非常困难,工作量庞大^[15],因此可以基于多种软件平台和算法等技术实现虚拟植物的生长建模^[23-25],以研究物种之间的竞争关系。崔广义^[26]已在 L-System 平台中模拟出植物在竞争条件下的生长过程,发现虚拟植物能较好地反映客观自然环境中植物的生长。曲颖等^[27]对改进的 Shukla 湿地植物生长模型进行模拟,成功地计算并描述了湿地物种间的互利或竞争作用。程越等^[28]则构建了参数化的

个体植物生长模型,并考虑了植物特性、环境与竞争的影响,综合模拟出森林群落不同环境状况下的动态演替情况。

本文在田间试验的基础上,首次采用邻体干扰模型在 Matlab 软件中进行草花混播群落模拟,实地验证模拟计算的可行性,并研究了3种不同物种数量组合的草花群落各时期的动态变化,旨在为草花混播设计和群落模型的构建提供科学指导。

1 材料和方法

1.1 材料准备

于2019年3月底在北京通州区实验基地(39°44'09"N, 116°44'39"E)进行播种试验,参照房味味等^[29-30]“盒子”模型中天然草甸群落上、中、下亚层的种类配比(2:5:3),分别配置15、20、25种以一年生花卉为主的混播组合(以下简称为组合15、组合20和组合25),如表1所示。组合15、20及25设计的种类层次比例分别为3:7:5(种类数合计15)、4:9:7(种类数合计20)和5:11:9(种类数合计25),参照前人^[31-32]结果,群落播种密度均设置在合理范围。按照蒋亚蓉等^[33]的方法播种,各组合的管理完全一致。采用随机区组设计,每个处理3个重复,每个小区面积为2 m × 2 m,共9个小区。从5月初至9月底,每隔半个月采用样方法进行植被调查,为避免边缘效应,每个样方距离边缘50 cm以上,调查样方(50 cm × 50 cm)内物种多度,并统计群落内花期时开花植株占该物种多度的比例。每个处理中各种类至少选择5株用卷尺测量株高和蓬径。9月中旬和月底,在样方内以朝南方向的一条边为x轴,与之垂直的东向的边为y轴,记录样方内所有植株的种类、坐标及株高、蓬径,并将样方内所有植株的地上部分齐地收割,按种类分装并逐株计数,80℃烘干至恒质量,测得地上生物量。样方中位于群落下层且不能开花的植物,其株高、蓬径及标准差都较小,离散程度低,因此每个物种选取10株植物测量,计算得到平均值。

1.2 群落竞争的模拟

采用扩散系数和丛生指数^[34-36]计算物种的空间分布格局,植物多度、株高、蓬径的大小为正态分布^[37-38],其数学期望 μ 为平均值,标准差 σ 即为测量数据的标准差。将株高和蓬径幅作为植株大小的综合权重,分别计算不同种类的种间竞争强度,同种植物计算种内竞争强度;同一物种在群落中的总竞争指数,为各植株的竞争指数之和,物种的竞争强度为各植株竞争指数的平均值^[39]。

在此基础上,采用 Matlab 软件模拟群落中物种

的株数、株高、蓬径的生长和分布,将物种视作不同大小的圆柱形“盒子”^[30],其高度为株高,宽度为蓬径,中心点为种植点。并以群落样地为中心,周围4个方向共重复布设8个样方以进行边缘校正,保证处于样方边缘的植株具有完整的结构单元。通过物种中心点坐标,循环计算求得各物种之间的距离,并重复模拟100次,得到各物种在每个组合中的竞争指数。

1.3 邻体干扰模型中竞争强度的计算

使用邻体干扰模型需要选择、确定并验证邻体干扰指数,以对群落内的竞争强度进行量化。直接采用单一竞争指数可能难以反映复杂群落的竞争关系,且不同群落最适用的邻体干扰指数存在差异^[40],因此本研究参照前人对植物群落邻体干扰指数的研究^[22,41],拟采用4种代表性的邻体干扰指数作为群落内物种间的竞争强度的备选计算模型,分别为:Weiner^[17,42]提出的草本植物群落的邻体干扰指数(公式1);在张大勇等^[43]研究的基础上进一步提出的改进邻体干扰指数(公式2);Brown^[44]提出的生存面积(APA)指数(公式3);Spurr^[45]提出的与基株附近的局部密度相关的点密度指数(公式4)。

$$I = \sum_{i=1}^N S_i d_i^{-2} \quad (1)$$

$$I = \sum_{i=1}^N S_i S^{-1} d_i^{-1} \quad (2)$$

$$I = \frac{S_i}{S + S_i} d_i^{-2} \quad (3)$$

$$I = \frac{\sum_{i=1}^N (S_i/2) + S}{A_n} \quad (4)$$

式中: I 为邻体干扰指数, d_i 为基株到邻体 i 的距离, N 为邻体的数目, S_i 为邻体的大小, S 为基株的大小, A_n 为邻体位置连线围成的多边形面积。

1.4 竞争关系的确定

植株投影形状大致为正圆形,其蓬径作为植株投影圆的直径。与基株蓬径投影有交错重叠的个体作为该基株的邻体,当两个个体之间距离小于两者蓬径半径之和时,二者存在竞争关系^[28]。

1.5 模拟可行性的验证

根据9月份测得的样方内的植株坐标,盖度较大的物种为优势种,在 Matlab 中计算该时期各组合中优势种类和群落真实的竞争指数,并根据当月测得的多度、株高、蓬径数据进行群落模拟和运算,得到模拟的物种和群落竞争指数。在 R 语言中用成对数据的 t 检验分析真实和模拟4种竞争指数的差异

表 1 混播组合种类配置

Tab. 1 Species configuration of mixed planting combination

序号 No.	植物种类 Plant species	生活型 Life form	千粒质量 1 000-seed mass/g	发芽率 Germination rate/%	设计层次 Design layer	播量 Sowing rate/(g·m ⁻²)	组合处理 Combination treatment
1	波斯菊 <i>Cosmos bipinnata</i>	一年生 Annual	5.815	73.33	上层 Tall overlying canopy	0.10	组合15 Combination 15 组合20 Combination 20 组合25 Combination 25
2	轮峰菊 <i>Scabiosa comosa</i>	一年生 Annual	6.073	51.11	上层 Tall overlying canopy	0.40	
3	柳叶马鞭草 <i>Verbena bonariensis</i>	多年生 Perennial	0.241	8.33	上层 Tall overlying canopy	1.00	
4	千日红 <i>Gomphrena globosa</i>	一年生 Annual	3.833	66.67	中层 Short overlying canopy	0.10	
5	苜蓿 <i>Anethum graveolens</i>	一年生 Annual	2.052	72.22	中层 Short overlying canopy	0.20	
6	翠雀 <i>Delphinium consolida</i>	一年生 Annual	2.837	62.50	中层 Short overlying canopy	0.10	
7	凤仙 <i>Impatiens balsamina</i>	一年生 Annual	8.664	100.00	中层 Short overlying canopy	0.50	
8	红亚麻 <i>Linum usitatissimum</i>	一年生 Annual	3.605	86.67	中层 Short overlying canopy	0.10	
9	满天星 <i>Gypsophila paniculata</i>	一年生 Annual	4.967	48.33	中层 Short overlying canopy	0.20	
10	七里黄 <i>Cheiranthus allionii</i>	一年生 Annual	1.304	54.44	中层 Short overlying canopy	0.05	
11	翠菊 <i>Callistephus chinensis</i>	一年生 Annual	0.184	43.33	下层 Underlying canopy	0.80	
12	柳穿鱼 <i>Linaria vulgaris</i> subsp. <i>sinensis</i>	一年生 Annual	0.066	63.33	下层 Underlying canopy	0.10	
13	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	多年生 Perennial	0.532	65.56	下层 Underlying canopy	0.60	
14	中国石竹 <i>Dianthus chinensis</i>	多年生 Perennial	0.839	53.33	下层 Underlying canopy	0.20	
15	香雪球 <i>Lobularia maritima</i>	一年生 Annual	0.031	96.67	下层 Underlying canopy	0.10	
1	百日草 <i>Zinnia elegan</i>	一年生 Annual	5.878	72.50	上层 Tall overlying canopy	0.03	组合20 Combination 20 组合25 Combination 25
2	林下鼠尾草 <i>Salvia nemoros</i>	多年生 Perennial	1.014	51.67	中层 Short overlying canopy	0.20	
3	油菜 <i>Brassica campestris</i>	一年生 Annual	2.822	92.86	中层 Short overlying canopy	0.03	
4	车前 <i>Plantago asiatica</i>	多年生 Perennial	0.570	25.00	下层 Underlying canopy	0.30	
5	白三叶 <i>Trifolium repens</i>	多年生 Perennial	0.063	26.67	下层 Underlying canopy	0.40	
1	硫华菊 <i>Cosmos sulphureus</i>	一年生 Annual	9.138	60.00	上层 Tall overlying canopy	0.25	组合25 Combination 25
2	银边翠 <i>Euphorbia marginata</i>	一年生 Annual	6.920	53.33	中层 Short overlying canopy	0.20	
3	麦仙翁 <i>Agrostemma githago</i>	一年生 Annual	9.968	78.33	中层 Short overlying canopy	0.30	
4	兰花荆芥 <i>Nepeta coerulescens</i>	多年生 Perennial	0.801	51.67	下层 Underlying canopy	0.10	
5	黄晶菊 <i>Chrysanthemum multicaule</i>	一年生 Annual	1.511	88.89	下层 Underlying canopy	0.05	

注:生活型根据北京地区的生长情况决定;发芽率为当年测定的实验室发芽率;根据植物的株高、形态及生长习性,并参照房味味等^[29]对物种进行层次划分。Notes: the life form is determined according to the growth in Beijing area; the germination rate is tested in laboratory in the same year. Plants are classified into different canopies referred to plant height, morphology and growth habit, and referred to Fang Weiwei, et al.^[29].

显著性,显著性水平为 0.05。

1.6 竞争指数的选择

同时通过群落内物种生长速度(用成熟期干质量的变化表示,即 9 月中下旬干质量之差)对邻体干扰指数(包括真实的和 Matlab 模拟的 4 种竞争指数,因此共有 8 个拟合方程)的适合程度进行验证^[18],生成相关性散点图并线性拟合,根据 R² 值检

验上述竞争指数的回归优度,得到拟合程度最佳的邻体干扰指数,再用其计算各时期群落和物种的竞争强度。

1.7 数据分析与处理

根据物种丰富度的 Patrick 指数、物种多样性的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 优势度指数以及物种均匀度 Pielou 指数反映 3 个混播组合不同时期的群

落多样性差异，其计算参照张金屯^[39]的研究，在 Excel 中完成。在 R 语言中利用 ggplot2 包、ggpubr 包和 ggpmisc 包，绘制 3 个组合各时期的群落多样性指数与竞争强度的散点图并叠加拟合曲线(置信区间为 95%)，探索混播群落竞争与多样性的关系。

用 Shapiro 检验和 Bartlett 检验对 3 个组合中群落和物种的竞争强度、多度、株高、蓬径进行正态性和方差齐性检测，用单因素方差分析和多重 *t* 检验进行多重比较。植物群落的景观效果图在 Photoshop 中完成，其素材全部来自作者在实验地拍摄的物种照片。

2 结果与分析

2.1 群落竞争模拟的可行性

群落中物种的盖度测量值显示，波斯菊(*Cosmos bipinnata*)、轮峰菊(*Scabiosa stellata*)、百日草(*Zinnia elegan*)和蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)4 个物种为所有组合共同的优势种，盖度均大于 10%。由表 2 可得，各优势种及其在各群落竞争指数的 *P* 值都大于 0.05，没有显著差异，且在群落尺度上的竞争指数差异更小，因此表 2 中模拟得到的竞争指数能较好的反映 3 个群落真实的竞争情况。

2.2 竞争指数的确定

4 个邻体干扰备选模型计算的竞争指数与群落生长速度线性拟合的结果显示，幂函数能得到更高

的 *R*² 值，一元线性回归和二项式回归的 *R*² 值均低于 0.7。群落物种干质量变化与竞争指数负相关，即竞争指数越大，干质量增加越小，并且竞争指数与株高、蓬径负相关，与本文 1.3 对应的 4 种回归方程分别如下所示。

其中，实际的竞争指数与干质量变化的幂函数关系为：

$$y = \frac{1.172 \times 10^9}{x^{4.315}} \quad R^2 = 0.417 \ 7 \quad (5)$$

$$y = \frac{1.062 \times 10^5}{x^{3.775}} \quad R^2 = 0.581 \ 4 \quad (6)$$

$$y = \frac{5.349 \times 10^5}{x^{4.3}} \quad R^2 = 0.437 \ 4 \quad (7)$$

$$y = \frac{1.620 \times 10^4}{x^{0.290 \ 2}} \quad R^2 = 0.034 \ 9 \quad (8)$$

模拟的竞争指数与干质量变化的幂函数关系：

$$y = \frac{4.854 \times 10^{10}}{x^{5.185}} \quad R^2 = 0.345 \ 3 \quad (9)$$

$$y = \frac{8.664 \times 10^5}{x^{4.146}} \quad R^2 = 0.718 \ 9 \quad (10)$$

$$y = \frac{1.080 \times 10^6}{x^{5.297}} \quad R^2 = 0.629 \ 9 \quad (11)$$

$$y = \frac{2.757 \times 10^4}{x^{0.219 \ 7}} \quad R^2 = 0.026 \ 4 \quad (12)$$

表 2 4 个优势种及群落竞争强度的实际值与模拟值的比较						
Tab. 2 Comparison of actual and simulated values of competition intensity of four dominant species and communities						
公式 Formula	项目 Item	邻体干扰指数 Neighborhood interference index				群落竞争强度 Competition intensity of community
		波斯菊 <i>Cosmos bipinnata</i>	轮峰菊 <i>Scabiosa stellata</i>	百日草 <i>Zinnia elegan</i>	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	
(1)	实际值 Actual value	25 199.90	12 658.44	8 270.71	12 429.45	94 594.68
	模拟值 Simulated value	33 569.55	13 615.49	10 419.03	17 301.74	131 421.09
	<i>P</i> 值 <i>P</i> value	0.39	0.34	0.74	0.49	0.45
(2)	实际值 Actual value	174.54	70.16	60.49	197.41	920.77
	模拟值 Simulated value	119.35	54.25	46.24	238.59	922.57
	<i>P</i> 值 <i>P</i> value	0.56	0.65	0.67	0.78	1.00
(3)	实际值 Actual value	17.57	8.13	6.79	15.03	85.52
	模拟值 Simulated value	31.07	14.54	8.67	28.82	148.60
	<i>P</i> 值 <i>P</i> value	0.41	0.31	0.73	0.48	0.47
(4)	实际值 Actual value	15 478.43	6 652.15	2 971.29	8 578.91	54 106.97
	模拟值 Simulated value	18 222.65	7 901.97	3 498.57	10 933.10	60 489.09
	<i>P</i> 值 <i>P</i> value	0.48	0.25	0.41	0.20	0.27

注：实际值和模拟值均为平均竞争强度。Note: actual value and simulated value are both average competition intensity.

实际的邻体干扰指数与干质量变化的回归方程中,公式(6)的 R^2 值最大,为0.581 4;模拟的邻体干扰指数与干质量变化的回归方程中,公式(10)和公式(11)的 R^2 值分别为0.718 9和0.629 9,都能较好地拟合竞争指数和干质量数据,因此确定改进的邻体干扰指数(2)作为邻体干扰模型的竞争指数。

2.3 草花混播群落的竞争模拟和时序变化

对群落的分布格局进行分析,仅8%的物种呈集群分布和随机分布,其余为均匀分布,其模拟的群落分布(图1)能较好地反映不同物种的蓬径、多度以及群落花期的变化,并能按照选定的竞争干扰模型,进行邻体判断和计算,快速得到竞争强度数值。

然而,草花混播的设计(图2a)和实际的景观(图2b)存在较大差异,组合15、组合20和组合25上、中、下亚层实际观测到的种类比例为2:5:7、3:6:10和4:7:12,下层的种类和数量最多,但上层物种盖度最大,中层物种的盖度较低。千日红(*Gomphrena globosa*)和银边翠(*Euphorbia marginata*)并未萌发;柳叶马鞭草(*Verbena bonariensis*)、林下鼠尾草(*Salvia nemoros*)等植株由于生长不良,与蒲公英、七里黄(*Cheiranthus allionii*)、石竹(*Dianthus chinensis*)、车前(*Plantago asiatica*)、荆芥(*Nepeta coerulescens*)、黄晶菊(*Chrysanthemum multicaule*)同为下层,且不能开花。3种群落中,春季以满

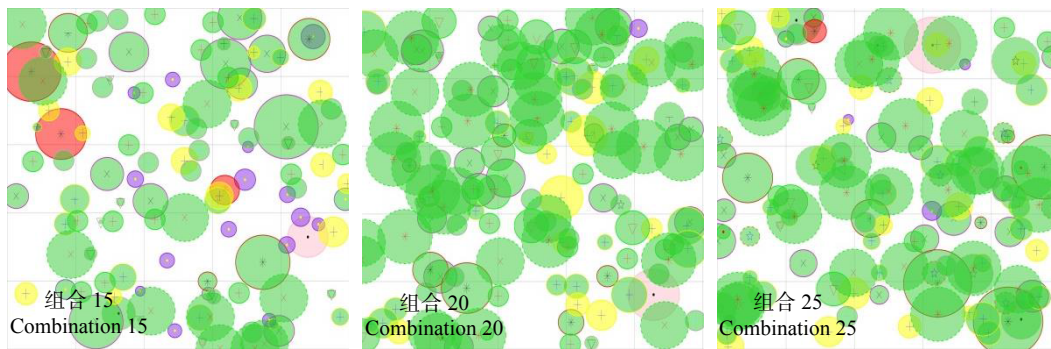
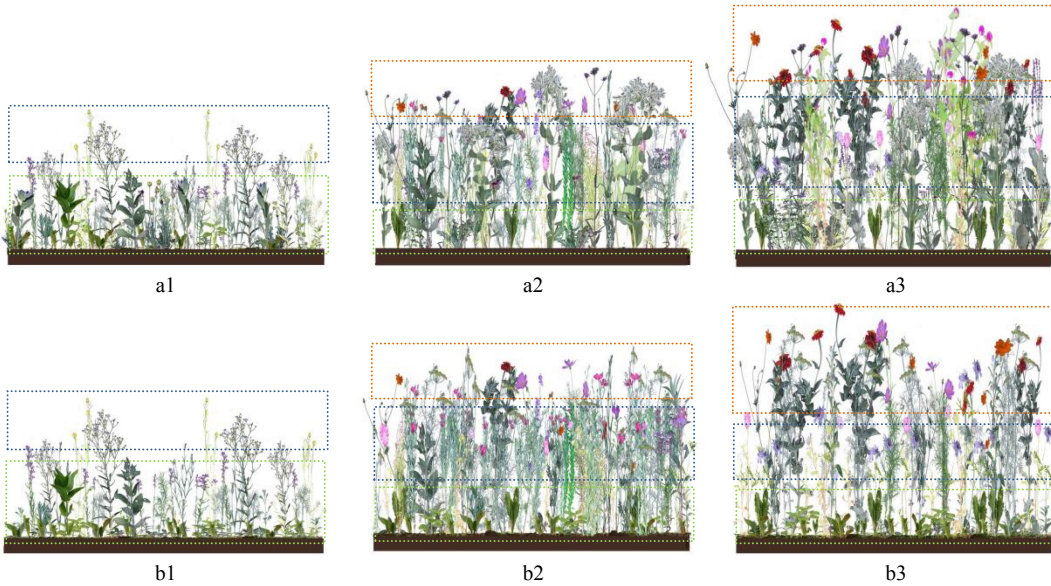


图1 样方为50 cm × 50 cm,圆的直径为植物蓬径,圆心和圆的边线用来区分不同物种,填充颜色为开花株花色,未开花株为绿色,物种分布及大小根据文中2.2及2.4所述的限定条件生成。下同。The sample plot shown in the figure is 50 cm × 50 cm, the diameter of the circle is plant crown width, the center and the edges of the circle are used to distinguish different species, the filling color is the color of plants' flower, and the non-flowering plants are green. The distribution and size of species are generated according to the limiting conditions described in 2.2 and 2.4. The same below.

图1 Matlab模拟的3个组合在7月17日的群落平面物种分布图
Fig. 1 Community plane species distribution map of three mixtures simulated by Matlab on July 17



3个时期分别为组合25在春、夏、秋的景观,红色框、蓝色框、绿色框分别对应群落上、中、下亚层。Three periods are respectively the appearances of mixture 25 in spring, summer and autumn. The red, blue and green frames respectively correspond to the underlying, short overlying and tall overlying canopy of the community.

图2 草花混播设计效果图(a)和播种后群落外貌模拟图(b)的对比

Fig. 2 Comparison between effect drawing of flower meadow design (a) and simulation drawing of community appearance after sowing (b)

天星(*Gypsophila paniculata*)的白色系为主色调, 层次结构简单; 夏季为以中层的红亚麻(*Linum usitatissimum*)、莳萝(*Anethum graveolens*)为主的暖色系, 基本具有3层混交结构, 上层物种盖度不大; 到秋天则是以百日草、波斯菊、翠菊(*Callistephus chinensis*)为主的粉色系, 层次结构复杂, 上层物种盖度大, 可达60%以上。

进一步对组合中物种的竞争强度进行分析, 发现位于群落下层的物种, 如原本应当在上层的柳叶

马鞭草、林下鼠尾草等与下层的石竹、香雪球(*Lobularia maritima*)一样, 在生长早期的竞争强度就处于较高水平, 且随时间逐渐增大, 显著高于中、上层物种(图3), 上、中、下3层的竞争强度比例平均为1:3:21。位于群落中、上层的物种, 竞争强度一直处于较低水平, 但柳穿鱼(*Linaria vulgaris* subsp. *sinensis*)、麦仙翁(*Agrostemma githago*)等处于花期时, 种内竞争较大, 总竞争强度显著增强, 是群落中重要的背景和骨架植物。

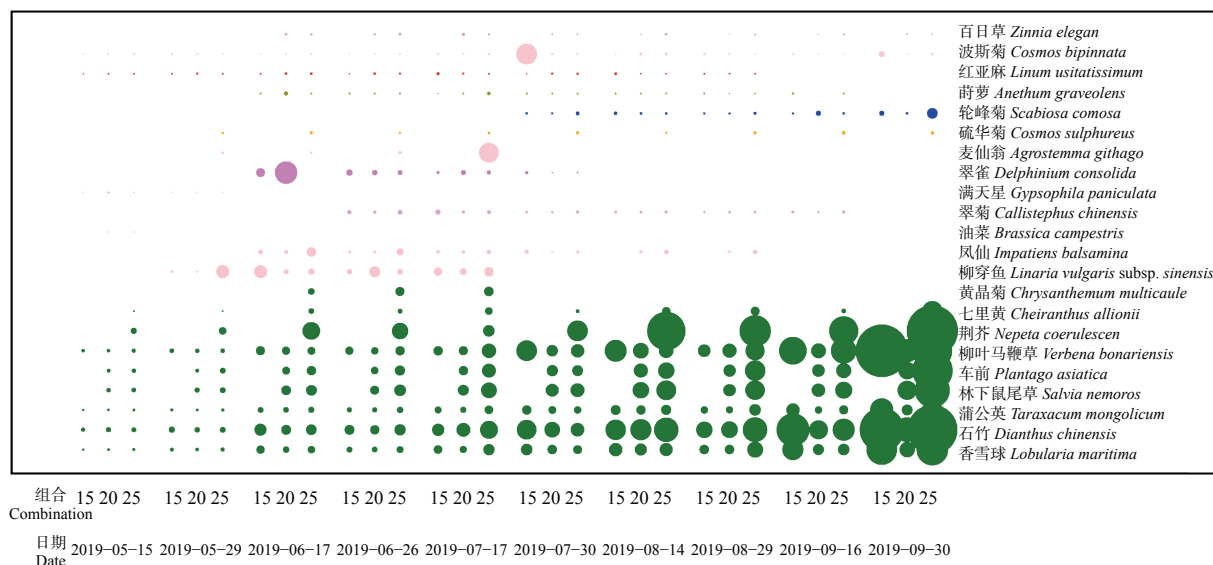


图3 物种的竞争强度随时间的变化
The green solid circle indicates that the flower has not blossomed, other colors correspond to different kinds of colors in the seed combinations.

图3 物种的竞争强度随时间的变化
Fig. 3 Changes in competition intensity of species over time

2.4 混播群落的竞争、多度和多样性的变化

3个组合的竞争强度均逐渐增强(图4a), 群落外貌呈现为春、夏、秋的季相性景观。群落的多度和Patrick丰富度指数都在6—7月达到顶峰(图4b、d), 此时群落密度最高, 种类丰富, 物种多数聚集在中层, 垂直空间较郁闭, 但Pielou均匀度高(图4c), 群落优势种(红亚麻、莳萝)较为突出, Shannon-Wiener指数与Simpson优势度指数都较高(图4e、f), 具有华丽的外貌。之后上层植物(如百日草、波斯菊)株高和冠幅逐渐增加, 并显著高于其他层, 位于群落中层的物种基本都已经枯萎, 丰富度下降, 群落平面结构由均一型转变为优势主导型(图4j), 此时竞争强度达到最大, 物种均匀程度也降低, 景观观赏效果变差。

总竞争强度和物种多样性在各阶段几乎都是组合25 > 组合20 > 组合15。组合25最为密集丰富, 色彩更为绚丽, 群落内空间较为密闭。竞争的强弱也反应在部分物种的蓬径和株高上(图5)。波斯菊、翠菊、红亚麻等的蓬径在组合15中最大, 且显著大

于组合25, 这些物种开花时为组合15的群落增添更多的色彩。

2.5 群落多样性对群落竞争强度的影响

群落的总竞争强度与种内、种间竞争趋势基本相同(图6), 但种间竞争远大于种内竞争, 种间竞争占总竞争指数的90%以上, 这在组合25中以及下层物种中更加明显。对于群落的优势种而言, 种内竞争指数较大, 可达该物种总竞争指数的1/3 ~ 1/2, 如组合15中的红亚麻在盛花期的种内竞争强度为2.11, 总的竞争强度指数为5.52, 此时红亚麻是景观的焦点和夏季的主题植物。

在一定范围内, 物种多样性的增加可以降低群落的竞争强度。同时由图6可知, 样方内物种数(Patrick指数)为8~10种时, 竞争最小; 少于7种或大于12种时, 竞争指数都较大。均匀度(Pielou指数)大于0.46时, 种内竞争变低, 但种间竞争加大。此外, 当Shannon-Wiener指数约为2.1、Simpson优势度指数约为0.82时, 种内和种间竞争压力相对最小, 与图1中组合15在6—7月的生长状况相对应;

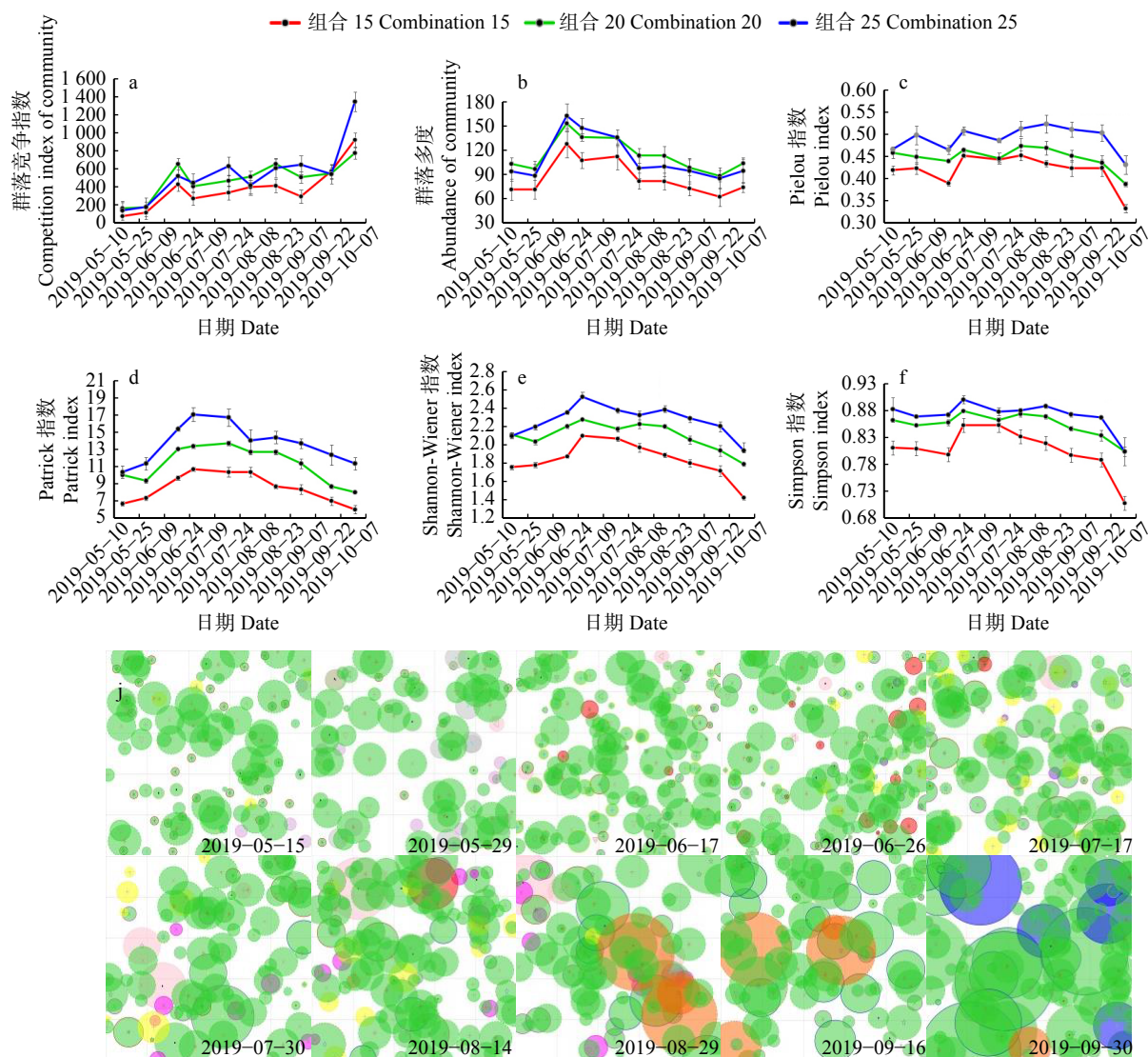


图4 3个组合竞争强度指数(a)、群落多度(b)、多样性指数(c~f)及组合25平面结构(j)随时间的变化

Fig. 4 Dynamics of competition intensity (a), community abundance (b), diversity index (c~f) of three combinations and horizontal structure of combination 25 (j) over time

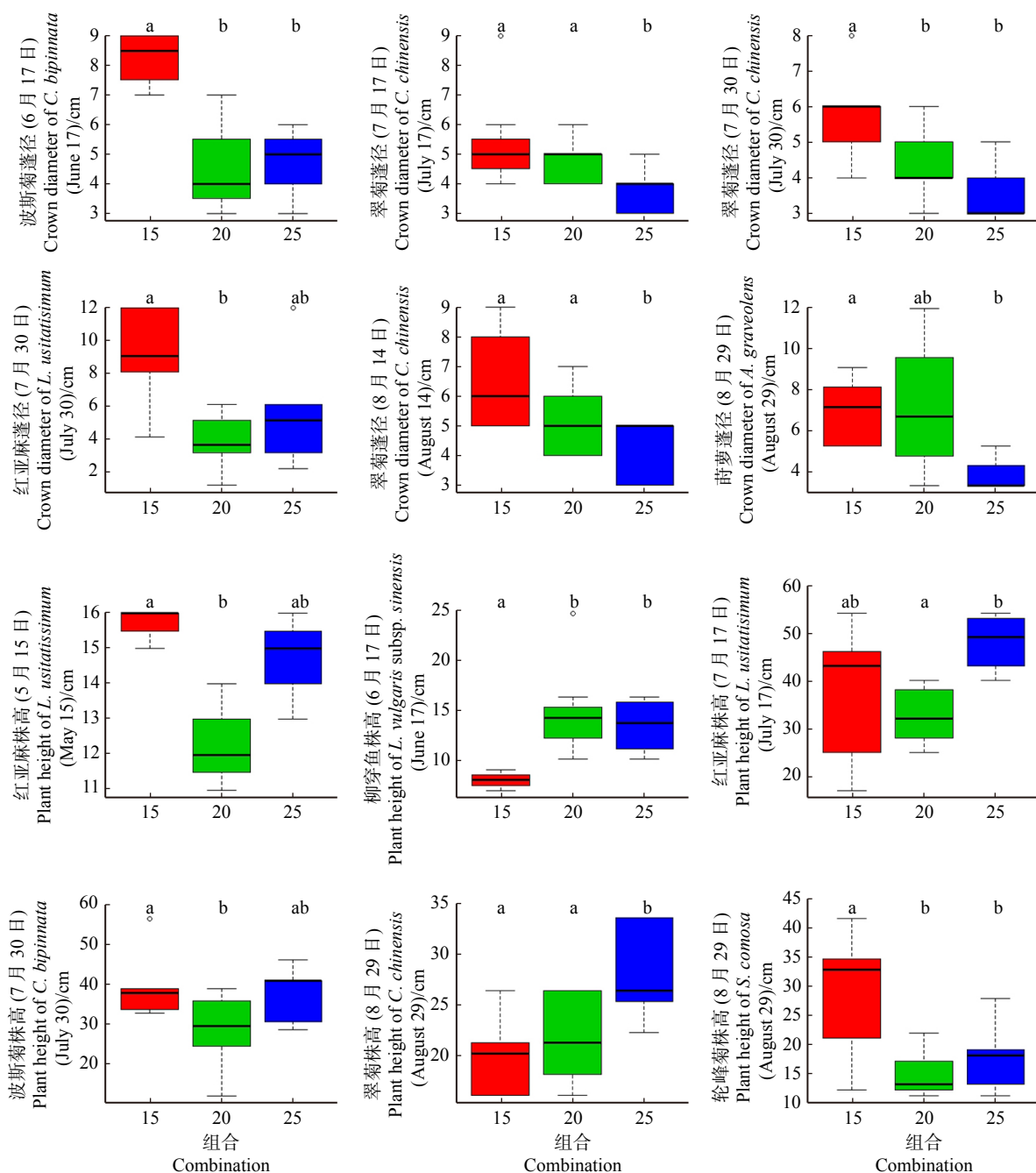
此时群落上层的竞争强度很小,中层与下层的竞争强度之比约为1:3,物种密度相当,种类丰富,群落以绿色为基调,红、黄、蓝、粉色花朵点缀其中,均匀分散,即使是人为快速播种构建的群落,也具有自然的生机野趣和景观美感。

3 结论与讨论

草花混播对应的株高、蓬径和密度的观测结果与符木等^[46]的研究结果基本一致。植物群体间的相互作用常表现为生长空间的挤占和来自上方的遮盖,这主要取决于竞争植株蓬径和株高的差异^[47],因此可将其作为植株大小的综合权重。模拟的物种特征能较好地描述草花混播群落的植物生长情况,而且张莉和郑元润^[48]、张新培^[49]、单梁^[50]和代柱亮^[51]的研究均表明,基于植物变化规律模拟群落动态是可行的,所以本研究结合了邻体干扰模型,为混播群落

的竞争模拟提供了可靠的参考。

曹小玉等^[47]对森林群落的研究结果表示,优势树种杉木的竞争压力主要来自于种内竞争,而其他伴生树种的竞争压力主要来自于种间竞争。杜秀芳等^[52]对临安区林木的研究也发现,竞争主要来源于种内竞争,天然林的种内竞争占总竞争指数的比例>50%,而人工林中比例更高(>60%)。草花混播群落中的种间竞争远大于种内竞争,主要是由于混播群落物种种类多,优势种并不占据绝对优势,组合25的种类更多,因此种间竞争更为激烈。下层的植物竞争压力最大,而且这种压力会随着时间增加,所以设计为上层的物种在早期就需要具备较快的生长速度,具体体现为较大的株高和冠幅,如加拿大美女樱(*Glandularia canadensis*)、高山刺芹(*Eryngium alpinum*)、水杨梅(*Geum aleppicum*)等,以确保草花群落构建成功。而且同亚层的物种竞争力应当相当,



不同的小写字母表示差异显著，两个小写字母表示有交互作用。Different lowercase letters indicate significant differences, and two lowercase letters indicate interaction effects.

图5 组合中株高和蓬径有显著差异的物种及对应时期

Fig. 5 Species with significant differences in plant height and canopy diameter and their corresponding periods

以避免竞争排斥；叶面积和种子质量大的物种，如百日草、波斯菊等，较叶面积小、种子细微的柳叶马鞭草具有更强的竞争优势^[41]。且上层物种的叶片数、分枝数等应较少^[30]，以确保中、下层的物种能正常生长和开花，提升群落的景观效果。竞争影响了群落内植物的功能性状，竞争强度小的组合，蓬径较大，竞争对草花混播群落中外貌有关的功能性状的影响是未来的研究方向之一。

在一定范围内，播种更多的种类，可以获得更高的物种多样性，降低竞争强度，而且均匀度和丰富度

的增加有利于提高群落的观赏性^[53-54]。物种多样性与群落的竞争强度负相关，但并非显著的线性关系。资源互补假说认为，群落的多样性较高时，不同物种间的生态差异加大，这有利于有限资源的充分利用，可降低物种之间的竞争作用^[55]。朱羚等^[56]也发现种间竞争是影响物种均匀度、优势度的重要因素，且与功能均匀度显著相关。群落的竞争机制十分复杂，生态位分化通过升高稀有物种的种群增长率来稳定竞争者间的动态平衡，实现物种间共存^[57]。而且资源利用、生活型或物候习性差异也会使得物

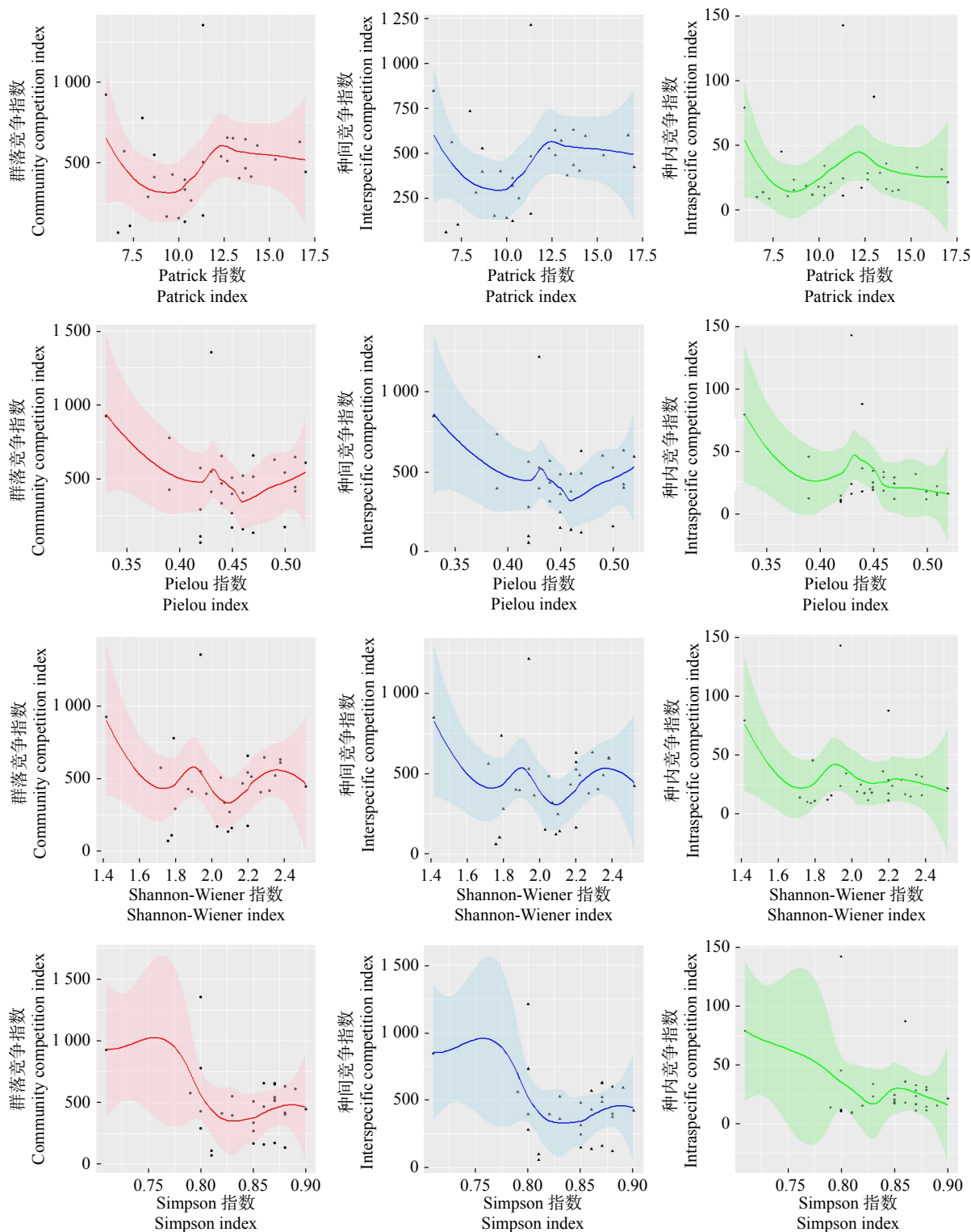


图6 群落多样性指数与群落总竞争指数、种间竞争和种内竞争的关系

Fig. 6 Relationship between community diversity index and total community competition intensity, interspecific competition and intraspecific competition

种间趋向于竞争平衡^[58], 所以竞争指数并不随多样性指数线性增加。

从春季到秋季, 混播群落经历了萌发到枯萎的生长周期, 因此多样性先增加后降低, 使得群落在夏季景观美感度最高, 适当栽植早春和秋季开花的球根花卉, 如番红花(*Crocus sativus*)、大花葱(*Allium*

giganteum)、独尾草(*Eremurus chinensis*)、石蒜(*Lycoris radiata*), 可以弥补景观季节性差异, 有利于形成可持续性景观。6月初至8月底是一个较为特殊的阶段, 期间群落多度下降, 而多样性和竞争强度都较稳定。在草花混播群落中, 詹姆斯·希契莫夫等^[59]和秦贺兰等^[60]也都观察到单棵的植株在与毗

邻的其他植物竞争阳光等自然资源的过程中自我稀疏, 因此组合 25 和组合 20 的多度差异不大, 竞争干扰指数处于较低水平, 并且变化幅度不大, 此时群落内已基本达到平衡状态, 群落的结构趋向于稳定^[61]。

草花混播的物种丰富度不是越多越好, 应当控制在一定范围。本研究显示, 当混播群落在特定时期与局域范围内的物种丰富度为 8~10 种、均匀度指数约为 0.46、Shannon-Wiener 指数约为 2.1、优势度指数约为 0.82 时, 竞争压力相对最小。而此时上层竞争强度很低, 下层的竞争强度也低于平均值, 并且群落的物种多样性与内蒙古天然草地群落^[62]的多样性水平非常接近, 具有草地群落的景观风貌, 较好地实现了模拟自然的效果。因此在人工群落的构建过程中, 可以通过物种搭配、播量调整使物种数量相对均匀, 降低下层物种的竞争强度, 竞争力过强的物种应降低播量或避免使用。而且根据邻体干扰模型, 降低播种密度可以扩大与邻株的距离, 进而降低其他物种的竞争强度。此外, 还可通过播种生活史短暂的物种, 如红亚麻、满天星、虞美人(*Papaver rhoeas*), 来均衡景观与竞争的关系。

参 考 文 献

- [1] Bjørn M C, Weiner J, Kollmann J, et al. Increasing local biodiversity in urban environments: community development in semi-natural species-rich forb vegetation[J]. *Landscape and Urban Planning*, 2019, 184(1): 23–31.
- [2] Ignatieva M, Hedblom M. An alternative urban green carpet[J]. *Science*, 2018, 362: 148–149.
- [3] 符木. 花卉混播群落建植与群落动态研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2017.
Fu M. Establishment and dynamic analysis of flowering meadow communities[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2017.
- [4] 王荷. 野生花卉用于野花草地的营建初探[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
Wang H. Preliminary studies on making wildflower meadow with wildflowers[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2009.
- [5] Hitchmough J. Sowing beauty-designing flowering meadows from seed[M]. Portland: Timber Press, 2017.
- [6] Hitchmough J, de la Fleur M. Establishing North American prairie vegetation in urban parks in northern England: effect of management and soil type on long-term community development[J]. *Landscape and Urban Planning*, 2006, 78(4): 386–397.
- [7] 王新颖. 草花混播退化原因分析[J]. *黑龙江农业科学*, 2013(6): 158–159.
Wang X Y. Analysis of the degradation causes of flower meadow[J]. *Heilongjiang Agriculture Sciences*, 2013(6): 158–159.
- [8] Hewetson-Brown J. How to make a wildflower meadow: tried-and-tested techniques for new garden landscapes[M]. Bath: Filbert Press, 2016.
- [9] 宋永昌. 植被生态学(第二版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2016.
Song Y C. Vegetation ecology (second edition)[M]. Beijing: Higher Education Press, 2016.
- [10] Canham C D, Papaik M J, Uriarte M, et al. Neighborhood analyses of canopy tree competition along environmental gradients in New England forests[J]. *Ecological Applications*, 2006, 16(2): 540–554.
- [11] 徐建, 韦新良, 王敬, 等. 龙王山落叶阔叶林优势树种的种内种间竞争[J]. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(6): 868–876.
Xu J, Wei X L, Wang J, et al. Intraspecific and interspecific competition of dominant species in a deciduous, broadleaf forest of Longwang Mountain[J]. *Journal of Zhejiang Agriculture and Forestry University*, 2014, 31(6): 868–876.
- [12] 张晔琨. 基于树冠竞争指数的杉木人工林生长可视化模拟研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
Zhang Y C. The study of Chinese fir stand visual simulation based on crown competition index[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2015.
- [13] Weigelt A, Jolliffe P. Indices of plant competition[J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 707–720.
- [14] Law R, Purves D W, Murrell D J, et al. Causes and effects of small-scale spatial structure in plant populations[J]. *Analytical Biochemistry*, 2001, 25(1): 164–171.
- [15] 李博, 陈家宽, A. R. 沃金森. 植物竞争研究进展[J]. *植物学通报*, 1998, 15(4): 20–31.
Li B, Chen J K, Andrew R W. A literature review on plant competition[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998, 15(4): 20–31.
- [16] Mack R N, Harper J L. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects[J]. *Journal of Ecology*, 1977, 65(2): 345–363.
- [17] Weiner J A. Neighborhood model of annual plant interference[J]. *Ecology*, 1982, 63(5): 1237–1241.
- [18] 李根前, 唐德瑞, 何景峰, 等. 邻体干扰推广模型及其在林草生态系统的应用[J]. *南京林业大学学报*, 1999, 23(3): 16–20.
Li G Q, Tang D R, He J F, et al. An improved model of neighbourhood interference and its application in forest-herb ecosystem[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 1999, 23(3): 16–20.
- [19] 张炜平, 王根轩. 植物邻体间的正相互作用[J]. *生态学报*, 2010, 30(19): 5371–5380.
Zhang W P, Wang G X. Positive interactions of plant communities[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5371–5380.
- [20] 国庆喜, 杨光. 红松天然种群邻体影响半径[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(12): 2302–2306.
Guo Q X, Yang G. Neighborhood interference radius of natural *Pinus koraiensis* population[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(12): 2302–2306.
- [21] 杨霞, 陈丽华. 邻体干扰模型在辽东油松人工林中的应用[J]. *中国水土保持科学*, 2019, 17(6): 93–102.

- Yang X, Chen L H. Application of neighborhood interference model in *Pinus tabulaeformis* plantation in eastern Liaoning Province[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2019, 17(6): 93-102.
- [22] 段仁燕, 王孝安. 植物邻体干扰的研究范畴、热点及意义[J]. 西北植物学报, 2004, 24(6): 1138-1144.
- Duan R Y, Wang X A. Contents, heated problems and significance of neighborhood interference among plants[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(6): 1138-1144.
- [23] 雷相东, 常敏, 陆元昌, 等. 虚拟树木生长建模及可视化研究综述[J]. 林业科学, 2006, 42(11): 123-131.
- Lei X D, Chang M, Lu Y C, et al. A review on growth modelling and visualization for virtual trees[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(11): 123-131.
- [24] 卢章平, 张楠, 李铁骑, 等. 虚拟植物整体生长研究现状与展望[J]. 计算机仿真, 2011, 28(8): 295-297.
- Lu Z P, Zhang N, Li T Q, et al. Present situation and prospects of research on overall growth of virtual plant[J]. Computer Simulation, 2011, 28(8): 295-297.
- [25] 刘玉耀, 张太红, 古丽米拉·克孜尔别克. 虚拟植物研究进展[J]. 智能计算机与应用, 2017, 7(2): 75-77.
- Liu Y Y, Zhang T H, Gulimila K. A review of research of virtual plant[J]. Intelligent Computer and Applications, 2017, 7(2): 75-77.
- [26] 崔广义. 基于 L-System 模拟植物竞争生长的应用研究[J]. 计算机与数字工程, 2009, 37(12): 135-138.
- Cui G Y. Research on the application of simulation of plant competition growth based on L-System[J]. Computer and Digital Engineering, 2009, 37(12): 135-138.
- [27] 曲颖, 李自珍, 李文龙. 湿地植物生长模型的改进及其动态的计算机模拟分析[J]. 西北植物学报, 2004, 24(3): 418-423.
- Qu Y, Li Z Z, Li W L. Amelioration on a growth model of plants in a wetland and its dynamic computer simulation and analysis[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(3): 418-423.
- [28] 程越, 林旻, 杨刚, 等. 基于个体植物生长模型的森林动态演替模拟[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(5): 96-106.
- Cheng Y, Lin M, Yang G, et al. Forest dynamic succession simulation based on individual plant growth model[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(5): 96-106.
- [29] 房味味, 袁涛, 付桂荣. 自然草甸群落对人工构建野花组合的启示[J]. 中国园林, 2015, 31(7): 59-63.
- Fang W W, Yuan T, Fu G R. Enlightenment of natural meadow communities for artificial wildflower meadow[J]. Chinese Landscape Architecture, 2015, 31(7): 59-63.
- [30] 房味味, 任鸿雁, 凌隽, 等. 北方草甸群落结构和组成分析及野花组合模拟构建[J]. 植物资源与环境学报, 2015, 24(2): 97-103.
- Fang W W, Ren H Y, Ling J, et al. Analyses on structure and composition of northern meadow community, and simulated construction of wildflower combination[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2015, 24(2): 97-103.
- [31] 高亦珂, 吴春水, 袁加. 北京地区草花混播配置方法研究[C]//中国风景园林学会. 中国风景园林学会 2011 年会论文集(下册). 北京: 中国建筑工业出版社, 2011: 752-754.
- Gao Y K, Wu C S, Yuan J. Establishing flower meadow in Beijing area[C]// Chinese Society of Landscape Architecture. Proceedings of the 2011 Annual Conference of the Chinese Society of Landscape Architecture (Volume II). Beijing: China Architecture and Building Press, 2011: 752-754.
- [32] Hitchmough J, Fleur M, Findlay C. Establishing North American prairie vegetation in urban parks in northern England[J]. Landscape and Urban Planning, 2004, 66(2): 75-90.
- [33] 蒋亚蓉, 房味味, 袁涛, 等. 野花组合景观建植综述[J]. 中国城市林业, 2016, 14(4): 5-11.
- Jiang Y R, Fang W W, Yuan T, et al. A review of establishing wildflower meadow landscape[J]. Journal of Chinese Urban Forestry, 2016, 14(4): 5-11.
- [34] 郑兆闽, 崔国发, 雷霆, 等. 甘肃敦煌西湖多枝怪柳群落特征和种群格局[J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(4): 34-44.
- Zheng Y M, Cui G F, Lei T, et al. Community characteristics and population patterns of *Tamarix ramosissima* in Dunhuang Xihu of Gansu Province, northwestern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2010, 32(4): 34-44.
- [35] 陈积山, 张澄莹, 张月学, 等. 不同生长年限豆禾混播草地物种的空间格局[J]. 草地学报, 2014, 22(1): 70-77.
- Chen J S, Zhang C Y, Zhang Y X, et al. Spatial patterns of main species in the mix-sowed artificial grasslands of different ages in Songnen Plain[J]. Acta Agrestia Sinica, 2014, 22(1): 70-77.
- [36] 康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 等. 荒漠绿洲过渡带怪柳种群结构与空间格局动态[J]. 生态学报, 2019, 39(1): 269-280.
- Kang J P, Ma Y Y, Ma S Q, et al. Dynamic changes of spatial pattern and structure of the *Tamarix ramosissima* population at the desert-oasis ecotone of the Tarim Basin[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): 269-280.
- [37] 孙培峰. 不同林龄刺槐人工林林分结构和土壤特性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- Sun P F. Structural features and soil characteristics of artificial forest of different ages *Robinia pseudoacacia*[D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2015.
- [38] 王猛, 汪季, 蒙仲举, 等. 巴丹吉林沙漠东缘天然梭梭种群空间分布异质性[J]. 生态学报, 2016, 36(13): 4055-4063.
- Wang M, Wang J, Meng Z J, et al. Spatial heterogeneity of natural *Haloxylon ammodendron* populations at Ta-Mu-Su, Badain Jaran Desert, China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(13): 4055-4063.
- [39] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- Zhang J T. Numerical ecology[M]. Beijing: Science Press, 2011.
- [40] 黄新峰, 亢新刚, 杨华, 等. 5 个林木竞争指数模型的比较[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2012, 40(7): 127-134.
- Huang X F, Kuang X G, Yang H, et al. Comprison of 5 tree competition index models[J]. Journal of Northwest Agriculture and Forestry University (Nature Science Edition), 2012, 40(7): 127-134.

- [41] 杜峰, 梁宗锁, 胡莉娟. 植物竞争研究综述[J]. 生态学杂志, 2004, 23(4): 160–166.
Du F, Liang Z S, Hu L J. A review on plant competition[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(4): 160–166.
- [42] Weiner J A. Neighborhood interference amongst *Pinus rigid* individuals[J]. *Journal of Ecology*, 1984, 72(1): 183–185.
- [43] 张大勇, 赵松龄, 张鹏云, 等. 青秆林恢复演替过程中的邻体竞争效应及邻体干扰指数的改进模型[J]. *生态学报*, 1989, 9(1): 53–58.
Zhang D Y, Zhao S L, Zhang P Y, et al. On neighbourhood effects in a successional community and an improved index of neighbourhood interference[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1989, 9(1): 53–58.
- [44] Brown G S. Point density in stems per acre[M]. Rotorua: New Zealand Forest Research Notes, 1965.
- [45] Spurr S H. A measure of point density[J]. *Forest Science*, 1962, 8(1): 85–96.
- [46] 符木, 刘晶晶, 高亦珂, 等. 禾草-花卉混播群落中花卉植物生长特性[J]. *北方园艺*, 2017(4): 56–61.
Fu M, Liu J J, Gao Y K, et al. Growth characteristics of forbs in grass-forb mixture communities[J]. *Northern Horticulture*, 2017(4): 56–61.
- [47] 曹小玉, 李际平, 陈磊, 等. 基于加权 Voronoi 图的杉木生态公益林种内、种间竞争[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(9): 2553–2561.
Cao X Y, Li J P, Chen L, et al. Intraspecific and interspecific competition analysis of *Cunninghamia lanceolata* ecological forest based on weighted Voronoi diagram[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(9): 2553–2561.
- [48] 张莉, 郑元润. 中国北方草地植物群落季节生长格局模拟[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(10): 2161–2167.
Zhang L, Zheng Y R. Simulation on the seasonal growth patterns of grassland plant communities in northern China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(10): 2161–2167.
- [49] 张新培. 面向植物群落生长模拟的知识建模研究[D]. 杭州: 浙江工业大学, 2009.
Zhang X P. Study of knowledge modeling for plant community growth simulation[D]. Hangzhou: Zhejiang University of Technology, 2009.
- [50] 单梁, 杨刚, 黄心渊. 森林动态演替现象的可视化模拟[J]. *中国图象图形学报*, 2013, 18(12): 120–129.
Shan L, Yang G, Huang X Y. Simulation of the dynamic evolution of spatial distribution of trees in the forest[J]. *Journal of Image and Graphics*, 2013, 18(12): 120–129.
- [51] 代柱亮. 森林场景实时动态仿真技术的研究与实现[D]. 北京: 北京邮电大学, 2015.
Dai Z L. Research and implementation of the forest scene in real-time dynamic simulation technology[D]. Beijing: Beijing University of Posts and Telecommunications, 2015.
- [52] 杜秀芳, 汤孟平, 潘建勇, 等. 临安地区不同森林类型竞争指数比较研究[J]. *生态学报*, 2020, 40(12): 4064–4072.
Du X F, Tang M P, Pan J Y, et al. Study on competition index of different typical forest types on Lin'an Region[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(12): 4064–4072.
- [53] Lindemann-Matthies P, Bose E. Species richness, structural diversity and species composition in meadows created by visitors of a botanical garden in Switzerland[J]. *Landscape and Urban Planning*, 2007, 79(3): 298–307.
- [54] Junge X, Schüpbach B, Walter T, et al. Aesthetic quality of agricultural landscape elements in different seasonal stages in Switzerland[J]. *Landscape and Urban Planning*, 2015, 133: 67–77.
- [55] Lefcheck J S, Byrnes J E K, Isbell F, et al. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats[J]. *Nature Communications*, 2015, 6: 1–7.
- [56] 朱羚, 金一兰, 丛日慧, 等. 环境因素及种间竞争在群落多样性格局中的作用[J]. *干旱区研究*, 2018, 35(6): 1427–1435.
Zhu L, Jin Y L, Chong R H, et al. Effects of environmental factors and interspecific competition in community biodiversity pattern[J]. *Arid Zone Research*, 2018, 35(6): 1427–1435.
- [57] Levine J M, HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity[J]. *Nature*, 2009, 461: 254–257.
- [58] Lusk C H, Smith B. Life history differences and tree species coexistence in an old-growth New Zealand rain forest[J]. *Ecology*, 1998, 79(3): 795–806.
- [59] 詹姆斯·希契莫夫, 刘波, 杭烨. 城市绿色基础设施中大规模草本植物群落种植设计与管理的生态途径[J]. *中国园林*, 2013, 29(3): 16–26.
Hitchmough J, Liu B, Hang Y. Applying an ecological approach to extensive, designed herbaceous vegetation in urban green infrastructure[J]. *Chinese Landscape Architecture*, 2013, 29(3): 16–26.
- [60] 秦贺兰, 梁芳, 许超, 等. 3 种因素对野花组合建植初期花卉密度和杂草密度的影响[J]. *河北林果研究*, 2014, 29(2): 194–198.
Qin H L, Liang F, Xu C, et al. Effect of 3 factors on density of both flower and weed in wildflower meadows at the beginning stage[J]. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 2014, 29(2): 194–198.
- [61] 邹春静, 王庆礼, 韩士杰. 长白山暗针叶林建群种竞争关系的研究[J]. *应用与环境生物学报*, 2001, 7(2): 101–105.
Zou C J, Wang Q L, Han S J. Study on competition relationship between dicotyledons in dark conifer forest in the Changbai Mountains[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2001, 7(2): 101–105.
- [62] 蒋亚蓉, 袁涛, 刘雪. 内蒙古桦木沟国家森林公园自然草甸群落对人工构建野花组合的启示[J]. *中国园林*, 2016, 32(12): 38–41.
Jiang Y R, Yuan T, Liu X. Enlightenment of natural meadow communities in Huamugou Natural Forestry Park for artificial wildflower meadow[J]. *Chinese Landscape Architecture*, 2016, 32(12): 38–41.

(责任编辑 范娟 赵田芸
责任编辑 蒋湘宁)