

华北山地典型天然次生林群落的树种 空间分布格局及其关联性

闫海冰, 韩有志*, 杨秀清, 王丽艳, 项小英

(山西农业大学林学院, 山西 太谷 030801)

摘要: 关帝山华北落叶松、云杉、杨桦天然次生林植被类型是华北高海拔地带代表性的森林类型。以该地区上述 3 种典型的天然次生林群落为例, 运用点格局分析中的单变量 *O*-ring 统计方法, 分析各群落主要树种的种群空间分布格局; 用双变量 *O*-ring 统计方法, 分析各群落中树种间的空间关联性; 并对同一树种在不同森林群落类型中种群空间分布格局和种间关联性的变化进行比较, 以探讨华北山地次生林群落空间格局形成和种群维持与动态机制。研究结果表明, (1) 各种群在相对小的尺度上聚集分布特征明显, 随尺度增加树木种群的聚集性减弱并逐渐表现出随机分布的格局特征; (2) 同一树种在不同森林群落类型中空间分布格局差异很大。红桦、白桦和山杨在阔叶林中呈明显的小尺度聚集分布格局, 而在针叶林群落呈随机分布。在阔叶次生林中混生的小龄级华北落叶松呈现聚集性空间分布格局。在华北落叶松为优势树种的针叶林中, 大龄级的华北落叶松表现出小尺度上均匀分布和较大尺度上随机分布的格局特征; (3) 各群落中树种间的空间关联性主要表现在小尺度范围, 随尺度加大空间关联性逐渐不明显; (4) 在阔叶树占优势的次生林, 小龄级华北落叶松与桦木的分布有较明显的空间正关联性, 而在华北落叶松为优势树种的针叶林, 桦与华北落叶松并未表现明显的空间关联性。种群分布格局和种群间的空间关联性随群落结构、空间尺度和龄级结构不同而有较大变化。

关键词: 次生林; 空间格局; 空间关联性; 点格局分析; 关帝山

Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary mountain forest communities of Northern China

YAN Haibing, HAN Youzhi*, YANG Xiuqing, WANG Liyan, XIANG Xiaoying

Forestry College of Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China

Abstract: Analyzing spatial patterns of species can provide many important clues about the underlying processes that have generated these patterns. Natural secondary prince rupprecht's larch forest, spruce forest and poplar-birch forest in Guandi Mountain are representative forest types of high altitude area in Northern China. In this study, the three typical natural secondary mountain forest plots narrated above were established to analyze and compare spatial patterns of dominant tree species populations. In the plots, all arbor species at least 1cm diameter at breast height (*DBH*, 1.3m above ground) were mapped and identified to species, and their geographic coordinates were recorded following a standard field protocol. The pair correlation function, univariate *O*-ring statistic of the point pattern analysis, was used to analyze spatial distribution of tree species in each community, while bivariate *O*-ring statistic was used to analyze spatial associations of different species in each community. The change of population spatial pattern and association for same species among different forest communities was compared to explore inherent formation mechanism of spatial patterns. We found that: (1) Most populations in three communities showed significantly aggregated distributions at relatively smaller scales and random distributions at larger scales, and the degree of aggregation decreased with increasing spatial scales (2) There are large differences among the spatial patterns of the same species in different forest communities. *Betula albo-sinensis*,

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30670338); 国家自然科学基金资助项目(30972349); 山西农业大学科技创新基金项目(200517)

收稿日期: 2009-12-18; **修订日期:** 2010-02-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hanyouzhi@sxau.edu.cn

B. platyphylla and *Populus davidiana* were significantly aggregated at smaller scales in deciduous forests, but randomly distributed in conifer-dominated forests. For *Larix principis-rupprechtii*, The young trees were aggregated in mixed broadleaved secondary forest, while the old ones were regularly distributed at small scales and randomly distributed at large scales in *Larix principis-rupprechtii*-dominated conifer forests. (3) Spatial associations among tree species in the three communities were mainly found at smaller scales and gradually disappeared with increasing scales. In broadleaved species dominated secondary forest, there were significantly positive associations among the young *Larix principis-rupprechtii* and *Betula* species. However, in *Larix principis-rupprechtii*-dominated conifer forest, there was no significant association among them. In summary, spatial pattern and associations of tree species in the three communities varied greatly with tree age, size and community structure. This study result aims at providing a theory basis for going deep into a cognition for the formation of spatial patterns, the maintenance mechanisms and dynamics of the populations, knowing further about biodiversity and species coexistence mechanisms of mountain secondary forest communities of Northern China.

Key Words: secondary forest; spatial pattern; spatial association; point pattern analysis; Guandi Mountain

植物格局不仅是对过去生态学过程的反映,更为关键的是对未来生态学过程有非常重要的作用。研究植物种群的空间格局,是了解植物种群特征、种群间相互作用及种群与环境关系的重要基础^[1-2],对认识森林群落中树木种群的生物学特性及其相关的生态学过程有极其重要的意义^[3-4]。

植物种群在群落中的分布格局和种间关系与空间尺度密切相关。研究尺度不同,所获得的格局信息特征不同。有研究利用负二项式、方差均值比、平均拥挤指数、Morisita 指数和 Cassie 指数等^[5-8],分析了单个尺度下树木种群的空间格局。点格局分析方法能有效地利用空间点的信息,描述不同尺度的空间格局,被许多研究用于分析植物种群多尺度空间分布格局和种群间多尺度空间关联性^[9-11]。近年来国内有许多研究文献应用点格局分析方法,研究了华北芦芽山^[12]、浙江天目山^[13]、东北长白山^[10]、北京雾灵山^[14]、北京松山^[15]、川西亚高山^[16]等森林及宁夏干旱区草地^[17]和毛乌素沙地灌木^[18]物种的种群分布格局及空间关联性,很好地从多尺度上探究了植物种群的生态学特性及过程,这些研究对单一群落内物种的空间格局分析较详细,对物种在不同群落类型间空间格局特征的认识还有待深入。植物的空间分布格局常常与潜在的生物或非生物过程有内在联系,应用有效方法研究群落内物种分布格局特征的基础上,探测同一物种在不同群落的分布格局的差异性,能够更深刻地认识群落形成和维持的潜在机制。

本研究以华北山地 3 种典型的天然次生林群落为例,运用点格局分析中的 *O*-ring 统计方法,分析这 3 种森林群落类型中主要树种的空间分布格局特征及各群落中树种间的空间关联性,并对同一树种在不同群落类型中种群空间分布格局和种间关联性的变化进行比较,探讨格局形成的内在机制,可为深入认识华北山地次生林群落空间格局形成和维持机制,以及为进一步了解次生林群落的生物多样性和物种共存机制提供理论依据。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地自然概况

研究地位于山西省关帝山庞泉沟国家级自然保护区(111°22′—111°33′E,37°45′—37°55′N)。该区属暖温带大陆性季风气候区,年平均气温 4.3℃,1 月份平均温度 -10.2℃,7 月份平均温度 17.5℃。年平均降水量 822.6 mm,年平均蒸发量 1268 mm,属典型山地气候^[19]。该区分布有以华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)和云杉(包括白杆 *Picea meyeri* 和青杆 *Picea wilsonii*)为优势树种的天然次生寒温性针叶林,以及桦木(包括白桦 *Betula platyphylla* 和红桦 *Betula albo-sinensis*)和山杨(*Populus davidiana*)为优势树种的天然次生山地阔叶林。海拔分布范围 1850—2200 m。林分的土壤为山地棕壤,平均土层厚度 70—80 cm,腐殖质层厚度 10 cm。

1.2 研究方法

1.2.1 样地布设与样地调查

2008 年 7 月在以华北落叶松为优势种群、以云杉为优势种群和以桦木、山杨为优势种群的林分中各设置 50m×50m 样地一块(各样地基本情况见表 1),并将样地等距离间隔划分为 100 个 5m×5m 的网格样方,调查样方共记 300 个。在每个 5m×5m 的调查单元内,对植物群落进行全面调查。记录每个样方内胸径大于或等于 1cm 乔木树种的种类、胸径及生长情况,并对应量测个体空间位置坐标,坐标值直接用距离(m)表示^[20]。

表 1 各样地概况表
Table 1 General character of sample-plots

样地 Sample plot	地点 Site	地理坐标 Geographical coordinates	海拔/m Elevation	坡度/(°) Slope	坡向/(°) Aspect	郁闭度 Shade degree	主要树种* Dominant species	灌木层种类* Shrub species	草本层种类* Herbaceous species
样地 1 Plot 1	分水岭	37°53'N; 111°25'E	2150	15	113	0.85	白桦、红桦、山 杨、华北落叶 松、皂柳	蒙古荚蒾、小 卫矛	糙苏、鹿蹄 草、狭叶柴胡
样地 2 Plot 2	绿色长廊	37°52'N; 111°26'E	1980	12	200	0.70	白杆、青杆、白 桦、红桦	小卫矛、金银 木、鸡树条荚 蒾、毛榛、刚毛 忍冬	苔草、舞鹤 草、升麻
样地 3 Plot 3	八道沟	37°50'N; 111°27'E	1900	10	236	0.65	华北落叶松、红 桦、白桦、皂柳	金银木、土庄绣 线菊、山刺玫、 灰栒子	舞鹤草、小红 菊、唐松草

* 主要树种栏中,白桦 *Betula platyphylla*; 红桦 *Betula albo-sinensis*; 山杨 *Populus davidiana*; 华北落叶松 *Larix principis-rupprechtii*; 皂柳 *Salix wallichiana*; 白杆 *Picea meyeri*; 青杆 *Picea wilsonii*; * 灌木层种类栏中,蒙古荚蒾 *Viburnum. Mongolicum*; 小卫矛 *Euonymus. nanus*; 金银木 *Lonicera maachii*; 鸡树条荚蒾 *Viburnum sargentii*; 毛榛 *Corylus mandshurica*; 刚毛忍冬 *Lonicera hispida*; 土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*; 山刺玫 *Rosa davurica*; 灰栒子 *Cotoneaster acutifolius*; * 草本层种类栏中,糙苏 *Phlomis umbrosa*; 鹿蹄草 *Pyrola rotundifolia*; 狭叶柴胡 *Bupleurum scorzonerifolium*; 苔草 *Carex rigescens*; 舞鹤草 *Maianthemum bifolium*; 升麻 *Cimicifuga foetida*; 小红菊 *Dendranthema chanaetii*; 唐松草 *Thalictrum majus*

1.2.2 数据分析方法

点格局分析方法的 *O*-ring 统计包括单变量 *O*-ring 统计和双变量 *O*-ring 统计^[9]。单变量 *O*-ring 统计用于分析单个对象(如单个种群)的分布格局,本研究中用于分析样地各主要树种的种群空间分布格局;双变量 *O*-ring 统计用于分析两个对象(如两个不同种群)的空间关联性,本研究中用于分析样地主要树种两两间的种间关联性。

在单变量 *O*-ring 分析中,用成对相关函数 $g(r)$ 来决定种群多个特定尺度上的空间格局。它是利用点间的距离,计算任一点为圆心、半径为 r 、指定宽度的圆环区域内的点的数量来进行空间点格局分析,即 $g(r) = (2\pi r)^{-1}dK(r)/dr$ 。如果在某一距离处, $g(r)$ 值高于置信区间上限,则该树种在该距离是聚集性分布;若在置信区间之间,则是随机分布;低于置信区间的下限,则是均匀分布。

成对相关函数也可以进行双变量点格局分析,即 $g_{12}(r) = (2\pi r)^{-1}dK_{12}(r)/dr$,它计算以物种 1 的每一个个体为圆心、半径为 r 的指定宽度的圆环区域内物种 2 的数量,以此来决定种群间多个特定尺度上的空间关联性。在双变量 *O*-ring 分析中,如果在某一距离处, $g(r)$ 值高于置信区间的上限,则种间在距离 r 处显著正关联;若低于置信区间的下限,则种间在距离 r 处显著负关联;若在置信区间之间,则表明两个种之间相互独立或没有显著关联性。

为获得有效分析结果,避免对空间格局的误判,数据分析中仔细选择零假设^[9-10]。对于单变量统计,使用异质性 Poisson 过程零假设,以考虑可能的环境异质性的存在。结合样地树种的空间分布图,采用带宽为 10 m 和空间分辨率为 2 m 进行异质性 Poisson 过程分析。对于双变量统计,由于树种之间径级结构的差异,可能树种之间的竞争是非对称的^[11],因此,首先保持一个树种的位置固定,用异质性 Poisson 过程零假设对另一个树种的空间分布位置进行随机化,分析两个树种的空间关联性的变化。进而,保持后一个树种的位置不变,用

异质性 Poisson 过程零假设对前一个树种的空间分布位置进行随机化,再次分析两个树种的空间关联性的变化。双变量统计也采用 10 m 的带宽和 2 m 的空间分辨率。

数据分析过程使用生态学软件 Programita^[9] 完成 (Wiegand, 2009 版)。采用的空间尺度为 20m, 99 次 Monte Carlo 模拟得到 99% 的置信区间。

2 结果与分析

2.1 树种组成与结构特征

样地资料的统计表明(表 2), 3 个样地树种组成与结构特征有明显差异, 分别代表 3 种不同的群落类型。样地 1 为红桦、白桦和山杨占优势的天然次生杨桦阔叶林类型, 这 3 个树种的株数组成占样地总的 73.3%, 胸高断面积占样地总的 82.7%, 其他树种为华北落叶松、白杆、青杆和皂柳。样地 2, 云杉株数占乔木总数的 83%, 从胸高断面积所占比例看, 云杉、桦、华北落叶松和皂柳分别占 47.0%、34.3%、17.8% 和 0.9%, 形成以云杉为优势种群的群落类型。样地 3, 华北落叶松胸高断面积占总的 94.4%, 为群落的优势种群, 本群落还分布有数量较多的红桦和白桦(占总株数的 49.0%), 但胸高断面积只占总的 4.4%, 多为小径级结构。从各样地的树种空间分布图看(图 1), 各树种在不同样地密度差异较大, 且其密度随空间位置而有较大变化。

表 2 各样地树种组成统计
Table 2 Statistics for species composition of sample-plots

主要树种 Species	样地 1 Plot 1		样地 2 Plot 2		样地 3 Plot 3	
	数量 Abundance	胸高断面积 Basal area /(m ² ·hm ⁻²)	数量 Abundance	胸高断面积 Basal area /(m ² ·hm ⁻²)	数量 Abundance	胸高断面积 Basal area /(m ² ·hm ⁻²)
白桦	97	6.25	36	12.41	60	0.88
红桦	112	6.71	23	1.02	118	0.53
山杨	82	4.21	0	0.00	9	0.08
华北落叶松	39	1.02	20	6.99	133	30.02
白杆	15	2.05	346	16.91	0	0.00
青杆	7	0.17	75	1.52	2	0.00
皂柳	45	0.34	7	0.34	41	0.28
合计 Total	397	20.75	507	39.18	363	31.80

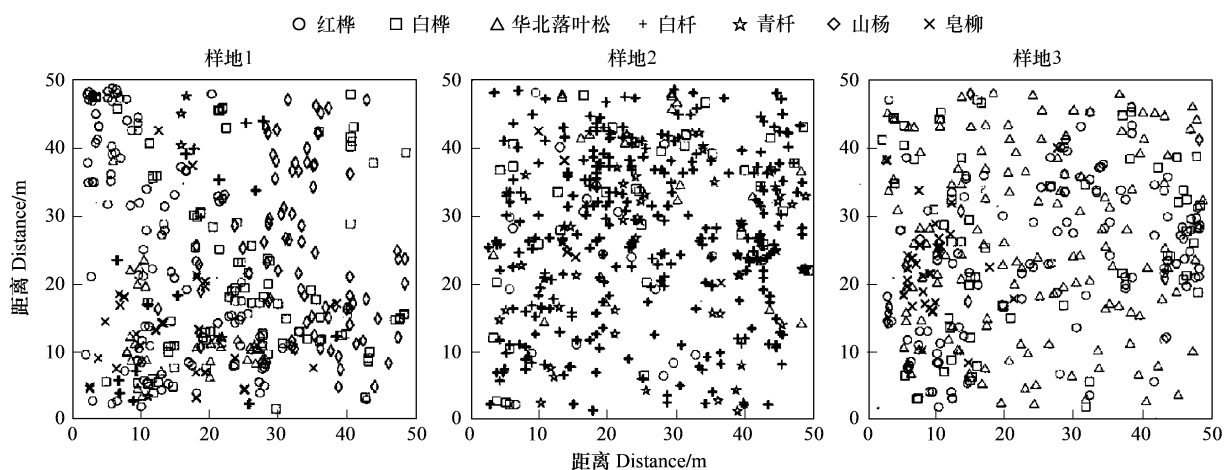


图 1 各样地树种空间分布图
Fig. 1 Species distribution of the three forest plots

2.2 径级结构

样地 1, 白桦、红桦及山杨的径级分布接近正态分布, 以 $10.0\text{cm} \leq DBH < 15.0\text{cm}$ 的个体数最多, $5.0\text{cm} \leq$

$DBH < 10.0\text{cm}$ 和 $15.0\text{cm} \leq DBH < 20.0\text{cm}$ 的次之。其它树种径级大部分在 10cm 以下,且个体数量少(图 2)。

样地 2,白杆和青杆的径级分布均呈单峰型,峰值位于 $1—5\text{cm}$ 的个体数量占绝对优势,总体表现出进展型年龄结构(图 2)。此外,白桦近似正态分布,红桦和华北落叶松的径级分布没有明显规律性。

样地 3,华北落叶松径级近似正态分布,以 $25.0\text{cm} \leq DBH < 30.0\text{cm}$ 的个体数最多,占据主林层。桦木和皂柳的径级分布均呈单峰型,峰值 $1—5\text{cm}$,这些阳性阔叶树种呈现较好的更新状态(图 2)。

综合 3 个群落的径级结构特征看,各种群在不同群落中径级结构差异较大,这可能成为不同群落的种群空间格局和种间关系发生改变的重要原因。

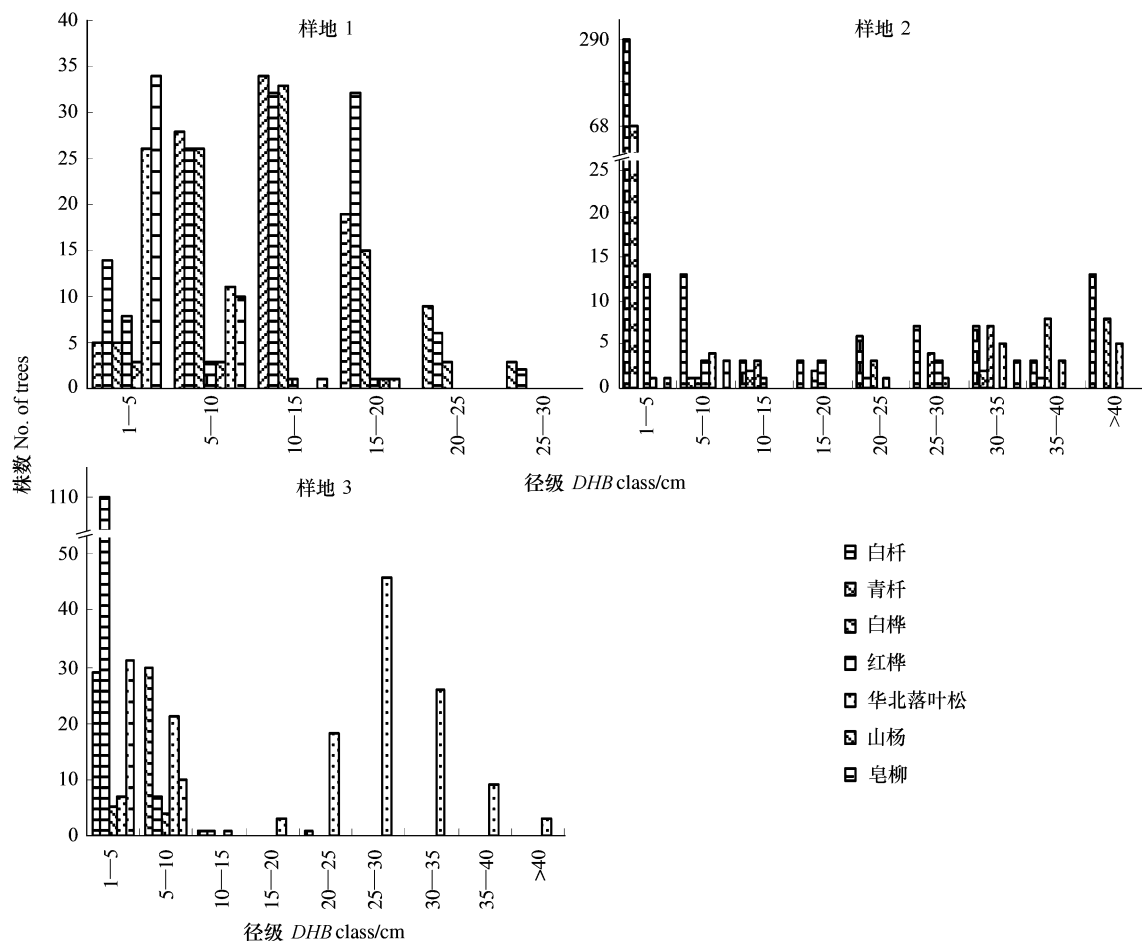


图 2 各样地种群径级分布图

Fig. 2 DBH class distribution of species of sample-plots

2.3 树种的空间分布格局

样地 1,主要树种种群空间格局表现为在小尺度内聚集分布(图 3),在较大尺度呈现随机分布。如白桦在 $0—3\text{m}$ 尺度为聚集分布;红桦在 $0—4\text{m}$ 尺度为明显聚集,在 $6—20\text{m}$ 尺度为随机分布;华北落叶松在 $0—7\text{m}$ 尺度为聚集分布, $7—16\text{m}$ 尺度内为随机分布, $16—20\text{m}$ 尺度内则表现为轻微均匀分布;皂柳在 $0—2\text{m}$ 尺度明显聚集, $2—4\text{m}$ 尺度为随机分布, $4—6\text{m}$ 尺度呈轻微均匀分布, $>6\text{m}$ 的尺度又为随机分布;山杨在 $6—16\text{m}$ 尺度轻微聚集,在 $16—20\text{m}$ 尺度呈现随机分布(图 3)。

样地 2,白杆、青杆和华北落叶松也表现出小尺度上聚集分布、较大尺度上随机分布的格局特征(图 3)。其中,白杆在 $0—5.6\text{m}$ 尺度为聚集分布,青杆在 $0—1.8\text{m}$ 表现为明显聚集,在 $10—14\text{m}$ 为均匀分布;华北落叶松在 $0—2.4\text{m}$ 呈聚集分布,其余尺度为随机分布。本样地有少量的白桦和红桦,在 $0—20\text{m}$ 的尺度上呈随机分布(图 3)。

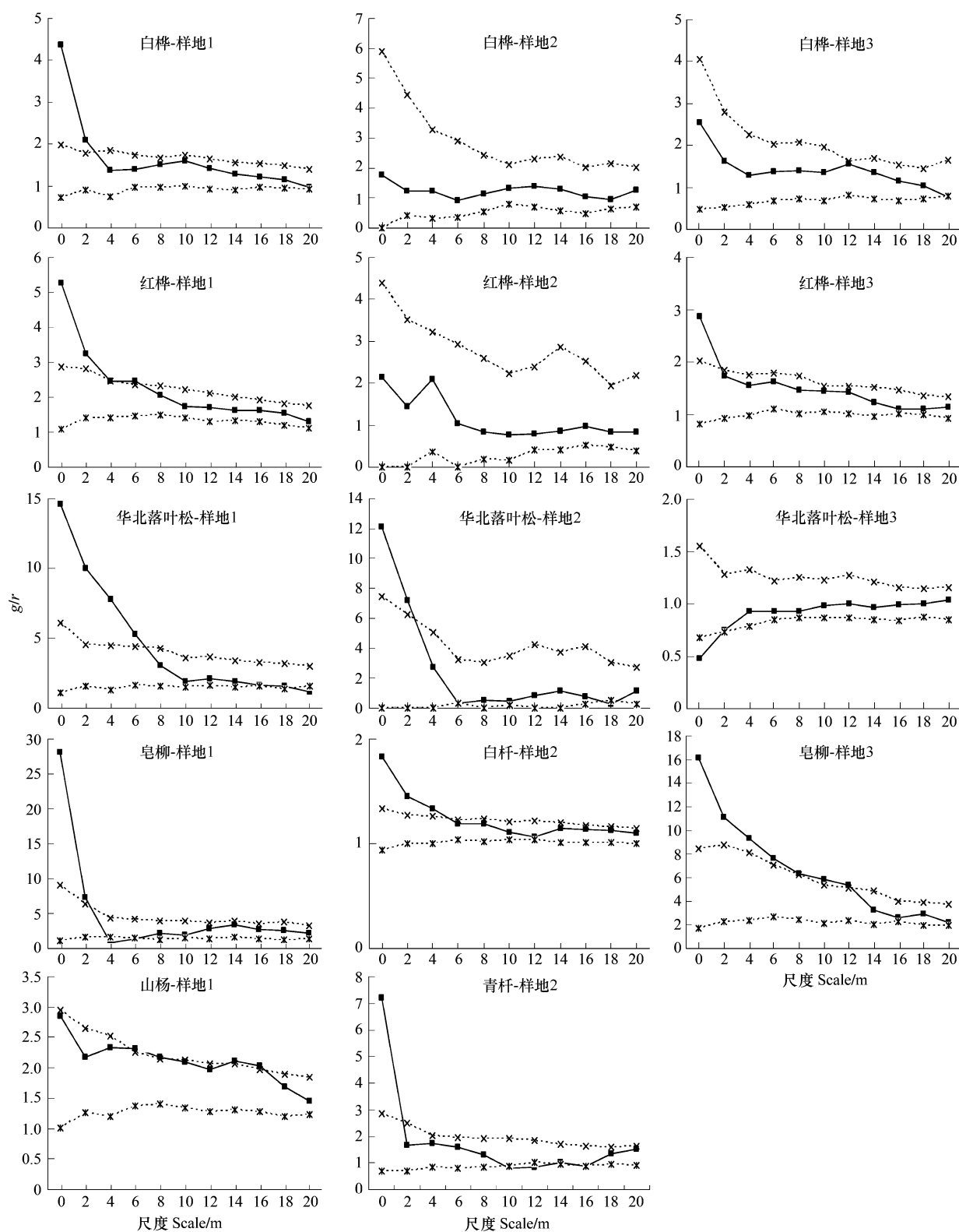


图3 树种的空间分布格局

Fig.3 Spatial distribution pattern of tree species in different forest communities

样地3,优势树种华北落叶松在0—2m尺度表现为明显的均匀分布,其余尺度上为随机分布(图3)。红桦(除0—2m尺度呈现聚集外)和白桦在几乎所有尺度上均表现为随机分布;皂柳在0—6m尺度呈明显聚集

分布,6—12m 尺度内表现为轻微聚集,12—20m 尺度内则为随机分布(图 3)。

白杆、青杆在样地 1 和样地 3 中个体较少,皂柳在样地 2 中分布较少,山杨在样地 2 中无分布,样地 3 中有较少分布。上述情况空间格局分析会造成较大误差,因此对应样地没有做上述树种的空间格局分析。

对 3 个样地种群分布格局的比较可以看出(图 3),同一树种在不同林型中种群空间分布格局存在很大差异。白桦、红桦作为建群种在阔叶林样地(样地 1)中,在小尺度上聚集程度强烈,而作为伴生树种在针叶林样地(样地 2 和样地 3)呈随机分布(除样地 3 红桦很小尺度上表现弱聚集性外)。白杆、青杆在样地 2 表现为小尺度上的明显聚集性,而在其它两个样地中的分布却较少。华北落叶松在样地 1 和样地 2 表现为在较小尺度上聚集分布,而在样地 3,则呈现小尺度上的均匀分布和较大尺度上的随机分布。皂柳在阔叶林样地中呈小尺度上的聚集,而在针叶林样地里则表现为较大尺度上的聚集分布。

2.4 树种的空间关联性

对各样地主要树种间的关联性进行分析表明(表 3),样地 1,红桦与华北落叶松在 $<8\text{m}$ 的尺度内明显正相关,红桦与皂柳在 14—16m 的尺度上呈正相关,华北落叶松与皂柳在 12—18m 的尺度上正相关。样地 2,白杆与青杆在 2—4m 的尺度上负相关,8—12m 尺度上表现为正相关,其它尺度关联性不明显;红桦与白杆在 $<4\text{m}$ 的尺度为正相关,白桦与青杆在 $<2\text{m}$ 的较小尺度上呈正相关。样地 3,华北落叶松与皂柳在 2—8m 的尺度上明显正相关;其它树种间均无明显关联性。

3 讨论

3.1 群落结构、种群径级(龄级)与空间格局

许多研究对同一群落内植物种群分布格局及空间关联性进行了探讨,对于深入理解群落内植物种群的生态学特性及过程具有重要意义^[10,12-13,16]。在此基础上,对同一物种在不同群落的分布格局的差异性进行更多了解,对于更深入地认识群落形成和维持机制具有更深刻的意义。植物的空间分布格局,常常与潜在的生物或非生物过程有内在联系^[21]。分析对比 3 个森林群落树木种群的空间格局表明,同一树种在不同群落中的空间分布格局存在很大差异。如红桦、白桦和山杨在阔叶林群落呈现小尺度上的强烈聚集,而在针叶林群落聚集程度减弱,基本上呈随机分布。究其原因可能是两样地群落结构不同造成的。阔叶林中桦和山杨作为建群种,其分布格局的聚集化趋势可能是种间竞争过程中各自种群自调节机理之一,即以集群形式占有和利用环境资源,有利于维持种群自身稳定^[12]。而在针叶林群落,桦和山杨作为伴生树种存在,其种内个体间竞争不构成该群落种间或种内竞争的主要矛盾,种群的自调节作用表现不明显,自调节导致的聚集化分布格局也没有明显呈现出来。

本研究结果表明,树木种群龄级结构不同,其空间分布格局特征会有很大差异。在杨桦林和云杉林中,华北落叶松种群以小龄级结构为主($DBH < 5.0\text{cm}$ 的个体最多),其空间分布多呈现聚集性的格局特征;在以华北落叶松为优势树种的群落中,华北落叶松种群龄级结构相对大($25.0\text{cm} \leq DBH < 30.0\text{cm}$ 的个体多),表现出小尺度上均匀分布和较大尺度上随机分布的格局特征。

在一定条件下树种的龄级和径级对环境的反应规律具有一致性^[22],种群径级空间格局反映着种群的龄级空间格局特征。树木在不同发育阶段、不同年龄级会表现不同的空间格局^[23]。龄级结构上的差异导致种群空间格局的不同,究其原因可能是由于小龄级个体生存需要的资源较少,竞争相对较弱^[10],同时树种早期种群分布格局受种子扩散格局的影响较大^[24],由于种子散布限制导致种子萌发不均匀和幼苗生长的不均匀,最终表现为聚集性分布格局。另外,种子萌发和幼苗生长受光斑、林隙^[21,25]及土壤氮素^[26]等作用的影响很大,这些因素的异质性作用对种群个体幼苗的存活和生长起重要作用。随着龄级的增大,种群个体间因对光照、水分、养分等有限资源的争夺导致种内竞争加剧,这种密度制约因素作用下的自然稀疏效应使个体数量递减,并减弱种群分布的聚集程度,最终表现为规则或随机分布^[10]。

3.2 种群空间关联性

从树木种群的空间关联性看,不同群落和不同的龄级结构,种群间的空间关联性表现有大的差异。在阔

表 3 树种的空间关联性

Table 3 Spatial associations of species

样地 Plots	物种 1 Species1	物种 2 Species2	尺度 Scales/m										
			0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
Plot1	BEPL	BEAL	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	r
Plot1	BEPL	LAPR	r	r	r	r	r	r	+	r	r	r	r
Plot1	BEPL	PODA	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	BEPL	SAWA	r	r	-	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	BEAL	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	BEAL	LAPR	+	+	+	+	+	r	r	r	r	r	r
Plot1	BEAL	PODA	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	BEAL	SAWA	r	r	r	r	r	r	r	+	+	r	r
Plot1	LAPR	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	LAPR	BEAL	+	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	LAPR	PODA	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	LAPR	SAWA	r	r	r	r	r	r	+	+	+	+	r
Plot1	PODA	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	PODA	BEAL	r	r	-	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	PODA	LAPR	r	r	r	-	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	PODA	SAWA	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	SAWA	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	SAWA	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r
Plot1	SAWA	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot1	SAWA	PODA	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	BEPL	PIME	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	BEPL	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	BEPL	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	BEPL	PIWI	+	+	r	r	r	r	r	r	-	r	r
Plot2	PIME	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	PIME	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	PIME	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	PIME	PIWI	r	-	-	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	BEAL	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r
Plot2	BEAL	PIME	+	+	+	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	BEAL	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	BEAL	PIWI	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	LAPR	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	LAPR	PIME	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	LAPR	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	LAPR	PIWI	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	PIWI	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	PIWI	PIME	r	-	-	r	+	+	+	r	r	r	r
Plot2	PIWI	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot2	PIWI	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	BEPL	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	BEPL	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	BEPL	SAWA	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	BEAL	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	BEAL	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	BEAL	SAWA	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r
Plot3	LAPR	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	LAPR	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	LAPR	SAWA	r	+	+	+	+	r	r	r	r	r	r
Plot3	SAWA	BEPL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	SAWA	BEAL	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
Plot3	SAWA	LAPR	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r

"+"表示正相关,"r"表示不相关,"-"表示负相关

叶林群落,红桦与皂柳的分布具有较明显的空间关联性,而在华北落叶松占优势的针叶林群落,红桦与皂柳没有表现出空间上的关联性。在以杨桦为优势树种的阔叶林群落中,小龄级的华北落叶松与桦木在一定尺度上呈现空间正相关。这意味着桦木作为次生林的先锋树种,率先进入林地,在其生存过程中为华北落叶松的更新及生长创造了良好的依赖环境,导致华北落叶松小龄级苗木分布与桦木分布呈现出空间关联性。但是,在以华北落叶松为优势树种的针叶林群落中,林内桦木与大龄级的华北落叶松未表现出明显的空间关联性,这在一定程度上表明桦木的生存并不依赖于华北落叶松。空间关联的这些复杂性还有待进一步探讨。

森林的空间格局与空间尺度紧密相关^[24,27]。本研究中的 3 种典型的天然次生林群落中,各树木种群在相对小的尺度上主要呈现聚集分布特征,随尺度增加树木种群的聚集性减弱并逐渐表现出随机分布特征,这与已有文献报道的结果类似^[28]。林木种群空间格局的这种尺度变异性受多因素制约,在较小尺度上,不同的空间格局特征可能是由于不同程度的种内或种间竞争、种子散布限制等因素所致;而在较大尺度上,不同的空间格局则可能是由物种分布的异质性或斑块性,以及非生物环境(如地形、土壤水分、土壤 pH 值、土壤养分等)的异质性决定的^[29-32]。

刘振国等研究表明,不同树种间的正关联或负关联主要发生在小尺度范围,空间关联性随尺度的增大而减弱,并趋于不关联^[28]。从本研究结果看,以杨桦为优势树种的阔叶林中,红桦与华北落叶松的分布在小尺度上有正的空间关联性;以云杉为优势树种的针叶林中,红桦与白杆表现出小尺度的正关联性;以华北落叶松为优势树种的针叶林中,华北落叶松与皂柳在小尺度上呈现正的空间关联性;在大尺度上相关性不明显,体现了种群空间格局的尺度依赖性^[24],说明植物个体间相互作用发生在一定尺度空间范围内,走出这个范围,植物个体间相互作用将大大减弱。但是,其他树种间的关联性分析结果并不完全符合以上的规律性,表明种间关联还受其它因素(如群落结构等)的影响并为主导因子所决定。

生态学空间格局具有强烈的尺度特征,不同的观察尺度反映不同层面的生态学特征。本文采用点格局分析的 *O*-ring 统计,用单变量 *O*-ring 分析树木单个种群的空间分布格局,用双变量 *O*-ring 分析比较树木种群两两间的种间关联性。这种分析方法对尺度很敏感,能直观而有效地反映树种的空间分布格局,分析比较不同群落的树木种群之间的空间关联性,可为探讨森林格局与过程提供许多潜在的生态学过程的信息^[10]。对群落结构与种群空间格局关系的研究有助于更好地了解种群维持与动态变化的机制,但两者间的关系比较复杂,引起某种变化的原因也比较多,需要深入研究。

References:

- [1] Zhang J T. Study on Quantitative Ecology of Vegetation. Beijing: Science and Technology of China Press, 1995.
- [2] Dale M R T. Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1999: 207-276.
- [3] Nathan R. Long-distance dispersal of plants. Science, 2006, 313: 786-788.
- [4] Druckenbrod D L, Shugart H H, Davies I. Spatial pattern and process in forest stands with in the Virginia piedmont. Journal of Vegetation Science, 2005, 16(1): 37-48.
- [5] Wu N. Spatial pattern and relationship of dominant species in a *Picea brachytyla* community on Gongga Mountain. Acta Phytocologica Sinica, 1995, 19(3): 270-279.
- [6] Zheng Y R. The applicability of various methods in analysis of *Picea mongolica* population spatial distribution pattern. Acta Phytocologica Sinica, 1997, 21(5): 480-484.
- [7] Zhang F, Shangguan T L. Population patterns of dominant species in *Elaeagnus mollis* communities, Shanxi. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(5): 590-594.
- [8] Yu D P, Zhou L, Dong B L, Dai L M, Wang Q L. Structure and dynamics of *Betula ermanii* population on the Northern slope of Changbai Mountain. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(5): 30-34.
- [9] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles and nullmodels for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104: 209-229.
- [10] Zhang J, Hao Z Q, Song B, Ye J, Li B H, Yao X L. Spatial distribution patterns and associations of *Pinus koraiensis* and *Tilia amurensis* in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [11] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. American Naturalist, 2007, 170:

E77-E95.

- [12] 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. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(1): 35-40.
- [13] Tang M P, Zhou G M, Shi Y J, Chen Y G, Wu Y Q, Zhao M S. Study of dominant plant populations and their spatial patterns in evergreen broadleaved forest in Tianmu Mountain, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(5): 743-752.
- [14] Yue Y J, Yu X X, Wu J, Zhu J G, Li W. Point pattern analysis of spatial distribution of natural secondary forest populations in mountainous area of Beijing: A case study of Wuling Mountain nature reserve. *Science of Soil and Water Conservation*, 2008, 6(3): 59-64.
- [15] Niu L L, Yu X X, Yue Y J. Spatial patterns of different age-class individuals in *Pinus tabulaeformis* forest in Songshan Nature Reserve of Beijing, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(7): 1414-1418.
- [16] Miao N, Liu S R, Shi Z M, Yu H, Liu X L. Spatial patterns of dominant tree species in sub-alpine *Betula-Abies* forest in West Sichuan of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(6): 1263-1270.
- [17] Liu X K, Liu M S, Huang Z, Xu C, Zhang M J, Wang H J. Pattern analysis of inter-specific relationship in four arid communities in sand lake, Ningxia Hui Autonomous Region, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(2): 320-330.
- [18] Yang H X, Zhang J T, Wu B, Li X S, Zhang Y Y. Point pattern analysis of *Artemisia Ordosica* population in the Muus sandy land. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(4): 563-570.
- [19] Ji W R, Hu J J, Li Y L. Biodiversity and changes of *Carabus Beetles* in *Larix principis-rupprechtii* forest in Pangquangou National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3721-3728.
- [20] Hao Z Q, Zhang J, Li B H, Ye J, Wang X G, Yao X L. Natural secondary poplar-birch forest in Changbai Mountain: Species composition and community structure. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(2): 251-261.
- [21] Han Y Z, Wang Z Q. Spatial heterogeneity and forest regeneration. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(5): 615-619.
- [22] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed *Quercus rubur* in two spruce-dominated forests. *Eco-science*, 2000, 7: 38-44.
- [23] Greig Smith P. *Quantitative Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983.
- [24] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288: 1414-1418.
- [25] Han Y Z, Wang Z Q. The effects of spatial heterogeneity of understory light availability on regeneration of *manchurian ash*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(4): 468-475.
- [26] Yang X Q, Han Y Z, Li L, Chen X, You J. The effect of heterogeneous spatial distribution of soil nitrogen on regeneration of *Larix principis-rupprechtii* seedlings in typical naturally-regenerated montane forests of Northern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 4656-4664.
- [27] He F, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 676-688.
- [28] Liu Z G, Li Z Q. Perspectives on small-scale spatial structure of plant species in plant communities. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 1020-1028.
- [29] He F, Legendre P, La Frankie J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8: 105-114.
- [30] Harms K E, Wright S J, Calderón O, Hernández A, Herre E A. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 2000, 404: 493-495.
- [31] Zhang C Y, Zhao X H, Xia F C. Spatial distribution of tree species and environmental interpretations of secondary forest in Changbai Mountains. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(8): 1-8.
- [32] Wang X G, Hao Z Q, Ye J, Zhang J, Li B H, Yao X L. Relationships between species abundance and spatial distribution pattern of broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Changbai Mountains of China. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(2): 145-150.

参考文献:

- [1] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.
- [5] 吴宁. 贡嘎山麦吊杉群落优势种群的分布格局及相互关系. *植物生态学报*, 1995, 19(3): 270-279.
- [6] 郑元润. 不同方法在沙地云杉种群分布格局分析中的适用性研究. *植物生态学报*, 1997, 21(5): 480-484.
- [7] 张峰, 上官铁梁. 山西翅果油树群落优势种群分布格局研究. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 590-594.
- [8] 于大炮, 周莉, 董百丽, 代力民, 王庆礼. 长白山北坡岳桦种群结构及动态分析. *生态学杂志*, 2004, 23(5): 30-34.
- [10] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. *应用生态学报*, 2007, 18(8): 1681-1687.

- [12] 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. 生态学报, 2004,24(1): 35-40.
- [13] 汤孟平,周国模,施拥军,陈永刚,吴亚琪,赵明水. 天目山常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局. 植物生态学报, 2006, 30(5): 743-752.
- [14] 岳永杰,余新晓,武军,朱建刚,李维. 北京山区天然次生林种群空间分布的点格局分析——以雾灵山自然保护区为例. 中国水土保持科学,2008, 6(3): 59-64.
- [15] 牛丽丽,余新晓,岳永杰. 北京松山自然保护区天然油松林不同龄级立木的空间点格局. 应用生态学报, 2008, 19(7): 1414-1418.
- [16] 缪宁,刘世荣,史作民,喻泓,刘兴良. 川西亚高山红桦-岷江冷杉林优势种群的空间格局分析. 应用生态学报,2009, 20(6): 1263-1270.
- [17] 刘小恺,刘茂松,黄峥,徐驰,张明娟,王汉杰. 宁夏沙湖4种干旱区群落中主要植物种间关系的格局分析. 植物生态学报,2009, 33(2): 320-330.
- [18] 杨洪晓,张金屯,吴波,李晓松,张友炎. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析. 植物生态学报,2006, 30(4): 563-570.
- [19] 冀卫荣,胡俊杰,李友莲. 华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)林大步甲属(*Carabus*)物种多样性及其变化. 生态学报, 2008, 28(8): 3721-3728.
- [20] 郝占庆,张健,李步杭,叶吉,王绪高,姚晓琳. 长白山次生杨桦林样地:物种组成与群落结构. 植物生态学报, 2008, 32(2): 251-261.
- [21] 韩有志,王政权. 森林更新与空间异质性. 应用生态学报, 2002,13(5): 615-619.
- [25] 韩有志,王政权,谷加存. 林分光照空间异质性的对水曲柳更新的影响. 植物生态学报, 2004, 28(4): 468-475.
- [26] 杨秀清,韩有志,李乐,陈欣,游静. 华北山地典型天然次生林土壤氮素空间异质性对落叶松幼苗更新的影响. 生态学报, 2009, 29(9): 4656-4664.
- [28] 刘振国,李镇清. 植物群落中物种小尺度空间结构研究. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1020-1028.
- [31] 张春雨,赵秀海,夏富才. 长白山次生林树种空间分布及环境解释. 林业科学, 2008, 44(8): 1-8.
- [32] 王绪高,郝占庆,叶吉,张健,李步杭,姚晓琳. 长白山阔叶红松林物种多度和空间分布格局的关系. 生态学杂志, 2008,27(2): 145-150.