

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第32卷 第18期 Vol.32 No.18 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 18 期

2012 年 9 月 (半月刊)

目 次

亚热带典型树种对模拟酸雨胁迫的高光谱响应.....	时启龙, 江 洪, 陈 健, 等 (5621)
珠江三角洲地面风场的特征及其城市群风道的构建.....	孙 武, 王义明, 王越雷, 等 (5630)
粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态.....	区余端, 苏志尧 (5637)
四种猎物对南方小花蝽生长发育和繁殖的影响.....	张昌容, 鄧军锐, 莫利锋 (5646)
普洱季风常绿阔叶林次生演替中木本植物幼苗更新特征.....	李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 等 (5653)
喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多度与丰富度空间分布的尺度效应.....	张忠华, 胡 刚, 祝介东, 等 (5663)
格氏栲天然林土壤养分空间异质性.....	苏松锦, 刘金福, 何中声, 等 (5673)
种植香根草对铜尾矿废弃地基质化学和生物学性质的影响.....	徐德聪, 詹 婧, 陈 政, 等 (5683)
灌溉对三种荒漠植物蒸腾耗水特性的影响.....	单立山, 李 毅, 张希明, 等 (5692)
真盐生植物盐角草对不同氮形态的响应.....	聂玲玲, 冯娟娟, 吕素莲, 等 (5703)
鹿泉沟自然保护区寒温性针叶林演替优势种格局动态分析.....	张钦弟, 毕润成, 张金屯, 等 (5713)
不同水肥条件下 AM 真菌对丹参幼苗生长和营养成分的影响.....	贺学礼, 马 丽, 孟静静, 等 (5721)
垄沟覆膜栽培冬小麦田的土壤呼吸.....	上官宇先, 师日鹏, 韩 坤, 等 (5729)
不同方式处理牛粪对大豆生长和品质的影响.....	郭立月, 刘雪梅, 战丽杰, 等 (5738)
基于大气沉降与径流的乌鲁木齐河源区氮素收支模拟.....	王圣杰, 张明军, 王飞腾, 等 (5747)
基于能值理论的循环复合农业生态系统发展评价——以福建省福清星源循环农业产业示范基地为例.....	钟珍梅, 翁伯琦, 黄勤楼, 等 (5755)
低温暴露和恢复对棘胸蛙雌性亚成体生存力及能量物质消耗的影响.....	凌 云, 邵 晨, 颜志刚, 等 (5763)
暗期干扰对棉铃虫两个不同地理种群滞育抑制作用的比较.....	陈元生, 涂小云, 陈 超, 等 (5770)
水土流失治理措施对小流域土壤有机碳和全氮的影响.....	张彦军, 郭胜利, 南雅芳, 等 (5777)
不同管理主体对泸沽湖流域生态系统影响的比较分析.....	董仁才, 苟亚青, 李思远, 等 (5786)
连江鱼类群落多样性及其与环境因子的关系.....	李 捷, 李新辉, 贾晓平, 等 (5795)
溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响.....	张 伟, 曹振东, 付世建 (5806)
象山港人工鱼礁区的网采浮游植物群落组成及其与环境因子的关系.....	江志兵, 陈全震, 寿 鹿, 等 (5813)
填海造地导致海湾生态系统服务损失的能值评估——以套子湾为例.....	李睿倩, 孟范平 (5825)
城市滨水景观的视觉环境质量评价——以合肥市为例.....	姚玉敏, 朱晓东, 徐迎碧, 等 (5836)
专论与综述	
生态基因组学研究进展.....	施永彬, 李钧敏, 金则新 (5846)
海洋酸化生态学研究进展.....	汪思茹, 殷克东, 蔡卫君, 等 (5859)
纺锤水蚤摄食生态学研究进展.....	胡思敏, 刘 胜, 李 涛, 等 (5870)
河口生态系统氨氧化菌生态学研究进展.....	张秋芳, 徐继荣, 苏建强, 等 (5878)
嗜中性微好氧铁氧化菌研究进展.....	林超峰, 龚 骏 (5889)
典型低纬度海区(南海、孟加拉湾)初级生产力比较.....	刘华雪, 宋星宇, 黄洪辉, 等 (5900)
植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展.....	张彦敏, 周广胜 (5907)
中国大陆鸟类栖息地选择研究十年.....	蒋爱伍, 周 放, 覃 玥, 等 (5918)
研究简报	
孵化温度对赤链蛇胚胎代谢和幼体行为的影响.....	孙文佳, 俞 霄, 曹梦洁, 等 (5924)
不同培肥茶园土壤微生物量碳氮及相关参数的变化与敏感性分析.....	王利民, 邱珊莲, 林新坚, 等 (5930)
施肥对两种莧菜吸收积累镉的影响.....	李凝玉, 李志安, 庄 萍, 等 (5937)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 322 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 36 * 2012-09



封面图说: 冬天低空飞翔的丹顶鹤——丹顶鹤是鹤类中的一种,因头顶有“红肉冠”而得名。是东亚地区特有的鸟种,因体态优雅、颜色分明,在这一地区的文化中具有吉祥、忠贞、长寿的象征,是传说中的仙鹤,国家一级保护动物。丹顶鹤具备鹤类的特征,即三长——嘴长、颈长、腿长。成鸟除颈部和飞羽后端为黑色外,全身洁白,头顶皮肤裸露,呈鲜红色。丹顶鹤每年要在繁殖地和越冬地之间进行迁徙,只有在日本北海道等地是留鸟,不进行迁徙,这可能与冬季当地人有组织地投喂食物,食物来源充足有关。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201108191220

张钦弟, 毕润成, 张金屯, Lambert Nyobe, 苗艳明, 刘晓宁. 庞泉沟自然保护区寒温性针叶林演替优势种格局动态分析. 生态学报, 2012, 32(18): 5713-5720.

Zhang Q D, Bi R C, Zhang J T, Lambert Nyobe, Miao Y M, Liu X N. Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangquangou Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5713-5720.

庞泉沟自然保护区寒温性针叶林演替 优势种格局动态分析

张钦弟^{1,2}, 毕润成¹, 张金屯^{2,*}, Lambert Nyobe², 苗艳明¹, 刘晓宁¹

(1. 山西师范大学生命科学学院, 临汾 041004; 2. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

摘要:以华北落叶松和青杆为主的寒温性针叶林是庞泉沟自然保护区的重要林型,也是主要保护对象之一。通过空间代时间构建庞泉沟自然保护区寒温性针叶林演替的时间序列,序列 1 是华北落叶松单优群落稳定发展的过程,序列 2 是从华北落叶松单优群落演替至华北落叶松-青杆共优群落再到青杆单优群落的过程,采用点格局分析法和与 Monte-Carlo 拟合检验对演替过程中华北落叶松和青杆的分布格局及其相互关系进行了研究。结果表明:(1)序列 1 在华北落叶松单优群落稳定发展过程中,华北落叶松的分布格局由集群分布趋向于随机分布,甚至在 0—2.5 m 上表现为均匀分布,驱动力是种内竞争引起的自疏现象。序列 2 从华北落叶松单优群落演替至青杆单优群落过程中,华北落叶松的分布格局同样是由集群分布趋向于随机分布,驱动力主要来自于由于青杆侵入扩散而形成的种间竞争;青杆集群的尺度逐步增大,驱动力主要是种群拓殖和种内竞争。(2)二者种间关系,在华北落叶松单优群落阶段无明显相关,共优阶段由于竞争在 0—6.5 m 尺度上呈显著正相关,在青杆单优群落,青杆竞争获胜,在 0—2.5 m 尺度上无明显相关,二者种间关系的变化主要来自于群落剩余资源驱动下的种内种间竞争。

关键词:庞泉沟自然保护区;寒温性针叶林;演替;格局动态;点格局分析

Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangquangou Nature Reserve

ZHANG Qindi^{1,2}, BI Runcheng¹, ZHANG Jintun^{2,*}, Lambert Nyobe², MIAO Yanming¹, LIU Xiaoning¹

1 College of Life Science, Shanxi Normal University, Lifan Shanxi 041004, China

2 College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: The dynamics and characteristics of population patterns in the vegetation succession process are rarely explored. Scale, pattern and process of ecological succession are three intertwined concepts in modern ecology. Succession research will inevitably involve scale and pattern analyses. Species spatial patterns and interspecific associations at any scale can be analyzed based on point pattern analysis with spatial mapped points of individuals' distribution. Therefore, it is suitable to discuss the relationships between species pattern in the vegetation succession process which have attracted much attention from ecologists. The aim of the present work is to study the spatial pattern formation and relative importance of intra and interspecific competition in dominant tree species of cold temperate coniferous forest in the vegetation succession process in the Pangquangou Nature Reserve. The selected forest communities were treated as a time series of successional stages for the traditional space-for-time succession approach by applying the point pattern analysis.

Pangquangou Nature Reserve is located in the midst of Luliang Mountain range, at 37°45'—37°55' N, 111°22'—

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30870399);山西省留学基金资助项目(20081073)

收稿日期:2011-08-19; **修订日期:**2012-04-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangjt@bnu.edu.cn

111°33' E. It was established for the conservation of the first-class nationally protected bird, *Crossoptilon mantchuricum*, and the cold-temperate coniferous forest. Cold temperate coniferous forest dominated by *Larix principis-rupprechtii* and *Picea wilsonii* is an important vegetation formation and has a large distribution area in Pangquangou Nature Reserve. It plays significant role in water conservation, eco-tourism, biodiversity maintaining etc. in the Pangquangou Nature Reserve. Many research have been conducted, however few of them concerning the distribution patterns of dominant species in the succession process. In the present research, two time series of ecological succession of cold-temperate coniferous forest in the Pangquangou Nature Reserve were established through spatially-sampled data substitution. The first time series reflected the stable development process of *Larix principis-rupprechtii* as the monodominant community; the second ones reflected the process from *Larix principis-rupprechtii* as the monodominant community to *Larix principis-rupprechtii* and *Picea wilsonii* as the co-dominant communities and then to *Picea wilsonii* as the monodominant community. Point pattern analysis and Monte-Carlo simulation test were used to analyze the spatial pattern of the two dominant species and their interaction relationship.

The following conclusions were drawn. 1) During the stable development process of *Larix principis-rupprechtii* reflected by the first time series, the spatial pattern of the species changed from clumped to nearly random distribution and even to uniform distribution at 0—2.5 m scale, which was driven by the intraspecific competition caused by the self-thinning effects; during the process from *Larix principis-rupprechtii* to *Picea wilsonii* as the monodominant community reflected by the second time series, the spatial pattern of *Larix principis-rupprechtii* also gradually changed from clumped to nearly random distribution, which was mainly caused by the colonization and expansion of *Picea wilsonii* and the resulted interspecific competition. Besides, the spatial scale of *Picea wilsonii* community gradually increased, with the species colonization and intraspecific competition as the major causes. 2) In terms of the interspecific competition between the two species, no obvious relationship was found when *Larix principis-rupprechtii* acted as the monodominant community, significant positive relationship was identified at 0—6.5 m scale at the co-dominant stage, and no obvious relationship was found at 0—2.5 m scale when *Picea wilsonii* became the dominant species. The change of relationship between the two species was mainly driven by the intraspecific and interspecific competition for residual resources.

Key Words: Pangquangou Nature Reserve; cold temperate coniferous forest; succession; pattern dynamics; point pattern analysis

演替不仅是生态系统在时间序列上的替代过程,也是生态系统在空间上的动态演变^[1]。格局是演替的主要空间属性,它与生态演替过程存在着密切联系,Greig-Smith 认为种群空间格局分析是研究群落演替的重要手段^[2]。种群的空间分布格局有很强的尺度依赖性^[3],因此对演替过程中空间格局的分析必然涉及到尺度问题。点格局分析(Point pattern analysis)^[4-5]可以同时种群格局和种间关系进行多尺度分析,是目前较为理想的格局分析方法,但目前应用于分析群落演替过程中种群格局动态和种间关系的研究还较少。

庞泉沟自然保护区主要是为保护国家一级保护动物褐马鸡(*Crossoptilon mantchuricum*)和华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、云杉(包括青杆 *Picea wilsonii* 和白杆 *P. meyeri*)等寒温性针叶林而设立的,属于国家级保护区。该区寒温性针叶林是华北的重要用材林、水源涵养林、景观风景林等,具有较高的利用和保护价值^[6],以华北落叶松和青杆为主,白杆较少,依据优势种可分为华北落叶松单优群落、华北落叶松-青杆共优群落和青杆单优群落^[7]。已有研究结果普遍认为,华北落叶松林属于过渡类型,随着演替的进行会被更稳定的以青杆、白杆为优势种的云杉林所取代,这是演替的自然规律^[8]。优势种及优势种的种间关系对群落的形成、维持和发展有重要意义,研究群落优势种的空间格局有助于理解群落演替的生态过程,以及演替过程的驱动力。本文采用空间代替时间的方法选取代表不同演替阶段的各种典型样地,应用点格局分析研究华北落叶松和青杆在演替过程中的格局动态和种间关系,期望从种群空间格局和种间关系角度,深入认识庞泉沟自然保护区寒温性针叶林演替的生态学过程和规律,为该区次生林改造、植被恢复和生物多样性保护等提供理论

依据。

1 研究区域概况与研究方法

1.1 研究区域概况

庞泉沟自然保护区位于山西省吕梁山脉中段,约北纬 $37^{\circ}45'—37^{\circ}55'$,东经 $111^{\circ}22'—111^{\circ}33'$ 。主峰孝文山海拔 2831 m,属于暖温带半湿润大陆性季风气候,年平均温度 $3—4^{\circ}\text{C}$,年降水量 830.8 mm,无霜期 100—125 d,土壤属于山地土壤类型,从低到高垂直带谱为:山地褐土、山地淋溶褐土、山地棕壤和亚高山草甸土。保护区内自然植被保存良好,有暖温带地区完整的植被垂直带谱,从低到高依次为:落叶阔叶林带(800—1600 m)、针阔叶混交林带(1600—1750 m)、寒温性针叶林带(1750—2600 m)和亚高山灌丛草甸带(2600—2831 m)^[9]。

1.2 调查取样

在对研究区域全面调查的基础上,认为从华北落叶松单优群落起始的寒温性针叶林有两条演替途径:①华北落叶松单优群落稳定发展;②华北落叶松单优群落→华北落叶松-青杆共优群落→青杆单优群落。按各样地所处环境特征尽量相似的原则,采用空间代替时间的方法选取代表不同演替阶段和演替时间互不相同的 4 个典型群落样地进行调查,其中 C1(群落 1)是华北落叶松单优群落,代表两条演替途径共有的起始阶段,因此与上述演替途径对应的演替系列依次为:①华北落叶松单优群落稳定发展 C1→C4(群落 4);②华北落叶松单优群落演替为青杆单优群落 C1→C2(群落 2)→C3(群落 3)。调查样地大小为 50 m×50 m,记录华北落叶松和青杆每个个体的树高、胸径、坐标位置等数量指标,高度在 2.5 m 以下的幼苗或者幼树不计胸径,同时记录样地的海拔、坡向、坡度等环境数据;在每个 50 m×50 m 样地的四角和中心各设置 1 个 10 m×10 m 的样方进行群落学调查,每个 10 m×10 m 样方随机设置两个 5 m×5 m 的灌木样方和 4 个 1 m×1 m 的草本样方,分别记录各个植物种的盖度和高度,乔木还要记录其株数、胸径等数据。

1.3 数据分析

利用华北落叶松和青杆的年龄结构和重要值,分析二者在群落演替系列上种群结构和优势度的变化趋势。个体年龄分别根据张钦弟^[10]建立的该区华北落叶松和青杆胸径与年龄的回归方程来确定,均以每 10 a 为一个龄级,将林木依年龄大小分级,其中高度在 2.5 m 以下的幼苗或者幼树均划分为第 1 龄级,统计各龄级的株数,得到二者的年龄结构。计算重要值使用 10 m×10 m 的样方数据,乔木重要值的计算公式为:

$$\text{重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对显著度} + \text{相对高度}) / 3$$

根据华北落叶松和青杆个体在 50 m×50 m 样地的坐标,采用 Programita 软件(2008 版)中 Ripley's K 函数进行种群空间分布格局和种间关系分析,原理和方法不在赘述,详见参考文献^[5, 11]。分析时取空间尺度 t 的间隔为 0.5 m, t 的最大值是样地边长的一半,即 25 m。用 Monte-Carlo 拟合检验计算上下包迹线,即置信区间,重复进行 99 次,置信水平达 99%。若实际数据计算的函数值 $\hat{H}(t)$ 或 $\hat{H}_{12}(t)$ 值落在包迹线内,则物种随机分布或格局之间相互独立;若在包迹线以上,则呈显著聚集分布或格局间显著正关联;若在包迹线以下,则呈显著均匀分布或格局间显著负关联。

2 结果与分析

2.1 年龄结构和重要值分析

庞泉沟自然保护区 4 个群落中华北落叶松和青杆种群的重要值见表 1,年龄结构见图 1。由表 1 和图 1 可以看出,沿 C1→C2→C3 演替途径,华北落叶松的重要值依次变小,优势龄级逐渐增大,而青杆的重要值表现为依次增大,除第 1 龄级外,优势龄级基本也呈现逐渐增大的趋势;同时对比华北落叶松和青杆的第 1 龄级可以发现,二者在更新能力上有明显差

表 1 4 个群落中华北落叶松和青杆的重要值

Table 1 The importance value of *Larix principis-rupprechtii* and *Picea wilsonii* in 4 communities

群落编号 Community code	重要值 Importance value	
	华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	青杆 <i>Picea wilsonii</i>
C1	0.80	0.19
C2	0.32	0.56
C3	0.15	0.80
C4	0.99	0.01

异,表现为在第1龄级上华北落叶松极其匮乏,而青杆数量丰富。沿 C1→C4 演替途径,华北落叶松重要值增大,优势龄级增大。

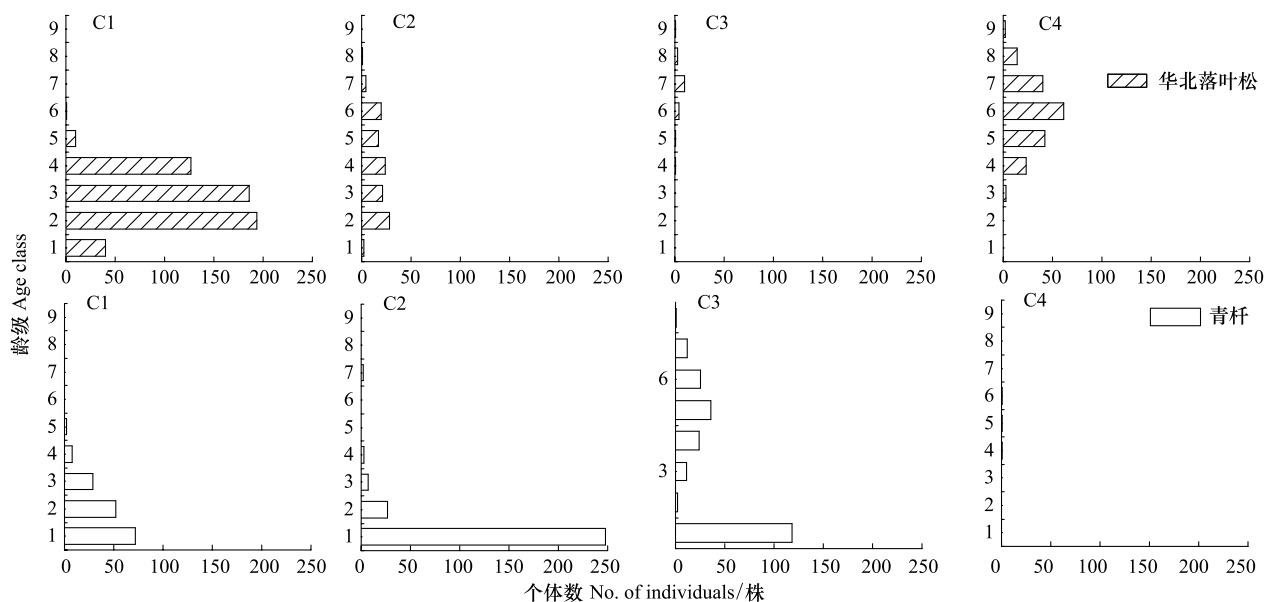


图1 华北落叶松和青杆种群在4个群落中的年龄结构(C1—C4;群落编号)

Fig. 1 Age class structure of *Larix principis-rupprechtii* and *Picea wilsonii* population in 4 communities

2.2 空间分布格局分析

2.2.1 华北落叶松的分布格局分析

庞泉沟自然保护区4个50 m×50 m的寒温性针叶林样地中,华北落叶松的空间分布如图2。由图可以看出,华北落叶松密度在各个演替阶段差异很大,但无论是沿着 C1→C2→C3 的演替路线,还是沿着 C1→C4 的演替路线,其密度都呈下降趋势,其中群落 C3 中仅有零星个体分布。

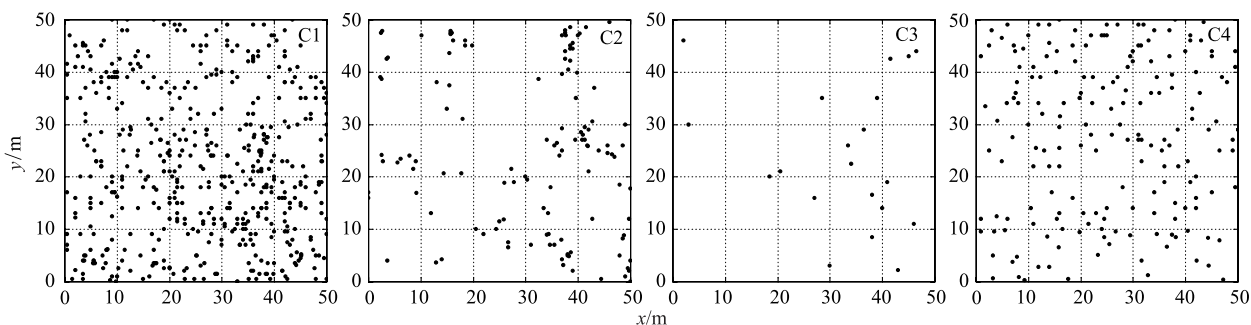


图2 华北落叶松在4个群落中的空间分布

Fig. 2 Spatial distribution of *Larix principis-rupprechtii* in 4 communities

华北落叶松在4个群落中的点格局分析结果见图3。在群落 C1 和 C2 中,华北落叶松种群均在0—15 m 尺度上呈集群分布,大于15 m 尺度则表现为随机分布。群落 C3 中,华北落叶松种群在所有尺度上均呈随机分布。群落 C4 中华北落叶松在0—2.5 m 尺度呈均匀分布,而在大于2.5 m 尺度趋向于随机分布。

从演替系列上看,不管是华北落叶松单优群落演替为青杆单优群落,即 C1→C2→C3,还是华北落叶松稳定发展,即 C1→C4,华北落叶松种群由集群分布趋向于随机分布,但在小尺度上华北落叶松的稳定演替表现为由集群分布趋向于均匀分布。

2.2.2 青杆的分布格局分析

图4是青杆在庞泉沟4个寒温性针叶林群落中的空间分布点图。从群落 C1→C2→C3,青杆密度呈先增

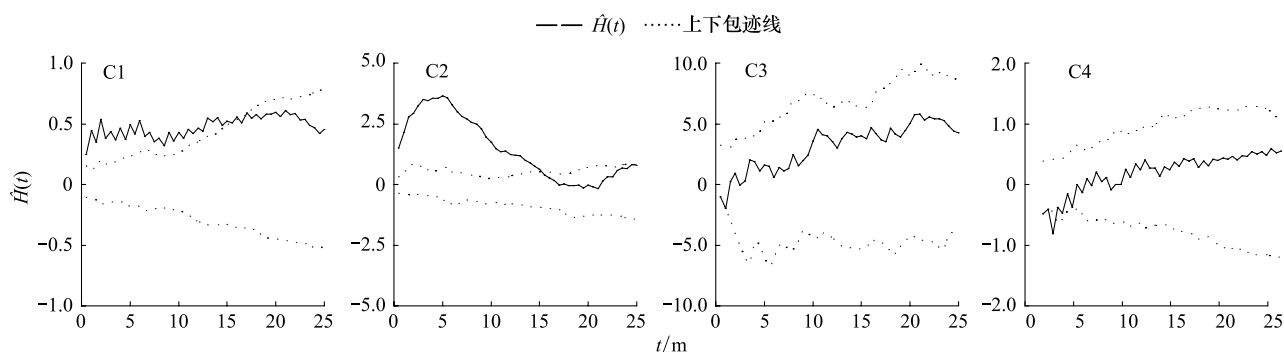


图3 4个群落中华北落叶松的空间分布格局

Fig.3 Spatial patterns of of *Larix principis-rupprechtii* in 4 communities

加再减少的趋势,结合图1可知,这种趋势主要是由于从C1→C2,林下出现了大量的青杆幼树或幼苗,而随后随青杆树龄增大,自疏效应导致密度略微减小。青杆在群落C4中数量极少,在此不做分析。采用点格局方法分别对青杆在群落C1、C2、C3的空间分布进行分析,结果见图5。在群落C1中,青杆种群在0—8 m尺度呈集群分布,而在大于8 m尺度上表现为随机分布。在群落C2中,青杆种群在0—14.5 m尺度表现为集群分布,大于14.5 m尺度为随机分布。青杆在群落C3的0—25 m尺度均呈集群分布。从演替系列可以看出,沿C1→C2→C3方向,青杆种群集群的尺度逐渐增大。

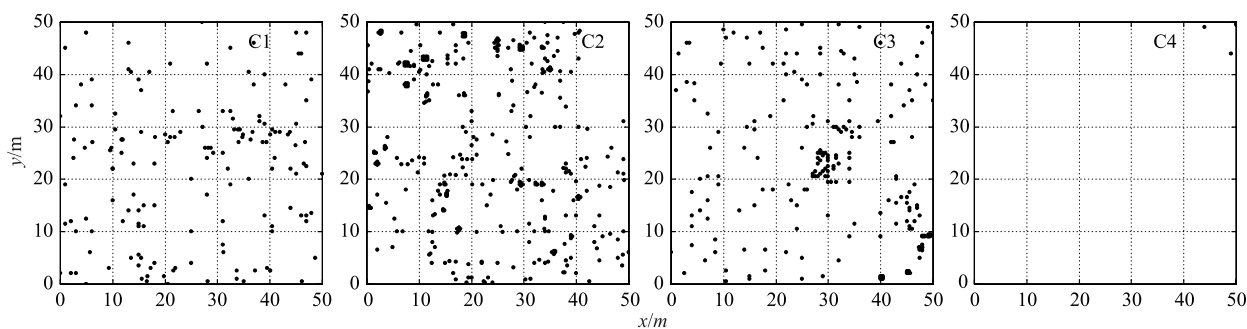


图4 4个群落中青杆的空间分布

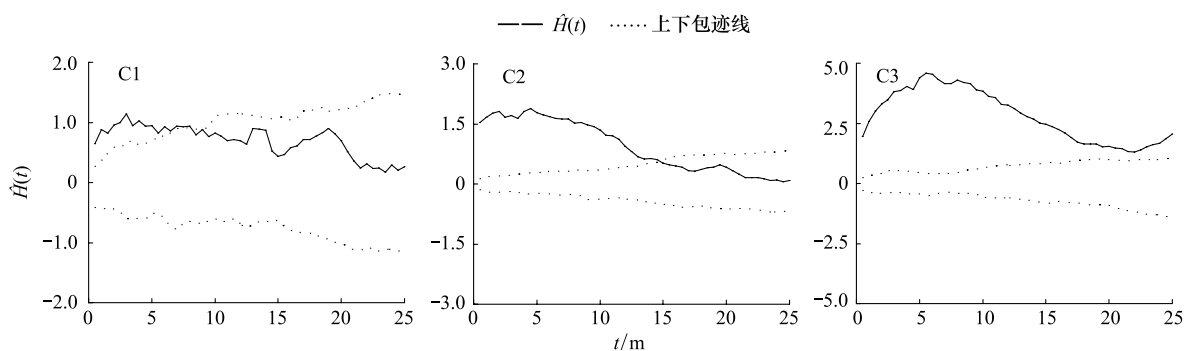
Fig.4 Spatial distribution of of *Picea wilsonii* in 4 communities

图5 3个群落中青杆的空间分布

Fig.5 Spatial patterns of of *Picea wilsonii* in 3 communities

t : 空间尺度 Spatial scale

2.3 种间关系分析

华北落叶松和青杆在庞泉沟寒温性针叶林各群落中的种间关系分析结果见图6,其中群落C4中青杆个

体数极少,故不做分析。群落 C1 中,华北落叶松和青杆的种间关系在 0—25 m 尺度下均表现为无显著相关;群落 C2 中,二者在 0—6.5 m 尺度呈显著正相关,大于 6.5 m 尺度无明显相关。在群落 C3 中,二者在 0—2.5 m 无明显相关,但在大于 2.5 m 尺度呈显著正相关。

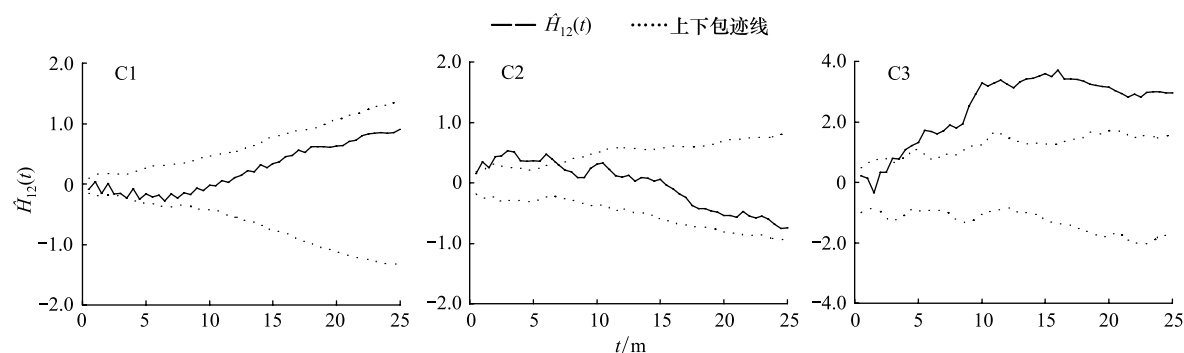


图 6 3 个群落中华北落叶松和青杆的种间关系

Fig. 6 Spatial associations between *Larix principis-rupprechtii* and *Picea wilsonii* in 3 communities

t : 空间尺度 Spatial scale

3 结论与讨论

种群分布格局是物种与环境长期相互作用的结果,它不仅受物种本身的生物学特性和竞争排斥的影响,而且与物种的生境条件包括土壤、地形、地貌、气候等密切相关^[12-13]。从本文以空间代时间构建的庞泉沟寒温性针叶林的演替系列来看,群落 C1 是华北落叶松单优群落,为演替的起始阶段,以幼苗、幼树和小树(3 龄级以下)为主,数量多,密度大,在 15 m 尺度以内均呈集群分布,说明华北落叶松种群形成的斑块直径约在 15 m 左右;青杆是次优势种,主要出现在华北落叶松斑块间隙,因而青杆在小尺度上呈集群分布,在大尺度上由于数量较少,整体呈随机分布。

对于群落 C1,如果不考虑青杆种群的存在,可认为它是群落 C4 演替的起始阶段,整个演替是华北落叶松单优群落稳定发展的过程。从群落 C1→C4,华北落叶松优势龄级逐渐增大,由于起始密度过大,竞争光照、水分等资源导致自疏效应加剧,华北落叶松种群分布格局逐渐转变为随机分布,在小尺度上竞争更为激烈,甚至表现为均匀分布。已有研究表明在单一树种的样地中,随着树龄增大,种内竞争导致了种群的分布格局逐渐趋向于均匀分布,这种集群强度的降低有利于保障存活个体获取足够的环境资源,是种群的一种生存策略或适应机制^[14-18]。

从群落 C1→C2→C3 反映的是华北落叶松单优群落被青杆侵入成功,并逐渐演替为青杆单优群落的过程。在此过程中,由于林下幼苗、幼树的作用,青杆种群由群落 C1 中分布于华北落叶松种群斑块的间隙,发展壮大为群落 C2 中直径约 14.5 m 的斑块,至群落 C3 阶段在所能测定的尺度内均呈显著的集群分布,说明斑块直径已超过 25 m。与此同时,由于青杆种群的侵入和壮大,华北落叶松个体数量减少,它的分布格局由 C1 演替初期的大斑块逐步破碎化为 C2 华北落叶松-青杆共优阶段直径约 15 m 的斑块,至 C3 青杆单优群落阶段,仅剩一些树龄较大的成年华北落叶松呈零散分布,因此群落 C3 其空间格局呈随机分布。这一演替过程其实质是华北落叶松和青杆的个体数量、斑块大小彼消我长的一个竞争过程,演替的结果与二者的竞争能力相关。尽管在研究组成物种的动态时需要同时关注种内和种间竞争,但已有研究表明在多物种共存的群落中,种间竞争是斑块形成的主要因素,通过种间竞争,竞争能力较弱的物种往往分布在竞争能力较强的物种密度较低区域^[19-20]。竞争能力的差异可能由根系类型和深度、植株大小、生长率、高度、截留光的能力或其他特征决定。由于竞争能力是植物的综合能力,它应该由植物的形态、生理及生活史特征共同决定,如在物种丰富的热带雨林,竞争能力强的物种往往具有较大的种子和较高的耐阴性^[21]。对于华北落叶松和青杆而言,竞争能力主要取决于二者的生态习性,华北落叶松属亮针叶林树种,青杆属暗针叶林树种,相较于前者,后者耐阴湿环境,因此青杆种群可以在林下更新、发展壮大,而华北落叶松林下更新困难,龄级较小的也因为居于林冠

层之下而大量死亡,二者在 4 个群落的年龄结构也说明了这一点。

点格局的空间关联分析结果是种群空间关系的表象,正负关联特征可能是物种间相互作用结果,也可能是物种生境趋同或趋异的表现,正相关反映生态需求的相似性^[22]。在演替的起始阶段群落 C1,华北落叶松和青杆的种间关系不明显,至 C2 华北落叶松和青杆共优阶段,二者 0—6.5 m 呈显著正相关,说明二者在小尺度存在着竞争。至 C3 青杆单优群落阶段,青杆竞争获胜,致使小尺度上二者关系不明显,但在大尺度上华北落叶松零散分布于青杆之间,因此大尺度上二者呈显著的正相关。

优势种的空间格局和种间关系对于群落结构的形成和维持具有重要的意义。石晓东等^[7]对该区寒温性针叶林 2 个优势种华北落叶松和青杆在 20 m×20 m 尺度的空间格局进行了研究,发现二者在该尺度均表现为集群分布,且随着立木径级增大集群程度降低。然而空间格局和种间关系不仅有尺度依赖性,而且在演替过程中也可能是变化的,如广东省黑石顶自然保护区森林群落演替过程的马尾松(*Pinus massoniana*)种群空间格局^[23],及广东省黑石顶自然保护区森林次生演替过程优势种的种间关系等^[24]。本文对庞泉沟寒温性针叶林的 2 个优势种的研究,发现华北落叶松和青杆种群格局也会随着演替进行而变化,同时还发现二者作为竞争种,它们的种间关系在这一过程也会发生相应变化。从本文的研究结果看,格局变化的驱动力随着演替路径不同而有所差异。华北落叶松长期稳定在以其为单优势种的群落阶段,随着演替的进行,树龄增加,格局发生变化,驱动力主要是种内竞争。从华北落叶松单优群落演替至青杆单优群落,华北落叶松格局变化的驱动力主要来自于由于青杆侵入扩散而形成的种间竞争,青杆格局变化的驱动力主要是种群拓殖和种内竞争;二者种间关系的变化主要来自于群落剩余资源驱动下的种内种间竞争。

致谢:感谢德国亥姆霍兹环境研究中心 Thorsten Wiegand 博士提供 Programita 软件。

References:

- [1] Jiang H, Zhang Y L, Stritholt J R. Spatial analysis of disturbances and ecosystem succession. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1861-1876.
- [2] Greig-Smith P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Annals of Botany*, 1952, 16(2): 293-316.
- [3] Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [4] Ripley B D. Modelling spatial patterns. *Journal of the royal Statistical Society Series B*, 1977, 39(2): 172-212.
- [5] Zhang J T. Analysis of spatial point pattern for plant species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1998, 22(4): 344-349.
- [6] Zhang Q D, Zhang J T, Suriguga, Zhang B, Cheng J J. Life table and spectral analysis of *Larix principis-rupprechtii* populations in the Pangquangou Nature Reserve. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2010, 16(1): 1-6.
- [7] Shi X D, Han Y Z. Population structure and distribution pattern of cold temperate coniferous forest in the Pangquangou National Nature Reserve. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2008, 26(5): 489-494.
- [8] Editorial Committee of Chinese Vegetation Map, Chinese Academy of Science. Vegetation Map of China and Its Geographic Pattern — Illustration of the Vegetation Map of The People's Republic China(1:1000 000). Beijing: Geology Publishing House, 2007.
- [9] Zhang J T, Yang H X. Application of self-organizing neural networks to classification of plant communities in Pangquangou Nature Reserve, North China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3): 1005-1010.
- [10] Zhang Q D. Quantitative Ecology of *Larix principis-rupprechtii* Forest in the Pangquangou Nature Reserve. Beijing: Beijing Normal University, 2011.
- [11] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [12] Suzán-Azpiri H, Enríquez-Peña G, Malda-Barrera G. Population structure of the Mexican baldcypress (*Taxodium mucronatum* Ten.) in Queretaro, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 2007, 242(2/3): 243-249.
- [13] Cui G F, Xing S H, Zhao B. Study on Plants and Vegetation Protection in Mountainous Areas of Beijing. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008.
- [14] Li L, Chen J H, Ren H B, Mi X C, Yu M J, Yang B. Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *Schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(3): 241-252.
- [15] Hubbell S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 2006, 87(6): 1387-1398.
- [16] Nanami S, Kawaguchi H, Yamakura T. Spatial pattern formation and relative importance of intra- and interspecific competition in codominant tree

- species, *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculata*. *Ecological Research*, 2011, 26(1): 37-46.
- [17] Kenkel N C. Pattern of self-thinning in Jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 1988, 69(4): 1017-1024.
- [18] Kenkel N C, Hendrie M L, Bella I E. A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(2): 241-254.
- [19] Frelich L E, Sugita S, Reich P B, Davis M B, Friedman S K. Neighbourhood effects in forests: implications for within-stand patch structure. *Journal of Ecology*, 1998, 86(1): 149-161.
- [20] Bockelmann A C, Neuhaus R. Competitive exclusion of *Elymus athericus* from a high-stress habitat in a European salt marsh. *Journal of Ecology*, 1999, 87(3): 503-513.
- [21] Hart T B, Hart J A, Murphy P G. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *The American Naturalist*, 1989, 133(5): 613-633.
- [22] Liu T, Zhao X J, Cui Y H, Liu L C, Jia Y M, Luo L, Wei P, Zhang Y K. Spatial associations and patterns of *Arabidopsis thaliana* and its adjacent species in the middle part of northern Tianshan Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1842-1849.
- [23] Wang B Y, Yu S X, Wang Y F. Fractal analysis of the dynamics of population patterns during vegetation succession. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(6): 924-930.
- [24] Zhou X Y, Wang B S, Li M G, Zan Q J. An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(3): 332-339.

参考文献:

- [1] 江洪, 张艳丽, Stritholt J R. 干扰与生态系统演替的空间分析. *生态学报*, 2003, 23(9): 1861-1876.
- [5] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. *植物生态学报*, 1998, 22(4): 344-349.
- [6] 张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 张斌, 程佳佳. 庞泉沟自然保护区华北落叶松种群生命表与谱分析. *应用与环境生物学报*, 2010, 16(1): 1-6.
- [7] 石晓东, 韩有志. 庞泉沟自然保护区寒温带针叶林的种群结构与分布格局. *武汉植物学研究*, 2008, 26(5): 489-494.
- [8] 中国科学院中国植被图编辑委员会. 中国植被及其地理格局——中华人民共和国植被图(1:100万)说明书. 北京: 地质出版社, 2007.
- [9] 张金屯, 杨洪晓. 自组织特征人工神经网络在庞泉沟自然保护区植物群落分类中的应用. *生态学报*, 2007, 27(3): 1005-1010.
- [10] 张钦弟. 庞泉沟自然保护区华北落叶松林的数量生态学研究. 北京: 北京师范大学, 2011.
- [13] 崔国发, 邢韶华, 赵勃. 北京山地植物和植被保护研究. 北京: 中国林业出版社, 2008.
- [14] 李立, 陈建华, 任海保, 米湘成, 于明坚, 杨波. 古田山常绿阔叶林优势树种甜槠和木荷的空间格局分析. *植物生态学报*, 2010, 34(3): 241-252.
- [22] 刘彤, 赵新俊, 崔运河, 刘龙昌, 贾亚敏, 骆郴, 魏鹏, 张元杭. 天山北麓中段拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)与相邻物种的分布格局及相互关系. *生态学报*, 2008, 28(4): 1842-1849.
- [23] 王本洋, 余世孝, 王永繁. 植被演替过程中种群格局动态的分形分析. *植物生态学报*, 2006, 30(6): 924-930.
- [24] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 咎启杰. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 332-339.

CONTENTS

Hyperspectral characteristics of typical subtropical trees at different levels of simulated acid rain	SHI Qilong, JIANG Hong, CHEN Jian, et al (5621)
Wind fields and the development of wind corridors in the urban metropolis of the Pearl River Delta	SUN Wu, WANG Yiming, WANG Yuelei, et al (5630)
Dynamics of canopy structure and understory light in montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in North Guangdong	OU Yudian, SU Zhiyao (5637)
The influence of 4 species of preys on the development and fecundity of <i>Orius similis</i> Zheng	ZHANG Changrong, ZHI Junrui, MO Lifeng (5646)
Woody seedling regeneration in secondary succession of monsoon broad-leaved evergreen forest in Puer, Yunnan, Southwest China	LI Shuaifeng, LIU Wande, SU Jianrong, et al (5653)
Scale-dependent spatial variation of species abundance and richness in two mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China	ZHANG Zhonghua, HU Gang, ZHU Jiedong, et al (5663)
The spatial heterogeneity of soil nutrients in a mid-subtropical <i>Castanopsis kawakamii</i> natural forest	SU Songjin, LIU Jinfu, HE Zhongsheng, et al (5673)
Effects of <i>Vetiveria zizanioides</i> L. growth on chemical and biological properties of copper mine tailing wastelands	XU Decong, ZHAN Jing, CHEN Zheng, et al (5683)
Effects of different irrigation regimes on characteristics of transpiring water-consumption of three desert species	SHAN Lishan, LI Yi, ZHANG Ximing, et al (5692)
The response of euhalophyte <i>Salicornia europaea</i> L. to different nitrogen forms	NIE Lingling, FENG Juanjuan, LÜ Sulian, et al (5703)
Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangquangou Nature Reserve	ZHANG Qindi, BI Runcheng, ZHANG Jintun, et al (5713)
Effects of AM fungi on the growth and nutrients of <i>Salvia miltiorrhiza</i> Bge. under different soil water and fertilizer conditions	HE Xueli, MA Li, MENG Jingjing, et al (5721)
The dynamics of soil respiration in a winter wheat field with plastic mulched-ridges and unmulched furrows	SHANGGUAN Yuxian, SHI Ripeng, HAN Kun, et al (5729)
Cattle dung composted by different methods had different effects on the growth and quality of soybean	GUO Liyue, LIU XueMei, ZHAN Lijie, et al (5738)
Nitrogen budget modelling at the headwaters of Urumqi River Based on the atmospheric deposition and runoff	WANG Shengjie, ZHANG Mingjun, WANG Feiteng, et al (5747)
Evaluating the ecosystem sustainability of circular agriculture based on the energy theory: a case study of the Xingyuan circular agriculture demonstration site in Fuqing City, Fujian	ZHONG Zhenmei, WENG Boqi, HUANG Qinlou, et al (5755)
Effects of cold exposure and recovery on viability and energy consumption in the sub-adult female giant spiny frogs (<i>Paa spinosa</i>)	LING Yun, SHAO Chen, XIE Zhigang, et al (5763)
A comparison of night-interruption on diapause-averting among two populations of the cotton bollworm, <i>Helicoverpa armigera</i>	CHEN Yuansheng, TU Xiaoyun, CHEN Chao, et al (5770)
Effects of soil erosion control measures on soil organic carbon and total nitrogen in a small watershed	ZHANG Yanjun, GUO Shengli, NAN Yafang, et al (5777)
Comparative analysis of Lugu Lake watershed ecosystem function under different management authorities	DONG Rencai, GOU Yaqing, LI Siyuan, et al (5786)
Relationship between fish community diversity and environmental factors in the Lianjiang River, Guangdong, China	LI Jie, LI Xinhui, JIA Xiaoping, et al (5795)
Effect of dissolved oxygen level on metabolic mode in juvenile crucian carp	ZHANG Wei, CAO Zhendong, FU Shijian (5806)
Community composition of net-phytoplankton and its relationship with the environmental factors at artificial reef area in Xiangshan Bay	JIANG Zhibing, CHEN Quanzhen, SHOU Lu, et al (5813)
Emergency appraisal on the loss of ecosystem service caused by marine reclamation: a case study in the Taozi Bay	LI Ruiqian, MENG Fanping (5825)
Assessing the visual quality of urban waterfront landscapes: the case of Hefei, China	YAO Yumin, ZHU Xiaodong, XU Yingbi, et al (5836)
Review and Monograph	
Advances in ecological genomics	SHI Yongbin, LI Junmin, JIN Zexin (5846)
Advances in studies of ecological effects of ocean acidification	WANG Siru, YIN Kedong, CAI Weijun, et al (5859)
Advances in feeding ecology of <i>Acartia</i>	HU Simin, LIU Sheng, LI Tao, et al (5870)
Research progress on ammonia-oxidizing microorganisms in estuarine ecosystem	ZHANG Qiufang, XU Jirong, SU Jianqiang, et al (5878)
Recent progress in research on neutrophilic, microaerophilic iron(II)-oxidizing bacteria	LIN Chaofeng, GONG Jun (5889)
A comparison study on primary production in typical low-latitude seas (South China Sea and Bay of Bengal)	LIU Huaxue, SONG Xingyu, HUANG Honghui, et al (5900)
Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors	ZHANG Yanmin, ZHOU Guangsheng (5907)
10-years of bird habitat selection studies in mainland China: a review	JIANG Aiwu, ZHOU Fang, QIN Yue, et al (5918)
Scientific Note	
The effects of incubation temperature on embryonic metabolism and hatchling behavior in the Red-banded Snake, <i>Dinodon rufonotatum</i>	SUN Wenjia, YU Xiao, CAO Mengjie, et al (5924)
Sensitivity analysis and dynamics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and related parameters in red-yellow soil of tea garden with different fertilization practices	WANG Limin, QIU Shanlian, LIN Xinjian, et al (5930)
Effect of fertilizers on Cd uptake of two edible amaranthus herbs	LI Ningyu, LI Zhian, ZHUANG Ping, et al (5937)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 18 期 (2012 年 9 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 18 (September, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1000717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元