

DOI: 10.5846/stxb201406051159

黄小波, 李帅锋, 苏建荣, 苏磊. 择伐对思茅松自然种群结构和空间分布格局的影响. 生态学报, 2015, 35(24): - .

Huang X B, Li S F, Su J R, Su L. Influences of selective cutting on the structure and spatial distribution patterns of a natural population of *Pinus kesiya* var. *langbianensis*. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(24): - .

择伐对思茅松自然种群结构和空间分布格局的影响

黄小波^{1,2}, 李帅锋^{1,2}, 苏建荣^{1,2,*}, 苏 磊³

1 中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 昆明 650224

2 国家林业局普洱森林生态系统定位研究站, 昆明 650224

3 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要:思茅松是云南省重要的材脂兼用树种,而择伐是思茅松天然林管理的有效手段,也是获取木材的重要途径。本文基于对云南省景谷县思茅松天然林的样地调查数据,采用种群径级结构代替年龄结构、Ripley 的 L 函数点格局等方法,对思茅松天然林在不同强度择伐 10 年后的种群结构和空间分布格局及其不同发育阶段在不同尺度下的相互关系进行了系统研究和分析。结果表明:择伐 10 年后 3 种类型的思茅松自然种群的胸径、树高之间呈显著的正相关且可用幂指数模拟预测模型。未择伐的思茅松种群呈衰退型,轻度择伐(12.9%)后种群呈稳定型,中度择伐(29.3%)后的种群属增长型,适当的中度择伐有利于自然种群的更新;未择伐与中度择伐后的思茅松种群分布格局整体呈随机型,但后者较前者更趋向于均匀分布,轻度择伐后的思茅松种群分布格局随着尺度的增加由随机转向聚集分布。择伐对不同径级思茅松天然林种群空间分布格局有重要影响,未择伐的思茅松自然种群随着发育阶段的发展,多数尺度上由随机分布逐渐转变为聚集分布,至大树则又以随机分布为主;轻度择伐和中度择伐的思茅松自然种群则随着发育阶段的发展而由完全的随机分布逐渐转变为聚集分布,中度择伐的聚集分布则更为明显。思茅松不同发育阶段间在所有尺度上基本都呈显著正相关,表明思茅松种群种内竞争弱,有利于种群的维持。

关键词:思茅松;胸径-树高模型;种群结构;择伐强度;点格局分析;空间关联性

Influences of selective cutting on the structure and spatial distribution patterns of a natural population of *Pinus kesiya* var. *langbianensis*

HUANG Xiaobo^{1,2}, LI Shuaifeng^{1,2}, SU Jianrong^{1,2,*}, SU Lei³

1 Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China

2 The Pu'er Forest Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Kunming 650224, China

3 State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract: *Pinus kesiya* var. *langbianensis* is an important source of timber and resin production in Yunnan Province, China. In forest management, selective cutting is an effective means of *P. kesiya* forest management, and is also the primary way to obtain timber. This study is based on data from sampling plots of a *P. kesiya* natural forest in Jinggu County, Yunnan Province. The method of substituting space for time using the L function (based on the derivatives of Ripley's K function) was used to analyze the influence of 10 years of different selective cutting intensities on the structure and spatial distribution patterns of a *P. kesiya* natural forest population. This study also investigated the relationship between *P. kesiya*'s development stages and spatial scales. The results showed a significantly positive correlation between DBH and tree height after 10 years of selective cutting, and are used as a power model to simulate a prediction model. The *P. kesiya* population

基金项目:云南省科技计划项目(2013RA004);中国林科院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目(riricaf2012001Z);林业公益性行业科研专项项目(201404211)

收稿日期:2014-06-05; **网络出版日期:**2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jianrongsu@vip.sina.com

without selective cutting showed a declining population type. The population under low intensity selective cutting (12.9%) showed a stable type, and the diameter-class structure of the population under medium intensity selective cutting (29.3%) presented an invert “J” shape, was an expanded type, and had more individuals with the small diameter class. This indicates that medium intensity selective cutting is useful for promoting regeneration. Both *P. kesiya* populations without selective cutting and with selective cutting under medium intensity were randomly distributed, but the latter tended to be more regularly distributed than the former. The spatial pattern of low intensity cutting changed from random to aggregated with the increase of scale. Selective cutting intensities changed the spatial distribution patterns of different DBH classes, and also influenced the overall distribution patterns of *P. kesiya*. With the progression of developmental stages, the distribution of trees under no selective cutting changed from random to aggregate. For large trees, the distribution pattern was most often random; the distribution patterns under low and medium intensity cutting changed from completely random to aggregated with the development, and an aggregated distribution at medium intensity selective cutting is more apparent than low intensity selective cutting. The different growth stages of *P. kesiya* populations were significantly positively correlated at all scales. Intraspecific competition was weak, which had the advantage of population maintenance. Low and medium intensity selective cutting may enhance the stability of the forest community spatial structure. Medium selective cutting is more effective at forest structure maintenance than low selective cutting. Our results have important theoretical and practical implications for establishing a development plan for the sustainable management of *P. kesiya* forests.

Key Words: *Pinus kesiya* var. *langbianensis*; DBH-Height equation; population structure; selective cutting intensity; point pattern analysis; spatial association

种群结构和空间格局分析是了解种群的生物学特性、环境因子相互作用的基本规律及其与空间分布相联系的生态过程的基础^[1],对揭示群落结构的形成、动态变化和维持机制有重要意义^[2]。种群年龄结构是种群内不同年龄个体数量的分布情况,既反映了不同龄级个体的组配情况,也反映了种群的动态变化和发展趋势^[3]。种群空间分布格局是森林群落结构的重要特征和生态学中研究的热点^[4]。植物种群的分布格局与尺度有很大的关系^[5-6];此外还受种群分布区生境异质性和种子扩散限制等的影响^[7]。

Ripley 提出的点格局分析^[8]因克服了传统格局分析方法上种群的分布类型和空间尺度的关系都得不到全面反映的缺点而被广泛应用。目前,国外在这方面的研究多集中在热带雨林^[9-11]。20 世纪 90 年代张金屯教授将点格局分析方法引入我国,近年围绕甘肃大野口青海云杉种群^[12]、古田山常绿阔叶林优势树种^[13]、小兴安岭阔叶红松林^[14]、长白山阔叶红松林^[15]、滇西北云南红豆杉种群^[16]等物种的分布格局及空间关联性的研究,很好地探究了多尺度上植物种群的生态学特性及过程。择伐是森林中常见的干扰因素,择伐对种群分布格局影响的研究日益受到重视^[17-19],一些学者认为适度的择伐可加快林分生长^[20],改变林分空间分布格局^[21];胡云云等^[18]和沈林等^[22]的研究指出,轻度择伐更加有利于林分空间结构的优化,而陈辉荣等^[23]的研究则表明,轻度和中度择伐后林分空间结构趋于优化。

思茅松(*Pinus kesiya* var. *langbianensis*)是以三针一束为主的松树,主要分布于云南省西南部哀牢山西坡以西的亚热带南部,在西藏东南部低海拔地区也有零星分布^[24]。是我国亚热带西南部山地的代表种^[25]。思茅松具有生长迅速、材质优良、松脂产量高等特点,是云南省重要的材脂兼用树种和主要造林树种,据云南省 2007 年森林资源连续清查结果显示,思茅松林面积占云南省总林地面积的 3.71%^[24],具有重要的经济价值、森林生态服务功能和碳汇效益^[26-27]。目前,针对思茅松的研究,主要涉及思茅松天然林群落生态学^[28]、光合生理生态^[29]、化学成分分析^[30]、种质资源^[31]等方面,还未见关于思茅松天然林种群空间分布格局的报道。目前,择伐是思茅松林区的主要采伐方式,本文利用点格局法分析了自然状态下的思茅松种群以及不同强度择伐 10 年后思茅松种群结构、空间分布格局及其空间关联性,找出其内在的空间分布规律及产生的原因,以为以后的思茅松天然林保护与合理利用提供理论依据。

1 研究地概况

研究地选择云南省西南部景谷县境内,景谷县位于滇中高原南缘,澜沧江以东,北回归线横穿县境中部,地理位置为 N22°49′—N23°52′,E100°02′—101°07′,海拔 600 m—2920 m。境内地形分割破碎起伏较大,山高坡陡,为典型的中心切割窄谷地形。地带性气候属南亚热带季风气候,四季不分明,干湿季分明,日温差较大,当地年平均气温 20.1 ℃,≥10 ℃年活动积温 7360.9 ℃。极端最高气温 38.6 ℃,极端最低气温为 0.2 ℃,年均降水量 1026 mm—1402 mm,年均蒸发量 1601 mm—2022 mm,无霜期 353 d。地带性土壤以红棕壤为主,呈明显的垂直分布。

该区域的自然植被主要为思茅松天然林,同时季风常绿阔叶林也有少量分布。思茅松天然林的群落结构分乔木、灌木、草本三层。乔木层主要分两层,乔木上层主要以思茅松为主,其它物种数量较少,明显区别于乔木下层;乔木下层主要组成物种有高山栲(*Castanopsis delavayi*)、华南石栎(*Lithocarpus fenestratus*)、小果栲(*C. fleuryi*)、红木荷(*Schima wallichii*)、黄毛青冈(*Cyclobalanopsis delavayi*)、滇青冈(*C. glaucooides*)、毛叶青冈(*C. kerrii*)和槲栎(*Quercus aliena*)等。灌木层常见种类有母猪果(*Helicia nilagirica*)、臭荚蒾(*Viburnum foetidum*)、余甘子(*Phyllanthus emblica*)、米饭花(*Lyonia ovalifolia*)、大叶算盘子(*Glochidion lanceolarium*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、野漆(*Toxicodendron succedaneum*)、黑面神(*Breynia fruticosa*)、多花野牡丹(*Melastoma polyanthum*)、艾胶算盘子(*G. lanceolarium*)、伞形紫金牛(*Ardisia corymbifera*)、大叶千斤拔(*Flemingia macrophylla*)等。草本层常见种类有三点金(*Desmodium triflorum*)、长尖莎草(*Cyperus cuspidatus*)、斑茅(*Saccharum arundinaceum*)、无芒竹叶草(*Oplismenus compositus*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)和拟鳞毛蕨(*Kuniwatsukia cuspidata*)等物种。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

2003 年 6 月在全面勘查的基础上,在景谷县思茅松自然种群分布的集中区域,选择立地条件和群落结构基本一致的地段,设置 60 m×45 m 的样地 3 块。样地 1 为未择伐标准样地,作为对照,样地 2 伐前总株数为 85 株,择伐株数为 11 株,择伐强度为 12.9%,样地 3 伐前总株数为 92 株,择伐株数为 27 株,择伐强度为 29.3%。参照郑丽凤等^[32]的研究,将样地 2 和样地 3 的择伐强度定义为轻度和中度。出于短期经济效益的考虑,当地林场采取“砍大留小,伐优留劣”的方式进行择伐,伐后天然更新。2013 年 6 月,采用“相邻格子法”进行每木调查,以 5 m×5 m 的小样方为基本单元,记录样方内全部思茅松的胸径、树高及空间坐标,并测定样地的经纬度、海拔等立地因子。表 1 为择伐 10 年后样地基本情况介绍。

表 1 择伐 10 年后研究样地基本概况

Table 1 General status of study sites in different selective cutting after ten years								
择伐类型 Selective types	纬度 Latitude/ (°)	经度 Longitude/ (°)	海拔 Altitude/ m	坡度 Slope/ (°)	坡向 Aspect	坡位 Slope position	平均胸径 Mean DBH/cm	平均树高 Mean height/m
未择伐 No cutting	23°29′35.5″	100°32′48.9″	1656	15	东北	中上	27.18	19.65
轻度择伐 Low intensity	23°29′42.6″	100°32′41.7″	1708	14	北	中上	16.57	14.89
中度择伐 Medium intensity	23°29′15.1″	100°32′26.1″	1628	14	北	中上	19.47	15.05

2.2 胸径-树高模型

在林业调查中,胸径、树高是重要的测量因子,常用来计算树干材积、立地质量评价和在生长与收获模

型中的应用等^[33],本文利用树高、胸径调查数据建立思茅松的胸径-树高预测模型,模型建立使用 SPSS 软件 17.0 软件。

2.3 种群结构划分

在相同的环境条件下,同一树种的径级和龄级对环境的反应规律具有一致性^[34],故本文采用径级代替龄级的方法进行年龄结构的分析。根据云南思茅松生活史,按高度(H)和胸径(DBH)大小,将云南思茅松划分为 5 个不同生长阶段,即 I:幼苗, $H < 1.3$ m; II:小树, $2.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 7.5 \text{ cm}$; III:中树, $7.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 22.5 \text{ cm}$; IV:大树, $22.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 47.5 \text{ cm}$; V:老树, $47.5 \text{ cm} \leq \text{DBH}$,在此基础上进行空间分布格局分析。

思茅松的径级结构通过径级大小分为 11 级,将 $\text{DBH} < 2.5 \text{ cm}$ 作为 I 级,以 5 cm 作为级距进行等级划分, $47.5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 52.5 \text{ cm}$ 为 XI 级。

思茅松的高度级结构分为 7 级, $H < 1.3 \text{ m}$ 为 I 级,II 级 $1.3 \text{ m} - 5 \text{ m}$,5 m 以上每隔 5 m 为一个高度级, $\geq 25 \text{ m}$ 为 VII 级。统计以上各径级和高度级的个体数,绘制种群结构图。

2.4 点格局分析

本文采用 Ripley 的 L 函数进行空间点格局分析。Ripley 的 L 函数是由 Ripley 的 K 函数发展而来。Ripley 的 K 函数是以植物个体坐标为基础分析种群空间格局的工具,该分析方法可分析不同尺度下种群分布格局和各龄级个体的空间关联,是目前广泛使用的分析种群空间分布格局的重要方法^[35]。用 Monte-Carlo 拟合检验计算上下包迹线,即置信区间,并以空间尺度 r 为横坐标,上下包迹线为纵坐标作图。单变量分析中,种群实际分布数据计算所得的不同尺度下的函数值在包迹线内,则符合随机分布;若在包迹线上,则为集群分布;若在包迹线下,则为均匀分布。在双变量分析中,种群实际分布数据计算得到的不同尺度下的函数值高于上包迹线说明两类格局为显著正相关,在上下包迹线之间为无关联,低于下包迹线则为显著负相关。

点格局和不同龄级间空间关联分析通过生态学 ADE-4 完成,采用的空间尺度为样地最短边长的一半即 22.5 m,步长取 1.0 m, Monte-Carlo 随机模拟的数目为 1000 次,得到由上下包迹线围成的 99% 置信区间^[16]。

3 结果与分析

3.1 思茅松胸径-树高模型

未择伐的思茅松自然种群和不同强度择伐 10 年后思茅松胸径-树高模型如图 1 所示,从图中可以看出,未择伐和不同择伐强度的思茅松胸径树高均有显著关系,呈幂函数关系。分析胸径-树高关系可为今后的思茅松胸径分布的预测提供理论依据。

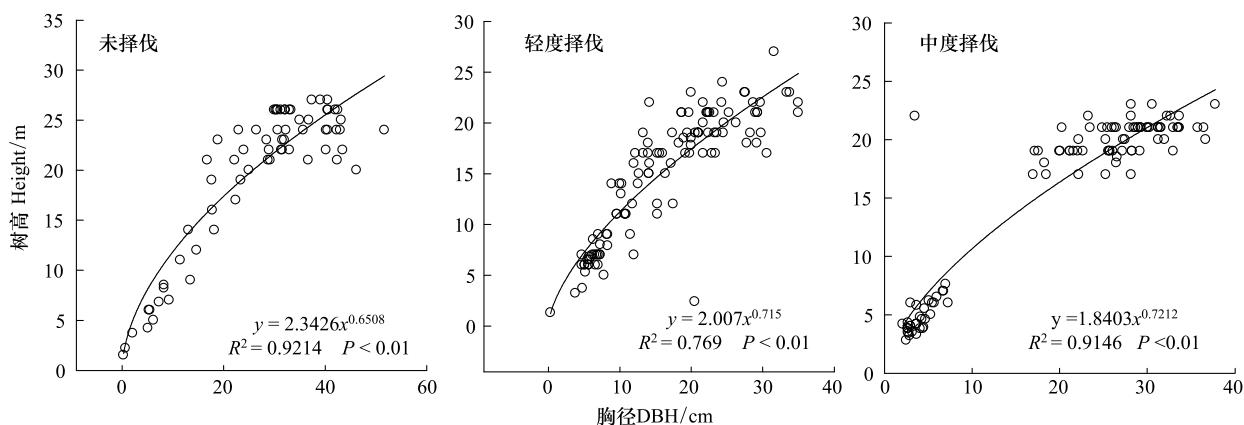


图 1 思茅松胸径-树高关系

Fig. 1 Relationships between DBH and tree height of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* population

A, 未择伐。B, 轻度择伐。C, 中度择伐。下同

3.2 种群结构

思茅松不同类型种群的径级结构如图 2 所示。不同类型的思茅松种群径级分布存在明显差异。未择伐的思茅松自然种群径级结构的最高峰出现在Ⅶ级(大树)(图 2A),另一高峰出现在Ⅰ级(幼苗),Ⅶ—Ⅺ(大树及老树)的个体数为 41 株,占整个种群的 53.2%,即使林下具有一定的幼苗更新,但整个未择伐思茅松种群呈衰退趋势。轻度择伐的思茅松自然种群的径级结构呈纺锤型,说明轻度择伐后思茅松种群属于稳定型结构。中度择伐的思茅松种群Ⅰ级幼苗约占整个种群的 85.3%,虽然缺失Ⅲ、Ⅹ、Ⅺ级,但种群呈倒“J”型(图 2C),中度择伐种群属增长型种群,林下存在着丰富的幼苗和幼树,种群更新良好,但缺乏中等径级的个体。

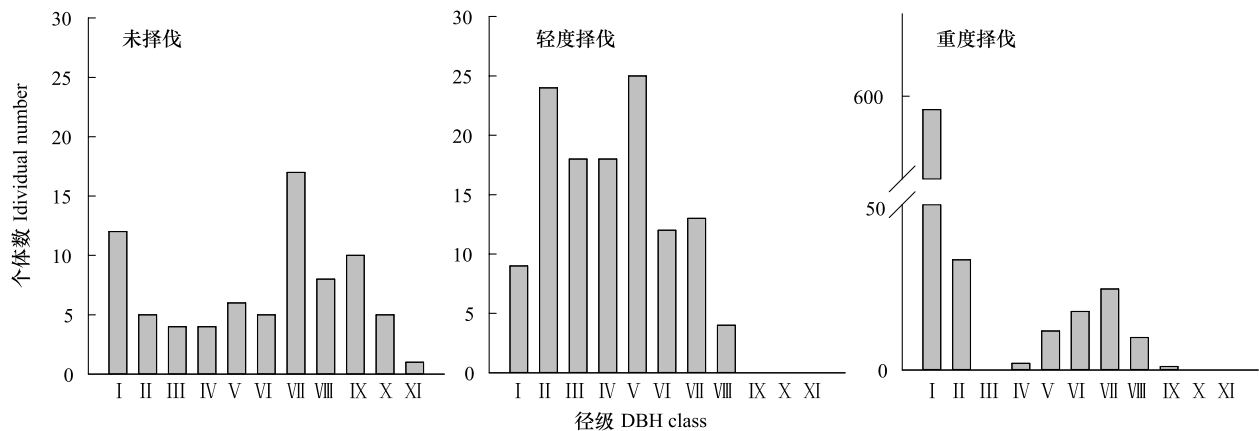


图 2 思茅松种群的径级结构

Fig. 2 DBH class structure of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* population

I, DBH<2.5 cm; II: 2.5 cm≤DBH<7.5 cm; III: 7.5 cm≤DBH<12.5 cm; IV: 12.5 cm≤DBH<17.5 cm; V: 17.5 cm≤DBH<22.5 cm; VI: 22.5 cm≤DBH<27.5 cm; VII: 27.5 cm≤DBH<32.5 cm; VIII: 32.5 cm≤DBH<37.5 cm; IX: 37.5 cm≤DBH<42.5 cm; X: 42.5 cm≤DBH<47.5 cm; XI: 47.5 cm≤DBH<52.5 cm

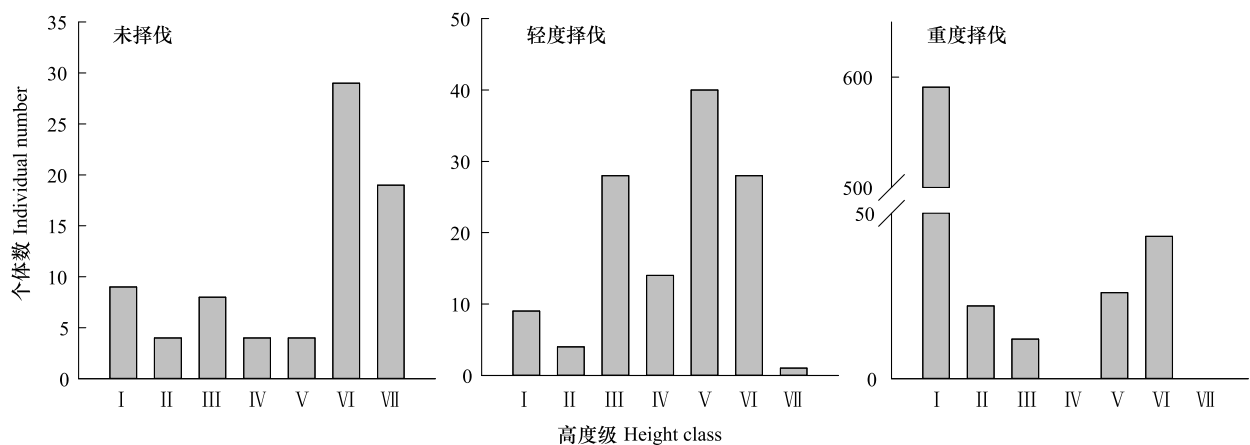


图 3 思茅松种群高度级结构

Fig. 3 Height class structure of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* population

I, H<1.3 m; II: 1.3 m≤H<5 m; III: 5 m≤H<10 m; IV: 10 m≤H<15 m; V: 15 m≤H<20 m; VI: 20 m≤H<25 m; VII: 25 m≤H

思茅松种群的个体数随高度级的分布如图 3 所示,高度级结构可作为龄级估测很好的一个参数,未择伐思茅松种群个体数大部分集中在Ⅵ和Ⅶ级,总数为 48 株,约占总个体的 62.34%,幼苗和较小的思茅松个体数量严重不足,影响思茅松种群的更新。轻度择伐后,思茅松个体数多集中在中等高度级上,呈现稳定的发展态势。中度择伐后,Ⅰ级个体最多,为 591 株,占总数的 85.3%,虽有高度级的缺失,但种群更新能力强,有利于种群发展。

3.3 思茅松自然种群的空间分布格局

三个思茅松种群个体分布如图 4 所示,它直观地表现出了云南思茅松在样地内的空间分布状态。未择伐、轻度择伐和重度择伐的思茅松个体分别有 77 株、123 株、693 株。其中未择伐的思茅松种群中有老树 1 株,大树 45 株,中树 14 株,小树 5 株,幼苗 12 株。轻度择伐强度的思茅松种群有大树 29 株,中树 61 株,小树 24 株,幼苗 9 株。中度择伐强度的思茅松种群中有大树 54 株,中树 14 株,小树 34 株,幼苗 591 株。总体来看,随着择伐强度的增加,思茅松的种群数量越来越高,且中度择伐影响的最高。

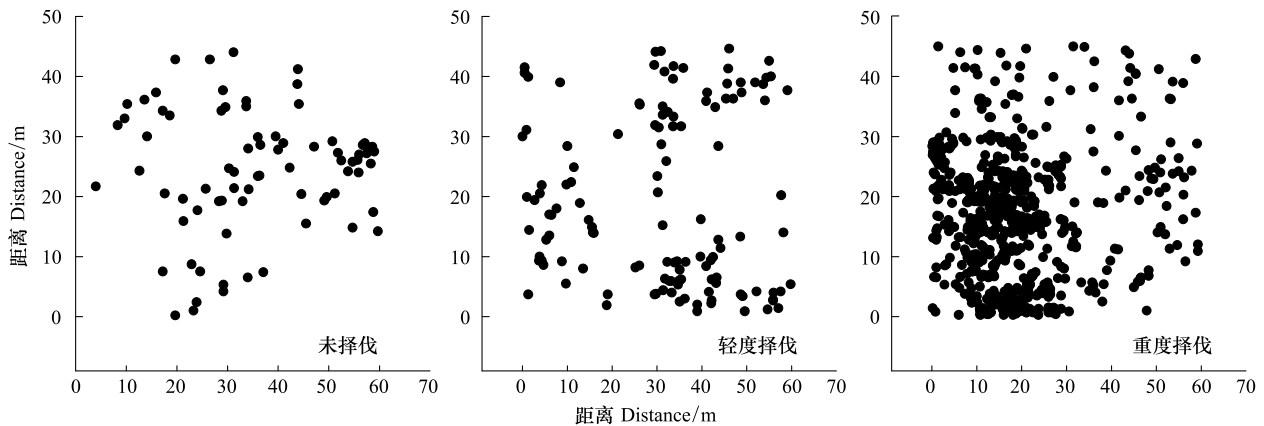


图 4 不同类型思茅松种群的个体分布位点图

Fig. 4 Mapped points pattern of different *Pinus kesiya* var. *langbianensis* population

三个不同类型的思茅松种群的点格局分析结果见图 5,未择伐(图 5A)和重度择伐(图 5C)的思茅松种群的全部个体在所研究的空间尺度(0—22.5 m)范围内,分布格局呈随机分布,且中度择伐的思茅松自然种群在所有尺度上比未择伐更倾向于均匀分布。而轻度择伐种群在 0—16 m 尺度上呈随机分布(图 5B),随后转向集群分布,且聚集度有缓慢增长趋势。

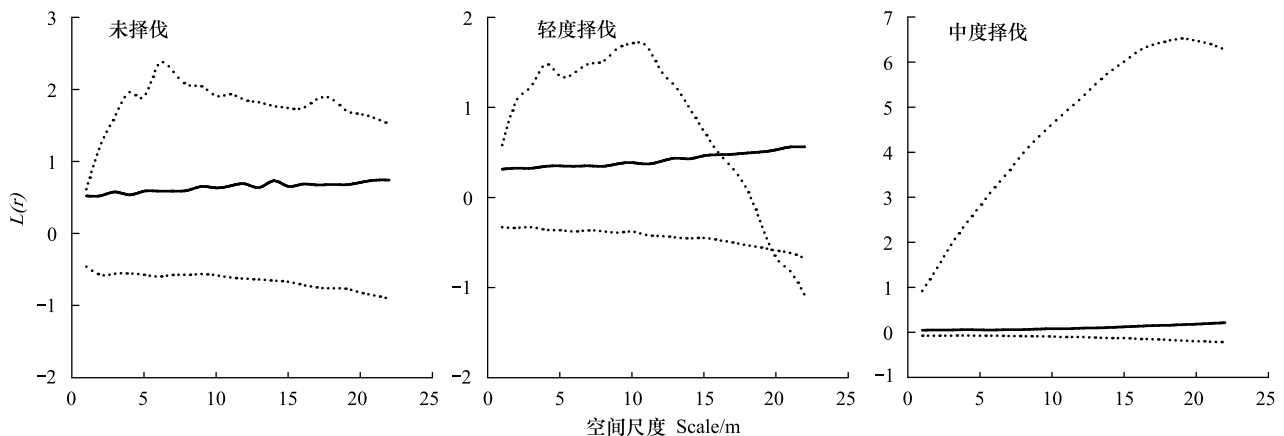


图 5 思茅松种群的空间分布格局

Fig. 5 Spatial patterns of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* populations

$L(r)$ 表示 Ripley's K 函数值;图中实线为 $L(r)$ 值,表示实际数据计算所得的值;虚线为包迹线,表示所模拟的 99% 置信区间。下同

3.4 思茅松自然种群各生长阶段空间分布

树种在不同发育阶段会表现不同的空间分布格局,这与森林群落的自然稀疏过程、干扰格局以及环境的变化有着密切的关系^[2]。不同类型的思茅松种群不同发育阶段个体的空间分布格局及其与尺度的关系如图 6 所示,未择伐的思茅松自然种群大树和小树在小尺度上呈集群分布,随着尺度的增加则呈现随机分布,不同的是中树在 13 m—22.5 m 的尺度上又表现为集群分布,小树在 0 m—5 m 的尺度上呈随机分布,在 >5 m 的尺

度上呈集群分布,幼苗在 0—20 m 的尺度呈随机分布,在 >20 m 尺度上表现为集群分布;轻度择伐和中度择伐的思茅松自然种群在大部分尺度上随着发育阶段的增加由随机分布向聚集分布转换,轻度择伐的思茅松自然种群的幼苗在所有尺度上呈随机分布,小树在小尺度上(0—2 m)呈聚集分布,2 m—15 m 尺度上呈随机分布,到 15 m—22.5 m 尺度上呈集群分布,中树在 0—19 m 尺度上呈随机分布,>19 m 尺度上呈集群分布,大树在 0—3 m 尺度上分布格局呈随机分布,>3 m 尺度上呈集群分布;中度择伐的思茅松自然种群中幼苗在不同尺度下均呈随机分布,小树在 0—1 m 的小尺度上表现为集群分布,在 2 m—22.5 m 的尺度上呈随机分布。

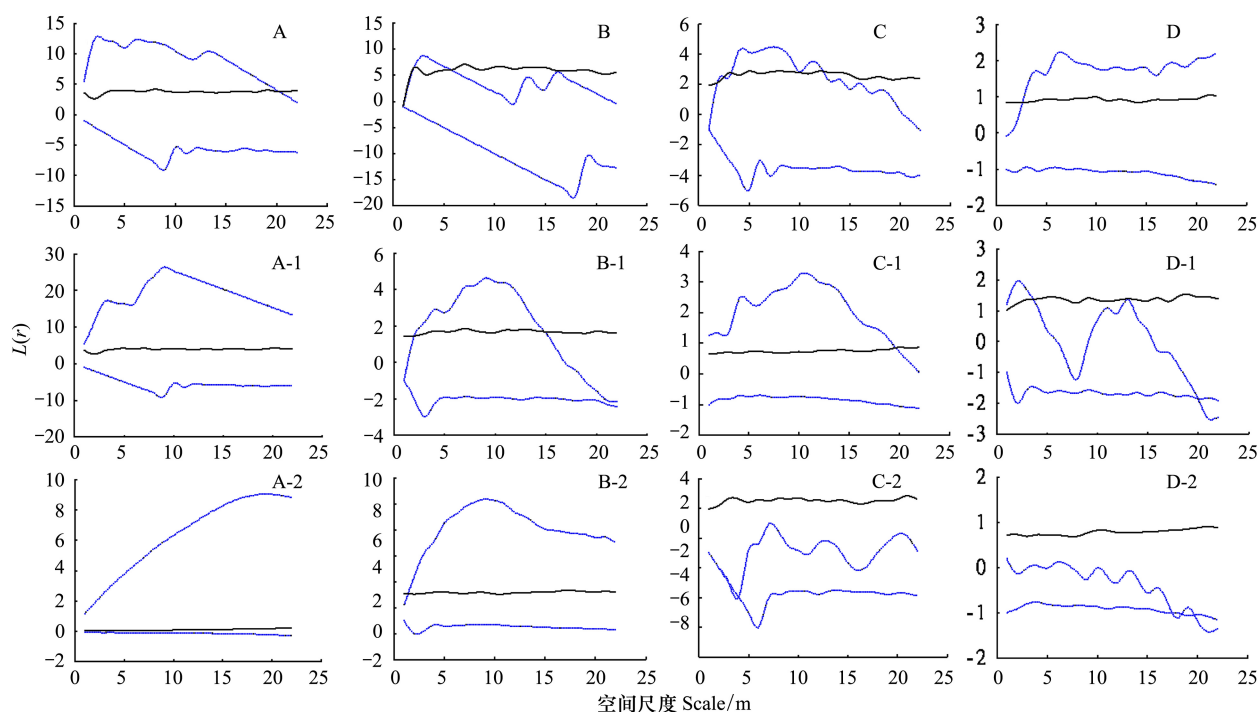


图 6 思茅松种群不同生长阶段的空间分布格局

Fig. 6 Spatial patterns of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* population among different growth stages

A, 未择伐幼苗。B, 未择伐小树。C, 未择伐中树。D 未择伐大树。A-1—D-1 和 A-2—D-2 为相对应的轻度择伐和中度择伐。

3.5 思茅松种群各生长阶段空间关联

三种思茅松类型种群不同径级间的关联性总体情况见表 2。未择伐的思茅松种群除中树与幼树之间在 0 m—8 m 尺度上无关联或相互独立外,其它生长阶段的思茅松相互之间在所有尺度上均表现为显著正相关;与此类似,轻度择伐的思茅松种群,除中树与小树之间在 2 m—4 m 尺度上无关联外,其它生长阶段的思茅松相互之间在所有尺度上也表现为显著正相关,而中度择伐的思茅松种群除大树和中树在 10 m—13 m 尺度上无关联,其它生长阶段的思茅松相互之间在所有尺度上亦表现为显著正相关。三个种群不同生长阶段之间均无负相关空间关联。

4 结论和讨论

4.1 择伐对思茅松自然种群结构与空间分布的影响

经过择伐 10 年后的更新,思茅松的龄级结构由未择伐的衰退型,随着择伐强度的增加变成稳定型,继而成为增长型的龄级结构。长期以来,景谷县作为云南省思茅松天然林分布最为集中的区域之一^[31],通过皆伐与择伐获取木材是思茅松森林经营管理的重要模式,而择伐可以明显改变林分的空间结构^[22]。思茅松是当地季风常绿阔叶林正向演替的先锋树种^[28],择伐后思茅松天然林形成大小不同的“林窗”斑块,利于思茅松种子得以成功定居并能更新成幼苗,由于其生长迅速,大量的思茅松中小径级个体可以较快的占领乔木层中,而林窗越大,则其个体越多,形成充足的幼苗更新层。而未择伐思茅松龄级结构呈衰退型的主要特征为幼龄

期个体缺乏,原因可能有两个:一是思茅松幼苗生长不耐荫凉,在林下存在更新障碍^[28],不适应在林冠层郁闭度较高的林内,未择伐的思茅松天然林乔木下层多是季风常绿阔叶林的优势物种,森林郁闭度较大,发芽率较低;二是林下灌木和草本植物丰富,种间竞争激烈,导致思茅松幼苗的死亡率较高。林下更新能力差是思茅松天然林的普遍现象,使得未择伐思茅松天然林年龄结构呈现衰退型。

表 2 思茅松种群各生长阶段空间关联

Table 2 Spatial associations of <i>Pinus kesiya</i> var. <i>langbianensis</i> population among different growth stages																
类型 Patterns	关联对象 Association objects	尺度 Scale/m														
		0—1	2—4	5—8	9	10—13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	22.5
未择伐 No cutting	大-中 BIG-ME	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	大-小 BIG-SM	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	大-幼 BIG-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	中-小 ME-SM	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	中-幼 ME-SE	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	小-幼 SM-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
轻度择伐 Low intensity	大-中 BIG-ME	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	大-小 BIG-SM	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	大-幼 BIG-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	中-小 ME-SM	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	中-幼 ME-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	小-幼 SM-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
中度择伐 Medium intensity	大-中 BIG-ME	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	大-小 BIG-SM	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	大-幼 BIG-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	中-小 ME-SM	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	中-幼 ME-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	小-幼 SM-SE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

“+”表示显著正相关;“0”表示无相关。BIG 代表 big,ME 代表 middle,SM 代表 small,SE 代表 seedling。

本研究发现,中度择伐和未择伐的思茅松种群的空间分布格局在总体上都呈随机分布,而轻度择伐思茅松种群则随着尺度的增加由随机分布转向聚集分布。研究表明,种群的空间分布格局通常会受多种因素的影响,如种子扩散限制、环境异质性、种内种间竞争等^[16,36]。未择伐思茅松种群总体呈随机分布原因与彭少麟等^[37]的研究结果较为一致,即衰退型年龄结构的空间分布呈随机分布。中度择伐的思茅松种群空间分布呈随机分布的原因与其繁殖特性和环境因子有重要关系。思茅松的种子较小,数量充沛,且种子具长翅,传播距离较远,可随机分布在中度择伐后形成的较大“林窗”内;思茅松天然林林木自然稀疏开始早,且较强烈,也是其呈随机分布的原因之一^[38],同时,中度择伐相对于皆伐等属于中等强度的人为干扰,中等强度的人为干扰的林分易呈随机分布^[22]。而中度择伐较未择伐思茅松自然种群更倾向于均匀分布,研究表明思茅松易在林内大的林窗更新,且可迅速形成单一优势林分^[31],其种子的繁殖特性是其偏向均匀分布的主要原因。而轻度择伐思茅松种群在<16m 尺度上呈随机分布的主要原因可能与银杉分布格局的成因相似^[39],即是中小尺度的环境条件相似、种子散布随机所致,而在较大尺度上呈集群分布,主要是由于轻度择伐后产生极其有限的“林窗”,呈集群分布可抵御外部竞争,利用有限的空间资源。

择伐强度使不同发育阶段的思茅松种群的空间分布格局出现显著差异,这与择伐改变了思茅松种群的龄级结构有重要关系。其中未择伐过的思茅松幼苗在 0—20 m 范围内呈随机分布,随着尺度的增加,趋向于聚集分布;对于小树和中树,都是先在一定的尺度上呈随机分布,然后随着尺度的增加呈聚集分布;而大树在小尺度上呈聚集分布,在大尺度上属于随机分布。究其原因,可能是由于较小龄级的个体所需的资源较少,遇到的竞争相对较弱,所以最终表现为聚集分布。随着龄级的增大,比如大树,种群个体遇到的生存压力导致种内

竞争加剧,这种密度制约因素最终导致自疏效应,致使个体减少,表现为最后的随机分布^[7]。轻度择伐和中度择伐后幼苗阶段在所有尺度上表现为随机分布,主要因为其自身的繁殖特性以及生长阶段的自疏和它疏效应所致,轻度择伐后,随着龄级的增长,分布格局有随机分布向聚集分布变化的趋势,原因主要是对于竞争有限的资源,各龄级思茅松个体竞争能力的强弱不同所致;中度择伐后,大树和中树呈明显的聚集分布,且中树的聚集程度大于大树,这是由于中度择伐的作业方式以采大留小为原则,且强度较大,故呈聚集分布,这反映了森林管理者的利用方式对种群空间分布干扰的影响。

4.2 择伐对思茅松自然种群间空间关联的影响

未择伐的思茅松种群和不同强度择伐 10 年后的思茅松种群各龄级间的基本上都呈显著的正关联。通常来说,同一物种不同龄级在空间上的相互关联性是对一定时期内植物种群组成个体之间相互关系的静态描述,这种关系不仅包括空间分布关系,也包含着个体间的功能关系,反映出种群的现状和种群内的相互关系^[40]。本研究得出的正关联的结果是由同一树种的个体生物学特性的一致性决定的,也就是说对环境的要求和适应性是一致的。体现了植物利用资源的相似性和生态位的重叠^[7],也说明不同龄级个体在空间上是交错分布,这样有利于对各种资源的充分利用,对整个种群的生存和发展是有利的。

4.3 思茅松天然林森林经营对策与建议

自 20 世纪 50 年代以来,思茅松林就是森林采伐的重要对象,加之近年采脂产业需求量大、桉树和一些经济作物的推广种植,使得思茅松天然林面积数量锐减;而 20 世纪 80 年代以来发展的思茅松人工林存在生产率低、受病虫害威胁、林地地力衰退等问题。为充分利用现有思茅松天然林,促进思茅松天然林的可持续发展,根据本研究提出如下建议:

首先,未择伐的思茅松天然林种群呈衰退型,思茅松林下存在幼苗更新障碍^[28],择伐后有效的打破了该障碍,使种群结构呈稳定型和增长型,因此,在思茅松天然林经营管理过程中,应遵循种群结构和空间格局分布规律,通过适度的择伐,如择伐老树,清理林下活地被物等抚育措施,创造林窗和林隙,增加林内光照强度,降低幼苗所承受的竞争压力,促进幼苗的生长,促进自然更新。其次,应改善和促进择伐方式,在思茅松聚集分布的区域应是重点采伐的地方,可以多采用群团状择伐,形成较大林窗,促进林内小径级思茅松生长。最后,在择伐强度上,可选择中等强度择伐,促进种群更新强度,在林下储备更多的思茅松幼树,思茅松林在水平结构和垂直结构上达到合理配置以保持种群的持续稳定发展。

参考文献 (References):

- [1] 侯向阳, 韩进轩. 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析. 植物生态学报, 1997, 21(3): 242-249.
- [2] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. California: University of California Press, 1983.
- [3] 苏志尧, 吴大荣, 陈光北. 粤北天然林优势种群结构与空间格局动态. 应用生态学报, 2000, 11(3): 337-341.
- [4] Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 807-820.
- [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] Fangliang H, Legendre P, LaFrankie J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. Journal of Vegetation Science, 1997, 8(1): 105-114.
- [7] 张俊艳, 成克武, 臧润国. 海南岛热带自然针叶林主要树种的空间格局及关联性. 生物多样性, 2014, 22(2): 129-140.
- [8] Ripley B D. Spatial Statistics. New York: John Wiley & Sons, 2005.
- [9] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Forester 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(5470): 1414-1418.
- [10] Engelbrecht B M J, Comita L S, Condit R, Kursar T A, Tyree M T, Turner B L, Hubbell S P. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. Nature, 2007, 447(7140): 80-82.
- [11] Nieder J, Engwald S, Klawun M, Barthlott W. Spatial distribution of vascular epiphytes (including Hemiepiphytes) in a lowland amazonian rain forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. Biotropica, 2000, 32(3): 385-396.

- [12] 赵丽琼, 黄华国, 梁大双, 张晓丽. 甘肃大野口青海云杉种群的空间分布格局. 北京林业大学学报, 2010, 32(4): 59-64.
- [13] 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.
- [14] 侯红亚, 王立海. 小兴安岭阔叶红松林物种组成及主要种群的空间分布格局. 应用生态学报, 2013, 24(11): 3043-3049.
- [15] 王蕾, 张春雨, 赵秀海. 长白山阔叶红松林的空间分布格局. 林业科学, 2009, 45(5): 54-59.
- [16] 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧. 云南兰坪云南红豆杉种群年龄结构与空间分布格局分析. 西北植物学报, 2013, 33(4): 792-799.
- [17] 周蔚, 杨华, 亢新刚, 沈林. 择伐强度对长白山区天然云冷杉针阔混交林空间结构的影响. 西北林学院学报, 2012, 27(4): 7-12.
- [18] 胡云云, 闵志强, 高延, 冯启祥. 择伐对天然云冷杉林分生长和结构的影响. 林业科学, 2011, 47(2): 15-24.
- [19] 周建云, 李荣, 张文辉, 何景峰. 不同间伐强度下辽东栎种群结构特征与空间分布格局. 林业科学, 2012, 48(4): 149-155.
- [20] Mäkinen H, Isomäki A. Thinning intensity and long-term changes in increment and stem form of Scots pine trees. Forest Ecology and Management, 2004, 203(1-3): 21-34.
- [21] 董希斌. 森林择伐对林分的影响. 东北林业大学学报, 2002, 30(5): 15-18.
- [22] 沈林, 杨华, 亢新刚, 岳刚. 择伐强度对天然云冷杉林空间分布格局的影响. 中南林业科技大学学报, 2013, 33(1): 68-74.
- [23] 陈辉荣, 周新年, 蔡瑞添, 胡喜生, 巫志龙, 周成军. 天然林不同强度择伐后林分空间结构变化动态. 植物科学学报, 2012, 30(3): 230-237.
- [24] 李帅锋, 苏建荣, 刘万德, 郎学东, 张志钧, 苏磊, 贾呈鑫卓, 杨华景. 思茅松天然群体种实表型变异. 植物生态学报, 2013, 37(11): 998-1009.
- [25] 李福秀, 张晓明, 周体林, 张德国. 思茅松针叶束水培生根的研究. 西南林学院学报, 2005, 25(1): 24-27.
- [26] 温庆忠, 赵元藩, 陈晓鸣, 杨子祥, 艾建林, 杨晓松. 中国思茅松林生态服务功能价值动态研究. 林业科学研究, 2010, 23(5): 671-677.
- [27] 李江, 孟梦, 邱琼, 朱宏涛, 翟明普, 陈宏伟, 郭永清, 冯弦, 刘永刚. 思茅松中幼龄人工林生物量及生产力动态. 东北林业大学学报, 2010, 38(8): 36-38.
- [28] 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 张志钧, 刘庆云. 普洱季风常绿阔叶林次生演替中木本植物幼苗更新特征. 生态学报, 2012, 32(18): 5653-5662.
- [29] 刘娟, 梁军生, 王健敏, 陈晓鸣, 杨子祥, 陈航. 思茅松干季光合生理日动态及光响应特征分析. 林业科学研究, 2009, 22(5): 677-682.
- [30] 郑华, 张弘, 李文良, 赵虹, 张汝国, 于连松. 景东地区云南松和思茅松挥发物组分含量的比较. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2010, 39(4): 366-369.
- [31] 李帅锋, 苏建荣, 刘万德, 郎学东, 张志钧, 苏磊, 杨华景. 云南省思茅松林群落数量分类及物种多样性与自然环境的关系. 生态学杂志, 2013, 32(12): 3152-3159.
- [32] 郑丽凤, 周新年. 择伐强度对中亚热带天然针阔混交林林分空间结构的影响. 武汉植物学研究, 2010, 27(5): 515-521.
- [33] Dorado F C, Anta M B, Parresol B R, Álvarez González J G. A stochastic height-diameter model for maritime pine ecoregions in Galicia (northwestern Spain). Annals of Forest Science, 2005, 62(5): 455-465.
- [34] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. Ecoscience, 2000, 7(1): 38-44.
- [35] Gray L, He F. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. Forest Ecology and Management, 2009, 259(1): 98-106.
- [36] 张兴旺, 张小平, 郭传友, 张强. 皖北石灰岩山地青檀种群不同发育阶段的点格局分析. 生态学杂志, 2013, 32(3): 542-550.
- [37] 彭少麟, 王伯荪. 鼎湖山森林群落分析——Ⅲ种群分布格局. 热带亚热带森林生态系统研究, 1984, 2(1): 24-37.
- [38] 黄三祥, 张赞, 赵秀海. 山西太岳山油松种群的空间分布格局. 福建林学院学报, 2009, 29(3): 269-273.
- [39] 谢宗强, 陈伟烈, 刘正宇, 江明喜, 黄汉东. 银杉种群的空间分布格局. 植物学报, 1999, 41(1): 95-101.
- [40] 王磊, 孙启武, 郝朝运, 田胜尼, 张姗姗, 陈一锟, 张小平. 皖南山区南方红豆杉种群不同龄级立木的点格局分析. 应用生态学报, 2010, 21(2): 272-278.