

DOI: 10.5846/stxb201406061165

李肇晨, 罗微, 陈永富, 洪小江, 韩文涛, 李小成. 海南霸王岭陆均松空间分布格局及其与微生境异质性的关系. 生态学报, 2015, 35(8): 2545-2554.  
Li Z C, Luo W, Chen Y F, Hong X J, Han W T, Li X C. The relationships between microhabitat heterogeneity and the spatial distribution of *Dacrydium pectinatum* in Bawangling, Hainan Island. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2545-2554.

# 海南霸王岭陆均松空间分布格局及其与微生境异质性的关系

李肇晨<sup>1</sup>, 罗微<sup>2</sup>, 陈永富<sup>3,\*</sup>, 洪小江<sup>4</sup>, 韩文涛<sup>4</sup>, 李小成<sup>4</sup>

1 海南大学农学院, 海口 570228

2 中国热带农业科学研究院橡胶研究所, 儋州 571737

3 中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091

4 海南霸王岭国家级自然保护区管理局, 昌江 572722

**摘要:**应用地统计学及限制性排序分析方法, 对海南霸王岭陆均松(*Dacrydium pectinatum*)幼苗、幼树、成树及其微生境因子的空间分布特征进行分析。结果表明: 1) 陆均松不同生活史阶段空间分布格局存在明显差异, 幼苗阶段表现为聚集性分布, 具有显著的空间自相关结构, 聚集强度随年龄增长呈逐渐减弱趋势; 2) RDA 分析表明, 陆均松空间分布格局与微生境因子的关系在不同生活史阶段存在差异, 生境过滤的影响会随着生活史阶段的不同而有所差别; 3) 微生境变量对陆均松幼苗、幼树、成树空间变异的总解释量分别为 78.4%、41.2%、33.6%, 微生境因素对陆均松分布的限制作用主要集中在幼苗阶段; 4) 在大尺度条件下, PCNM 变量与微生境变量具有较大的共同解释量(22.2%), 存在典型的“诱导空间变差”现象, 微生境变量空间变化引起响应变量即陆均松幼苗、幼树、成树的分布产生类似的空间结构。研究结果证实了微生境因子与不同生活史阶段陆均松分布的关联性, 为深入理解陆均松种群维持机制、空间分布格局、更新动态与生境的关系提供科学依据。

**关键词:**半方差函数; 空间自相关; 微生境; 变差分解

## The relationships between microhabitat heterogeneity and the spatial distribution of *Dacrydium pectinatum* in Bawangling, Hainan Island

LI Zhaochen<sup>1</sup>, LUO Wei<sup>2</sup>, CHEN Yongfu<sup>3,\*</sup>, HONG Xiaojian<sup>4</sup>, HAN Wentao<sup>4</sup>, LI Xiaocheng<sup>4</sup>

1 College of Agriculture Hainan University, Haikou 570228, China

2 Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou 571737, China

3 Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

4 Hainan Bawangling National Natural Reserve, Changjiang 572722, China

**Abstract:** *Dacrydium pectinatum* is the only *Dacrydium* genus of Podocarpaceae family in China. It is one of the symbolic species in tropical mountain rain forest in Hainan Island and one of the key species to maintain the natural communities in that region. Its distribution range is very narrow and it can only be found in the forest region of Bawang Mountain, Jianfengling Mountain and Diaoluoshan Mountain. From the beginning of 1960s, the natural forest of *D. pectinatum* has been severely damaged because of people's massive logging of tropical forests in Hainan. As a result the distribution area of *D. pectinatum* has become ever smaller, the quality of *D. pectinatum* forest has gotten ever worse, and it has become ever harder for the *D. pectinatum* to naturally regenerate themselves. What's worse, there has emerged a decline in tree-age

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270678)

收稿日期: 2013-06-06; 修订日期: 2014-10-29

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenyf@caf.ac.cn

structure. Based on this situation, *D. pectinatum* was listed in *China Rare and Endangered Plants Red Data Book* as the third degree of endangered plants in 1992. The paper first defines the three stages of *D. pectinatum* growth based on its diameter at breast height and tree height. Specifically seedling is defined as the tree with a height under 50 cm, sapling refers to the tree with a DBH lower than 10 cm and a height over 50 cm, and matured trees are those whose DBH are larger than 10 cm. The paper used geostatistics and constrained ordination analysis method to analyze the space distribution characteristics of *D. pectinatum* in three life stages from the perspective that there is relevance between its space distribution in different life stages and microhabitats factors. Also, the spatial autocorrelation of 11 microhabitats is analyzed. The results showed that: 1) there was an obvious difference in the spatial distribution of *D. pectinatum* in its different life stages. The seedlings were in aggregating distribution and lived with significant spatial autocorrelation. However, the aggregating intensity gradually weakened with the seedlings growing into sapling and then to matured trees; 2) RDA analysis showed that there were significant differences in the relationship between the distribution patterns and microhabitat factors in different life stages of *D. pectinatum*, and the effect of habitat filtering varied with the change in its life stages. 3) The effect of microhabitat variables on the spatial variability of the seedling, the sapling, and the mature trees were 78.4%, 41.2%, and 33.6%, respectively. In the whole life stage, the period from the seedling to the sapling is the key to successful plant colonization. And seedlings have got stronger environmental sensitivity than the adult tree. It follows that the restrictive effect of microhabitat factors on *D. pectinatum*'s distribution mainly occurred in its seedling stage; 4) In sound conditions, 22.2% variation can be interpreted by PCNM variables and microhabitat variables in common. And a typical 'induced spatial variation' phenomenon was found, which means that the spatial variation of microhabitat variables can result in the spatial variation of *D. pectinatum* throughout its seedling, sapling stage and matured stage. The results confirmed the relevance between microhabitats and the distribution of *D. pectinatum* in different life stages. And the paper provided a scientific foundation for better understanding of the relationship between the mechanisms of population maintenance, the spatial distribution pattern of *D. pectinatum*, and its regeneration dynamics. If there will be any further research on this topic, it is suggested that the monitoring and the study be carried out during a longer time span, and larger size of sample be studied, for a more accurate analysis of the influence of microhabitat factors on seedling regeneration and its survival pattern.

**Key Words:** semivariance; spatial autocorrelation; microhabitats; variation partition

植被的空间分布格局是不同尺度上各种生物因子和非生物因子长期综合作用的结果,生境过滤及生物因子之间的相互作用是森林群落构建的基本驱动力<sup>[1-2]</sup>,贯穿于群落发展的整个生态过程中,促使形成各异的群落结构及空间分布格局。生境关联性对物种空间分布格局的影响已得到普遍认可<sup>[3-4]</sup>,其形成格局的原因和过程,已经成为生态学者广泛关注的问题。植物种群的空间分布格局不仅因种而异,也存在于同一种群不同生活史阶段<sup>[1, 5-6]</sup>。在木本植物整个生活史阶段内,幼苗到幼树阶段是植株能否定植成功的关键期,且相比于成树,幼苗具有更强的环境敏感性。从小尺度而言,微生境因子空间异质性显著制约着植物种子萌发、幼苗生长机会的可利用性<sup>[7]</sup>,促使种群空间异质性分布格局的形成<sup>[8]</sup>。以往的研究多集中在群落内不同种群空间分布与生境的关联性,鲜有对同一种群不同生活史阶段特别是生活史初期分布格局的生境关联性进行系统探讨。分析形成格局的原因和过程、空间异质性分布与生境的关系,有利于从更深层次揭示种群空间分布格局及更新动态中潜在的规律性<sup>[9]</sup>。

陆均松(*Dacrydium pectinatum* de Laub.)是罗汉松科(Podocarpaceae)陆均松属植物在我国分布的唯一一种,分布范围十分狭窄,仅分布在海南岛的霸王岭、尖峰岭、吊罗山等林区,是海南岛热带山地雨林的标志树种之一,是构建天然群落的关键种<sup>[10-11]</sup>。从20世纪60年代开始,我国大量采伐海南热带天然林,陆均松天然林资源受到严重破坏,分布范围越来越小,林分质量越来越差。陆均松林下幼苗天然更新极其困难,种群年龄结构呈现衰退型,1992年《中国珍稀濒危植物红皮书》将陆均松列为三级濒危保护植物<sup>[12]</sup>。有关陆均松的研究尚

处于初始阶段,主要涉及其群落结构特征<sup>[13]</sup>、种群遗传多样性<sup>[14-16]</sup>、孢粉分析与起源演化<sup>[17-18]</sup>,但对其林下幼苗更新特征及濒危机制鲜有论及。本文从不同生活史阶段陆均松空间分布与微生境因子的关联性角度切入,分析陆均松处于幼苗、幼树、成树三个生活史阶段的空间分布特征,并对 11 个微生境变量(枯落物厚度、草本层盖度、郁闭度、土壤温度、土壤含水率、无机氮、铵态氮、硝态氮、速效磷、速效钾、有机质)进行空间自相关性分析。旨在判明不同生活史阶段陆均松空间分布与微生境因子的关系,分析微生境因子异质性分布在幼苗更新过程中潜在的生态学意义,探寻影响陆均松幼苗定居的关键限制性生境因子。为深入研究陆均松天然更新障碍机制、资源的保护、恢复和发展提供科学依据。

## 1 研究区概况

海南霸王岭国家级自然保护区位于海南岛西南部山区,地理坐标为 18°57'—19°11' N, 109°03'—109°17' E,总面积 29980 hm<sup>2</sup>,核心区面积为 10540 hm<sup>2</sup>,缓冲区面积为 8910 hm<sup>2</sup>,实验区面积为 10530 hm<sup>2</sup>,属热带季风气候,年平均温度 23.6 ℃, 年均降水量 1500—2000 mm。其中 1980 年建立的长臂猿(*Hylobates concoloris*)保护区位于 800 m 以上的山地,盖面积约 2500 hm<sup>2</sup>,海南省保护最好且最为典型的热带山地雨林。保护区内有维管束植物 220 科 967 属 2213 种,其中包括蕨类植物 36 科 73 属 131 种;裸子植物 5 科 8 属 13 种;被子植物 179 科 886 属 2069 种。其中属于国家一级重点保护的有海南苏铁(*Cycas hainanensis*)、坡垒(*Hopea hainanensis*)等 2 种,国家二级重点保护的有蕉木(*Oncodostigma hainanense*)、油丹(*Alseodaphne hainanensis*)、海南风吹楠(*Horsfieldia glabra*)、蝴蝶树(*Heritiera parvifolia*)、金毛狗(*Cibotium barometz*)、水蕨(*Ceratopteris thalictroides*)、苏铁蕨(*Braineainsignis*)等 17 种<sup>[19]</sup>。

## 2 数据来源与研究方法

### 2.1 空间样点布设

2013 年 10 月,对海南霸王岭自然保护区东二管理站附近两条长约 2.5 km 的山脊线两侧的陆均松个体做全面调查,发现陆均松仅分布在山脊及上坡位,中坡和下坡很少发现陆均松分布,且陆均松林下幼苗极少,仅发现一处陆均松幼苗分布相对集中的区域,遂于 2014 年 3 月对该区域进行样地调查。以山脊线为中心线,两侧分别延伸 35 m(水平距离),设置水平面积为 100 m × 70 m 的样地。样地平均海拔 1240 m,山脊走向为西北—东南向,山脊线两侧坡度均为 40°左右。依据地统计学等距离规则网格取样方法,将样地划分为 70 个 10 m × 10 m 的连续样方,每个 10 m × 10 m 的样方进一步划分为 4 个 5 m × 5 m 的小样方,对每个取样点进行编号,并记录样点的空间坐标值。

### 2.2 陆均松更新调查

对林下所有陆均松个体进行每木检尺(胸径、树高、冠幅),并记录每株陆均松坐标数据。根据胸径及树高将陆均松划分为幼苗(Height ≤ 50 cm)、幼树(DBH ≤ 10 cm, Height > 50 cm)及成树(DBH > 10 cm)3 个生长阶段。

### 2.3 微生境要素调查及元素分析方法

在每个 10 m × 10 m 样方内,随机选择 5 处对土壤 0—10 cm 进行取样,将 5 个重复的样品充分混合后装入土壤袋(约 200 g)用于室内分析。在每个 5 m × 5 m 样方内测定枯落物厚度、草本层盖度、郁闭度,利用手持土壤温湿测定仪测定土壤温度、土壤含水率(随机选四点求平均值),此 5 项微生境因子在分析过程中,将 4 个 5 m × 5 m 样方内观测值加和求平均值,与土壤因子取样尺度保持一致。于实验室内测定各项土壤化学指标,其中速效钾用醋酸氨浸提-原子吸收分光光度法测定,无机氮、铵态氮、硝态氮采用 KCl 浸提的方法测定,浸提液由 AA3 连续流动分析仪测定,无机氮含量为硝态氮与铵态氮含量之和,有机质用重铬酸钾法测定,速效磷用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定。共得到 11 个微生境变量:枯落物厚度、草本层盖度、郁闭度、土壤温度、土壤含水率、无机氮、铵态氮、硝态氮、速效磷、速效钾、有机质。

## 2.4 数据分析方法

### 2.4.1 空间格局分析

运用地统计学中的半方差函数分析方法,结合空间自相关性 Moran's  $I$  指数,对样地内陆均松空间分布特征以及各环境因子空间相关性进行定量分析。

半方差函数方程为<sup>[20]</sup>:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i) - Z(x_{i+h})]^2$$

式中,半方差函数  $\gamma(h)$  为在二阶平稳假设或内蕴假设下,所有空间距离为  $h$  (lag distance, 步长) 的点对测量值的平均方差,即表示相距  $h$  的两个区域化变量  $Z(x_i)$  与  $Z(x_{i+h})$  之间的相关性或平均差异性,半方差函数能够反映区域化变量的空间变化特征,特别是透过随机性反应区域化变量的结构性。半方差函数拟合之前对原始数据进行对数置换,使其尽量呈正态分布,模型拟合在各向同性条件下进行。有关半方差函数的基本原理和理论解释见参考文献<sup>[20-21]</sup>,模型拟合及参数确定通过 GS<sup>+</sup> 7.0 软件实现。

空间自相关指数 Moran's  $I$  计算公式<sup>[22]</sup>:

$$I = \frac{n \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (x_i - \bar{x})(x_j - \bar{x})}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$$

空间自相关分析是一种空间统计的方法,用于对同一变量在不同空间位点的值进行相关性分析,研究空间实体与其相邻的空间实体之间的相似程度。Moran's  $I$  指数是常见的空间自相关检验统计量,式中  $n$  是参与分析的空间单元数,  $x_i$  和  $x_j$  分别表示某现象(或某属性特征)  $x$  在空间单元  $i$  和  $j$  上的观测值,  $w_{ij}$  是空间权重矩阵。Moran's  $I$  的值域为  $[-1, 1]$ , Moran's  $I$  值为正则指示正的空间自相关性,变量分布呈聚类趋势, Moran's  $I$  值为负则指示负的空间自相关性,变量分布呈离散趋势<sup>[5, 22]</sup>。本文在研究 11 个微生境变量空间自相关系数 Moran's  $I$  时参考张春雨的做法<sup>[5]</sup>,设定有效滞后距离为 90 m, 8 个滞后距离级,并应用置换检验 Moran's  $I$  指数显著性。空间自相关系数 Moran's  $I$  计算及显著性检验通过 GS<sup>+</sup> 7.0 及 R 语言的 spdep 程序包实现。

### 2.4.2 陆均松空间变异的环境解释与变差分解

通过除趋势对应分析(DCA)结果中“Lengths of gradient”判别排序模型的选择<sup>[23]</sup>,本案例中,“Lengths of gradient”最大值为 2.1,选择线性排序模型。采用 Monte Carlo 检验(999 次 Permutation 置换)检测解释变量(微生境变量)和响应变量(陆均松数量)是否存在统计意义上的显著相关关系,分解微生境变量对响应变量的变差解释量,剔除对幼苗、幼树、成树均无显著相关性的微生境变量,通过冗余分析(RDA)方法进行排序分析。

变差分解是一种量化分析多个变量或变量组单独或共同解释响应变量变差比例的方法,对于多变量数据,可应用 CCA 或 RDA 等方法分解响应变量的变差。为进一步分析微生境变量和空间变量对陆均松分布的单独解释量,运用相邻矩阵主坐标(PCNM)分析方法,通过 Permutation 随机置换检验显著性,筛选出大、中、小 3 个尺度 PCNMs 作为空间变量,将 11 个微生境变量构成环境变量矩阵,平方根转化后的陆均松数量作为响应变量,应用 RDA 方法定量分解响应变量的空间变差。有关排序分析及变异分割分析通过 Canoco 5.0 完成。

## 3 结果与分析

### 3.1 陆均松空间分布特征

样地内共有陆均松 202 株,其中幼苗 134 株,幼树 45 株,成树 23 株,73.6% 的样方无更新幼苗。陆均松幼苗基台值( $C_0 + C$ )较大(0.1894),幼苗分布空间异质性程度高于幼树和成树,同时幼苗半方差函数变程最短(20.3 m),表明幼苗的空间自相关尺度小于幼树和成树(表 1,图 1)。陆均松幼苗、幼树、成树半方差函数结构比  $C/(C_0 + C)$  分别为 84.3%、92.8%、96.6%,研究区域内陆均松分布空间异质性主要受结构性因素影响,由



随机因素引起的空间异质性所占比例较低。

表 1 陆均松半方差函数理论参数

Table 1 Parameters of semivariance models for *D. pectinatum*

| 生长阶段<br>Life stage | 数量<br>Number | 模型<br>Model | 块金值<br>Nugget<br>( $C_0$ ) | 基台值 Sill<br>( $C_0+C$ ) | 结构比<br>Proportion<br>( $C/(C_0+C)$ ) | 残差<br>Residual SS   | 决定系数<br>$R^2$ | 变程<br>Range |
|--------------------|--------------|-------------|----------------------------|-------------------------|--------------------------------------|---------------------|---------------|-------------|
| 幼苗 Seedlings       | 134          | Exponential | 0.0297                     | 0.1894                  | 0.843                                | $5.87\times10^{-4}$ | 0.916         | 20.3        |
| 幼树 Saplings        | 45           | Exponential | 0.0076                     | 0.1060                  | 0.928                                | $1.45\times10^{-4}$ | 0.667         | 26.7        |
| 成树 Adults          | 23           | Exponential | 0.0032                     | 0.0955                  | 0.966                                | $2.01\times10^{-4}$ | 0.484         | 36.6        |

陆均松幼苗具有显著的空间自相关结构(图 2),滞后距离级  $d=1,2,3,4,5$  时, Moran's  $I$  指数  $>0$ , 幼苗分布表现为空间正相关, Moran's  $I$  指数随滞后距离的增加逐渐减小, 空间正相关性逐渐减弱, 滞后距离级  $d>6$  时, 幼苗分布表现为空间负相关。陆均松幼树、成树 Moran's  $I$  指数曲线变化较平缓, 不存在显著的空间自相关结构, 在有限的调查范围内没有表现出聚类趋势, 空间分布趋于随机分布。

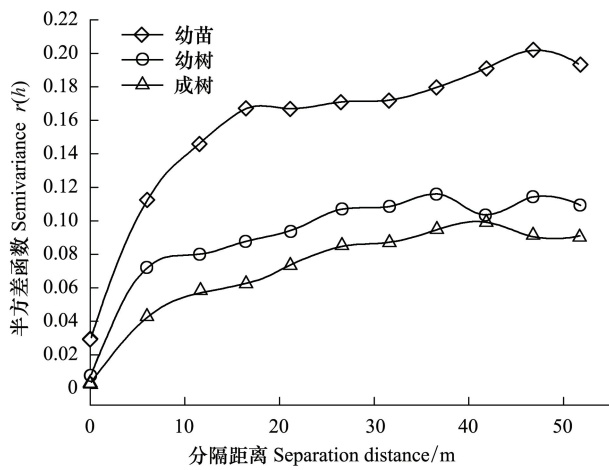


图 1 陆均松半方差函数图  
Fig.1 Semivariograms for *D. pectinatum*

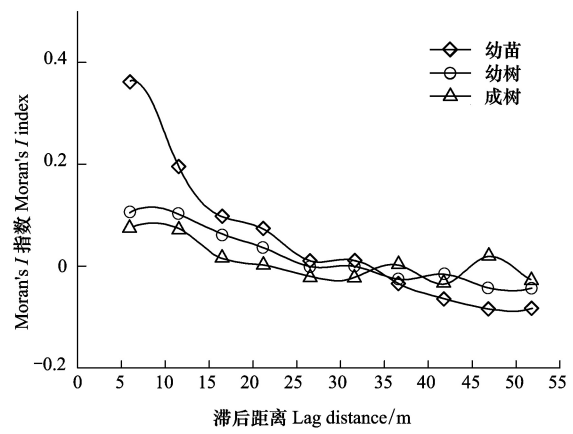


图 2 陆均松分布空间自相关指数 Moran's  $I$   
Fig.2 Spatial autocorrelation index Moran's  $I$  for *D. pectinatum*

### 3.2 微生境变量空间分布特征

土壤温度、土壤有机质含量、含水率、林分郁闭度变异系数相对较小,各微生境变量在各向同性条件下均为有基台值半方差函数,其中土壤含水率、土壤温度符合球形模型,无机氮、铵态氮、速效钾、有机质符合高斯模型,硝态氮、速效磷、郁闭度、草本盖度、枯落物厚度符合指数型模型。硝态氮、速效磷、土壤含水率、土壤温度的决定系数  $R^2$  小于 0.5,模型拟合相对较差,其他环境变量半方差函数模型拟合较好。速效钾、有机质、枯落物厚度结构比  $C/(C_0+C)$  较小,分别为 33.7%、30.3%、24.6%,随机因素引起的空间异质性所占比例相比于其他微生境因子较高,这 3 种微生境因子同时具有较大的变程,分别为 80.0、135.5、53.4 m,高于其他微生境因子,影响这 3 种微生境变量空间异质性过程的尺度较大。其他微生境变量结构比  $C/(C_0+C)$  较大,由结构性因素引起的总空间异质性所占比例较高(表 2)。

### 3.3 陆均松分布空间异质性与微生境变量关系

速效钾、郁闭度、枯落物厚度、硝态氮、土壤温度对陆均松幼苗分布具有显著影响,微生境解释量分别占 22.0%、20.7%、12.4%、9.1%、7.8%;郁闭度、土壤温度、速效钾对陆均松幼树分布具有显著影响,微生境解释量分别为 14.0%、9.0%、6.8%;枯落物厚度、速效磷对陆均松成树影响程度达到显著水平,微生境解释量分别为 13.3%、14.1%(表 4)。微生境变量对陆均松幼苗、幼树、成树分布的总解释量分别为 78.4%、41.2%、33.6%,微

生境变量对陆均松幼苗具有较强的解释能力,对陆均松成树的解释能力较差。

表 2 微生物因子描述统计分析和半方差函数理论模型参数  
Table 2 Descriptive statistics and semivariance analysis of microhabitat factors

| 微生物因子<br>Microhabitat factors             | 平均值<br>Mean | 变异系数<br>Coefficient<br>of Variation | 模型<br>Model | 块金值<br>Nugget<br>( $C_0$ ) | 基台值<br>Sill<br>( $C_0+C$ ) | 结构比<br>Proportion<br>( $C/(C_0+C)$ ) | 残差<br>Residual SS    | 决定系数<br>$R^2$ | 分维数<br>Fractal | 变程<br>Range/m |
|-------------------------------------------|-------------|-------------------------------------|-------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------------------|----------------------|---------------|----------------|---------------|
| 无机氮 Inorganic N/(mg/kg)                   | 26.67       | 0.22                                | Gaussian    | 0.0011                     | 0.0091                     | 0.879                                | $6.01\times 10^{-6}$ | 0.561         | 1.916          | 21.7          |
| 铵态氮 Ammonium N/(mg/kg)                    | 19.91       | 0.28                                | Gaussian    | 0.0017                     | 0.0131                     | 0.870                                | $5.37\times 10^{-6}$ | 0.557         | 1.948          | 17.5          |
| 硝态氮 Nitrate N/(mg/kg)                     | 6.76        | 0.29                                | Exponential | 0.0012                     | 0.0131                     | 0.908                                | $6.82\times 10^{-5}$ | 0.198         | 1.971          | 17.1          |
| 速效钾 Available K/(mg/kg)                   | 88.62       | 0.22                                | Gaussian    | 0.0046                     | 0.0138                     | 0.663                                | $9.29\times 10^{-7}$ | 0.986         | 1.746          | 80.0          |
| 速效磷 Available P/(mg/kg)                   | 7.75        | 0.46                                | Exponential | 0.0070                     | 0.0650                     | 0.892                                | $2.40\times 10^{-4}$ | 0.219         | 1.937          | 21.3          |
| 有机质 Organic matter/(g/kg)                 | 97.13       | 0.14                                | Gaussian    | 0.0021                     | 0.0069                     | 0.697                                | $1.44\times 10^{-7}$ | 0.985         | 1.770          | 135.5         |
| 含水率 Soil Moisture/%                       | 0.43        | 0.17                                | Spherical   | 0.0007                     | 0.0118                     | 0.941                                | $2.78\times 10^{-5}$ | 0.478         | 1.901          | 32.9          |
| 郁闭度 Canopy density/%                      | 0.78        | 0.11                                | Exponential | 0.0009                     | 0.0049                     | 0.909                                | $3.70\times 10^{-7}$ | 0.823         | 1.895          | 26.1          |
| 草本层盖度 Herb coverage/%                     | 0.36        | 0.37                                | Exponential | 0.0019                     | 0.0170                     | 0.888                                | $1.87\times 10^{-6}$ | 0.954         | 1.917          | 19.2          |
| 枯落物厚度 Litter thickness/cm                 | 6.01        | 0.31                                | Exponential | 0.0449                     | 0.1828                     | 0.754                                | $1.34\times 10^{-4}$ | 0.985         | 1.841          | 53.4          |
| 土壤温度 Soil temperature/ $^{\circ}\text{C}$ | 17.24       | 0.03                                | Spherical   | 0.0001                     | 0.0040                     | 0.975                                | $3.11\times 10^{-6}$ | 0.276         | 1.924          | 23.4          |

土壤含水率( $d=1,2,3$ )、速效钾( $d=1,2$ )、郁闭度( $d=1,2$ )、枯落物厚度( $d=1,2$ )、无机氮( $d=1$ )、铵态氮( $d=1$ )、土壤温度( $d=1$ )7个微生物变量具有显著的空间自相关结构(表3),在小滞后距离级上,Moran's  $I$  指数为正,微生物变量表现出显著的聚类趋势。Moran's  $I$  指数随滞后距离级的增大逐渐减小,微生物变量随尺度的增大由聚类趋势逐渐转变为离散趋势,空间自相关性由正相关转变为负相关。硝态氮、速效磷、草本层盖度、有机质 Moran's  $I$  指数较稳定,微生物变量未表现出显著的空间自相关结构,空间分布趋向于随机分布。

表 3 微生物因子空间自相关分析  
Table 3 Spatial autocorrelation analysis of microhabitat variables

| 微生物因子<br>Microhabitat factors             | 滞后距离级 Lag class |           |           |            |           |            |         |           |
|-------------------------------------------|-----------------|-----------|-----------|------------|-----------|------------|---------|-----------|
|                                           | 1               | 2         | 3         | 4          | 5         | 6          | 7       | 8         |
| 无机氮 Inorganic N/(mg/kg)                   | 0.2779 **       | 0.0375    | -0.1503 * | -0.1964    | -0.0291   | 0.1091 *   | 0.0943  | -0.1187   |
| 铵态氮 Ammonium N/(mg/kg)                    | 0.1788 *        | -0.0219   | -0.1447   | -0.0699    | -0.0106   | 0.0361     | -0.0555 | -0.0700   |
| 硝态氮 Nitrate N/(mg/kg)                     | 0.0891          | 0.0924    | -0.0606   | -0.0498    | -0.026    | -0.0136    | 0.0029  | -0.0180   |
| 速效钾 Available K/(mg/kg)                   | 0.3483 ***      | 0.2278 ** | 0.0242    | -0.0906    | -0.1892 * | -0.1313    | -0.1930 | -0.0862   |
| 速效磷 Available P/(mg/kg)                   | 0.0459          | 0.0158    | -0.0406   | -0.0487    | 0.0096    | -0.0435    | -0.0765 | -0.0157   |
| 有机质 Organic matter/(g/kg)                 | 0.1840          | 0.1704    | 0.0256    | 0.0599     | -0.0575   | 0.0066     | -0.2626 | -0.4377   |
| 含水率 Soil Moisture/%                       | 0.4403 ***      | 0.0662 ** | 0.1812 *  | -0.2207    | -0.1683 * | -0.0873    | -0.1159 | -0.1040   |
| 郁闭度 Canopy density/%                      | 0.2859 ***      | 0.1163 ** | -0.0576   | -0.1872 ** | -0.1470   | -0.0223    | -0.0166 | 0.0710 ** |
| 草本层盖度 Herb coverage/%                     | 0.1262          | 0.0593    | -0.0261   | -0.0297    | -0.0210   | -0.0336    | -0.0666 | 0.0246    |
| 枯落物厚度 Litter thickness/cm                 | 0.4153 ***      | 0.0862 ** | -0.0166   | -0.1071    | -0.2177 * | -0.0033 ** | -0.0199 | -0.1097   |
| 土壤温度 Soil temperature/ $^{\circ}\text{C}$ | 0.2528 **       | -0.0618   | -0.0801   | -0.0500    | -0.0474   | 0.1030     | 0.0904  | -0.1449   |

\*\*\*  $P<0.001$ ; \*\*  $P<0.01$ ; \*  $P<0.05$

表 4 微生物变量与陆均松空间分布相关性及其解释量

Table 4 Correlation and the explain percentages between microhabitat variables and distribution of *D. pectinatum*

| 微生物因子<br>Microhabitat factors | 幼苗 Seedling                         |                   |       | 幼树 Sapling                          |                   |       | 成树 Adult                            |                   |       |
|-------------------------------|-------------------------------------|-------------------|-------|-------------------------------------|-------------------|-------|-------------------------------------|-------------------|-------|
|                               | 相关系数<br>Correlation<br>coefficients | 解释量<br>Explains/% | $P$   | 相关系数<br>Correlation<br>coefficients | 解释量<br>Explains/% | $P$   | 相关系数<br>Correlation<br>coefficients | 解释量<br>Explains/% | $P$   |
| 无机氮 Inorganic N/(mg/kg)       | -0.1521                             | 3.9               | 0.133 | -0.0117                             | <0.1              | 0.918 | -0.0282                             | <0.1              | 0.833 |
| 铵态氮 Ammonium N/(mg/kg)        | -0.0101                             | <0.1              | 0.947 | 0.1511                              | 2.3               | 0.213 | -0.0955                             | 0.9               | 0.411 |

续表4

| 微生物因子<br>Microhabitat factors | 幼苗 Seedling                         |                   |       | 幼树 Sapling                          |                   |       | 成树 Adult                            |                   |       |
|-------------------------------|-------------------------------------|-------------------|-------|-------------------------------------|-------------------|-------|-------------------------------------|-------------------|-------|
|                               | 相关系数<br>Correlation<br>coefficients | 解释量<br>Explains/% | P     | 相关系数<br>Correlation<br>coefficients | 解释量<br>Explains/% | P     | 相关系数<br>Correlation<br>coefficients | 解释量<br>Explains/% | P     |
| 硝态氮 Nitrate N/(mg/kg)         | -0.3013                             | 9.1               | 0.017 | -0.1701                             | 2.9               | 0.180 | 0                                   | 0                 | —     |
| 速效钾 Available K/(mg/kg)       | -0.4690                             | 22.0              | 0.001 | -0.2605                             | 6.8               | 0.026 | -0.1373                             | 1.9               | 0.257 |
| 速效磷 Available P/(mg/kg)       | 0                                   | 0                 | —     | 0.0973                              | 0.9               | 0.420 | -0.3755                             | 14.1              | 0.003 |
| 有机质 Organic matter (g/kg)     | 0.1347                              | 1.8               | 0.258 | 0.1546                              | 2.4               | 0.182 | -0.0351                             | 0.1               | 0.764 |
| 含水率 Soil Moisture/%           | -0.0700                             | 0.5               | 0.601 | -0.0431                             | 0.4               | 0.600 | 0.1108                              | 1.2               | 0.349 |
| 郁闭度 Canopy density/%          | -0.4544                             | 20.7              | 0.001 | -0.3747                             | 14.0              | 0.002 | -0.1220                             | 1.5               | 0.320 |
| 草本层盖度 Herb coverage/%         | -0.0430                             | 0.2               | 0.714 | -0.0310                             | <0.1              | 0.797 | -0.0283                             | <0.1              | 0.817 |
| 枯落物厚度 Litter thickness/cm     | 0.3516                              | 12.4              | 0.002 | 0.1567                              | 2.5               | 0.194 | 0.3640                              | 13.3              | 0.001 |
| 土壤温度 Soil temperature/℃       | 0.2794                              | 7.8               | 0.027 | 0.3002                              | 9.0               | 0.011 | -0.0962                             | 0.6               | 0.520 |

11 个微生物变量中,有机质、铵态氮、土壤含水率、草本层盖度、无机氮与幼苗、幼树、成树空间分布均无显著关系(表 4),因此在 RDA 排序分析中剔除这五个冗余微生物变量。陆均松幼苗、幼树在 RDA 排序图上位置相似,呈显著正相关,幼苗、幼树分布与成树相关性较差。幼苗、幼树分布与土壤温度、枯落物厚度、速效磷呈正相关,与硝态氮、郁闭度、速效钾分布呈负相关。陆均松成树分布与速效磷、速效钾、郁闭度呈正相关,与枯落物厚度呈显著负相关(图 3)。

70 个样方可获得 34 个 PCNM 变量,通过前向选择法筛选出前 10 个具有显著性( $P<0.05$ )影响的 PCNM 变量,定义 PCNM<sub>s</sub>(1、2、5、6)为大尺度的变量组,PCNM<sub>s</sub>(12、14、18)为中尺度的变量组,PCNM<sub>s</sub>(29、30、34)为小尺度变量组,因为 PCNM 变量之间相互线性独立,因此基于分组 PCNM 亚模型之间也视为独立,这种 PCNM 变量分组可以区分不同尺度的空间结构。

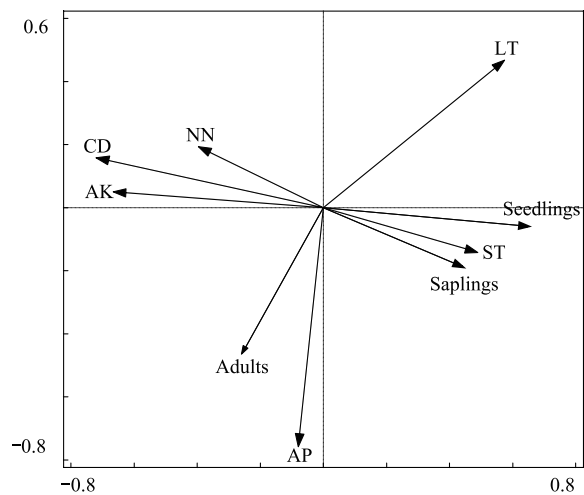


图 3 陆均松分布与微生物变量 RDA 排序图  
Fig. 3 RDA ordination diagram of *D. pectinatum* and microhabitat variables  
幼苗 Seedlings, 幼树 Saplings, 成树 Adults, 枯落物厚度 LT, 土壤温度 ST, 速效磷 AP, 速效钾 AK, 郁闭度 CD, 硝态氮 NN

表 5 不同尺度 PCNM 变量组与微生物变量变差分解

| PCNM <sub>s</sub>                | 变差分解部分 Variation partition fractions |       |       |       |       |       |
|----------------------------------|--------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                                  | a                                    | b     | c     | a+c   | b+c   | d     |
| 大尺度 PCNM <sub>s</sub> (1,2,5,6)  | 0.042                                | 0.041 | 0.222 | 0.263 | 0.262 | 0.696 |
| 中尺度 PCNM <sub>s</sub> (12,14,18) | 0.227                                | 0.107 | 0.036 | 0.263 | 0.143 | 0.630 |
| 小尺度 PCNM <sub>s</sub> (29,30,34) | 0.257                                | 0.035 | 0.006 | 0.263 | 0.041 | 0.702 |

PCNM:相邻矩阵主坐标 Principal coordinates of neighbor matrices;a:微生物变量单独解释的部分 Variation can be interpreted by microhabitat alone;b:空间变量单独解释的部分 Variation can be interpreted by space alone;c:微生物变量与空间变量共同解释的部分 Variation can be interpreted by microhabitat and space in common;d:无法解释的部分 Unexplained variation

将 3 个尺度的 PCNM 变量组分别与微生物变量组结合作为解释变量,将平方根转换后的陆均松数量作为响应变量,进行变差分解分析,3 种不同尺度 PCNM 变量组条件下,微生物变量与 PCNM 变量对陆均松幼苗、幼树、成树分布的总解释量分别为 30.4%、37%、29.8%,微生物变量解释总量(26.3%)不变,大中小尺度 PCNM 变量组的空间解释总量分别为 26.2%、14.3%、4.1%,空间解释量随着 PCNM 尺度的减小而减小。大、

中、小尺度 PCNM 变量组与微生境变量共同解释部分分别为 22.2%、3.6%、0.6%,随 PCNMs 尺度的减小而降低(表 5)。

#### 4 结论与讨论

陆均松不同生活史阶段空间分布格局存在明显差异,幼苗、幼树向成树过渡过程中,聚集强度呈逐渐减弱趋势,幼苗分布具有显著的空间自相关结构,随滞后距离级的增大逐渐由聚类趋势转变为离散趋势,幼树、成树未表现出显著地空间自相关结构,空间分布趋于随机分布(图 1)。幼苗聚集性分布受种子扩散限制影响,同时是对外界异质性生境条件的响应,种子扩散的随机性加之高山地区地形多变,生境异质性较大,仅在少数地段适宜种子萌发成苗,因而形成幼苗期的聚集性分布格局。随着年龄的增长,植株个体对光照、养分、水分需求增大,种内、种间竞争加剧,导致自疏和他疏,使种群数量减少,聚集强度减弱,逐渐呈现随机性分布格局,种群空间格局聚集强度随年龄增长下降在多种乔木上得到印证<sup>[5, 24]</sup>。陆均松分布空间异质性主要受空间自相关因素影响(幼苗 84.3%,幼树 92.8%,成树 96.6%),由随机因素引起的空间异质性所占比例较低。Daniel 等<sup>[25]</sup>对马来西亚四裂木(*Tetramerista glabra*)更新幼苗分布空间异质性的研究得出类似结论,杨秀清等<sup>[26]</sup>对华北落叶松更新幼苗空间异质性研究同样显示,幼苗空间分布呈明显的聚集分布,且更新的空间变异主要由空间自相关因素引起(77.4%,85.2%),随机因素引起的变异所占比例较低(22.6%,14.8%)。

RDA 排序图上陆均松幼苗与幼树在排序图上的位置比较接近,呈显著正相关,而幼苗、幼树与成树相关性较差,所占据的生态位明显不同,表明陆均松空间分布的生境关联性在不同生活史阶段存在差异。传统的生态位理论侧重于强调种间生态位分化对群落结构和多样性维持的意义,同种个体一般被认为具有相同的生态学特征,占据相同的生态位,种内差异往往被忽视,而在自然界中很难找到两个完全相同的个体,种内差异普遍存在,特别是同一物种不同生活史阶段可能存在明显的生态位分化现象<sup>[27]</sup>。更新生态位假说认为:通过权衡营养体竞争和繁殖更新策略,物种在不同生活史阶段形成生态位分化,对环境因子的偏好发生不同程度的变化,从而避免竞争排除<sup>[1, 27]</sup>。陆均松幼苗分布通常远离母树,这也符合 Janzen 和 Connell 提出的负密度制约假说(J-C 假说)<sup>[28]</sup>,临近母树的幼苗更新受到母树的制约限制其生长<sup>[29]</sup>。J-C 模型认为植物天然更新显示出随与母树距离变化而变化的种群增补曲线(population recruitment curve, PRC)<sup>[30-31]</sup>,随着距离的增加,植物更新存活率也呈上升趋势,并最终趋于稳定。稳定距离被定义为植物种群更新的临界逃逸距离,在逃逸距离之内的种子或幼苗更新过程将受到母树下微生境因子限制作用<sup>[29, 32]</sup>。田锴等<sup>[1]</sup>对古田山亚热带常绿阔叶林固定样地内 24 个物种幼苗空间分布、更新动态与生境关系进行探讨,发现样地内不同树木的幼苗与其对应的非幼苗个体的生境关联均存在差别,表明不同生活史阶段种群个体占据的生态位不同,生境过滤的影响会随着树木生活史阶段的不同而有所差别。陆均松不同生活史阶段空间分布差异,可能是由于生理需求、选择压力等因子变动的影响,植物对环境因子的偏好发生改变,环境因子空间异质性造成植物个体生长、补充、死亡的差异性,生境筛选和物种生活史策略共同作用形成陆均松种群的维持机制。

幼苗及幼树空间分布与土壤温度、枯落物厚度、速效磷呈正相关,与郁闭度、速效钾、硝态氮呈负相关,郁闭度与土壤温度呈显著负相关。郁闭度较小的地方光照充足,有利于提高土壤温度,而较高的土壤温度促进种子萌发和幼苗生长。韩有志等<sup>[33]</sup>对林分光照空间异质性与水曲柳更新关系的研究表明,光资源的空间异质性对更新幼苗的多度、更新种的丰富度产生显著影响。Claussen 等<sup>[34]</sup>对热带雨林树种更新格局的研究也证实光照、温度对种子萌发及幼苗生长影响显著。枯落物的输入量及分解速率对林分土壤理化性质影响显著,Renato 等<sup>[35]</sup>对亚马逊热带雨林中枯落物厚度空间异质性与土壤种子库关系的研究表明,枯落物的覆盖有利于种子躲避食种动物捕食作用,提高种子保存率。陆均松种子微甜,鸟类和啮齿类动物喜食,幼苗空间异质性与枯落物厚度正相关,可能是由于种子散布在枯落物较厚的区域从而逃离鸟类和啮齿类动物的捕食作用,且枯落物较厚的地方相对干燥,种子不易霉烂,有利于提高种子存活率。也有研究认为过厚的枯落物覆盖对种子萌发具有阻碍作用,枯落物阻断种子与土壤或种子与阳光的接触,从而降低种子发芽率,种子即使萌发,



因幼苗过于纤弱,很难冲破枯落物的机械阻碍,造成幼苗死亡率升高<sup>[36]</sup>。杨秀清等<sup>[26]</sup>对天然次生林土壤氮素对落叶松幼苗更新的影响进行了系统的研究,表明硝态氮与更新的协同变异呈现明显的空间自相关性。之前学者的研究认为在干旱季节,高温、高光照、低土壤湿度和低土壤养分等微生境特征不同程度地影响着种子萌发、幼苗生长以及幼树建成<sup>[37-40]</sup>。

变差分解表明,大尺度条件下,PCNM 变量与微生境变量具有较大的共同解释量(22.2%),共同解释量占总变差的 73.0%,表明存在典型的“诱导空间变差”(induced spatial variation)<sup>[41-42]</sup>,即微生境变量空间变化引起响应变量即陆均松幼苗、幼树、成树的分布产生类似的空间结构。在中尺度条件下,存在一部分只能被空间变量解释而不能被微生境变量解释的变差大约占总变差的 28.9%,可以认为在中尺度上可能存在尚未测量但存在空间结构的微生境变量影响种群空间分布<sup>[43]</sup>。小尺度 PCNM 变量大部分情况是模拟由群落动态产生的局部空间结构,所能解释的变差可能与中性生物学过程有关,而与微生境变量没有关系<sup>[44]</sup>,因此空间变量与微生境变量共同解释部分随着 PCNM 尺度的减小逐渐降低,微尺度空间结构与微生境变量不具有显著性。

#### 参考文献 (References):

- [1] 田锴,陈磊,米湘成,马克平,陈建华. 亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗分布格局及其对生境过滤的响应. 科学通报, 2013, 58(34): 3561-3569.
- [2] Cody M, Diamond J. Ecology and Evolution of Communities. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1975: 342-444.
- [3] Yamada T, Tomita A, Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Tan S, Ashton P S. Habitat associations of Sterculiaceae trees in a Bornean rain forest plot. Journal of Vegetation Science, 2006, 17(5): 559-566.
- [4] Comita L S, Condit R, Hubbell S P. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. Journal of Ecology, 2007, 95(3): 482-492.
- [5] 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.
- [6] 范玮熠,郭华,王孝安,王世雄. 子午岭辽东栎幼苗及其微生境的空间格局. 生态学杂志, 2013, 32(10): 2672-2678.
- [7] 李宁,白冰,鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. 生态学报, 2011, 31(21): 6624-6632.
- [8] Sparrow A D. A heterogeneity of heterogeneities. Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(11): 422-423.
- [9] 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.
- [10] 练璐璐,余世孝. 海南岛坝王岭热带山地雨林陆均松-线枝蒲桃群系的区系特点. 热带亚热带植物学报, 2001, 9(2): 101-107.
- [11] 王伯荪,张炜银. 海南岛热带森林植被的类群及其特征. 广西植物, 2002, 22(2): 107-115.
- [12] 傅立国. 中国植物红皮书: 稀有濒危植物. 第一册. 北京: 科学出版社, 1991: 115-120.
- [13] 杨彦承,张炜银,林瑞昌,杨秀森. 海南霸王岭陆均松类热带山地雨林伐后林结构与物种多样性研究. 林业科学研究, 2008, 21(1): 37-43.
- [14] Huang L, Deng Q, Li N, Su Y G, Wang T. A set of microsatellite markers developed for *Dacrydium pectinatum* (Podocarpaceae), a vulnerable conifer in China. Conservation Genetics Resources, 2014, 6(1): 167-168.
- [15] 苏应娟,王艇,黄超,朱建明,周勤. 陆均松不同居群的 RAPD 分析. 中山大学学报: 自然科学版, 1999, 38(1): 100-103.
- [16] Su Y J, Wang T, Deng F. Population genetic variation, differentiation and bottlenecks of *Dacrydium pectinatum* (Podocarpaceae) in Hainan Island, China: implications for its conservation. Australian Journal of Botany, 2010, 58(4): 318-326.
- [17] 苏应娟,王艇,陈国培,孙宇飞,江宇,邓锋,王伯荪. 基于 cpDNA trnL-F 序列数据分析海南陆均松种群的冰期后扩张. 中山大学学报: 自然科学版, 2005, 44(5): 75-79.
- [18] 郑卓. 晚第四纪陆均松属在中国南方的分布. 植物学报, 1991, 33(2): 130-139.
- [19] 齐旭明,曾新元. 海南霸王岭国家级自然保护区生态评价研究. 四川林勘设计, 2011, (2): 51-53.
- [20] 王政权. 地统计学及在生态学中的应用. 北京: 科学出版社, 1999: 65-100.
- [21] Král K, Valtera M, Janík D, Šamonil P, Vrška T. Spatial variability of general stand characteristics in central European beech-dominated natural stands. Effects of scale. Forest Ecology and Management, 2014, 328(15): 353-364.
- [22] Borcard D, Gillet F, Legendre P. Numerical Ecology with R. New York: Springer, 2011: 80-141.
- [23] Šmilauer P, Lepš J. Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5. Cambridge: Cambridge University Press, 2014: 35-66.
- [24] 张文辉,王延平,康永祥,刘祥君. 太白山太白红杉种群空间分布格局研究. 应用生态学报, 2005, 16(2): 207-212.
- [25] Gavin D G, Peart D R. Spatial structure and regeneration of *Tetramerista glabra* in peat swamp rain forest in Indonesian Borneo. Plant Ecology, 1997, 131(2): 223-231.

- [26] 杨秀清, 韩有志, 李乐, 游静. 华北山地典型天然次生林土壤氮素空间异质对落叶松幼苗更新的影响. 生态学报, 2009, 29(9): 4656-4664.
- [27] 陈磊, 米湘成, 马克平. 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. 生命科学, 2014, 26(2): 112-117.
- [28] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist, 1970, 104(940): 501-525.
- [29] Norghauer J M, Malcolm J R, Zimmerman B L, Felfili J M. An experimental test of density- and distant-dependent recruitment of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in southeastern Amazonia. Oecologia, 2006, 148(3): 437-446.
- [30] Wright J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 2002, 130(1): 1-14.
- [31] Peters H A. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. Ecology Letters, 2003, 6(8): 757-765.
- [32] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 2000, 31(1): 343-366.
- [33] 韩有志, 王政权, 谷加存. 林分光照空间异质对水曲柳更新的影响. 植物生态学报, 2004, 28(4): 468-475.
- [34] Claussen J W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. Forest Ecology and Management, 1996, 80(1/3): 245-255.
- [35] Cintra R. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. Journal of Tropical Ecology, 1997, 13(5): 709-725.
- [36] Cavieres L A, Chacón P, Peñaloza A, Molina-Montenegro M, Arroyo M T K. Leaf litter of *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) inhibits seed germination in sclerophyllous montane woodlands of central Chile. Plant Ecology, 2007, 190(1): 13-22.
- [37] Restom T G, Nepstad D C. Seedling growth dynamics of a deeply rooting liana in a secondary forest in eastern Amazonia. Forest Ecology and Management, 2004, 190(1): 109-118.
- [38] Gerhardt K. Tree seedling development in tropical dry abandoned pasture and secondary forest in Costa Rica. Journal of Vegetation Science, 1993, 4(1): 95-102.
- [39] Hooper E, Condit R, Legendre P. Responses of 20 native tree species to reforestation strategies for abandoned farmland in Panama. Ecological Applications, 2002, 12(6): 1626-1641.
- [40] Kupferschmid A D, Zimmermann S, Bugmann H. Browsing regime and growth response of naturally regenerated *Abies alba* saplings along light gradients. Forest Ecology and Management, 2013, 310: 393-404.
- [41] Dray S, Legendre P, Peres-Neto P R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). Ecological Modelling, 2006, 196(3/4): 483-493.
- [42] Blanchet F G, Legendre P, Borcard D. Modelling directional spatial processes in ecological data. Ecological Modelling, 2008, 215(4): 325-336.
- [43] Borcard D, Legendre P. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). Environmental and Ecological Statistics, 1994, 1(1): 37-61.
- [44] Zhang C, Zhao X, Von Gadow K. Partitioning temperate plant community structure at different scales. Acta Oecologica, 2010, 36(3): 306-313.