

DOI: 10.5846/stxb201406091189

胡砚秋, 李文斌, 崔佳玉, 苏志尧. 亚热带常绿阔叶林优势种个体及生物量的点格局分析. 生态学报, 2016, 36(4): - .

Hu Y Q, Li W B, Cui J Y, Su Z Y. Spatial point patterns of dominant species by individual trees and biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(4): - .

亚热带常绿阔叶林优势种个体及生物量的点格局分析

胡砚秋, 李文斌, 崔佳玉, 苏志尧*

华南农业大学林学院, 广州 510642

摘要:在广东康禾自然保护区的亚热带常绿阔叶林内设置 4 hm² 固定样地进行每木调查, 分析群落优势种米楮 (*Castanopsis carlesii*) 和木荷 (*Schima superba*) 种群的年龄结构, 并分别用 Ripley's L 函数和标记相关函数 (mark correlation function) 对种群个体和生物量空间点格局进行可视化解析。结果表明: 1) 米楮和木荷种群的径级结构为金字塔型, 种群中有大量幼年个体, 属增长型种群。2) 米楮和木荷种群在 0—50 m 尺度上均呈聚集分布, 说明生境异质性在种群空间格局形成中发挥重要作用。米楮种群聚集强度随空间尺度的增大逐渐增强, 木荷种群在 0—29.5 m 尺度上聚集强度随尺度增大而增强, 随后开始减小。3) 米楮和木荷种群生物量分布格局与个体分布格局并不耦合, 米楮生物量在个体间主要呈负相关, 说明个体间存在显著的资源竞争。木荷个体间生物量分布相互独立, 竞争不明显, 显示出作为亚热带先锋树种的木荷有很高的资源利用效率。个体及生物量空间分布格局分析表明两个种群的分布模式均有利于实现物种共存。

关键词: 亚热带常绿阔叶林; 优势种; 点格局分析; 生物量; 标记点格局

Spatial point patterns of dominant species by individual trees and biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest

HU Yanqiu, LI Wenbin, CUI Jiayu, SU Zhiyao*

College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Population structure and spatial patterns are closely related to the ecological characteristics of a species and are important for determining the formation and maintenance mechanisms of a community, especially the spatial pattern of dominant species. Spatial point pattern analysis based on the location of plant individuals is a widely used and powerful method. Marked point pattern analysis introduces individual characteristic variables into point pattern analysis, such as diameter at breast height (DBH), height, and biomass, which can provide additional information about vegetation for further research. Biomass is an important quantitative characterization of the energy flow in a forest ecosystem, and its spatial distribution is closely related to biodiversity. The objective of the present study was to investigate both individual and biomass patterns of the dominant species in a forest, to draw inferences on population dynamics and reveal the mechanisms of species coexistence from a biomass perspective, and to explore the application of marked point patterns in forest ecology research. The study sites were located in the Guangdong Kanghe Provincial Nature Reserve (23°44' to 23°53' N, 115°04' to 115°09' E). We established a 4 hm² (200 m × 200 m) permanent sample plot in a subtropical evergreen broad-leaved forest. All individual trees with DBH ≥ 1 cm within the plot were measured and mapped. *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* were the dominant species in the community, with the highest importance values (20.57% and 12.81%, respectively). The age structure of *C. carlesii* and *S. superba* was analyzed. Using Ripley's L function and the mark

基金项目: 广东省林业科技创新专项 (2010KJCX012-02, 2011KJCX031-02)

收稿日期: 2014-06-09; 网络出版日期: 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zysu@scau.edu.cn

correlation function, we determined the spatial point pattern of individuals and biomass visually. The results were as follows: The age structure of *C. carlesii* and *S. superba* was pyramid-shaped with a large number of seedlings, indicating that both populations were expanding. Both populations showed an aggregated distribution at the scale of 0—50 m, suggesting that habitat heterogeneity played a vital role in the formation of the population spatial pattern. The aggregation intensity of the *C. carlesii* population increased as the spatial scale extended, whereas the *S. superba* population aggregated gradually at the 0—9.5 m scale and then decreased at higher spatial scales. The biomass of *C. carlesii* showed a negative correlation among individuals, which indicated that intraspecific competition for resources was significant. The *S. superba* individual biomass was independent, showing that intraspecific competition was not significant. The spatial patterns of biomass indicated that *S. superba*, a subtropical pioneer tree species, was more efficient in resource use. The percentage of large trees was much higher in the *C. carlesii* population, and large trees competed intensely for resources such as light and space. The biomass distribution pattern was uncoupled with the individual distribution pattern for these two populations. However, analysis of individual and biomass spatial distribution patterns both implied that the distribution pattern of the two populations was conducive to species coexistence. Marked point patterns and spatial point patterns can complement or test each other when exploring the maintenance mechanism of biodiversity. In the future, forest health and other indexes for forest management can be used as marks in marked point pattern analysis, which has broad prospects for application in monitoring forest dynamics and quantifying ecological processes.

Key Words: subtropical evergreen broad-leaved forest; dominant species; point pattern analysis; biomass; marked point pattern

物种的空间分布是一系列生态过程综合作用的结果^[1-2],其分布格局不仅能反映环境对种群内个体生存和生长的影响,也对植物的生理特性、生态适应对策及种间关系等多种表现起指示作用^[3-4]。群落中优势种的分布格局一定程度上反映了群落生态及演替过程中的驱动力,对于研究群落的形成、维持和发展有重要意义^[5-6]。种群的空间分布格局与分析尺度密切相关^[7],而空间点格局分析(spatial point pattern analysis)将每个个体视为2维空间的一个点,可以分析任意尺度的空间分布格局^[8-9],并且结果更接近实际,是理想的格局分析方法^[10]。点格局分析以植物个体的空间坐标为基础数据,但有时仅立木数量及其空间位置并不能阐释足够的森林信息,某些缺失的信息对于解释空间格局的形成机制非常重要,因此附加属性的空间格局分析十分有必要^[11-12]。标记点格局(marked point pattern)分析将胸径、树高、生物量、生存状态等立木的特征信息作为点的标记(mark)引入空间格局分析之中^[13-14],从而丰富点格局所包含的信息。目前空间格局的研究,多从植物个体的分布入手,根据不同空间尺度上的分布格局推演潜在的多样性维持机制。生物量作为生态系统能流的重要数量表征^[15],其空间分布与生物多样性关系密切^[16-18],虽然两者关系的研究结果仍存在许多争议^[19-20],但生物量分布格局不失为探索物种共存、群落构建的良好途径^[21]。

本文选取亚热带常绿阔叶林中的优势树种米楮(*Castanopsis carlesii*)及木荷(*Schima superba*)为研究对象,采用点格局分析方法研究种群个体的空间分布格局,并将生物量作为个体的数量型标记,利用标记相关函数(mark correlation function)分析立木生物量分布格局,与物种的个体空间分布格局进行对比,尝试从生物量分布格局出发推演种群动态过程、解释物种共存机制,同时探索标记点格局在森林生态研究中的应用。

1 研究区概况

研究样地位于广东东源康禾省级自然保护区内(23°44′—23°53′N, 115°04′—115°09′E),保护区地貌属于低山丘陵区,总体呈东北-西南走向,区内最高海拔为839.7 m。气候属亚热带南缘季风气候,光热充足,雨量充沛,年均气温20.3—21.1℃,年平均日照时数1810.2—2056.9 h,年均降雨量2142.6 mm。区内土壤主要有山地黄壤、红壤、赤红壤等,成土母岩主要是花岗岩、砂岩等。地带性典型植被为壳斗科、山茶科树种为主的

亚热带常绿阔叶林。

2 研究方法

2.1 样地设置及群落调查

在研究区内选择群落外貌具有代表性的常绿阔叶林设置 4 hm²(200 m × 200 m) 固定样地。样地为东北-西南走向,以样地最南角为原点,东北-西南方向为横轴(x),东南-西北方向为纵轴(y)。样地海拔 200 m — 345 m,坡度 4.2° — 53.6°。用全站仪将整个样地划分为 100 个 20 m × 20 m 的大样方,每个大样方再划分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方进行每木调查,记录样方内胸径 DBH(diameter at breast height) ≥ 1 cm 立木的胸径、树高及空间位置,并挂牌标记。样地内主要乔木树种有米楮、木荷、红背锥(*C. fargesii*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、豺皮樟(*Litsea rotundifolia* var. *oblon*)、黄樟(*Cinnamomum porrectum*)、红锥(*C. hystrix*)、黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)、桃叶石楠(*Photinia prunifolia*)和绒毛润楠(*Machilus velutina*)等。

2.2 生物量计算

在每木调查中,植株有多个分枝(multiple stems)且分枝点高度小于 1.3m 时,每个 DBH ≥ 1 cm 的分枝分别测量其胸径树高,计算立木生物量时将各分枝合并计算,求得各分枝胸径、树高平均值作为立木的平均胸径、平均树高^[22]。将立木平均胸径、平均树高分别代入相应异速生长方程计算单株立木各部分生物量,立木生物量为各部分生物量之和。立木异速生长方程见表 1,其中,*D* 为树木胸径(cm),*H* 为树木树高(m)。

表 1 立木器官异速生长方程^[23]

Table 1 Allometric equations for each component of tree species

树种 Species	干 Stem	枝 Branch	叶 Leaf	根 Root
木荷 <i>Schima superba</i>	$W_S = 0.04188(D^2H)^{0.9426}$	$W_B = 0.01208(D^2H)^{0.8687}$	$W_L = 0.00313(D^2H)^{0.9418}$	$W_R = 0.01645(D^2H)^{0.9002}$
米楮 <i>Castanopsis carlesii</i>	$W_S = 0.0311D^{2.714}$	$W_B = 0.212D^{1.644}$	$W_L = 0.0181D^{1.9945}$	$W_R = 0.0319D^{2.2582}$

2.3 空间点格局分析

2.3.1 种群个体分布格局

种群分布格局采用 Ripley's L 函数进行分析,L 函数由 Ripley's K 函数改进而来。K 函数是分析样方内以某点为圆心,以 *r* 为半径的圆内植物个体数的函数,K 函数表达式为:

$$\hat{K}_{(r)} = \left(\frac{A}{n^2}\right) \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} I_r(u_{ij}) \quad (1)$$

其中,*A* 为样地面积,*n* 为某植物种群的个体数,*u_{ij}* 为点 *i* 和点 *j* 之间的距离,*r* 为空间尺度。*W_{ij}* 则指以点 *i* 为圆心,*u_{ij}* 为半径的圆落在面积 *A* 中的比例,可以校正边界效应引起的误差。当 *u_{ij}* ≤ *r* 时,*I_r*(*u_{ij}*) = 1; 当 *u_{ij}* ≥ 1 时,*I_r*(*u_{ij}*) = 0。

L 函数表达式为:

$$\hat{L}_{(r)} = \sqrt{\pi} - r \quad (2)$$

当 $\hat{L}_{(r)} = 0$ 时,为随机分布;当 $\hat{L}_{(r)} > 0$ 时,为聚集分布;当 $\hat{L}_{(r)} < 0$ 时,则为均匀分布。

2.3.2 生物量分布格局

生物量分布格局用标记相关函数分析。标记相关函数可用于检测标记点格局中标记之间互相作用,标记(mark)既可以是连续的(continuous),也可以是表示类别的(categorical)。

对于包含数值型标记(numeric marks)的点格局,标记相关函数 *k_{mm}*(*r*) 函数的计算方法如下:

$$k_{mm}(r) = \frac{\sum_{o,u} M(o) M(u)}{\sum (M * M')} \quad (3)$$

其中,*o* 和 *u* 代表距离 *r* 的两个植物个体,*M(o)*、*M(u)* 分别表示两个点的标记属性,是从标记的边际分布中独

立抽取的随机标记,表示标记的均值。 $k_{mm}(r)$ 是 $M(o)M(u)$ 的非标准化均值,当 $k_{mm}(r) = 1$ 时,标记之间相互独立;当 $k_{mm}(r) < 1$ 时,标记之间呈负相关;当 $k_{mm}(r) > 1$ 时,标记之间呈正相关。

2.4 数据分析

分析种群个体空间格局时分枝作为不同个体进行分析,Ripley's L 函数采用完全随机模型(Complete Spatial Randomness, CSR),用 Monte-Carlo 模拟检验 100 次,计算得到上、下包迹线围成的 99% 的置信区间。以空间尺度 r 为横坐标,上下包迹线为纵坐标绘图。当 $\hat{L}_{(r)}$ 位于上包迹线之上时为聚集分布,位于上下包迹线之间时为随机分布,位于下包迹线之下时为均匀分布。标记相关函数采用随机标记模型(Random Labeling Model)进行检验,函数值位于上包迹线之上时为正相关,位于上下包迹线之间时无相关性,位于下包迹线之下时为负相关。数据分析在 R 软件 3.0.3^[24] spatstat 软件包^[25] 中完成。

3 结果与分析

3.1 群落物种组成

样地中共有立木 19993 株,共计 46 科 80 属 117 种,其中,重要值最高树种为米槠及木荷。木荷是亚热带森林中典型的阳性先锋树种,而米槠则是群落演替稳定阶段常见的中性树种。木荷个体共 3195 株,米槠个体 2991 株(表 2)。米槠种群中幼树($DBH < 7.5\text{cm}$)、成树($7.5\text{cm} \leq DBH < 22.5\text{cm}$)、大树($DBH \geq 22.5\text{cm}$)分别占 44.77%、37.58%、17.65%,木荷种群中这一比例则为 63.96%、39.59%、3.28%。结果表明,随林龄的增长,立木株数逐渐减少,木荷种群中幼树比例更高。从图 1 可以看出,米槠及木荷种群的径级结构呈金字塔形,两者均属增长型种群,种群内竞争激烈。

表 2 米槠及木荷种群数量特征

Table 2 Quantitative characteristics of *C. carlesii* and *S. superba* population in the plot

物种 Species	株数 No. of individuals/ (株)	平均胸径 \pm SE Averaged DBH/ (cm)	平均树高 \pm SE Averaged Height/ (m)	胸高断面积 Basal Area/ (dm^2)	重要值 Importance Value/ (%)
米槠 <i>Castanopsis carlesii</i>	2991	12.2 \pm 0.2	11.7 \pm 0.1	5881.85	20.57
木荷 <i>Schima superba</i>	3200	7.8 \pm 0.1	8.94 \pm 0.1	2533.44	12.81

3.2 单种格局分析

米槠及木荷种群个体在样地中的分布图见图 2,可以直观的看出两个种均在样地中广泛分布。种群个体的空间分布格局与空间尺度存在明显的关系,米槠种群在所研究的空间尺度上表现为聚集分布,其聚集强度随空间尺度的增大逐渐增强, $r = 50\text{m}$ 时,聚集强度最大($\hat{L}_{(r)} = 11.19$)。木荷种群在 0—50 m 尺度上也表现为聚集分布,但聚集强度在 0—29.5 m 尺度上随尺度增大而增强,随后开始减小, $r = 29.5\text{m}$ 时,聚集强度最大($\hat{L}_{(r)} = 3.05$)。

3.3 生物量格局分析

种群生物量的标记相关函数 $k_{mm}(r)$ 分析结果如图 4,结果表明,在 0—44m 尺度上米槠种群个体生物量标记之间呈负相关,44—50 m 尺度上生物量标记间则相互独立。木荷个体生物量分布的 $k_{mm}(r)$ 函数在 0—50 m 尺度上多位于上下包迹线之间,个体生物量标记相互独立,仅在 26—38 m 尺度下表现为正相关。

4 讨论

米槠和木荷是样地群落中重要值最高的物种,其种群数量大,个体数分别占立木总数的 14.96% 和 15.98%。幼树在米槠、木荷种群中分别占个体总数的 44.77% 与 63.96%,两个种群均为增长型种群,幼树补给充足,种群处于稳定发展中。米槠及木荷在样地 0—50 m 尺度上均呈聚集分布,一般认为,小尺度上的种群分布多为种子的传播限制及物种自身生物学特性作用的结果,大尺度分布格局则更多受到环境异质性的影

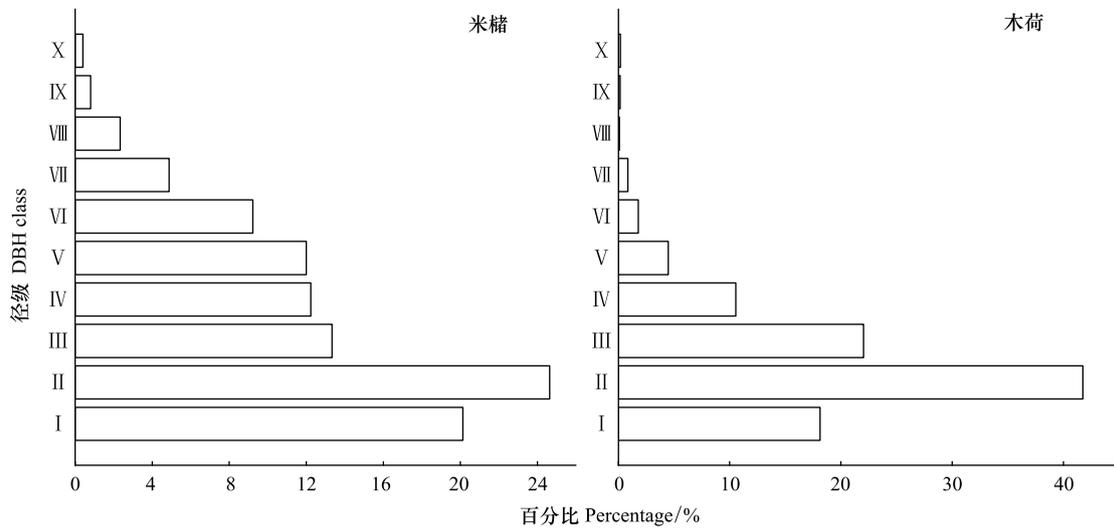


图 1 亚热带常绿阔叶林内米楮及木荷种群的径级结构

Fig. 1 DBH class of *C. carlesii* and *S. superba* population in subtropical evergreen broad-leaved forest

* 径级划分: I 级 1—2.5 cm; II 级 2.5—7.5 cm; III 级 7.5—12.5 cm; IV 级 12.5—17.5 cm; V 级 17.5—22.5 cm; VI 级 22.5—27.5 cm; VII 级 27.5—32.5 cm; VIII 级 32.5—37.5 cm; IX 级 37.5—42.5 cm; X 级 > 42.5 cm。其中, I、II 级为幼树, III 级—V 级为成树, VI 级—X 级为大树。

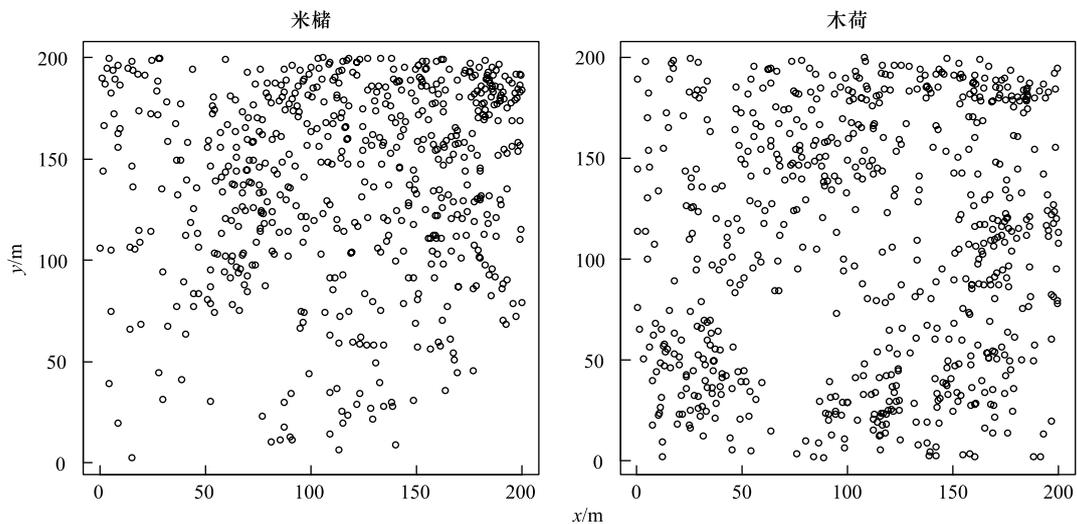


图 2 亚热带常绿阔叶林内米楮及木荷空间分布

Fig. 2 Spatial distribution of *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* in a subtropical evergreen broad-leaved forest

响^[26-27]。米楮和木荷种群在大尺度上呈现聚集分布格局,研究样地中部分区域的地表被岩石覆盖,不利于立木个体生长,几乎无个体分布,这一条件与地形因子共同造成的生境异质性在两者种群大尺度格局的形成中发挥了重要作用。此外,种群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^[10],米楮及木荷作为群落中的优势树种,其种内个体间的竞争是构成该群落种间或种内竞争的主要矛盾,种群的自调节作用对聚集化分布格局的贡献也较明显。

现有点格局的研究多从种群的分布格局推断种内作用,而生物量作为个体生长的综合反映,个体生物量之间的相关性应该更能准确反映种群种内作用的强度。总体上来看,木荷种群个体生物量标记之间无相关性,说明个体生物量的积累并不受周围其他个体的影响,个体间不存在资源竞争。而米楮种群个体生物量之间呈负相关,个体之间存在资源竞争。生物量的分布格局反映了木荷作为群落演替的阳性先锋树种,资源利用效率更高;而米楮的优势地位主要表现在相对显著度上,种群中生物量大、大径级立木较多,大径级立木对

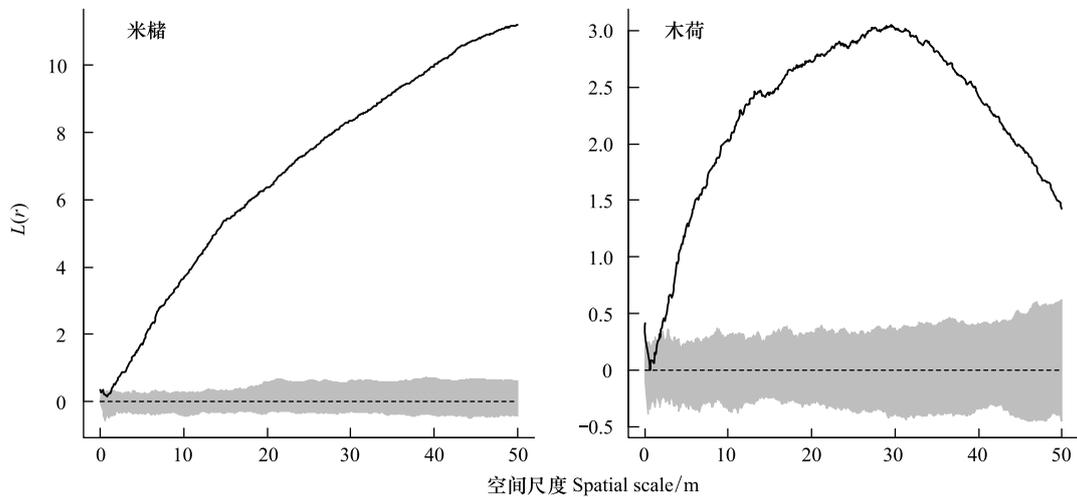


图3 亚热带常绿阔叶林内米楮及木荷个体点格局检验

Fig. 3 Test for spatial point patterns of *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* individuals in a subtropical evergreen broad-leaved forest

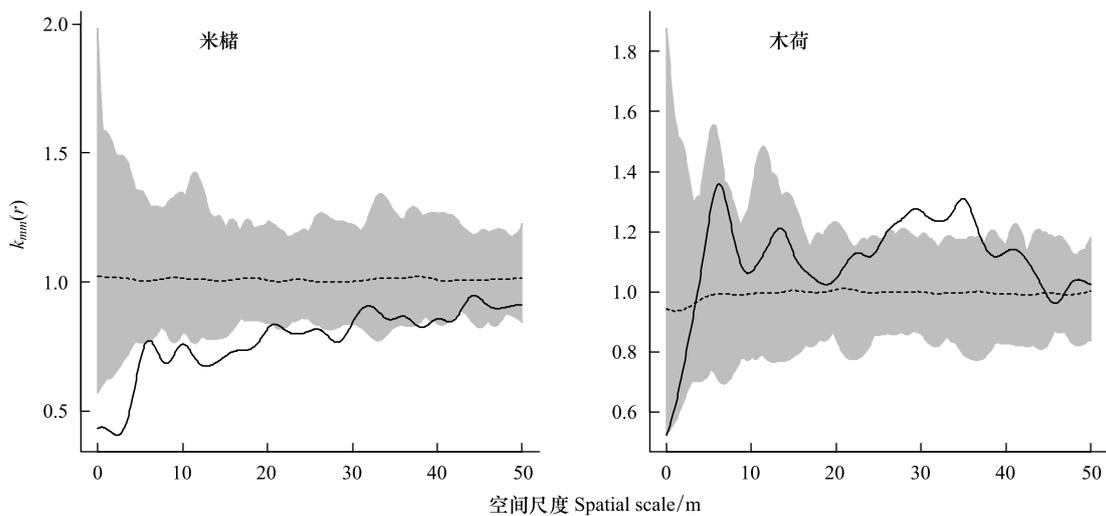


图4 亚热带常绿阔叶林内米楮及木荷生物量点格局检验

Fig. 4 Test for spatial point patterns for biomass of *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* in a subtropical evergreen broad-leaved forest

光、空间等资源的竞争更为激烈。植物个体的位置取决于种群个体的出生和死亡,生物量则与群落的生产力、能量流动紧密相关,生物量与树种个体的空间分布并不耦合,一定程度上说明群落中能量流动与种群个体的周转并无密切联系^[28]。

标记点格局可以为植物种群分析提供更丰富的信息,在探索多样性维持机制的过程中可以与基于个体位置的空间点格局分析互为检验或互为补充。标记相关分析仍有一定的局限性,如不同种群之间的关联性分析及排除生境异质性影响的格局分析还不能够较好的解决,对生物量分布格局进行深入研究时需要探索更加多样的分析方法。标记点格局拓宽了点格局分析的应用情景,可结合实际研究需求,将林木受损程度、健康状况等与森林经营管理紧密相关的数据作为个体标记进一步分析其空间格局分布,未来标记点格局分析在描述森林动态变化、理解及量化生态关系等方面有着广阔的应用前景。

参考文献 (References):

- [1] Watt A S. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 1947, 35(1/2): 1-22.
 [2] Larson A J, Churchill D. Tree spatial patterns in fire-frequent forests of western North America, including mechanisms of pattern formation and

- implications for designing fuel reduction and restoration treatments. *Forest Ecology and Management*, 2012, 267: 74-92.
- [3] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Luo D H, Ni J. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China. *Ecological Research*, 2010, 25(6): 1151-1160.
- [4] Fraver S, D'Amato A W, Bradford J B, Jonsson B G, Jönsson M, Esseen P A. Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(2): 374-385.
- [5] 范娟, 赵秀海, 汪金松, 张春雨, 何俊, 夏富才. 江西九连山亚热带常绿阔叶林优势种空间分布格局. *生态学报*, 2012, 32(9): 2729-2737.
- [6] 张钦弟, 毕润成, 张金屯, Nyobe L, 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.
- [7] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [8] Ripley B D. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 1977, 39(2): 172-212.
- [9] Diggle P J. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. London: Academic Press, 1983.
- [10] 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.
- [11] Schreuder H T, Gregoire T G, Wood G B. *Sampling Methods for Multiresource Forest Inventory*. New York: Jon Wiley & Sons, Inc., 1993.
- [12] Grabarnik P, Myllymäki M, Stoyan D. Correct testing of mark independence for marked point patterns. *Ecological Modelling*, 2011, 222(23/24): 3888-3894.
- [13] Stoyan D, Penttinen A. Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science*, 2000, 15(1): 61-78.
- [14] Das A, Battles J, Stephenson N L, van Mantgem P J. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management*, 2011, 261(7): 1203-1213.
- [15] Somogyi Z, Cienciala E, Mäkipää R, Muukkonen P, Lehtonen A, Weiss P. Indirect methods of large-scale forest biomass estimation. *European Journal of Forest Research*, 2007, 126(2): 197-207.
- [16] 彭少麟, 黄忠良. 生产力与生物多样性之间的相互关系研究概述. *生态科学*, 2000, 19(1): 1-9.
- [17] 岳天祥. 生物多样性研究及其问题. *生态学报*, 2001, 21(3): 462-467.
- [18] Paquette A, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(1): 170-180.
- [19] 贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 2003, 27(6): 835-843.
- [20] Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M, Bugmann H. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 2011, 14(12): 1211-1219.
- [21] Colgan M S, Asner G P. Coexistence and environmental filtering of species-specific biomass in an African savanna. *Ecology*, 2014, 95(6): 1579-1590.
- [22] Kelly C K, Bowler M G. Coexistence and relative abundance in forest trees. *Nature*, 2002, 417(6887): 437-440.
- [23] 国家林业局应对气候变化和节能减排工作领导小组办公室. *造林项目碳汇计量与监测指南*. 北京: 中国林业出版社, 2008.
- [24] R Development Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2005.
- [25] Baddeley A, Turner R. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 2005, 12(6): 1-42.
- [26] 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.
- [27] Lin Y C, Chang L W, Yang K C, Wang H H, Sun I F. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, 2011, 165(1): 175-184.
- [28] Law R, Illian J, Burslem D, Gratzler G, Gunatilleke C, Gunatilleke I. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 2009, 97(4): 616-628.