

DOI: 10.5846/stxb201808101708

兰航宇, 段文标, 陈立新, 曲美学, 王亚飞, 春雪. 小兴安岭天然针阔混交林主要树种空间格局及其关联性. 生态学报, 2019, 39(18): - .

Lan H Y, Duan W B, Chen L X, Qu M X, Wang Y F, Chun X. Spatial point patterns and associations of populations in the coniferous and deciduous broadleaved mixed forest in Xiaoxing'an Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): - .

# 小兴安岭天然针阔混交林主要树种空间格局及其关联性

兰航宇, 段文标\*, 陈立新, 曲美学, 王亚飞, 春 雪

东北林业大学 林学院, 哈尔滨 150040

**摘要:**在小兴安岭天然针阔混交林 1.1 hm<sup>2</sup> 的固定样地内, 本文调查和统计了其物种组成和林分径级结构。运用空间点格局分析方法中的 O-ring 函数, 对种群的空间分布格局及其关联性进行分析。结果表明: 样地内共有乔木树种 15 种, 重要值排在前四位的依次为红皮云杉 (*Picea koraiensis*)、枫桦 (*Betula costata*)、春榆 (*Ulmus davidiana*) 和色木槭 (*Acer mono*), 红皮云杉和枫桦属于样地内的优势种, 重要值分别为 15.81% 和 11.10%。林下更新状态良好, 枫桦的径级结构有呈正态分布的趋势, 其余三种均呈现倒“J”形。O-ring 函数结果证实, 四个主要树种的种群空间分布格局相似, 均在 0—5m 小尺度上呈聚集分布, 随着尺度的增大, 逐渐变为随机分布; 红皮云杉与其他三个主要种群之间在较大尺度上均呈现显著正相关或无相关, 在小尺度上仅与枫桦呈极显著正相关; 色木槭在较小尺度上与其他三个种群呈弱负相关性, 随着尺度的增大, 逐渐变为无相关性。

**关键词:**天然针阔混交林; 种群结构; 空间格局; 种间关联性。

## Spatial point patterns and associations of populations in the coniferous and deciduous broadleaved mixed forest in Xiaoxing'an Mountain

LAN Hangyu, DUAN Wenbiao\*, CHEN Lixin, QU Meixue, WANG Yafei, CHUN Xue

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** Species composition and populations' diameter class structure were investigated in a 1.1 hm<sup>2</sup> permanent plot in the coniferous and deciduous broadleaved mixed forest in Xiaoxing'an Mountain. Using O-ring functions in the spatial point pattern analysis, the populations' spatial distribution patterns and spatial association are analyzed. The results showed that there were 15 arbor species in the plot. *Picea koraiensis*, *Betula costata*, *Ulmus davidiana*, and *Acer mono* ranked as the top 4 important species in our plot. *Picea koraiensis* and *B. costata* were the major dominant species with importance values of 15.81% and 11.10%, respectively. This forest was also found to be in good regeneration condition. The size class structure of *B. costata* tended to be normally distributed, while that of the other three populations showed an inverted "J" shape. The results from the O-ring function showed that the spatial distribution pattern of the four main populations was similar, with distributions aggregated at the 0—5 m scale. At increasing scales, distributions shifted from aggregated to random. *Picea koraiensis* had a significant positive or no correlation with the other three main populations at coarse scales, but only had a significant positive correlation with *B. costata* at fine scales. *Acer mono* had a non-significant negative correlation with the other three populations at fine scales. As the scale increased, no correlation was found.

**Key Words:** Natural mixed forest; population structure; spatial pattern; spatial association

基金项目: 国家自然科学基金 (31670627, 31270666)

收稿日期: 2018-08-10; 网络出版日期: 2019-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dwbiao88@163.com

植物种群的空间格局是种群生物学特性、生长环境条件与种内种间关系等因素综合相互作用的结果<sup>[1]</sup>。种群空间分布格局一般分为以下三种类型:随机分布、聚集分布和均匀分布<sup>[2]</sup>。研究种群的空间格局及其关联性,对分析种群的形成及其维持机制有着重要的意义<sup>[3]</sup>。在过去的二十年里,对生态学研究中的空间模式分析越来越受欢迎<sup>[4-5]</sup>,例如 Perry 等人通过空间格局来推断植物种群发生的某些潜在过程<sup>[6]</sup>。植物种群的空间格局可能是由于不同的生长环境和生长过程造成的,如种子传播、种内竞争、种间竞争、干扰和环境异质性等<sup>[7-8]</sup>,可以在不同的空间尺度下进行分析,通过植物种群构成的不同空间结构来分析种群之间发生的不同关联性<sup>[4]</sup>。生态学研究过程与空间格局关系密切,是认识植物种群动态的依据,也是森林的重要特征之一<sup>[9]</sup>。

目前,国内外对种群空间格局的研究主要应用 Ripley's K 函数和 O-ring 函数。但是 Ripley's K 函数统计了以某一距离为半径的所有圆内的信息,在分析种群空间格局及其关联性时,随着尺度的增大,大尺度与小尺度上的分析结果相互混合,产生累积效应,而 O-ring 函数统计了以某一距离为半径的圆环上宽度的圆环内的信息,其能避免大尺度上的累积效应,更有效的反映出种群内任意尺度的空间分布格局及其关联性<sup>[10]</sup>。例如杜志等<sup>[2]</sup>和杨华等<sup>[11]</sup>分别对长白山不同演替阶段针阔混交林的树种空间分布格局及其关联性进行了探究。Darliana 等对不同生长阶段的酒神菊属(*Baccharis*)灌木丛的空间格局进行了研究<sup>[12]</sup>。分析其林分内优势物种的空间分布格局,对群落结构的维持和了解其生态过程具有重要的意义<sup>[13-14]</sup>。分析其种群的空间关联性,有利于分析优势物种的相互作用和在不同生长环境条件下存在的差异等<sup>[15]</sup>。

中国东北针阔混交林位于中国东部植被连续分布带的北端,主要包括小兴安岭和长白山等地,其深受海洋性气候的影响,是一种过渡性的植被类型<sup>[16]</sup>。小兴安岭天然针阔混交林内有丰富的森林资源和许多珍贵树种,是国内木材主要的供给地。但由于长时间承担木材生产的任务,森林资源损失严重,部分天然针阔混交林退化为草地或灌丛等<sup>[17]</sup>。二十一世纪之后,我国开始重视森林对生态功能的改善作用,虽然经过林业生态建设方面的改革调整,在 2011 年全面停止森林主伐,森林生态资源得到保护,但是恢复其原有的生态功能仍需要采取有效的措施<sup>[18]</sup>。本文运用空间点格局 O-ring 函数,统计分析小兴安岭天然针阔混交林群落物种组成和种群空间格局及其关联性,这将为此林型的可持续经营和生态环境保护提供有效的参考与科学依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究地处于黑龙江省伊春市带岭区凉水国家级自然保护区(128°47'8"—128°57'19"E,47°6'49"—47°16'10"N),属于北方针阔混交林。该区属于低山丘陵地带,一般南坡短而陡,北坡缓而长。气候总的特点是冬长夏短,夏季湿凉多雨,冬季严寒干燥。因为纬度较高,所以太阳辐射量较少,年平均气温只有-0.3℃,年平均最高气温 7.5℃。保护区内既有从未采伐过的原始林,又有经火烧或皆伐后形成的处于各个自然演替阶段的次生林,几乎囊括了小兴安岭山脉的所有森林类型。地带性土壤为暗棕壤,土色以暗色为主,向下逐渐变浅,土壤肥力较高。本次试验选取的是小兴安岭天然针阔混交林。林内主要树种有红皮云杉(*Picea koraiensis*)和枫桦(*Betula costata*),伴生树种主要有春榆(*Ulmus davidiana*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、毛赤杨(*Alnus sibirica*)、色木槭(*Acer mono*)、稠李(*Padus racemosa*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)和水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)等。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地选取及外业调查

2017 年 8 月在小兴安岭天然针阔混交林 1.1 hm<sup>2</sup>(100m×110m)的矩形固定样地内,将样地划分为 110 个 10m×10m 的网格,对样地内胸径≥2cm 的林木进行每木检尺;使用布鲁莱斯测高器测量树高,通过网格对每株检尺木进行定位,并记录每株检尺木的种类。

#### 1.2.2 数据分析方法

通过对该样地内各树种重要值的比较,确定群落内的优势种群,选取重要值前四位的种群,以样地内各种

群的空间点坐标为基础数据,采用单变量的 O-ring 函数,分析样地内主要种群的空间格局,运用双变量的 O-ring 函数,分析样地内主要种群的空间关联性。为了获得更有效的分析结果,数据分析中须仔细选择零假设模型<sup>[19-20]</sup>。对于单变量点格局分析,如果物种没有明显的受环境等因素的影响,散点图大致呈现均匀分布,则采用完全随机(complete spatial randomness, CSR)零假设模型,相反,则采用异质性泊松过程(heterogeneous Poisson process)零假设模型<sup>[21]</sup>;对于双变量点格局分析,考虑到种群之间的竞争是非对称的,采用前提条件零假设模型<sup>[22-23]</sup>。首先保持一个树种的位置固定,用异质性泊松过程零假设对另一个树种的空间分布位置进行随机化,分析两个树种空间关联性的变化,然后保持后一个树种的位置不变,用异质性泊松过程零假设对前一个树种的空间分布位置进行随机化,再次分析两个树种空间关联性的变化<sup>[24-25]</sup>。采用 Monte-Carlo 拟合和检验 O-ring 函数,计算置信区间。空间尺度为样地最短边长的一半,即 50m,步长值为 1m。

### 1.2.3 数据处理

利用 Excel 2010 和 IBM SPSS Statistics 20 进行数据统计与分析,利用 Programita for Point Pattern Analysis 2010 软件进行主要种群和种群之间的点格局分析。利用 Monte-Carlo 模拟检验 100 次,得到由上下两条包迹线围成的 99%的置信区间,利用 Sigmaplot 12.0 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 样地内种群结构特征

由表 1 可知,小兴安岭天然针阔混交林样地内共有乔木 15 种,其中包括 3 种针叶树种,红皮云杉、臭冷杉和红松。样地内所有物种的总胸高断面积为 23.73m<sup>2</sup>/hm<sup>2</sup>,其胸高断面积大于 1.00m<sup>2</sup>/hm<sup>2</sup>的物种有四个,分别为红皮云杉、枫桦、春榆和色木槭,其重要值也位于前四位,其中红皮云杉和枫桦的胸高断面积之和占样地总胸高断面积的 46.66%。红皮云杉的相对优势度、相对频度和重要值最高,分别为 24.16%、13.57%和 15.81%,为该林分的优势树种;虽然枫桦株数比春榆和色木槭的少,但由于该物种具有更大的平均胸径,因而其相对优势度与重要值高于二者,位于第二位。由此可见,大径级的树木更易成为优势树种。春榆的相对优势度与重要值位于第三位;稠李与色木槭虽然平均胸径相对较小,但是株数与相对密度分别位于第一位和第二位,在林分中占有一定的优势;青杨、黄檗和山荆子的株数均不到 10 株,在林分中出现频率很低,属于偶见树种。

表 1 样地内种群组成的数量特征  
Table 1 Quantitative characteristics of species composition in the sample plot

| 树种<br>Species                    | 株数<br>Number | 平均胸径<br>Mean DBH/cm | 平均断面积<br>Mean basal<br>area/( m <sup>2</sup> /hm <sup>2</sup> ) | 相对密度<br>Relative<br>density/% | 相对优势度<br>Relative<br>dominance/% | 相对频度<br>Relative<br>frequency/% | 重要值<br>Importance<br>value/% |
|----------------------------------|--------------|---------------------|-----------------------------------------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|------------------------------|
| 红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>     | 204          | 19.28               | 5.96                                                            | 9.70                          | 24.16                            | 13.57                           | 15.81                        |
| 枫桦 <i>Betula costata</i>         | 87           | 27.36               | 5.12                                                            | 4.14                          | 21.58                            | 7.58                            | 11.10                        |
| 春榆 <i>Ulmus davidiana</i>        | 175          | 16.72               | 3.84                                                            | 8.33                          | 12.01                            | 8.99                            | 9.78                         |
| 色木槭 <i>Acer mono</i>             | 207          | 9.11                | 1.35                                                            | 9.85                          | 5.69                             | 9.17                            | 8.23                         |
| 稠李 <i>Padus racemosa</i>         | 240          | 5.49                | 0.57                                                            | 11.42                         | 2.37                             | 10.22                           | 8.00                         |
| 毛赤杨 <i>Alnus sibirica</i>        | 151          | 11.23               | 1.50                                                            | 7.18                          | 5.96                             | 7.40                            | 6.85                         |
| 臭冷杉 <i>Abies nephrolepis</i>     | 95           | 14.32               | 1.53                                                            | 4.52                          | 6.46                             | 5.64                            | 5.54                         |
| 紫椴 <i>Tilia amurensis</i>        | 68           | 15.62               | 1.30                                                            | 3.23                          | 5.50                             | 4.41                            | 4.38                         |
| 红松 <i>Pinus koraiensis</i>       | 67           | 12.75               | 0.86                                                            | 3.19                          | 3.61                             | 6.17                            | 4.32                         |
| 花楷槭 <i>Acer ukurunduense</i>     | 62           | 5.88                | 0.17                                                            | 2.95                          | 0.71                             | 3.35                            | 2.34                         |
| 水曲柳 <i>Fraxinus mandschurica</i> | 21           | 20.22               | 0.67                                                            | 1.00                          | 2.84                             | 2.64                            | 2.16                         |
| 鼠李 <i>Rhamnus davurica</i>       | 24           | 6.17                | 0.07                                                            | 1.14                          | 0.30                             | 2.47                            | 1.30                         |
| 青杨 <i>Populus cathayana</i>      | 3            | 27.14               | 0.17                                                            | 0.14                          | 1.59                             | 0.53                            | 0.75                         |
| 黄檗 <i>Phellodendron amurense</i> | 8            | 12.01               | 0.09                                                            | 0.38                          | 0.38                             | 1.23                            | 0.67                         |
| 山荆子 <i>Malus baccata</i>         | 9            | 5.17                | 0.02                                                            | 0.43                          | 0.08                             | 1.06                            | 0.52                         |
| 合计 Total                         | 1430         | 208.47              | 23.39                                                           | 100.00                        | 100.00                           | 100.00                          | 100.00                       |

分析采用了巢式取样的方法,绘制了物种个数—面积曲线图(图 1a)和个体数量—面积曲线图(图 1b)。从图 1a 可以看出,当取样面积小于  $700\text{m}^2$  时,随着取样面积的不断增大,物种个数迅速增加,当取样面积达到  $900\text{m}^2$  时,物种个数达到最大,为 15 种,不再增加。从图 1b 可以看出,当取样面积小于  $2000\text{m}^2$  时,随着取样面积的增加,个体数量增长缓慢,但当取样面积大于  $2000\text{m}^2$ ,个体数量随着取样面积的增大有呈现线性增长的趋势,其斜率基本保持稳定,说明在该林分内,面积为  $11000\text{m}^2$  ( $1.1\text{hm}^2$ ) 的固定样地,可以表明其树种组成和群落结构<sup>[26]</sup>。

在该样地内,林木总胸径分布状态呈近似倒“J”型曲线(图 2)。径级在 2—4cm 的株数最多,共为 782 株,随着径级逐渐增大,株数逐渐减小,胸径  $>60\text{cm}$  的只有 8 株,树木的胸径变化范围很广,为 2—72.2cm,具有最大胸径的个体为春榆。从图 3 可以看出,枫桦的分布曲线与其他三个种群有所差异,红皮云杉、春榆和色木槭的径级分布呈明显倒 J 型,小径级个体 ( $\text{DHB} \leq 12$ ) 较多,林内更新较好,处于增长阶段。枫桦的个体数量较少,胸径多数集中在 28—40cm 的范围内,呈衰退趋势。

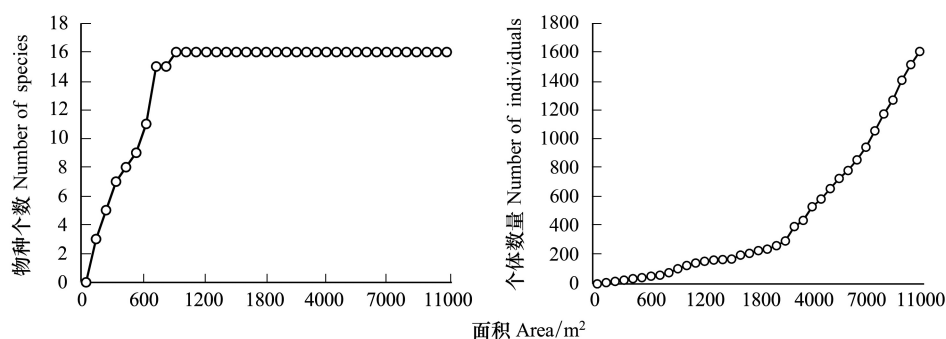


图 1 样地内物种个数和个体数量面积曲线

Fig.1 Species curve and individuals curve in the sample plot

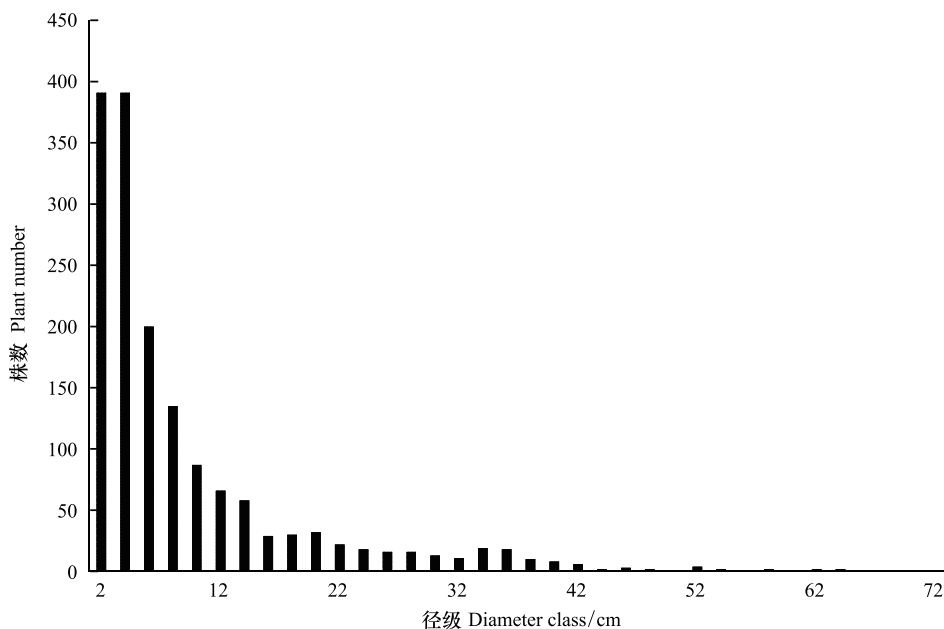


图 2 样地内林木的径级结构

Fig.2 Diameter class structure of forest trees in the sample plot

## 2.2 主要种群的空间分布格局

选取重要值排在前 4 位的红皮云杉、枫桦、春榆、色木槭来进行种群的空间分布格局分析(图 4)。从图 4

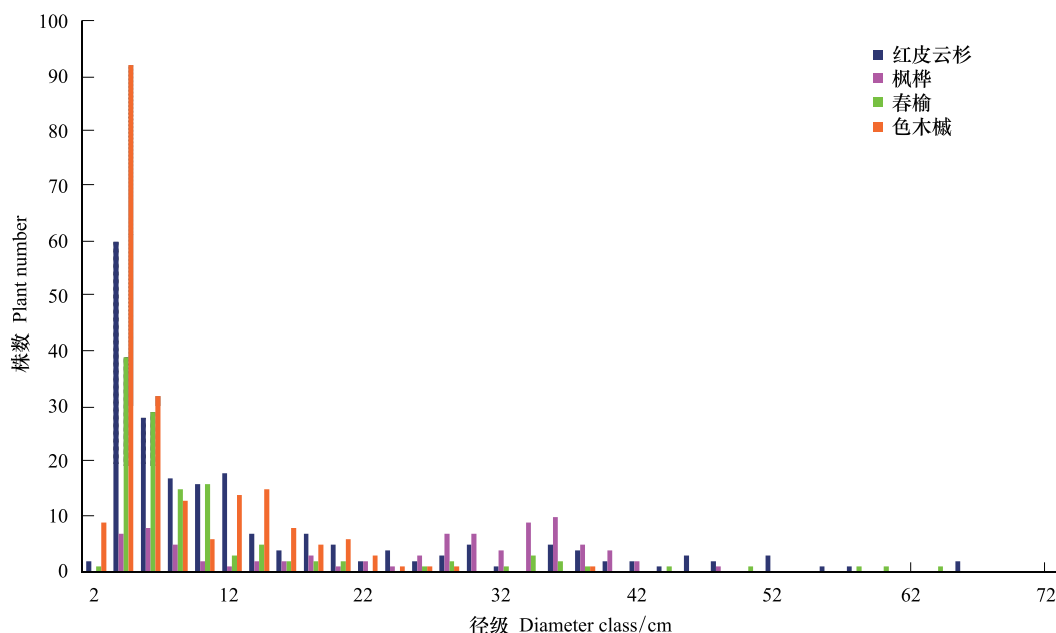


图 3 主要树种的径级结构

Fig.3 Diameter class structure of main tree species

看出,相比较而言,红皮云杉的分布较为均匀,枫桦、春榆和色木槭分布不均匀,枫桦集中分布在样地的西北和东南方向,呈对角线相对分布,春榆则相反,较为集中分布在样地的东北和西南方向,呈对角线分布,而色木槭分布方式与其他三个种群都不同,集中分布在东北、西北和东南三个方向。

由图 5 可以看出,运用单变量 O-ring 函数分析的结果表明,红皮云杉、枫桦、春榆和色木槭均呈现相似的点格局分布,随着尺度的增大,均为聚集分布减弱变为随机分布,且均在尺度 1—2m 呈现聚集分布,其春榆在此尺度上的聚集程度最大,色木槭的聚集程度最小。色木槭在尺度 3—5m 和春榆在尺度 3—4m 与 5—7m 上也呈现聚集分布。枫桦在尺度 6—7m、春榆在尺度 11—13m 和色木槭在尺度 9—10m 上呈现轻微的统一分布。之后,随着尺度的增大,均表现为随机分布。

### 2.3 主要种群的种间空间关联性

由图 6 可以看出,采用双变量 O-ring 函数分析的结果表明,只有红皮云杉和枫桦之间在尺度 1—2m 的关联性均呈现显著正相关,当尺度>2m 时,两者为无相关性,枫桦与红皮云杉在尺度 2—11m、14—17m 和 18—21m 上呈现负相关,在其余尺度上均无相关性;红皮云杉与春榆间的关联性在尺度 2—26m 上呈现负相关,而春榆与红皮云杉在大多数尺度上均呈现无相关性;红皮云杉与色木槭的关联性在大多数尺度上呈无相关性,色木槭与红皮云杉在尺度 2—15m 上呈弱负相关性,在尺度>26m 时呈弱正相关性;枫桦与春榆、色木槭与春榆和色木槭与枫桦在大多数尺度上表现为无相关性,而春榆与枫桦、春榆与色木槭和枫桦与色木槭在尺度 2—13m、1—17m 和 1—13m 均表现为负相关性。

## 3 讨论与结论

### 3.1 物种组成与径级结构的特征

从小兴安岭天然针阔混交林群落结构来分析,胸径 $\geq 2\text{cm}$ 的乔木树种共有 15 种,种群密度有很大差异,与李文华<sup>[27]</sup>和张觅等<sup>[28]</sup>的调查有一定的差异。此样地以红皮云杉作为主要针叶树种,以株数 204 株、平均胸径 19.28cm 和重要值 15.81%在群落中占有明显的优势地位。枫桦以株数 87 株、平均胸径 27.36cm 和重要值 11.10%,也在群落中占有比较明显的优势地位。红皮云杉和枫桦的胸高断面积值较高,处于林冠上层,对林分内有效资源的争夺能力较强,对林分未来发展影响较大。虽然春榆、色木槭、稠李和毛赤杨等阔叶类树种

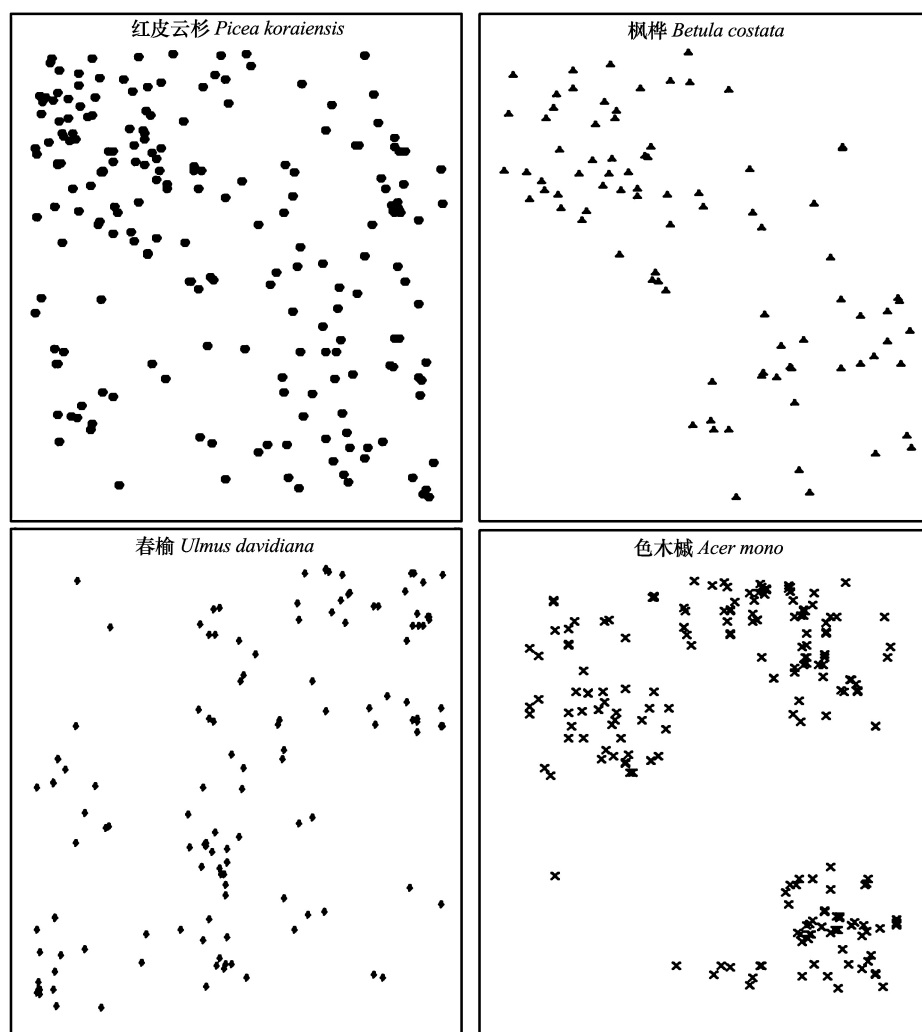


图4 样地内主要种群的点状分布

Fig.4 Point distribution of main populations in the sample plots

A:红皮云杉 *Picea koraiensis*; B:枫桦 *Betula costata*; C:春榆 *Ulmus davidiana*; D:色木槭 *Acer mono*

的重要值较大,株数较枫桦多,但是这些树种平均胸径与胸高断面积均较小,为小径级,而枫桦为大径级,且枫桦的径级结构有呈正态分布的趋势,作为样地的先锋树种,会随着演替的进行逐渐消失<sup>[19-26]</sup>。红皮云杉、臭冷杉和红松等针叶类树种的平均胸径较小,为中径级,处于生长阶段。从径级上来看,整个林分呈近似倒“J”型分布,林分中小径级林木占大多数,大径级林木较少,根据林木个体之间的竞争理论,这种径级结构的分布是合理的,这与李意德等研究结果一致,这种径级结构有利于群落的更新与演替,保证群落的稳定发展<sup>[29]</sup>。

从物种个数-面积曲线可看出,样地面积达到 900m<sup>2</sup>时,物种个数就可达到 15 种,当样地面积达到 10000m<sup>2</sup>时,总个体数量在 1400 株以上,这与景鑫等<sup>[19]</sup>建立 15000m<sup>2</sup> (15 hm<sup>2</sup>) 样地的物种组成和个体数量相似。该样地在较小面积上包含了较多的物种数量,可能是由于环境地理位置的不同所导致的,但若建立较大的样地面积,不一定能保证林分类型的准确性<sup>[26]</sup>。

### 3.2 主要种群的空间分布格局

本研究主要分析了重要值排在前四位种群(红皮云杉、枫桦、春榆和色木槭)的空间格局。种群的空间分布格局受生境异质性的影响,从而在小尺度上表现为聚集分布,随着林木径级的不断增大,种内竞争逐渐增强,林木个体数量逐渐减小,种群的空间分布格局由聚集分布变为随机分布<sup>[30-31]</sup>。本研究也符合这一规律。O-ring 函数分析结果表明,四个树种种群的空间分布格局均类似,均在小尺度上呈聚集分布,随着尺度的增

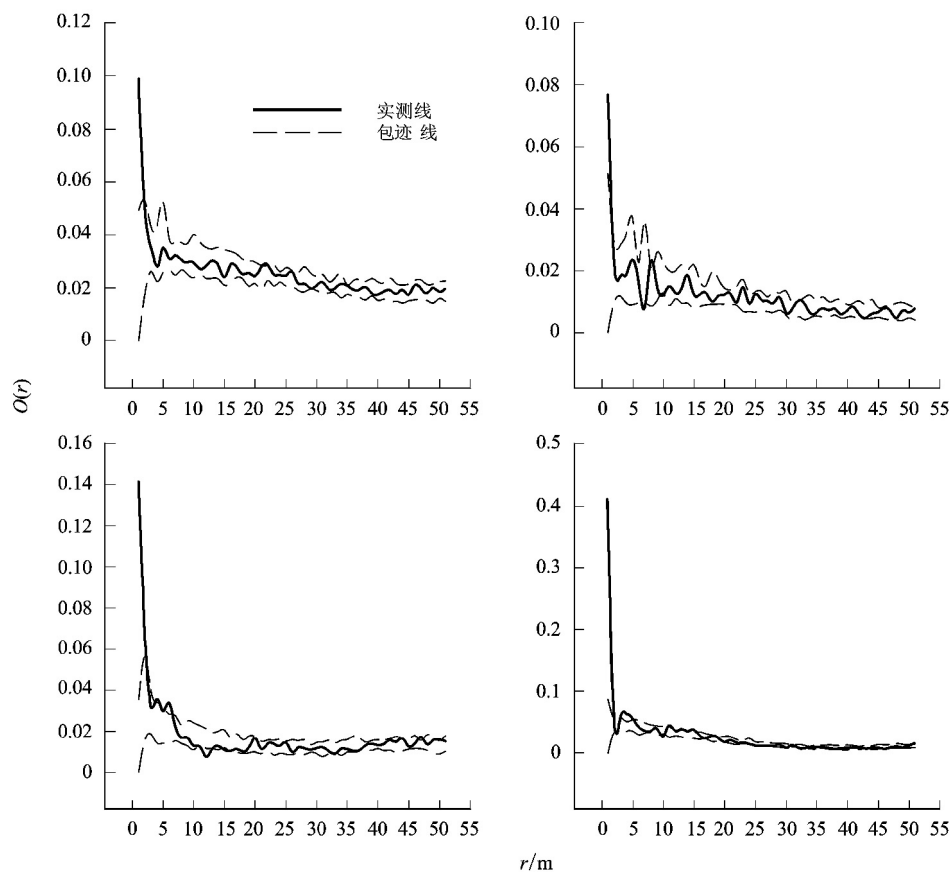


图5 样地内主要种群的点格局分析

Fig.5 Point pattern analysis on main populations in the sample plot

加,由聚集分布变为随机分布,均匀分布极少;色木槭为小径级林木,幼树较多,胸高断面积较小,说明色木槭很难进入该林分的主林层,导致其聚集程度最大,有利于进行资源竞争,但随着种内和种间竞争逐渐增强,死亡率也会逐渐增大。这与侯红亚等“小径木个体表现为较强的聚集分布”的结论<sup>[32]</sup>一致,与杨华等的分析较为相似<sup>[11]</sup>;红皮云杉和枫桦的径级与胸高断面积较大,其聚集程度较小,加大了对光照等资源的竞争,导致自然稀疏效应,从而减弱种群的聚集程度,逐渐趋于随机分布<sup>[2]</sup>。这与长白山种群的空间分布格局有所差异<sup>[33]</sup>。该样地的臭冷杉平均胸径较小,个体数量较少,处于幼树成长阶段,会随着演替的进行逐渐成为该群落的优势树种。

### 3.3 主要种群间的空间关联性

种群间的空间关联性与种群自身的生长环境与生物学特性相关。当种群间呈现正相关时,则表明其生长环境条件相似;当种群间呈现负相关时,则表明其生长环境有所差异<sup>[34-35]</sup>,同时体现出了种群间的竞争关系,同样受空间尺度的影响<sup>[36]</sup>。O-ring 函数分析结果表明,红皮云杉与枫桦、春榆和色木槭的空间关联性在较大尺度上均呈现正相关或无相关,在小尺度上,仅与枫桦呈现明显的正相关,枫桦作为样地内的先锋树种,优先生长,与红皮云杉互利共生,待环境条件得到改善后,与顶级树种红皮云杉产生对资源互相利用的协调性<sup>[37]</sup>,与其他种群多数呈现无相关或正相关;由于个体生物学特性不同,红皮云杉属于浅根性,易风倒,先锋树种枫桦和伴生树种春榆与色木槭则属于深根性,根系成层分布,形成生态位分离,使得红皮云杉与种群之间竞争较缓,互利共存<sup>[38]</sup>。随着演替的发展,在较长的时间内,红皮云杉都会以绝对的优势成为林分内的顶级种群,这与长白山种群空间关联性相似<sup>[11]</sup>。但是该林分内色木槭在小尺度上与其他三个优势种群呈弱负相关性,随着尺度的增大逐渐变为无相关性,由于该林分内种群的小径级较多,普遍处于生长阶段,所以对资源的竞争利用逐渐增强,随着尺度逐渐增大,所需要的环境资源也逐渐增多,空间关联性逐渐变为无相关性,与其他地区

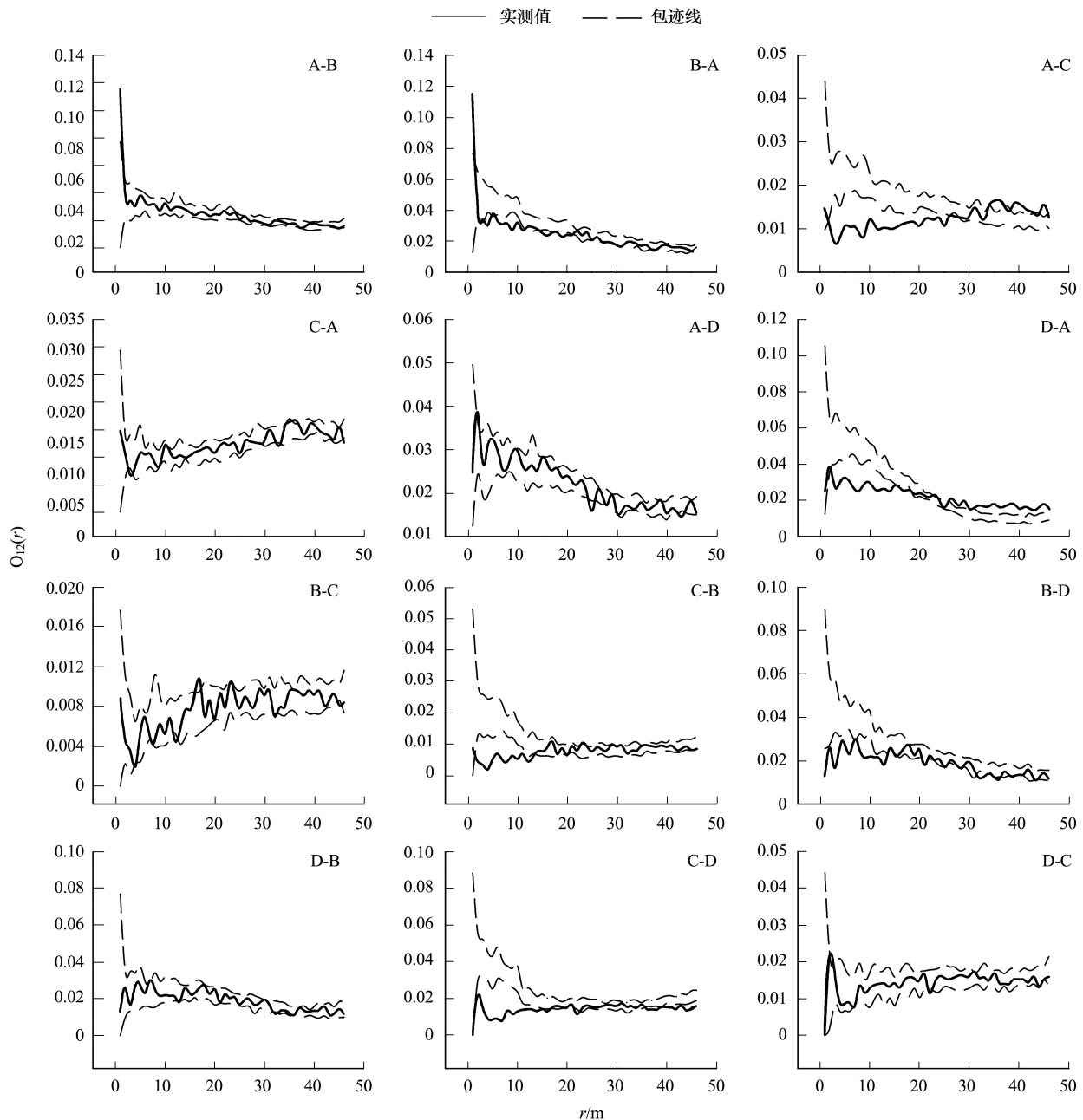


图6 样地内主要种群的种间空间关联性分析

Fig.6 Interspecific analysis on main populations in the sample plot

长白山云冷杉林有所差异。这充分说明了种群间的空间关联性是对环境和空间资源利用相适应的结果<sup>[39-40]</sup>。

本文调查了小兴安岭天然针阔混交林固定样地内的种群结构,并分析其群落物种组成,利用 O-ring 函数,分析主要种群的空间格局及其关联性。该样地是以红皮云杉和枫桦为优势树种的天然针阔混交林,逐渐向谷地云冷杉林演替,物种个数随着面积的增大逐渐趋于稳定,个体数量随面积的增大呈线性增长趋势,正处于群落的生长阶段,林下更新状态良好,群落处于相对稳定的状态。在小尺度上,空间格局以聚集分布为主,仅红皮云杉和枫桦在空间关联性上呈现正相关性,互利共生,随着空间尺度的增大,种群间的空间关联性已经呈现或有呈无相关性的趋势,从而对林分内光照、水分和养分等有效的空间资源进行充分的利用。为今后研究其生态学过程提供数据信息,对天然针阔混交林的更新保护和可持续经营具有重要意义。

## 参考文献 (References):

- [ 1 ] 刘守江, 苏智先. 四川九顶山西坡红桦林天然种群空间格局及更新研究. 应用生态学报, 2004, 15(1): 1-4.
- [ 2 ] 杜志, 亢新刚, 包昱君, 杨鑫霞. 长白山云冷杉林不同演替阶段的树种空间分布格局及其关联性. 北京林业大学学报, 2012, 34(2): 14-19.
- [ 3 ] Hou J H, Mi X C, Liu C R, Ma K P. Spatial patterns and associations in a quercus-betula forest in northern China. Journal of Vegetation Science, 2004, 15(3): 407-414.
- [ 4 ] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.
- [ 5 ] Velázquez E, Martínez I, Getzin S, Moloney K A., Wiegand T. An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. Ecography, 2016, 39(11): 1042-1055.
- [ 6 ] Perry J N, Liebhold A M, Rosenberg M S, Dungan J, Miriti M, Jakomulska A, Citron - Pousty S. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. Ecography, 2002, 25(5): 578-600.
- [ 7 ] Jeltsch F, Moloney K, Milton S J. Detecting process from snapshot pattern: lessons from tree spacing in the southern Kalahari. Oikos, 1999, 85(3): 451-466.
- [ 8 ] Klaas B A, Moloney K A, Danielson B J. The tempo and mode of gopher mound production in a tallgrass prairie remnant. Ecography, 2000, 23(2): 246-256.
- [ 9 ] Kikvidze Z, Pugnaire F I, Brooker R W, Choler P, Lortie C J, Michalet R, Callaway R M. Linking patterns and processes in alpine plant communities: a global study. Ecology, 2005, 86(6): 1395-1400.
- [ 10 ] 郭垚鑫, 康冰, 李刚, 王得祥, 杨改河, 王大伟. 小陇山红桦次生林物种组成与立木的点格局分析. 应用生态学报, 2011, 22(10): 2574-2580.
- [ 11 ] 杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚. 长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性. 生态学报, 2014, 34(16): 4698-4706.
- [ 12 ] da Costa Fonseca D, de Oliveira M L R, Pereira I M, Gonzaga A P D, de Moura C C, Machado E L M. Spatial pattern of *Baccharis platypoda* shrub as determined by sex and life stages. Acta Oecologica, 2017, 85: 33-43.
- [ 13 ] Barot S, Gignoux J, Menaut J C. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. Ecology, 1999, 80(6): 1987-2005.
- [ 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.
- [ 15 ] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Okuda T. Analyzing the spatial structure of a sri lankan tree species with multiple scales of clustering. Ecology, 2007, 88(12): 3088-3102.
- [ 16 ] 叶俊伟, 袁永革, 蔡荔, 王晓娟. 中国东北温带针阔混交林植物物种的谱系地理研究进展. 生物多样性, 2017, 25(12): 1339-1349.
- [ 17 ] 杨超, 程宝栋, 谢屹, 宋维明. 中国木材产业发展的阶段识别及时空分异特征. 自然资源学报, 2017, 32(2): 235-244.
- [ 18 ] 马文学. 伊春国有林区生态保护与经济转型问题研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
- [ 19 ] 景鑫, 段文标, 陈立新, 王婷, 杜珊, 张玉双, 陈启民. 小兴安岭谷地云冷杉林主要种群及林隙形成木的空间格局. 应用生态学报, 2015, 26(10): 2928-2936.
- [ 20 ] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681-1687.
- [ 21 ] 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.
- [ 22 ] Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. The American Naturalist, 2007, 170(4): E77-E95.
- [ 23 ] 常伟, 党坤良, 武朋辉, 李明雨. 秦岭林区锐齿栎次生林种群空间分布格局. 生态学报, 2016, 36(4): 1021-1029.
- [ 24 ] Wiegand T, Moloney K A. Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology. Boca Raton: CRC Press, 2013.
- [ 25 ] 李国春, 宋华东, 李琦, 卜书海. 太白山巴山冷杉林主要树种与开花秦岭箭竹的空间点格局分析. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3487-3493.
- [ 26 ] 孙越, 夏富才, 何怀江, 刘宝东, 王戈戎, 李良. 长白山东北坡长白落叶松——白桦次生林群落结构特征. 北京林业大学学报, 2016, 38(12): 28-38.
- [ 27 ] 李文华. 小兴安岭谷地云冷杉林群落结构和演替的研究. 资源科学, 1980, 2(4): 17-29.
- [ 28 ] 张觅, 米湘成, 金光泽. 小兴安岭凉水谷地云冷杉林群落组成与空间格局. 科学通报, 2014, 59(24): 2377-2387.

- [29] 李意德. 海南岛尖峰岭热带山地雨林的群落结构特征. 热带亚热带植物学报, 1997, 5(1): 18-26.
- [30] Wright J S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130(1): 1-14.
- [31] 吴初平, 袁位高, 盛卫星, 黄玉洁, 陈庆标, 沈爱华, 朱锦茹, 江波. 浙江省典型天然次生林主要树种空间分布格局及其关联性. 生态学报, 2018, 38(2): 537-549.
- [32] 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.
- [33] 倪瑞强, 唐景毅, 程艳霞, 张春雨, 陈贝贝, 何怀江, 夏富才. 长白山云冷杉林主要树种空间分布及其关联性. 北京林业大学学报, 2013, 35(6): 28-35.
- [34] Moore P D, Chapman S B. *Methods in Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Pub, 1986.
- [35] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, Lafrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [36] Wiegand T, Kissling W D, Cipriotti P A, Aguiar M R. Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. *Journal of Ecology*, 2006, 94(4): 825-837.
- [37] 曹光球, 林思祖, 丁哧, 曹子林. 杉阔混交林中杉木及伴生树种种群空间格局分析. 中南林学院学报, 2002, 22(1): 66-69.
- [38] Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M, Kadmon R. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(43): 17495-17500.
- [39] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 2001, 89(6): 947-959.
- [40] 郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 刘万德, 金哲峰. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2013-2018.