DOI: 10.5846/stxb201905231066

王进,朱江,艾训儒,姚兰,黄小,吴漫玲,朱强,刘松柏.湖北木林子保护区山矾属植物空间分布格局及其关联性.生态学报,2020,40(21):7709-7720. Wang J, Zhu J, Ai X R, Yao L, Huang X, Wu M L, Zhu Q, Liu S B.Spatial distribution pattern and intraspecific and interspecific relationships of genus *symplocosin* Mulinzi Nature Reserve, Hubei Province.Acta Ecologica Sinica,2020,40(21):7709-7720.

湖北木林子保护区山砚属植物空间分布格局及其关 联性

王 进1,朱 江1,2,*,艾训儒1,2,姚 兰1,2,黄 小1,吴漫玲1,朱 强1,刘松柏3

1 湖北民族大学林学园艺学院,恩施 445000
2 生物资源保护与利用湖北省重点实验室,恩施 445000
3 湖北木林子国家级自然保护区管理局,恩施 445000

摘要:物种共存机制是生态学研究的重要问题。以同属物种山矾、光叶山矾为研究对象,分析其空间分布格局和种内、种间关联 性特征。将山矾、光叶山矾分为4个径级,分别归属幼树、小树、中树和成年树4个生长阶段。采用单变量成对相关函数分析空 间分布格局特征;双变量成对相关函数分析种内、种间关联性。结果显示:山矾和光叶山矾径级结构基本一致,均属增长型种 群。在完全空间随机模型下,山矾和光叶山矾主要呈聚集分布,逐渐过渡为均匀分布;在异质泊松模型下,只在小尺度上聚集, 较大尺度范围呈随机分布。种内关联上,山矾各生长阶段主要呈正关联,逐渐向无关联过渡,光叶山矾除小树与成年树外,其余 均呈正关联;排除生境异质性影响后,小尺度呈正关联,其余尺度无关联。种间关联上,在幼树、小树物种对中主要呈负关联,中 树、成年树物种对中多为无关联。研究表明,同属物种山矾和光叶山矾呈种内聚集、种间分离的空间构型,在竞争排除作用下实 现同属共存,有利于亚热带常绿落叶阔叶混交林群落结构稳定和物种多样性维持。

关键词:同属物种;空间分布格局;种内种间关系;物种共存;点格局分析

Spatial distribution pattern and intraspecific and interspecific relationships of genus *symplocosin* Mulinzi Nature Reserve, Hubei Province

WANG Jin¹, ZHU Jiang^{1,2,*}, AI Xunru^{1,2}, YAO Lan^{1,2}, HUANG Xiao¹, WU Manling¹, ZHU Qiang¹, LIU Songbai³

1 School of Forestry and Horticulture, Hubei minzu University, Enshi 445000, China

2 Key Laboratory of Biological Resources Protection and Utilization of Hubei Province, Enshi 445000, China

3 Bureau of Hubei Mulinzi National Nature Reserve, Enshi 445000, China

Abstract: The mechanism of species coexistence is an important issue of ecological research. The spatial distribution pattern and intraspecific and interspecific relationships of *Symplocos sumuntia* and *Symplocos lancifolia* were analyzed in this paper. All *Symplocos sumuntia* and *Symplocos lancifolia* trees were divided into four diameter classes which represented four growth stages: sapling, small tree, medium tree and adult tree. The spatial distribution pattern of *Symplocos sumuntia* and *Symplocos lancifolia* were analyzed by single-variable pair-correlation function, and bi-variate pair-correlation function was used to analyze the intraspecific and interspecific interactions. The results showed that the diameter structure of *Symplocos sumuntia* and *Symplocos lancifolia* was basically the same, and two populations were growing populations. *Symplocos sumuntia* and *Symplocos lancifolia* populations were aggregated distribution characterized by the complete spatial randomness

基金项目:中国生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006);国家重点研发项目(2016YFC0503100);国家林业草原局"森林生态 系统国家定位观测研究站运行补助项目"

收稿日期:2019-05-23; 网络出版日期:2020-09-02

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: 2017052@ hbmy.edu.cn

http://www.ecologica.cn

model, and gradually become to a uniform distribution; Under the heterogeneous Poisson model, the two species only presented aggregation in small-scale and showed a random distribution in the larger scale range. According to the intraspecific relationships, each growth stage was positive association of *Symplocos sumuntia*, and gradually changed into uncorrelated relations; in addition to the small trees and adult trees, the other two growth stages were positively associated with each other for *Symplocos lancifolia*. There was positive association in the small scale, and no association in other scales after excluding habitat heterogeneity. The sapling and small trees mainly displayed negative association of interspecific relationships, while no association for middle trees and adult trees. The results showed that *Symplocos sumuntia* and *Symplocos lancifolia* presented intraspecific aggregation and interspecific segregation patterns of the spatial configuration, and showed coexistence under the action excluded competition from the same genus. It would be beneficial to the stability of community structure and keep maintaining species diversity in subtropical evergreen deciduous broad-leaf mixed forest.

Key Words: same generic plants; spatial distribution pattern; intraspecific and interspecific interactions; species coexistence; point pattern analysis

种群是指一定时期内分布在一定范围的同种生物个体的集合^[1]。种群空间格局是种群个体在二维空间 的分布状况,是生态学研究的热点之一,有助于了解种群生物学特性和潜在生态学过程^[2-3]。种群空间分布 格局及其关联性对物种的生长、繁殖、死亡和资源利用具有显著影响^[3-5]。种群空间分布格局不仅因种而异, 还表现出同一物种在不同生长阶段存在明显差异^[6]。Plotkin 等^[7]发现种群各生长阶段的聚集程度随空间尺 度变化而变化;Comita 等^[8]和 Lai 等^[9]发现同一物种在不同生长阶段对环境的响应不同。因此,研究种群空 间分布格局及关联性有助于探索在群落构建中物种共存机制的作用和潜在的生态学过程^[10]。

目前,种群空间格局研究对象主要集中在优势种或主要种^[11-12]、珍稀濒危植物^[13-14]等类群,而对于同属 物种的空间分布格局研究比较少见。同属物种的研究有利于减少系统发生学差异引起的混淆效应,分析同属 物种的空间格局及关联性,为揭示同属物种共存机制提供了可能^[15-16]。通常同属物种具有共同进化起源,在 生态学和形态学特征上具有许多相似之处,可能会以相似的生活史策略获取资源^[17],使同属物种对生境的趋 同适应性更高。一般在生态学研究中认为同属物种可能存在强烈的种间竞争,从而限制其共存^[18-19]。然而, 以往的研究也有很多不一致的结论,其中两个方面常常被忽略:第一,样本量不足^[20];第二,同属物种是不同 区域或不同生境的^[21],这就不能合理解释同属物种的共存。因此,基于大型固定监测样地且生活在相同或相 似生境范围内的同属物种空间格局及关联性的研究是非常必要的。

湖北木林子国家级自然保护区是常绿落叶阔叶混交林保存最为完好的区域之一^[22]。其中,山矾属作为 木林子大样地的主要优势属之一,包含山矾(Symplocos sumuntia)、光叶山矾(Symplocos lancifolia)、薄叶山矾 (Symplocos anomala)、白檀(Symplocos paniculata)和老鼠矢(Symplocos stellaris)5个树种,山矾和光叶山矾是木 林子大样地的主要优势种^[23-24]。本研究基于木林子保护区的山矾和光叶山矾进行同属物种空间格局及种间 关联分析,试图回答以下几个问题:(1)山矾和光叶山矾在种群结构和空间分布格局上是否存在差异?(2)它 们的空间分布格局和空间关联性是如何随空间尺度和物种各生长阶段变化的?(3)同属物种之间是否存在 强烈竞争?

1 研究区概况

湖北木林子国家级自然保护区位于恩施土家族苗族自治州鹤峰县境内,地理坐标 109°59′30″— 110°17′58″E,29°55′59″—30°10′47″N,海拔 1100.0—2095.6 m,属武陵山脉北支余脉,地势由西北和东南向中 间逐渐倾斜。该区属于亚热带季风性湿润气候,雨热同期,时空分布不均。土壤为黄棕壤、棕壤和黄壤。主要 植被类型为亚热带常绿落叶阔叶混交林^[25]。

木林子大样地位于湖北木林子国家级自然保护区核心区内,距最高峰——牛池峰(海拔 2095.6 m)约

500 m。样地内蒸发小,湿度大,年降水量 1733 mm,年平均相对湿度为 82%,无霜期 270—279 d^[22],年平均气 温为 15.5℃,全年有效积温(≥10℃)约 4925.4℃。海拔介于 1588.5—1780.2 m,坡度介于 13.6°—49.6°,坡向 介于 94.8—226.8,土壤为黄棕壤,pH 值为 4.5—6.5。

2 研究方法

2.1 样地设置及调查

2013 年在木林子国家级自然保护区选择地势相对 平缓、内部地形相对一致的区域,按照热带林业科学中 心(CTFS)样地建设标准和监测技术规范^[26],建立东西 长 300 m、南北长 500 m 的 15 hm²固定监测样地(图 1)。 对样地内胸径(DBH)≥1.0 cm 的山矾和光叶山矾进行 每木检尺(DBH<1.0 cm 的山矾和光叶山矾幼苗直接记 数统计),在 1.3 m 处油漆标记、挂牌,测定 DBH、树高, 记录植株萌生状况,观测植物个体的相对坐标值和海 拔、坡度、坡向等生境因子。

2.2 优势种径级划分

参照相关研究的径级划分^[27],结合山矾和光叶山 矾的胸径特征,划分4个径级:1 cm≤径级 I <2.5 cm、 2.5 cm≤径级 II <5 cm、5 cm≤径级 II <10 cm、径级 IV ≥ 10 cm。为分析山矾和光叶山矾各生长阶段的空间分布 格局及关联性,分为幼树(径级 I)、小树(径级 II)、中 树(径级 III)和成年树(径级 IV)4个生长阶段。



图 1 木林子大样地地形图 Fig.1 Topographic map of Mulinzi large sample plot

2.3 点格局分析方法

利用成对相关函数 g(r)进行点格局分析。g(r)函数由 Ripley K函数 $K(r) = \pi r^2$ 推演而来^[28]。g(r)函数能较为敏感地判断某一尺度上点的实际分布偏差期望值的程度,排除计算过程产生的累积效应,是评估聚集程度的重要分析方法。利用单变量 g(r)函数分析物种的空间聚集程度,函数为:

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{dK(r)}{d(r)}$$

式中,r为空间尺度距离。

采用双变量 g12(r) 函数分析 2 个不同群体的空间关联性,函数为:

$$g_{12}(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{d K_{12}(r)}{d (r)}$$

选择具有明确生态学意义、能准确描述数据偏离理论程度的零假设模型(null model)对空间点格局分析 非常关键^[29]。本研究选用以下零模型^[29-30]:(1)完全空间随机模型(complete spatial randomness, CSR):假设 物种空间分布不受任何生物或非生物过程影响,在研究区域内各点出现的概率相同。(2)异质泊松模型 (heterogeneous Poisson, HP):依据密度函数 $\lambda(s)(s$ 表示样地内任意一点的位置,用坐标(x, y)表示)决定个 体的分布,运用高斯核函数^[31]进行密度估计,选取 sigma = 25 m 消除大尺度上的生境异质性的影响。(3)前 提条件模型(antecedent condition, AC):让高龄级的位置固定不变,低龄级的位置随机变化。单变量 g(r)函 数采用完全空间随机模型和异质泊松模型;双变量 $g_{12}(r)$ 函数采用完全空间随机模型和前提条件模型。通过 99 次 Monte Carlo 随机模拟,分别利用模拟的最大值和最小值生成上下两条包迹线,计算 99%的置信区间。当 g(r)值和 $g_{12}(r)$ 值在包迹线上方时,呈聚集分布或正关联;在包迹线之间时,呈随机分布或无关联;在包迹线 下方时,呈均匀分布或负关联。采用 R 3.4.1 中"spatstat"程序包进行数据分析;采用 Origin 2017、SigmaPlot 12.5等软件进行绘图。

3 结果与分析

3.1 山矾与光叶山矾的径级结构

在 15 hm²样地中,山矾有 3415 株,光叶山矾有 2724 株,分别占样地树木总株数的 4.1%和 3.2%。尽管 山矾和光叶山矾在个体数上存在较大差异,但都呈典型 金字塔形结构(图 2)。从生长阶段来看,个体数较多的 山矾的中树、成年树个体数较少,而个体数较少的光叶 山矾中树、成年树个体数却相对较多。综上,样地内山 矾和光叶山矾属增长型种群,林下存在丰富的幼树和小 树等幼龄个体,种群更新状况良好。

3.2 山矾与光叶山矾及各生长阶段的空间分布及空间 点格局分析

山矾和光叶山矾各生长阶段的空间分布如图 3 所示。山矾和光叶山矾在样地内的空间分布具有较为明显的聚集斑块状分布特征。其中,山矾种群各生长阶段 主要分布在样地海拔较低的东部和东北部;光叶山矾种 群各生长阶段主要分布在样地海拔较高的西部和西南 部,在样地北部也有部分聚集分布。







I—IV表示山矾和光叶山矾的径级结构划分为第1—4径级, I— IV indicates that the diameter structure of *Symplocos sumuntia* and *Symplocos lancifolia* as 1st to 4th grade

基于完全空间随机分布(CSR, complete spatial randomness)和异质泊松分布(HP, heterogeneous Poisson) 模型分析表明,山矾及各生长阶段的空间聚集程度随着尺度增大而逐渐减小,分布特征由聚集分布向均匀分 布过渡(图4、图5)。CSR 模型分析显示山矾及各生长阶段的聚集程度分别是 0—125、0—120、0—100、0— 113、0—48 m;山矾成年树在 r>49 m 后呈随机分布。HP 模型排除 25 m 以上的大尺度生境异质性的影响,结 果显示山矾及各生长阶段的聚集分布尺度分别是 0—36、0—36、0—18、0—18、0—11 m;山矾在 47—75、94— 108、129—150 m 表现为均匀分布;其幼树、小树、中树和成年树也在不同尺度上表现出均匀分布特征。

光叶山矾及各生长阶段的空间聚集程度随尺度增大而逐渐减小,分布特征由聚集分布向随机分布过渡(图4、图6)。CSR模型分析显示光叶山矾及各生长阶段在0—150 m尺度上总体表现为聚集分布,其中幼树在130—150 m、小树在143—150 m区域内由聚集分布过渡为随机分布,而成年树在65—73、93—110、140—148 m有微弱的随机分布特征。HP模型结果显示,光叶山矾及各生长阶段的聚集分布尺度分别是0—26、0—25、0—20、0—20、0—15 m;光叶山矾在67—83 m;幼树在31—42、57—61、68—81 m之间表现出均匀分布特征。

3.3 山矾与光叶山矾各生长阶段的种内关联性

基于完全空间随机模型的双变量 g₁₂(r)函数分析结果表明(图7、图8):山矾幼树、小树、中树和成年树的 空间关联性呈正关联,随尺度增大,逐渐由正关联向负关联过渡;而成年树与小树、中树在较大尺度表现出微 弱的负关联。光叶山矾除小树与成年树在139—150 m 尺度上表现出负关联外,其余生长阶段间都呈正关联, 并随尺度增大,正关联的强度逐渐降低。

基于前提条件模型排除生境异质性影响的分析结果表明(图 7、图 8):山矾幼树与小树在 0—18、115— 132 m 呈正关联,49—72 m 呈负关联,其余尺度无关联;幼树与中树在 0—16 m 正关联,111—125 m 微弱的正 关联波动,59—73 m 负关联,其余尺度无关联;幼树与成年树在 0—29 m 正关联,43—74 m 负关联,其余尺度











Fig.5 Spatial distribution patterns of Symplocos sumuntia in each growth stages

实线表示成对相关函数;虚线表示 99%包迹线;零模型为完全空间随机模型(CSR)和异质泊松模型(HP)

http://www.ecologica.cn



图 6 光叶山矾各生长阶段的空间分布格局



实线表示成对相关函数;虚线表示 99%包迹线;零模型为完全空间随机模型(CSR)和异质泊松模型(HP)



图 7 山矾各生长阶段的种内关联性

Fig.7 The intraspecific relevance in each growth stages of Symplocos sumuntia

实线表示双变量成对相关函数;虚线表示 99%包迹线;零模型为完全空间随机模型(CSR)和前提条件模型(AC, antecedent condition)

7715



图 8 光叶山矾各生长阶段的种内关联性 Fig.8 The intraspecific relevance in each growth stages of Symplocos lancifolia 实线表示双变量成对相关函数; 虚线表示 99% 包迹线; 零模型为完全空间随机模型(CSR)和前提条件模型(AC)

无关联;小树与中树、小树与成年树、中树与成年树分别在 0—17、0—27、0—15 m 呈正关联,其余尺度几乎无 关联。虽然山矾各生长阶段间的空间关联性都呈正关联,但幼树与中树间正关联的程度最低只达到 7.75。光 叶山矾幼树与小树、幼树与中树、小树与中树、中树与成年树在 0—23、0—25、0—18、0—19 m 呈正关联,其余 尺度上无关联;幼树与成年树在 0—2、9—31、96—150 m 呈正关联,其余尺度无关联;小树与成年树在 0—17、 110—146 m 呈正关联,其余无关联。成年树与幼树、小树随着尺度增大从正关联逐渐过渡到无关联,而在较 大尺度时则又表现出正关联特征。

3.4 山矾与光叶山矾各生长阶段的种间关联性

基于完全空间随机模型的双变量 g₁₂(r)函数分析结果表明(图9):山矾幼树和光叶山矾成年树在 5—84 m 呈负关联,在 112—146 m 呈正关联,其余尺度上无关联性;山矾小树与光叶山矾成年树、山矾成年树与光叶山矾成年树在 113—147、111—145 m 表现出由负关联向正关联过渡的特征。山矾和光叶山矾相同生长阶段间除成年树随空间尺度增大表现出由负关联向正关联过渡特征外,主要表现为负关联。

基于前提条件模型排除生境异质性影响的分析结果表明(图9):山矾幼树与光叶山矾幼树、小树、成年树在 37—115、37—114、58—78 m 呈负关联,其余尺度无关联;山矾小树与光叶山矾小树在 46—89 m 为负关联, 其余尺度几乎无关联;山矾幼树与光叶山矾中树在 0—5、109—150 m,山矾小树与光叶山矾中树在 0—17、 104—150 m,山矾中树与光叶山矾中树在 0—8、103—143 m 呈正关联,其余尺度均为无关联,总体呈"U"型趋势;而山矾小树与成年树除 111—146 m 呈正关联外,其余尺度无关联;山矾中树、成年树与光叶山矾成年树间 几乎无关联,但在较大尺度上表现出微弱的正关联特征,这可能是随机波动引起的。



(v)218 Bivariate pair-correlation function 812(v)

http://www.ecologica.cn

7717

4 讨论

通常来说,植物种群结构和空间分布格局是其自身生物学特性、种内种间相互关系及环境因素共同决定 的,可以反映出种群动态变化规律和群落未来发展趋势^[32]。研究表明,同属物种山矾与光叶山矾种群结构基 本一致,呈典型金字塔形。湖北木林子国家级自然保护区是以保护典型中亚热带常绿落叶阔叶混交林为主, 该区受人为干扰较少,山矾和光叶山矾种质资源充沛,样地内地势相对平缓,水热条件较好,适宜幼苗、幼树定 居和存活,故同属物种山矾和光叶山矾种群结构呈增长态势。

已有研究表明,种群空间分布格局与空间尺度关系密切,种群在小尺度下可能呈聚集分布,而在大尺度下则可能为随机分布或均匀分布^[3, 33]。小尺度上,生境异质性可能仅对少量物种的分布有显著影响^[34],而在大尺度上生境异质性被认为是产生植被空间分布格局的主要原因^[35-36]。本研究中(图4、图5、图6),在完全随机分布模型下,山矾和光叶山矾及其各生长阶段主要为聚集分布,其中山矾及其幼树、小树、中树在较大尺度上由聚集分布向均匀分布过渡,这与前人研究结果一致^[29, 37]。Getzin 等^[10]研究表明在大于10 m的尺度上,如果呈聚集分布,就可解释为受到生境异质性的影响。本研究中在0—100 m尺度上呈聚集分布(图4),各生长阶段除了成年树在r>50 m之后呈随机分布外,幼树、小树和中树也表现出聚集分布特征(图5、图6)。结合空间分布图,可以直观地发现山矾和光叶山矾具有明显的生境偏好。同时,在异质泊松分布模型下,山矾和光叶山矾在不同尺度上从聚集分布过渡到随机分布(图4)。综上,可以看出生境异质性是影响山矾和光叶山矾空间格局的重要因素。

种群个体在各生长阶段存在空间分布格局差异,这使得更好的利用有限资源^[38]。一般认为,幼龄个体的 分布格局呈聚集分布,随着尺度增加,种群向均匀分布过渡;种群年龄增加,趋向于随机分布^[30]。本研究结果 符合该规律。另外,我们发现随龄级增加,各生长阶段聚集分布尺度都有下降趋势(图5、图6),这与梁爽 等^[39]、李立等^[39]的研究结果一致。具体表现在幼树、小树阶段很大尺度上呈聚集分布,一方面,可能是母树 周围适宜幼龄个体生长的生境;另一方面,受扩散限制影响,大部分种子不会扩散到离母树较远的位置。在中 树阶段,仅光叶山矾中树 0—150 m 尺度上呈聚集分布(CSR),根据已有研究发现^[40],除幼龄阶段的自疏外, 从中龄林到成熟林,大约有 80%个体被稀疏掉,强烈的第二次自疏可能致使光叶山矾中树呈聚集分布。山矾 和光叶山矾到成年树阶段,树冠基本定型,根部延伸范围广,资源的获取能力和抵御危害的能力增强,密度制 约因素导致的种内种间竞争作用加剧,致使成年树种群密度下降,由聚集分布过渡到随机分布^[41,42]。综上, 各生长阶段表现出不同的空间格局,有利于植物个体获得充足的资源,是种群的一种生存策略和适应机 制^[43]。种群空间聚集尺度随龄级的增大而降低,这也是 Janzen-Connell 空间效应的间接证据之一。

物种各生长阶段的空间关联性可以反映种群的现状和空间分布关系以及个体间的功能关系^[44]。本研究 中,完全随机分布模型下,山矾种内关联性在较大尺度内呈正关联,随尺度增大,正关联程度逐渐降低表现为 无关联;前提条件模型下,仅在小尺度上呈正关联(图7)。而光叶山矾表现出不同的空间关联特征,除小树与 成年树在较大尺度无关联外,其余均呈正关联(图8)。虽有研究表明,种群的主要竞争压力来自种内^[45],但 山矾和光叶山矾各生长阶段的种内关联性几乎没有相互排斥的现象,这可能是同一树种的个体生物学特性的 一致性决定的,体现了同属植物利用环境资源的相似性和生态位重叠以及种群内部正向和相互有利的生态关 系^[46],有利于同属物种种群的共存和发展。

空间分离是物种共存的重要驱动因素之一^[47-48],本研究中,山矾和光叶山矾种间关联性的结果显示,完 全随机分布模型下,山矾幼树与光叶山矾幼树、小树、中树以及山矾小树与光叶山矾小树几个物种对均呈负关 联;而在中树、成年树的物种对间的负关联较弱。前提条件模型下,除山矾幼树与光叶山矾幼树、小树间表现 出负关联外,其他物种对呈无关联。究其原因可能是生态位空间隔离导致的。种群的空间分离格局减少不同 物种间相遇的几率,减少种间竞争能阻止或减缓竞争优势物种对竞争劣势物种的竞争排除作用^[45],有利于同 属物种维持共存,提高森林群落生物多样性。

40 卷

5 结论

湖北木林子国家级自然保护区中,同属物种山矾和光叶山矾均属增长型种群,幼龄个体丰富,种群更新状况良好;空间分布特征随着径级增大,聚集分布向均匀分布过渡;山矾和光叶山矾呈种内聚集、种间分离的空间构型。山矾和光叶山矾作为木林子常绿落叶阔叶混交林动态监测样地的优势树种,正处于稳定增长趋势, 不存在生存风险,这对木林子保护区整个森林群落结构稳定和生物多样性维持有重要意义。湖北木林子 15 hm²固定监测样地作为亚热带常绿落叶阔叶混交林一个很好的研究平台,可以从多个尺度探讨森林空间格局 与生态过程的相互关系。同属植物的空间格局及其种内种间关联性分析只是研究森林空间格局与生态过程 之间的关系和物种多样性维持机制的第一步,其他空间格局问题仍需进一步探讨。

参考文献(References):

- [1] 牛翠娟,娄安如,孙儒泳,李庆芬.基础生态学(第三版).北京:高等教育出版社,2015.
- [2] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.
- [3] 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.
- [4] He F L, 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.
- [5] Druckenbrod D L, Shugart H H, Davies I. Spatial pattern and process in Forest Stands within the Virginia Piedmont. Journal of Vegetation Science, 2005, 16(1): 37-48.
- [6] 祝燕,白帆,刘海丰,李文超,李亮,李广起,王顺忠,桑卫国.北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性.生物多样性,2011, 19(2):252-259.
- [7] Plotkin J B, Chave J, Ashton P S. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. The American Naturalist, 2002, 160(5): 629-644.
- [8] Comita L S, Condit R, Hubbell S P. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. Journal of Ecology, 2007, 95(3): 482-492.
- [9] Lai J S, Mi X C, Ren H B, Ma K P. Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. Journal of Vegetation Science, 2009, 20 (3): 415-423.
- [10] Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F L. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 807-820.
- [11] 杨永川, 达良俊, 陈波. 天童米槠-木荷群落主要树种的结构及空间格局. 生态学报, 2006, 26(9): 2927-2938.
- [12] 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):1066-1072.
- [13] 袁春明,孟广涛,方向京,柴勇,李贵祥,蔺汝涛,王骞,李品荣.珍稀濒危植物长蕊木兰种群的年龄结构与空间分布.生态学报,2012, 32(12):3866-3872.
- [14] 黄明钗, 史艳财, 韦霄, 吴林芳, 吴儒华, 潘子平, 曹洪麟. 珍稀濒危植物金花茶的点格局分析. 生态学杂志, 2013, 32(5): 1127-1134.
- [15] Swenson N G, Enquist B J, Pither J, Thompson J, Zimmerman J K. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. Ecology, 2006, 87(10): 2418-2424.
- [16] Helmus M R, Savage K, Diebel M W, Maxted J T, Ives A R. Separating the determinants of phylogenetic community structure. Ecology Letters, 2007, 10(10): 917-925.
- [17] Ackerly D D, Donoghue M J. Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: phylogeny and correlated evolution in maples (Acer). American Naturalist, 1998, 152(6): 767-791.
- [18] Mooney K A, Jones P, Agrawal A A. Coexisting congeners: demography, competition, and interactions with cardenolides for two milkweed-feeding aphids. Oikos, 2008, 117(3): 450-458.
- [19] Webb C O, Ackerly D D, McPeek M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33(1): 475-505.
- [20] Lloyd K M, Lee W G, Wilson J B. Competitive abilities of rare and common plants: comparisons using Acaena (Rosaceae) and Chionochloa (Poaceae) from New Zealand. Conservation Biology, 2002, 16(4): 975-985.
- [21] Debussche M, Thompson J D. Habitat differentiation between two closely related Mediterranean plant species, the endemic Cyclamen balearicum

and the widespread C. repandum. Acta Oecologica, 2003, 24(1): 35-45.

- [22] 黄永涛,姚兰,艾训儒,吕世安,丁易.鄂西南两个自然保护区亚热带常绿落叶阔叶混交林类型及其常绿和落叶物种组成结构分析.植物生态学报,2015,39(10):990-1002.
- [23] 姚兰. 湖北木林子保护区 15hm²大样地森林群落结构及多样性[D]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [24] 冯广,姚兰,艾训儒,黄继红,路兴慧,丁易,臧润国.鄂西南亚热带常绿落叶阔叶混交林土壤空间异质性.生态学报,2016,36(23): 7635-7643.
- [25] 姚兰, 艾训儒, 易咏梅, 黄永涛, 冯广, 刘峻城. 鄂西南亚热带常绿落叶阔叶混交林优势种群的结构与动态特征. 林业科学, 2017, 53 (2): 10-18.
- [26] Condit R. Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama, and a Comparison with Other Plots. Berlin: Springer Verlag, 1998.
- [27] 徐学红,于明坚,胡正华,李铭红,张方钢.浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态.生态学报,2005,25(3):645-653.
- [28] Ripley B D. The second-order analysis of stationary point processes. Journal of Applied Probability, 1976, 13(2): 255-266.
- [29] 梁爽, 许涵, 林家怡, 李意德, 林明献. 尖峰岭热带山地雨林优势树种白颜树空间分布格局. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1273-1282.
- [30] 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.
- [31] Diggle P J. Statistical analysis of spatial point patterns. 2nd ed. London: Eaward Aronold, 2003.
- [32] Veblen T T, Ashton D H, Schlegel F M. Tree regeneration strategies in a lowland nothofagus-dominated forest in South-Central Chile. Journal of Biogeography, 1979, 6(4): 329-340.
- [33] 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.
- [34] 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.
- [35] Clark D B, Clark D A, Read J M. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology, 1998, 86(1): 101-112.
- [36] Takyu M, Aiba S I, Kitayama K. Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. Plant Ecology, 2002, 159(1): 35-49.
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] 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.
- [40] 李永萍. 云龙天池省级自然保护区云南松更新和自疏及其冗余机制的研究[D]. 昆明: 云南大学, 2006.
- [41] 祝燕. 古田山亚热带常绿阔叶林密度制约普遍性研究[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2009.
- [42] 蔡飞. 杭州西湖山区青冈种群结构和动态的研究. 林业科学, 2000, 36(3): 67-72.
- [43] Hubbell S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. Ecology, 2006, 87(6): 1387-1398.
- [44] 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.
- [45] Stoll P, Prati D. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. Ecology, 2001, 82(2): 319-327.
- [46] 张俊艳,成克武,藏润国.海南岛热带天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.
- [47] Pacala S W. Dynamics of plant communities//Crawley M J, ed. Plant Ecology. 2nd ed. Cambridge: Blackwell Science, 1996.
- [48] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 2000, 31(1): 343-366.