

DOI: 10.5846/stxb202203080550

陈颂,王晨林,任宇辰,张慧芳,周朵朵,李璟,宋厚娟,杨秀清.关帝山云杉次生林树木径向生长的空间关联及其影响因子.生态学报,2023,43(4):1572-1583.

Chen S, Wang C L, Ren Y C, Zhang H F, Zhou D D, Li J, Song H J, Yang X Q. Spatial autocorrelation patterns and influencing factors of tree radial growth in the secondary *Picea* forest in Guandi Mountains, northern China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(4): 1572-1583.

关帝山云杉次生林树木径向生长的空间关联及其影响因子

陈 颂,王晨林,任宇辰,张慧芳,周朵朵,李璟,宋厚娟,杨秀清*

山西农业大学林学院, 晋中 030801

摘要:以关帝山 4 hm²云杉次生林样地为研究对象,按照 CTFS(Center for Tropical Forest Science)技术规范对样地树木进行连续定位监测。利用 2010 至 2015 年间样地主要树种生长量观测数据,结合地形、土壤等环境因子调查及采样测定数据,分析了树木种群径向生长的空间关联性及其随生境的变化,并探讨了树木种群径向生长的影响因素。结果表明,青杆、华北落叶松、红桦、白桦和辽东栎为云杉次生林主要树种,在样地 4 个生境型(山脊生境、低海拔缓坡生境、高海拔缓坡生境、低洼地陡坡生境)中均有分布且呈现不同的径级结构。标记相关函数分析显示,同一生境型中,5 树种径向生长的空间关联性各异;对于同一树种,径向生长的空间自相关性不仅具有尺度依赖性,同时生境型的不同导致树木径向生长的空间关联性发生变化。线性混合效应模型分析显示,初始胸径对树木径向生长的显著正效应在样地各类生境型的所有种群中普遍存在;生物因子对树木径向生长的显著影响只在特定生境型的青杆种群中被检测到,表明树木径向生长受同种邻体影响,但其影响显著性因树种而异;环境因子中,海拔和凹凸度对树木径向生长呈显著负效应,坡度、土壤第一主成分(偏酸性的 pH 及较高含量的有效锰、有效镍、有效铁、有效铜)、土壤第二主成分(较高含量的全盐、速效氮、速效钾、有机质)对径向生长量呈显著正效应。云杉次生林树木径向生长及其空间关联格局的形成受树木胸径、邻体生物以及生境因子共同驱动。

关键词:云杉次生林;径向生长;空间关联;生境型;生物因子

Spatial autocorrelation patterns and influencing factors of tree radial growth in the secondary *Picea* forest in Guandi Mountains, northern China

CHEN Song, WANG Chenlin, REN Yuchen, ZHANG Huifang, ZHOU Duoduo, LI Jing, SONG Houjuan, YANG Xiuqing*

College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, China

Abstract: This study took the 4 hm² sample plot as the research object in Guandi Mountains, Shanxi Province, and trees were continuously positioned and monitored according to Center for Tropical Forest Science (CTFS) technical specifications. Based on the observation data of tree radial growth in the sample plot from 2010 to 2015, combined with the survey and sampling measurement data of environmental factors such as terrain variables and soil variables, we analyzed the spatial autocorrelation patterns of radial growth of tree populations and their variation with different habitat types, and explored the influencing factors of the radial growth of the tree populations. The results showed that *Picea wilsonii*, *Larix principis-rupprechtii*, *Betula albosinensis*, *Betula platyphylla*, and *Quercus wutaishanica* were main tree species in the secondary *Picea* forest, which were distributed in four habitat types (ridge habitat, low-altitude gentle slope habitat, high-altitude

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31670630);国家自然科学基金青年科学基金项目(31901308);山西农业大学引进博士科研启动项目(2021BQ109);山西省基础研究计划青年科学基金项目(202103021223151)

收稿日期:2022-03-08; **采用日期:**2022-10-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiuqingyang@sxau.edu.cn

gentle slope habitat, and low-lying steep slope habitat) with different diameter structures. The mark correlation function (MCF) analysis showed that the spatial autocorrelation characteristics of radial growth of the five tree species were different in the same habitat type. For the same tree species, the spatial autocorrelation characteristics of radial growth was not only scale-dependent, but also changed with different habitat types. The linear mixed-effects model (LMM) analysis showed that the significantly positive effect of initial size, i.e diameter at breast height (DBH), on tree radial growth was prevalent in all populations of all habitat types in the plot. The significant effects of biotic factors on radial growth of trees were detected only in the population of *Picea wilsonii* in specific habitat types, indicating that the radial growth of trees was affected by conspecific neighbors, but the significance of its influence varied with tree species. The environmental factors had significant effects on radial growth of specific tree species in specific habitat types. Among the environmental factors, altitude and convexity had significantly negative effects on radial growth, and slope, soil principal coordinate analysis (PCA) axis 1 (acidic pH and higher content available manganese, available nickel, available iron, available copper), and soil PCA axis 2 (higher content of total salt, available nitrogen, available potassium, organic matter) had significantly positive effects on radial growth. The radial growth of trees and the formation of spatial autocorrelation patterns of trees in secondary *Picea* forest were jointly driven by the initial DBH, neighbors, and habitat factors.

Key Words: secondary *Picea* forest; radial growth; spatial autocorrelation; habitat types; biotic factors

树木生长的空间关联是树木间相互作用的体现。树木间的相互作用(竞争和促进)被认为是驱动植物群落结构最重要的生态过程之一^[1-2]。树木生长的空间关联性格局是树木性状、种内/种间相互作用和环境条件共同作用的结果^[3]。对树木生长的关联性及其影响因子分析可揭示扩散限制、生物作用、环境过滤和负密度制约等生态学过程,有助于解释多物种共存的机制,预测未来森林群落结构的变化^[4-6],对研究群落的形成、维持和发展有重要意义^[7]。

关于树木生长的关联性研究,树木空间位置的点格局分析表明,同一树种,随着径级的增大,分布格局由聚集分布转为随机、均匀分布,径级差异越大,树木的空间关联性也随之减弱^[8]。空间位置点格局分析为树木间相互作用提供了证据,如树木的死亡直接导致树木间空间关联格局的改变,是树木相互作用的体现^[9]。基于树木特征值(如胸径、树高、生物量、生存状态等)的空间点格局分析,能够提供树木间相互作用的另一种预期——树木胸径分布的空间特征(树木胸径大小在不同空间尺度上的相关性)^[10-11]。由于竞争而产生的胸径非对称现象是形成树木径向生长自相关的重要因素^[12],竞争性的相互作用往往导致树木胸径生长量的减小^[13]。然而,研究表明以树木位置进行的格局分析忽略了树木分布所包含的生长信息,树木间的相互作用、生境异质性或斑块性会导致空间格局分布模式与树木生长空间关联性的关系模糊不清^[14-15]。

标记相关函数(MCF)将立木的特征信息作为点的标记引入空间点格局分析,被用来研究在不同空间尺度上树木特征值的种内空间自相关^[16-17]。相比于单一依靠树木间的距离的点格局分析,通过对树木特征值(胸径、树高、生物量等)的空间关联性格局分析,丰富了点格局所包含的信息^[18],能够检测到森林群落内细微的作用^[19]。树木生长量相对于树木大小特征值(胸径、树高、生物量等),对相邻个体之间的相互作用和生境变化更加敏感^[20-21],能更为清晰地反映树木生长的空间关系及其对生物邻体和生境中环境因子的响应。

树木间相互作用往往发生在群落的局部尺度上,地形、水文和土壤特征的空间相关性往往可以构造不同的森林群落空间结构^[22],在竞争相对不重要的地区,潜在的立地条件对树木生长的影响变得更加明显^[23],此时,树木生长的变化并不全是由树木间相互作用引起的,而由地块内土壤肥力、水分有效性和微地形在空间上的变异部分解释^[24]。更重要的是,这些环境因子影响了树木间相互作用的强度和结果^[20, 25-26]。因此,如何界定林木种类、特征、相对位置、生境因素对树木生长的影响?或这些因素对树木生长的相对贡献如何?利用混合效应模型进行树木生长成因分析可有助于更好地理解树木群落构建的过程。区分相对同质的生境类型,在不同生境型中研究树木径向生长量的空间关联性及其影响因素,可以更加直观地揭示生物和环境因子在群

落构建中的作用。

本文选取暖温带云杉次生林乔木层第一亚层优势树种青杆 (*Picea wilsonii*) 和华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii*)、第二亚层优势树种红桦 (*Betula albosinensis*) 和白桦 (*Betula platyphylla*), 以及小乔木辽东栎 (*Quercus wutaishanica*), 共计 5 个树种为研究对象, 以 2010 至 2015 年间树木径向生长量观测数据为基础, 利用标记相关函数分析立木径向生长量的空间关联性, 并运用线性混合效应模型分析了基于不同径级组成的树种胸径、生物邻体作用、环境变异对树木径向生长的影响。研究为进一步揭示暖温带云杉次生林树木群落构建提供有益补充, 为研究地区更好的森林经营和生物多样性维持提供基础依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于山西省关帝山庞泉沟国家级自然保护区 (37°45′—37°55′N, 111°22′—111°33′E)。该区属暖温带大陆性季风气候, 具典型山地气候特征, 年平均气温偏低 (4.3℃), 1 月最低气温可达 -23℃, 7 月最高气温为 30.5℃, 年平均降水量和蒸发量为 822.6 mm 和 1268 mm。土壤为山地棕壤土, 平均土层厚度为 70—80 cm, 腐殖质层厚度为 10 cm^[27]。研究区云杉次生林固定样地 (简称 GDS 样地) 平均海拔 2007m, 最高海拔 2039m, 最低海拔 1976m, 最大高差 63m, 主要树种为寒温性常绿针叶树种青杆, 伴生树种有华北落叶松、红桦、白桦、辽东栎等, 常见灌木树种有金花忍冬 (*Lonicera chrysantha*)、山刺玫 (*Rosa davurica*)、毛榛 (*Corylus mandshurica*) 等。主林层林龄约 70 a, 林分郁闭度为 0.70。

1.2 样地调查

参照 CTFS 样地技术规范, 用全站仪将 GDS 样地 (200 m×200 m) 划分成 100 个均等的 20 m×20 m 的样方, 再将每个样方划分成 16 个 5 m×5 m 的小样方。在每个小样方内准确测量所有胸径 (DBH) ≥ 1 cm 木本植物的种名、胸径及其坐标位置, 并挂牌登记。共观测到样地内 DBH ≥ 1 cm 的木本植物共计 7774 株, 隶属于 11 科 22 属 30 种。同时完成海拔、地形等环境因子调查。之后每隔 5 年完成一次 GDS 样地复查工作。本次采用 2010 年本底调查和 2015 年第一次复查数据, 以样地内重要值 (IV (%)) = (相对多度 + 相对频度 + 相对优势度) / 3^[28]) 位于前五的乔木树种为研究对象 (表 1 所示) 进行分析。树种径级划分为: 径级 I (1 cm ≤ DBH < 2.5 cm)、径级 II (2.5 cm ≤ DBH < 5 cm)、径级 III (5 cm ≤ DBH < 7.5 cm)、径级 IV (7.5 cm ≤ DBH < 15 cm)、径级 V (15 cm ≤ DBH < 30 cm)、径级 VI (DBH ≥ 30 cm), 采用径级结构代替年龄结构的方法^[29]将树木区分为幼树 (径级 I、径级 II), 小树 (径级 III), 中树 (径级 IV), 大树 (径级 V), 老树 (径级 VI) 5 个生长阶段。

表 1 主要树种及其重要值

Table 1 The main tree species and their importance values

物种 Species	科 Family	多度 Abundance	胸高断面面积 Basal area/(m ² /hm ²)	平均胸径 Mean DBH/cm	重要值 Importance Value/%
青杆 <i>Picea wilsonii</i>	松科	5311	34.0365	14.55	63.11
华北落叶松 <i>Larix principis-rupprechtii</i>	松科	442	9.0678	30.56	12.09
红桦 <i>Betula albosinensis</i>	桦木科	305	0.3782	6.38	1.90
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	桦木科	250	0.8294	11.07	2.12
辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i>	壳斗科	217	0.4261	8.22	1.52

DBH: 胸径 Diameter breast height

1.3 土壤采样及指标测定

参照 CTFS 土壤采样技术规范, 将 GDS 样地划分成大小为 30 m×30 m 的小网格共 49 个。以每个网格的交接点为基点采样点并以基点为中心, 在每个基点的东、南、西、北、东南、西南、西北、东北 8 个方向分别随机选取 1 个方向 (处于边界的交接点只向样地内方向选择以确保所有采样点均在样地内), 向外延伸 2m、5 m、15m 处定为采样点, 随机选取两个采样点为实际采样点, 由此共计采样点 190 个, 取样厚度为 0—10 cm。采样

后将土壤样品带回实验室,除去枝条,根系等杂物后过 2 mm 筛进行土壤 pH、全盐、有效氮、有效钾、有机质、有效磷、有效钙、有效铝、有效镁、有效锰、有效镍、有效铁、有效铜和有效锌 14 个指标的测定^[30]。

1.4 环境因子的计算

选取海拔、坡度和凹凸度 3 个地形因子作为分析参数。以样地 2010 年本底调查时测量的每个 20 m×20 m 样方 4 个顶点的海拔数据为基础,分别计算各样方平均海拔、坡度和凹凸度^[31]。

对于土壤指标,用 Kriging 插值法得到每个 20 m×20 m 样方的土壤指标。为减少土壤变量的数量和多重共线性,采用主成分分析(PCA),前两个主成分解释 56.21% 的土壤养分指标间的变异(表 2),土壤第一主成分表示偏酸性的 pH 及较高含量的微量元素(有效锰、有效镍、有效铁、有效铜),而土壤第二主成分表示较高含量的全盐、速效氮、速效钾、有机质。

表 2 各土壤变量分别在两个主成分上的载荷值

Table 2 Soil variables loadings on the two PCAs

土壤变量 Soil variable	PCA1	PCA2	土壤变量 Soil variable	PCA1	PCA2
pH	-0.659	-0.137	有效镁 Available Mg	0.097	0.149
全盐 Total Salt	0.151	0.878	有效锰 Available Mn	0.669	0.508
速效氮 Available N	0.356	0.863	有效镍 Available Ni	0.944	0.107
速效钾 Available K	-0.141	0.761	有效铁 Available Fe	0.948	-0.156
有机质 Organic matter	0.041	0.899	有效铜 Available Cu	0.874	0.312
有效钙 Available Ca	-0.025	-0.066	有效锌 Available Zn	0.570	0.210
有效磷 Available P	-0.094	0.018	变异解释 Variation explained	30.44%	25.77%
有效铝 Available Al	0.558	-0.474			

PCA1: 第一主成分 Principal coordinate analysis axis 1; PCA2: 第二主成分 Principal coordinate analysis axis 2

1.5 生物因子的计算

采用同种邻体个数(CON)和同种邻体指数(NCI.con)两项指标反映样地内个体邻体距离内的生物因子。其中,同种邻体个数表示在个体邻体距离范围内的其它同种实生个体总数。同种邻体指数指示在个体邻体距离范围内的其它同种实生个体的影响程度,计算方法如下^[32]:

$$NCI.con = \sum_j^n \frac{BA_j}{DISTANCE_j}$$

式中: n 为目标个体周围同种邻体数量, j 为目标个体周围同种邻体, BA_j 为第 j 个邻体的胸高断面积, $DISTANCE_j$ 为第 j 个同种邻体到目标个体的距离,本文选择 10 m 作为邻体间相互作用的最大有效距离^[33-34]。同种邻体指数值代表以某一个体为圆心,10m 为半径,该范围内所有同种邻体对该个体的影响程度,值越大代表该范围内所有同种邻体对目标个体的影响越大。

1.6 生境类型划分

利用多元回归树(MRT)方法^[35],根据海拔、坡度、凹凸度 3 个主要地形因子将研究样地划分成 4 种不同生境型(图 1)。生境型 1 位于样地中部,属样地中地势高的山脊生境,为高海拔过渡区。生境型 2 位于样地南部,属海拔小于 2004m 的缓坡生境。生境型 3 位于样地北部,属海拔高于 2004m 的缓坡生境。生境型 4 主要位于样地中部偏东南,为生境型 2 向生境型 1 的过渡区,属地势低洼的陡坡生境。各生境地形参数见表 3。

1.7 数据处理

1.7.1 树木径向生长的空间关联分析

采用标记相关函数 $K_{mm}(r)$ 函数计算,方法如下:

$$K_{mm}(r) = \frac{\sum_{o,u} M(o)M(u)}{\sum (M \times M')}$$

式中: 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, 标记相关函数特征值为树木 5a 胸径平均年生长量。 $K_{mm}(r)$ 是 $M(o)M(u)$ 的非标准化均值, 当 $K_{mm}(r) > 1$ 时, 标记之间呈正向相关性(随机标记模型检验函数值位于上包迹线之上); 当 $K_{mm}(r) = 1$ 时, 标记之间无相关性(随机标记模型检验函数值位于上下包迹线之间); 当 $K_{mm}(r) < 1$ 时, 标记之间呈负向相关性(随机标记模型检验函数值位于下包迹线之下)。研究尺度 r 的取值范围为 0—30 m。标记模型检验由 spatstat 包实现。

1.7.2 树木径向生长的影响因素分析

采用线性混合效应模型(LMM), 将样方编号作为随机效应, 以物种初始胸径、地形因子、土壤第一主成分、土壤第二主成分、同种邻体指数和同种邻体个数作为固定效应。用 lme4 包和 lmerTest 包拟合线性混合效应模型(最大似然估计), 将其作为全模型, 使用 MuMIn 包对所有可能的初始变量组合的模型进行选择, 使用 AIC (Akaike information criterion) 值对模型进行选择, 选择所有 $\Delta AIC < 2$ 的模型, 使用 model.avg 函数对模型平均得到参数估计值和 95% 置信区间^[36]。

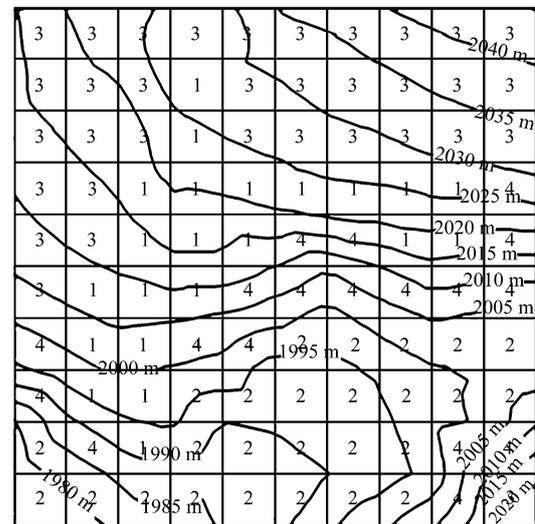


图 1 山西关帝山 4 hm² 研究样地的生境类型分布

Fig.1 The distribution of the habitat types in a 4 hm² research plot in Guandi Mountains, Shanxi Province

图中每个样方大小为 20 m×20 m, 曲线代表等高距 5 m 的等高线, 数字代表不同生境类型

表 3 关帝山 4 hm² 研究样地中各类生境的地形参数

Table 3 Topographic parameters of various habitats in Guandi Mountains 4 hm² research plot

生境类型 Habitat types	小样方数 Number of quadrats	面积 Total area/hm²	海拔 Elevation/m			凹凸度 Convexity/m			坡度 Slope/(°)		
			最低 Min.	平均 Mean	最高 Max.	最低 Min.	平均 Mean	最高 Max.	最低 Min.	平均 Mean	最高 Max.
H1	22	0.88	1991.27	2013.71	2026.92	0.65	1.14	1.73	10.28	17.27	24.84
H2	26	1.04	1979.14	1992.71	2003.14	-2.46	-0.83	0.65	4.90	11.26	17.04
H3	34	1.36	2004.56	2025.36	2041.84	-1.55	0.10	0.62	5.79	10.81	16.50
H4	18	0.72	1987.47	2005.81	2026.79	-2.58	-0.57	0.61	18.84	22.15	26.13

H: 生境型 Habitat type; H1 为山脊生境, H2 为低海拔缓坡生境, H3 为高海拔缓坡生境, H4 为低洼地陡坡生境

对响应变量及初始胸径大小做对数变换, 以满足模型线性假设。连续解释变量的所有值在加入模型之前, 先减去变量的均值(包括分析中的所有个体), 再除以一个标准差进行标准化。这允许对这些解释变量的相对重要性进行直接比较^[37]。为了避免边缘效应, 分析中排除了距离地块边缘 10 米以内的所有潜在目标树。所有数据分析由 R 软件 4.0.4 实现。

2 结果与分析

2.1 主要树种的径级结构

2010 年调查结果显示, 青杆除在生境型 3 中幼树和小树极少, 其余生境型中幼树和小树占比达 12.3%—18.3%, 生境型 1 和生境型 4 中, 中树和大树比例较大, 占总个体数的 72.9%—79.9%, 而生境型 2 和生境型 3 中大树和老树占比较高。华北落叶松在所有生境型中, 老树占比最高, 占总个体数的 62.4%—100%。几乎没有小径级立木。红桦在所有生境型中生长阶段多为幼树、小树和中树期, 为增长型种群。不同的是, 生境型 3 中幼树占比(72%)明显高于其他生境, 而生境型 4 中小树和中树阶段的个体占绝对优势(67.3%)。白桦在所

有生境型中,中树和大树阶段占比最高,占总个体数的 76%—77.9%。小树占总个体数的 16%—19%,幼树和老树极少。辽东栎在生境型 1 中,幼树占比最高(占该生境总个体数的 75%),且立木数量少。生境型 2、3、4 具有相似的径级结构,但依次幼树比例下降,而中树和大树比例上升。其中,生境型 4 中树和大树比例高达 53%。2015 年复测结果显示,各树种在不同生境型中种群结构基本与 2010 年一致,仅在各阶段树种占比上表现出小径级有所减少大径级有所增加的趋势(表 4)。

各树种在四个生境型中平均胸径结果显示,2010 年四个生境型中,青杆和白桦的平均胸径大小为:生境型 2>生境型 3>生境型 4>生境型 1。华北落叶松的平均胸径大小为:生境型 2>生境型 3>生境型 1>生境型 4。红桦的平均胸径大小为:生境型 2>生境型 4>生境型 1>生境型 3。辽东栎的平均胸径大小为:生境型 4>生境型 3>生境型 2>生境型 1。2015 年复测结果与 2010 年基本一致,仅红桦的平均胸径大小变为:生境型 2>生境型 4>生境型 3>生境型 1。

对各树种在四个生境型中平均径向生长量的比较结果表明,除红桦外,其他树种均在生境型 2 的平均胸径生长量最大,分别为青杆(1.8 cm)、华北落叶松(2.2 cm)、白桦(1.6 cm)和辽东栎(1.0 cm),而红桦在生境型 3 中平均胸径生长量最大,为 2.1 cm。

表 4 主要树种的径级结构

Table 4 Diameter class distribution of the main tree species

物种 Species	生境类型 Habitat types	径级结构 Size-class distribution/%						平均胸径 Mean DBH/cm	
		I	II	III	IV	V	VI		
青杆	H1	1.4(1.2)	3.4(2.4)	7.5(6.8)	29.5(29.8)	50.4(48.8)	7.8(11.0)	19.9(20.8)	
<i>Picea wilsonii</i>	H2	6.0(4.7)	7.8(7.1)	4.5(5.2)	13.7(13.0)	34.0(31.7)	34.0(38.3)	27.5(29.3)	
	H3	0.4(0.2)	0.9(0.6)	2.1(1.7)	11.3(10.7)	64.1(59.1)	21.2(27.7)	25.1(26.3)	
	H4	5.5(3.9)	4.2(4.8)	4.4(3.7)	21.7(20.3)	51.2(50.2)	13.0(17.1)	21.1(22.4)	
	华北落叶松	H1	0	1.0(0)	0	3.0(2.0)	33.6(27.4)	62.4(70.6)	32.6(34.4)
<i>Larix principis-rupprechtii</i>	H2	0	0	0	0	0	100.0(100.0)	44.5(46.7)	
	H3	0	0	0	2.7(2.7)	29.5(25.0)	67.8(72.3)	34.9(36.7)	
	H4	0	1.5(1.5)	0	7.0(7.0)	21.1(18.3)	70.4(73.2)	32.3(33.9)	
红桦	H1	5.7(5.7)	37.1(37.1)	25.7(22.9)	28.6(31.4)	2.9(2.9)	0	7.4(7.8)	
	<i>Betula albosinensis</i>	H2	8.3(5.6)	33.3(30.6)	26.5(31.9)	19.4(19.4)	11.1(9.7)	1.4(2.8)	9.6(10.4)
		H3	16.0(0)	56.0(60.0)	12.0(20.0)	12.0(12.0)	4.0(8.0)	0	6.4(8.5)
		H4	2.1(0)	27.4(23.2)	35.7(33.7)	31.6(30.5)	3.2(12.6)	0	8.4(9.2)
白桦	H1	4.9(4.9)	0	19.0(19.0)	57.1(57.1)	19.0(19.0)	0	12.7(13.4)	
	<i>Betula platyphylla</i>	H2	0	2.0(0)	16.3(18.4)	42.9(36.7)	34.7(38.8)	4.1(6.1)	16.5(18.1)
		H3	0	8.0(8.0)	16.0(16.0)	48.0(40.0)	28.0(36.0)	0	14.9(15.4)
		H4	1.7(0)	1.7(1.7)	17.0(16.9)	57.6(45.8)	20.3(33.9)	1.7(1.7)	13.1(14.3)
辽东栎	H1	12.5(12.5)	62.5(37.5)	12.5(37.5)	12.5(12.5)	0	0	4.9(5.4)	
	<i>Quercus wutaishanica</i>	H2	7.1(4.8)	40.5(33.3)	19.0(21.4)	23.9(28.6)	9.5(11.9)	0	8.5(9.5)
		H3	2.6(2.6)	30.3(23.7)	22.4(23.7)	29.0(28.9)	15.8(21.1)	0	10.5(11.2)
		H4	3.9(0)	23.5(19.6)	19.6(23.5)	27.5(31.4)	25.5(25.5)	0	11.2(12.3)

() 内为 2015 年数据;径级划分为:径级 I $1\text{cm} \leq \text{DBH} < 2.5\text{cm}$;径级 II $2.5\text{cm} \leq \text{DBH} < 5\text{cm}$;径级 III $5\text{cm} \leq \text{DBH} < 7.5\text{cm}$;径级 IV $7.5\text{cm} \leq \text{DBH} < 15\text{cm}$;径级 V $15\text{cm} \leq \text{DBH} < 30\text{cm}$;径级 VI $\text{DBH} \geq 30\text{cm}$;其中,径级 I、径级 II 为幼树,径级 III 为小树,径级 IV 为中树,径级 V 为大树,径级 VI 为老树

2.2 主要树种径向生长的空间关联

标记相关函数分析显示,各主要树种间径向生长的空间自相关特征表现不同。以生境型 4 中为例,青杆、红桦径向生长呈空间正相关性,白桦表现空间负相关,而辽东栎在不同尺度上(7—11 m 和 18—21 m)分别呈现负相关和正相关,华北落叶松则不表现相关性(图 2)。对于同一树种,径向生长的空间自相关性不仅具

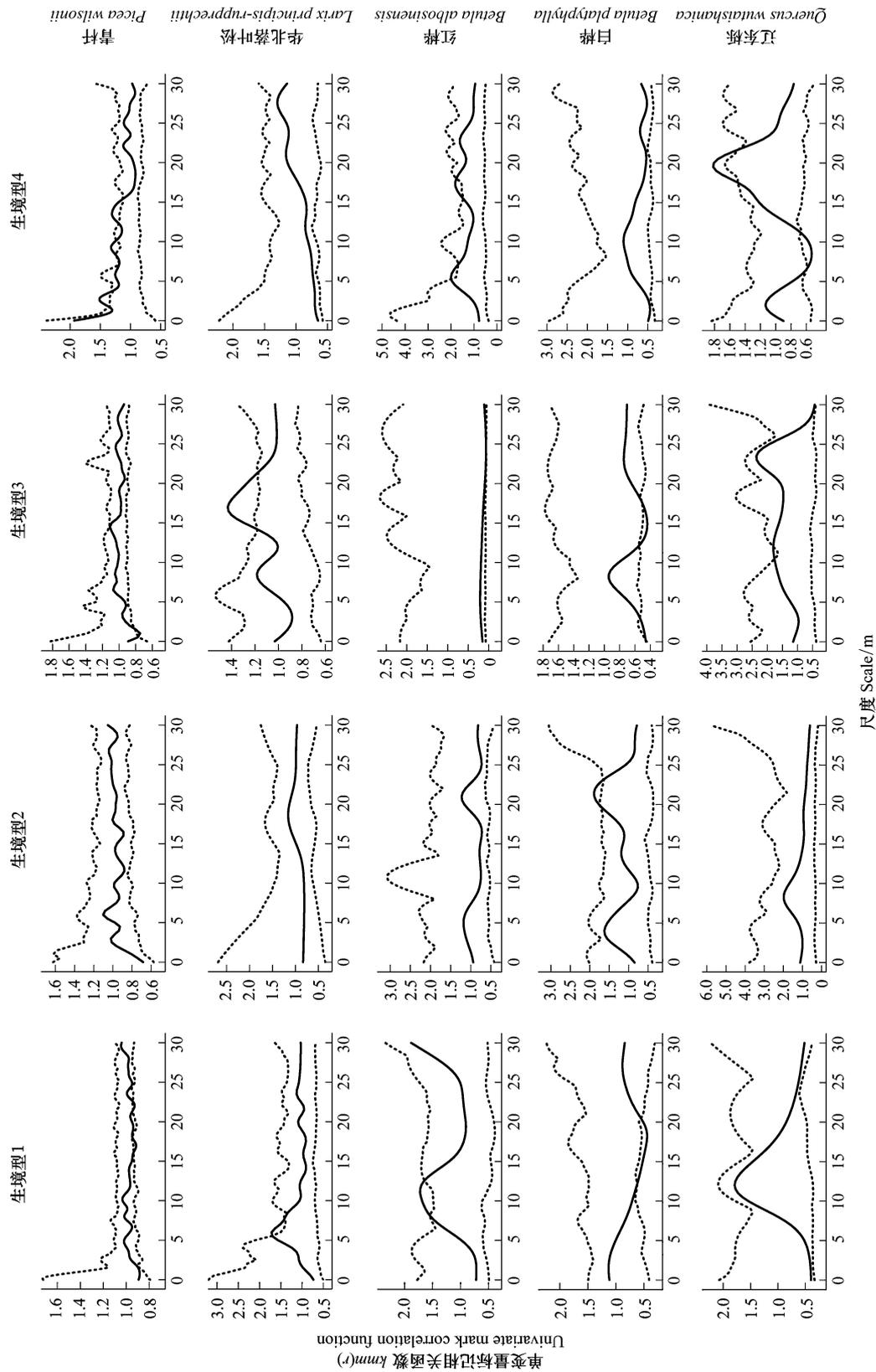


图2 主要树种在不同生境中径向生长空间关联性分析
Fig.2 Spatial correlations of radial growth of the main tree species in different habitats.

有尺度依赖性,同时随生境型的不同而变化。青杆在生境型 4 中一定尺度上呈正相关性,而在生境型 1 和 3 中特定尺度上呈负相关,在生境型 2 中则整个研究尺度未表现相关性。华北落叶松在 2 个生境型的特定尺度呈正相关(生境型 1:6—7 m;生境型 3:15—21 m),而在另 2 个生境型(生境型 2 和生境型 4)中则不表现相关性。红桦生境型 1 和 4 一定尺度呈正相关,其余生境型中未表现相关性。白桦在生境型 2 的较大尺度(20—23 m)呈正相关,而在生境型 3 和 4 的特定尺度呈负相关(生境型 3:10—11 m;生境 4:18—21 m)。辽东栎除在生境型 3 特定尺度(10—11 m)呈正相关外,在生境型 4 中不同尺度上(7—11 m 和 18—21 m)分别呈现负相关和正相关(图 2)。这表明树木的径向生长受同种邻体影响,但其相关性因树种而异,这可能与树种径级大小有关。同时,生境型不同导致树木径向生长的空间关联性发生变化,也是树木径向生长的重要影响因素。

2.3 树木径向生长影响因素的分析

进一步对树木径向生长进行树种胸径、邻体生物、以及环境因子的混合效应模型分析,结果表明(图 3),初始胸径对于径向生长的显著效应在研究样地普遍存在,除个别生境型树种因个体数量不足未作分析外,不同生境型中各主要树种初始胸径对径向生长的显著影响均呈正效应。

环境因子对特定生境型中特定树种的径向生长产生显著影响。其中,海拔对生境型 1、4 中青杆和生境型 4 中辽东栎径向生长的影响呈显著负效应,土壤第一主成分(偏酸性的 pH 及较高含量的有效锰、有效镍、有效铁、有效铜)与生境型 3、4 中青杆的径向生长量呈显著正相关,坡度和土壤第二主成分(较高含量的全盐、速效氮、速效钾、有机质)对生境型 4 中华北落叶松径向生长量有显著的正效应。凹凸度只与生境型 2 中红桦径向生长量呈显著负相关。而白桦在所有生境型中均未表现出环境因子对径向生长的影响作用。

生物因子对树木径向生长的显著影响(同种邻体相互作用)只在特定生境型的青杆种群中被检测到。主要表现为青杆同种邻体指数在生境型 1 中与其径向生长呈显著正相关,在生境型 4 中呈显著负相关,同种邻体个数在生境型 1 中与其径向生长呈显著负相关。

3 讨论

3.1 树木径向生长的空间关联性

树木径向生长的空间关联性是一定生境条件下森林树木间相互作用的体现。研究表明,同一生境型中,各树种径向生长的空间关联性表现有所不同;同一树种在不同生境型中也表现出不同的径向生长空间关联性。这表明树木径向生长的空间关联性因树种种类及其径级结构的差异而不同,同时也受环境因子的影响。

本文涉及的 5 个主要树种中,青杆耐阴,华北落叶松喜光,二者均适宜于海拔较高的寒温性地带生长。红桦与白桦均为喜光树种,红桦多分布在气候温凉湿润、地形起伏剧烈、立地条件较差的地区^[38],而白桦喜欢生活在湿冷向阳的环境中^[39]。辽东栎则具有很强的耐旱耐瘠薄能力^[40]。5 个树种不同的生态习性导致其在所研究四种生境型条件下呈现不同的径向生长关联性,从而影响树木径向生长量的形成。

树木径向生长的空间关联性除与树种本身对生境的生态适应性有关外,树种不同的径级结构也会导致树木径向生长的空间关联性呈现各异,对树木径向生长量的形成产生不同影响。比较研究期内 5 个树种的径级结构,其树木构成包含了不同的生长阶段,具有各自不同的胸径组成。以生境型 4 中为例,青杆以中树和大树为主,占总个体数的 72.9%;华北落叶松以老树为主,小径级个体极少;红桦则呈幼树、小树及中树居多的增长型种群;白桦以中树和大树占比最高,辽东栎则由相当比例的幼、小、中、大径级个体构成。该生境型中青杆和红桦径向生长呈空间上的正相关性,华北落叶松不表现相关性,白桦呈负相关性,辽东栎则在该生境的不同尺度上分别呈正相关和负相关性。5 个树种表现出径向生长空间关联格局上的差异。同时,每个树种在不同生境型中也具有不同的胸径组成,呈现各自特定的径级结构,表现出同一树种不同生境型中径向生长空间关联格局上的差异。本文认为,树木径向生长的空间关联格局因树种间径级结构不同而不同,Binkley 等^[41]提出

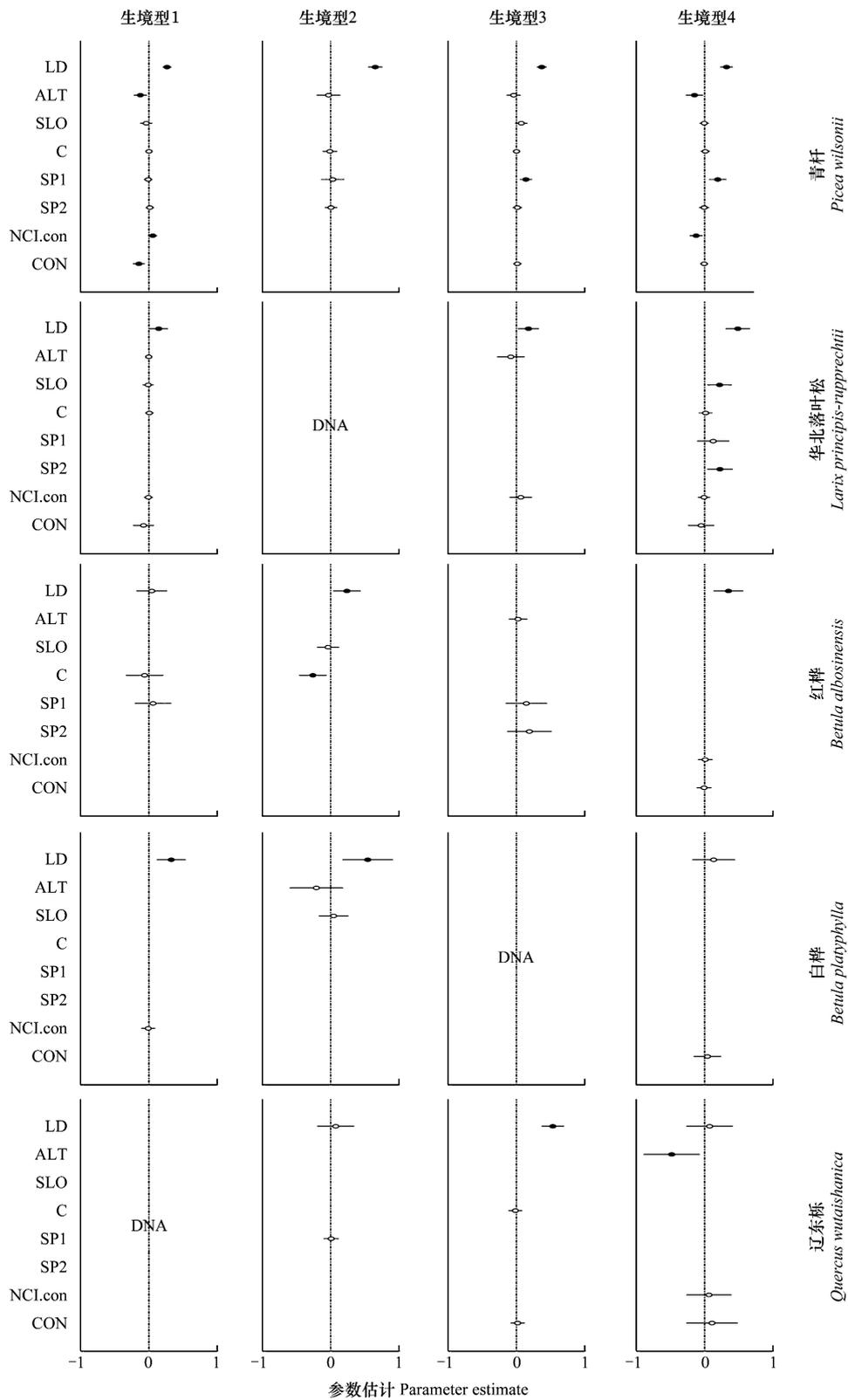


图 3 主要树种在不同生境中最优模型平均参数估计及 95%置信区间

Fig.3 Averaged coefficient estimates and 95% confidence intervals of fullest most likely models for the main tree species in different habitats

显著的参数估计值($P < 0.05$)用实心圆表示;DNA:由于树木个体数量不足,未进行分析;LD:对数转换的初始胸径 Logarithm of initial DBH; ALT:海拔 Altitude; SLO:坡度 Slope; C:凹凸度 Convexity; SP1:土壤第一主成分 Soil PCA1; SP2:土壤第二主成分 Soil PCA2; NCI.con:同种邻体指数 Conspecific neighbors' competition index; CON:同种邻体个数 Conspecific number

林分内的竞争与林分结构有关。在林分郁闭前,各株树的生长量与自身的大小成比例,随着林分逐渐郁闭,大径级树会获得生长优势,小径级生长会受到抑制,表现出小尺度上相互的消极作用,同时随着林分自疏的发生,竞争会逐渐减小,各株树的生长量又与自身的大小成比例,同时大径级立木具有更分散的格局,群落中的竞争对个体较大的林木上层物种的影响较弱^[21],表现出较大尺度上相互促进,这种现象在人工林中更加明显,间伐小树减少了林分内部竞争,大树表现出较高的生长效率,因此树木生长的空间关联与其所处的林分发育阶段密切相关。

不同生境型之间,树木相互作用会因环境因子的差异而发生变化,由此表现出不同的径向生长空间关联性。例如青杆在生境型 1 和 3 中表现出一定尺度上径向生长量的负相关性,而在生境型 4 中,小尺度上径向生长相互促进,在生境型 2 中则整个研究尺度未表现相关性。不同生境型之间,环境因子的差异会导致特定树种在不同生境型中径向生长的主导因子发生变化,这些主导因子对树木生长起直接的促进或抑制作用,使得树木邻体间相互作用增强或减弱,甚至由相互促进变为彼此抑制,从而引起树木径向生长的关联性发生改变。

3.2 树木径向生长的影响因子

对云杉次生林树木径向生长影响因子的进一步综合分析表明,树木的初始胸径与其径向生长量呈显著正相关且在研究样地中普遍存在,这与 Chi 等^[26]研究所得树木初始胸径是树木生长的主导因子的结果基本一致。但也有少数特定树种在特定生境型中,其树木初始胸径与径向生长量未表现显著相关,这可能是由于树木间相互作用掩盖了树木本身的作用。

线性混合效应模型分析表明,生物邻体间相互作用(生物因子)对树木径向生长的影响在研究样地客观存在,但本次研究结果中,相比初始胸径和环境因子,生物因子对树木径向生长的显著影响作用仅在生境型 1 和生境型 4 中的青杆种群中被检测到,青杆作为云杉次生林的优势树种在样地中占比最大,分布密度最高,邻体间相互作用较为突出,树木径向生长受影响较为显著。但对青杆而言,被检测到的生物因子与径向生长间相关性在两个生境型中表现不同,这可能是由于不同生境型中,影响树木生长(抑制或促进)的主要环境因子不同,基于不同环境因子主导下的树木径向生长对生物因子的响应不同。

环境因子中,地形和土壤因子作为生境过滤的主要驱动因子影响着树木的生长^[42]。4 个生境型中,海拔和凹凸度对树木径向生长的显著影响均表现为负效应,而土壤各有效养分元素、有机质、全盐及一定范围内较低的 pH 值对径向生长有显著的正效应。云杉次生林样地中,高海拔山脊区域,坡度较大,水分流失严重,土壤受侵蚀的可能性变大,加之高海拔土壤温度较低,土壤中水分及有效养分含量较低,树木径向生长受限。低海拔缓坡区域水分和土壤条件相对较好,有利于树木径向生长。而高海拔缓坡生境及低海拔陡坡生境则因其温度、水分甚至光照的消长关系,因此对树木径向生长的影响也变得复杂多样。

需要指出的是,本研究中坡度对树木径向生长影响基本不显著,仅在生境型 4 中呈现对华北落叶松径向生长的正效应。本文认为,小径级居多的树种因扩散限制更聚集于母树周围,导致其与立地条件相关性不明显,而大径级树木生长过程中经过生境过滤作用,表现出与环境因子更大的联系^[43]。在此生境型中,华北落叶松为喜光树种且以大径级居多,较大的坡度减少了树冠之间的重叠,获得了更好的光照条件,因此有利于生长量的形成。

环境因子在青杆和华北落叶松两类建群树种中关联显著,可能由于这两种树种占据冠层,同种树木间竞争作用减弱^[44],环境因子对其生长的作用逐渐显著。而根据标记相关函数的结果,树种间的相互作用普遍存在,说明树木生长受生物及环境各因子的综合影响,线性混合效应模型中呈现出部分因子与树木生长的不相关性可能是由于环境、生物因子的相互影响和协同变化影响了树木间相互作用的强度和结果^[24],掩盖了某些因子的作用。

本文在讨论生物因子对树木生长的影响时,仅分析了树木径向生长的同种邻体效应,异种邻体对树木生长的影响在云杉次生林树木径向生长进一步研究中不可忽视。同时,本文主要考虑了地形、土壤等环境因子

对树木径向生长的影响,并未从群落结构的不同层次考虑光照对于树木生长的影响。树木生长的格局构建是由多因素共同驱动的复杂过程,要全面探究云杉次生林群落中树木径向生长格局的构建机制,有必要按照森林群落结构不同层次进行树木生长量分析,进一步研究树木种内及种间生长的空间关联性,以及同种、异种邻体生物因子及光照、地形、土壤等环境因子对树木径向生长的综合影响,并探讨这种影响在长时间跨度上对生长格局构建的作用。

4 结论

环境因子和生物因子共同影响树木生长的格局构建。标记相关函数检测到局部尺度上树木间普遍存在的相互作用(竞争和促进)对树木生长的空间自相关格局产生影响;同时,树木生长与其在环境空间上的异质性有关,线性混合效应模型分析显示,初始胸径对树木径向生长的显著正效应在样地各类生境型的所有种群中普遍存在,而环境因子对特定生境型中特定树种的径向生长产生显著影响,在不同树种及不同径级结构影响下,大径级树木占主体的树木生长受环境因子的影响更大,表现出各异的径向生长空间关联性。

参考文献(References):

- [1] Wright A, Schnitzer S A, Reich P B. Living close to your neighbors; the importance of both competition and facilitation in plant communities. *Ecology*, 2014, 95(8): 2213-2223.
- [2] Walder K, Walder O. Analysing interaction effects in forests using the mark correlation function. *iForest: Biogeosciences and Forestry*, 2008, 1(1): 34-38.
- [3] Sterner R W, Ribic C A, Schatz G E. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, 1986, 74(3): 621-633.
- [4] Baldeck C A, Tupayachi R, Sinca F, Jaramillo N, Asner G P. Environmental drivers of tree community turnover in western Amazonian forests. *Ecography*, 2016, 39(11): 1089-1099.
- [5] Miao N, Xu H, Moermond T C, Li Y D, Liu S R. Density-dependent and distance-dependent effects in a 60-ha tropical mountain rain forest in the Jianfengling mountains, Hainan Island, China: spatial pattern analysis. *Forest Ecology and Management*, 2018, 429: 226-232.
- [6] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [7] 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.
- [8] 涂洪润, 李娇凤, 刘润红, 梁士楚, 兰泽南, 章欣仪, 康馨丹, 姜勇. 桂林岩溶石山櫟木种群空间格局及其关联性. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2621-2630.
- [9] He F L, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 2000, 88(4): 676-688.
- [10] Velazquez J, Allen R B, Coomes D A, Eichhorn M P. Asymmetric competition causes multimodal size distributions in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1823): 20152404.
- [11] Zhang C Y, Wei Y B, Zhao X H, Von Gadow K. Spatial characteristics of tree diameter distributions in a temperate old-growth forest. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58983.
- [12] Weiner J, Stoll P, Muller-Landau H, Jasentuliyana A. The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. *The American Naturalist*, 2001, 158(4): 438-450.
- [13] Pillay T, Ward D. Spatial pattern analysis and competition between *Acacia karroo* trees in humid savannas. *Plant Ecology*, 2012, 213(10): 1609-1619.
- [14] Shackleton C. Nearest-neighbour analysis and the prevalence of woody plant competition in South African savannas. *Plant Ecology*, 2002, 158(1): 65-76.
- [15] 白小军, 贾琳, 谷会岩. 大兴安岭次生林区优势种落叶松分布格局及竞争作用. *生态学报*, 2021, 41(10): 4194-4202.
- [16] Penttinen A, Stoyan D. Recent applications of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science*, 2000, 15(1): 61-78.
- [17] Yılmaz O Y, Kavgaçı A, Sevgi O, rtel E, Tecimen H B, obanođlu A, Yeşil İ. Scale-dependent intraspecific competition of Taurus cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) saplings in the Southern Turkey. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(22): 12802-12812.
- [18] Wang H X, Peng H, Hui G Y, Hu Y B, Zhao Z H. Large trees are surrounded by more heterospecific neighboring trees in Korean pine broad-leaved natural forests. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 9149.

- [19] Getzin S, Worbes M, Wiegand T, Wiegand K. Size dominance regulates tree spacing more than competition within height classes in tropical Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 2011, 27(1): 93-102.
- [20] 郝珉辉, 张忠辉, 赵珊珊, 张春雨, 赵秀海. 吉林蛟河针阔混交林树木生长的空间关联格局. *生态学报*, 2017, 37(6): 1922-1930.
- [21] 张昊楠, 薛建辉. 贵州赤水常绿阔叶林不同层次树木空间分布格局和竞争的关系. *生态学报*, 2018, 38(20): 7381-7390.
- [22] Lejeune O, Tlidi M. A model for the explanation of vegetation stripes (tiger bush). *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(2): 201-208.
- [23] Fox J C, Bi H Q, Ades P K. Spatial dependence and individual-tree growth models: I. Characterising spatial dependence. *Forest Ecology and Management*, 2007, 245(1/3): 10-19.
- [24] 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.
- [25] Woods K D. Dynamics in late-successional hemlock-hardwood forests over three decades. *Ecology*, 2000, 81(1): 110-126.
- [26] Chi X L, Tang Z Y, Xie Z Q, Guo Q, Zhang M, Ge J L, Xiong G M, Fang J Y. Effects of size, neighbors, and site condition on tree growth in a subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, China. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(22): 5149-5161.
- [27] 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 李乐. 关帝山云杉天然更新与土壤有效氮素异质性的空间关联性. *应用生态学报*, 2010, 21(3): 533-540.
- [28] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [29] 杨秀清, 韩有志. 关帝山次生杨桦林种群结构与立木的空间点格局. *西北植物学报*, 2010, 30(9): 1895-1901.
- [30] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [31] Legendre P, Mi X C, Ren H B, Ma K P, Yu M J, Sun I F, He F L. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90(3): 663-674.
- [32] Canham C D, LePage P T, Coates K D. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, 34(4): 778-787.
- [33] Runkle J R. Canopy tree turnover in old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 2000, 81(2): 554-567.
- [34] Coomes D A, Allen R B. Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 2007, 95(5): 1084-1097.
- [35] De'ath G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, 2002, 83(4): 1105-1117.
- [36] Zuur A F, Ieno E N, Walker N, Saveliev A A, Smith G M. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology With R*. New York: Springer, 2009.
- [37] Wu H, Franklin S B, Liu J M, Lu Z J. Relative importance of density dependence and topography on tree mortality in a subtropical mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 2017, 384: 169-179.
- [38] 张彦军, 郁耀闯, 牛俊杰, 龚兰兰. 秦岭太白山北坡土壤有机碳储量的海拔梯度格局. *生态学报*, 2020, 40(2): 629-639.
- [39] 杨慧, 娄安如, 高益军, 宋宏涛. 北京东灵山地区白桦种群生活史特征与空间分布格局. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 272-282.
- [40] 张文辉, 孙海芹, 赵则海, 祖元刚. 北京东灵山辽东栎林优势植物水分适应特性. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 438-443.
- [41] Binkley D, Stape J L, Ryan M G, Barnard H R, Fownes J. Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems*, 2002, 5(1): 58-67.
- [42] 田镡, 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.
- [43] Shen Y, Santiago L S, Shen H, Ma L, Lian J Y, Cao H L, Lu H P, Ye W H. Determinants of change in subtropical tree diameter growth with ontogenetic stage. *Oecologia*, 2014, 175(4): 1315-1324.
- [44] 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.