

DOI: 10.20103/j.stxb.202305171041

刘济萌, 刘贤德, 马瑞, 赵维俊, 敬文茂, 许尔文, 杨道虎. 祁连山不同海拔青海云杉天然更新空间格局变化. 生态学报, 2025, 45(5): 2337-2345.

Liu J M, Liu X D, Ma R, Zhao W J, Jing W M, Xu E W, Yang X H. Changes in the spatial pattern of natural regeneration of *Picea crassifolia* at different elevations in the Qilian Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2337-2345.

祁连山不同海拔青海云杉天然更新空间格局变化

刘济萌¹, 刘贤德^{1,2,*}, 马 瑞¹, 赵维俊², 敬文茂², 许尔文², 杨道虎²

1 甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

2 甘肃省祁连山水源涵养林研究院(甘肃祁连山森林生态系统国家定位观测研究站), 张掖 734000

摘要: 青海云杉(*Picea crassifolia*)作为祁连山森林生态的建群种,在维系林区生物多样性、保持水土等方面起着非常重要的生态作用,探究其天然更新的空间格局时空动态特征对种群更新具有重要意义。在海拔 2800 m、3000 m、3300 m 的青海云杉林中设置固定样地,并于 2017 年、2022 年记录样地所有胸径<50 mm 的青海云杉胸径、冠幅和坐标等信息。通过 Ripley's *K* 函数、单变量标记点格局探究青海云杉胸径对空间分布特征的影响,再使用 Moran's *I* 统计量和 $Z\alpha$ 统计量分析青海云杉胸径空间关联性特征,使用 LISA 聚类方法识别每个青海云杉的胸径在空间中的相互作用关系。结果表明:(1)更新苗空间格局年际间变化整体呈现为聚集程度增加的趋势,2800 m 样地聚集程度变化最大,3000 m 与 3300 m 样地聚集程度变化较小,2017 年 2800 m 和 3000 m 样地存在随着空间尺度的增加聚集分布和随机分布交替出现的现象,2022 年这种现象基本消失。(2)基于胸径的单变量标记点格局能够敏锐地捕捉到胸径对空间格局的影响,但随着聚集程度的增加,这种影响逐渐消失。(3)2800 m、3300 m 样地的胸径空间关联性年际变化呈现为空间正自相关加强的趋势,在 2022 年均表现出显著的空间正自相关,3000 m 样地呈现为空间负自相关加强的趋势,在 2022 年表现出显著的空间负自相关。(4)2800 m 样地更新苗胸径集聚模式变化较大,高高集聚与低低集聚的数量显著增加,3000 m 样地更新苗胸径集聚模式变化不大,基本无显著空间关联性的植株,3300 m 样地更新苗胸径集聚模式变化较大,高高集聚的数量显著增加。考虑到聚集程度的增加带来的影响是复杂的,既包括消极的影响也包括积极的影响。建议在今后的经营管理中可以对呈现低低集聚的青海云杉幼苗进行适当剪除,减小种群的竞争压力从而提高幼苗存活率。

关键词: 青海云杉;天然更新;空间分布;空间集聚

Changes in the spatial pattern of natural regeneration of *Picea crassifolia* at different elevations in the Qilian Mountains

LIU Jimeng¹, LIU Xiande^{1,2,*}, MA Rui¹, ZHAO Weijun², JING Wenmao², XU Erwen², YANG Xiaohu²

1 College of Forestry, Gansu Agriculture University, Lanzhou 730070, China

2 Water Sources Conservation Forests Research Institute of Qilianshan National Nature Reserve (Gansu Qilianshan Forest Eco-system of the State Research Station), Zhangye 734000, China

Abstract: *Picea crassifolia*, as a constructive species of forest ecology in Qilian Mountains, plays a very important ecological role in maintaining forest biodiversity and soil and water conservation. It is of great significance to explore the temporal and spatial dynamic characteristics of its natural regeneration spatial pattern for population regeneration. Fixed plots were established in *P. crassifolia* forests at altitudes of 2800 m, 3000 m, and 3300 m, recording the diameter at breast height (DBH), crown width, and coordinates of all *P. crassifolia* trees with DBH<50mm were recorded in 2017 and 2022. The influence of DBH of *P. crassifolia* on spatial distribution characteristics was explored by K function and univariate marker

基金项目: 国家自然科学基金区域创新发展联合基金项目(U21A20468);甘肃省自然科学基金项目(24JRRG034);甘肃省高校产业支撑计划项目(2023CYZC-45);张掖市市级科技计划项目(ZY2022KY03)

收稿日期: 2023-05-17; **网络出版日期:** 2024-12-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuxiande666@163.com

point pattern. Moran's I statistics and $Z\alpha$ statistics were used to analyze the spatial correlation characteristics of DBH of *P. crassifolia*. LISA clustering method was used to identify the spatial interaction relationship of DBH of each *P. crassifolia*. The results show that: (1) The interannual variation of the spatial pattern of new seedlings generally demonstrated an increasing trend in aggregation. The aggregation degree of 2800 m plot changed the most, while the aggregation degree of 3000 m and 3300 m plot changed little. In 2017, there was an alternate phenomenon of aggregation distribution and random distribution with the increase of spatial scale in 2800 m and 3000 m plot. By 2022, this phenomenon has largely disappeared. (2) The univariate marker pattern based on DBH could keenly capture the effect of DBH on spatial pattern, but this effect gradually disappeared with the increase of aggregation degree. (3) The interannual variation of the spatial correlation of DBH in the 2800 m and 3300 m plots showed a strengthening trend of positive spatial autocorrelation, showing a significant positive spatial autocorrelation in 2022, and the 3000 m plot showed a strengthening trend of negative spatial autocorrelation, showing an insignificant negative spatial autocorrelation in 2022. (4) The DBH agglomeration pattern among new seedlings at the 2800 m plot changed greatly, and the number of high-high and low-low agglomeration increased significantly. The DBH agglomeration pattern of the new seedlings in the 3000 m plot did not change much, and there were basically no plants with significant spatial correlation. To conclude, considering that the impact of the increase in the degree of aggregation is complex, including both negative and positive effects. It is suggested that the seedlings of *P. crassifolia* showing low-low agglomeration can be properly cut off in the future management, so as to reduce the competitive pressure and improve the survival rate of seedlings of *P. crassifolia*.

Key Words: *Picea crassifolia*; natural renewal; spatial distribution; space agglomeration

随着全球气候逐渐变暖,各种极端气候的强度和频次在不断增加,全球面对的环境和生态安全挑战与日俱增^[1-2]。森林是地球陆地上分布面积最广、结构组成最复杂的生态系统,在调节气候、涵养水源、抵御灾害等方面起着重要作用^[3-4],而不同地区森林生态系统对抵抗外界干扰的能力不同,高寒山地等生态脆弱区对环境变化带来的扰动尤为敏感^[5],祁连山是我国西北干旱区山地的典型代表之一,其延伸形成的湿地、山地冰川、荒漠草甸等复合生态系统不仅在防风固沙改善环境方面发挥着重要作用,在促进当地社会经济发展等方面也起着举足轻重的作用^[6]。

青海云杉(*Picea crassifolia*)是中国西北地区的特有树种,多以纯林形式分布于祁连山北坡,在维系林区生物多样性、保持水土等方面起着非常重要的生态作用^[7]。种群空间格局是森林生态系统健康与否的重要指标之一,是由种群自身特性、种内种间关系及环境条件共同作用形成的结果,对其空间分布格局及关联性的研究不仅能够描述植物个体生存状况,还有助于反映整个种群的生存发展策略^[8]。通过植物种群空间格局研究林木生长种内种间竞争状况、种群更新与演替机制,是生态学和林学研究的热门领域之一^[9-10]。白雪娇^[11]等对辽东次生林空间格局研究中发现径级和多度会影响种群聚集度,随着多度和平均胸径的增加,种群聚集度显著地降低。梁高都等^[12]通过不同拟合模型检验同一红树林空间结构以排除生境异质性对某一格局的影响。祁连山青海云杉种群林分空间结构也已有不少研究,齐鹏等^[13]通过点格局分析发现青海云杉种群整体以聚集分布为主,随着龄级的增加,聚集程度逐渐减小。金铭等^[14]利用混交度、角尺度等结构参数进行空间结构分析,发现青海云杉林木空间还处于很充足状态,环境容量有利于青海云杉天然更新。但目前对青海云杉空间格局的相关研究基本局限于某一时刻的林分状态,或是单纯描述空间分布模式,而对其天然更新空间格局年际变化以及胸径、冠幅等个体生物指标与环境相互作用而形成的空间关联性特征的研究还未出现。基于此,本研究选取2017年和2022年的青海云杉天然更新作为对象,并引入更新苗胸径这一生物指标,通过 K 函数、基于胸径单变量标记点格局以及Moran's I 指数,探究青海云杉天然更新空间分布年际变化特征。该研究旨在探讨不同海拔青海云杉天然更新空间格局变化趋势及年际差异,生物指标如何影响空间格局,生物指标对空间格局的响应,为进一步认识青海云杉种群更新机制,科学管理青海云杉种群数量提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于张掖市肃南裕固族自治县的排露沟流域(100°17'0"—100°18'30"E,38°32'0"—38°33'30"N),该地域属典型的大陆性高寒山地气候,年均温度 5.4℃,月最高气温为 12.2℃,出现在 7 月,月最低气温为-12.9℃,出现在 1 月^[15]。年降水量 250—500 mm,多集中于 5—9 月,年均相对湿度为 60%,年均蒸发量约为 1488 mm^[16]。流域面积为 68.06 km²,海拔在 2540—4200 m,地势陡峭复杂多变,海拔落差较大^[17]。

流域地形条件复杂,水热条件差异大,土壤和植被类型沿海拔形成了较为明显的垂直分布带,植被类型随海拔从低到高依次为山地荒漠植被、山地草原植被、山地森林草原植被、亚高山灌丛草甸植被、高山冰雪植被;土壤类型依次为山地栗钙土、山地灰褐土、高山草甸土、高山荒漠土。区内乔木树种较为单一,主要为青海云杉和祁连圆柏(*Sabina przewalskii*),作为建群种的青海云杉呈斑块状或条带状分布于海拔 2500—3300 m 阴坡和半阴坡;主要灌木物种有吉拉柳(*Salix gilashanica*)、箭叶锦鸡儿(*Caragana jubata*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、银露梅(*Potentilla glabra*)等;草本主要为委陵菜(*Potentilla chinensis*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、黑穗苔(*Carex atrata*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)等^[18]。

1.2 数据采集

本实验沿海拔 2800 m、3000 m、3300 m 选取人为扰动较小的青海云杉林建立固定样地,规格为 20 m×20 m,而 2800 m 样地由于群落结构及环境较为复杂且沿海拔有较明显的分层现象,为确保 2800 m 样地具有代表性,故将其样地规格设置为 20 m×40 m,并分别于 2017 年 7 月以及 2022 年 7 月在样地对青海云杉进行每木检尺,测定记录下树木的胸径、株高、空间位置坐标等信息。该实验将更新苗作为研究对象,青海云杉种群龄级划分参考陈银萍、丁国民^[19-20]等分级方法,将胸径(DBH)≤50 mm 的植株划为更新苗,其中包括第 1 龄级(0.0 mm<DBH≤20 mm)和第 2 龄级(20 mm<DBH≤50 mm)。

1.3 数据处理

(1) K 函数及单变量标记点格局分析方法

点状地物分布模式会随着空间尺度的变化而改变,在小尺度下可能呈现聚集分布,在大尺度下可能呈现随机分布,点格局分析则可以从多尺度展现点状地物的空间分布以及地物个体属性间的相互关系^[21-22]。由于本研究空间尺度较小,积累效应影响较弱,且 Ripley's *K* 函数(简称 *K* 函数)相较于对关联函数能够更敏锐的捕捉到相邻个体间负相互作用范围在取样空间的分布差异而表现出的格局特征^[23-24],故采用 *K* 函数进行点格局分析,*K* 函数能够描述个体间的空间结构,但对植株自身的胸径、株高、冠幅等生物指标造成的空间结构变异无法感知,特别在小尺度范围内这种影响不可忽视^[25]。因此,本文加入单变量标记点格局分析,并选取胸径作为标记对象,进一步校正因胸径发生变化而导致的实际空间分布差异,公式如下。

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{w_{ij}} I_r(u_{ij}) \quad i \neq j$$

$$L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}} - r$$

式中, r 表示空间尺度; A 为样地面积; n 为样地中个体总数; u_{ij} 为个体 i 与 j 的距离; w_{ij} 表示以 i 为圆心 u_{ij} 为半径的圆落在面积 A 中的比例,当个体 i 和 j 的距离 $u_{ij} \leq r$ 时, $I_r(u_{ij})$ 为 1,当 $u_{ij} < r$ 时, $I_r(u_{ij})$ 为 0。 L 函数是 K 函数的变形,相当于 K 函数减去期望值,当 $L(r) = 0$ 时,表示空间点随机分布;当 $L(r) < 0$ 时,表示空间点均匀分布;当 $L(r) > 0$ 时,表示空间点聚集分布。

(2) 空间关联性及空间集聚分析方法

空间点格局分析可以展现植物群落整体的空间分布特征,但空间实体之间普遍存在着相互关联,且由于个体自身属性的不同所形成的空间关联性存在着不同程度的差异,而点格局分析对于这种关联性及其产生的

差异探索存在一定的局限性。胸径作为植物重要的生物指标之一,对反映植物生长状况、龄级结构等具有重要意义,因此,本文采用 Moran's I 统计量反映青海云杉天然更新胸径的相关程度,公式如下。

$$I = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij} (y_i - \bar{y}) (y_j - \bar{y})}{S^2 \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}}$$

式中, n 是空间单元总数; w_{ij} 是空间权重; S 是研究区域 i 的样本标准差; y_i 表示研究区域 i 的观测值; \bar{y} 是所有研究区域的均值。Moran's I 统计量取值区间一般为 $[-1, 1]$ 。 $I > 0$ 表示空间正相关,邻接空间单元属性值相似度较大,表现为观测值高(低)的单元,其邻近单元的观测值也高(低),即高高集聚(低低集聚)分布模式; $I < 0$ 表示空间负相关,邻接空间属性值差异较大,表现为观测值高(低)的单元与邻近单元的观测值高(高)的单元聚集,即高低集聚(低高集聚)分布模式; $I = 0$ 表示不存在空间自相关。 $Z\alpha$ 统计量为标准化 Moran's I ,能够检验空间自相关的显著性, $Z\alpha \geq 1.96$,表明具有显著的空间正自相关性; $Z\alpha \leq -1.96$,表明具有显著的空间负自相关性; $-1.96 < Z\alpha < 1.96$,表明空间自相关性不显著。LISA 是一种衡量局部区域单元与其周围单元空间关联性的测度指标,其不仅可以反映每个空间个体与其周边邻居的相关性特征,还能用来识别空间不同集聚模式。其中,高高集聚表示一个高值被高值包围的地区;低低集聚表示一个低值被低值包围的地区;高低集聚表示一个高值被低值包围的地区;低高集聚表示一个低值被高值包围的地区。

为降低边缘效应对分析的影响^[26],本研究空间尺度选择样地边长的一半(0—10 m),在随机分布的假设中采用完全空间随机(complete spatial randomness, CSR)模式,采用 Monte-Carlo 检验,模拟 199 次得到 95% 的置信区间以分析结果的显著性,当观测值落于置信区间之内,为随机分布;落于置信区间之上,为聚集分布;落于置信区间之下,为均匀分布。数据的初步整理使用 Microsoft Excel 2016 软件,点格局分析使用 RStudio 4.1.3 软件,更新苗胸径的空间关联性以及空间集聚特征分析使用 GeoDa 1.16 软件进行。

2 结果与分析

2.1 青海云杉天然更新点格局

青海云杉天然更新的空间分布变化如图 1 所示。2022 年各样地更新苗数量明显要多于 2017 年,特别是 2800 m 样地更新数量变化较为明显,新增更新苗呈现较为明显的聚集分布,3000 m、3300 m 也有所增加,但新增更新苗的分布模式并不明显。点格局分析结果如图 2 所示,2017 年 2800 m 更新苗在 0—1 m 尺度范围呈现随机分布,在 1—6 m 尺度范围呈现聚集分布,在 6—10 m 尺度范围呈现随机分布;3000 m 更新苗在 0—2 m 尺度范围呈现随机分布,在 2—10 m 尺度范围呈现聚集分布;3300 m 更新苗在 0—10 m 尺度范围呈现聚集分布。2022 年 2800 m 更新苗在 0—10 m 尺度范围呈现聚集分布;3000 m 更新苗在 0—3 m 尺度范围呈现随机分布,在 3—10 m 尺度范围呈现聚集分布;3300 m 更新苗在 0—10 m 尺度范围呈现聚集分布。

经过基于胸径单变量标记点格局分析后,青海云杉天然更新空间格局在部分样地出现了较为明显的差异,分析结果如图 3 所示,2017 年 2800 m 更新苗在 0—7 m 尺度范围呈现聚集分布,在 7—8 m 尺度范围呈现随机分布,在 8—10 m 尺度范围呈现聚集分布;3000 m 更新苗随着尺度的增加聚集分布与随机分布交替呈现;3300 m 更新苗在 0—1 m 尺度范围呈现随机分布,在 1—10 m 尺度范围呈现聚集分布。2022 年 2800 m 更新苗在 0—10 m 尺度范围呈现聚集分布;3000 m 更新苗在 0—2 m 尺度范围呈现随机分布,在 2—10 m 尺度范围呈现聚集分布;3300 m 更新苗在 0—10 m 尺度范围呈现聚集分布。胸径标记点格局与 K 函数在 2017 年 2800 m、3000 m 更新苗空间格局分布中出现了明显的差异,结合图 1 可以看出 2800 m 更新苗胸径整体较大,3000 m 更新苗整体较小,基于胸径单变量标记的点格局分析有效地捕捉到了由于径级不同而导致的空间分布差异,同时 K 函数与基于胸径单变量标记点格局都显示出 2022 年的聚集程度显著高于 2017 年,表明这期间更新苗数量还处于增长阶段。

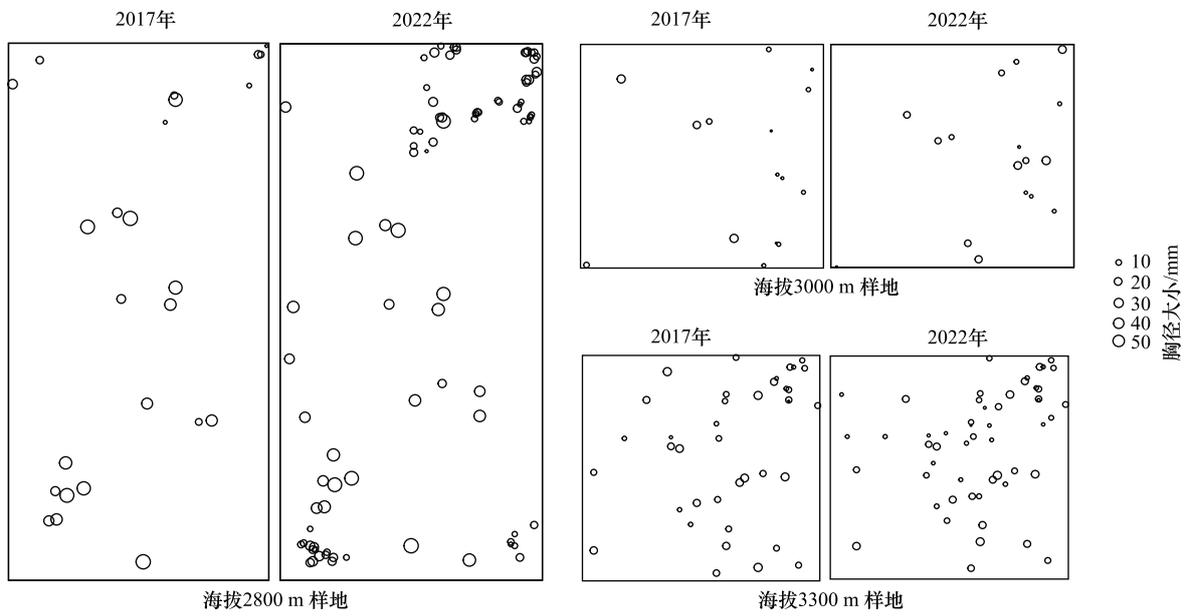


图 1 样地更新分布

Fig.1 Map of seedlings distribution in sampling sites

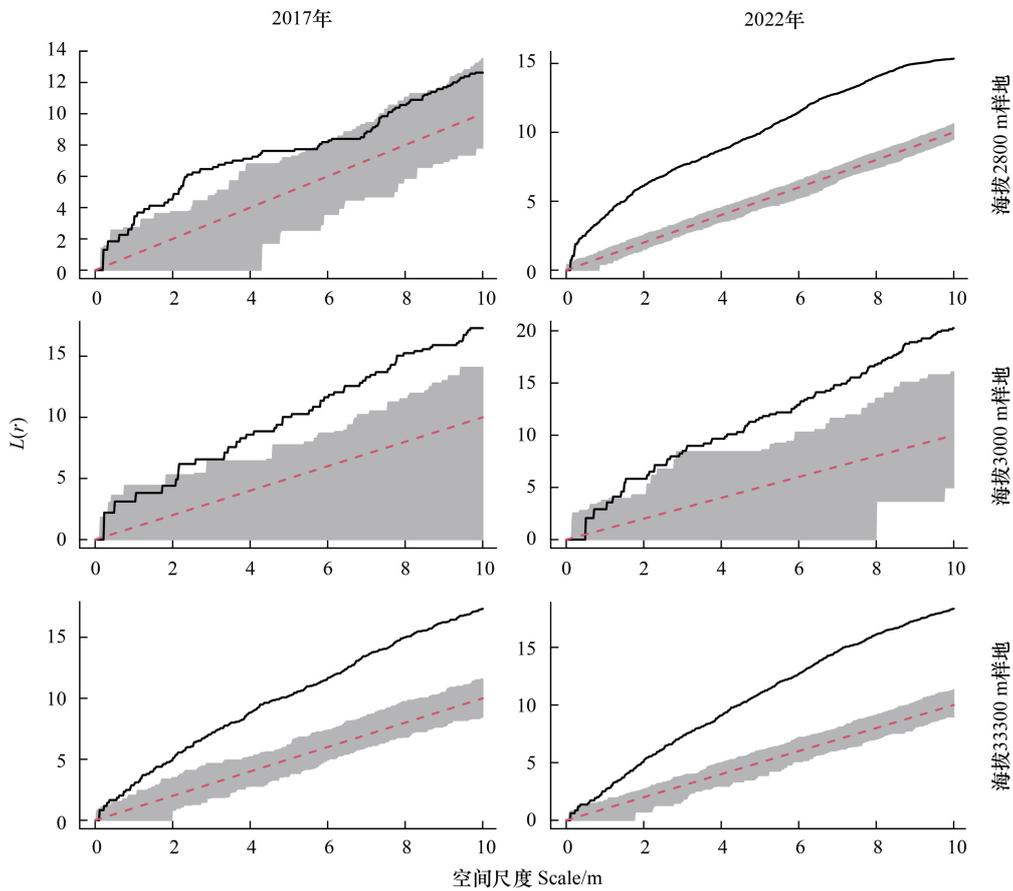


图 2 更新在 2017—2022 年间的空间格局分析

Fig.2 Spatial patterns of seedlings population in 2017—2022

图中灰色阴影是上下包迹线之间的区域,表示 95%的置信区间,在阴影区域内表示符合随机分布的空间特征;红色虚线表示预测值,黑色实线表示函数值

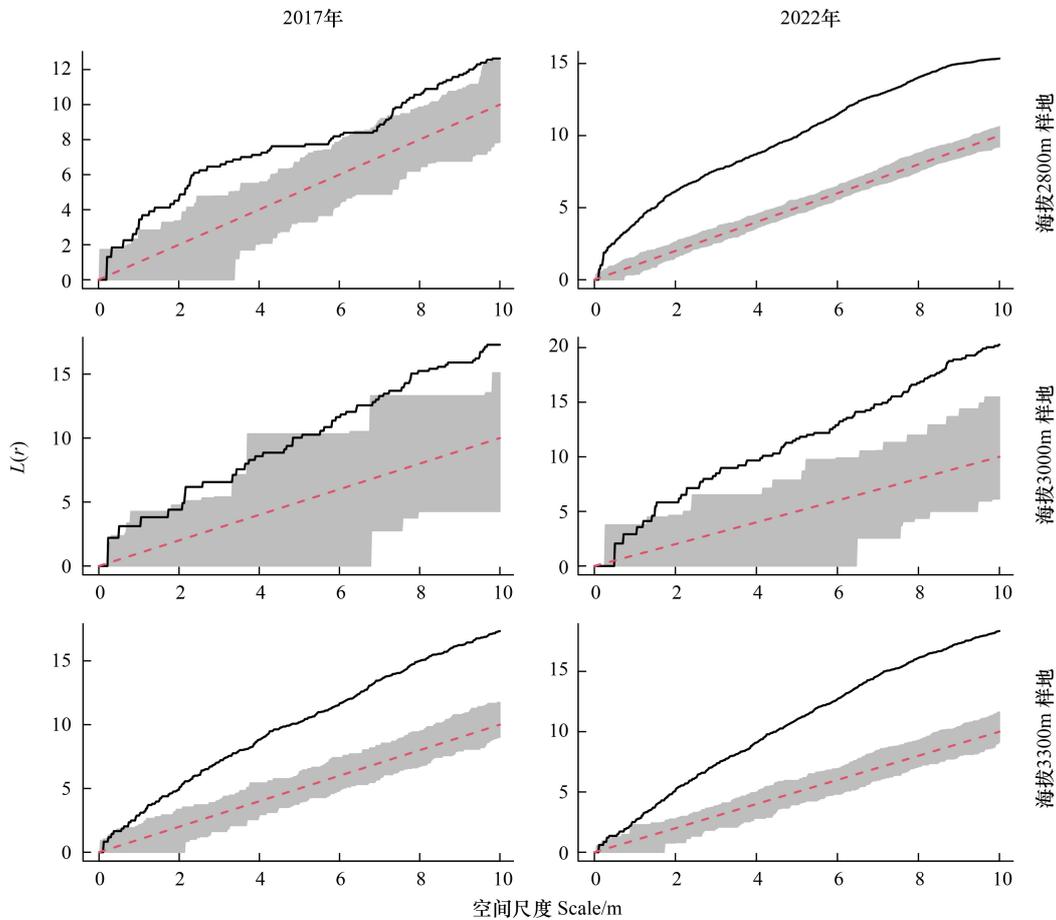


图 3 更新在 2017—2022 年间的单变量空间点格局分析

Fig.3 Univariate spatial patterns of seedlings population in 2017—2022

2.2 青海云杉天然更新空间关联性

空间上对两个时期的样地更新苗胸径进行了全局空间关联性分析,结果如表 1 所示。更新苗胸径 Moran's *I* 指数在年际间均出现较明显变化,2800 m 胸径 Moran's *I* 指数增长最快,表现出显著的空间正自相关,3000 m 胸径 Moran's *I* 指数减少最快,虽然空间关联性有所增加,但未表现出显著的空间关联性,3300 m 胸径 Moran's *I* 指数增长缓慢,表现出显著的空间正自相关。不同海拔青海云杉更新的胸径空间关联性均呈现出增强的趋势。

表 1 不同海拔更新苗胸径全局空间自相关变化

Table 1 Changes in global spatial autocorrelation of diameter at breast height of seedlings at different altitudes

海拔/m Elevation	2017		2022	
	Moran's <i>I</i>	<i>Z</i> α	Moran's <i>I</i>	<i>Z</i> α
2800	0.240	2.492	0.588	8.808
3000	-0.008	0.746	-0.144	-0.938
3300	0.075	1.075	0.130	2.318

Z α 统计量为标准化 Moran's *I*

青海云杉天然更新胸径在空间中的具体集聚模式结果如图 4 所示。2017 年 2800 m 更新苗胸径具有空间关联性的植株为 12 株,其中空间正自相关数量为 8 株,负自相关数量为 4 株,不显著为 13 株;3000 m 更新苗胸径具有空间关联性的植株为 1 株,不显著为 15 株,仅 1 株呈现为高低集聚;3300 m 更新苗胸径具有空间

关联性的植株为 7 株,其中空间正自相关数量为 5 株,负自相关数量为 2 株,不显著为 13 株。2022 年 2800 m 更新苗胸径具有空间关联性的植株为 39 株,其中空间正自相关数量为 37 株,负自相关数量为 2 株,不显著为 50 株;3000 m 更新苗胸径不具有空间关联性,植株数量为 16 株;3300 m 更新苗胸径具有空间关联性的数量为 14 株,其中空间正自相关数量为 11 株,负自相关数量为 3 株,不显著 39 株。青海云杉更新胸径在海拔 2800 m 和 3300 m 的空间集聚模式在年际间呈现逐渐增强的趋势,在海拔 3000 m 未表现出明显的变化。

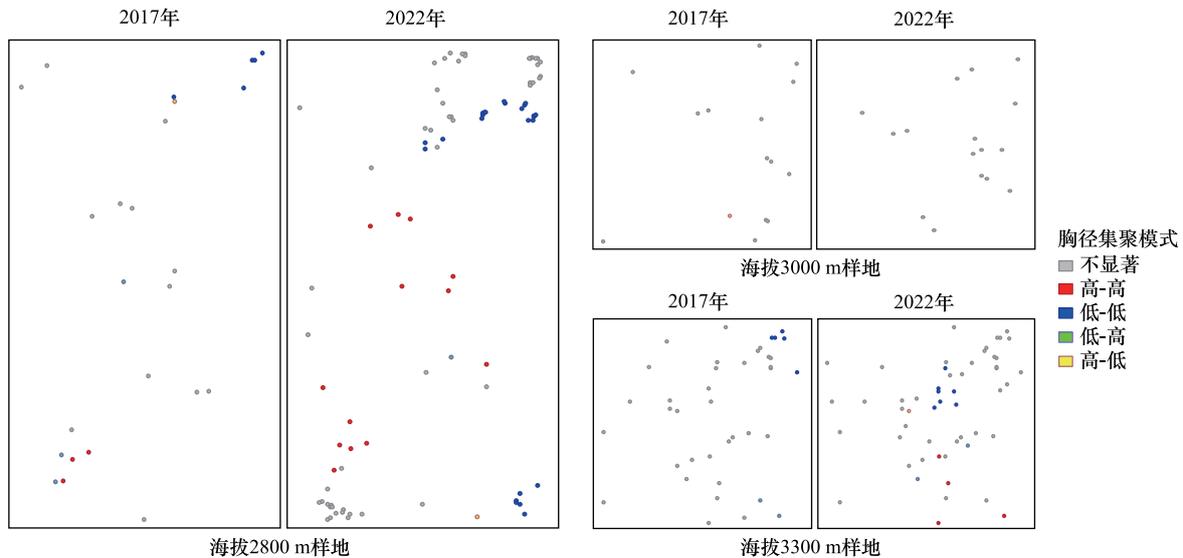


图 4 不同海拔更新苗胸径空间集聚分布变化

Fig.4 Changes in the spatial distribution of diameter at breast height of seedlings at different altitudes

3 讨论

3.1 青海云杉天然更新点格局变化

种群幼苗的空间分布格局决定了种群更新特征,局部空间的分布情况会影响到幼苗的存活,进而影响到种群数量动态^[27-28],而植物与环境之间不间断的相互作用会使得植物种群格局也不断发生变化^[29]。有学者认为森林中幼苗格局可能比其周围环境因素更重要,因为负密度制约效应的出现会导致更新苗表现出较高死亡率^[30-32]。王亚飞等^[33]研究表明云冷杉红松林的空间分布会随着尺度的增加由聚集分布逐渐转变为随机分布。杨文松等^[34]对喀斯特次生林的研究中发现,部分径级在小尺度范围的分布模式并不单一,多次出现聚集与均匀分布模式交替的现象。这与本研究结果相似,样地更新苗在 0—10 m 的尺度范围均表现出不同程度的聚集分布,且随着时间增加,其聚集程度都有所增强,表明更新苗的生存策略依然趋向于通过聚集分布,进而提升生存率,这也与拓锋等^[35]对青海云杉种群空间分布研究结果一致。在胸径单变量标记点格局分析下,2017 年 2800 m 与 3000 m 更新苗的空间分布模式呈现出较明显的聚集与随机分布模式交替出现的现象,但在 2022 年仅 3000 m 呈现较微弱的空间分布模式交替,2800 m 和 3300 m 均呈现出显著的聚集分布,这与兰航宇等^[36]的针阔混交林主要树种空间格局会随着空间尺度的增加而呈现交替变化的研究结论一致,但与刘建泉等^[37]研究结果,即青海云杉种群空间结构存在有随海拔升高由均匀分布向聚集分布逼近的结论不同,这可能是由于海拔跨度不同,空间异质性差异较大所导致。整体分析认为,在小尺度上,由于微地形的差异导致土壤养分、光照等生境条件不同,形成斑块状微生境,更新苗在不同微环境中对外界资源的竞争以及生存策略有所差异,进而造成聚集分布模式出现不连续变化^[38],而基于胸径的单变量标记点格局进一步体现出了这种差异,且随着更新苗聚集程度的增加,这种差异逐渐减少,这反映出个体的生物指标在一定程度上确实会影响空间格局的分析结果,但随着聚集程度的增加,这种差异会被显著的空间格局特征所掩盖,其它生物指标是否也

会出现这样的现象还有待探究。

3.2 青海云杉天然更新空间关联性变化

种群的空间关联性能揭示某一特定时间内种群内部个体间的作用关系,反映个体的发育状态和发展趋势,并在一定程度上展现植物种群对环境变化的响应和生境条件对种群更新的影响^[39-40]。空间正自相关体现了个体之间相互依赖的互利关系,空间负自相关体现了个体之间相互竞争的生态关系,空间无关联性则反映了种群内部无明确的生态关系^[41]。本研究发现 2017 年 3 个样地更新苗胸径空间关联性整体表现较弱,2022 年在 2017 年基础上呈现出不同程度的加强,其中 2800 m 和 3300 m 更新苗胸径空间关联性表现为正自相关,而 3000 m 更新苗胸径空间关联性为负自相关,且均呈加强的趋势,这与赵维俊等^[42]对青海云杉空间结构研究结果,即青海云杉群落生物指标存在强烈的空间关联性的结论存在差异,原因可能是其研究对象针对的是整个青海云杉种群,且样地仅基于 2800 m,而本研究针对的是青海云杉天然更新,所选样地海拔跨度较大,空间异质性差异较大,致使生物指标空间关联呈现较大差异。结果表明 2800 m、3300 m 的生境条件有益于更新苗的径向生长,而 2800 m 更新苗对外部环境资源的利用可能还未达到上限,胸径的空间正自相关强化幅度依然较大,3300 m 更新苗可能已经接近利用上限,空间正自相关强化幅度较小。这可能是由于 2800 m 样地土壤养分、土壤温度等外部条件较为优厚,能够承载较多数量青海云杉的生长发育需求,生态位重叠较少,种群内部竞争程度较低,3000 m 样地环境资源较为贫瘠,大径级个体占据较多资源,导致小径级间竞争加剧,聚集程度降低的同时造成小径级对抗外部环境干扰的能力减弱^[43],因此 3000 m 更新苗数量较少,3300 m 样地环境资源虽然同样贫瘠,但大径级数量减少,小径级获得的资源相对增加,因此空间正自相关变化趋势缓慢。

通过对青海云杉天然更新集聚模式分析发现,2800 m、3300 m 更新苗胸径集聚模式年际变化明显,3000 m 几乎没有显著的集聚分布模式,且高高集聚与低低集聚分布界限明显,表明在一定环境条件下青海云杉天然更新在生长过程中,个体可以改善样地微生境,使得邻近径级更宜生长^[44],从而提升该径级对周围环境资源的竞争力,当径级差异过大时,植株间生态位重叠较多,较大径级对资源的竞争力较强,会导致小径级个体生长发育迟滞甚至死亡^[45]。所有样地更新苗都存在大量不具有显著空间关联性的植株,这可能是种子扩散机制、种子萌发以及对生境不断选择适应后的结果^[46-47],推测接下来 2800 m、3300 m 样地具有显著空间正自相关的更新苗数量还会有所增加,3000 m 样地具有显著空间负自相关的更新苗会有所增加。

4 结论

青海云杉天然更新空间分布格局 5 年间变化明显,不同海拔样地变化趋势有所不同,但整体表现为聚集分布加强的趋势。同时,青海云杉天然更新随尺度增加聚集分布与随机分布交替的现象会随着株数的增加而逐渐消失。基于胸径单变量标记的点格局在聚集程度较小时能够反映出胸径不同带来的空间格局差异,在聚集程度较大时与 K 函数分析结果相近。

不同样地天然更新胸径空间关联性 5 年间变化差异较大,青海云杉天然更新胸径整体空间关联性均有所加强,具有显著空间关联性的植株有所增加,更新苗之间竞争较小,推测接下来具有显著空间关联性的植株还将继续增加。

参考文献 (References):

- [1] Dai A G. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 2013, 3: 52-58.
- [2] Wang G L. Agricultural drought in a future climate: results from 15 global climate models participating in the IPCC 4th assessment. *Climate Dynamics*, 2005, 25(7): 739-753.
- [3] 陈东立,余新晓,廖邦洪. 中国森林生态系统水源涵养功能分析. *世界林业研究*, 2005, 18(1): 49-54.
- [4] Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. Climate effects on mountain plants. *Nature*, 1994, 369(6480): 448.
- [5] 孙武,侯玉,张勃. 生态脆弱带波动性、人口压力、脆弱度之间的关系. *生态学报*, 2000, 20(3): 369-373.
- [6] 苏军德,蒲济林,李国霞,赵晓同. 甘肃祁连山自然保护区生态系统效益评价研究. *生态科学*, 2021, 40(5): 89-94.
- [7] 石澎雨,石晓萍,侯玉梅,车宗伟. 祁连山自然保护区祁丰林区森林土壤电导率和盐分含量. *安徽农业科学*, 2021, 49(9): 127-129.
- [8] 王宇,武亚楠,鄧鄂馨,张振明. 黄河三角洲滨海湿地芦苇、碱蓬混生群落空间点格局分析. *生态科学*, 2020, 39(1): 51-59.

- [9] 毛磊. 红花尔基天然樟子松林分空间结构及其更新演替规律研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [10] 王晓荣, 胡文杰, 雷蕾, 肖文发, 潘磊, 曾立雄. 不同营林措施对马尾松林物种组成及空间结构的短期影响. 西南林业大学学报(自然科学), 2019, 39(1): 9-19.
- [11] 白雪娇, 邓莉萍, 李露露, 牛沙沙, 韩美娜, 秦胜金, 周永斌. 辽东山区次生林木本植物空间分布. 生态学报, 2015, 35(1): 98-105.
- [12] 梁高都, 田义超, 吴彬, 梁铭忠, 张文主, 杨小雄, 陆汝成, 张利国, 顾观海. 广西北部湾典型海岛红树林的结构特征、空间格局及种间种内关联性. 生态学报, 2022, 42(17): 7244-7255.
- [13] 齐鹏, 赵维俊, 刘贤德, 张仁陟. 祁连山中段青海云杉林分空间结构分析. 甘肃农业大学学报, 2015, 50(4): 90-96.
- [14] 金铭, 李毅, 刘贤德, 赵维俊, 赵中华, 敬文茂. 祁连山青海云杉林空间结构分析. 干旱区地理, 2012, 35(4): 587-593.
- [15] 王顺利, 刘贤德, 金铭, 张学龙, 赵维俊, 王荣新, 马剑. 青海云杉林下苔藓层对土壤蒸发的影响. 干旱区资源与环境, 2017, 31(4): 131-135.
- [16] 马剑, 刘贤德, 金铭, 赵维俊, 成彩霞, 孟好军, 武秀荣. 祁连山青海云杉林土壤理化性质和酶活性海拔分布特征. 水土保持学报, 2019, 33(2): 207-213.
- [17] 石建周, 刘贤德, 田青, 万艳芳, 赵维俊. 祁连山中部青海云杉年内径向生长季节变化及其对环境因子的响应. 水土保持学报, 2022, 36(2): 261-267.
- [18] 芦倩, 李毅, 刘贤德, 赵维俊. 祁连山排露沟流域土壤有机碳空间变异性研究. 水土保持学报, 2020, 34(5): 238-243.
- [19] 陈银萍, 于飞, 杨宗娟, 张静, 李冬花, 张凤霞. 东祁连山青海云杉种群大小结构及其动态研究. 广西植物, 2013, 33(2): 236-241, 163.
- [20] 丁国民, 刘兴明, 倪自银, 彭吉廷. 甘肃祁连山青海云杉种群数量动态的初步研究. 植物资源与环境学报, 2005, 14(4): 36-41.
- [21] Picard N. The role of spatial competitive interactions between trees in shaping forest patterns. *Theoretical Population Biology*, 2021, 142: 36-45.
- [22] Ripley B D. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B: Methodological*, 1977, 39(2): 172-192.
- [23] 王鑫厅, 王殿杰, 李海兵, 邵阳, 姜超, 刘芳, 李素英, 苗百岭. 点格局研究过程中 K-函数的累积效应. 应用生态学报, 2022, 33(5): 1275-1282.
- [24] 朱文婷, 刘海坤, 何睿, 于东悦, 夏鹰, 党海山. 藏东南急尖长苞冷杉群落空间点格局分析及其时空动态. 生态学报, 2022, 42(22): 8977-8984.
- [25] 安璐, 吴兆飞, 范春雨, 张春雨, 赵秀海. 长白山次生杨桦林种群空间点格局及密度制约效应. 生态学报, 2021, 41(4): 1461-1471.
- [26] 潘磊磊, KWON SEMYUNG, 刘艳书, 张晓, 杨晓晖, 山丹, 朱媛君, 时忠杰. 沙地樟子松天然林南缘分布区林木竞争、空间格局及其更新特征. 生态学报, 2019, 39(10): 3687-3699.
- [27] 尚占环, 龙瑞军, 马玉寿, 丁路明. 青藏高原“黑土滩”次生毒杂草群落成体植株与幼苗空间异质性及相似性分析. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1157-1165.
- [28] Ward D, Pillay T, Mbongwa S, Kirkman K. Spatial analysis reveals facilitation in young clonal trees and competition in older trees during re-invasion of encroaching trees in an African savanna. *Plant Ecology*, 2022, 223(10): 1167-1180.
- [29] 刘旻霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应. 应用生态学报, 2012, 23(12): 3295-3300.
- [30] Armesto J J, Díaz I, Pápic C, Willson M F. Seed rain of fleshy and dry propagules in different habitats in the temperate rainforests of *Chiloé* Island, Chile. *Austral Ecology*, 2008, 26(4): 311-320.
- [31] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 1970, 104(940): 501-528.
- [32] 李晓亮, 王洪, 郑征, 林露湘, 邓晓保, 曹敏. 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存活. 植物生态学报, 2009, 33(4): 658-671.
- [33] 王亚飞, 曲美学, 兰航宇, 段文标, 陈立新, 春雪, 汪永英, 韩冬芸. 云冷杉红松林内优势种群的空间格局及种间关联性. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(1): 49-58.
- [34] 杨文松, 容丽, 叶天木, 王梦洁, 李璇, 王琪, 李婷婷, 曾珍. 黔中喀斯特次生林优势物种空间分布格局及关联性. 应用生态学报, 2022, 33(5): 1215-1222.
- [35] 拓锋, 刘贤德, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂, 马剑, 武秀荣, 赵晶忠, 马雪娥. 祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性. 植物生态学报, 2020, 44(11): 1172-1183.
- [36] 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): 6660-6669.
- [37] 刘建泉, 屈永才, 王学福, 王零, 朱高, 郭泽勇. 青海云杉群落空间结构特征研究. 干旱区资源与环境, 2009, 23(7): 121-125.
- [38] 刘旻霞, 连依明, 李文. 微地形对优势种群点格局和关联性的影响. 应用生态学报, 2018, 29(5): 1569-1575.
- [39] 黄小, 朱江, 姚兰, 艾训儒, 王进, 吴漫玲, 朱强, 陈绍林. 水杉原生种群结构及空间分布格局. 生物多样性, 2020, 28(4): 463-473.
- [40] Xu H C, Zheng L, Wang H X, Nong Y, Chen Y K, Li M, Cai D X, You Y M. Seedling regeneration and spatial correlation between seedlings and seed trees in *Castanopsis hystrix* plantation by large diameter wood cultivation in south subtropical China. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao=the Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(4): 1055-1062.
- [41] 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.
- [42] 赵维俊, 刘贤德, 敬文茂, 徐丽恒, 牛赞, 齐鹏, 赵永宏. 祁连山青海云杉林群落结构的时空异质性. 应用生态学报, 2015, 26(9): 2591-2599.
- [43] 邓硕坤, 廖树寿, 黄柏华, 蔡道雄, 温远光. 广西凭祥红锥人工林天然更新影响因素初探. 广西林业科学, 2013, 42(1): 48-51, 60.
- [44] 涂洪润, 李娟, 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.
- [45] Kenkel N C. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 1988, 69(4): 1017-1024.
- [46] 闫德仁, 杜敏, 王玉华, 张宝珠, 乔殿学, 马青山, 常艳. 呼伦贝尔沙地樟子松天然更新苗影响因素的研究. 防护林科技, 2012(4): 11-13, 46.
- [47] 董雪, 杜昕, 孙志虎, 谷会岩, 陈祥伟. 生境梯度影响下的天然红松种群空间格局与种内关联. 生态学报, 2020, 40(15): 5239-5246.