#### DOI: 10.20103/j.stxb.202408081870

肖云友,蔺雪莹,董灵波.大兴安岭不同演替阶段天然林优势树种空间分布格局.生态学报,2025,45(8):4009-4021. Xiao Y Y,Lin X Y,Dong L B.Spatial distribution pattern of dominant tree species in natural forests at different successional stages in the Daxing'an Mountains, China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(8):4009-4021.

### 大兴安岭不同演替阶段天然林优势树种空间分布格局

肖云友,蔺雪莹,董灵波\*

东北林业大学林学院森林生态系统可持续经营教育部重点实验室,哈尔滨 150040

摘要:种群的空间分布格局能够反映森林群落的构建过程和物种共存的生态策略。以 2017 年和 2023 年大兴安岭地区翠岗林 场白桦林(先锋阶段)、白桦-兴安落叶松混交林(过渡阶段)和兴安落叶松林(顶级阶段)的 3 个 100 m×100 m 动态监测样地数 据为基础,采用成对相关函数、汇总统计函数和三变量随机标记法,分析各阶段林分中优势树种大树、死幼树和活幼树的空间格 局和相互作用。结果表明:白桦和兴安落叶松的大树、死幼树和活幼树格局均随尺度增加呈现随机分布。随着演替的进行,在 小尺度(≤5 m)内,白桦大树均呈现均匀分布,活幼树则由聚集分布逐渐向随机分布转变,死幼树呈随机分布-聚集分布-均匀分 布的变化规律。兴安落叶松大树和死幼树在小尺度内呈随机分布-聚集分布-随机分布的变化规律,活幼树均在小尺度聚集分 布。其次,两树种种内关联性大多呈负相关和无相关,其中展现聚集格局的物种,种内空间关联主要呈无相关。密度依赖效应 在演替进程中普遍存在,两树种幼树检测到的密度依赖作用均随着演替阶段由负向正转变。研究不支持 Janzen-Connel 假说, 即各演替阶段的幼树在接近同种大树时,未检测到存活概率显著降低。相反,白桦幼树在顶级阶段的不同尺度上接近同种和异 种大树能提高存活概率。兴安落叶松幼树在过渡阶段的同种大树 0—15 m 尺度范围内和在顶级阶段的白桦大树 5—15 m 尺度 范围内能提高存活概率。

关键词:大兴安岭;空间格局;三变量随机标记;演替阶段;天然林

# Spatial distribution pattern of dominant tree species in natural forests at different successional stages in the Daxing'an Mountains, China

XIAO Yunyou, LIN Xueying, DONG Lingbo\*

Key Laboratory of Sustainable Management of Forest Ecosystems, Ministry of Education, College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Population spatial distribution patterns mirror the processes underlying forest community assembly and the ecological strategies facilitating species coexistence. Utilizing dynamic monitoring data from three 100 m × 100 m plots at the Cuigang Forest Farm in the Daxing'an Mountains, gathered in 2017 and 2023, and encompassing *Betula platyphylla* forests (pioneer stage), mixed *Bp-Larix gmelinii* forests (transition stage), and *Lg* forests (top stage), our analysis focused on the spatial patterns and interactions of dominant tree species, encompassing large trees, dead saplings, and surviving saplings. We employed pair correlation functions, summary statistics functions, and trivariate random labeling for this purpose. The findings reveal that the spatial patterns of large trees, dead saplings, and surviving saplings for both *Bp* and *Lg* species tend toward randomness with increasing scale. Throughout succession, at the small scale of  $\leq 5$  m, *Bp* large trees display uniform distribution, surviving saplings transition from aggregated to random distribution, and dead saplings display a distribution pattern that evolves from random to aggregated to uniform. *Lg* large trees and dead saplings show a random-aggregated-random distribution pattern at a small scale, while surviving saplings consistently exhibit an aggregated

收稿日期:2024-08-08; 网络出版日期:2025-01-20

基金项目:"十四五"国家重点研发计划(2023YFF1304002):黑龙江省头雁创新团队计划项目(森林资源高效培育技术研发团队)

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: farrell0503@126.com

distribution at a small scale. Furthermore, intraspecific associations among both species are largely negative or insignificant, particularly for those species exhibiting aggregated patterns, which predominantly display non-significant intraspecific spatial associations. Density-dependent effects are commonly observed throughout the succession process, with density dependence for saplings trees of both species transitioning from negative to positive with succession stages. Finally, this study does not support the Janzen-Connell hypothesis, as no significant decrease in survival rates was detected for saplings trees approaching conspecific large trees at any successional stage. Instead, Bp saplings show increased survival rates when approaching conspecific or heterospecific large trees at various scales in the top stage. Lg saplings have a higher survival probability within the 0—15 m range of conspecific large trees in the transition stage and within the 5—15 m range of Bp large trees in the top stage.

Key Words: Daxing'an Mountains; spatial pattern; trivariate random labeling; successional stages; natural forest

森林群落的空间结构对树木的各种自然过程至关重要<sup>[1]</sup>。而生长环境、干扰、物种间的相互作用以及生活史特点等因素,均可能引起植物种群空间格局改变<sup>[1-2]</sup>。空间格局变化规律不仅能够反映生态过程,还能揭示植物之间的相互作用,如竞争、捕食和更新等<sup>[2]</sup>。在森林中,木本植物的更新和死亡将决定未来森林群落的结构,是影响森林种群动态的关键因素,其空间格局为揭示群落发展机制提供了重要的见解<sup>[3]</sup>。具体来说,大树及其幼树(存活和死亡)的空间位置为理解扩散、更新限制和负反馈或正反馈机制提供了重要线索<sup>[3]</sup>。因此,研究林木存活和死亡的空间格局及其驱动因素,对于深入理解森林群落的演替机制和群落结构形成具有重要的意义<sup>[4]</sup>。

树木死亡通常受诸多因素影响,尤其是周围的局部生境,包括生物和非生物因子<sup>[5]</sup>。在森林群落中,由 资源竞争引起的负密度依赖效应通常被认为是物种共存和群落构成的主要机制之一<sup>[3,6]</sup>。当林木更新的密 度增加超过了环境所能支持的最大阈值,就会出现资源竞争,随后负密度依赖导致密度较大的同种相邻树木 或距离较近的树木死亡率较高<sup>[7]</sup>。不同林分和不同环境条件下的密度依赖效应并不一致,这已在多地研究 中发现。例如,梁爽等<sup>[8]</sup>研究热带雨林优势树种空间分布格局发现,由种内竞争引起的密度依赖死亡导致小 径级个体的聚集程度随着距离和等级增加不断减弱。Bianchi等<sup>[9]</sup>对欧洲云杉纯林的研究表明,小枯树往往 聚集在大树附近,这种聚集效应随着距离的增加而减弱。张觅等<sup>[10]</sup>分析小兴安岭云冷杉林发现,随着径级的 增大,林木聚集强度逐渐减小,并且由幼树到大树阶段持续有密度依赖效应发生。然而,Im等<sup>[11]</sup>发现,在日 本落叶松林中,密度依赖效应没有影响幼树分布格局,幼树离大树越远,存活率越高。研究显示,林木对密度 依赖效应和非生物因子的敏感性可能因物种的生活史策略而异<sup>[12]</sup>。在寒温带森林中,密度依赖效应的作用 机制是否存在于群落不同演替阶段且影响种群分布格局尚待探究。

Janzen-Connel 假说认为,当种子和幼苗距离同种成树越近的生境中,受到专一性天敌攻击的概率越大,死 亡风险越高<sup>[13]</sup>,而异种邻体在目标树种周围的聚集可能会阻碍其异性天敌的传播,从而提高树种的存活 率<sup>[14]</sup>。检测物种在群落中生存能力的方法之一是对树木更新存活概率的定量估计<sup>[2]</sup>。许多国内外学者通过 研究邻近幼树密度和与成年树木的距离对幼树死亡率的影响验证了 Janzen-Connel 假说<sup>[2,4,15]</sup>。但不同演替 阶段林分的密度和尺度相关的树木空间相互作用研究较少,这种研究对于更好地理解空间过程和生态机制对 物种共存的贡献至关重要。

大兴安岭林区是以天然林为主的重点国有林区,但长期的频繁火灾和过度采伐使得大片原始森林逐渐退 化为次生林,因此次生林演替成为本地区主要的森林演替类型<sup>[16]</sup>。兴安落叶松(Larix gmelinii)林作为东北地 区源生的地带性顶级群落<sup>[16-17]</sup>,受到干扰后会经历一系列特定的次生演替过程,形成多样化的次生林群落序 列:在遭遇严重干扰(尤其是火灾)后,原始森林退化,次生演替自灌草群落起始<sup>[16]</sup>。演替初期,由于易于扩 散的白桦(Betula platyphylla)种子比兴安落叶松种子的传播能力强,因在轻度干扰下,白桦往往率先占据优 势<sup>[16-20]</sup>,形成白桦次生林。若火烧迹地周围有蒙古栎(Quercus mongolica)和黑桦(Betula dahurica)种源,群落 则会演替为蒙古栎次生林或黑桦次生林。演替中期,在适度干扰条件下,生命周期更长的兴安落叶松逐渐侵入初期群落,凭借其生长优势逐渐占据上层<sup>[16]</sup>,进而推动群落向白桦-兴安落叶松混交林、蒙古栎-兴安落叶松 混交林及黑桦-兴安落叶松混交林等中期阶段过渡。此阶段后,若轻微干扰下,兴安落叶松将主导群落结构, 其他树种难以有效更新<sup>[16,19-20]</sup>,最终将形成以兴安落叶松为主体的稳定森林群落,标志次生演替进入后期阶 段。如果兴安落叶松林受到中等强度的干扰(如小规模采伐),群落可能逆行演替至初期或中期阶段。此外, 频繁的中度火灾还可能引导初期和中期群落向非典型的顶级群落发展<sup>[16,19]</sup>,如樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)林。

研究森林演替的有效方法之一是空间代替时间法,该方法强调在环境特征相近、地形坡度与朝向一致、气候背景统一且土壤立地条件相似的多个样地间进行横向比较,以模拟长时间序列的自然变化<sup>[18]</sup>。由于此方法在人力物力消耗较小,同时成效较优,所以近年来备受生态学家欢迎。目前国内使用空间代替时间法对大兴安岭天然次生林演替已开展多项研究,包括演替进程中的物种多样性变化<sup>[17]</sup>、种群结构与动态<sup>[19]</sup>、空间结构<sup>[20]</sup>和多度格局<sup>[21]</sup>等。所以关于此方法在大兴安岭地区研究的有效性已获得大量验证。为此,本研究使用空间代替时间方法,以大兴安岭演替序列为白桦林(先锋阶段)、白桦—兴安落叶松混交林(过渡阶段)和兴安落叶松林(顶级阶段)的3个监测样地数据为基础,采用空间点格局分析技术,包括3个空间统计函数g(r)、 $g_{1,1+2}(r) - g_{2,1+2}(r) 和 P(r),将观察到的空间模式与模拟植物相互作用、密度依赖等生态机制的"零"模型进行比较和分析。旨在揭示密度依赖性效应以及Janzen-Connell 假说在兴安落叶松林不同演替阶段的作用机制,并探明种群空间格局形成的潜在生态过程。主要包括以下内容:(1)优势树种的大树、活幼树和死幼树的空间分布格局。(2)同种大树与活幼树或死幼树的空间关联性。(3)不同演替阶段树木生长是否存在密度依赖效应?(4)幼树的存活与其周边大树(同种或异种)的距离有何关系?$ 

#### 1 材料和方法

#### 1.1 研究区域概况

研究区新林林业局翠岗林场(51°38′—51°47′N,124°5′—124°30′E)位于大兴安岭林区中部,海拔415— 858 m,以低山丘陵为主。气候属寒温带大陆气候,年平均气温为-3.0℃,年降水量为550 mm,年日照时数为 2294 h;由于大陆和海洋季风交替性影响,小气候变化多样,冬季严寒、干燥且持续时间较长;夏季湿热,降雨 充沛,日照时间长<sup>[22]</sup>。受地理和气候条件的影响,境内植物种类较贫乏<sup>[21]</sup>。主要针叶树种有兴安落叶松、樟 子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、云杉(*Picea asperata*),阔叶树种有白桦和山杨(*Populus davidiana*)等。

## 1.2 研究方法 1.2.1 数据收集

### 2017年,经前期踏查和走访,确定本研究区森林演替的3个主要阶段,即先锋阶段(白桦林)、过渡阶段 (白桦林-兴安落叶松混交林)和顶级阶段(兴安落叶松林),各设置1个100m×100m动态监测样地,由此构 成了一个从先锋到顶级群落的典型演替序列。调查前用GPS定位样地的经纬度、海拔等位置信息,并确定各 样地林分郁闭度。对各样地内胸径(DBH)≥1 cm的乔木进行每木检尺,记录树种名称,测量胸径、树高、冠幅 以及坐标信息,并钉牌、涂漆标识;若出现丛生大树进行逐一标记和测量。同时,调查胸径<1 cm的乔木更新, 记录基径、胸径(树高大于1.3 m)、树高和坐标等信息。对样地内实生苗和萌生苗进行调查统计,记录其萌生 株数,测量并记录每簇萌生苗中最具代表性的一株的基本信息。2023年对样地进行复查,除测量挂牌标记的 个体外,新增乔木和幼苗更新情况也一并调查,样地基本情况见表1。

#### 1.2.2 重要值计算

通过计算重要值(Importance value)(重要值=(相对多度+相对频度+相对显著度)/3),以确定群落中优势树种。大兴安岭地区以兴安落叶松林为演替顶级群落的演替过程优势树种明显,由于优势树种的分布格局对群落构成有决定性作用<sup>[10]</sup>,因此本研究选取2个个体数及重要值最大的白桦和兴安落叶松作为研究对象,

Table 1     Basic information of sampling plots												
演替阶段	BF		MF		LF							
Succession stage	2017 年	2023 年	2017 年	2023 年	2017 年	2023 年						
密度 Density/(株/hm <sup>2</sup> )	1587	1628	1522	1542	3267	3305						
平均高度 Mean tree height/m	9.73±6	11.65±6.29	12.53±5.3	$14.43 \pm 4.62$	9.2±4.82	10.77±6.38						
平均胸径 Mean DBH/cm	8.4±5.61	9.61±5.85	11.51±4.5	12.32±5.41	$7.93 \pm 4.08$	8.35±5.1						
树种组成 Composition of arbor species	9白1落-杨-柳	9白1落-杨-柳	6 落 4 白-樟-杨- 云-枫	6落4白-樟-杨- 云-柳-枫	7落1云1白1 樟-杨-柳	7 落 1 白 1 云 1 樟-柳-杨						
经纬度 Longitude and latitude	124°53′06″N,52°04′19″E		124°52′02N,52°04′14E		124°39′32N,52°01′42E							
海拔 Elevation/m	565.5		546		457							
坡度 Slope gradient/(°)	<5		<5		6							
坡向 Aspect	无		无		无							
坡位 Slope position	平地		平地		平地							
气候 Climate	寒温带大陆性季风气候		寒温带大陆性季风气候		寒温带大陆性季风气候							
土壤类型 Soil type	暗棕壤		暗棕壤		暗棕壤							
土壤厚度 Soil thickness/cm	<30		<30		<30							

表 1 样地基本信息 ble 1 Basic information of sampling plo

BF:先锋阶段 Pioneer stage; MF:过渡阶段 Transition stage; LF:顶级阶段 Top stage



图1 各演替阶段优势树种空间分布示意图

Fig.1 Spatial distribution maps of dominant tree species at each succession stage

BF:先锋阶段 Pioneer stage; MF: 过渡阶段 Transition stage; LF: 顶级阶段 Top stage; 示意图中圆形代表白桦, 矩形代表兴安落叶松, 标记的大 小代表个体胸径的大小

#### 1.2.3 径级结构划分

本研究使用 2017 年和 2023 年两次调查数据,以优势树种不同径级大小代替龄级进行空间格局分析。参 考池森等<sup>[4]</sup>和苏文浩等<sup>[21]</sup>对树木径级的划分方法,结合白桦和落叶松的生活史特征和样地内两树种胸径情况。根据 2017 年测量的物种胸径,将树木分为幼树(1 cm≤DBH<5 cm)和大树(DBH≥10 cm),其中将萌生 苗视为一个整体单元进行考量,仅使用选定的那株代表性幼苗的数据。幼树进一步被分为死亡幼树和存活幼树,死亡幼树(存活幼树)是指两次调查间死亡(存活)的幼树。本研究仅选取优势树种的死幼树、活幼树和活 大树作为研究数据。

#### 1.2.4 空间格局分析

(1) 成对相关函数

采用单变量成对相关函数 g<sub>11</sub>(r)研究优势树种死幼树、活幼树和大树的空间分布格局。采用双变量成对 相关函数 g<sub>12</sub>(r)检测优势树种种内空间关联性。成对相关函数 g(r)通过 K 函数变化而来,表达式如式 1 所 示。由于 g(r)用环代替圆取样,因此具有非累积性,在评估特定尺度上点的实际分布与期望分布之间的差异 更加敏感<sup>[23]</sup>。

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{dK(r)}{d(r)}, K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}^{-1} I_r(u_{ij})$$
(1)

式中:*A* 是样地面积;*n* 为样地中个体数;*r* 为观测尺度; $u_{ij}$ 为两点之间距离; $I_r(u_{ij})$ 为指示函数; $w_{ij}$ 为边缘矫正的权重值。当单变量成对相关函数 $g_{11}(r)>1$ 时,表示在尺度*r*下树木格局呈聚集分布;当 $g_{11}(r)=1$ 时,树木格局呈随机分布;当 $g_{11}(r)<1$ 时,树木格局呈均匀分布。当双变量成对相关函数 $g_{12}(r)>1$ 时,两者呈空间正相关; $g_{12}(r)=1$ 时,两者呈空间不相关; $g_{12}(r)<1$ 时,两者呈空间负相关<sup>[23]</sup>。

由于g(r)函数的非聚集性,需要通过零模型来检验实际数据与理论生态过程之间的不同<sup>[24]</sup>。在单变量成对相关函数 $g_{11}(r)$ 分析中,如果样地内林木分布呈现明显环境异质性(如聚集分布等),则采用异质泊松过程(Heterogeneous poisson process,HP)作为零模型,否则采用齐次泊松过程(Complete spatial randomness,CSR) 作为零模型<sup>[25]</sup>。双变量成对相关函数 $g_{12}(r)$ 分析中,采用局部随机标记零模型,标记仅在局部区域内排列,确保了在小区域内总体环境驱动的死亡概率大致相同<sup>[26]</sup>。

(2)密度依赖效应

密度依赖效应是生态学中一种重要的现象,是塑造树木空间分布的重要机制。在研究中,通常可以检测 死亡个体周围是否有更多的同等级死亡个体或存活的个体来评估密度依赖效应的存在与程度<sup>[2]</sup>。因此,汇 总统计函数 $g_{1,1+2}(r) - g_{2,1+2}(r)$ 特别适合检测密度依赖效应对幼树死亡率的影响,因为它将死亡和存活的幼树 组成的邻域密度与死幼树周围的邻域和活幼树周围的邻域的大小进行了比较。 $g_{1,1+2}(r) - g_{2,1+2}(r)$ 的期望值 在随机标记为零模型下为零;在负密度依赖死亡下,死亡幼树更有可能发生在死亡率高的邻域,即 $g_{1,1+2}(r) - g_{2,1+2}(r) - g_{2,1+2}(r) - g_{2,1+2}(r)$ 。

(3) 三变量随机标记

为了分析幼树存活的概率与大树(同种或异种)间距离的依赖关系,采用基于标记相关函数的三变量随 机标记法 *P*(*r*)。该方法使用随机标记零模型(Random labeling, RL),可以检测第三种模式(即大树)对定性 标记模式标记(存活或死亡)的影响。通过估计定性标记模式中死亡个体在距离 *r* 处与第三种模式 *a* 个体的 平均比例来量化幼树的存活率<sup>[27]</sup>,计算公式如式 2。

$$P_{3,1}(r)/P_{a,1}(r) = \frac{\hat{\rho}_{a,1}(r)}{\hat{\rho}_{a,1+2}(r)} = \frac{\sum_{i=1}^{n_a} \sum_{j=1}^{n_{1+2}} C_1(x_j) \times k(\|x_i - x_j\| - r)}{\sum_{i=1}^{n_a} \sum_{j=1}^{n_{1+2}} k(\|x_i - x_j\| - r)}$$
(2)

式中: $x_i$ 是第三种模式 a 的点, $x_j$ 是定性标记模式的点, $C_1(x_j)$ 是测试函数, $k(||x_i-x_j||-r)$ 是核函数,它在带宽 h 情况下选取位于距离 r 处的所有点对,如果两点 i 和 j 之间的距离接近 r,则核函数的值为 1,否则为 0<sup>[28]</sup>。 当 P(r) < 1 时,幼树接近大树的存活概率小于随机预期;当 P(r) = 1 时,幼树接近大树的存活概率符合随机预 期;当 P(r) > 1 时,幼树接近大树的存活概率大于随机预期<sup>[23]</sup>。

以上所有零模型均通过 199 次 Monte Carlo 模拟中的拟合结果<sup>[26]</sup>,来构建 95%的置信区间,最大观测尺

度 25 m,步长 1 m。利用拟合优度 GOF(Goodness of Fit)测试评估实际点格局与零模型模拟之间的差异显著 性<sup>[23]</sup>。在成对相关函数 g(r)分析中,若 g<sub>11</sub>(r)或 g<sub>12</sub>(r)函数值大于上包迹线表现为聚集分布或空间正相关, 在包迹线之间为随机分布或空间不相关,小于下包迹线为均匀分布或空间负相关。g<sub>1,1+2</sub>(r)-g<sub>2,1+2</sub>(r)函数值 大于上包迹线为负密度依赖,在包迹线之间为无密度相关,小于下包迹线为正密度依赖。P(r)函数值大于上 包迹线显示为幼树接近大树的存活概率显著大于随机假设,在包迹线之间为符合随机假设,小于下包迹线为 幼树接近大树的存活概率显著小于随机假设。

#### 1.2.5 数据处理

本研究数据处理及重要值计算使用 Excel 完成,空间统计分析使用 Programita 2018 和 R studio 软件完成, 其中 R studio 软件所使用的程序包主要为 spatstat 和 ggplot2。

#### 2 结果与分析

#### 2.1 优势种种群动态

在演替进程中, 白桦种群数量和重要值呈减小趋势, 兴安落叶松种群数量和重要值则呈增加趋势(表 2)。 此外, 在两次调查期间, 先锋阶段和过渡阶段内两种群的数量和重要值均呈增加趋势, 而顶级阶段内白桦种群 数量和重要值呈减小趋势, 兴安落叶松则呈增加趋势。2017年数据中白桦个体数分别在 3 个演替阶段占 74.6%、38.4%和11.2%, 兴安落叶松个体数分别占 10.6%、56.5%和63.2%; 白桦的重要值分别为 84.3%、 38.8%和9.3%, 兴安落叶松重要值分别为 10.4%、57.2%和63.0%。2023年数据中白桦个体数分别在 3 个演 替阶段占 79.4%、39.8%和10%, 兴安落叶松个体数分别占 15.3%、58.2%和64.6%; 白桦的重要值分别为 83. 7%、38.9%和 8.3%, 兴安落叶松重要值分别为 14.1%、59.0%和68%。

Table 2 The quantitative characteristics of dominant tree species.													
演替阶段  林 Succession stage   sp	树种 Tree	种群 Population (株/	种群密度 Population density/ (株/hm <sup>2</sup> )		重要值 Important value/%		死幼树 Dead sapling/	活幼树 Surviving sapling/	平均胸径 Mean				
	species	2017 年	2023 年	2017 年	2023 年	(株/hm <sup>2</sup> )	(株/hm <sup>2</sup> )	(株/hm <sup>2</sup> )	DDII/ CIII				
BF	Bp	1187	1293	80	82.8	660	33	149	10.46				
	Lg	160	250	10.4	14.1	30	8	95	5.8				
MF	Bp	585	614	38.8	38.9	381	20	29	11.85				
	Lg	861	898	57.2	59	534	22	31	11.82				
LF	Bp	369	331	9.3	8.3	50	43	51	6.82				
	Lg	2065	2135	64	68	581	80	472	7.87				

表 2 优势树种数量特征

Table 2. The survey of the first shares standard as a final strength to see

Bp: 白桦 Betula platphylla; Lg: 兴安落叶松 Larix gmelinii

#### 2.2 林木空间分布格局

从图 1 可以看出,在两次调查中,3 个样地内优势树种的空间分布格局总体上保持了相对稳定的特征,未 出现显著的变化趋势,所有样地树木的平均胸径均呈现增大现象(表 1)。其中在白桦林中,白桦和兴安落叶 松新增幼树呈聚集分布,但看不出分布与尺度的关系以及聚集的强度,其他样地无明显分布变化,且各样地大 树分布状态变化在图 1 中无法直观看出。

根据异质泊松零模型剔除环境异质性后的分析结果,发现白桦和兴安落叶松大树在各演替阶段的空间分 布格局有明显差异(图2)。具体来说,白桦大树在所有演替阶段的小尺度上均存在显著的均匀分布,但随着 尺度增加逐渐变为随机分布。而兴安落叶松大树在过渡阶段 1—3 m 尺度上呈现显著的聚集分布,其他演替 阶段和空间尺度上则为随机分布。此外,白桦和兴安落叶松的活幼树在先锋阶段和过渡阶段的分布规律大体 相似,0—5 m 空间尺度内都表现出显著的聚集分布,其中聚集强度最大的为过渡阶段中兴安落叶松。而顶级





**Fig.2** Univariate pair-correlation function of the dominant tree species at each succession stage GOF 为拟合优度测试结果; 灰色区域代表用零模型进行 199 次模拟后形成的 95%置信区间包迹线

http://www.ecologica.cn

分布的空间格局。顶级阶段中, 白桦死幼树在 0—5 m 为均为分布, 落叶松则呈现随机分布(图 2)。

2.3 种内空间关联

使用 g<sub>12</sub>(r)分析白桦和兴安落叶松种内空间关联性,结果表明:白桦和兴安落叶松的大树与活幼树在各 演替阶段的空间关联性大部分表现为空间尺度<10 m 范围内的种内负相关关系(图 3),其中出现的大多数负 相关会随着尺度增加而逐渐消失。这可能是由于活小树在小尺度上强烈聚集在大树周围而导致的。然而,两 树种的大树与死幼树在所有阶段都没有检测到显著的种内相关关系(图 3),这可能是因为死幼树个体数量较 少,导致种内机制不显著。此外,各演替阶段的白桦和兴安落叶松的活幼树与死幼树在大尺度上主要表现为 不相关,而在小尺度(≤5 m)上则呈现负相关或无相关关系(图 3)。

#### 2.4 密度依赖效应

使用汇总统计函数 g<sub>1,1+2</sub>(r)-g<sub>2,1+2</sub>(r)分析不同演替阶段的白桦和兴安落叶松是否存在密度依赖效应,结果显示:在演替初期的先锋阶段,白桦和落叶松两树种在不同空间尺度上表现出微弱的负密度依赖效应(图4),即死亡的幼树比存活的幼树有更多的邻居。在过渡阶段,白桦在 5—10 m 范围左右呈现出并不显著的正密度依赖,而兴安落叶松则未没有明显的相关作用(图4)。顶级阶段中,白桦和兴安落叶松分别在 5—15 m 和 2—8 m 尺度发现正的密度依赖作用,并且在 5 m 尺度附近达到峰值(图4)。这意味着顶级阶段中存活的幼树比死亡的幼树有更多的邻居。

随着演替阶段发生变化, 白桦和兴安落叶松幼树的密度依赖作用均由负密度依赖作用向正密度依赖作用 转变。结合 g<sub>12</sub>(r)空间关联分析结果, 这个过程中死幼树和活幼树之间主要表现为负相关或不相关关系, 所 以这说明存在强烈的种内作用来抵消密度依赖作用。

#### 2.5 种内和种间三变量随机标记

使用三变量随机标记方法 *P*(*r*)分析幼树存活率与大树(同种或异种)间距离的依赖关系,结果表明:先 锋阶段中,同种或异种大树对幼树的存活概率无显著的影响,整个空间尺度的函数值均在包迹线之内(图 5)。 过渡阶段中,白桦幼树的存活概率同样没有受到两树种大树的显著影响,而落叶松幼树的存活则受到同种大 树的促进作用,这种促进作用在 5 m 尺度范围内最显著,当尺度超过 15 m 才逐渐消失(图 5)。顶级阶段内, 白桦幼树在 5 m 尺度范围内更接近同种大树的存活概率更高,而在 5—10 尺度更接近落叶松大树存活概率会 更高,在此阶段落叶松种内大树对幼树存活的影响消失,取而代之的是白桦大树在 5—15 m 尺度范围内的促 进作用(图 5),这种促进作用也在 5 m 尺度附近最强。

结合种内空间关联分析和密度依赖效应,发现所有生态过程的作用尺度大部分在 5 m 尺度范围内检测 到,这可能是由于林分内存在普遍的扩散限制。同时,对幼树存活起促进作用的过程有一个共同的特征,即他 们的种内空间关联在相应尺度上都为负相关,且幼树存在显著的正密度依赖效应。这表明,在演替期间可能 有一些其他生物因素发挥了重要作用,比如树种不同的生活史策略会导致密度依赖效应的重要性发生变化。

#### 3 讨论

#### 3.1 空间分布格局

植物空间模式对植物相互作用、群落动态以及物种共存机制有很大影响<sup>[29]</sup>。同时,可以通过分析树木大 小等级的空间格局来揭示种内相互作用和群落结构<sup>[2]</sup>。本研究聚焦于白桦与兴安落叶松在不同演替阶段的 大树与幼树空间分布特征,揭示了显著的尺度依赖性现象:即随着尺度增加最终均收敛于随机分布。具体而 言,在小尺度范围内(<5 m),白桦大树呈现出显著的均匀分布。以往研究表明,种群在小尺度内的分布格局 主要是受到植物自身生物学和生态学特性的影响<sup>[30]</sup>。这很可能归因于白桦作为阔叶树种,在演替过程中大





树树冠的遮荫效应显著,加之树冠在近距离内易相互接触,导致资源分配在小范围内相对均衡,进而形成了均 匀分布格局。相比之下,兴安落叶松大树的小尺度空间格局则经历了更为复杂的转变:在先锋阶段,大树为随

http://www.ecologica.cn





机分布;随着演替至过渡阶段,兴安落叶松逐渐成为群落主体,由于较高的透光率<sup>[31]</sup>和种群数量的激增,在与 先锋树种的不断竞争中,会逐渐占据主林层<sup>[16]</sup>,导致大树呈现聚集分布;当演替达到顶级阶段时,种群内部的 竞争与空间分配达到一种平衡,兴安落叶松大树的分布再次趋于随机。这一发现与先前关于大兴安岭北部次 生林演替的研究结果相吻合<sup>[17]</sup>。此外,段晓梅等<sup>[32]</sup>对太岳山白桦-华北落叶松林演替系列的研究也揭示了 类似现象,强调了建群种动态特征及种间关系在群落演替中的重要作用。

随着演替阶段的变化,小尺度内白桦活幼树呈现聚集分布向随机分布转变,而兴安落叶松活幼树一直呈 现聚集分布,且过渡阶段内聚集度最高。两树种死幼树则表现出在过渡阶段小尺度内聚集分布,在先锋阶段 和顶级阶段随机分布。这一发现与 Zou 等<sup>[33]</sup>研究结果一致,其原因可能是:演替初期,作为先锋树种的白桦 种子丰富且易于传播,一旦落至适宜环境便能迅速存活,形成初始的聚集格局;同时,兴安落叶松幼树既能在 白桦林下耐荫存活<sup>[19]</sup>,也能在光照充足的林隙中有效更新,进一步形成了聚集分布格局。处于过渡阶段的林 分结构发生了显著变化,兴安落叶松种群数量激增,而白桦种群数量减少。又因白桦幼树喜光,遮荫环境下生 长受限,种内竞争加剧,导致劣势幼树被淘汰<sup>[19,34–35]</sup>,因此其聚集程度减弱,且死亡幼树相对集中。此外,贺 燕等<sup>[36]</sup>研究杨桦次生林演替发现先锋树种白桦能通过大树倒下的林隙大量萌蘖,使得活幼树呈聚集分布。 另一方面,兴安落叶松幼树在适宜庇荫条件下大量更新,当数量超过局部生境承载极限时,自然稀疏作用显



**Fig.5** Trivariate random labeling analysis of saplings with conspecific or heterospecific large trees  $P_{3,1}(r)$ 为同种三变量随机标记,  $P_{a,1}(r)$ 为异种三变量随机标记; 灰色区域代表用零模型进行 199 次模拟后形成的 95%置信区间包迹线

现<sup>[32]</sup>,使得活幼树与死幼树均呈现聚集分布。最终,当演替为顶级阶段时,白桦因资源竞争力下降而逐渐被 兴安落叶松所取代。白桦幼苗在兴安落叶松的茂密树冠下生存机会减少<sup>[33]</sup>,因此很难发育成幼树,形成了两 树种在大树与幼树层次上不同的分布格局。

3.2 密度依赖效应

生境异质性是密度相关分析中的一个重要干扰因素,可能会掩盖密度依赖效应,因为幼树在不适宜的生境中可能具有较高死亡率<sup>[2]</sup>。有研究表明,在排除生境异质性的情况下,密度依赖依然是促使种群结构改变的重要因素。安璐等<sup>[37]</sup>用生态模拟方法控制生境异质性的潜在影响,发现密度依赖效应依然普遍存在于温带森林中,这与本研究结果相符。演替进程中,白桦幼树在过渡阶段和顶级阶段的小尺度上均发现了显著正密度依赖,兴安落叶松幼树只在顶级阶段 5 m 尺度左右检测到正密度依赖作用。Qi 等<sup>[38]</sup>在贵州喀斯特原始林中也发现同样的结果,即正密度依赖比负密度依赖的存在更明显。结合空间格局和空间关联分析结果,白桦的活幼树和死幼树在过渡阶段小尺度上都呈现聚集分布,导致活幼树和死幼树呈空间负关联,这也说明此时的正密度依赖对幼树空间分布影响甚微。而顶级阶段内兴安落叶松种群的活幼树呈聚集格局,死幼树随机分布,空间关联为负相关,表明正密度依赖作用较为明显的限制了幼树聚集性死亡。由此可见,密度依赖效应较为普遍存在于寒温带天然林演替中,正密度依赖比负密度依赖存在更明显。密度依赖效应的具体表现因树种和演替阶段不同而异。在先锋阶段和过渡阶段,白桦和兴安落叶松均未明显受到密度依赖的调控作用;在顶级阶段,正密度依赖效应的存在巩固了兴安落叶松种群的优势地位,从而积极推动了演替的正向发展,白桦种群在此阶段则未展现出类似的调节机制。

#### 3.3 三变量随机标记

邻域效应通常发生在有限空间尺度上,受邻居影响的物种在接近大树时的更新存活概率会显著降低<sup>[39]</sup>。 本研究并未发现幼树在接近同种大树时存活率显著降低,这意味着研究区域不支持 Janzen-Connel 假说的距 离制约效应。有研究表明,大树可以通过竞争影响植物存活,但也可能有助于接近大树的植物存活机会的更高<sup>[40]</sup>。符合本研究发现的一般规律,即两树种的幼树无论是接近同种还是异种大树,都发现了高于预期的存活率。

具体来看,在先锋阶段,不论是白桦还是兴安落叶松的幼树,其存活率并不受邻近同种或异种大树距离的 影响,大树与幼树之间的空间关系表现为负相关或不相关。这可能意味着,在种子广泛散布后,土壤条件和微 气候等因素在幼树存活中可能扮演了更为关键的角色<sup>[4]</sup>。在过渡阶段,白桦幼树的存活依然未显示出与邻 近大树距离的依赖性,且种内空间关联并不显著。而兴安落叶松幼树的存活概率显著地与接近同种大树的距 离有关,空间关联呈负相关。这或许可以解释为,在此阶段,由于空间有限,资源无法满足所有树种的生存需 求,导致种内和种间竞争激烈<sup>[19]</sup>。白桦仅在适宜的生境斑块中更新生长,并在大小等级内相互促进。而兴安 落叶松种群幼树在大树附近聚集,其内部可能存在对称性竞争机制,使其更能适应混交林的环境,从而提高了 存活率。在顶级阶段,兴安落叶松幼树的存活不仅依赖于与白桦大树之间的距离,还受到正密度依赖性的调 节。这也体现了兴安落叶松幼树的存活不仅依赖于与白桦大树之间的距离,还受到正密度依赖性的调 节。这也体现了兴安落叶松幼树的耐阴特性,其能利用阔叶树下的荫庇生长发育<sup>[41]</sup>。同时,白桦幼树小尺度 内接近同种大树时存活概率更高,空间关联为不相关;在距离兴安落叶松大树 5—10 m 尺度范围内存活率更 高。类似的现象在华北落叶松林中也有报道,并且发现白桦幼树与落叶松大树之间存在显著的竞争关系<sup>[33]</sup>。 因此,可以解释为白桦种子繁殖的幼苗很难在兴安落叶松为主林层的冠层下存活,只有树冠打开形成空隙时 白桦幼苗才有强烈的生长反应。此时通过萌蘖更新的白桦幼树占很大比例,使得在同种大树周围存活率大于 预期。总之,在各演替阶段,幼树与同种或异种大树之间的距离对幼树存活有一定的影响,但并非主导因素。

#### 4 结论

本研究采用空间代替时间方法,分析大兴安岭不同演替阶段天然林优势树种空间分布格局。研究发现, 在不同演替阶段,优势树种空间格局和结构存在阶段性差异,这些差异主要受到种内种间竞争和植物生活史 策略的影响。同时群落结构的形成受到多种生态学过程的综合影响,它们的相对作用强度随尺度和演替阶段 的变化而变化。密度依赖效应在演替进程中普遍存在,正密度依赖比负密度依赖更显著,两树种幼树检测到 的密度依赖作用均随着演替阶段由负向正转变。此外,本研究未完全验证 Janzen-Connel 假说,因为各演替阶 段的幼树在接近同种大树时未检测到存活率显著降低。只有特定物种大树周围和有利的局部环境更适合幼 树的生存。本研究在分析过程中主要关注了两次调查间存活的大树、幼树以及死亡幼树的空间格局,未能全 面利用两期数据。这可能导致一些空间格局变化未被完全捕捉,影响对森林生态系统长期变化和复杂机制的 理解。因此,后续研究应更加深入地探讨每次调查时的具体空间分布和动态变化。

#### 参考文献(References):

- [1] 张春雨,赵秀海,王新怡,侯继华.长白山自然保护区红松阔叶林空间格局研究.北京林业大学学报,2006,28(S2):45-51.
- [2] Ma R X, Li J X, Guo Y L, Wang B, Xiang W S, Li D X, Huang F Z, Lu F, Wen S J, Lu S H, Li X K. Recruitment dynamics in a tropical Karst seasonal rain forest: revealing complex processes from spatial patterns. Forest Ecology and Management, 2024, 553: 121610.
- [3] Murphy S J, Wiegand T, Comita L S. Distance-dependent seedling mortality and long-term spacing dynamics in a neotropical forest community. Ecology Letters, 2017, 20(11): 1469-1478.
- [4] 池森,王从军,黎庆菊,吴志红,柴宗政. 喀斯特次生林幼树更新空间分布格局及种间关联性. 应用生态学报,2020,31(12): 3989-3996.
- [5] 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.
- [6] 周刚,乔秀娟,徐耀粘,江明喜.负密度制约假说的研究进展.植物科学学报,2023,41(6):759-767.
- [7] Yang J L, Yu J, Wang G P, Li X W. Competition and density dependence in arid mountain forest stands: revealing the complex process from spatial patterns. Frontiers in Forests and Global Change, 2024, 7: 1354240.
- [8] 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.
- [9] Bianchi E, Bugmann H, Hobi M L, Bigler C. Spatial patterns of living and dead small trees in subalpine Norway spruce forest reserves in Switzerland.

Forest Ecology and Management, 2021, 494: 119315.

- [10] 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): 2377-2391.
- [11] Im C, Chung J, Kim H S, Chung S, Yoon T K. Are seed dispersal and seedling establishment distance- and/or density-dependent in naturally regenerating larch patches? A within-patch scale analysis using an eigenvector spatial filtering approach. Forest Ecology and Management, 2023, 531: 120763.
- [12] Brown A J, Payne C J, White P S, Peet R K. Shade tolerance and mycorrhizal type may influence sapling susceptibility to conspecific negative density dependence. Journal of Ecology, 2020, 108(1): 325-336.
- [13] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist, 1970, 104(940): 501-528.
- [14] Connell J, Connell J. On the role of the natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees//den Boer P J, Gradwell G R, eds. Dynamics of Populations. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971.
- [15] 谢锭淇,黄锐洲,许涵,蔡继醇,唐光大. 雷州半岛风水林中无患子的空间分布格局与空间关联性. 热带亚热带植物学报,2022,30(1): 31-40.
- [16] 周超凡,张会儒,卢军,张晓红.东北主要天然次生林干扰与演替规律.林业科学研究,2021,34(4):175-183.
- [17] 牛一迪,蔡体久.大兴安岭北部次生林演替过程中物种多样性的变化及其影响因子.植物生态学报,2024,48(3):349-363.
- [18] 刘柔. 华北落叶松林不同演替阶段下空间格局及优化状态研究[D]. 太谷: 山西农业大学,2021.
- [19] 董灵波,马榕,田栋元,王涛,刘兆刚.大兴安岭天然林不同演替阶段共优势种种群结构与动态.应用生态学报,2022,33(8):2077-2087.
- [20] 韩敏,董希斌,刘慧,张期奇.大兴安岭天然落叶松次生林不同演替阶段的空间结构.东北林业大学学报,2020,48(6):123-127.
- [21] 苏文浩,王晓楠,董灵波. 大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局模拟. 生态学报,2024,44(10): 4412-4422.
- [22] 张楠,郭雪梅,张冬有. 兴安落叶松树轮宽度指数与归一化植被指数的关系研究. 森林工程,2022,38(1): 1-8.
- [23] Wiegand T, Moloney K A. Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology. Boca Raton: CRC Press, 2014: 1-9.
- [24] 王鑫厅, 侯亚丽, 梁存柱, 王炜, 刘芳. 基于不同零模型的点格局分析. 生物多样性, 2012, 20(2): 151-158.
- [25] 董灵波,刘兆刚,李凤日.大兴安岭盘古林场森林景观的空间分布格局及其关联性.林业科学,2015,51(7):28-36.
- [26] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.
- [27] 朱媛君,山丹,孙云海,刘艳书,时忠杰,杨晓晖. 天然樟子松林幼树更新格局及其影响因子分析. 森林与环境学报,2019,39(4): 372-379.
- [28] 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.
- [29] Raventós J, Wiegand T, De Luis M. Evidence for the spatial segregation hypothesis: a test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland. Ecology, 2010, 91(7): 2110-2120.
- [30] 邱婧,韩安霞,何春梅,尹秋龙,贾仕宏,罗颖,李晨璐,郝占庆. 秦岭优势乔木锐齿槲栎的空间分布格局及种内关联. 应用生态学报,2022, 33(8): 2035-2042.
- [31] Matsuo T, Hiura T, Onoda Y. Vertical and horizontal light heterogeneity along gradients of secondary succession in cool- and warm-temperate forests. Journal of Vegetation Science, 2022, 33(3): e13135.
- [32] 段晓梅,张钦弟,毕润成. 山西太岳山森林演替过程中建群种的动态特征和种间关系. 西北植物学报,2014,34(8): 1658-1665.
- [33] Zou H C, Zhang H Y, Huang T S, Tian Y L. Differences in tree interactions between dominant species in pure and mixed forests in northern Hebei, China. Austrian Journal of forest science, 2023, 140(1): 21-52.
- [34] 贾炜玮,解希涛,姜生伟,李凤日.大兴安岭新林林业局 3 种林分类型天然更新幼苗幼树的空间分布格局.应用生态学报,2017,28(9): 2813-2822.
- [35] 单伟强,房帅,尹进,任静,蔺菲,毛子昆,郝占庆,王绪高.东北温带针阔混交林不同演替阶段树木种群动态及其与功能性状的关系.应用 生态学报,2024,35(9): 2501-2510.
- [36] 贺燕,张青,张梦弢,徐光,杨英军. 长白山杨桦次生林不同演替阶段林木空间分布格局研究. 西北林学院学报,2015,30(1): 8-13,201.
- [37] 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.
- [38] Qi Y J,Zhang G Q, Luo G L, Yang T L, Wu Q C. Community-level consequences of harsh environmental constraints based on spatial patterns analysis in Karst primary forest of Southwest China. Forest Ecology and Management, 2021, 488: 119021.
- [39] 褚阔,何海燕,陈庆英,蔡凤坤,宋光,叶吉.长白山阔叶红松林树种间相互作用对树木生长与存活的影响.生态学杂志,2022,41(6): 1050-1055.
- [40] Ben-Said M, Linares J C, Antonio Carreira J, Taïqui L. Spatial patterns and species coexistence in mixed Abies marocana-Cedrus atlantica forest in Talassemtane National Park. Forest Ecology and Management, 2022, 506: 119967.
- [41] 邢玮. 大兴安岭北部林区林火干扰强度对森林群落影响研究[D]. 北京: 北京林业大学,2006.